

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

**INFLUÊNCIA DAS CARACTERÍSTICAS FÍSICO-QUÍMICAS E DISPONIBILIDADE DOS
FRUTOS NA ECOLOGIA DOS PRIMATAS EM UMA FLORESTA NO NORTE DA
AMAZÔNIA**

Ítalo Martins da Costa Mourthé

MANAUS – AM

NOVEMBRO 2012

ÍTALO MARTINS DA COSTA MOURTHÉ

**INFLUÊNCIA DAS CARACTERÍSTICAS FÍSICO-QUÍMICAS E DISPONIBILIDADE DOS
FRUTOS NA ECOLOGIA DOS PRIMATAS EM UMA FLORESTA NO NORTE DA
AMAZÔNIA**

Orientador: Dr. Renato Cintra Soares

**Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação
em Ecologia do Instituto Nacional de Pesquisas
da Amazônia como parte dos requisitos para a
obtenção do título de doutor em Biologia
(Ecologia).**

MANAUS – AM

NOVEMBRO 2012

Banca examinadora do trabalho escrito

Júlio César Bicca-Marques	Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul	(Aprovado)
Marco Aurélio Pizo	Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho	(Aprovado)
Maurício Talebi	Universidade Federal de São Paulo	(Não enviou parecer)
Milene Moura Martins	Universidade de Santo Amaro	(Aprovado)
Torbjørn Haugaasen	Norwegian University of Life Sciences	(Aprovado)

Banca examinadora da defesa oral pública

Adrian Ashton Barnett	Roehampton University	
Líliam Patrícia Pinto	Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade	(Aprovado pela maioria)
Wilson Roberto Spironello	Instituto Nacional de pesquisas da Amazônia	

M931 Mourthé, Ítalo Martins da Costa
Influência das características físico-químicas e disponibilidade dos frutos na ecologia dos primatas em uma floresta no norte da Amazônia / Ítalo Martins da Costa Mourthé.--- Manaus : [s.n.], 2012.
xiii, 133 f.: il. color.

Tese (doutorado) --- INPA, Manaus, 2012
Orientador : Renato Cintra Soares
Área de concentração : Ecologia

1. Primatas. 2. Ecologia alimentar. 3. Interação animal – planta. 4. Distribuição de espécies. 5. Estação Ecológica de Maracá. I. Título.

CDD 19. ed. 599.8045

Sinopse:

Neste estudo investigou-se o efeito da escassez e das características morfológicas e nutricionais dos frutos sobre a assembleia de primatas, com ênfase na ecologia de uma espécie ameaçada, *Ateles belzebuth*, em uma floresta sazonal no norte da Amazônia. A distribuição dos primatas frugívoros foi influenciada pela abundância dos frutos, mas apenas durante os períodos de escassez deste recurso. Durante este período crítico, a concentração de lipídio e minerais influenciou a escolha dos frutos consumidos pelo *A. belzebuth*. Contrariamente às expectativas, uma seca severa não limitou a quantidade de polpa disponível para os primatas frugívoros na área de estudo.

Palavras-chave: frugivoria; interação animal-planta; sazonalidade; seca.

AGRADECIMENTOS

Várias pessoas e instituições ajudaram no desenvolvimento e são, portanto, responsáveis pela conclusão desta tese. Gostaria de oferecer os meus mais sinceros agradecimentos a todos aqueles que direta ou indiretamente, em maior ou menor grau, auxiliaram, opinaram ou participaram de alguma forma no desenvolvimento deste projeto.

Em primeiro lugar, gostaria de agradecer à minha família, e especialmente aos meus pais, pelo seu amor, atenção e esforço incansável para que eu pudesse chegar até aqui. Sem a contribuição deles, esta tarefa certamente não seria possível.

Agradeço imensamente à Fabiana Couto pela ajuda inestimável, suporte, compreensão e carinho. Sua ajuda (em várias etapas deste estudo, como pode ser visto ao longo deste texto) foi fundamental para a conclusão deste projeto.

Agradeço também ao meu orientador, o Dr. Renato Cintra pela confiança, discussões e por possibilitar a minha formação nesta etapa. Suas dicas e sugestões foram importantes para o desenvolvimento deste estudo.

Agradeço aos professores do PPG-Eco/INPA pelo ótimo convívio e discussões. Também sou grato à Claudia Keller e Flávia Costa, coordenadoras do PPG-Eco, e à Rosi e Beverly, secretárias do programa, por toda a ajuda prestada ao longo do curso no que estive ao alcance delas. Aos colegas da pós-graduação, com quem eu tive contato durante as disciplinas, curso de campo ou no convívio diário no INPA.

Gostaria de agradecer aos doutores Adriano Paglia, Daniel Brito, Jean Philippe Boubli, Líliam Patrícia Pinto, Milene Martins pelas críticas e sugestões ao projeto original. Também sou grato pelas contribuições ao projeto feitas durante e posteriormente à minha qualificação pelos doutores Albertina Lima, Eduardo Venticinque, Rita Mesquita, William Magnusson e Wilson Spironello. Celso Morato, Eduardo Venticinque e William Magnusson contribuíram muito nas discussões sobre estatística e delineamento amostral. As críticas e sugestões dos doutores Adrian Barnett, Júlio César Bicca-Marques, Líliam Patrícia Pinto, Marco Aurélio Pizo, Milene Martins, Torbjørn Haugeaasen e Wilson Spironello, durante a avaliação desta tese, contribuíram substancialmente para o refinamento final do texto e das ideias discutidas.

Gostaria de agradecer aos doutores Reinaldo Imbrózio e Celso Morato por me receber e por todo o apoio logístico prestado no Núcleo de Pesquisas de Roraima/INPA. Sem esta ajuda o trabalho seria, certamente, muito mais difícil! Aproveito para agradecer pela amizade e discussões destes pesquisadores e de inúmeros outros pesquisadores e funcionários, com os quais tive a oportunidade de dividir aquele espaço durante os últimos anos. Entre eles gostaria

de mencionar *Ciro Campos, Claymir Cavalcante, Heleno Valente, Érica Perli, Flávia Pinto, Julian Quitiaquez, Lidiany Carvalho, Priscila Azarak, Rachel Pinho, Romério Briglia, Rosângela, Roxaneh Khorsand, Sebastião Pereira (Sabá) e Vaneza Pereira.*

Gostaria de expressar os meus mais sinceros agradecimentos aos analistas ambientais do ICMBio em Maracá por todo o apoio logístico fornecido para a realização deste estudo desde o início do projeto e pelo grande esforço realizado para garantir a proteção desta ‘pequena’, mas importante porção da Amazônia. A ajuda de *Andrea Lamberts, Benjamim Luz, Bruno Campos, Guilherme Menezes, Gutemberg Moreno, Luciana Pacca e Amanda Diógenes* foi essencial para garantir a realização desta pesquisa. Agradeço também pela disponibilização dos dados climáticos e da foto usada na descrição da área de estudo. Gostaria de registrar os meus agradecimentos à equipe mantenedora da reserva. O trabalho do *Francislei, Leonara e Dílson* foi fundamental, garantindo a manutenção da sede durante a minha estadia em Maracá.

Sou grato aos doutores *Marcelo Nascimento, Reinaldo Imbrózio e Wilson Spironello* pelas “frutíferas” discussões sobre os frutos de Maracá e suas relações com os frugívoros locais. A identificação de vários frutos só foi possível com a ajuda de *Fabiana Couto* e dos doutores *Carolina Castilho, Marcelo Nascimento, Reinaldo Imbrózio, Rossano Mendes Pontes e Wilson Spironello*. Agradeço ao Dr. *Rossano Mendes Pontes* por, gentilmente, disponibilizar o seu livro de frutos de Maracá, que foi muito útil na identificação de vários frutos. No campo, *Ricardo Santos (Ricardinho)* também contribuiu muito na identificação e separação das morfoespécies. O Dr. *Jean Philippe Boubli* contribuiu de forma crucial neste projeto disponibilizando vários equipamentos que foram usados no processamento, mensuração e pesagem dos frutos.

Sou imensamente grato às várias pessoas que ajudaram durante o cansativo trabalho de campo envolvido neste projeto. *Carine Oliveira, Fabiana Couto, Sâmya Felizardo, Sara Souza, ‘seu’ Elias (Comunidade da Mangueira), Itamar, Jerres e Ricardo Souza (Comunidade do Boqueirão)* ajudaram na coleta dos frutos. *Fabiana Couto, Sâmya Felizardo e Sara Souza* participaram também do processamento dos frutos. Gostaria de agradecer especialmente ao *Ricardo Souza (Ricardinho)* por seu inestimável auxílio em campo e amizade durante as inúmeras horas que passamos seguindo os coatás em Maracá, coletando frutos, realizando os censos, e em várias outras atividades necessárias para o desenvolvimento do projeto. Mais do que um excelente assistente, ele foi também um ótimo amigo!

Serei eternamente grato ao finado Dr. *Manoel Pereira-Filho* e sua esposa *Maria Inês de Oliveira Pereira* pela sua inestimável ajuda na realização das análises químicas usadas no

segundo capítulo. Todas as análises químicas foram realizadas no Laboratório de Nutrição de Peixes CPAq/INPA. Aproveito para agradecer também ao Guto Leão por possibilitar o contato com o Dr. Manoel. Guto Leão e a Dra. Maria Teresa Mendes Fernandes (Universidade Federal de Roraima) ajudaram na interpretação dos resultados das análises químicas e sou grato a ambos pela disponibilidade para ajudar nesta importante etapa.

Gostaria de agradecer ao Daniel Munari, Fabiana Couto, Fábio Rohe, Maíra Benchimol, Renato Hilário, Rita Bianchi, Roxaneh Khorsand e aos doutores Adrian A. Barnett, Adriano Garcia Chiarello, Antônio Rossano Mendes Pontes, Carolina Castilho, Claudia Keller, Jessica L. Alfaro, Karen B. Strier, Leonardo Oliveira, Luciano Naka, Maurício Talebi, Rebecca Coles, Reinaldo Imbrózio, Renato Cintra e Torbjørn Haugaasen pela avaliação, revisão e/ou correção do inglês em resumos, propostas e manuscritos ao longo do meu doutorado.

Agradeço aos amigos Helder Espírito Santo, Luciana Erdtmann, Renato Hilário, Victor Landeiro e Waldney Martins pelas discussões sobre vários tópicos abordados neste estudo. Valeu pelos artigos, informações e amizade, galera!

Agradeço à família Souza e Silva (Letícia, Priscila, Márcia e Alessandra) que, gentilmente, abriram as portas da sua casa para me receber em Boa Vista no início desta pesquisa. Também sou grato aos amigos Helder Espírito-Santo e Thaíse Emílio, Pedro Santos, e Renato Cintra por me hospedarem em Manaus, quando necessário. As portas da minha casa estarão sempre abertas a vocês, quando precisarem!

Aos amigos que fizeram a vida em Boa Vista e Manaus muito mais agradável e divertida. Em especial gostaria de agradecer a Carol Castilho e Luciano Naka, Elder Lanes e Claudia, Flávia Pinto, Letícia Soares, Luciana Erdtmann e Samael, Luciana Pacca e Gustavo, Marcelino Soyinka, Renata Bocorny, Rebecca Zarza, Simone Guesser, Vaneza Pereira e Viter, Victor Landeiro, Tana Halú Barros e Heloísa Brito.

Este estudo foi desenvolvido com o suporte financeiro do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (processo nº 141057/2008-4), Fundação Estadual do Meio Ambiente e Recursos Hídricos de Roraima (processo nº 01683/09-01) e Mohamed bin Zayed Species Conservation Fund (grant nº 0925815). Esta pesquisa também se beneficiou de vários equipamentos doados anteriormente pela Idea Wild. O suporte logístico à pesquisa foi garantido pelos funcionários e pesquisadores do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia e Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. O suporte destas instituições e pessoas foi crucial, garantindo a viabilidade deste estudo.

RESUMO

A flutuação dos recursos limita organismos de diferentes grupos de plantas e animais. Embora bem estudada entre os frugívoros de pequeno porte em ambientes temperados, como aves e roedores, a relação entre a flutuação e qualidade dos frutos e seus efeitos na ecologia dos grandes frugívoros tropicais, em florestas sazonais ainda não são bem conhecidos. A exuberância e alta diversidade das florestas tropicais podem criar uma falsa impressão de fartura contínua de alimentos, mas como ocorre em outros ambientes, estas florestas também atravessam períodos relativamente longos de escassez, impondo limitações aos frugívoros. Neste estudo, os efeitos da escassez de frutos na ecologia dos primatas foram avaliados na Estação Ecológica de Maracá (ESEC Maracá), uma floresta altamente sazonal no norte da Amazônia, com especial atenção para a ecologia alimentar de um primata ameaçado, *Ateles belzebuth*. Levantamentos da abundância dos primatas, frutos e frugivoria foram realizados concomitantemente através do método de transecção linear. Amostras dos frutos foram coletadas para avaliação morfológica e nutricional. Adicionalmente um estudo detalhado da ecologia alimentar de um grupo de *A. belzebuth* foi realizado. A abundância dos frutos, especialmente da família Sapotaceae, influenciou positivamente a distribuição dos primatas que se concentraram em locais com grande abundância de frutos, mas apenas durante o período de escassez. A concentração de lipídio e cinzas determinou se um fruto seria ou não consumido por esta espécie durante a seca. Embora estes nutrientes tenham influenciado a escolha dos frutos, a comparação do perfil nutricional dos frutos consumidos e disponíveis indicou que os nutrientes são consumidos de acordo com sua disponibilidade local. Os resultados de um experimento natural com quatro espécies de frutos consumidos por um grande número de frugívoros na área de estudo, incluindo *A. belzebuth*, mostraram que secas severas parecem não afetar a quantidade de polpa produzida por estes frutos. Finalmente, o registro confiável da riqueza de mamíferos frugívoros em Maracá necessitou de um esforço amostral maior do que o proposto previamente em outras florestas da Amazônia, devido ao grande número de espécies pouco abundantes encontradas nesta assembleia. Embora, limitados pela escassez dos recursos alimentares durante longos períodos na ESEC Maracá, os frugívoros parecem adotar estratégias de maximização de energia e minimização de tempo para contornar estes períodos críticos. Eles investem seu esforço de forrageamento em locais com grande oferta de frutos daquelas espécies abundantes, e consomem frutos com alto retorno energético oportunisticamente.

ABSTRACT

INFLUENCE OF PHYSICAL-CHEMICAL CHARACTERISTICS AND AVAILABILITY OF FRUITS ON THE ECOLOGY OF PRIMATES IN A NORTHERN AMAZONIAN FOREST

The fluctuation of food resources limits plants and animals. Although well studied among small frugivores in temperate regions, such as birds and rodents, the relationship among the fluctuation of resources, quality, and their effects on the ecology of large tropical frugivores in seasonal forests remains largely unknown. The exuberance and high diversity of tropical forests give a faux idea of continuous abundance of food resources, but as seen in other environments, these forests also go through relatively long periods of shortage, imposing limitations to frugivores. Here, I investigate the effects of fruit shortage on the ecology of frugivorous primates at Maracá Ecological Station (MES), a highly seasonal forest in the northern Amazonia, mainly concerning the feeding ecology of an endangered primate, *Ateles belzebuth*. Surveys on primate and fruit abundance and frugivory was carried out concomitantly through line-transect method. Fruit samples were collected to the assessment of morphological and nutritional assays. Additionally, a detailed study on the feeding ecology of a well habituated group of *A. belzebuth* was carried out. The abundance of fruits, especially those of Sapotaceae, positively influences primate abundance, which concentrates in spots with high abundance of fruits, but only during fruit shortages. Lipid and ash content significantly determines whether or not a fruit was eaten by spider monkeys during shortage periods. Although these nutrients influenced fruit choices, a comparison of the nutritional profile of fruits consumed by spider monkeys and that of fruits available in the local plant pool indicated that nutrients were consumed according to their local availability. A natural experiment concerning pulp variation in four fruits often consumed by several frugivores in the study site, including *A. belzebuth*, showed that unusual droughts do not appear to affect the amount of pulp produced. Finally, a relatively large sampling effort is needed to reach survey completeness in species-poor sites such as in the study site than required in other Amazonian sites, possibly due to the relatively large number of low abundant species in this assemblage. Although limited during relatively long periods of fruit shortage, the frugivorous primates at MES appear to adopt both strategies of energy maximization and time minimization to circumvent such critical periods. Primates invest their foraging efforts in places with high fruit supply of abundant species, and consume high energy fruits in an opportunistic way.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	14
MAS POR QUE OS PRIMATAS?	17
IMPLICAÇÕES DA ECOLOGIA ALIMENTAR PARA A CONSERVAÇÃO	18
APRESENTAÇÃO DOS CAPÍTULOS	19
OBJETIVOS	21
MATERIAL E MÉTODOS	23
ÁREA DE ESTUDO.....	23
<i>Localização</i>	23
<i>Pesquisas anteriores</i>	23
<i>Clima</i>	24
GEOMORFOLOGIA.....	24
FLORA.....	25
FAUNA	26
COLETA DE DADOS	27
<i>Levantamento de mamíferos</i>	27
<i>Levantamento da oferta de frutos</i>	28
<i>Habituação do grupo de estudo</i>	30
<i>Dieta de Ateles belzebuth</i>	32
CAPÍTULO 1	38
RESPONSE OF FRUGIVOROUS PRIMATES TO CHANGES IN FRUIT SUPPLY IN A NORTHERN AMAZONIAN FOREST	39
<i>Abstract</i>	40
<i>Resumo</i>	41
<i>Introduction</i>	42
<i>Material and methods</i>	43
<i>Study site and subjects</i>	43
<i>Fruit surveys</i>	44
<i>Primate surveys</i>	45
<i>Data analysis</i>	45
<i>Results</i>	46
<i>Variation in fruit supply and primate distribution</i>	46
<i>Relationship between primates and fruits</i>	47
<i>Discussion</i>	47
<i>References</i>	51
CAPÍTULO 2	59
SPIDER MONKEYS (<i>ATELES BELZEBUTH</i>) ARE GENERALIST FRUGIVORES IN A HIGHLY SEASONAL AMAZONIAN FOREST	60

<i>Abstract</i>	61
<i>Introduction</i>	62
<i>Methods</i>	63
<i>Study site and subjects</i>	63
<i>Spider monkey diet</i>	64
<i>Fruit traits</i>	65
<i>Data analysis</i>	66
<i>Results</i>	67
<i>Dietary composition and seasonal variation</i>	67
<i>Seasonal fruit choices</i>	67
<i>Seasonal fruit trait use and availability</i>	68
<i>Discussion</i>	69
<i>References</i>	72
<i>Appendix</i>	78
<i>Supporting Information</i>	78
CAPÍTULO 3	81
PRELIMINARY EVIDENCE OF THE EFFECT OF ENSO ON SOME AMAZONIAN FRUIT PULPS	82
<i>Abstract</i>	82
<i>Resumo</i>	82
<i>Literature cited</i>	86
CAPÍTULO 4	89
HOW MUCH EFFORT SHOULD BE EMPLOYED FOR SURVEYING A LOW-DIVERSITY AMAZONIAN MAMMAL ASSEMBLAGE USING LINE-TRANSECTS?	90
<i>Abstract</i>	90
<i>Literature cited</i>	95
<i>Appendix</i>	99
<i>Supporting Information</i>	99
SÍNTESE	102
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	105
APÊNDICES	124
APÊNDICE A	125
APÊNDICE B	126
ANEXOS	127
ANEXOS.....	127

LISTA DE TABELAS

MATERIAIS E MÉTODOS

Tabela 1 – Registros de alimentação coletados durante levantamento por transecção linear entre abril de 2009 e abril de 2010 na Estação Ecológica de Maracá.....	34
---	----

CAPÍTULO 1

Tabela 1 – Abundância dos primatas frugívoros registrados na Estação Ecológica de Maracá.....	56
Tabela 2 – Resultados dos modelos mostrando a relação entre a abundância dos primatas frugívoros e da abundância de frutos.....	57

CAPÍTULO 2

Tabela 1 – Porcentagem de consumo e características dos frutos consumidos frequentemente por <i>Ateles belzebuth</i> na Estação Ecológica de Maracá.....	76
Tabela 2 – Estimativas da chance de consumo dos frutos por <i>Ateles belzebuth</i> baseada em suas características morfológicas e nutricionais.....	77
Tabela S1 – Correlação de Spearman das características morfológicas e nutricionais dos frutos disponíveis durante a estação seca na Estação Ecológica de Maracá.....	78
Tabela S2 – Correlação de Spearman das características morfológicas e nutricionais dos frutos disponíveis durante a estação chuvosa na Estação Ecológica de Maracá.....	78

CAPÍTULO 3

Tabela 1 – Variação do peso úmido da polpa (g) de quatro frutos consumidos por <i>Ateles belzebuth</i> , entre 2009 (seca) e 2011 (chuva).....	88
---	----

CAPÍTULO 4

Tabela 1 – Estimativas da riqueza de mamíferos frugívoros e esforço amostral na Estação Ecológica de Maracá.....	98
Tabela S1 – Abundância dos mamíferos registrados neste estudo.....	99

APÊNDICES

Apêndice A – Características morfológicas e nutricionais dos frutos frequentemente consumidos por <i>Ateles belzebuth</i> durante este estudo.....	125
---	-----

LISTA DE FIGURAS

MATERIAIS E MÉTODOS

- Figura 1** – Imagem da área de estudo e vista aérea da parte leste da ilha de Maracá.....35
- Figura 2** – Diagramas climatológicos da área de estudo.....36
- Figura 3** – Localização e distribuição das transecções na área de estudo.....37

CAPÍTULO 1

- Figura 1** – Relação entre a abundância de primatas frugívoros e frutos na Estação Ecológica de Maracá durante o período de escassez de frutos.....58

CAPÍTULO 2

- Figura S1** – Modelo logístico representando a chance de consumo de um determinado fruto baseada em seu conteúdo de lipídio.....79
- Figura S2** – Modelo logístico representando a chance de consumo de um determinado fruto baseado em seu conteúdo de minerais (cinzas).....80

CAPÍTULO 4

- Figura S1** – Ordenação direta da abundância de mamíferos frugívoros distribuídos em seis transecções na Estação Ecológica de Maracá.....100
- Figura S2** – Curvas de extrapolação baseadas em levantamentos realizados pelo método de transecção linear em seis transecções.....101
- Figura S3** – Curvas de extrapolação baseadas em 690 km de levantamentos realizados pelo método de transecção linear.....101

APÊNDICES

- Apêndice B** – Frutos frequentemente consumidos por *Ateles belzebuth* neste estudo.....126

ANEXOS

- Anexos** – Documentação referente à aula de qualificação e tese.....127

INTRODUÇÃO GERAL

A disponibilidade de alimento é uma das mais importantes variáveis bióticas limitando o tamanho das populações, distribuição das espécies e indivíduos, e a sobrevivência dos organismos após distúrbios (Elton 1927; Wrangham 1980; Power 1992; Gould *et al.* 1999; Pavelka & Behle 2005). Portanto, compreender as relações diretas e causais entre a disponibilidade dos recursos alimentares, nutrição e abundância das espécies é crucial para a sua conservação e manejo (Lambert 2007). A estrutura do habitat (MacArthur *et al.* 1962; August 1983) e predação (Terborgh *et al.* 2001) podem ser importantes fatores interferindo na distribuição, abundância e sobrevivência das espécies. No entanto, tais variáveis são secundárias quando comparadas à disponibilidade de alimento, crítica à sobrevivência dos animais (Elton 1927; Wright *et al.* 1999; White 2008; Crampton *et al.* 2011).

Os frutos são componentes fundamentais na dieta de vários vertebrados tropicais (van Schaik *et al.* 1993; Levey *et al.* 1994; Jordano 2000). Evidências de estudos realizados com vários taxa sugerem que a abundância total de frutos é um fator determinante na variação da abundância e diversidade das espécies (Stevenson 2001; Hodgkison *et al.* 2004; Krebs *et al.* 2010; Crampton *et al.* 2011). Por exemplo, a abundância total de frutos é positivamente correlacionada com a riqueza de espécies e biomassa de primatas nos Neotrópicos (Stevenson 2001; Hanya *et al.* 2011).

A sazonalidade na oferta dos frutos também é uma importante variável influenciando a distribuição e abundância dos frugívoros (Hanya *et al.* 2011). Em florestas não sazonais, a produção dos frutos é bem distribuída ao longo dos ciclos anuais (Hilty 1980), dando aos frugívoros a opção de manter um alto consumo de frutos durante o ano (e.g., Talebi *et al.* 2005). No entanto, períodos de escassez de frutos ocorrem de maneira regular e previsível em florestas sazonais (Foster 1977; Foster 1996b). Nestas florestas, a produção dos frutos flutua drasticamente, concentrando-se em alguns poucos picos ao longo do ano, proporcionando períodos de baixa oferta deste recurso para os frugívoros (Mendes Pontes 2000).

Frutos são recursos efêmeros—disponíveis por períodos relativamente curtos—comparados a outros recursos alimentares (e.g., folhas; van Schaik *et al.* 1993; Jordano 2000), e são usualmente produzidos de forma sincronizada entre as diferentes espécies em uma floresta (van Schaik *et al.* 1993; Peres 1994). Em geral, as florestas tropicais sofrem os efeitos da sazonalidade bem marcada na distribuição da pluviosidade, temperatura e disponibilidade de luz (Levey 1988; van Schaik *et al.* 1993; Haugaasen & Peres 2005a; Haugaasen & Peres

2007; Pereira *et al.* 2010). Estas limitações criam períodos de escassez deste recurso, tanto em abundância quanto em diversidade (van Schaik *et al.* 1993; Stevenson *et al.* 2008). Os períodos de escassez podem ainda ocorrer de forma irregular e imprevisível devido à influência de eventos climáticos incomuns (e.g., secas severas), restringindo ainda mais a disponibilidade dos frutos para os frugívoros (Foster 1977; Foster 1996a; Gould *et al.* 1999; Wright *et al.* 1999). Apesar do amplo reconhecimento da importância da sazonalidade, poucos estudos têm considerado a limitação sazonal na oferta e qualidade nutricional dos frutos e seus efeitos na distribuição e consumo deste recurso pelos animais (Foster 1977; Levey 1988; White 1998; Pereira *et al.* 2010).

Baseado em estimativas de produção de energia e requerimentos energéticos dos primatas, estudos anteriores concluíram não haver limitação ecológica pela oferta de frutos em uma floresta pluvial na Guatemala. A produção de frutos excederia os requerimentos energéticos dos primatas (Coelho Jr. *et al.* 1976a; Coelho Jr. *et al.* 1976b). No entanto, estudos mais recentes utilizando técnicas fisiológicas têm demonstrado que os primatas são limitados pela disponibilidade dos recursos durante os períodos de escassez de frutos (Knott 1998; Vogel *et al.* 2012). Por exemplo, durante longos períodos de escassez de frutos, orangotangos (*Pongo pygmaeus*) catabolizam suas reservas energéticas (i.e., queimam a gordura acumulada durante períodos de fartura), perdendo peso. Além disso, esta espécie passa a consumir cascas de árvores e folhas, alimentos ricos em proteína, mas relativamente duros quando comparados aos frutos (Knott 1998; Vogel *et al.* 2012). Estas evidências sugerem que os primatas enfrentam períodos relativamente severos de deficiência nutricional.

É provável que seja a qualidade do recurso disponível, e não a sua abundância, o fator mais crítico para os animais (White 2008), definindo os períodos de escassez de recursos da perspectiva dos frugívoros, mas este aspecto ainda continua pouco explorado. Apesar do grande avanço testemunhado nos últimos anos em relação às estratégias usadas pelos primatas folívoros para superar as dificuldades impostas pela escassez ou diferenças na qualidade das folhas (Glander 1978; Ganzhorn 1992; Teaford *et al.* 2006), estudos voltados para a escolha dos frutos e a qualidade deste recurso entre os frugívoros ainda são escassos. Além disso, são principalmente concentrados nas características estruturais ou físicas das fontes de alimento, abundância dos recursos em geral, ou características visuais e morfológicas dos frutos (Julliot 1996; Martins 2008; Kunz & Linsenmair 2010).

O balanço apropriado de nutrientes é fundamental para a sobrevivência dos primatas. Para manterem-se devidamente nutridos eles têm que tomar decisões complexas em relação à exploração dos seus recursos alimentares que variam amplamente em natureza e conteúdo

(Heiduck 1997; McConkey *et al.* 2003). Frutos de diferentes espécies apresentam grande variação nutricional, implicando que cada espécie tem um valor diferente como alimento para os primatas (Oates 1987). Apesar disso, vários estudos não levam em consideração esta variabilidade assumindo que todos os frutos são alimentos altamente nutritivos para os primatas. Presumir que os frutos apresentam valores constantes como alimento pode levar à conclusão de que a oferta deste recurso não seria limitante para os frugívoros (e.g., Coelho Jr. *et al.* 1976a).

A escolha dos frutos consumidos pelos primatas está relacionada à capacidade de manipulação, digestão e requerimentos energéticos de uma determinada espécie (McConkey *et al.* 2002). A maioria dos primatas consome frutos regularmente (Chivers & Santamaría 2004). Em alguns casos, os frutos correspondem à maior parte da dieta de alguns primatas (e.g., *Ateles* spp.; Di Fiore *et al.* 2008). Apesar da grande importância dos frutos para os primatas neotropicais (Ganzhorn *et al.* 2009), relativamente poucos estudos avaliaram os mecanismos de escolha deste recurso (Frazão 1992; Kinzey & Norconk 1993; Setz 1993; Julliot 1996; Heiduck 1997; Stevenson 2004; Martins 2008; Stevenson 2011), particularmente considerando o gênero *Ateles* (Kinzey & Norconk 1990; Stevenson & Link 2010). Alguns destes estudos concluíram que os primatas apresentam uma estratégia oportunista, onde os alimentos são consumidos de acordo com a sua disponibilidade (Setz 1993; Stevenson & Link 2010). A escolha de um determinado recurso/característica que ocorre proporcionalmente à sua ocorrência no ambiente pode indicar a adoção de uma estratégia oportunista no uso dos recursos alimentares (Schoener 1971; Oates 1987). Entretanto, estudos considerando o conteúdo nutricional das espécies consumidas, a abundância dos nutrientes no ambiente e sua variação sazonal ainda são escassos.

A influência do clima e particularmente, das mudanças climáticas na disponibilidade e qualidade dos frutos dificulta o entendimento da ecologia alimentar dos primatas. As mudanças climáticas afetam a biologia de plantas e animais (Hannah *et al.* 2002; Walther *et al.* 2002; Parmesan 2006), mas vários estudos ilustram as complexidades desta interação (Foster & McDiarmid 1983; Foster 1996a; Wright *et al.* 1999; Chapman *et al.* 2005; Mandujano 2006; Krebs *et al.* 2008; Krebs *et al.* 2009; Magnusson *et al.* 2010). Por exemplo, enquanto alguns estudos apontam para uma diminuição da abundância dos frutos e consequente aumento da mortalidade de animais relacionado aos eventos de *El Niño* (Wright *et al.* 1999), outros apontam para o aumento na produção geral dos frutos (Mandujano 2006). Modelagens recentes mostraram a influência negativa das variações extremas do clima, causadas pelo *El Niño*, na dinâmica populacional e sobrevivência dos primatas frugívoros

(Wiederholt & Post 2010). Apesar disso, evidências empíricas dos impactos diretos das secas na oferta dos frutos para os primatas ainda são escassas.

Embora o *El Niño* seja um evento natural, é provável que a frequência e intensidade deste evento aumentem no futuro, como reflexo das mudanças climáticas atuais. Na Amazônia, o *El Niño* causa diminuição da pluviosidade e seca. O aumento da frequência e intensidade das secas severas são algumas das mais importantes consequências das mudanças climáticas e aumento da temperatura global (Jentsch *et al.* 2007; Smith 2011). Muitas florestas tropicais têm experimentado secas severas com maior frequência atualmente (Borchert 1998; Hulme & Viner 1998; Marengo *et al.* 2008; Lewis *et al.* 2011). Embora o destino das florestas na Amazônia à luz destas mudanças ainda esteja em debate, é muito provável que elas irão experimentar a intensificação das secas em um futuro próximo. Na verdade, a região norte da Amazônia já vem sofrendo os efeitos desta intensificação (Malhi *et al.* 2008). A Amazônia figura entre as florestas com a maior diversidade biológica do planeta (Mittermeier *et al.* 2003), mas os efeitos da intensificação das secas nesta importante região ainda permanecem incertos e pouco explorados.

Mas por que os primatas?

Os primatas são bons modelos para testar os efeitos da escassez dos recursos alimentares. Diferente de outros animais tais como aves, morcegos e grandes mamíferos que se locomovem por grandes áreas (e.g., migrações, nomadismo) em busca de alimento (Fryxell & Sinclair 1988; Levey 1988; Loiselle & Blake 1991; Fragoso 1998b; Hodgkison *et al.* 2004), os primatas possuem, em sua maioria, áreas de vida limitadas. Esta limitação restringe o acesso dos primatas aos recursos alimentares disponíveis em uma área relativamente restrita (e.g., Foster 1977; Sherman & Eason 1998). Além disso, os frutos perfazem uma fração considerável da dieta da maioria dos primatas (Chivers & Santamaría 2004) e sua oferta está diretamente relacionada a eventos importantes do ciclo de vida destes organismos, como a reprodução (Goldizen *et al.* 1988). Diferente de outros alimentos consumidos pelos primatas (e.g., insetos), frutos são alimentos conspícuos e facilmente detectáveis (Levey 1988). Apesar de sua importância para os primatas, relativamente poucos estudos foram realizados até o momento para entender os efeitos da escassez deste recurso sobre os primatas frugívoros (Janson & Chapman 1999; Milton *et al.* 2005; Marshall & Leighton 2006), particularmente em ambientes sazonais. Sendo animais de vida longa e com baixas taxas reprodutivas (Charnov & Berrigan 1993), os primatas podem responder mais sutilmente às flutuações na

disponibilidade dos recursos alimentares durante períodos regulares de escassez, mas podem ser muito mais seriamente afetados caso estas flutuações tornem-se frequentes ou intensas. Pelas razões acima mencionadas (ver também capítulo 1, este volume), este estudo foi focado, principalmente, nos primatas e nos frutos que eles consomem.

Implicações da ecologia alimentar para a conservação

O estudo da ecologia nutricional não é apenas uma mera curiosidade acadêmica. Entender os mecanismos de uso dos recursos pode auxiliar na conservação das espécies de primatas de diversas maneiras. Exemplos incluem o auxílio na tomada de decisões de manejo (e.g., adequação de projetos de corte seletivo e dieta de animais em cativeiro), identificação de recursos críticos e na conservação das espécies vegetais e habitats. Além disso, o conhecimento destes mecanismos pode propiciar um melhor entendimento dos processos de dispersão e predação de sementes. A dieta e a nutrição estão ligadas a praticamente todos os aspectos da vida dos primatas e entender como eles lidam com as adversidades do meio para manter-se nutridos é essencial para entender sua ecologia, evolução e conservação (Lambert 2007).

Grande parte das espécies de primatas encontra-se sob algum grau de ameaça (Strier 2007; Estrada 2009). A caça, desmatamento, fragmentação e aquecimento global—todas resultantes das atividades humanas—são algumas das mais importantes ameaças enfrentadas pelos primatas atualmente (Cowlshaw & Dunbar 2000; Strier 2007; Estrada 2009). Enquanto as consequências de algumas destas ameaças já foram bem estudadas e compreendidas (Johns 1986; Johns & Skorupa 1987; Peres & Johns 1991-1992; Peres 2001; Isaac & Cowlshaw 2004; de Thoisy *et al.* 2009; Chaves *et al.* 2012), outras continuam pouco estudadas até o presente, como no caso dos efeitos das mudanças climáticas sobre os primatas (Dunbar 1998; Dunham *et al.* 2010; Wiederholt & Post 2010; Capítulo 3, este volume).

Conhecer as relações entre a disponibilidade de alimento, dieta e tamanho populacional é essencial para entender a capacidade de suporte de um determinado ambiente e deveria fazer parte de qualquer programa de conservação *in situ* (Milton 1996; Cowlshaw & Dunbar 2000; Chapman *et al.* 2003; Lambert 2007). Entender como a flexibilidade alimentar ajuda os primatas a lidar com as adversidades do ambiente pode fornecer importantes informações para decisões relacionadas ao manejo de espécies ameaçadas. É possível que limitações nutricionais contribuam de forma significativa à vulnerabilidade das espécies a distúrbios antropogênicos. Por exemplo, um estudo recente mostrou diferenças significativas na dieta de

Ateles geoffroyi quando isolados em pequenos fragmentos no México, comparativamente à dieta registrada em florestas contínuas; grupos isolados aumentaram a proporção de tempo investido no consumo de folhas (Chaves *et al.* 2012). Estudos sobre a ecologia nutricional dos primatas na natureza também são críticos para o sucesso de ações de conservação *ex-situ*. Manter e reproduzir primatas ameaçados de extinção em cativeiro tem sido uma abordagem utilizada com frequência; com sucesso em alguns casos (e.g., mico-leão-dourado, *Leontopithecus rosalia*). Mas tem sido fadada ao fracasso em outras circunstâncias, provavelmente, pela dificuldade em manter espécies com dietas complexas adequadamente nutridas em cativeiro (e.g., colobus-vermelho, *Ptilocolobus badius*) (Lambert 2007).

Talvez um dos maiores problemas atualmente para a conservação dos primatas frugívoros seja a relação entre as mudanças climáticas e a disponibilidade de recursos alimentares. Vários estudos têm demonstrado uma ligação tênue entre o clima e a disponibilidade de recursos para os animais (Wright *et al.* 1999; Bolger *et al.* 2005; Wright & Calderón 2006; Krebs *et al.* 2009). As dinâmicas populacionais dos primatas podem ser significativamente alteradas devido às perturbações ambientais resultantes das mudanças climáticas (Dunham *et al.* 2010; Wiederholt & Post 2010, 2011). Determinar possíveis efeitos das mudanças climáticas na disponibilidade dos recursos e ecologia alimentar dos primatas pode ajudar a entender se, ou como, eles se adaptarão às mudanças que já vem ocorrendo e como elas afetarão a sobrevivência destes organismos.

Apresentação dos capítulos

Poucas tentativas foram realizadas a fim de investigar como a abundância dos frutos interage com a sazonalidade influenciando as atividades dos frugívoros nas florestas tropicais. Frutos são recursos efêmeros e seu arranjo espaço-temporal pode afetar a distribuição dos frugívoros, mas estudos investigando esta relação são escassos. Estudos anteriores indicaram que a produção total dos recursos alimentares limita a abundância dos frugívoros, mas os efeitos da sazonalidade na distribuição dos recursos eram, geralmente, negligenciados. Além disso, mesmo entre grupos relativamente bem estudados, como no caso das aves, existem discrepâncias, indicando que este assunto ainda necessita de mais estudos. Portanto, no capítulo 1, foram investigadas as relações da assembleia de primatas frugívoros e os frutos a fim de entender como os primatas lidam com os períodos de escassez do seu principal recurso alimentar. Além disso, investigou-se se a oferta de grupos específicos de frutos, considerados importantes em outras florestas (e.g., recursos-chave) relacionava-se com a distribuição dos

primatas na área de estudo. Por último, discutiu-se como a biologia das diferentes espécies influencia suas estratégias para lidar com os períodos de escassez de frutos. O entendimento das estratégias que os frugívoros usam para contornar os períodos de escassez de recursos alimentares pode ajudar no manejo e conservação destes organismos e no delineamento de novas unidades de conservação.

No segundo capítulo, a ecologia alimentar de uma espécie ameaçada de extinção (IUCN 2011), o coatá (*Ateles belzebuth*, Atelidae), foi estudada para entender como este primata altamente frugívoro e de grande porte, comparado às demais espécies Neotropicais, contorna os longos períodos sazonais de escassez de frutos na área de estudo. A estratégia de forrageamento deste primata ainda é foco de debate. Foram investigadas as diferenças nutricionais e morfológicas dos frutos consumidos pela espécie em comparação aos frutos disponíveis na área de estudo. Além disso, a escolha dos frutos consumidos por este primata foi investigada.

O terceiro capítulo abrange um problema atual, mas ainda bastante controverso, o efeito das mudanças climáticas sobre os alimentos dos frugívoros. Como mostrado anteriormente, as variações climáticas podem afetar a produção dos frutos. O aumento da frequência e intensidade das secas, resultante do aquecimento global, certamente afetará a disponibilidade de alimento para os frugívoros, mas evidências diretas destes efeitos são bastante escassas, particularmente na Amazônia. Embora alguns estudos já tenham investigado os efeitos das secas severas sobre a mortalidade das árvores e variação da abundância de frutos, ainda pouco se sabe sobre seu efeito sobre a produção de polpa dos frutos em florestas sazonais.

Apesar de ser um manuscrito essencialmente metodológico, os resultados obtidos no quarto capítulo conectaram-se com os objetivos gerais deste estudo e tem caráter complementar. Seu objetivo principal foi testar se o esforço amostral sugerido para a determinação da riqueza em outras florestas da Amazônia poderia ser usado em uma floresta altamente sazonal, com baixa abundância e riqueza de espécies de mamíferos frugívoros. Estudos anteriores sugeriram que um esforço amostral de 100 km seria suficiente para determinar a riqueza local de mamíferos de médio e grande porte nas florestas da Amazônia, usando transecções lineares. Entretanto, assembleias com baixa diversidade, como no caso da ESEC Maracá, poderiam necessitar de um esforço maior visto que, em sua maioria, estas assembleias são formadas por várias espécies com baixas densidades. A baixa abundância resultaria em uma maior dificuldade para o registro de ‘novas’ espécies. Desta forma, um maior esforço amostral poderia ser necessário para amostragens realizadas em assembleias com baixa diversidade.

OBJETIVOS

Objetivo geral

O objetivo geral deste estudo foi investigar a relação entre primatas frugívoros e diversos aspectos ecológicos relacionados às limitações impostas pela flutuação na disponibilidade dos frutos em uma floresta sazonal.

Objetivos específicos

1. Investigar o efeito da flutuação espaço-temporal na disponibilidade dos frutos na ecologia da assembleia de primatas frugívoros na mesoescala em uma floresta sazonal na Amazônia (Capítulo 1)
 - i. Examinar se os primatas concentram-se em locais onde a abundância de frutos é maior, independentemente da sazonalidade na distribuição deste recurso;
 - ii. Avaliar se os primatas exibem diferentes respostas às flutuações na disponibilidade dos frutos de acordo com seus requerimentos ecológicos;
 - iii. Investigar a influência de determinados grupos de frutos (palmeiras e sapotáceas), considerados importantes alimentos em outras florestas tropicais, na distribuição dos primatas.

2. Investigar possíveis diferenças na composição da dieta e nos padrões de escolha dos frutos baseado nas características morfológicas e nutricionais dos frutos consumidos por *Ateles belzebuth*, sujeita às flutuações drásticas na produção dos frutos (Capítulo 2)
 - i. Identificar o perfil nutricional dos frutos consumidos por *A. belzebuth* na ESEC Maracá;
 - ii. Identificar características (ou conjuntos de características) responsáveis pela inclusão de determinados frutos na dieta de *A. belzebuth*;
 - iii. Avaliar se as características dos frutos consumidos por *A. belzebuth* refletem a disponibilidade destas características no conjunto de espécies na área de estudo.

3. Investigar possíveis variações na produção de polpa dos frutos entre períodos com pluviosidade contrastante (período seco e chuvoso) em uma floresta sazonal (Capítulo 3)
 - i. Comparar a quantidade de polpa disponível para os primatas frugívoros durante e após uma seca severa.

4. Investigar se o esforço amostral mínimo sugerido para estimar a riqueza de mamíferos em outras florestas da Amazônia seria adequado para levantamentos em uma floresta com baixa diversidade (Capítulo 4)
 - i. Testar se o esforço sugerido de 100 km/trilha é suficiente para obter dados robustos da riqueza de espécies de mamíferos;
 - ii. Em caso negativo, propor uma estimativa do esforço necessário para amostragem em assembleias com baixa diversidade.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

Localização

A Estação Ecológica de Maracá (ESEC Maracá) é um enorme sistema de ilhas com aproximadamente 101.300 ha, formada pela bifurcação do rio Uraricoera. Esta unidade de conservação está localizada no limite dos municípios de Alto Alegre e Amajari no norte do estado de Roraima, distante aproximadamente 130 km de Boa Vista, a capital do estado (3°21'44"N, 61°26'01"W). Maracá é a maior ilha deste arquipélago (Figura 1). A reserva está localizada no limite entre a Floresta Amazônica e as savanas do Escudo das Guianas (Rio Branco-Rupununi; Furley & Ratter 1990) (Figura 1). Em função de sua localização, grande parte da ecologia desta floresta sazonal está relacionada a este ambiente de ecótone, de forma que, a ESEC Maracá possui traços e elementos dos dois ambientes em sua flora e fauna. Por exemplo, a enorme abundância de palmeiras existente na ilha pode ser relacionada à similaridade das florestas nesta reserva com as florestas ocorrentes em áreas de savana próximas (Mendes Pontes 2000).

Pesquisas anteriores

Várias pesquisas foram realizadas na ESEC Macará, principalmente no final da década de 80 quando um grande projeto foi desenvolvido na ilha com o objetivo de entender a dinâmica e biodiversidade do ecossistema desta floresta sazonal recentemente transformada em unidade de conservação (Hemming 1989). Sob os auspícios do “Projeto Maracá”, vários estudos e levantamento ecológicos rápidos foram realizados com diversos taxa, tais como insetos, anfíbios e répteis, mamíferos de pequeno e grande porte (Nunes *et al.* 1988; Barnett & Cunha 1998; Fragoso 1998a), mas indubitavelmente, as maiores contribuições deram-se no estudo da flora da reserva e sua interação com o meio abiótico (Milliken & Ratter 1989; Furley & Ratter 1990; Thompson *et al.* 1992; Milliken & Ratter 1998). Outras pesquisas independentes ocorreram na reserva, principalmente focadas na ecologia da floresta e dos grandes mamíferos e répteis que nela ocorrem (Moskovits 1985; Nunes 1995; Mendes Pontes 1997; Nascimento & Proctor 1997; Fragoso 1998b; Nunes 1998; Mendes Pontes 1999, 2000; Silvius & Fragoso

2003; Strong & Fragoso 2006). A maior parte destas pesquisas deu-se nas florestas e savanas que ocorrem no extremo leste da ilha (Figura 1) e apenas um pequeno número de levantamentos rápidos ocorreu na parte ocidental, basicamente, aquelas relacionadas à flora (Hemming 1989; Milliken & Ratter 1998).

Clima

Uma das características mais marcantes da região onde este estudo foi realizado é a sua acentuada sazonalidade climática. Pluviosidade e temperatura variam consideravelmente ao longo do ano. A pluviosidade média acumulada na ESEC Maracá é de aproximadamente 2.158 mm anuais—embora exista uma considerável flutuação interanual (1.200–2.800 mm)—distribuída em duas estações bem definidas: uma estação chuvosa que ocorre entre abril e setembro e uma estação seca entre outubro e março (Moskovits 1985; Thompson *et al.* 1992; Mendes Pontes 2000) (Figura 2). Apenas cerca de 20% da precipitação acumulada anual cai durante a estação seca na área de estudo. A temperatura média na área de estudo é de aproximadamente 30°C, apresentando uma variação aproximada de 3–5°C entre as estações (Moskovits 1985; Mendes Pontes 2000).

Entretanto, como ocorrido em outras partes da Amazônia (Lewis *et al.* 2011), a ESEC Maracá passou por uma seca severa em 2009, induzida por um evento de *El Niño* (precipitação acumulada anual = 1.434 mm), resultando em oito meses secos (precipitação abaixo dos 100 mm mensais). Em contraste, o período de 2010–2011 foi particularmente chuvoso, seguindo um evento de *La Niña* (precipitação acumulada anual média = 2.560 mm; número médio de meses secos = 3,5) (Figura 2).

Geomorfologia

Em geral, os solos na ESEC Maracá são secos, distróficos (pobres em nutrientes, matéria orgânica e com alta acidez) e tem textura arenosa (Thompson *et al.* 1992). A altitude na reserva varia entre 80-400 m acima do nível do mar. O relevo na parte leste da ilha é plano, com poucas ondulações no terreno. As partes central e oeste, entretanto, apresentam relevo mais acidentado, com elevações de até 400 m. A ilha mostra evidências de fraturas relacionadas a efeitos tectônicos, que influenciam fortemente sua drenagem (Thompson *et al.* 1992). A parte leste da ilha, onde este estudo foi desenvolvido, é recortada por vários lagos e

igarapés, que em sua maior parte, secam completamente durante a estação seca pronunciada (e.g., Fragoso 1998b; IM observação pessoal).

Flora

Cerca de 95% da ESEC Maracá é coberta por floresta sazonal, ombrófila de terras baixas não-alagada, não-perturbada e uma porção menor pelas savanas e áreas alagáveis com vegetação predominantemente baixa e buritizais (Milliken & Ratter 1998). Dentre as florestas, dois tipos predominantes podem ser identificados, as florestas de terra firme e florestas mistas (Mendes Pontes 2000). A vegetação predominante na parte leste da ilha onde este estudo foi desenvolvido é a floresta de terra firme, intercalada por pequenas porções de savana e florestas inundadas dominadas pela palmeira arbórescente *Mauritia flexuosa*. O dossel desta floresta atinge uma altura aproximada entre 25-35 m, e uma área basal de até 54 m²/ha, considerando as árvores com diâmetro acima do peito ≥ 10 cm. Esta floresta é pouco diversa, considerando os padrões amazônicos, contendo entre 80-160 espécies de árvores de dossel e sub-bosque (Milliken & Ratter 1998; Mendes Pontes 1999). Algumas espécies encontradas neste tipo florestal perdem suas folhas durante a estação seca. As florestas mistas possuem composição florística e altura similares, mas uma maior diversidade e área basal menor quando comparada com a anterior. Uma das características principais deste tipo florestal é a densidade relativamente alta de *Peltogyne gracilipes* e uma deciduidade maior durante a estação seca (Nascimento *et al.* 1997; Milliken & Ratter 1998; Mendes Pontes 2000). No entanto, este tipo florestal é mais comumente encontrado nas porções central e ocidental da ilha (Milliken & Ratter 1998). Descrições mais detalhadas dos diferentes tipos florestais e listas mais completas das espécies ocorrentes nesta reserva podem ser encontradas em outros estudos (Milliken & Ratter 1989; Mendes Pontes 1997; Milliken & Ratter 1998; Mendes Pontes 2000).

Estudos preliminares da composição química da flora em Maracá revelaram que, em geral, as folhas exibem baixas concentrações de nitrogênio (N) e fósforo (P) e altas concentrações de cálcio (Ca), ao contrário dos frutos. Adicionalmente, os frutos apresentam altas concentrações de potássio (K). A concentração de K e N nas folhas mostrou um padrão sazonal (Scott *et al.* 1992). A concentração de nutrientes nas folhas de diferentes espécies em Maracá não foi estritamente correlacionada com o conteúdo de nutrientes presentes no solo (Thompson *et al.* 1992). Embora a floresta esteja sobre um solo pobre em nutrientes, o conteúdo químico dos recursos vegetais não acompanha esta escassez (Scott *et al.* 1992). Esta

relação poderia indicar que mesmo florestas em solos pobres podem alocar um conteúdo nutritivo relativamente alto em seus frutos e folhas, o que tem implicações óbvias para os animais, uma vez que agregam valor ao seu alimento.

Fauna

A assembleia dos mamíferos desta ilha altamente heterogênea e sazonal é relativamente pobre em espécies quando comparada com outras assembleias em outras florestas Neotropicais (Janson & Emmons 1990; Malcolm 1990; Haugaasen & Peres 2005a; de Thoisy *et al.* 2008; Mendes Pontes *et al.* 2010; Sampaio *et al.* 2010; Munari *et al.* 2011). Os mamíferos da ESEC Maracá apresentam baixas abundâncias e densidades populacionais (Mendes Pontes 2004; Mendes Pontes *et al.* 2010). Este cenário de baixa abundância e densidade de mamíferos está de acordo com o padrão descrito por Emmons (1984) para as florestas do Escudo das Guianas, comparado com outras florestas amazônicas. Por exemplo, um esforço amostral de 1.180 km usando transecções lineares na ESEC Maracá, não foi suficiente para registrar um grande número de mamíferos de médio e grande porte nesta área (Mendes Pontes 2004; Mendes Pontes *et al.* 2010).

Distúrbios ambientais como a caça, desmatamento ou queimadas não devem ser responsáveis por este padrão por se tratar de uma unidade de conservação de uso restrito, com acesso estritamente limitado. Embora as florestas na ESEC Maracá sejam consideradas não perturbadas, registros de caça (Mendes Pontes 2000), carvão no solo (Thompson *et al.* 1992), e cicatrizes de queimadas nas árvores (Barlow *et al.* 2010) sugerem que tais distúrbios possam ter ocorrido com alguma frequência no passado. Estas observações poderiam trazer implicações importantes para a interpretação da composição e estrutura da assembleia de mamíferos nesta floresta, já que ela ainda poderia estar se recuperando destes distúrbios.

Cinco espécies de primatas diurnos foram previamente registradas na ESEC Maracá: *Alouatta macconnelli*, *Ateles belzebuth*, *Cebus olivaceus*, *Sapajus apella*, *Saimiri sciureus* (Nunes *et al.* 1988; Mendes Pontes 1997). No entanto, a ausência de *Sapajus apella* atualmente sugere que ele possa ter se extinguido ou nunca ter existido nesta reserva (Mendes Pontes 2000; Cordeiro *et al.* 2009; este estudo).

Outros importantes frugívoros que ocorrem na ilha são tucanos (*Ramphastus* spp.), jacamins (*Psophia* sp.), jabutis (*Geochelone* spp.) (Moskovits 1985), catetos (*Pecari tajacu*) e queixadas (*Tayassu pecari*) (Fragoso 1998a; Fragoso 1998b), e cutias (*Dasyprocta agouti*) (Silvius & Fragoso 2003). Listas mais completas da fauna de mamíferos da ESEC Maracá

podem ser encontradas em outras publicações (Nunes & Bobadilla 1997; Barnett & Cunha 1998; Nunes *et al.* 1998; Mendes Pontes *et al.* 2010) ou na página da ESEC Maracá (<http://esecmaracarr.blogspot.com.br>).

Coleta de dados

Levantamento de mamíferos

O levantamento por transecção linear dos mamíferos de médio e grande porte foi realizado mensalmente, entre abril de 2009 e abril de 2010 (exceto dezembro de 2009), em transecções localizadas nas florestas de terra-firme do leste da ESEC Maracá (Figura 3A–B). Estas transecções fazem parte de uma grade de trilhas pré-estabelecidas nesta unidade de conservação através do Programa de Pesquisas em Biodiversidade, que tem se estabelecido em vários locais na Amazônia (PPBio; Magnusson *et al.* 2005; Costa & Magnusson 2010). A grade PPBio era composta por 12 transecções com cinco quilômetros de comprimento, sendo seis delas posicionadas no sentido leste-oeste, e as demais no sentido norte-sul. Por razões logísticas, apenas as transecções posicionadas no sentido leste-oeste foram usadas neste estudo (Figura 3B). Especialmente para o primeiro capítulo, estas transecções foram subdivididas em transecções com 2 km de comprimento (Figura 3A). Isto foi necessário para reduzir possíveis efeitos associados à grande heterogeneidade ambiental da área de estudo (Mendes Pontes 1997; Milliken & Ratter 1998). A distância mínima entre as transecções era de 1 km. As transecções eram marcadas a cada 50 metros com canos de PVC contendo placas de alumínio numeradas.

O levantamento dos mamíferos seguiu protocolos padronizados (Peres 1999; Mendes Pontes & Magnusson 2009). As transecções foram percorridas a uma velocidade constante de aproximadamente 1,5 km/h, de forma unidirecional, entre 0630–1030 h e 1300–1700 h. As transecções foram percorridas em sequência de forma que todas fossem amostradas antes que a primeira fosse novamente percorrida. Desta forma, amostragens em uma mesma transecção foram realizadas com intervalos de 3-6 dias. Levantamentos consecutivos nas mesmas transecções foram realizados em direção alternada. Este rigoroso esquema de rotação padronizado foi usado para minimizar possíveis vieses espaço-temporais na distribuição dos mamíferos e para maximizar a independência dos registros (Ferrari 2002; Mendes Pontes & Magnusson 2009). Mais detalhes sobre o esforço amostral realizado será encontrado em cada um dos capítulos a seguir. Todos os mamíferos diurnos ou catemerais pesando >500 g

avistados foram registrados. Registros indiretos da ocorrência das espécies nas transecções (e.g., vocalizações) não foram considerados nestes levantamentos; somente os registros visuais (i.e., avistamentos) foram computados. Quando uma determinada espécie foi detectada, as seguintes informações foram registradas: espécie encontrada, data e hora dos avistamentos e posição na transecção—distância entre o início da transecção e o local do registro, determinada de acordo com o cano numerado mais próximo.

Cada transecção foi considerada uma unidade amostral. Considerando que o número de avistamentos por transecção foi baixo para calcular estimativas robustas da densidade dos mamíferos, as abundâncias foram expressas como taxas de avistamento dos grupos, estimadas dividindo-se o número de avistamentos em uma determinada transecção pelo esforço total realizado na mesma (Capítulos 1 e 4, este volume). No caso de animais que se subdividem em agrupamentos menores do que o tamanho total do grupo social (e.g., *Ateles belzebuth*), estas taxas devem ser consideradas como taxas de avistamento dos agrupamentos (Mendes Pontes *et al.* 2012).

Levantamento da oferta de frutos

O monitoramento da flutuação da oferta de frutos e a coleta de amostras foram realizados entre maio de 2009 e abril de 2010 (11 campanhas de coleta), resultando em um esforço mensal de 30 km mensais (esforço total = 330 km). O registro dos frutos ocorreu nas mesmas transecções onde o levantamento dos mamíferos foi realizado, permitindo a obtenção de estimativas confiáveis da flutuação da oferta dos frutos da perspectiva dos frugívoros (Levey 1988). O levantamento de frutos no chão (Zhang & Wang 1995) foi a metodologia usada no registro da flutuação da oferta de frutos neste estudo, uma vez que este método mostrou-se bastante efetivo e eficiente em outros estudos (Julliot & Sabatier 1993; Zhang & Wang 1995; Mendes Pontes 2000). Este método fornece estimativas comparáveis a outras metodologias frequentemente utilizadas, como a observação das copas das árvores, além de apresentar algumas vantagens, conforme descrito a seguir. Este método evita o efeito da probabilidade de concentração que pode ocorrer frequentemente em levantamentos que utilizam armadilhas de frutos (e.g., quando as armadilhas de frutos são posicionadas embaixo de algumas espécies muito produtivas, como as figueiras) (Zhang & Wang 1995; Stevenson *et al.* 1998). O uso desta metodologia de coleta garantiu ainda uma maior detectabilidade dos frutos pequenos. Estes frutos dificilmente seriam detectados durante a inspeção das copas das árvores altas,

mas puderam ser facilmente encontrados no chão abaixo destas. Além disso, este é um método simples, prático e que não dispende grande custo financeiro.

No entanto, o levantamento de frutos no chão pode acarretar alguns vieses na amostragem, uma vez que sua estimativa é residual (Terborgh 1983). Os primatas, foco principal deste estudo, alimentam-se nas copas das árvores e, portanto, estimativas da abundância de frutos no chão, abaixo destas copas, poderiam ser pouco acuradas (e.g., a abundância de frutos no chão poderia não refletir sua abundância nas copas). Além disso, pode haver uma assincronia entre o aparecimento dos frutos no chão em relação às copas (Zhang & Wang 1995). Finalmente, o consumo dos frutos pelos frugívoros poderia mascarar a real abundância de frutos, embora outros estudos tenham mostrado que este viés não seria relevante (Chapman *et al.* 1994). O uso da área da transecção coberta por frutos ao invés da sua abundância, entretanto, poderia minimizar estes potenciais vieses e, portanto, a primeira medida foi usada neste estudo (ver abaixo).

O levantamento de frutos no chão seguiu um protocolo padronizado (Zhang & Wang 1995), consistindo na busca por frutos caídos ao longo de uma transecção de área conhecida ($2000 \times 0,5$ m; Capítulo 1, este volume), em intervalos de tempo regulares, ocorrendo mensalmente, neste caso. A extensão da transecção coberta por frutos foi medida com o auxílio de uma trena e multiplicada pela largura da mesma, resultando na área da transecção coberta por frutos (FFA da sigla em inglês; ver capítulo 1, este volume). A FFA foi definida como um trecho contínuo de frutos caídos em uma área fixa da transecção dentro da projeção vertical da copa no chão (modificado de Leighton & Leighton 1982). As FFAs individuais dentro de uma mesma transecção foram somadas em nível de espécie ou da assembleia de interesse (e.g., palmeiras), representando a oferta de frutos para os frugívoros neste estudo (Capítulo 1, este volume).

Devido às dificuldades inerentes da coleta de frutos em árvores muito altas, amostras foram coletadas diretamente no chão, embaixo das árvores. Apenas alguns frutos foram coletados de forma aleatória, tomando-se o cuidado apenas para não coletar frutos estragados ou parcialmente consumidos. Em alguns casos, frutos ainda presos aos galhos derrubados pelos primatas também foram coletados. A coleta de poucos frutos por árvore diminui as chances de que variações individuais ou espaciais possam afetar os resultados. Por exemplo, o conteúdo nutricional dos frutos varia entre diferentes árvores, locais e estações climáticas (Chapman *et al.* 2003; Worman & Chapman 2005). Coletas de poucas amostras de frutos representando o maior número de árvores espacialmente separadas foram realizadas, incorporando a variabilidade e representatividade das amostras.

Amostras dos frutos foram acondicionadas em sacos plásticos fechados para evitar a dessecação dos mesmos e levadas para o laboratório da ESEC Maracá, onde foram processadas (Capítulos 2 e 3, este volume). Após o processamento dos frutos, amostras das partes consumidas pelos primatas (e.g., polpa) foram acondicionadas em sacos plásticos fechados novamente e congeladas até seu envio para o laboratório de Nutrição de Peixes da Coordenação de Pesquisas em Aquicultura do Instituto nacional de Pesquisas da Amazônia, em Manaus, onde as análises químicas foram realizadas (Capítulo 2, este volume).

Os frutos foram identificados no menor nível taxonômico possível, através de comparações com amostras em museus e guias de identificação (van Roosmalen 1985a; Ribeiro *et al.* 1999; Mendes Pontes *et al.* no prelo), além da consulta a pesquisadores com grande experiência com algumas espécies e especialistas.

Habituação do grupo de estudo

A habituação dos indivíduos do grupo de estudo é essencial para o estudo dos primatas em vida livre. Primatas não habituados podem modificar seu comportamento na presença de observadores, comprometendo os resultados obtidos em um determinado estudo (Williamson & Feistner 2003; Jack *et al.* 2008). Portanto, o estudo da ecologia alimentar de um grupo de *Ateles belzebuth* com cerca de 20-25 indivíduos (Capítulo 2, este volume) demandou a habituação prévia dos mesmos à presença de observadores.

O tempo de habituação varia entre as espécies, mas o processo em si é simples, consistindo basicamente do acompanhamento contínuo dos indivíduos do grupo pretendido até que eles passem a ignorar a presença dos observadores. Embora este procedimento seja bastante simples trabalhando com espécies que apresentam uma dinâmica social mais coesa (e.g., *Alouatta*), sua realização pode ser muito mais difícil com espécies que apresentam uma dinâmica social fluida (i.e., fissão-fusão), como no caso do gênero *Ateles* (Aureli & Schaffner 2008). Nestes casos, o pesquisador praticamente nunca segue todos os indivíduos do grupo de estudo, mas apenas agrupamentos com alguns poucos indivíduos, ou mesmo indivíduos solitários. A habituação dos indivíduos destas espécies pode durar de meses a anos em alguns casos (e.g., *Pan troglodytes*: Boesch-Achermann & Boesch 1994; Bertolani & Boesch 2008).

A habituação do referido grupo foi realizada entre junho e setembro de 2010. O processo de habituação seguiu um protocolo básico previamente estabelecido (Setz 1991; Williamson & Feistner 2003), envolvendo contatos repetidos com o grupo de estudo ao longo do tempo e a acumulação do tempo de contato com os indivíduos do grupo. O procedimento consistiu no

acompanhamento contínuo de diferentes indivíduos pelo maior tempo possível ao longo do dia, desde o amanhecer (ou do encontro com os indivíduos) até o anoitecer, quando eles se recolhiam para dormir.

Trilhas foram abertas dentro da área de vida estimada para o grupo em um estudo anterior (Nunes 1995) para facilitar a procura dos indivíduos. As trilhas foram percorridas lentamente e silenciosamente por dois observadores independentes, munidos de rádios transmissores. Os coatás eram frequentemente encontrados devido às suas vocalizações. Por isso, os observadores chegavam e saíam da floresta nas primeiras e últimas horas do dia (Bertolani & Boesch 2008), períodos quando os indivíduos pareciam vocalizar com maior frequência. Em outros casos, entretanto, os indivíduos eram localizados enquanto se deslocavam ou se alimentavam nas copas das árvores na área de estudo. Depois de localizados, os coatás eram acompanhados fora das trilhas, por onde quer que fossem. Inicialmente, conversas entre os observadores, movimentos bruscos e o uso do facão foram evitados, sendo estas restrições atenuadas ao longo do processo de habituação. Independentemente da fase de habituação, um esforço foi feito para garantir que os indivíduos do grupo de estudo tivessem consciência de que estavam sendo seguidos pelos observadores (Blom *et al.* 2004).

O grupo de estudo foi considerado habituado após 21 dias, distribuídos em quatro meses (média = 5,3 dias/mês), totalizando 222 h de observação. Três fatores principais podem ter contribuído para a agilidade do processo de habituação deste grupo de estudo: *i*) a proximidade entre a sede da ESEC Maracá, a grade PPBio e a área de vida do grupo, possibilitando que os indivíduos tivessem contato prévio relativamente frequente com pessoas (Hilário 2011); *ii*) os observadores acompanhavam os agrupamentos independentemente aumentando o número de indivíduos acompanhados e o tempo de acompanhamento diário; e *iii*) o fato de que o mesmo grupo já havia sido alvo de outro estudo sistemático a cerca de 20 anos (Nunes 1995, 1998), partindo-se do pressuposto de que o comportamento dos indivíduos previamente habituados influenciou o comportamento daqueles ainda não habituados (Bertolani & Boesch 2008). É possível, entretanto, que nem todos os indivíduos do grupo de estudo tenham se habituado totalmente, já que mesmo após 14 meses de estudo, alguns indivíduos ainda apresentavam comportamentos agonísticos direcionados aos observadores em algumas ocasiões, como observado em outros primatas (Bertolani & Boesch 2008; Jack *et al.* 2008).

Dieta de Ateles belzebuth

Inicialmente, foi feita uma tentativa para determinar a dieta de todas as espécies de primatas na ESEC Maracá através do registro dos alimentos consumidos durante o levantamento por transecção linear (e.g., Poulsen *et al.* 2002). No total, 705 km foram percorridos durante um esforço de 600 h de campo (média diária = 8 h) em 75 dias de observação, distribuídos ao longo de 11 meses. Quando algum primata era registrado alimentando-se durante o levantamento de mamíferos descrito acima, todas as informações referentes ao alimento consumido foram anotadas, incluindo a data e horário de consumo, número de indivíduos alimentando-se, identificação taxonômica do alimento, quando possível. Nestas ocasiões, apenas um registro de alimentação (conforme definido abaixo) foi marcado. Como os indivíduos não eram habituados, eles frequentemente fugiam assim que detectavam a presença do observador. Infelizmente, entretanto, esta amostra não foi suficiente para uma quantificação apropriada da dieta dos primatas, devido ao pequeno número de registros alcançado após esse levantamento (Tabela 1). Portanto, eles foram tratados como registros adicionais no capítulo 2.

Então em uma segunda etapa (Capítulo 2, este volume), a ecologia alimentar de um grupo habitado de *Ateles belzebuth* com cerca de 20-25 indivíduos foi estudada nas florestas de terra-firme do leste da ESEC Maracá. O grupo de estudo foi acompanhado durante 6-8 dias a cada mês, resultando em um esforço total de 921 h de observação (média diária = 11.2 h), distribuído em 81 dias completos ao longo de 11 meses. A observação e registro contínuos dos eventos de alimentação foram realizados durante todo o dia, iniciando-se logo ao amanhecer (05:30 h) e terminando quando os indivíduos se acomodavam para dormir nas copas das árvores (17:30 h). Assim como ocorre com outras espécies do gênero (van Roosmalen 1985b; Wallace 2005; Aureli & Schaffner 2008), *Ateles belzebuth* tem uma área de vida relativamente grande na ESEC Maracá (ca. 300 ha) e uma dinâmica social extremamente fluida, formando agrupamentos com composição sexo-etária e tamanhos variados (Nunes 1995, 1998). Portanto, apenas alguns poucos indivíduos (2-6 indivíduos) eram frequentemente acompanhados ao longo do dia. Raramente, todo o grupo de estudo ou pelo menos a maior parte dos indivíduos que o compõe encontrava-se ao mesmo tempo em um mesmo local.

A dieta de *A. belzebuth* foi determinada através da quantificação dos registros de alimentação (van Roosmalen 1985b; Julliot & Sabatier 1993), descritos a seguir. Quando um ou mais indivíduos eram vistos alimentando-se em uma fonte de alimento em particular (e.g.,

árvore ou palmeira), um registro de alimentação era marcado para a espécie consumida. Se um ou mais indivíduos mudassem para uma nova fonte, seja da mesma ou de outra espécie, um novo registro era marcado. Quando um ou mais indivíduos permanecessem alimentando-se continuamente em uma mesma fonte, um registro adicional era marcado para a espécie a cada hora que eles permanecessem nesta fonte. Apenas os registros de alimentação dos indivíduos adultos e sub-adultos foram considerados. A contribuição de uma espécie para a dieta de *A. belzebuth* foi determinada pela proporção relativa dos registros de alimentação desta espécie comparada ao número total de registros de alimentação durante o período de estudo (van Roosmalen 1985b; Julliot & Sabatier 1993).

Tabela 1 – Registros de alimentação coletados durante levantamento por transecção linear realizado entre abril de 2009 e abril de 2010 na Estação Ecológica de Maracá. NI = não identificado.

Família	Espécie	<i>Alouatta macconnelli</i>	<i>Ateles belzebuth</i>	<i>Cebus olivaceus</i>	<i>Saimiri sciureus</i>	Total
Anarcadiaceae	<i>Anacardium giganteum</i>		2			2
Annonaceae	<i>Duguetia</i> sp.			1		1
Arecaceae	<i>Attalea maripa</i>		4			4
	<i>Mauritia flexuosa</i>		1	1		2
	<i>Oneocarpus bacaba</i>		1			1
Burseraceae	<i>Tetragastris panamensis</i>	1	4	1		6
	<i>Trattinnickia rhoifolia</i>		2			2
Chrysobalanaceae	<i>Licania kunthiana</i>	3				3
Lecythidaceae	<i>Lecythis corrugata</i>			1		1
Moraceae	<i>Ficus guianensis</i>		1			1
	<i>Ficus</i> sp.		1	1	1	3
Myristicaceae	<i>Virola surinamensis</i>		2			2
Sapotaceae	<i>Microphylis</i> sp.		1			1
	<i>Pradosia surinamensis</i>	2	2	4	2	10
NI	NI		2			2
	Total	6	23	9	3	41

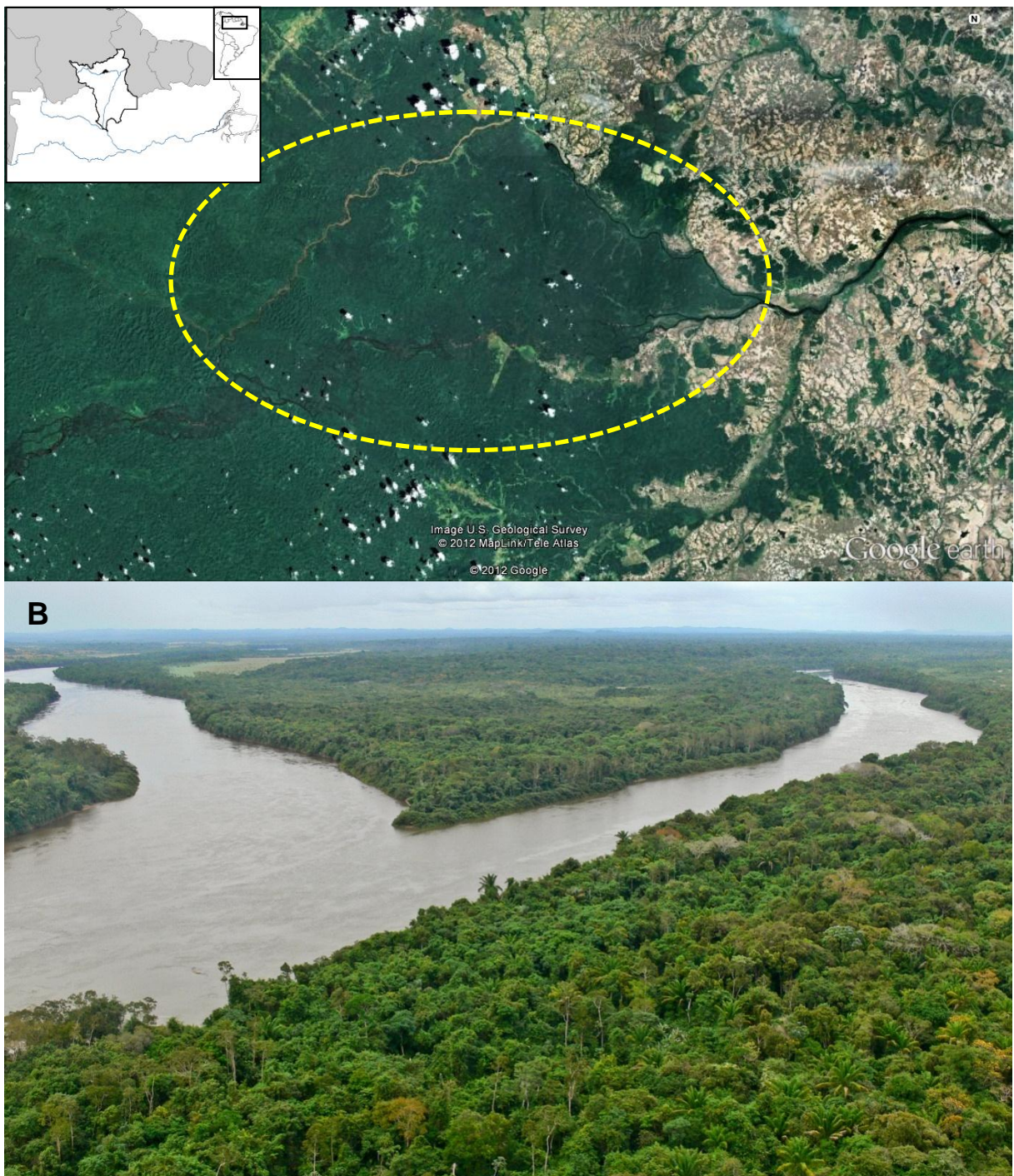


Figura 1 – (A) Localização da ESEC Maracá no norte do estado de Roraima, Brasil e imagem da reserva no ecótono floresta-savana. Fonte: Google Earth; (B) Vista aérea da parte leste da ilha de Maracá, a maior ilha do arquipélago que compõe a Estação Ecológica de Maracá no rio Uraricoera, RR. Crédito foto: Taylor Nunes (Acervo ESEC Maracá/ICMBio).

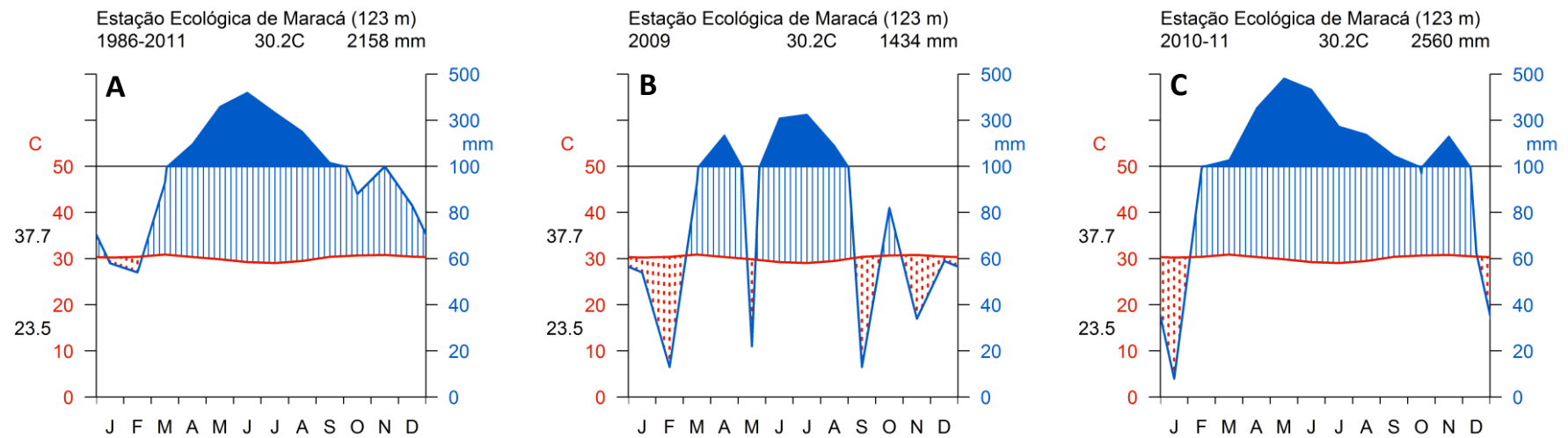


Figura 2 – Diagramas climáticos da Estação Ecológica de Maracá. (A) pluviosidade mensal média entre 1986–2011; (B) pluviosidade mensal média em 2009; (C) pluviosidade mensal média durante 2010–2011. Dados de temperatura após 2006 não disponíveis. Portanto, os dados de temperatura foram mostrados como médias mensais entre 1985–2005 em todos os gráficos. Dados climáticos cedidos pelo ICMBio-RR e CPTEC-INPE.

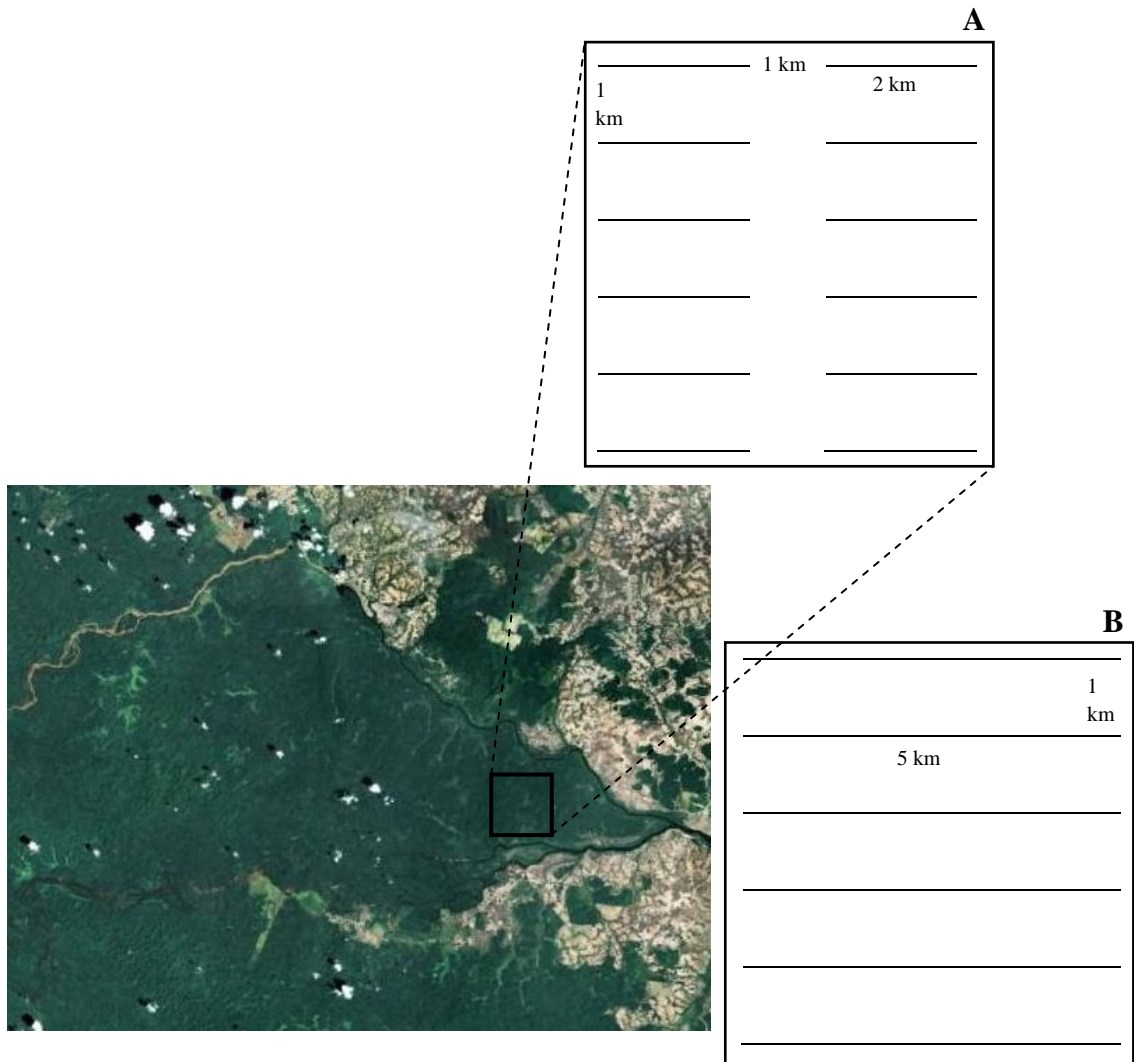


Figura 3 – Esquema mostrando a localização e distribuição das transecções usadas neste estudo. A) Distribuição das transecções usadas no capítulo 1; B) Distribuição das transecções usadas nos demais capítulos.

Capítulo 1

Mourthé, I. Response of frugivorous primates to changes in fruit supply in a northern Amazonian forest. Manuscrito submetido ao *Brazilian Journal of Biology*

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24

**Response of frugivorous primates to changes in fruit supply in a northern
Amazonian forest**

Ítalo Mourthé^{1}*

¹Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Núcleo de Pesquisas de Roraima, Rua Coronel
Pinto, 315, Centro, 69301-150, Boa Vista, RR, Brasil

*email: imourthe@gmail.com

Number of figures: 1

Keywords: Amazonia; Maracá Ecological Station; primate abundance; seasonal fruit
availability; fruit shortage.

Palavras-chave: Amazônia; Estação Ecológica de Maracá; abundância de primatas;
disponibilidade sazonal de frutos; escassez de frutos.

Running title: Response of primates to fruit shortage

1 **Abstract**

2 Few attempts have been made to understand how seasonal changes in fruit supply influence
3 frugivores in tropical forests. The marked spatiotemporal variation in fruit supply can affect
4 frugivore abundance and distribution, but studies addressing the effects of this variation on
5 primates are scarce. I investigated how the spatiotemporal variation in the abundance of fruits
6 influences the distribution of three frugivorous primates in the eastern part of the Maracá
7 Ecological Station, a highly seasonal Amazonian rainforest. Specifically, I hypothesized that
8 primate distribution will track changes in fruit supply, resulting that sites with high fruit
9 availability should be heavily used by primates. During a 1-year study, I monitored the
10 abundance of fruits (ground fruit surveys) and primates (line-transects) in twelve 2 km-long
11 transects at monthly intervals. Fruit supply varied seasonally, being low during the dry
12 season. The sighting rates of all primates pooled were positively related to fruit abundance
13 only during fruit shortage. The sighting rates of *Ateles belzebuth* was related to fruit supply
14 during fruit shortage, but *Cebus olivaceus* and *Alouatta macconnelli* did not follow the same
15 pattern. Abundance of fruits from the Sapotaceae was an important component determining
16 primate frequency of use of transects during overall fruit shortage. These results suggest that,
17 in general, primates in this forest respond to seasonal decline in fruit supply by congregating
18 at places with high fruit supply, particularly, those of Sapotaceae. This study underscores the
19 importance of small-scale spatiotemporal changes of fruit supply as a key component of
20 primate ecology in highly seasonal environments.

21

22 *Keywords:* Amazonia; Maracá Ecological Station; primate distribution; seasonal fruit
23 availability; fruit shortage.

1 **Resumo**

2 **Resposta dos primatas frugívoros à variação na oferta de frutos em uma floresta do**
3 **norte da Amazônia**

4 Poucas tentativas foram realizadas para entender como a variação sazonal na oferta de frutos
5 influencia os frugívoros nas florestas tropicais. A variação espaço-temporal dos frutos pode
6 afetar a abundância e distribuição dos frugívoros, mas estudos abordando os efeitos desta
7 variação são escassos. Neste estudo, investigou-se como a oferta de frutos afeta a distribuição
8 espaço-temporal dos primatas frugívoros na parte leste da Estação Ecológica de Maracá, uma
9 floresta sazonal na Amazônia. Especificamente, testou-se a hipótese de que a distribuição dos
10 primatas acompanharia a variação na oferta de frutos, resultando em uma utilização mais
11 frequente pelos primatas dos locais com maior disponibilidade de frutos. A abundância dos
12 frutos e primatas foi registrada mensalmente ao longo de um ano, em 12 transecções com 2
13 km de extensão. A oferta de frutos variou sazonalmente, sendo baixa durante a estação seca.
14 As taxas de avistamento de todas as espécies de primatas foram positivamente relacionadas
15 com a abundância dos frutos apenas durante o período de escassez. As taxas de avistamento
16 de *Ateles belzebuth* se relacionaram com a oferta dos frutos durante o período de escassez
17 deste recurso, mas *Alouatta macconnelli* e *Cebus olivaceus* não seguiram este padrão. A
18 abundância dos frutos de Sapotaceae foi um importante determinante da frequência de uso das
19 transecções pelos primatas durante o declínio geral de frutos. Estes resultados sugerem que,
20 em geral, os primatas nesta floresta respondem aos períodos de escassez de frutos
21 concentrando-se em locais com alta abundância deste recurso, particularmente, os de
22 Sapotaceae. Este estudo ressalta a importância da variação espaço-temporal dos frutos em
23 pequena escala na ecologia dos primatas em florestas altamente sazonais.

24

25 *Palavras-chave:* Amazônia; Estação Ecológica de Maracá; abundância de primatas;
26 disponibilidade sazonal de frutos; escassez de frutos.

1 **Introduction**

2 The distribution of food resources in tropical rainforests vary widely in time and space.
3 Fruit supplies in seasonal forests are subjected to marked spatiotemporal variation, being
4 unevenly distributed compared to other potential foods such as leaves or arthropods (Leigh Jr.
5 and Windsor, 1996; Stone, 2007). Consequently, tropical seasonal forests have relatively long
6 fruit shortages, leading frugivores to face potential energetic deficits (Goldizen et al., 1988;
7 Knott, 1998; Sherman and Eason, 1998; Pereira et al., 2010; Vogel et al., 2012).

8 Seasonal shift in fruit supply is an outstanding feature of Neotropical forests (Terborgh,
9 1986a; Foster, 1996a), but despite the broad recognition that fruit supply vary seasonally,
10 little is known on the effects of this change on frugivorous primates (henceforth primates).
11 The responses of primates to variation in fruiting patterns may include exploiting alternative
12 resources, increasing foraging effort, and home range expansion into marginal habitats
13 (Terborgh, 1983; Wallace, 2005; Stone, 2007; Krishnadas et al., 2011). The distribution of
14 fruit supply is often associated with patterns of within- and between-habitat use (Peres, 1994;
15 Mendes Pontes, 1997, 1999), but only a few attempts have been made to address the extent to
16 which spatiotemporal variation in fruit supply influences primate abundance and distribution
17 (Milton et al., 2005; Marshall and Leighton, 2006). Although there is a broad interest in
18 identifying ecological factors limiting primate population in natural habitats, few general
19 hypotheses have been tested and formal models that explicitly consider the effects of
20 spatiotemporal variation in resource availability have yet to be developed for primates (Milton
21 et al., 2005; Marshall and Leighton, 2006).

22 In macroecological scales, the abundance of primates can be primarily determined by
23 total annual fruit production and seasonality—increased abundance and biomasses follow
24 increasing annual fruit fall and decreasing seasonality (Stevenson 2001; Hanya et al. 2011).
25 Seasonal quality of fallback foods may also influence primate densities (Hanya et al. 2006).
26 Studies at local scales also suggested that primate abundance is associated with abundance of
27 food (Symington, 1988; Chapman and Chapman, 1999; Mendes Pontes, 1999; Rovero and
28 Struhsaker, 2007), although no study has closely investigated this hypothesis taking
29 seasonality into account. Thus, the question if food abundance during lean periods is a
30 primary determinant of frugivore abundance and distribution remains to be tested (Janson and
31 Chapman, 1999; Marshall and Leighton, 2006). Consequently, the understanding of the fine-
32 scale determinants of primate abundance and distribution concerning seasonal changes in fruit
33 supply is still limited.

1 In this study, I tested the hypothesis that the distribution of primates living in a highly
2 seasonal forest in northern Amazonia is influenced by changes in fruit abundance between
3 periods with contrasting fruit supplies. This hypothesis was guided by: (1) most primates rely
4 considerably on fruits, being ideal models to test the assumption that fruit supply limits their
5 local abundance and distribution; (2) important aspects of the annual cycles of primates (e.g.,
6 reproduction) are somewhat associated to seasonal fruiting (Goldizen et al., 1988); (3)
7 previous studies have suggested primates as habitat generalists that shift habitat use in
8 response to fruit availability (Peres, 1994; Mendes Pontes, 1997; Haugaasen and Peres, 2007).
9 Thus if my hypothesis is correct, I expected that the distribution of primates will track
10 concomitant changes in the abundance of fruits. I also verified whether responses of primates
11 to fruiting shortage vary in accordance to their specific ecological requirements (Clutton-
12 Brock and Harvey, 1977; Terborgh, 1983). While generalist primates are able to shift to
13 alternate non-fruit resources during periods of fruit shortage, (Terborgh, 1983), fruit
14 specialists would invest a high effort searching for this resource (Wallace, 2005). If so, I
15 predict that large, fruit specialist primates should track local changes in fruit supply,
16 nevertheless small, generalist primates should not.

17

18 **Material and methods**

19 *Study site and subjects*

20 The effect of the fluctuations in fruit supply on the distribution of primates was studied
21 during 11-mo period encompassing the rainy (May–Sep 2009 and Apr 2010) and dry seasons
22 (Oct–Mar 2010) at Maracá Ecological Station (3°21'44" N, 61°26'01" W), hereafter called
23 MES. The MES is a 1013 km² island in the Uraricoera river, and lies on the transition
24 between the Amazonian forests and the Roraima-Rupununi savannas of the Guyana Shield in
25 the northern edge of Brazilian Amazonia. Climatic seasonality is marked at MES. Monthly
26 average temperatures are high, frequently exceeding 30°C. Mean annual rainfall is around
27 2100 mm, declining sharply in the dry season (Mendes Pontes, 1997). The study site
28 experienced a pronounced drought during this study (cumulative rainfall = 1650 mm).

29 This study was carried out in the undisturbed, upland forest interspersed with small
30 portions of other less extensive habitats in the eastern part of the island (Milliken and Ratter,
31 1998). Overall, canopy tree assemblage in the study area is dominated by Sapotaceae,
32 Burseraceae, Lecythidaceae, Arecaceae, and Moraceae. Some species such as *Peltogyne*
33 *gracilipes* Ducke (Caesalpinaceae) are distributed in stands, while *Pradosia surinamensis*
34 (Eyma) T.D.Penn and *Ecclinusa guianensis* Eyma (Sapotaceae), *Tetragastris panamensis*

1 (Engl.) Kuntze (Burseraceae), *Brosimum lactescens* (S.Moore) C.C.Berg. (Moraceae) are
2 abundant. Among palms, *Attalea maripa* (Aubl.) Mart. and *Oenocarpus bacaba* Mart. are
3 prevalent (Milliken and Ratter, 1998). Overall, fruiting pattern is spatially synchronous across
4 the eastern part of the island showing two distinct annual fruiting peaks (Moskovits, 1985).
5 As in other tropical forests, the study site regularly experience periods of absolute scarcity of
6 fruits (Mendes Pontes, 2000), when insufficient fruit may be available to fulfill the metabolic
7 needs of frugivores (Terborgh, 1986a; Sherman and Eason, 1998).

8 Five diurnal primates with varying body sizes and degree of frugivory were previously
9 recorded in the study site (Mendes Pontes, 1999). The largest (ca. 8 kg), *Ateles belzebuth* (É.
10 Geoffroy, 1806) is primarily frugivorous, feeding largely on ripe fruit pulp. *Ateles* live in a
11 flexible fission-fusion social system, performing their daily activities in independent troops of
12 varying size and composition (Nunes, 1995). *Alouatta macconnelli* (Linnaeus, 1766), the
13 second largest primate (ca. 6 kg), is a foli-frugivore that spends considerable part of its
14 feeding time on fruits. The remaining primates are fauni-frugivore: *Cebus olivaceus*
15 (Schomburgk, 1848) and *Sapajus apella* (Linnaeus, 1758) are mid-sized (ca. 3 kg), and
16 *Saimiri sciureus* (Linnaeus, 1758), the smallest species (ca. 0.7 kg). Although spend
17 considerable part of their feeding time relying on fruits, *Cebus*, *Sapajus* and *Saimiri* feed
18 largely on arthropods during fruit shortages (Terborgh, 1983).

19

20 *Fruit surveys*

21 To monitor changes on fruit supply, I conducted 24 km of monthly ground surveys along
22 twelve 2000 × 0.5-m, east-west transects located in eastern part of the island, totaling 264 km.
23 Adjacent transects were established 1-km apart, arranged in a 5 × 5 km grid. Ground fruit
24 surveys followed protocols previously described elsewhere (Zhang and Wang, 1995). This
25 method provides estimates comparable to other methods often used (e.g., observation of
26 canopies) and has the advantage of avoiding chance concentration effect while capturing
27 spatial variation in fruit production, thus providing a reliable indication of fruit supply
28 fluctuation (Zhang and Wang, 1995; Mendes Pontes, 2000). To avoid inaccurate fruit
29 estimates based on residual counts made under tree crowns, I calculated an index of fruit
30 supply based on the area of transects covered by fallen fruits ('fruit fall area' [FFA] modified
31 from Leighton and Leighton, 1982). I conservatively defined FFA as a continuous stand of
32 fruits fallen within a fixed area covered by transects just beneath the vertical projection of a
33 particular crown onto the ground; it was calculated by multiplying the length of transect
34 covered by fallen ripe fruits (to the nearest meter) by transect width (0.5 m). Individual FFAs

1 were summed at species or assemblage levels. For simplicity, I did not take into account the
2 overlap of neighboring trees of the same species bearing fruits; where overlap occurred, I
3 considered as a single FFA. Fruit samples were collect and identified to the lowest
4 taxonomical level possible. Fruit and primate surveys were undertaken along the same
5 transects, allowing me to obtain reliable estimates of the spatiotemporal distribution of fruit
6 supply, from the perspective of primates (Levey, 1988).

7 8 *Primate surveys*

9 Replicated line-transect surveys were conducted monthly on the same twelve 2 km-long
10 transects aforementioned aiming to determine changes in the local abundance and distribution
11 of primates, which gave me a comparative measure of transect use intensity. Surveys were
12 conducted following a standardized protocol (Peres, 1999). In brief, four consecutive transects
13 were walked at $\sim 1.5 \text{ km h}^{-1}$ between 0630–1030 h and 1300–1700 h, on a daily basis.
14 Transects were walked twice—or in some cases, three times—each month, resulting in a
15 cumulative sampling effort of 587 km (mean: $4.2 \text{ km transect mo}^{-1}$). Primates were recorded
16 upon detection, along with information on date, time, transect, species, and distance along
17 transect. Transects were systematically surveyed in sequence and in alternating directions in
18 consecutive samplings, resulting in a random and relatively homogeneous distribution of
19 accumulated sampling effort, helping to minimize any confounding effects.

20 21 *Data analysis*

22 Each transect was considered a sampling unit. Given that number of sightings per transect
23 were low to calculate robust density estimates, primate abundances were expressed as sighting
24 rates (group sightings km^{-1}). In the case of *Ateles* that form troops, these encounters may be of
25 troops (Mendes Pontes et al., 2012). I ran independent analyses considering the abundance of
26 all primates together (hereafter referred as all primates), but I also considered each primate
27 species separately. To evaluate whether fruit supply influenced primate distribution, only
28 fruits actually eaten by primates—based on long-term observations—were considered
29 (Rovero and Struhsaker, 2007). Unfortunately, *Ateles* was the only well-studied primate at
30 MES; thus, only a set of thirteen fruits commonly consumed by this primate (Annonaceae:
31 *Duguetia* sp.; Arecaceae: *Astrocaryum aculeatum* G.Mey, *Attalea maripa*, *Mauritia flexuosa*
32 L.f.; Burseraceae: *Tetragastris panamensis*, *Trattinnickia rhoifolia* Willd.; Chrysobalanaceae:
33 *Licania kunthiana* Hook.f.; Moraceae: *Bagassa guianensis* Aubl., *Brosimum guianense*
34 (Aubl.) Huber ex Ducke, *Brosimum lactescens*; Sapotaceae: *Ecclinusa guianensis*, *Pouteria*

1 *hispidula* Eyma, *Pradosia surinamensis*) (Nunes, 1998; IM, unpublished data) and sufficiently
2 sampled during this study were included in the following analyses. Fruit supply was averaged
3 for each transect by season.

4 Differences in fruit supply between seasons were evaluated using a Wilcoxon signed rank
5 test (V). Differences in the frequency of primate sightings among transects were tested using
6 chi-square tests, based on the null hypothesis that they were all equal. I estimated the
7 influence of changes in fruit supply on primate distribution using generalized least squares
8 (GLS) models with Gaussian spatial correlation. GLS is similar to linear models, but their
9 estimates account for spatial autocorrelation in the residuals, potentially caused by movement
10 patterns of the study subjects or underlying patterns of the landscape (Dormann et al., 2007). I
11 also evaluated how the supply of two fruit families (palms and Sapotaceae) influences transect
12 use intensity by primates during overall fruit shortage by running independent models. Both
13 families bear fruits throughout the year and were suggested as staple resources for primates
14 during overall fruit shortages (Terborgh, 1983; Nunes, 1998; Spironello, 1991, 2001; Bowler
15 & Bodmer, 2011). When necessary, the predictive variables were $\log_{(x+1)}$ -transformed to
16 improve homoscedasticity. Observations that were both outlying and had high leverages were
17 removed and models refitted (Fox and Weisberg, 2011). All analyses were accomplished
18 using R 2.14 (R Development Core Team, 2011). Means were presented \pm SE. The criterion
19 of significance was set at 0.05 level.

20

21 **Results**

22 *Variation in fruit supply and primate distribution*

23 Monthly ripe fruit supply fluctuated over this study but was markedly low throughout
24 (FFA = $20.4 \text{ m}^2 \pm 4.6$, range = 3.0–102.3). Fruit supply showed a broad peak in the early rainy
25 season (Apr-Jul: $41.3 \text{ m}^2 \pm 8.6$) and an episodic peak in the mid dry season (Nov: $33 \text{ m}^2 \pm$
26 6.5). Both peaks were accompanied by sharp declines, resulting in low fruit supply during a
27 relatively long period over the year. The highest and lowest fruit supply occurred in May
28 ($102.3 \text{ m}^2 \pm 20.3$) and September ($3 \text{ m}^2 \pm 1.2$), respectively. Average fruit supply varied
29 significantly between seasons (Wilcoxon signed rank test $V = 70$, $n = 12$, $p = 0.01$). The
30 abundance of fruits was higher during the rainy season ($29.9 \text{ m}^2 \pm 16.4$) than in the dry season
31 ($13.9 \text{ m}^2 \pm 7.1$), hereafter referred as high fruit season (HFS) and low fruit season (LFS),
32 respectively.

33 In total, 224 group sightings of four primates (*Alouatta macconnelli*, *Ateles belzebuth*,
34 *Cebus olivaceus*, and *Saimiri sciureus*) were recorded during this study. *Sapajus apella* was

1 not recorded. The abundance of primates differed significantly among transects (Table 1). The
2 most abundant primate, *Ateles*, represents 42% of all sightings recorded. As only a few
3 sightings were recorded for *Saimiri*, it was excluded in subsequent analyses.

4 5 *Relationship between primates and fruits*

6 Overall, transect use intensity by primates was not related to abundance of fruits during
7 the HFS. Only *Alouatta* showed a marginally significant relationship with fruit supply during
8 this period (Table 2). In contrast, transect use intensity by primates was generally related to
9 fruit supply during the LFS. Transect use intensity by *Ateles* and all primates pooled (Figure
10 1) were positively related to ripe fruit supply during the period of fruit scarcity (Table 2).
11 However, transect use intensity by *Cebus* was not related to fruit supply during any period.

12 With respect to the availability of staple fruits, the best predictor of transect use intensity
13 by primates was the abundance of Sapotaceae fruits. Fruits of three Sapotaceae species were
14 recorded in all transects during this study. Again, the transect use intensity by *Ateles* and all
15 primates pooled were related to the abundance of Sapotaceae fruits during the LFS at some
16 degree. However, the models including only Sapotaceae fruit supply explained less of the
17 total variance in primate distribution (11–20%), compared with the supply of abundant fruits
18 shown above (10–69%) (Table 2). Although also present in all transects, the abundance of
19 palm fruits did not affect primate distribution (Table 2).

20 21 **Discussion**

22 Fruits are of utmost importance to primates being their primary source of energy,
23 nutrients and water, and I found evidence that the local distribution of primates in the highly
24 seasonal forest at MES is influenced at least in part by the abundance of a selected set of fruits
25 commonly consumed. Primates respond to spatiotemporal changes in fruit supply during fruit
26 shortage concentrating themselves at sites with high fruit supply.

27 As in other Neotropical sites (Levey, 1988; van Schaik et al., 1993; Foster, 1996a;
28 Haugaasen and Peres 2007), although produced all year, fruit production fluctuates
29 considerably in time and space at MES, resulting in reduced fruit availability during the dry
30 season. Although the study period had been relatively drier than previous years, the overall
31 fruiting pattern recorded resembles that previously described (Moskovits, 1985; Mendes
32 Pontes, 2000).

33 Relatively large fruit supplies are followed by steady declines at MES, resulting in (very)
34 low amounts of fruits available during relatively long periods (Nunes, 1998; Mendes Pontes,

1 2000; this study). When food is scarce, animals may invest more time searching for it in more
2 profitable sites (Charnov, 1976), often revisiting those where the renewal rate of food is
3 greater (Vedder, 1984; Krishnadas et al., 2011), as found here. Changes in primate
4 distribution among sites suggest a readjustment through local movements (Mendes Pontes,
5 1997, 1999). For instance, the distribution of primates may be concentrated in the limited
6 areas of most favorable habitats (Mendes Pontes et al., 2012), probably mediated by food
7 resources. Under fruit shortages, primates seem to track changes in fruit supply, often
8 foraging on particular sites where fruits abound (e.g., Ahumada et al., 1998; Spironello, 2001;
9 Stone, 2007; Krishnadas et al., 2011). Site fidelity is related to the presence of sufficient food
10 in the area in which foraging occurs (Fleming and Heithaus, 1986). By doing so, primates
11 might be investing their foraging effort on sites providing higher energetic return and avoid
12 wasting energy with unnecessary high-cost traveling during lean periods to reach small and
13 isolated fruit patches (Spironello, 2001; Wallace, 2005). Optimal foraging studies suggest that
14 animals allocate the greatest amount of time foraging in areas of highest food abundance and
15 progressively less time in worse areas; a behavior consistent with a long-term adaptation to
16 environmental fluctuations in food supply (Charnov, 1976; Pyke et al., 1977). While testing
17 optimal foraging assumptions was not an objective of this study, it is likely that primates in
18 this seasonal forest optimize their foraging effort during fruit shortages in fruit-rich sites.

19 Seasonal shifts in fruit supply drive important eco-physiological responses in frugivore
20 vertebrates (Goldizen et al., 1988; Levey, 1988; Knott, 1998; Pereira et al., 2010). Fruit
21 abundance during HFS could exceed the need of frugivores, but it can be below the amount
22 needed to meet their energy demands during fruit shortages (Sherman and Eason, 1998).
23 Thus, primates at MES may be tracking the spatial distribution of sources offering richer
24 supplies of fruit (Chapman and Chapman, 1999) during periods of overall food scarcity; a
25 possible explanation for the congregation of primates in fruit-rich sites during LFS.
26 Conversely, I did not detect overall changes in the distribution of primates in response to
27 changes in fruit abundance during HFS (with exception for *Alouatta*), indicating that fruit
28 supply during this period is likely to meet primate needs. During periods of fruit abundance, a
29 number of abundant and important fruits can be found everywhere throughout the study site
30 (Milliken and Ratter, 1998). Therefore, they may not need to track fruit supply during HFS.

31 Fruits of the Sapotaceae are high-quality and widespread food resources for primates,
32 being often consumed throughout the year (Nunes, 1998; Mendes Pontes, 2000; Spironello,
33 2001). In this study, I found Sapotaceae fruit supply as a significant predictor of primate
34 distribution during LFS at the micro-habitat level at MES. Sapotaceae is one of the most

1 important families in the eastern part of the island (Milliken and Ratter, 1998). However, the
2 low variance explained by these models indicates that Sapotaceae fruits alone have relatively
3 low influence on primate distribution. Although no single fruit supply can support frugivores
4 in the highly seasonal forest at MES (Mendes Pontes, 2000), it is likely that the pooled fruit
5 supplies of the several high-productive and abundant trees of the Sapotaceae may be a critical
6 resource, allowing primates to overcome overall fruit shortages.

7 Due to its large body size, costly suspensory locomotion, and highly frugivorous diet,
8 *Ateles* has high food requirements (Strier, 1992; Di Fiore et al., 2008). Consequently, it was
9 more influenced by changes in fruit supply, while the most folivorous *Alouatta* and the
10 omnivorous *Cebus* were less influenced (Table 2). *Ateles* often consume higher proportion of
11 fruits, even when fruit availability is low (Link et al., 2012). Although *Ateles* also eat variable
12 amounts of leaf during critical periods (Chapman, 1987; Nunes, 1998; Di Fiore et al., 2008),
13 they rely more heavily on fruits than *Alouatta* (Strier, 1992; Andresen, 1999). The lack of
14 relationship between howlers and fruits has already been reported (Milton et al., 2005).
15 *Alouatta* seems to track fruit supply only marginally during HFS, when this resource is more
16 abundant. It is likely that the heavy reliance of howlers on leaves, and their energetically
17 conservative lifestyle (Nagy and Milton, 1979; Strier, 1992; Andresen, 1999), could explain
18 this pattern. The high reliance of *Cebus* on arthropods, an energy-rich and widely available
19 food, associated with its foraging versatility, could probably explain why they do not need to
20 track changes in fruit supply (Terborgh, 1983; Gómez-Posada, 2012). Exploiting alternating
21 food resources is a mean of escaping seasonal fruit shortages (van Schaik et al., 1993). *Cebus*
22 have a widely flexible diet, expanding their dietary breadth when preferred foods are not
23 available (Terborgh, 1983; Gómez-Posada, 2012).

24 Limitation to this study included the possibility that the set of fruits considered here did
25 not favor *Alouatta* and *Cebus*, as they were mostly part of *Ateles* diet. Including fruits that
26 were not part of their diets would have overestimated fruit availability for these primates.
27 However, both species often feed on several fruits also eaten by *Ateles* indicating at least
28 some degree of overlapping in their diets (e.g., Mendes Pontes, 1997; IM, unpublished data).
29 Yet, the measurement of residual fruit supply was done on the ground rather than in the
30 canopy where primates feed. This approach could be potentially biased by time delay between
31 the appearance of fruits in the canopy and on the ground, or by frugivore consumption
32 (Terborgh, 1983; Zhang and Wang, 1995). Since I considered the coverage of fruits under
33 canopies rather than fruit number it is likely that such problems would be minimized.
34 Moreover, ground fruit surveys are recognized to provide reliable estimates of fruit

1 availability, comparable to other methods (Zhang and Wang, 1995). Lastly, the area sampled
2 for fruits actually corresponds to only a small fraction within the home range of primate
3 groups and some of group sightings recorded may have been of primate groups moving
4 between foraging areas well beyond the study transects (Rovero and Struhsaker, 2007).
5 However, I believe that the estimate of fruit supply in each transect is suitable to the
6 comparisons made within this study.

7 Overall, this study suggests that the distribution of primates (particularly *Ateles*) in the
8 eastern seasonal forests at MES is related to fruit supply at small scales, but only during
9 periods of fruit shortage. Primates tend to congregate around sites with high fruit supply—
10 especially in sites rich in Sapotaceae—during LFS. In contrast, spatial variation in the fruit
11 supply during the HFS does not appear to influence them significantly. The seasonal change
12 in fruit supply is a key component of primate population dynamics at MES, as demonstrated
13 in other seasonal forests (Ahumada et al., 1998; Hanya et al., 2006; Krishnadas et al., 2011).
14 Examination of the influence of seasonal habitat quality on the distribution of frugivorous
15 primates may improve our understanding on their flexibility to habitat changes, improving our
16 ability to protect and manage primate populations. This consideration is especially useful for
17 the endangered *Ateles belzebuth*, stressing the importance of fruit-rich patches in the forest
18 matrix as critical for this primate during fruit shortages. During stressful periods, many parts
19 of seasonal forests might not produce enough fruit to meet primate energetic needs, forcing
20 them to congregate in sites with high fruit supplies to meet their nutritional requirements (e.g.,
21 Ahumada et al., 1998). Therefore, seasonal changes on fruit supply should be taken into
22 account when designing reserves, managing selective logging and habitat restoration, and
23 defining conservation priorities concerning endangered frugivorous primates in highly
24 seasonal environments.

25

26 **Acknowledgments** – I am grateful to the staff of *Instituto Chico Mendes de Conservação da*
27 *Biodiversidade, Programa de Pesquisa em Biodiversidade*, and INPA-RR who granted the
28 necessary permits, logistics, and facilities at MES. I wish to thank Fabiana Couto, Sâmya
29 Felizardo and Sara Souza who kindly helped with fruit collection. I am also grateful to my
30 advisor Renato Cintra for guidance throughout this study. I am in debt with Celso Morato,
31 Eduardo Venticinque, and William Magnusson for their advices on sampling design and
32 statistics. The insightful comments and criticisms of Adrian Barnett, Júlio Bicca-Marques,
33 Leonardo C. Oliveira, Líliam P. Pinto, Luciano Naka, Marco A. Pizo, Rossano Mendes
34 Pontes, Torbjørn Haugaasen, and Wilson Spironello greatly contributed to the improvement

1 of this manuscript. This study was undertaken with the support of the Mohamed bin Zayed
 2 Species Conservation Fund, the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e
 3 Tecnológico, Fundação Estadual do Meio Ambiente, Ciência e Tecnologia de Roraima, and
 4 Idea Wild.

6 **References**

7 AHUMADA, JA., STEVENSON, PR. and QUIÑONES, MJ., 1998. Ecological response of
 8 spider monkeys to temporal variation in fruit abundance: the importance of flooded forest
 9 as a keystone habitat. *Primate Conservation*, vol. 18, p. 10–14.

10 ANDRESEN, E., 1999. Seed dispersal by monkeys and the fate of dispersed seeds in a
 11 Peruvian rain forest. *Biotropica*, vol. 31, no. 1, p. 145–158.

12 BOWLER, M. and BODMER, R.E., 2011. Diet and food choice in Peruvian red uakaris
 13 (*Cacajao calvus ucayalii*): selective or opportunistic seed predation? *International*
 14 *Journal of Primatology*, vol. 32, no. 5, p. 1109–1122.

15 CHAPMAN, C., 1987. Flexibility in diets of three species of Costa Rican primates. *Folia*
 16 *Primatologica*, vol. 49, no. 2, p. 90–105.

17 CHAPMAN, CA. and CHAPMAN, LJ., 1999. Implications of small scale variation in
 18 ecological conditions for the diet and density of red colobus monkeys. *Primates*, vol. 40,
 19 no. 1, p. 215–231.

20 CHARNOV, EL., 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical*
 21 *Population Biology*, vol. 9, no. 2, p. 129–136.

22 CLUTTON-BROCK, TH. and HARVEY, PH., 1977. Primate ecology and social
 23 organization. *Journal of Zoology*, vol. 183, no. 1, p. 1–39.

24 DI FIORE, A., LINK, A. and DEW, JL., 2008. Diets of wild spider monkeys. In
 25 CAMPBELL, CJ. *Spider monkeys: behavior, ecology and evolution of the genus Ateles*.
 26 Cambridge: Cambridge University Press. p. 81–137.

27 DORMANN, CF., MCPHERSON, JM., ARAÚJO, MB., BIVAND, R., BOLLIGER, J.,
 28 CARL, G., DAVIES, RG., HIRZEL, A., JETZ, W., KISSLING, WD., KÜHN, I.,
 29 OHLEMÜLLER, R., PERES-NETO, PR., REINEKING, B., SCHRÖDER, B., SCHURR,
 30 FM. and WILSON, R., 2007. Methods to account for spatial autocorrelation in the
 31 analysis of species distributional data: a review. *Ecography*, vol. 30, no. 5, p. 609–628.

32 FLEMING, TH. and HEITHAUS, ER., 1986. Seasonal foraging behavior of the frugivorous
 33 bat *Carollia perspicillata*. *Journal of Mammalogy*, vol. 67, no. 4, p. 660–671.

- 1 FOSTER, RB., 1996. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. In LEIGH
2 JR., EG., RAND, AS. and WINDSOR, DM. *The Ecology of a Tropical Forest*. Balboa:
3 Smithsonian Tropical Research Institute. p. 151–172.
- 4 FOX, J. and WEISBERG, S., 2011. *An R Companion to Applied Regression*. 2nd ed. Los
5 Angeles: SAGE Publications, Inc. 449 p.
- 6 GOLDIZEN, AW., TERBORGH, J., CORNEJO, F., PORRAS, DT. and EVANS, R., 1988.
7 Seasonal food shortage, weight loss, and the timing of births in saddle-back tamarins
8 (*Saguinus fuscicollis*). *Journal of Animal Ecology*, vol. 57, no. 3, p. 893–901.
- 9 GÓMEZ-POSADA, C., 2012. Dieta y comportamiento alimentario de un grupo de mico
10 maicero *Cebus apella* de acuerdo a la variación en la oferta de frutos y artrópodos, en la
11 Amazonía colombiana. *Acta Amazonica*, vol. 42, no. 3, p. 363–372.
- 12 HANYA, G., KIYONO, M., YAMADA, A., SUZUKI, K., FURUKAWA, M., YOSHIDA, Y.
13 and CHIJIWA, A., 2006. Not only annual food abundance but also fallback food quality
14 determines the Japanese macaque density: evidence from seasonal variations in home
15 range size. *Primates*, vol. 47, no. 3, p. 275–278.
- 16 HANYA, G., STEVENSON, P., NOORDWIJK, MV., WONG, ST., KANAMORI, T.,
17 KUZE, N., AIBA, S-I., CHAPMAN, CA. and SCHAİK, CV., 2011. Seasonality in fruit
18 availability affects frugivorous primate biomass and species richness. *Ecography*, vol. 34,
19 no. 6, p. 1009–1017.
- 20 HAUGAASEN, T. and PERES, CA., 2007. Vertebrate responses to fruit production in
21 Amazonian flooded and unflooded forests. *Biodiversity and Conservation*, vol. 16, no.
22 14, p. 4165–4190.
- 23 JANSON, CH. and CHAPMAN, CA., 1999. Resources and primate community structure. In
24 FLEAGLE, JG., JANSON, CH. and REED, KE. *Primate Communities*. Cambridge:
25 Cambridge University Press. p. 237–267.
- 26 KNOTT, CD., 1998. Changes in orangutan caloric intake, energy balance, and ketones in
27 response to fluctuating fruit availability. *International Journal of Primatology*, vol. 19,
28 no. 6, p. 1061–1079.
- 29 KRISHNADAS, M., CHANDRASEKHARA, K. and KUMAR, A., 2011. The response of the
30 frugivorous lion-tailed macaque (*Macaca silenus*) to a period of fruit scarcity. *American*
31 *Journal of Primatology*, vol. 73, no. 12, p. 1–11.
- 32 LEIGH JR., EG. and WINDSOR, DM., 1996. Forest production and regulation of primary
33 consumers on Barro Colorado Island. In LEIGH JR., EG., RAND, AS. and WINDSOR,

- 1 DM. *The Ecology of a Tropical Forest*. Balboa: Smithsonian Tropical Research Institute.
2 p. 111–122.
- 3 LEIGHTON, M. and LEIGHTON, DR., 1982. The relationship of size of feeding aggregate to
4 size of food patch: Howler monkeys (*Alouatta palliata*) feeding in *Trichilia cipo* fruit
5 trees on Barro Colorado Island. *Biotropica*, vol. 14, no. 2, p. 81–90.
- 6 LEVEY, DJ., 1988. Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird
7 abundance. *Ecological Monographs*, vol. 58, no. 4, p. 251–269.
- 8 LINK, A., GALVIS, N., MARQUEZ, M., GUERRERO, J., SOLANO, C. and STEVENSON,
9 PR., 2012. Diet of the critically endangered brown spider monkey (*Ateles hybridus*) in an
10 inter-Andean lowland rainforest in Colombia. *American Journal of Primatology*. DOI
11 10.1002/ajp.22066.
- 12 MARSHALL, AJ. and LEIGHTON, M., 2006. How does food availability limit the
13 population density of white-bearded gibbons? In HOHMANN, G., ROBBINS, MM. and
14 BOESCH, C. *Feeding Ecology in Apes and Other Primates*. Cambridge: Cambridge
15 University Press. p. 313–335.
- 16 MENDES PONTES, AR., 1997. Habitat partitioning among primates in Maracá island,
17 Roraima, northern Brazilian Amazonia. *International Journal of Primatology*, vol. 18, no.
18 2, p. 131–157.
- 19 MENDES PONTES, AR., 1999. Environmental determinants of primate abundance in
20 Maracá Island, Roraima, Brazilian Amazonia. *Journal of Zoology*, vol. 247, no. 2, p.
21 189–199.
- 22 MENDES PONTES, AR., 2000. *Ecology of a mammal community in a seasonally-dry forest*
23 *in Roraima, Brazilian Amazonia*. Cambridge: University of Cambridge. 358 pp. PhD.
24 dissertation.
- 25 MENDES PONTES, AR., PAULA, MD. and MAGNUSSON, WE., 2012. Low primate
26 diversity and abundance in Northern Amazonia and its implications for conservation.
27 *Biotropica*. DOI 10.1111/j.1744-7429.2012.00873.x.
- 28 MILLIKEN, W. and RATTER, JA., 1998. The vegetation of the Ilha de Maracá. In
29 MILLIKEN, W. and RATTER, JA. *Maracá — The Biodiversity and Environment of an*
30 *Amazonian Rainforest*. Chichester: John Wiley & Sons Ltd. p. 71–112.
- 31 MILTON, K., GIACALONE, J., WRIGHT, SJ. and STOCKMAYER, G., 2005. Do frugivore
32 population fluctuations reflect fruit production? Evidence from Panama. In DEW, JL. and
33 BOUBLI, JP. *Tropical Fruits and Frugivores*. Dordrecht, The Netherlands: Springer. p.
34 5–35.

- 1 MOSKOVITS, DK., 1985. *The behavior and ecology of the two amazonian tortoises*
2 *Geochelone carbonaria and Geochelone denticulata in northwestern Brasil*. Chicago: The
3 University of Chicago. 328 pp. PhD. dissertation.
- 4 NAGY, KA. and MILTON, K., 1979. Energy metabolism and food consumption by wild
5 howler monkeys (*Alouatta palliata*). *Ecology*, vol. 60, no. 3, p. 475–480.
- 6 NUNES, A., 1995. Foraging and ranging patterns in white-bellied spider monkeys. *Folia*
7 *Primatologica*, vol. 65, no. 2, p. 85–99.
- 8 NUNES, A., 1998. Diet and feeding ecology of *Ateles belzebuth belzebuth* at Maracá
9 Ecological Station, Roraima, Brazil. *Folia Primatologica*, vol. 69, no. 2, p. 61–76.
- 10 PEREIRA, MJR., MARQUES, JT. and PALMEIRIM, JM., 2010. Ecological responses of
11 frugivorous bats to seasonal fluctuation in fruit availability in Amazonian forests.
12 *Biotropica*, vol. 42, no. 6, p. 680–687.
- 13 PERES, CA., 1994. Primate responses to phenological changes in an Amazonian terra firme
14 forest. *Biotropica*, vol. 26, no. 1, p. 98–112.
- 15 PERES, CA., 1999. General guidelines for standardizing line-transect surveys of tropical
16 forest primates. *Neotropical Primates*, vol. 7, no. 1, p. 11–16.
- 17 PYKE, GH., PULLIAM, HR. and CHARNOV, EL., 1977. Optimal foraging: a selective
18 review of theory and tests. *The Quarterly Review of Biology*, vol. 52, no. 2, p. 137–154.
- 19 R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2011. R: A language and environment for statistical
20 computing. Version 2.14.0. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
21 URL <http://www.R-project.org/>
- 22 ROVERO, F. and STRUHSAKER, TT., 2007. Vegetative predictors of primate abundance:
23 utility and limitations of a fine-scale analysis. *American Journal of Primatology*, vol. 69,
24 no. 11, p. 1242–1256.
- 25 SHERMAN, PT. and EASON, PK., 1998. Size determinants in territories with inflexible
26 boundaries: manipulation experiments on white-winged trumpeters' territories. *Ecology*,
27 vol. 79, no. 4, p. 1147–1159.
- 28 SPIRONELLO, W.R., 1991. Importância dos frutos de palmeiras (Palmae) na dieta de um
29 grupo de *Cebus apella* (Cebidae, Primates) na Amazônia Central. In RYLANDS, A.B.
30 and BERNARDES, A.T. *A Primatologia no Brasil 3*. Belo Horizonte: Fundação
31 Biodiversitas. p. 285–296.
- 32 SPIRONELLO, WR., 2001. The brown capuchin monkey (*Cebus apella*): Ecology and home
33 range requirements in central Amazonia. In BIERREGAARD Jr., RO., GASCON, C.,

- 1 LOVEJOY, TE. and MESQUITA, R. *Lessons from Amazonia: The ecology and*
2 *conservation of a fragmented forest*. New Haven: Yale University Press. p. 271–283.
- 3 STEVENSON, P., 2001. The relationship between fruit production and primate abundance in
4 Neotropical communities. *Biological Journal of the Linnean Society*, vol. 72, no. 1, p.
5 161–178.
- 6 STONE, AI., 2007. Responses of squirrel monkeys to seasonal changes in food availability in
7 an eastern Amazonian forest. *American Journal of Primatology*, vol. 69, no. 2, p. 142–
8 157.
- 9 STRIER, KB., 1992. Atelinae adaptations: behavioral strategies and ecological constraints.
10 *American Journal of Physical Anthropology*, vol. 88, no. 4, p. 515–524.
- 11 SYMINGTON, MM., 1988. Environmental determinants of population densities in *Ateles*.
12 *Primate Conservation*, vol. 9, p. 74–79.
- 13 TERBORGH, J., 1983. *Five new world primates*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
14 260 p.
- 15 TERBORGH, J., 1986. Community aspects of frugivory in tropical forests. In ESTRADA, A.
16 and FLEMING, TH. *Frugivores and Seed Dispersal*. Dordrecht: Dr W. Junk Publishers.
17 p. 371–384.
- 18 VAN SCHAIK, CP., TERBORGH, JW. and WRIGHT, SJ., 1993. The phenology of tropical
19 forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of*
20 *Ecology and Systematics*, vol. 24, p. 353–377.
- 21 VEDDER, AL., 1984. Movement patterns of a group of free-ranging mountain gorillas
22 (*Gorilla gorilla beringei*) and their relation to food availability. *American Journal of*
23 *Primatology*, vol. 7, no. 2, p. 73–88.
- 24 VOGEL, ER., KNOTT, CD., CROWLEY, BE., BLAKELY, MD., LARSEN, MD. and
25 DOMINY, NJ., 2012. Bornean orangutans on the brink of protein bankruptcy. *Biology*
26 *Letters*, vol. 8, no. 3, p. 333–336.
- 27 WALLACE, RB., 2005. Seasonal variations in diet and foraging behavior of *Ateles chamek* in
28 a southern Amazonian tropical forest. *International Journal of Primatology*, vol. 26, no.
29 5, p. 1053–1075.
- 30 ZHANG, S-Y. and WANG, L-X., 1995. Comparison of three fruit census methods in French
31 Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, vol. 11, no. 2, p. 281–294.

32

33

1
2
3
4
5
6
7

Table 1. Sighting rates for four primates estimated in 12 transects at Maracá Ecological Station, northern Amazonia. The chi-squared tested whether the frequency of group sightings varied among transects. Bold statistics show significant differences.

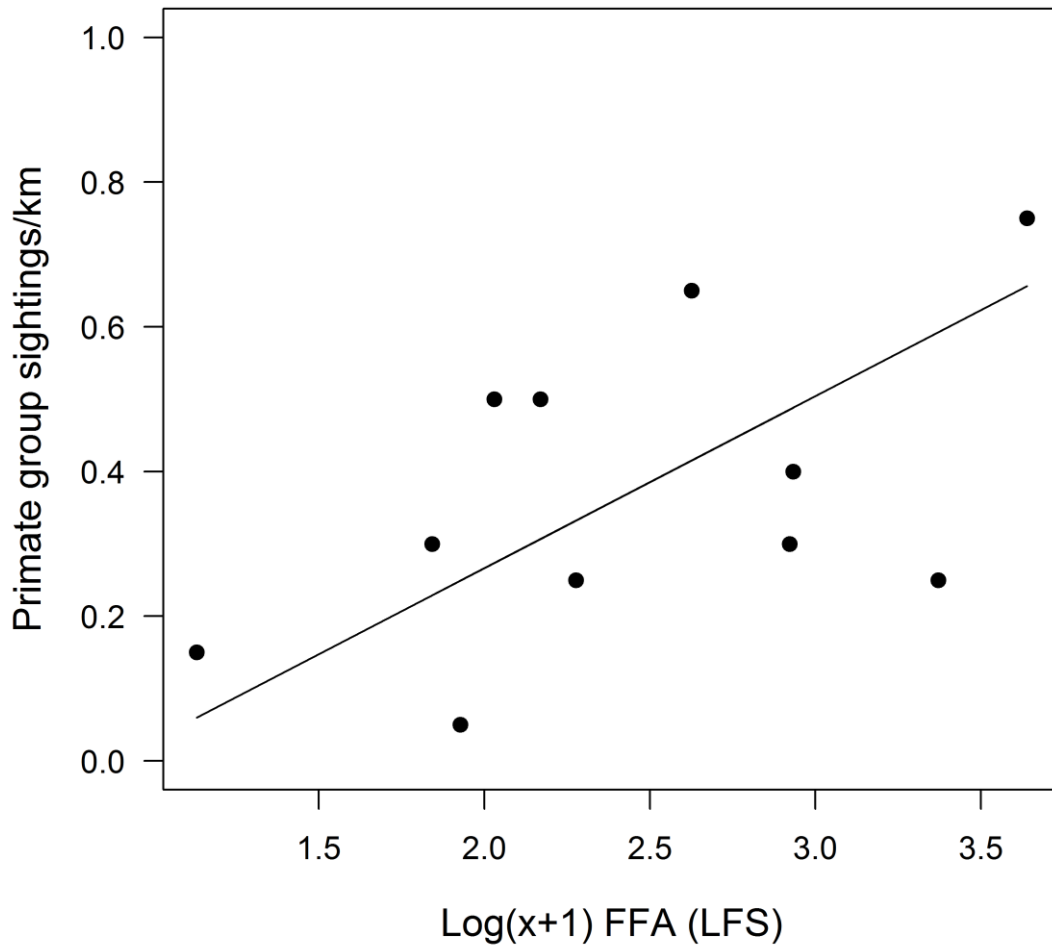
Species	Total no. sightings	Mean group sighting rate km⁻¹ (± 1 SE)	Range	$\chi^2_{(df = 11)}$	p
<i>Alouatta macconnelli</i>	43	0.07 (0.01)	0.04 – 0.15	6.95	0.803
<i>Ateles belzebuth</i>	94	0.16 (0.03)	0.02 – 0.48	49.75	<0.001
<i>Cebus olivaceus</i>	79	0.13 (0.02)	0.04 – 0.28	22.62	0.020
<i>Saimiri sciureus</i>	8	0.01 (0.00)	0.00 – 0.04	10.00	0.530
All primates	224	0.38 (0.05)	0.22 – 0.85	43.64	<0.001

8

Table 2. Results of the generalized least squares models showing the relationships between the abundance of primates and fruits estimated along 12 transects at Maracá Ecological Station, Roraima, Brazil. Bold statistics show significant relationships. *FFA = fruit fall area, HFS = high fruit season, LFS = low fruit season.

Response/predictive variables *	F [df]	r²	p
<i>Abundance of A. macconnelli</i>			
FFA (LFS)	0.00 [1,9]	0.00	0.947
FFA (HFS)	5.43 [1,9]	0.10	0.045
FFA Sapotaceae (LFS)	0.57 [1,9]	0.05	0.471
Log _(x+1) FFA Palms (LFS)	0.41 [1,9]	0.04	0.538
<i>Abundance of A. belzebuth</i>			
Log _(x+1) FFA (LFS)	6.43 [1,9]	0.18	0.032
Log _(x+1) FFA (HFS)	0.70 [1,9]	0.03	0.423
Log _(x+1) FFA Sapotaceae (LFS)	8.16 [1,9]	0.20	0.019
Log _(x+1) FFA Palms (LFS)	1.89 [1,9]	0.08	0.202
<i>Abundance of C. olivaceus</i>			
Log _(x+1) FFA (LFS)	0.07 [1,9]	0.00	0.795
Log _(x+1) FFA (HFS)	0.44 [1,10]	0.01	0.521
Log _(x+1) FFA Sapotaceae (LFS)	0.68 [1,10]	0.03	0.428
FFA Palms (LFS)	1.17 [1,10]	0.05	0.304
<i>Abundance of all primates</i>			
Log _(x+1) FFA (LFS)	18.79 [1,9]	0.69	0.002
FFA (HFS)	0.28 [1,9]	0.00	0.609
Log _(x+1) FFA Sapotaceae (LFS)	7.18 [1,9]	0.11	0.025
Log _(x+1) FFA Palms (LFS)	1.86 [1,9]	0.05	0.205

1
2
3
4



5
6
7
8
9
10
11

Figure 1. Relationship of the abundance of primates (all species pooled) as a function of fruit fall area index during the low fruit season [FFA (LFS); in m^2] averaged for each transect at Maracá Ecological Station. The predictive regression model is $y = -0.209 + 0.238 \times \log_{(x+1)}$, where y is the abundance of all primates, and x , is the value of FFA in the low fruit season.

Capítulo 2

Mourthé, I. Spider monkeys (*Ateles belzebuth*) are generalist frugivores in a highly seasonal Amazonian forest. Manuscrito em preparação para *American Journal of Primatology*

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27

RESEARCH ARTICLE

Spider monkeys (*Ateles belzebuth*) are generalist frugivores in a highly seasonal Amazonian forest

ÍTALO MOURTHÉ^{1,2*}

¹*Graduate Program in Ecology, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, Amazonas, Brazil;*

²*INPA, Research Office of Roraima, Roraima, Brazil*

Short title: Fruit choice by spider monkeys

*Correspondence to: Ítalo Mourthé, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Núcleo de Pesquisas de Roraima, Rua Coronel Pinto, 315, Centro, 69301-150, Boa Vista, RR, Brasil, Email: imourthe@gmail.com

1 **Abstract**

2 Studies relating fine-scale frugivore feeding activities to variation in the quality of fruits and
3 seasonality are particularly scarce despite the obvious importance of such information to
4 understanding drivers of food selection by animals. Spider monkeys are highly frugivorous
5 primates whose choice for fruits is thought to be led primarily by availability of high-quality
6 fruits, but the basis for their fruit choices remains debatable. Based on a number of
7 morphological and nutritional fruit traits, I investigated which traits could be used as a
8 criterion for fruit choice by spider monkeys. In addition, I evaluated the trait profile of fruits
9 consumed by spider monkeys relative to the availability of these traits among the fruits
10 species at the study site since primate choices could simply reflect the availability of certain
11 traits in the environment. Ripe fruits were the most consumed item in the diet of spider
12 monkeys year-round. Multiple logistic regression models indicated that spider monkey fruit
13 choices were driven by lipid and ash contents of fruits during the dry season only. An increase
14 of one unit in the content of these nutrients increases the odds of a fruit being consumed by
15 1.3 and 1.9 times, respectively. High-lipid fruits accounted for ca. 40% of all-year feeding-
16 bouts of spider monkeys and 48% of their feeding-bouts during the dry season. Spider
17 monkeys rely considerably on lipid-rich fruits even when they are associated with high fiber
18 content. Other traits were not influential during this critical period and no one influenced fruit
19 choice during the rainy season. However, lipid and ash content of fruits consumed by spider
20 monkeys mirrored the availability of these traits in the environment. It is proposed, therefore,
21 that spider monkeys in this highly seasonal forest are opportunist fruit-eaters which consume
22 what is more profitable during the period of fruit shortage.

23

24 **Key words: fruit choice; fruit quality; lipid; minerals; seasonal fruit shortage.**

1 **Introduction**

2 It is no uncommon for primate species to consume fruit pulp to gain access to its
3 nutritional rewards. While most primates are partial frugivores however, others rely
4 extensively on ripe fruits year-round [Chivers & Santamaría, 2004]. The latter includes *Ateles*
5 spp., the spider monkey, a large-bodied, highly frugivorous Neotropical genus, whose diet is
6 relatively well known [Castellanos & Chanin, 1996; Di Fiore et al., 2008; Klein & Klein,
7 1977; Link et al., 2012; Nunes, 1998; Russo et al., 2005; Simmen & Sabatier, 1996; van
8 Roosmalen, 1985]. However, there is some controversy on the feeding strategies used by
9 spider monkeys to fulfill their nutritional requirements [Stevenson & Link, 2010]. For
10 instance, some studies suggest that spider monkeys are selective fruit consumers, that prefer
11 sugar- or energy-rich fruits [Castellanos & Chanin, 1996; Laska et al., 1996; van Roosmalen,
12 1985] or that balance their daily intake of protein [Felton et al., 2009] irrespective of other
13 nutrients. Other studies however suggest that spider monkeys are fruit generalists, consuming
14 fruits in proportion to their abundance in the environment [Laska et al., 2000; Nunes, 1998;
15 Stevenson & Link, 2010].

16 Tropical forests provide a variety of fruits, each one with a particular set of traits
17 [Heiduck, 1997; Richard, 1985] implying that fruit qualities may vary widely from the
18 perspective of frugivores [Milton, 2008; Richard, 1985]. Food choices among primates have
19 often been studied, but while many studies have investigated food choices based on
20 morphological, structural, and visual characteristics of fruits and fruiting trees [Julliot, 1996;
21 Kunz & Linsenmair, 2010; Martins, 2008; Sourd & Gautier-Hion, 1986], studies concerning
22 nutritional fruit quality and the effect of its seasonal variation on fruit choice remain limited
23 [Castellanos & Chanin, 1996; Heiduck, 1997; Worman & Chapman, 2005] despite their
24 obvious importance to frugivorous primates. Seasonal changes in the availability and
25 abundance of fruits are known to influence spider monkey diets [Di Fiore et al., 2008; Nunes,
26 1998; Symington, 1990; van Roosmalen, 1985; Wallace, 2005], but few attempts have been
27 made to understand how fruit traits influence spider monkey fruit choices regarding the
28 availability of these traits in the range of fruits in a particular site. Fruit choice could simply
29 reflect the availability of particular fruit traits in the environment [Kunz & Linsenmair, 2010],
30 indicating an opportunistic strategy.

31 In this study, seasonal variation in fruit choice regarding nutritional and morphological
32 traits of fruits consumed by spider monkeys was examined to understand how their diets are
33 influenced by fruit traits, and consequently, how spider monkeys cope with fruit shortages in
34 a highly seasonal forest in northern Amazonia. Additionally, trait profiles of fruits consumed

1 by spider monkeys were compared to the local fruit species pool aiming to refine our
2 understanding on fruit choices. I tested the null hypothesis that spider monkeys consume
3 fruits irrespective of any particular trait, and that trait profile of fruits consumed by spider
4 monkeys follows the availability of these traits at the study site. If spider monkeys are fruit
5 generalists I predict that the quality of the fruits they consume will reflect the quality of fruits
6 available in the environment. Otherwise, differences in fruit quality between fruits consumed
7 and available might emerge, classifying spider monkeys as specialists in particular fruit traits.
8 Although recent studies have reviewed the diet of spider monkeys throughout their range, few
9 have demonstrated how their diets are influenced by and how this primate copes with food
10 shortages [Chaves et al., 2012; Di Fiore et al., 2008; Wallace, 2005]. Dietary data from this
11 highly seasonal site will be particularly useful in understanding spider monkey adaptations to
12 survive in such ecological conditions.

13

14 **Methods**

15 *Study site and subjects*

16 The study on the feeding ecology of white-bellied spider monkeys (*Ateles belzebuth* É.
17 Geoffroy, 1806) was conducted at Maracá Ecological Station (MES; 3°21'44"N,
18 61°26'01"W) in the State of Roraima, northern Brazilian Amazonia. The MES is a 1013 km²
19 island in the Uraricoera River, and lies on the transition between the Amazonian forests and
20 the Roraima-Rupununi savannas of the Guianan shield. The mean annual precipitation was
21 2,158 mm (1986-2011), and the mean annual temperature, 30.6 °C (1985-2005). The climate
22 is characterized by a marked dry season from October to March (annual mean: 476 mm),
23 when fruits become particularly scarce in the forest [Mendes Pontes, 2000]. Upland *terra-*
24 *firme* forest is the most common vegetation type in the eastern part of the island, but this
25 forest is interspersed with small portions of less extensive habitats. An extensive floristic
26 survey [Milliken & Ratter, 1989, 1998] found at least 159 woody plant species in *terra-firme*
27 forests and associated damp forests dominated by *Mauritia flexuosa* in the eastern part of
28 MES. Overall, the canopy tree assemblage was dominated by Sapotaceae, Burseraceae,
29 Lecythidaceae, Arecaceae, and Moraceae.

30 The endangered *Ateles belzebuth* [IUCN, 2011] has a wide distribution in Amazonia,
31 ranging from eastern Ecuador to the northern Brazil. The MES lies in the easternmost border
32 of this range. This large ateline (ca. 8 kg) is highly frugivorous, relying heavily on ripe, fleshy
33 pulps from a wide variety of fruits year-round [Di Fiore et al., 2008; Nunes, 1998]. Spider
34 monkeys have a number of morphological and physiological specializations associated with

1 their high levels of frugivory, allowing this primate to rapidly ingest large amounts of fruits
2 with minimal or no processing [Di Fiore et al., 2008; Lambert, 1998; Milton, 1981;
3 Rosenberger et al., 2008]. They also include a number of non-fruit resources, such as young
4 leaves, flowers, fungi, and decaying wood, which together may represent more than 15% of
5 their dietary budgets, especially during fruit shortages [Di Fiore et al., 2008; Nunes, 1998].
6 Spider monkeys use relatively large home ranges [ca. 300 ha; Nunes, 1995] and reach
7 relatively high local densities (5.5 ind. km⁻²) at MES [Mendes Pontes, 1999]. This primate
8 often occupy the highest levels of the canopy of undisturbed forests and live in a flexible
9 fission–fusion social system, performing their daily activities in independent troops of varying
10 size and composition [Nunes, 1995; Symington, 1990; van Roosmalen, 1985].

11 The research reported here was purely observational and no monkeys were captured or
12 manipulated. This study complied with protocols approved by the Brazilian environmental
13 protection agency (Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade/ICMBio) and
14 adhered to the American Society of Primatologists principles for the ethical treatment of
15 primates.

16

17 *Spider monkey diet*

18 The study group had been previously habituated during 21 days across 4-mo (Jun-Sep
19 2010), totalizing 222 h of observation. The feeding ecology of a group of 20–25 *Ateles*
20 *belzebuth* (hereafter, spider monkeys) was systematically studied from September 2010 to
21 July 2011, during 6–8 days of observation per month. In total, the study group was followed
22 during 921 h (daily mean = 11.2 h) for 81 complete days across 11-mo. Continuous
23 observations from dawn to dusk of the feeding behavior of adults and sub-adults arranged in
24 troops of varying size and composition were recorded through feeding-bouts [van Roosmalen,
25 1985]. When one or more individuals were seen feeding on a particular food source, one
26 feeding-bout was scored. If one or more individuals changed to another food source, a new
27 bout was recorded for this new food source. When one or more individuals remained feeding
28 continuously in the same food source for more than one hour, an additional feeding-bout was
29 scored to each additional hour that spider monkeys remained feeding on it [Julliot & Sabatier,
30 1993]. The contribution of each food resource to the diet of spider monkeys were determined
31 by the relative proportion of feeding-bouts on a particular food in comparison with the
32 number of feeding-bouts recorded during this systematic study [van Roosmalen, 1985].

33 Additional records of fruits eaten by spider monkeys were taken from Nunes [1998], as
34 well as during 109 opportunistic encounters of troops inhabiting the eastern part of MES,

1 during line-transect surveys carried out in six 5-km long transects covering an area of 25-km²,
2 from April 2009 to April 2010, excluding December 2009. In total, 705 km were surveyed
3 during about 600 h (daily mean = 8 h) in 75 days across 11-mo. Whenever possible, only one
4 feeding-bout was recorded during each encounter with spider monkey troops during these
5 surveys because they usually fled upon detecting the presence of the observer.

6 7 *Fruit traits*

8 As ripe fruits make up the bulk of the diet of spider monkeys [Di Fiore et al., 2008;
9 Nunes, 1998], the analyses were focused primarily on this resource. Fruit surveys were
10 carried out from April 2009 to April 2010, to build up a reference collection of local fruit
11 species in the eastern part of MES. I estimated fruit availability by monthly collection of fruits
12 along the six 5-km transects aforementioned, which encompass the entire study area in a
13 regular basis. Whenever a fruit species was recorded, a random sample of undamaged fresh
14 ripe fruits was collected. Fruits samples were also collected from June 2010 to July 2011
15 while following the study group. Due to the logistic difficulties of collecting fruit from tall
16 canopy trees, most fruits were collected on the forest floor under the canopies or still attached
17 to branches dropped by monkeys. An average of seven (range 1–49) fruits of each species was
18 randomly collected from as many individual trees as possible, depending upon availability.

19 Quality of fruits was assessed with reference to fruit traits including nutrient content
20 (percent composition of ash, crude protein, crude fiber, and lipid), pulp mass, and toughness.
21 These variables have been identified as important drivers of primate food choices in previous
22 studies [Conklin-Brittain et al., 1998; Leighton, 1993; Norconk & Conklin-Brittain, 2004].
23 Resistance of fruit husk to puncture was measured as a proxy for toughness [Kinzey &
24 Norconk, 1990; Mourthé et al., 2008]. Briefly, resistance to puncture was estimated as the
25 force applied immediately prior to fracturing the fruit husk with a Macro-line (0–20 kg)
26 Spring Scale Pesola adapted with pressure accessories as described elsewhere [Mourthé et al.,
27 2008]. Fruit pulps were cautiously separated from exocarp and seeds. The fresh mass of seeds
28 still covered by fruit pulps and cleaned seeds were measured to the nearest 0.01 g using an
29 electronic scale, and pulp wet mass was obtained by subtracting these values. Composite pulp
30 samples were prepared for each fruit species by combining and homogenizing the pulps of a
31 number of fruits, thereby incorporating individual and temporal variation in the analyses. Pulp
32 samples were freeze-dried and stored in a freezer until further analysis.

33 All chemical assays were carried out in duplicate following standard procedures of the
34 Association of Official Analytical Chemists [AOAC, 1990]. Crude protein was determined by

1 quantifying whole nitrogen through the micro-Kjeldahl method, using a conversion factor
2 (Nitrogen \times 6.25). Lipids were determined by continuous extraction with petroleum ether in a
3 Soxhlet extractor. Crude fiber was obtained by double acid (H_2SO_4 , 0.25 N) and alkaline
4 (NaOH, 0.25 N) sample digestion. Ash content was determined by incinerating the sample in
5 a kiln for 3 h at 550°C [da Silva et al., 2000]. Chemical content was averaged per species and
6 expressed as percentage of dry matter (% DM).

7

8 *Data analysis*

9 I estimated the Levins' standardized niche breadth (B_A) [Krebs, 1998] as a measure of
10 seasonal dietary diversification in the diet of the study group. All fruits eaten were assigned
11 into one of three following groups. Dry and rainy season fruits were assigned when $\geq 90\%$ of
12 spider monkeys feeding-bouts on a particular fruit falls into one of these seasons. Fruits
13 usually consumed in both seasons were set into separate group. In the following analyses, I
14 combined data on fruit consumed from the systematic study with additional records taken
15 during the spider monkey surveys, and from Nunes [1998]. Fruits consumed only once were
16 not considered. Owing to the difficulty of assigning non-food species unambiguously [Janson
17 & Chapman, 1999], only those fruits that remained not eaten for the entire study period were
18 considered.

19 The analysis of food choice based on individual traits can be misleading; the consumption
20 of a particular nutrient can affect the consumption of a second one [Janson et al., 1986;
21 Leighton, 1993]. Therefore, I used multiple logistic regression models to evaluate possible
22 nutritional and physical traits that could best predict fruit choice by spider monkeys [Kunz &
23 Linsenmair, 2010]. The model included the occurrence of a fruit species in the diet of spider
24 monkeys (0 = non-eaten, 1 = eaten) as the response to the following predictors: (i) ash, (ii)
25 crude protein, (iii) crude fiber, (iv) lipid, (v) pulp amounts, and (vi) toughness. Moderate
26 correlation among toughness and other variables (Table S1, S2) indicated potential
27 collinearity. Therefore, I decide to remove toughness from the models, since correlated
28 variables might obscure model coefficients [Janson et al., 1986]. Logistic regression models
29 were performed by season.

30 To evaluate whether fruit trait use by spider monkeys could simply be reflecting the
31 availability of specific traits among the fruit species in the local flora, I compared the
32 frequency distribution of each trait between fruits eaten by spider monkeys and those fruits in
33 the local species pool (all species found during fruit surveys) within seasons applying

1 Kolmogorov-Smirnov tests [Kunz & Linsenmair, 2010]. Significance was set at 0.05 level
2 (two-tailed).

3

4 **Results**

5 *Dietary composition and seasonal variation*

6 Based on 1,807 feeding-bouts recorded during the systematic study, the diet of the study
7 group consisted of 82% fruit ($N = 1,490$ feeding-bouts; 79% ripe), 13% leaves (12% young),
8 and 5% other foods, including flowers, fungi, unripe seeds, petioles, decaying wood, and
9 arboreal termite nests. These foods came primarily from trees (80%), followed by palms
10 (13%), lianas (5%) and epiphytes (1%). The spider monkeys ate fruit from 67 morphospecies,
11 representing at least 20 families and 42% of the 159 woody plant species present in the
12 eastern *terra-firme* forest at MES. However, only 14 fruit species (eight families) contributing
13 $\geq 1\%$ of their diets accounted for ca. 70% of the 1,807 feeding-bouts recorded ($N = 1,264$;
14 Table 1). *Pouteria hispida* was the single most consumed fruit accounting for ca. 25% of all
15 feeding-bouts on fruits, being consumed over eight months (0.8–69% per mo).

16 Ripe fruit was the single most consumed food in both seasons, and spider monkeys
17 included a similar number of fruit species during the dry ($N = 43$) and rainy ($N = 44$) seasons.
18 Spider monkeys increased their dietary breadth during the dry season. In general, they had a
19 more diversified diet during the dry season ($B_A = 0.65$; $N = 16$ food types) than in the rainy
20 season ($B_A = 0.31$; $N = 9$ food types), when they tend to feed greatly on fruits and little else.
21 Unripe fruits, arboreal termite nests, flowers, and fungi were consumed mainly during the dry
22 season, and inflorescences and decaying wood in the rainy season.

23

24 *Seasonal fruit choices*

25 The content of lipid and ash significantly predicted whether spider monkeys would
26 include a fruit species into their diet during the dry season, after the other variables were
27 controlled for (McFadden's Rho-squared = 0.311, $P = 0.01$; Table 2). The increase of one unit
28 in the content of lipid and ash increases the odds of a fruit being consumed by 1.3 and 1.9
29 times, respectively (Fig. S1, S2). Overall, although lipid content below 13% DM apparently
30 do not affect fruit consumption, fruits with lipid content higher than this threshold were
31 heavily eaten by spider monkeys, accounting for ca. 40% of all-year feeding-bouts and 48%
32 of feeding-bouts during the dry season. No variable was able to predict spider monkey fruit
33 choice during the rainy season (McFadden's Rho-squared = 0.171, $P = 0.12$; Table 2). The

1 number of fruit species used in these analyses represents 22% ($N = 35$) and 24% ($N = 38$) of
2 the 159 woody species found in the eastern part of MES.

3 4 *Seasonal fruit trait use and availability*

5 Fruit pulps consumed by spider monkeys averaged 8.8 g ($N = 26$ fruit species) in the dry
6 season and 6.5 g ($N = 32$) in the rainy season, both ranging 0.1–73.0 g. Eighty-four percent of
7 fruits available at the study site and 81% of fruits consumed by spider monkeys during the dry
8 season have pulps lower than 10.4 g. The frequency of pulp classes between fruits locally
9 available and in the spider monkey diet did not vary during the dry season ($D = 0.29$, $P =$
10 0.94), or during the rainy season as well ($D = 0.37$, $P = 0.63$), and 90% of fruits locally
11 available and 87% of fruits eaten by spider monkeys during this period have pulps lower than
12 9.1 g. Pulps of 50 and 98 fruit species, representing 31% and 62% of the local flora ($N = 159$
13 woody species), were weighted during the dry and rainy season, respectively.

14 Ash content of fruits consumed by spider monkeys averaged 5.3% DM (1.6–14.4% DM)
15 in both seasons (estimated on 19 and 18 fruits during the dry and rainy season, respectively).
16 Most of fruit species locally available (76%) and fruits eaten by spider monkeys (89%) during
17 the dry season had ash content lower than 8% DM, and there was no variation in the
18 frequency of ash content classes between fruits locally available and those included in the diet
19 of spider monkeys in this season ($D = 0.25$, $P = 0.96$). Most fruits in the local species pool
20 (96%) and those consumed by spider monkeys (95%) during the rainy season had also ash
21 content below the 8% DM threshold, and the frequency of ash content classes did not vary as
22 well between fruits available and consumed by spider monkeys ($D = 0.37$, $P = 0.63$). Ash
23 content was estimated in 29 and 38 fruits, representing 18% and 24% of the woody plant
24 species at the study site, during the dry and rainy season, respectively.

25 The fruits consumed by spider monkeys averaged 9.3% and 8.7% DM crude protein
26 during the dry and rainy season, respectively (2.2–18.8% DM; $N = 20$ in both seasons). The
27 frequency of protein classes in those fruits locally available was not different from that in
28 fruits consumed by spider monkeys during the dry season ($D = 0.33$, $P = 0.70$), and 68% of
29 fruits locally available and 65% of fruits in spider monkey diet have intermediate crude
30 protein content (5.88–13.3% DM). Although 62% of fruits available at MES compared with
31 55% of fruits in the spider monkey diet had also intermediate crude protein content, this
32 variation was not statistically significant in the rainy season ($D = 0.56$, $P = 0.12$).

33 Spider monkeys consumed fruits with crude fiber content averaging 13.8% DM (1.2–
34 31.0% DM; $N = 20$) during the dry season. Most of the available (77%) and consumed fruits

1 (90%) during this season have fiber content lower than 24.6% DM, but they showed no
2 significant variation in the frequency of fiber content classes between fruits in the local
3 species pool and consumed by spider monkeys ($D = 0.30$, $P = 0.76$). However, the frequency
4 of fiber content in the fruits available and consumed varied nearly significantly during the
5 rainy season ($D = 0.60$, $P = 0.05$). While 30% of fruits available at MES had fiber content
6 $\geq 24.6\%$, only 15% of fruit consumed by spider monkeys surpass this threshold in the rainy
7 season. Crude fiber and protein were estimated in 35 and 51 fruit species, representing 21%
8 and 32% of the local woody plant species, during the dry and rainy season, respectively.

9 The lipid content of fruits consumed by spider monkeys varied from as low as 0.4% DM
10 to as high as 51.1% DM (mean = 10% DM in both seasons; $N = 19$). Although 15% and 12%
11 of fruits locally available in the dry and rainy season, respectively, and 25% of fruits
12 consumed by spider monkeys in both seasons have lipid content higher than 8.5% DM, the
13 frequency of lipid content of fruits in the local flora and in those fruits consumed by spider
14 monkeys was quite similar in both seasons ($D = 0.17$, $P = 0.99$). Lipid content was measured
15 in 31 and 44 fruit species, representing 19% and 28% of the woody plant species in the
16 eastern forest at MES, during the dry and rainy season, respectively.

17

18 **Discussion**

19 This study showed that the content of lipid and ash significantly predict whether or not
20 spider monkeys include a fruit into their diets during the dry season at MES. However, the
21 comparison of the traits of fruits eaten by spider monkeys and those fruits in the local species
22 pool did not vary, indicating that this primate are not specialist in any fruit trait. Instead, they
23 are generalist fruit-eaters that consume fruits with particular traits in accordance to their
24 availability in the environment. No variable explained fruit choices during the rainy season,
25 when spider monkeys apparently consume fruits irrespective to nutritional content.

26 Lipids often determine food choice in frugivorous primates [Norconk & Conklin-Brittain,
27 2004; Worman & Chapman, 2005] and birds [Herrera, 1982; Stiles, 1993]. Being a large
28 frugivore with high-energy demands [Rosenberger et al., 2008], it is not surprising that spider
29 monkey fruit choices during the dry season are driven by lipids, since this nutrient provides
30 about twice as much energy as proteins or carbohydrates [Richard, 1985; Stiles, 1993],
31 contributing disproportionately to the energetic budget of this primate. Previous evidences
32 highlighted a clear preference of spider monkeys toward lipid-rich fruits, despite their low
33 density or availability [Castellanos & Chanin, 1996; Dew, 2005; Di Fiore et al., 2008].

1 However, the lipid profile of fruits consumed by spider monkeys at MES matched to that in
2 the local fruit species pool, indicating that this nutrient is consumed in accordance to its
3 availability in the environment, thus suggesting opportunism in the use of this trait. The lipid-
4 rich fruits of some Sapotaceae and palms seem to be key resources in the highly seasonal
5 forest at MES and possibly in other forests where they are common, helping spider monkeys
6 to overcome possible energy deficits during lean periods [Castellanos & Chanin, 1996;
7 Terborgh, 1986]. The high abundance of some of these fruits (e.g., *Attalea maripa*, *Mauritia*
8 *flexuosa*, *Pouteria hispida*) [Milliken & Ratter, 1998] and their intensive use by spider
9 monkeys (Table 1) may be the major reasons why this primate thrives in the seasonal forest at
10 MES, even facing long periods of fruit scarcity.

11 Although necessary to regulate digestive processes, in excess fiber is disadvantageous,
12 slowing the passage time of digesta, reducing the volume of food that can be processed and
13 nutrient uptake, hampering spider monkey nutrition [Milton, 1979; 1981]. Due to their simple
14 digestive tract, spider monkeys may have limited potential for feeding on large amounts of
15 fiber [Simmen & Sabatier, 1996]. Although not significantly, low fiber fruits accounted for a
16 higher proportion in spider monkey diet than in the local species pool during the rainy season,
17 when fruits abound at MES [Mendes Pontes, 2000], suggesting that this primate may opt for
18 low fiber content when possible. However, frugivorous primates must deal with complex
19 feeding choices since the immediate gain of feeding on a certain nutrients of a particular fruit
20 can have costs associated with other nutrient or non-nutritive chemicals (e.g., tannins,
21 phenols) consumed simultaneously. Spider monkeys appear to rely considerably on fibrous
22 fruits if they also have high lipid content (e.g., *M. flexuosa*, *P. hispida*; Table 1), as found for
23 *Pithecia pithecia* that often consume lipid-rich fruits despite the possible constraints of
24 feeding on fibrous or astringent compounds [Norconk & Conklin-Brittain, 2004]. It is likely
25 that spider monkeys accept the trade-off for fruits high in fiber if they also provide high
26 energy, particularly during the dry season.

27 Primates often rely on a few abundant fruits during periods of fruit shortage [Chapman,
28 1987; Nunes, 1998; Wallace, 2005; Bowler & Bodmer, 2011], as found here. With some
29 exceptions [O'Brien et al., 1998], fruits are not good sources of minerals [Janson & Chapman,
30 1999]. The mineral deficiency of fruits associated with a relatively limited set of fruits
31 consumed and the high level of frugivory of spider monkeys could restrict mineral intake by
32 this primate. Therefore, spider monkey fruit choices are also affected by the mineral content
33 of fruits. It is likely that specific mineral fractions ultimately influence fruit choices by wild
34 spider monkeys as found in captive studies [Laska et al., 2000]. The study group increased

1 their dietary breadth during the dry season, possibly to account for potential mineral
2 deficiencies. Primates usually feed on decaying wood, soil, and arboreal termite nests,
3 possibly to complement their mineral needs [Dew, 2005; Rothman et al., 2006].
4 Unfortunately, I have only crude estimates of minerals (i.e., ash), but detailed assays of this
5 component are necessary to further our understanding on the role of minerals on spider
6 monkey fruit choices. Yet, there is the possibility that the influence of ash content on spider
7 monkey fruit choice were biased by the consumption of *Bagassa guianensis* and *Ficus*
8 *guianensis* (Moraceae); both species contain higher ash content (14% DM and 10% DM,
9 respectively; Fig. S2) than other fruits at MES (mean = 5% DM).

10 This study found that spider monkeys at MES are generalist fruit-eaters, which
11 opportunistically fed on fruits with favorable traits that can be readily found in the
12 environment, such as lipids. These findings add to previous studies classifying spider
13 monkeys as generalist fruit-eaters [Laska et al., 2000; Nunes, 1998; Stevenson & Link, 2010],
14 while highlight their proclivity to consume such energy-rich fruits as available [Castellanos &
15 Chanin, 1996; Dew, 2005], particularly during periods of fruit scarcity. Primate feeding
16 choices are complex and other unmeasured variables might influence them, such as the
17 density of fruit species or fruit production [Nunes, 1998; Stevenson & Link, 2010].
18 Nonetheless, these findings suggest that spider monkeys are opportunistic consumers that feed
19 on fruits with profitable traits during fruit shortages. The relative abundance of some lipid-
20 rich fruits during the dry season at MES might help spider monkeys to overcome energetic
21 deficits during this critical period. Therefore, it could be sensible to consider such fruits as a
22 priority in future forest management and restoration plans aiming for spider monkey
23 conservation.

24 **Acknowledgments**

25 This research complies with protocols approved by the Brazilian environmental agency
26 (ICMBio). I thank the staffs of ICMBio and INPA-RR for providing permits, logistics, and
27 facilities during the fieldwork. I am particularly grateful to Jean Boubli, who made equipment
28 for fruit measurements available for this study. I wish to express my gratitude to Fabiana
29 Couto-Santos, Ricardo Souza, Sâmia Felizardo and Sara Souza; their help was critical during
30 fruit collection and processing. Fruits were analyzed for chemical content in the Laboratory of
31 Fish Nutrition/CPAq at INPA, and I am indebted to the late Manoel Pereira-Filho, and Maria
32 Inês de Oliveira-Pereira for their invaluable help. I also thanks to Adrian Barnett, Celso
33 Morato, Júlio César Bicca-Marques, Líliam P. Pinto, Marco A. Pizo, Renato Cintra, Torbjørn
34

1 Haugaasen, and Wilson Spironello for their fruitful comments and criticisms. This study was
2 undertaken with the support of the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e
3 Tecnológico, Fundação Estadual do Meio Ambiente e Recursos Hídricos de Roraima,
4 Mohamed bin Zayed Species Conservation Fund, and Idea Wild.

5

6 **References**

- 7 AOAC. 1990. Official methods of analysis of the Association of Official Analytical Chemists.
8 Washington, DC: AOAC.
- 9 Castellanos HG, Chanin P. 1996. Seasonal differences in food choice and patch preference of
10 long-haired spider monkeys (*Ateles belzebuth*). In: Norconk MA, Rosenberger AL,
11 Garber PA, editors. Adaptive Radiations of Neotropical Primates. New York: Plenum
12 Press. p 451–466.
- 13 Chapman C. 1987. Flexibility in diets of three species of Costa Rican primates. *Folia Primatol*
14 49:90–105.
- 15 Chaves ÓM, Stoner KE, Arroyo-Rodríguez V. 2012. Differences in diet between spider
16 monkey groups living in forest fragments and continuous forest in Mexico. *Biotropica*
17 44:105–113.
- 18 Chivers DJ, Santamaría M. 2004. Feeding biology of neotropical primates. In: Mendes SL,
19 Chiarello AG, editors. *A Primatologia no Brasil*. Vitória: IPEMA, SBPr. p 37–51.
- 20 Conklin-Brittain NL, Wrangham RW, Hunt KD. 1998. Dietary response of chimpanzees and
21 cercopithecines to seasonal variation in fruit abundance. II. Macronutrients. *Int J Primatol*
22 19:971–998.
- 23 da Silva JAM, Pereira-Filho M, Oliveira-Pereira MI. 2000. Seasonal variation of nutrients and
24 energy in tambaqui's (*Colossoma macropomum* Cuvier, 1818) natural food. *Rev Brasil*
25 *Biol = Braz J Biol* 60:599–605.
- 26 Dew JL. 2005. Foraging, food choice, and food processing by sympatric ripe-fruit specialists:
27 *Lagothrix lagotricha poeppigii* and *Ateles belzebuth belzebuth*. *Int J Primatol* 26:1107–
28 1135.
- 29 Di Fiore A, Link A, Dew JL. 2008. Diets of wild spider monkeys. In: Campbell CJ, editor.
30 Spider monkeys: behavior, ecology and evolution of the genus *Ateles*. Cambridge:
31 Cambridge University Press. p 81–137.
- 32 Felton AM, Felton A, Raubenheimer D et al. 2009. Protein content of diets dictates the daily
33 energy intake of a free-ranging primate. *Behav Ecol* 20:685–690.

- 1 Heiduck S. 1997. Food choice in masked titi monkeys (*Callicebus personatus melanochir*):
2 selectivity or opportunism? *Int J Primatol* 18:487–502.
- 3 Herrera CM. 1982. Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between
4 plants and avian dispersers. *Ecology* 63:773–785.
- 5 IUCN. 2011. *Ateles belzebuth*. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1.
- 6 Janson CH, Chapman CA. 1999. Resources and primate community structure. In: Fleagle JG,
7 Janson CH, Reed KE, editors. *Primate Communities*. Cambridge: Cambridge University
8 Press. p 237–267.
- 9 Janson CH, Stiles EW, White DW. 1986. Selection on plant fruiting traits by brown capuchin
10 monkeys: a multivariate approach. In: Estrada A, Fleming TH, editors. *Frugivores and*
11 *Seed Dispersal*. Dordrecht: Dr W. Junk Publishers. p 83–92.
- 12 Julliot C. 1996. Fruit choice by red howler monkey (*Alouatta seniculus*) in a tropical rain
13 forest. *Am J Primatol* 40:261–282.
- 14 Julliot C, Sabatier D. 1993. Diet of the red howler monkey (*Alouatta seniculus*) in French
15 Guiana. *Int J Primatol* 14:527–550.
- 16 Kinzey WG, Norconk MA. 1990. Hardness as a basis of fruit choice in two sympatric
17 primates. *Am J Phys Anthropol* 81:5–15.
- 18 Klein LL, Klein DB. 1977. Feeding behaviour of the Colombian spider monkey. In: Clutton-
19 Brock TH, editor. *Primate ecology: studies of feeding and ranging behaviour in lemurs,*
20 *monkeys and apes*. London: Academic Press. p 153–182.
- 21 Krebs CJ. 1998. *Ecological Methodology*. Menlo Park: Addison-Welsey Educational
22 Publishers, Inc. 620 p.
- 23 Kunz BK, Linsenmair KE. 2010. Fruit traits in baboon diet: a comparison with plant species
24 characteristics in west Africa. *Biotropica* 42:363–371.
- 25 Lambert JE. 1998. Primate digestion: interactions among anatomy, physiology, and feeding
26 ecology. *Evol Anthropol* 7:8–20.
- 27 Laska M, Sanchez EC, Rivera JAR, Luna ER. 1996. Gustatory thresholds for food-associated
28 sugars in the spider monkey (*Ateles geoffroyi*). *Am J Primatol* 39: 189–193.
- 29 Laska M, Salazar LTH, Rodriguez-Luna E. 2000. Food preferences and nutrient composition
30 in captive spider monkeys, *Ateles geoffroyi*. *Int J Primatol* 21:671–683.
- 31 Leighton M. 1993. Modeling dietary selectivity by bornean orangutans: evidence for
32 integration of multiple criteria in fruit selection. *Int J Primatol* 14:257–313.

- 1 Link A, Galvis N, Marquez M et al. 2012. Diet of the critically endangered brown spider
2 monkey (*Ateles hybridus*) in an inter-Andean lowland rainforest in Colombia. Am J
3 Primatol DOI 10.1002/ajp.22066.
- 4 Martins MM. 2008. Fruit diet of *Alouatta guariba* and *Brachyteles arachnoides* in
5 southeastern Brazil: comparison of fruit type, color, and seed size. Primates 49:1–8.
- 6 Mendes Pontes AR. 1999. Environmental determinants of primate abundance in Maracá
7 Island, Roraima, Brazilian Amazonia. J Zool 247:189–199.
- 8 Mendes Pontes AR. 2000. Ecology of a mammal community in a seasonally-dry forest in
9 Roraima, Brazilian Amazonia [PhD. dissertation]. Cambridge: University of Cambridge.
10 358 p.
- 11 Milliken W, Ratter JA. 1989. First report of the vegetation survey of the Maracá Rainforest
12 Project. Edinburgh: Royal Botanic Garden. 277 p.
- 13 Milliken W, Ratter JA. 1998. The vegetation of the Ilha de Maracá. In: Milliken W, Ratter JA,
14 editors. Maracá — The Biodiversity and Environment of an Amazonian Rainforest.
15 Chichester: John Wiley & Sons Ltd. p 71–112.
- 16 Milton K. 1979. Factors influencing leaf choice by howler monkeys: a test of some hypothesis
17 of food selection by generalist herbivores. Am Nat 114:362–378.
- 18 Milton K. 1981. Food choice and digestive strategies of two sympatric primate species. Am
19 Nat 117:496–505.
- 20 Milton K. 2008. Macronutrient patterns of 19 species of Panamanian fruits from Barro
21 Colorado Island. Neotrop Primates 15:1–7.
- 22 Mourthé IMC, Strier KB, Boubli JP. 2008. Seed predation of *Mabea fistulifera*
23 (Euphorbiaceae) by northern muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*). Neotrop Primates
24 15:40–45.
- 25 Norconk MA, Conklin-Brittain NL. 2004. Variation on frugivory: the diet of Venezuelan
26 white-faced sakis. Int J Primatol 25:1–26.
- 27 Norscia I, Ramanamanjato JB, Ganzhorn JU. 2012. Feeding patterns and dietary profile of
28 nocturnal southern woolly lemurs (*Avahi meridionalis*) in southeast Madagascar. Int J
29 Primatol 33:150–167.
- 30 Nunes A. 1995. Foraging and ranging patterns in white-bellied spider monkeys. Folia
31 Primatol 65:85–99.
- 32 Nunes A. 1998. Diet and feeding ecology of *Ateles belzebuth belzebuth* at Maracá Ecological
33 Station, Roraima, Brazil. Folia Primatol 69:61–76.

- 1 O'Brien TG, Kinnaird MF, Dierenfeld ES et al. 1998. What's so special about figs? *Nature*
2 392:668.
- 3 Richard AF. 1985. *Primates in Nature*. New York: W.H. Freeman and Company. 558 p.
- 4 Rosenberger AL, Halenar L, Cooke SB, Hartwig WC. 2008. Morphology and evolution of the
5 spider monkey, genus *Ateles*. In: Campbell CJ, editor. *Spider monkeys: behavior, ecology*
6 *and evolution of the genus Ateles*. Cambridge: Cambridge University Press. p 19–49.
- 7 Rothman JM, van Soest PJ, Pell AN. 2006. Decaying wood is a sodium source for mountain
8 gorillas. *Biol Lett* 2:321–324.
- 9 Russo SE, Campbell CJ, Dew JL, Stevenson PR, Suarez SA. 2005. A multi-forest comparison
10 of dietary preferences and seed dispersal by *Ateles* spp. *Int J Primatol* 26:1017–1037.
- 11 Simmen B, Sabatier D. 1996. Diets of some French Guianan primates: composition and food
12 choices. *Int J Primatol* 17:661–693.
- 13 Sourd C, Gautier-Hion A. 1986. Fruit selection by a forest guenon. *J Anim Ecol* 55:235–244.
- 14 Stevenson PR, Link A. 2010. Fruit preferences of *Ateles belzebuth* in Tinigua Park,
15 northwestern Amazonia. *Int J Primatol* 31:393–407.
- 16 Stiles EW. 1993. The influence of pulp lipids on fruit preference by birds. *Vegetatio*
17 107/108:227–235.
- 18 Symington MM. 1990. Fission-fusion social organization in *Ateles* and *Pan*. *Int J Primatol*
19 11:47–61.
- 20 Terborgh J. 1986. Keystone plant resources in the tropical forest. In: Soulé M, editor.
21 *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sunderland: Sinauer. p 330–
22 344.
- 23 van Roosmalen MGM. 1985. Habitat preferences, diet, feeding strategy and social
24 organization of the black spider monkey (*Ateles paniscus paniscus* Linnaeus 1758) in
25 Surinam. *Acta Amaz* 15:1–238.
- 26 Wallace RB. 2005. Seasonal variations in diet and foraging behavior of *Ateles chamek* in a
27 southern Amazonian tropical forest. *Int J Primatol* 26:1053–1075.
- 28 Worman CO, Chapman CA. 2005. Seasonal variation in the quality of a tropical ripe fruit and
29 the response of three frugivores. *J Trop Ecol* 21:689–697.

1 **TABLE 1. Percentage of consumption, along with morphological and chemical traits of fruits often eaten ($\geq 1\%$ of their diet; $N =$**
 2 **14) by *Ateles belzebuth* at Maracá Ecological Station**

Fruit species	Consumption			Morphology		Nutrients (% DM)			
	Season ^a	<i>N</i> bouts	Total ^b (%)	Pulp weight (g)	Toughness (Mpa)	Ash	Lipid	Crude protein	Crude fiber
Annonaceae									
<i>Duguetia</i> sp.	wet	73	4.9	-	3.4	-	-	-	-
Arecaceae									
<i>Attalea maripa</i>	both	82	5.5	7.0	2.1	3.6	25.4	5.0	1.2
<i>Euterpe precatoria</i>	wet	15	1.0	0.5	1.5	-	-	-	-
<i>Mauritia flexuosa</i>	dry	118	7.9	22.3	2.4	3.1	32.4	6.8	29.1
Boraginaceae									
<i>Cordia</i> sp.	dry	37	2.5	0.6	1.4	-	-	-	-
Burseraceae									
<i>Tetragastris panamensis</i>	both	66	4.4	3.9	1.9	3.1	0.6	3.8	2.4
<i>Trattinnickia rhoifolia</i>	both	17	1.1	0.8	1.5	4.7	5.6	7.4	15.3
Dileniaceae									
<i>Pinzona coriacea</i>	both	19	1.3	-	-	-	-	-	-
Moraceae									
<i>Ficus guianensis</i>	dry	30	2.0	0.2	0.05	10.4	0.4	11.6	19.7
<i>Brosimum</i> sp.	both	75	5.0	-	-	-	-	-	-
Myristicaceae									
<i>Virola surinamensis</i>	both	20	1.3	0.5	1.9	-	-	-	-
Sapotaceae									
<i>Ecclinusa guianensis</i>	dry	164	11.0	3.8	1.0	5.4	8.0	10.7	14.9
<i>Pouteria hispida</i>	both	378	25.4	27.0	6.6	2.4	17.1	7.2	24.2
<i>Pradosia surinamensis</i>	wet	170	11.4	0.8	2.6	4.3	6.6	4.7	9.1

3 ^aBased on the proportion of feeding-bouts in each season. See methods. ^bPercentage based on 1490 feeding-bouts on fruits

1
2
3
4
5
6
7

TABLE 2. Estimates of logistic models of the odds of consumption of a particular fruit by spider monkeys based on some morphological and nutritional traits. Bold values denote statistical significance

Fruit traits	Estimates	SE	t-ratio	<i>P</i>	Odds ratio estimates (95% bounds) ^a
Dry season (<i>N</i> =15 fruits eaten; <i>N</i> =20 fruits non-eaten)					
Lipid	0.295	0.135	2.187	0.029	1.3 (1.0-1.7)
Crude protein	-0.249	0.174	-1.426	0.154	0.8 (0.5-1.1)
Crude fiber	-0.084	0.059	-1.421	0.155	0.9 (0.8-1.0)
Ash	0.629	0.312	2.016	0.044	1.9 (1.0-3.5)
Pulp amount	-0.029	0.027	-1.048	0.295	1.0 (0.9-1.0)
Rainy season (<i>N</i> =15 fruits eaten; <i>N</i> =23 fruits non-eaten)					
Lipid	0.171	0.090	1.896	0.058	1.2 (1.0-1.4)
Crude protein	-0.166	0.126	-1.320	0.187	0.8 (0.7-1.1)
Crude fiber	-0.055	0.041	-1.344	0.179	0.9 (0.9-1.0)
Ash	0.370	0.234	1.583	0.113	1.4 (0.9-2.3)
Pulp amount	-0.007	0.021	-0.348	0.728	1.0 (0.9-1.0)

8 Note: ^aOdds ratios can be interpreted as how many times a unit change in the value of a
9 given variable increases the odds of a positive response, while the other variables remain
10 fixed

1 **Appendix**2 **Supporting Information:** Additional tables and figures

3

4

5

6

7

8

9

TABLE S1. Spearman correlation among traits of fruits available during the dry season at Maracá Ecological Station, northern Amazonia, Brazil

Variables	Pulp amount	Toughness	Ash	Fiber	Protein
Lipid	0.22	0.28	-0.27	0.03	0.18
Protein	-0.03	-0.09	0.14	0.02	
Fiber	-0.23	0.10	-0.10		
Ash	-0.15	-0.55**			
Toughness	0.51**				

10

**P<0.001

11

12

13

14

15

16

17

TABLE S2. Spearman correlation among traits of fruits available during the wet season at Maracá Ecological Station, northern Amazonia, Brazil

Variables	Pulp amount	Toughness	Ash	Fiber	Protein
Lipid	0.13	0.23	-0.07	-0.02	0.22
Protein	0.06	-0.11	0.13	-0.04	
Fiber	-0.34	0.14	-0.02		
Ash	-0.25	-0.47*			
Toughness	0.34*				

18

*P<0.01

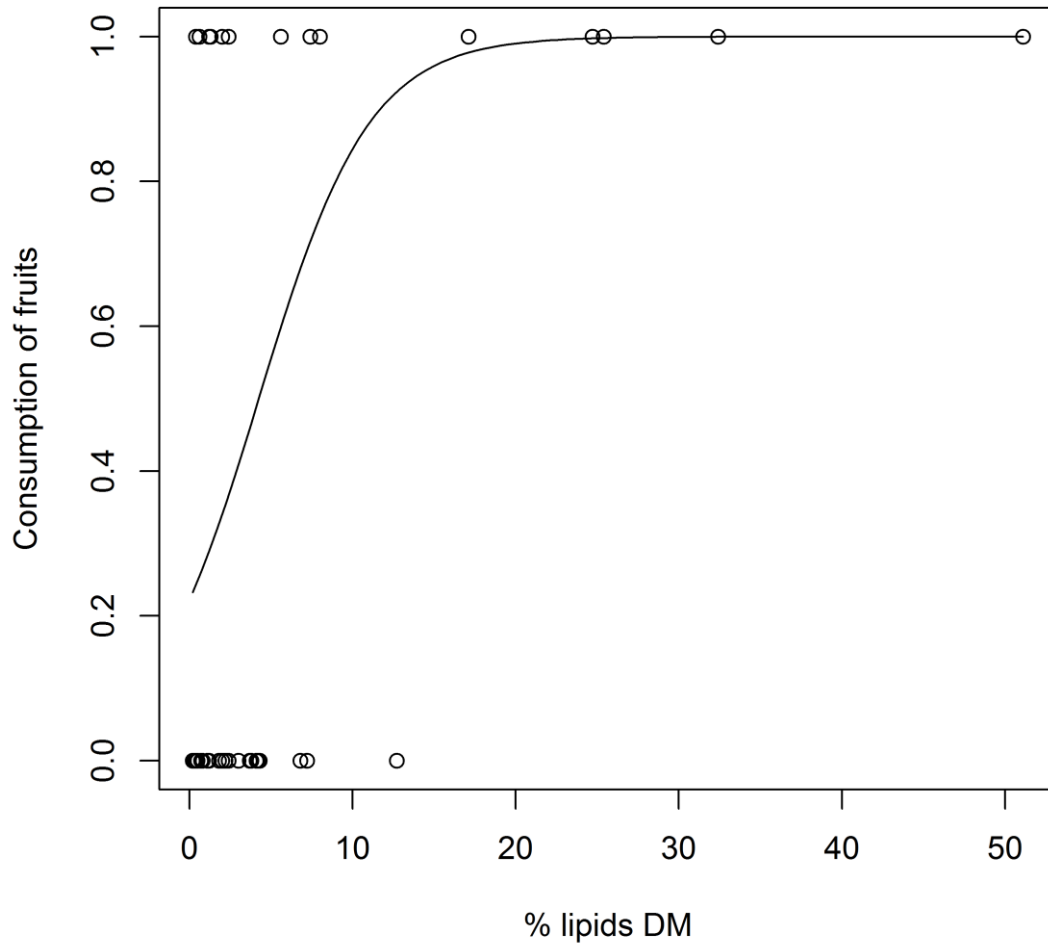


Fig. S1. Logistic model representing the chances of consumption of a particular fruit based on their content of lipid by dry matter (DM) during the dry season. The increase of one unit in the content of lipid increases the odds of a fruit being consumed by 1.3 (see also Table 2). The predictive equation is $\exp(-1.253 + 0.295 \cdot x) / (1 + \exp(-1.253 + 0.295 \cdot x))$, where x is fruit lipid content.

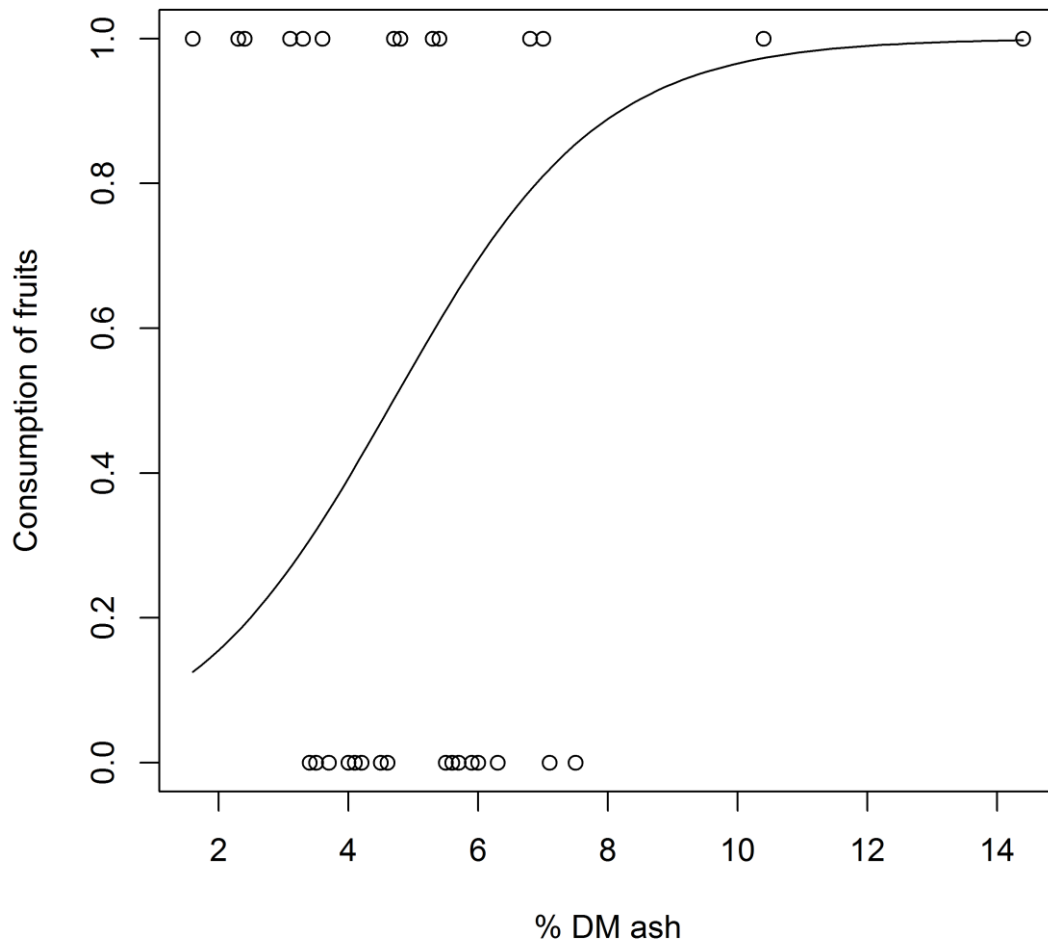


Fig. S2. Logistic model representing the chances of consumption of a particular fruit based on their content of ash by dry matter (DM) during the dry season. The increase of one unit in the content of ash increases the odds of a fruit being consumed by 1.9 (see also Table 2). The predictive equation is $\frac{\exp(-2.950 + 0.629*x)}{1 + \exp(-2.950 + 0.629*x)}$, where x is fruit ash content.

Capítulo 3

Mourthé, I. Preliminary evidence of the effect of ENSO on some Amazonian fruit pulps. Manuscrito formatado para *Acta Amazonica*

1 Preliminary evidence of the effect of ENSO on some Amazonian fruit pulps

2
3 Ítalo MOURTHÉ^{1,2*}

4 ¹Graduate Program in Ecology, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA,
5 Manaus, Brasil; ²Research Office of Roraima, INPA, Rua Coronel Pinto, 315, Centro, 69.301-
6 150, Boa Vista, Brasil. *Email: imourthe@gmail.com

7 8 **ABSTRACT**

9 A key ecological issue is whether fruiting trees respond to severe droughts by decreasing fruit
10 supply, which would negatively impact frugivores. Pulp mass is an important component of
11 fruit supply. Examining pulp masses of four Amazonian fruits between unusually dry and
12 rainy years (during and after an ENSO event) I found no evidence for differences in this
13 component. Although preliminary, these results at least suggest that fruit pulp masses may not
14 be affected by ENSO.

15 **KEYWORDS:** Amazonia; *El Niño* Southern Oscillation (ENSO); fruit–frugivore interaction;
16 fruit pulp mass; seasonal forest.

17 18 **Evidência preliminar do efeito do ENOS sobre a polpa de alguns frutos amazônicos**

19 **RESUMO**

20 Uma questão ecológica pertinente seria se as árvores tropicais respondem às secas severas
21 diminuindo a oferta de frutos, o que poderia afetar os frugívoros negativamente. A polpa é um
22 importante componente da oferta de frutos. Comparando a quantidade de polpa de quatro
23 frutos amazônicos entre um ano excepcionalmente seco e outro chuvoso (durante e após um
24 evento ENOS), não foram encontradas diferenças neste componente. Embora preliminar, esta
25 evidência sugere que a quantidade de polpa pode não ser afetada pelo ENOS.

26 **PALAVRAS-CHAVE:** Amazônia; *El Niño* Oscilação Sul (ENOS); florestas sazonais;
27 interação fruto–frugívoro; polpa frutos.

1 Climate changes affect the biology of the organisms, and their interactions (Hannah *et al.*
2 2002; Walther *et al.* 2002; Parmesan 2006). However, studies on the interplay between
3 climate change and the availability of food resources for frugivores in tropical forests are
4 scarce (Wright *et al.* 1999; Mandujano 2006; Wiederholt and Post 2010). Tropical rainforests
5 are experiencing severe droughts far more frequently, particularly in Amazonia (Borchert
6 1998; Malhi *et al.* 2008; Lewis *et al.* 2011), but the influence of drought intensification on
7 frugivores in this key region remains uncertain. Consequently, we have a poor understanding
8 concerning how or even whether they respond to climate changes.

9 Climatic changes may cause drastic shifts in forests with important implications for
10 frugivores (Hannah *et al.* 2002; Parmesan 2006). While several studies have assessed the
11 effect of droughts—primarily caused by *El Niño* Southern Oscillations (ENSO)—on tree
12 mortality (Barlow and Peres 2004; Nepstad *et al.* 2007) and fruit production (Wright *et al.*
13 1999; Mandujano 2006; Wright and Calderón 2006), their effects on fruit pulp masses, a
14 staple resource for frugivores, remain poorly understood. In light of the predicted drought
15 intensification, a key ecological issue is how trees respond to severe droughts, what would
16 negatively impact frugivores. Frugivore population dynamics can be affected by climate
17 changes, probably mediated through food availability (Wiederholt and Post 2010), and
18 climate-associated declines in the food supplies of frugivores have often been pointed as
19 proximal causes of frugivore declines (Foster 1996b; Gould *et al.* 1999; Pavelka *et al.* 2007).

20 Higher levels of photosynthetically active radiation (PAR) during ENSO events increase
21 both fruit abundance and diversity (Wright *et al.* 1999; Mandujano 2006; Wright and
22 Calderón 2006). Otherwise, fruit abundance are expected to reduce after mild dry seasons
23 following ENSO because cloudy conditions reduce PAR availability and/or because trees
24 expended their stored reserves increasing fruit production during ENSO, what affects their
25 next reproductive cycles (Wright *et al.* 1999). Although relatively well known for fruit
26 abundance and diversity, the effect of ENSO on fruit pulps remained limited. I examined the
27 consequences of the ENSO of 2009 on pulp masses for four fruits heavily consumed by
28 several frugivores in a seasonal forest in northern Brazilian Amazonia. Following the
29 reasoning of Wright and colleagues (1999) that unusually dry and rainy periods would affect
30 fruit supply, I tested the hypothesis that (1) fruit pulp masses should be high during an ENSO
31 year, and (2) decrease after a mild dry season following ENSO. The ENSO of 2009 was
32 followed by a mild dry season (2010–2011) in the study site, providing a unique opportunity
33 to test this hypothesis.

1 The study was carried out at Maracá Ecological Station (MES; 3°21'44" N, 61°26'02"
2 W), a 1013-km² island in the Uraricoera river in the northern Brazilian Amazonia, in the
3 transition between lowland Amazonian forests and Roraima-Rupununi savannas of the
4 Guyana Shield. Most of the island is covered by undisturbed, upland *terra-firme* forest. Mean
5 annual precipitation is 2158 mm (data from 1986–2011), with a marked dry season between
6 October and March. However, as occurred in other parts of Amazonia (Lewis *et al.* 2011),
7 MES experienced an unusual drought induced by an ENSO event in 2009 (annual rainfall =
8 1434 mm; eight dry months). In Amazonia, ENSO is associated with significant reduction in
9 rainfall. Indeed, this was the second lowest rainfall (~33% below the mean) recorded at MES
10 over the past 26 years for which data are available. The 2010-11 period however has been
11 particularly rainy (mean annual rainfall = 2560 mm; three dry months). More importantly, the
12 dry season of 2010-11 period was mild (rainfall = 865 mm).

13 The study was focused on four abundant fruits that account for a significant part of the
14 diet of several frugivores in the study site, including primates, agoutis, and peccaries (e.g.
15 Nunes 1998; Silvius and Fragoso 2003). The target fruits were the canopy trees *Pouteria*
16 *hispida* and *Pradosia surinamensis* (Sapotaceae) and the sub-canopy palms *Attalea maripa*
17 and *Astrocaryum aculeatum* (Arecaceae).

18 Fruits were randomly selected from different trees over an area ~25 km² between May–
19 July of 2009 and 2011. Only one fruit was collected under each tree to avoid potential pseudo-
20 replication associated problems, such as environmental/individual variation in fruit pulp. Only
21 fully ripe, well-developed, non-rotted fruits recently fallen were collected. Composite pulp
22 samples for each species were dried to constant mass, and moisture content was estimated as
23 the difference between fresh and dry mass. Fruit pulp masses (FPM) was determined with a
24 digital scale to the nearest 0.01 g. Welch two-sample Student's t-tests for unequal variances
25 were performed to contrast fruit masses between the unusually dry period (2009) and the
26 rainy period (2011). Analyses were accomplished under R 2.14 (R Development Core Team
27 2011). Data were reported as mean ± SD.

28 I found no significant variation in FPM in any species assessed between the unusually dry
29 and the rainy periods (Tab. 1). The moisture content of fruit pulps did not vary significantly
30 between years (2009: 55.8 ± 10%; 2011: 64.4 ± 16.5%; $t = -0.87$, $P = 0.45$).

31 ENSO events bring warm, dry and sunny conditions when they occur. Increased levels of
32 PAR during ENSO events favor fruit production (Wright *et al.* 1999; Wright and Calderón
33 2006). Wright *et al.* (1999) have proposed however that mild dry seasons following ENSO
34 events could limit fruit supply bringing famine for frugivores. Fruiting trees might expend

1 their stored reserves expanding fruit production during ENSO years, thus limiting their next
2 fruiting cycles (Foster 1996b; Wright *et al.* 1999). Yet, the reduction in fruit supply could also
3 be a result of overcast days; cloudy conditions may reduce PAR, limiting fruit supply after
4 mild dry seasons in the year following ENSO (Wright *et al.* 1999). The present study report
5 on a preliminary evidence of the importance of ENSO on fruit pulps, a key resource for
6 frugivores. Although the 2009 period have being characterized by generally hot, sunny and
7 clear days at MES, and the period 2011 by hot and cloudy days, the stable FPM found in this
8 study seem not to corroborate the pattern described above. The pulp masses of four
9 Amazonian fruits were stable between the unusually dry and the rainy years. Interestingly,
10 *Trichilia cuneata* (Meliaceae) and *Stemmadenia dinnell-smithii* (Apocynaceae) also showed
11 relatively stable FPM during a severe drought in a Costa Rican dry forest (McDiarmid *et al.*
12 1977; Foster and McDiarmid 1983).

13 Because this study is limited to a year-to-year comparison, their results should be
14 interpreted with caution, but they suggest that the masses of at least some fruits in this large
15 and undisturbed seasonal Amazonian forest may not be affected by ENSO. Being long-lived
16 organisms, trees in seasonal forests might have evolved and, consequently, can be adapted to
17 overcome even severe droughts using several mechanisms of drought-avoidance (Borchert
18 1998). Once escaping from drought stress, trees are likely to maintain steady FPM, even
19 during unusually dry periods. Moreover, large tracts of undisturbed seasonal Amazonian
20 forests could be resilient to climatic drying (Malhi *et al.* 2008).

21 By contrasting pulp masses of some Amazonian fruits during an episodic unusual drought
22 (2009) and a rainy period (2011), I did not find evidence that supports their variation, as
23 predicted. While the set of fruit species assessed during this study was small, it has clear
24 implications to food availability, since these fruits are heavily consumed by several frugivores
25 at MES (e.g., Nunes 1998; Silvius and Fragoso 2003). Therefore, these preliminary findings
26 certainly deserve further research because plant responses to climate changes are complex and
27 poorly understood for tropical forests (Wright and Calderón 2006). Studies encompassing
28 multiple fruiting cycles and ENSO events are needed to broaden our understanding of the
29 ecological responses of trees to ongoing climate changes, further contributing to the
30 management of tropical forests and the primary consumers they sustain.

31

32 **ACKNOWLEDGMENTS**

33 I thank the staff of ICMBio and INPA-RR for providing permits and logistic support and
34 Jean Boubli, who made equipment for fruit measurement available. Fabiana Couto-Santos,

1 Ricardo Souza, Sâmya Felizardo and Sara Souza helped with fruit collection. I thank Adrian
 2 Barnett, Celso Morato, Fabiana Couto-Santos, Líliam P. Pinto, Reinaldo Imbrózio and Renato
 3 Cintra for their insightful criticisms. The study was funded by Conselho Nacional de
 4 Desenvolvimento Científico e Tecnológico, Fundação Estadual do Meio Ambiente e Recursos
 5 Hídricos de Roraima, Mohamed bin Zayed Species Conservation Fund, and Idea Wild.

6

7 LITERATURE CITED

- 8 Barlow, J.; Peres, C.A. 2004. Ecological responses to El Niño-induced surface fires in central
 9 Brazilian Amazonia: management implications for flammable tropical forests.
 10 *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Biological Sciences*, 359: 367–
 11 380.
- 12 Borchert, R. 1998. Responses of tropical trees to rainfall seasonality and its long-term
 13 changes. *Climatic Change*, 39: 381–393.
- 14 Foster, M.S.; McDiarmid, R.W. 1983. Nutritional value of the aril of *Trichilia cuneata*, a
 15 bird-dispersed fruit. *Biotropica*, 15: 26–31.
- 16 Foster, R.B. 1996. *Famine on Barro Colorado*, p. 201–212. In: Leigh Jr., E.G.; Rand, A.S.;
 17 Windsor, D.M. (Eds). *The Ecology of a Tropical Forest — Seasonal Rhythms and Long-*
 18 *term Changes*. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa.
- 19 Gould, L.; Sussman, R.W.; Sauther, M.L. 1999. Natural disasters and primate populations: the
 20 effects of a 2-year drought on a naturally occurring population of ring-tailed lemurs (*Lemur*
 21 *catta*) in southwestern Madagascar. *International Journal of Primatology*, 20: 69–84.
- 22 Hannah, L.; Midgley, G.F.; Lovejoy, T.; Bond, W.J.; Bush, M.; Lovett, J.C.; Scott, D.;
 23 Woodward, F.I. 2002. Conservation of biodiversity in a changing climate. *Conservation*
 24 *Biology*, 16: 264–268.
- 25 Lewis, S.L.; Brando, P.M.; Phillips, O.L.; van der Heijden, G.M.; Nepstad, D. 2011. The
 26 2010 Amazon drought. *Science*, 331: 554.
- 27 Malhi, Y.; Roberts, J.T.; Betts, R.A.; Killeen, T.J.; Li, W.; Nobre, C.A. 2008. Climate change,
 28 deforestation, and the fate of the Amazon. *Science*, 319: 169–172.
- 29 Mandujano, S. 2006. Preliminary evidence of the importance of ENSO in modifying food
 30 availability for white-tailed deer in a Mexican tropical dry forest. *Biotropica*, 38: 695–699.
- 31 McDiarmid, R.M.; Ricklefs, R.E.; Foster, M.S. 1977. Dispersal of *Stemmadenia donnell-*
 32 *smithii* (Apocynaceae) by birds. *Biotropica*, 9: 9–25.
- 33 Nepstad, D.; Tohver, I.M.; Ray, D.; Moutinho, P.; Cardinot, G. 2007. Mortality of large trees
 34 and lianas following experimental drought in an Amazon forest. *Ecology*, 88: 2259–2269.

- 1 Nunes, A. 1998. Diet and feeding ecology of *Ateles belzebuth belzebuth* at Maracá Ecological
2 Station, Roraima, Brazil. *Folia Primatologica*, 69: 61–76.
- 3 Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual*
4 *Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 37: 637–669.
- 5 Pavelka, M.S.M.; McGoogan, K.C.; Steffens, T.S. 2007. Population size and characteristics of
6 *Alouatta pigra* before and after a major hurricane. *International Journal of Primatology*,
7 28: 919–929.
- 8 R Development Core Team. 2011. R: A language and environment for statistical computing.
9 Version 2.14.0. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. URL
10 <http://www.R-project.org/>
- 11 Silvius, K.M.; Fragoso, J.M.V. 2003. Red-rumped agouti (*Dasyprocta leporina*) home range
12 use in an Amazonian forest: implications for the aggregated distribution of forest trees.
13 *Biotropica*, 35: 74–83.
- 14 Walther, G.-R.; Post, E.; Convey, P.; Menzel, A.; Parmesan, C.; Beebee, T.J.C.; Fromentin,
15 J.-M.; Hoegh-Guldberg, O.; Bairlein, F. 2002. Ecological responses to recent climate
16 change. *Nature*, 416: 389–395.
- 17 Wiederholt, R.; Post, E. 2010. Tropical warming and the dynamics of endangered primates.
18 *Biology Letters*, 6: 257–260.
- 19 Wright, S.J.; Calderón, O. 2006. Seasonal, El Niño and longer term changes in flower and
20 seed production in a moist tropical forest. *Ecology Letters*, 9: 35–44.
- 21 Wright, S.J.; Carrasco, C.; Calderon, O.; Paton, S. 1999. The El Niño southern oscillation,
22 variable fruit production, and famine in a tropical forest. *Ecology*, 80: 1632–1647.

23

24

1
2
3
4
5
6
7

Table 1 – Summary of the variation in fruit pulp wet mass (in grams) between unusually dry (2009) and rainy (2011) years at Maracá Ecological Station, Roraima, Brazil.

Fruit species	2009			2011			t-test	df	P
	N	Mean ± SD	Range	N	Mean ± SD	Range			
<i>Pouteria hispida</i> Eyma	6	8.1 ± 4.3	0.8 – 14.0	8	5.0 ± 1.9	2.6 – 8.0	1.60	6.56	0.155
<i>Pradosia surinamensis</i> (Eyma) T.D.Penn	9	0.8 ± 0.3	0.3 – 1.2	10	1.0 ± 0.2	0.6 – 1.2	-1.48	14.65	0.160
<i>Attalea maripa</i> Mart.	9	7.0 ± 1.0	5.7 – 9.5	10	7.1 ± 1.8	4.6 – 10.3	-0.09	14.68	0.932
<i>Astrocaryum aculeatum</i> G.Mey	14	19.6 ± 5.8	8.0 – 27.5	14	17.0 ± 3.4	12.4 – 23.9	1.45	20.95	0.161

Capítulo 4

Mourthé, I. How much effort should be employed for surveying a low-diversity Amazonian mammal assemblage using line-transects? *Zoologia* (no prelo)

1 How much effort should be employed for surveying a low-diversity Amazonian
2 mammal assemblage using line-transects?

3

4 Ítalo Mourthé^{1,2,3}

5 ¹Graduate Program in Ecology, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA,
6 Manaus, Brasil; ²Research Office of Roraima, INPA, Rua Coronel Pinto, 315, Centro, 69.301-
7 150, Boa Vista, Brasil. ³Email: imourthe@gmail.com

8

9 **Abstract.** Line-transects surveys are commonly used for sampling large mammals, but
10 estimates of the effort needed to reliably surveying low-diversity assemblages of mammals
11 are scarce. Using data from line-transects and species accumulation curves, I examined
12 whether or not a sampling effort previously suggested to survey mammals elsewhere (ca. 85-
13 100 km) would be satisfactory for surveying a low-diversity assemblage of large mammals in
14 the Rio Negro basin in northern Amazonia. In total, 14 mammals were recorded after an
15 accumulated effort of 690 km walked. The desired threshold of completeness was only
16 achieved in one of six transects after an average effort of 115 km surveyed. Considering the
17 entire landscape (all transects pooled), survey completeness was reached after a much higher
18 effort. Moreover, the theoretical effort required to achieve completeness was estimated to be
19 150-360 km per transect, and 512 km for the landscape. Further studies are required to fully
20 understand this issue, but meanwhile it is safest to assume that higher sampling efforts should
21 be employed when surveying low-diversity assemblages through diurnal line-transects in
22 northwestern Amazonia to get robust estimates of mammal richness.

23

24 **Key words.** Amazonia; Species accumulation curves; Species richness; Survey.

1 Conducting complete and reliable inventories of mammal assemblages in Neotropical
2 forests is challenging, particularly during surveys limited in time and space. Increasing the
3 sampling effort should improve the chances of recording a representative number of species
4 (i.e., achieve survey completeness), but the necessary effort required to adequately survey
5 sparsely distributed species can be impeditive (MCARDLE 1990). Many methods have been
6 used to survey large mammals (SILVEIRA *et al.* 2003), line-transect surveys being one of the
7 most frequently used in Neotropical forests. This method allows the coverage of large areas
8 within short time periods at relatively low cost, and provides information on a broad range of
9 species (PERES 1999), being an useful tool to estimate species richness of large vertebrates
10 (DE THOISY *et al.* 2008). Species richness is a simple but fundamental measurement of
11 community and regional diversity that underlies many ecological models and conservation
12 strategies (GOTELLI & COLWELL 2001). To address some ecological questions or to evaluate
13 rapid-assessment inventories it is important to know to what extent an assemblage was
14 reliably sampled. However, while line-transects are widely used due to its practicality,
15 estimates of the effort needed to adequately survey mammal assemblages using this method
16 are scarce (e.g. DE THOISY *et al.* 2008), particularly in low-diversity sites.

17 Despite the high diversity of most Amazonian localities, some areas are known to harbor
18 relatively fewer species and low abundances than expected, as those found in the Rio Negro
19 basin in northwestern Amazonia (MENDES PONTES *et al.* 2012). This paucity is probably due
20 to the low soil fertility and consequently, low productivity, in this large area (EMMONS 1984).
21 Surveying low-diversity assemblages (i.e., those with relatively low species richness and
22 abundances), should be particularly hard because many species usually have low densities,
23 increasing the difficulty for recording new individuals and, consequently, new species
24 (EMMONS 1984, GOTELLI & COLWELL 2001). Therefore, surveys on these low-diversity
25 assemblages might require higher sampling efforts, but there are no estimates of the effort
26 required to achieve mammal survey completeness in these sites. I tested whether the
27 minimum sampling effort suggested to achieve survey completeness elsewhere (e.g., 85-100
28 km; DE THOISY *et al.* 2008) is enough to survey a low-diversity mammal assemblage in one
29 locality in the Rio Negro basin, northwestern Amazonia (MENDES PONTES 2004). This basin
30 extends over a large area with little human disturbance, thus showing high conservation
31 potential (MENDES PONTES *et al.* 2012).

32 The study of the diurnal, mid- to large-sized mammal assemblage was carried out at
33 Maracá Ecological Station (MES; 3°21'44" N, 61°26'01" W), a large riverine tropical forest
34 island (ca. 1013 km²) located in the state of Roraima, Brazil (MENDES PONTES 2004). Mean

1 annual rainfall is ~2100 mm, with a pronounced dry season (Oct-Mar). The predominant
2 vegetation found in the eastern part of the island where this study was carried out is the
3 upland *terra-firme* forest, interspersed with small portions of savanna and swamps dominated
4 by *Mauritia flexuosa* palms (MILLIKEN & RATTER 1998, MENDES PONTES 2004). This
5 undisturbed forest has a canopy height of ca. 25-35 m, and can reach up to 54 m²/ha basal
6 area of trees ≥10 cm diameter at breast height (dbh). Tree species diversity is not high by
7 Amazonian standards, and only 80 spp. ≥10 cm dbh were recorded in a 1.5 ha plot (MILLIKEN
8 & RATTER 1998). The mammal assemblage at MES is relatively species-poor and many
9 species have low densities (MENDES PONTES 2004), compared to other mammal assemblages
10 elsewhere (JANSON & EMMONS 1990, MALCOLM 1990, HAUGAASEN & PERES 2005, DE
11 THOISY *et al.* 2008).

12 I conducted diurnal line-transect surveys from April 2009 to April 2010 on six 5 km-long
13 transects, arranged in a 5 × 5 km grid, positioned at the eastern part of the island; transects
14 were surveyed twice every month, totaling 690 km. Adjacent transects were located 1 km
15 apart and ran parallel to each other. The suggested minimum sampling effort to estimate the
16 species richness of large mammals using line-transects (ca. 85 km; DE THOISY *et al.* 2008)
17 was exceeded in all transects (mean = 115 km; Table 1). Mammal surveys were conducted
18 following a standardized protocol (PERES 1999). In brief, two consecutive one-way transects
19 were surveyed at ~1.5 km/h on a daily basis from 0630–1030h and 1300–1700h. Transects
20 were surveyed in sequence and consecutive surveys along the same transects were made in
21 alternating directions at 3-6 d intervals. This rotation schedule was used to minimize any
22 temporal bias and maximize the independence of records.

23 Initially, I generated extrapolated species richness (ESR_i) for each 5-km survey using the
24 specaccum function (random method, 1000 permutations) in the vegan package in R 2.14.
25 This randomization eliminates the influence of the order in which each transect was added,
26 thus producing smoothed species accumulation curves. Then, to evaluate survey completeness
27 relative to sampling effort invested, and to project species accumulation curves, ESR_i were
28 fitted to the asymptotic Clench function $S_{(x)}=ax/(1+bx)$ (MORENO & HALFFTER 2000),
29 through non-linear regression; where $S_{(x)}$ is the number of species at a given effort, x is the
30 effort employed (distance sampled), a represents the rate of increase at the beginning of the
31 sampling, and b is a parameter related to the shape of species accumulation of new species
32 during the sampling (a and b are regression-derived coefficients). This model is appropriate
33 because it assumes the probability of adding new species increases with sampling effort until
34 an upper limit is reached. The maximum number of species predicted (i.e., asymptote) was

1 calculated as a/b (SOBERÓN & LLORENTE 1993). Survey completeness was assessed by
2 calculating the proportion of the asymptote recorded at the end of sampling. Following
3 MORENO and HALFFTER (2000), I considered that a survey has achieved completeness when
4 ESR_i were $\geq 90\%$ of the asymptote. Finally, to estimate the theoretical effort required to reach
5 this level of completeness (tq), the following equation $tq = q/[b(1-q)]$ (SOBERÓN & LLORENTE
6 1993) was applied, where q is the desired proportion of the total fauna (in this case, 0.9) for
7 which the required effort is estimated, and b is the species accumulation as aforementioned.

8 In all, 14 mammals were recorded after 690 km walked, considering the entire landscape
9 (all transects pooled) in the eastern part of MES (regional diversity) (Table S1). On average,
10 $9.3 (\pm 0.9 \text{ SE}; \text{range } 7\text{--}13)$ mammals were recorded per transect (local diversity) (Table 1;
11 Fig. S1). Although some species were ubiquitous across the study area, the distribution of the
12 sightings of many species, mainly those with low abundances, varied considerably among
13 transects (Fig. S1). Around 64% of the mammal assemblage at MES was composed by
14 species of low abundance (≤ 0.14 sightings/10 km walked; Table S1; Fig. S1). The cumulative
15 number of species increased with the number of surveys in all transects sampled (Fig. S2).
16 Although extrapolated curves tended to stabilize around 100 km, only one of six transects
17 sampled have effectively achieved completeness within the effort employed (Table 1).
18 Considering the entire landscape, survey completeness was reached within the total effort of
19 690 km (Table 1). The minimum theoretical effort estimated to obtain the desired level of
20 completeness varied from 150-360 km per transect, and 512 km for the landscape (Table 1;
21 Fig. S2-S3).

22 Line-transect surveys worked reasonably well when surveying the large mammal
23 assemblage at MES, but at least eight species known to occur in the area were not found
24 during this study. At least 22 diurnal mammals were previously found at MES during a higher
25 survey effort (~ 1100 km; MENDES PONTES 2004). Moreover, most transects sampled in the
26 present study did not achieved the desired level of completeness, either individually or
27 pooled, within the suggested effort of 85-100 km walked (DE THOISY *et al.* 2008) and
28 theoretical estimations of the effort required to achieve survey completeness showed higher
29 values (Table 1). Taken together, these results show that a reliable survey in this low-diversity
30 assemblage requires a higher effort.

31 The effort needed to record new species using asymptotic species accumulation models
32 increases substantially as the proportion of species recorded approaches the number of species
33 present (i.e., when the probability of observing new species approaches zero; MORENO &
34 HALFFTER 2000). Further effort increases the number of species recorded, but at the expense

1 of an extensive field work (MCARDLE 1990). Indeed, an almost two-fold higher effort resulted
2 in 36% more mammals recorded at MES (MENDES PONTES 2004). Low soil fertility and forest
3 productivity, and strong seasonality (EMMONS 1984, TOGNETTI & KELT 2004, HANYA *et al.*
4 2011), can affect mammal richness and abundances negatively. For instance, EMMONS (1984)
5 suggested that mammalian diversity is expected to be low along large areas of Amazonia,
6 covered by remarkably poor soils. Although some mammals attain high abundances at MES,
7 many other found during this study (Table S1; Fig. S1) or missed, have low abundances
8 (MENDES PONTES 2004). Indeed, rare and cryptic species are usually the last to be found in
9 line-transect surveys (DE THOISY *et al.* 2008). In Amazonia, species-poor assemblages of
10 mammals tended to show low evenness in number of individuals from species to species
11 (EMMONS 1984). Therefore, recording each additional species, and consequently achieving
12 survey completeness, might demand a high effort in low-diversity assemblages (GOTELLI &
13 COLWELL 2001), as found here.

14 Since funds for wildlife surveying are limited in the tropics, sampling efforts may depend
15 on the primary objective of the survey. For instance, during a rapid-assessment survey, an
16 effort of at least 150 km per transect could be enough to estimate mammal richness, but when
17 high-quality estimates are mandatory, 360 km per transect should be the minimum effort
18 required for surveying low-diversity assemblages. The theoretical effort needed to reach
19 completeness in individual transects was lower than for the entire landscape (Table 1).
20 Surveying wide areas (i.e., landscape level) may demand a higher effort (512 km) than small
21 habitat patches due to habitat heterogeneity and seasonal variation in the use of habitat by
22 mammals (MORENO & HALFFTER 2000, DE THOISY *et al.* 2008). Since species detectability
23 may be influenced by the period of day and season (DE THOISY *et al.* 2008), future studies
24 should evaluate possible temporal effects on the relationship between survey completeness
25 and sampling effort aiming to find most appropriate survey periods.

26 In conclusion, an effort of 100-km was not enough to produce robust estimates of species
27 richness for large mammals in the low-diversity assemblage at MES. Since this data came
28 from a single site, extrapolations should be undertaken with caution, as the robustness of the
29 estimators may be affected by assemblage characteristics, environmental heterogeneity, and
30 other limitations of line-transect method, discussed at length by DE THOISY *et al.* (2008). In
31 addition, adjacent transects were relatively close to each other in the present study considering
32 the dispersal capabilities of some large mammals (FRAGOSO 1997, 1998). This implies
33 potential drawbacks due to the risk of multiple sightings of the same individuals in different
34 transects (DE THOISY *et al.* 2008). However, while a few species has large home ranges and

1 could move long distances in relatively short periods, most of those mammals recorded here
 2 have limited ranges, thus diminishing the chances that multiple sightings of the same
 3 individuals in different transects have occurred during this study. Therefore, I acknowledge
 4 that my sampling design is not optimal, but I believe that the extrapolated species richness
 5 estimated in this study were not severely affected by distance among transects. To eliminate
 6 or at least minimize this problem, it is recommended that future studies use transects more
 7 distant from one another. Until further work is undertaken, however, it would be safest to
 8 assume that higher sampling efforts are needed, when surveying low-diversity sites, such as
 9 those located in the wide area of the Rio Negro basin (MENDES PONTES *et al.* 2012) in the
 10 northwestern Amazonia. At least 150-360 km per transect, or 512 km for the entire landscape
 11 are suggested as an adequate effort to get robust estimates of mammal richness through
 12 diurnal line-transect surveys conducted over a yearly schedule in these areas.

13 I am grateful to ICMBio and INPA-RR staffs for providing permits and support. I also
 14 wish to thank to Adrian Barnett, Adriano Chiarello, Daniel Munari, Fabiana Couto, Luciano
 15 Naka, Maíra Benchimol, Renato Cintra, Rossano Mendes Pontes, Wilson Spironello, and the
 16 anonymous reviewers which provided insightful criticisms and comments. The Mohamed bin
 17 Zayed Species Conservation Fund, Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e
 18 Tecnológico, Fundação Estadual do Meio Ambiente e Recursos Hídricos de Roraima, and
 19 Idea Wild funded this study.

20

21

Literature cited

- 22 DE THOISY, B.; S. BROSSE & M. A. DUBOIS. 2008. Assessment of large-vertebrate species
 23 richness and relative abundance in Neotropical forest using line-transect censuses: what is
 24 the minimal effort required? **Biodiversity and Conservation** **17**: 2627–2644. doi:
 25 10.1007/s10531-008-9337-0
- 26 EMMONS, L. H. 1984. Geographic variation in densities and diversities on non flying
 27 mammals in Amazonia. **Biotropica** **16**: 210–222. URL:
 28 <http://www.jstor.org/stable/2388054>
- 29 FRAGOSO, J. M. V. 1997. Tapir-generated seed shadows: scale-dependent patchiness in the
 30 Amazon rain forest. **Journal of Ecology** **85**: 519–529. URL:
 31 <http://www.jstor.org/stable/2960574>
- 32 FRAGOSO, J. M. V. 1998. Home range and movement patterns of white-lipped peccary
 33 (*Tayassu pecari*) herds in the northern Brazilian Amazon. **Biotropica** **30**: 458–469. doi:
 34 10.1111/j.1744-7429.1998.tb00080.x

- 1 GOTELLI, N. J. & R. K. COLWELL. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in
2 the measurement and comparison of species richness. **Ecology Letters** **4**: 379–391. doi:
3 10.1046/j.1461-0248.2001.00230.x
- 4 HANYA, G.; P. STEVENSON; M. V. NOORDWIJK; S. T. WONG; T. KANAMORI; N. KUZE; S.-I.
5 AIBA; C. A. CHAPMAN & C. V. SCHAIK. 2011. Seasonality in fruit availability affects
6 frugivorous primate biomass and species richness. **Ecography** **34**: 1009–1017. doi:
7 10.1111/j.1600-0587.2010.06775.x
- 8 HAUGAASEN, T. & C. A. PERES. 2005. Mammal assemblage structure in Amazonian flooded
9 and unflooded forests. **Journal of Tropical Ecology** **21**: 133–145. doi:
10 10.1017/S026646740400207x
- 11 JANSON, C. H. & L. H. EMMONS. 1990. Ecological structure of the nonflying mammal
12 community at Cocha Cashu Biological Station, Manu National Park, Peru. *In* A. H. Gentry
13 (Ed.). **Four Neotropical Rainforests**, pp. 314–338. Yale University Press, New Haven.
- 14 MALCOLM, J. R. 1990. Estimation of mammalian densities in continuous forest north of
15 Manaus. *In* A. H. Gentry (Ed.). **Four Neotropical Rainforests**, pp. 339–357. Yale
16 University Press, New Haven.
- 17 MCARDLE, B. H. 1990. When are rare species not there? **Oikos** **57**: 276–277.
- 18 MENDES PONTES, A. R. 2004. Ecology of a community of mammals in a seasonally dry forest
19 of Roraima, Brazilian Amazon. **Mammalian Biology** **69**: 319–336. doi: 10.1078/1616-
20 5047-00151
- 21 MENDES PONTES, A. R.; M. D. PAULA & W. E. MAGNUSSON. 2012. Low primate diversity and
22 abundance in Northern Amazonia and its implications for conservation. **Biotropica**. doi:
23 10.1111/j.1744-7429.2012.00873.x
- 24 MILLIKEN, W. & J. A. RATTER. 1998. The vegetation of the Ilha de Maracá. *In* W. Milliken
25 and J. A. Ratter (Eds.). **Maracá — The Biodiversity and Environment of an**
26 **Amazonian Rainforest**, pp. 71–112. John Wiley & Sons Ltd, Chichester.
- 27 MORENO, C. E. & G. HALFFTER. 2000. Assessing the completeness of bat biodiversity
28 inventories using species accumulation curves. **Journal of Applied Ecology** **37**: 149–158.
29 doi: 10.1046/j.1365-2664.2000.00483.x
- 30 PERES, C. A. 1999. General guidelines for standardizing line-transect surveys of tropical
31 forest primates. **Neotropical Primates** **7**: 11–16.
- 32 SILVEIRA, L.; A. T. A. JÁCOMO & J. A. F. DINIZ-FILHO. 2003. Camera trap, line transect
33 census and track surveys: a comparative evaluation. **Biological Conservation** **114**: 351–
34 355. doi: 10.1016/S0006-3207(03)00063-6

- 1 SOBERÓN, J. & J. LLORENTE. 1993. The use of species accumulation functions for the
2 prediction of species richness. **Conservation Biology** 7: 480–488. doi: 10.1046/j.1523-
3 1739.1993.07030480.x
- 4 TOGNELLI, M. F. & D. A. KELT. 2004. Analysis of determinants of mammalian species
5 richness in South America using spatial autoregressive models. **Ecography** 27: 427–436.
6 doi: 10.1111/j.0906-7590.2004.03732.x

1
2
3
4
5

Table 1. Estimates of mammal species richness and sampling effort performed in six 5-km long transects at Maracá Ecological Station, Roraima, Brazil.

Transect	Observed species Richness	Asymptote ¹ _(a, b)	Level of completeness ² (%)	Total effort (km)	Expected effort to 90% completeness (km) ³
1	8	10.2 _(0.31752, 0.031)	78	105	290
2	9	11.4 _(0.40099, 0.03522)	79	105	255
3	7	7.7 _(0.45996, 0.05964)	91	120	150
4	8	10.7 _(0.26652, 0.02499)	75	120	360
5	11	13.5 _(0.41696, 0.03099)	82	120	290
6	13	16.4 _(0.47407, 0.02897)	79	120	315
All ⁴	14	14.8 _(0.25984, 0.01757)	94	690	512

6 Note: ¹Expected number of species; calculated as a/b . ²Percentage of species observed as a function of the asymptote.
7 ³Estimated sampling effort required to reach survey completeness (90% of the asymptote, see Methods). ⁴All transects pooled
8 (landscape level).

Appendix

Supporting Information: Additional results, tables and figures

Table S1. Abundances of the mid- to large-sized mammals recorded during line-transect surveys at Maracá Ecological Station, Roraima, Brazil. Sighting rates were calculated as the number of sightings per 10 km walked, based on 690 km surveyed.

Mammals	Common names	Sighting rates (N)
Artiodactyla		
Cervidae		
<i>Mazama americana</i> Erxleben, 1777	Red brocket deer	0.10 (7)
Tayassuidae		
<i>Tayassu pecari</i> Link, 1795	White-lipped peccary	0.39 (27)
<i>Pecari tajacu</i> Linnaeus, 1758	Collared peccary	0.01 (1)
Carnivora		
Mustelidae		
<i>Eira barbara</i> Linnaeus, 1758	Tayra	0.06 (4)
Perissodactyla		
<i>Tapirus terrestris</i> Linnaeus, 1758	Brazilian tapir	0.10 (7)
Pilosa		
Myrmecophagidae		
<i>Myrmecophaga tridactyla</i> Linnaeus, 1758	Giant anteater	0.03 (2)
<i>Tamandua tetradactyla</i> Linnaeus, 1758	Southern tamandua	0.06 (4)
Primates		
Atelidae		
<i>Alouatta macconnelli</i> Linnaeus, 1766	Guianan red howler	0.59 (41)
<i>Ateles belzebuth</i> E. Geoffroy, 1806	White-bellied spider monkey	1.48 (102)
Cebidae		
<i>Cebus olivaceus</i> Schomburgk, 1848	Wedge-capped capuchin	1.16 (80)
<i>Saimiri sciureus</i> Linnaeus, 1758	Common squirrel monkey	0.14 (10)
Rodentia		
Dasyproctidae		
<i>Myoprocta</i> cf. <i>pratti</i> Erxleben, 1777	(Green) Acouchy	0.01 (1)
<i>Dasyprocta leporina</i> Linnaeus, 1758	Red-humped agouti	0.42 (29)
Sciuridae		
<i>Sciurus igniventris</i> Wagner, 1842	Northern Amazon red squirrel	0.10 (7)

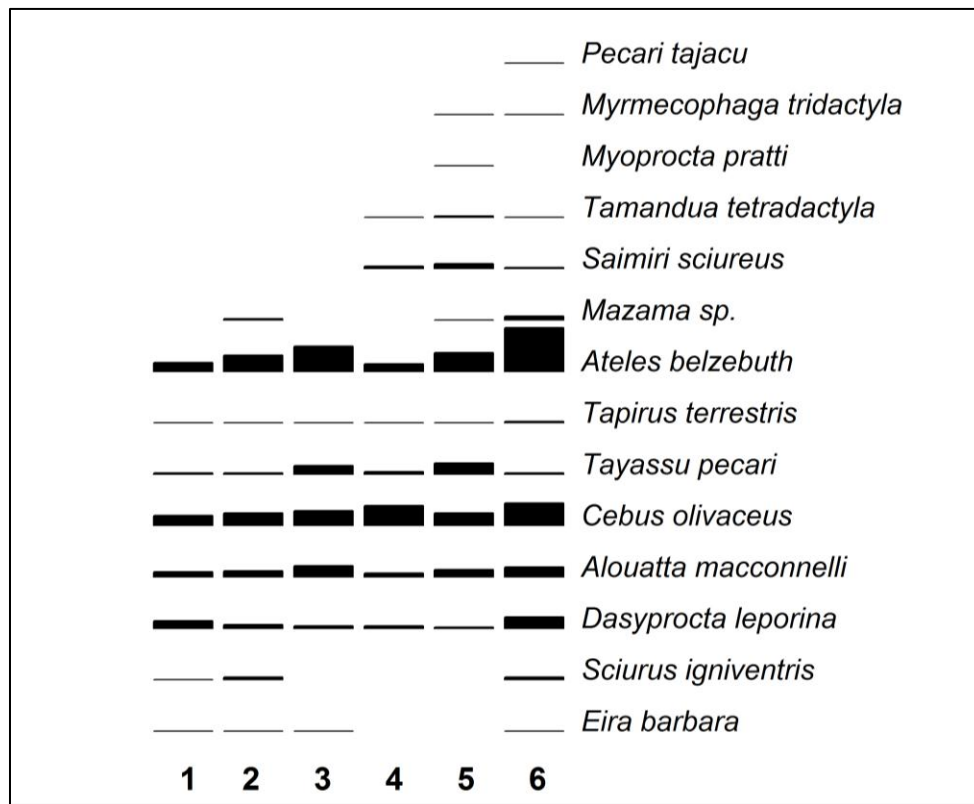


Figure S1. Direct ordination of species abundance (number of sightings) distributed between the six transects sampled. The height of the bars represents the number of sightings for each species in a particular transect, ranging from 0 (none bar) to 36. The numbers below the bars represent transect ID.

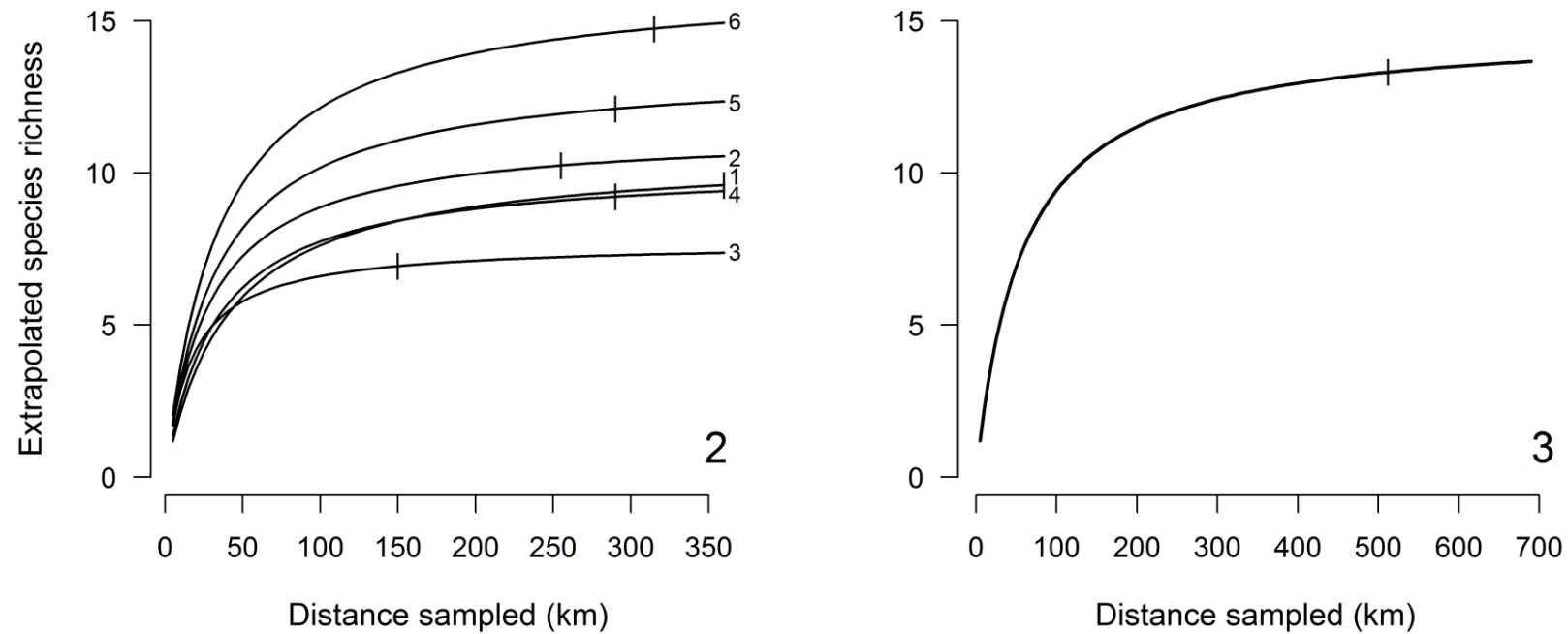


Figure S2-S3. Species accumulation curves based on mammal surveys carried out monthly throughout 1-year in six transects at Maracá Ecological Station, Roraima, Brazil. Extrapolated species richness fitted to asymptotic Clench model is shown in y axis. Cumulative distance is shown in x axis. Vertical bars indicate the theoretical effort required to achieve survey completeness (See Table 1). (2) Each curve represent one transect, identified by numbers after the curves. (3) Curve representing all transects pooled (landscape level). Note that the lengths of x axes differ.

SÍNTESE

As adaptações comportamentais e alimentares dos primatas frugívoros estudados na ESEC Maracá permitem que eles consigam superar a escassez sazonal de frutos a qual eles são impostos. Durante os períodos de escassez de frutos, os primatas frugívoros tendem a se concentrar em áreas onde os frutos são mais abundantes (Capítulo 1). Além disso, um estudo mais detalhado da dieta e da escolha de frutos pelo coatá (*Ateles belzebuth*) indica que eles investem no consumo de frutos altamente energéticos—ricos em lipídios—durante os períodos de escassez geral de frutos (Capítulo 2). Embora os coatás também aumentem o consumo de outros recursos durante os períodos de escassez, os frutos ricos em lipídio continuam sendo muito procurados e consumidos. Frutos de *Mauritia flexuosa*, *Pouteria hispida* e *Ecclinusa guianensis* parecem ser alimentos cruciais para suprir as altas demandas energéticas dos primatas frugívoros, e em especial no caso de *A. belzebuth*, possibilitando que eles possam contornar os períodos mais críticos de escassez geral de frutos. Frutos ricos em lipídio que frutificam durante a seca devem ser os responsáveis por manter as populações de primatas frugívoros nesta floresta sazonal durante o período mais crítico da escassez de recursos (Capítulo 2). Outra característica marcante de alguns destes frutos frequentemente consumidos parece ser a longa produção de frutos (Nunes 1998; observação pessoal). A produção estendida ao longo de vários meses de algumas poucas espécies de frutos altamente energéticos (e.g., *Pouteria hispida*) deve aliviar a pressão imposta pela escassez geral de frutos aos primatas frugívoros na ESEC Maracá, de forma similar aquela descrita para os pitecíneos consumindo sementes imaturas (Ayres 1986; Norconk 1996; Boubli 1999; Bowler & Bodmer 2011; Palminteri *et al.* 2012).

Mudanças na composição e fenologia das florestas devido às mudanças climáticas esperadas ou já em andamento, como no caso da região norte da Amazônia (Malhi *et al.* 2008), devem influenciar mudanças mais drásticas e permanentes nas áreas de uso e distribuição dos primatas frugívoros, uma vez que eles seguem a distribuição dos frutos na floresta. Estas alterações deverão afetar de forma mais drástica as espécies que dependem mais destes recursos, como *A. belzebuth* (Capítulo 1). Esta espécie consome uma grande quantidade de polpa de frutos maduros ao longo do ano, tem áreas de vida relativamente restritas e devido às várias adaptações morfológicas adquiridas ao longo da evolução desta espécie para uma dieta predominantemente frugívora, parece necessitar de frutos com alta qualidade nutricional (Rosenberger *et al.* 2008; Capítulo 2, neste volume)—que proveem

grande quantidade de energia e poucos inibidores nutricionais, como as fibras e compostos secundários.

Embora a produção de polpa dos frutos carnosos ingeridos pelos coatás não diminua durante secas severas (Capítulo 3), outras ameaças diretamente relacionadas às mudanças climáticas e ao aquecimento global podem ter efeitos negativos às populações de *Ateles belzebuth* e outros frugívoros que ocorrem na ESEC Maracá ou em outras florestas sazonais. Apesar dos efeitos do clima na ecologia e abundância das espécies serem complexos (Foster & McDiarmid 1983; Wright *et al.* 1999; Mandujano 2006; Magnusson *et al.* 2010; Capítulo 3, neste volume), a produção de frutos poderia ser reduzida como consequência da intensificação das secas devido à mortalidade de árvores ou redução do número de frutos produzidos. Com menos frutos disponíveis, as populações de frugívoros sofreriam reduções significativas (Howe 1996; Wright *et al.* 1999). O aumento da mortalidade de árvores causada pelo aumento na intensidade das secas (Williamson *et al.* 2000; Nepstad *et al.* 2007) também poderia afetar a capacidade de suporte local, aumentando a mortalidade entre os frugívoros (Wright *et al.* 1999; Barlow & Peres 2004). Uma vez que grandes maciços florestais—contínuos e não-perturbados—devem ser mais resilientes aos distúrbios provocados pelo aumento na frequência e/ou intensificação das secas (Williamson *et al.* 2000; Malhi *et al.* 2008), a manutenção de grandes áreas preservadas na Amazônia poderia minimizar os seus efeitos deletérios sobre os frugívoros (Barlow & Peres 2004; Laurance 2005; Peres 2005)—reduzindo as chances de mortalidade por fome—e mantendo intactas importantes interações ecológicas, como a dispersão de sementes.

Estimativas prévias do esforço amostral adequado para o levantamento da riqueza de mamíferos usando a transecção linear (Emmons 1984; de Thoisy *et al.* 2008) mostraram-se relativamente baixas para a realidade da ESEC Maracá, uma floresta altamente sazonal, com baixa disponibilidade de alimentos durante longos períodos (Capítulo 4). A abundância das espécies é um importante fator para a determinação do esforço amostral necessário para o seu registro, indicando que espécies naturalmente pouco abundantes necessitam de um esforço maior. Como grande parte dos mamíferos em Maracá apresenta baixa abundância, o esforço amostral para registrar adequadamente a comunidade de mamíferos frugívoros deve ser maior do que o esforço de 85-100 km/trilha inicialmente proposto para outras florestas na Amazônia (Emmons 1984; de Thoisy *et al.* 2008). Estima-se que assembleias com baixa diversidade necessitem de esforços maiores do que 150 km para uma amostragem mais efetiva. Ainda, a riqueza de espécies registrada em uma determinada transecção parece ser influenciada

positivamente pela disponibilidade de frutos. Levantamentos rápidos que tenham como objetivo o registro do maior número de espécies no menor tempo possível podem ser realizados em transecção com grande disponibilidade de frutos para garantir levantamentos mais eficientes.

Embora, limitados pela escassez dos recursos alimentares durante longos períodos na ESEC Maracá, os frugívoros parecem adotar estratégias de maximização de energia e minimização de tempo (Emlen 1966; MacArthur & Pianka 1966; Schoener 1971; Charnov 1976) para contornar estes períodos críticos. Eles investem seu esforço de forrageamento em locais com grande oferta de frutos de espécies relativamente abundantes, e consomem frutos com alto retorno energético oportunisticamente. Porém, as respostas dos primatas frugívoros à escassez dos recursos são complexas e mais estudos são necessários para possibilitar um melhor entendimento destas respostas e de sua flexibilidade em áreas sujeitas a diferentes padrões de frutificação, composição florística e pressão antrópica.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ahumada, J.A.; Stevenson, P.R.; Quiñones, M.J. 1998. Ecological response of spider monkeys to temporal variation in fruit abundance: the importance of flooded forest as a keystone habitat. *Primate Conservation*, 18: 10–14.
- Andresen, E. 1999. Seed dispersal by monkeys and the fate of dispersed seeds in a Peruvian rain forest. *Biotropica*, 31: 145–158.
- AOAC. 1990. *Official methods of analysis of the Association of Official Analytical Chemists*. AOAC, Washington, DC. pp.
- August, P.V. 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology*, 64: 1495-1507.
- Aureli, F.; Schaffner, C.M. 2008. Social interactions, social relationships and the social system of spider monkeys, p. 236–265. In: C.J. Campbell (Ed.). *Spider monkeys: behavior, ecology and evolution of the genus Ateles*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ayres, J.M.C. 1986. Uakaris and Amazonian Flooded Forest. Ph.D. dissertation, University of Cambridge. 338 pp.
- Barlow, J.; Peres, C.A. 2004. Ecological responses to El Niño-induced surface fires in central Brazilian Amazonia: management implications for flammable tropical forests. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Biological Sciences*, 359: 367–380.
- Barlow, J.; Silveira, J.M.; Cochrane, M.A. 2010. Fire scars on Amazonian trees: exploring the cryptic fire history of the Ilha de Maracá. *Biotropica*, 42: 405–409.
- Barnett, A.A.; Cunha, A.C. 1998. Small mammals of the Ilha de Maracá, p. 189–210. In: W. Milliken; J.A. Ratter (Eds.). *Maracá — The Biodiversity and Environment of an Amazonian Rainforest*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Bertolani, P.; Boesch, C. 2008. Habituation of Wild Chimpanzees (*Pan troglodytes*) of the South Group at Taï Forest, Côte d'Ivoire: Empirical Measure of Progress. *Folia Primatologica*, 79: 162–171.
- Blom, A.; Cipolletta, C.; Brunsting, A.M.H.; Prins, H.H.T. 2004. Behavioral responses of gorillas to habituation in the Dzanga-Ndoki National Park, Central African Republic. *International Journal of Primatology*, 25: 179–196.

- Boesch-Achermann, H.; Boesch, C. 1994. The Tai Chimpanzee Project in Cote d'Ivoire, West Africa. *Pan African News*, 1.
- Bolger, D.T.; Patten, M.A.; Bostock, D.C. 2005. Avian reproductive failure in response to an extreme climatic event. *Oecologia*, 142: 398–406.
- Borchert, R. 1998. Responses of tropical trees to rainfall seasonality and its long-term changes. *Climatic Change*, 39: 381–393.
- Boubli, J.P. 1999. Feeding ecology of black-headed uacaris (*Cacajao melanocephalus melanocephalus*) in Pico da Neblina National Park, Brazil. *International Journal of Primatology*, 20: 719–749.
- Bowler, M.; Bodmer, R.E. 2011. Diet and food choice in Peruvian red uakaris (*Cacajao calvus ucayalii*): selective or opportunistic seed predation? *International Journal of Primatology*, 32: 1109–1122.
- Castellanos, H.G.; Chanin, P. 1996. Seasonal differences in food choice and patch preference of long-haired spider monkeys (*Ateles belzebuth*), p. 451–466. In: M.A. Norconk; A.L. Rosenberger; P.A. Garber (Eds.). *Adaptive Radiations of Neotropical Primates*. Plenum Press, New York.
- Chapman, C. 1987. Flexibility in diets of three species of Costa Rican primates. *Folia Primatologica*, 49: 90–105.
- Chapman, C.A.; Chapman, L.J. 1999. Implications of small scale variation in ecological conditions for the diet and density of red colobus monkeys. *Primates*, 40: 215–231.
- Chapman, C.A.; Wrangham, R.W.; Chapman, L.J. 1994. Indices of habitat-wide fruit abundance in tropical forests. *Biotropica*, 26: 160–171.
- Chapman, C.A.; Chapman, L.J.; Rode, K.D.; Hauck, E.M.; McDowell, L.R. 2003. Variation in the nutritional value of primate foods: among trees, time periods, and areas. *International Journal of Primatology*, 24: 317–333.
- Chapman, C.A.; Chapman, L.J.; Zanne, A.E.; Poulsen, J.R.; Clark, C.J. 2005. A 12-year phenological record of fruiting: implications for frugivore populations and indicators of climate change, p. 75–92. In: J.L. Dew; J.P. Boubli (Eds.). *Tropical Fruits and Frugivores*. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Charnov, E.L. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 9: 129–136.
- Charnov, E.L.; Berrigan, D. 1993. Why do female primates have such long lifespans and so few babies? Or life in the slow lane. *Evolutionary Anthropology*, 1: 191–194.

- Chaves, Ó.M.; Stoner, K.E.; Arroyo-Rodríguez, V. 2012. Differences in diet between spider monkey groups living in forest fragments and continuous forest in Mexico. *Biotropica*, 44: 105–113.
- Chivers, D.J.; Santamaría, M. 2004. Feeding biology of neotropical primates, p. 37–51. In: S.L. Mendes; A.G. Chiarello (Eds.). *A Primatologia no Brasil*. IPEMA, SBPr, Vitória.
- Clutton-Brock, T.H.; Harvey, P.H. 1977. Primate ecology and social organization. *Journal of Zoology*, 183: 1–39.
- Coelho Jr., A.M.; Bramblet, C.A.; Quick, L.B. 1976a. Social organization and food resource availability in primates: a socio-bioenergetic analysis of diet and disease hypotheses. *American Journal of Physical Anthropology*, 46: 253–264.
- Coelho Jr., A.M.; Bramblet, C.A.; Quick, L.B.; Bramblett, S.S. 1976b. Resource availability and population density in primates: a socio-bioenergetic analysis of the energy budgets of Guatemalan howler and spider monkeys. *Primates*, 17: 63–80.
- Conklin-Brittain, N.L.; Wrangham, R.W.; Hunt, K.D. 1998. Dietary response of chimpanzees and cercopithecines to seasonal variation in fruit abundance. II. Macronutrients. *International Journal of Primatology*, 19: 971–998.
- Cordeiro, C.L.O.; Santos, C.J.; Mourthé, I.M.C. (2009). *Cebus apella* at *Estação Ecológica de Maracá: Local extinction or mistaken record?* Paper presented at the XIII Congresso Brasileiro de Primatologia, Blumenau.
- Costa, F.R.C.; Magnusson, W.E. 2010. The Need for Large-Scale, Integrated Studies of Biodiversity – the Experience of the Program for Biodiversity Research in Brazilian Amazonia. *Natureza & Conservação*, 8: 3–12.
- Cowlishaw, G.; Dunbar, R. 2000. *Primate Conservation Biology*. The University of Chicago Press, Chicago. 498 pp.
- Crampton, L.H.; Longland, W.S.; Murphy, D.D.; Seding, J.S. 2011. Food abundance determines distribution and density of a frugivorous bird across seasons. *Oikos*, 120: 65–76.
- da Silva, J.A.M.; Pereira-Filho, M.; Oliveira-Pereira, M.I. 2000. Seasonal variation of nutrients and energy in tambaqui's (*Colossoma macropomum* Cuvier, 1818) natural food. *Revista Brasileira de Biologia = Brazilian Journal of Biology*, 60: 599–605.
- de Thoisy, B.; Brosse, S.; Dubois, M.A. 2008. Assessment of large-vertebrate species richness and relative abundance in Neotropical forest using line-transect censuses: what is the minimal effort required? *Biodiversity and Conservation*, 17: 2627–2644.

- de Thoisy, B.; Richard-Hansen, C.; Peres, C.A. 2009. Impacts of subsistence game hunting on Amazonian primates, p. 389–412. In: P.A. Garber; A. Estrada; J.C. Bicca-Marques; E.W. Heymann; K.B. Strier (Eds.). *South American Primates — Comparative Perspectives in the Study of Behavior, Ecology, and Conservation*. Springer, New York.
- Dew, J.L. 2005. Foraging, food choice, and food processing by sympatric ripe-fruit specialists: *Lagothrix lagotricha poeppigii* and *Ateles belzebuth belzebuth*. *International Journal of Primatology*, 26: 1107–1135.
- Di Fiore, A.; Link, A.; Dew, J.L. 2008. Diets of wild spider monkeys, p. 81–137. In: C.J. Campbell (Ed.). *Spider monkeys: behavior, ecology and evolution of the genus Ateles*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Dormann, C.F.; McPherson, J.M.; Araújo, M.B.; Bivand, R.; Bolliger, J., *et al.* 2007. Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography*, 30: 609–628.
- Dunbar, R.I.M. 1998. Impact of global warming on the distribution and survival of the gelada baboon: a modelling approach. *Global Change Biology*, 4: 293–304.
- Dunham, A.E.; Erhart, E.M.; Wright, P.C. 2010. Global climate cycles and cyclones: consequences for rainfall patterns and lemur reproduction in southeastern Madagascar. *Global Change Biology*, 17: 219–227.
- Elton, C. 1927. *Animal Ecology*. Sidgwick & Jackson, London.
- Emlen, J.M. 1966. The role of time and energy in food preference. *The American Naturalist*, 100: 611–617.
- Emmons, L.H. 1984. Geographic variation in densities and diversities on non flying mammals in Amazonia. *Biotropica*, 16: 210–222.
- Estrada, A. 2009. Primate conservation in South America: the human and ecological dimensions of the problem, p. 463–505. In: P.A. Garber; A. Estrada; J.C. Bicca-Marques; E.W. Heymann; K.B. Strier (Eds.). *South American Primates — Comparative Perspectives in the Study of Behavior, Ecology, and Conservation*. Springer, New York.
- Felton, A.M.; Felton, A.; Raubenheimer, D.; Simpson, S.J.; Foley, W.J., *et al.* 2009. Protein content of diets dictates the daily energy intake of a free-ranging primate. *Behavioral Ecology*, 20: 685–690.
- Ferrari, S.F. 2002. Multiple transects or multiple walks? A response to Magnusson. *Neotropical Primates*, 10: 131–132.

- Fleming, T.H.; Heithaus, E.R. 1986. Seasonal foraging behavior of the frugivorous bat *Carollia perspicillata*. *Journal of Mammalogy*, 67: 660–671.
- Foster, M.S. 1977. Ecological and nutritional effects of food scarcity on a tropical frugivorous bird and its fruit source. *Ecology*, 58: 73–85.
- Foster, M.S.; McDiarmid, R.W. 1983. Nutritional value of the aril of *Trichilia cuneata*, a bird-dispersed fruit. *Biotropica*, 15: 26–31.
- Foster, R.B. 1996a. Famine on Barro Colorado, p. 201–212. In: E.G. Leigh Jr.; A.S. Rand; D.M. Windsor (Eds.). *The Ecology of a Tropical Forest*. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa.
- Foster, R.B. 1996b. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island, p. 151–172. In: E.G. Leigh Jr.; A.S. Rand; D.M. Windsor (Eds.). *The Ecology of a Tropical Forest*. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa.
- Fox, J.; Weisberg, S. 2011. *An R Companion to Applied Regression*. SAGE Publications, Inc., Los Angeles. 449 pp.
- Fragoso, J.M.V. 1997. Tapir-generated seed shadows: scale-dependent patchiness in the Amazon rain forest. *Journal of Ecology*, 85: 519–529.
- Fragoso, J.M.V. 1998a. White-lipped peccaries and palms on the Ilha de Maracá, p. 151–163. In: W. Milliken; J.A. Rather (Eds.). *Maracá — The Biodiversity and Environment of an Amazonian Rainforest*. John Wiley & Sons Ltd., Chichester.
- Fragoso, J.M.V. 1998b. Home range and movement patterns of white-lipped peccary (*Tayassu pecari*) herds in the northern Brazilian Amazon. *Biotropica*, 30: 458–469.
- Frazão, E.R. 1992. *Dieta e estratégia de forragear de Chiropotes satanas chiropotes (Cebidae: Primates) na Amazônia Central brasileira*. Master's thesis, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Manaus. 116 pp.
- Fryxell, J.M.; Sinclair, A.R.E. 1988. Seasonal migration by white-eared kob in relation to resources. *African Journal of Ecology*, 26: 17–31.
- Furley, P.A.; Ratter, J.A. 1990. Pedological and botanical variations across the forest-savanna transition on Maracá Island. *The Geographical Journal*, 156: 251–266.
- Ganzhorn, J.U. 1992. Leaf chemistry and the biomass of folivorous primates in tropical forests – Test of a hypothesis. *Oecologia*, 91: 540–547.
- Ganzhorn, J.U.; Arrigo-Nelson, S.; Boinski, S.; Bollen, A.; Carrai, V., et al. 2009. Possible fruit protein effects on primate communities in Madagascar and the Neotropics. *PLoS One*, 4: e8253.

- Glander, K.E. 1978. Howling monkey feeding behavior and plant secondary compounds: a study of strategies, p. 561-574. In: G.G. Montgomery (Ed.). *The Ecology of Arboreal Folivores*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Goldizen, A.W.; Terborgh, J.; Cornejo, F.; Porras, D.T.; Evans, R. 1988. Seasonal food shortage, weight loss, and the timing of births in saddle-back tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *Journal of Animal Ecology*, 57: 893–901.
- Gómez-Posada, C. 2012. Dieta y comportamiento alimentario de un grupo de mico maicero *Cebus apella* de acuerdo a la variación en la oferta de frutos y artrópodos, en la Amazonía colombiana. *Acta Amazonica*, 42: 363–372.
- Gotelli, N.J.; Colwell, R.K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4: 379–391.
- Gould, L.; Sussman, R.W.; Sauther, M.L. 1999. Natural disasters and primate populations: the effects of a 2-year drought on a naturally occurring population of ring-tailed lemurs (*Lemur catta*) in southwestern Madagascar. *International Journal of Primatology*, 20: 69–84.
- Hannah, L.; Midgley, G.F.; Lovejoy, T.; Bond, W.J.; Bush, M., *et al.* 2002. Conservation of biodiversity in a changing climate. *Conservation Biology*, 16: 264–268.
- Hanya, G.; Kiyono, M.; Yamada, A.; Suzuki, K.; Furukawa, M., *et al.* 2006. Not only annual food abundance but also fallback food quality determines the Japanese macaque density: evidence from seasonal variations in home range size. *Primates*, 47: 275–278.
- Hanya, G.; Stevenson, P.; Noordwijk, M.v.; Wong, S.T.; Kanamori, T., *et al.* 2011. Seasonality in fruit availability affects frugivorous primate biomass and species richness. *Ecography*, 34: 1009–1017.
- Haugaasen, T.; Peres, C.A. 2005a. Tree phenology in adjacent Amazonian flooded and unflooded forests. *Biotropica*, 37: 620–630.
- Haugaasen, T.; Peres, C.A. 2005b. Mammal assemblage structure in Amazonian flooded and unflooded forests. *Journal of Tropical Ecology*, 21: 133–145.
- Haugaasen, T.; Peres, C.A. 2007. Vertebrate responses to fruit production in Amazonian flooded and unflooded forests. *Biodiversity and Conservation*, 16: 4165–4190.
- Heiduck, S. 1997. Food choice in masked titi monkeys (*Callicebus personatus melanochir*): selectivity or opportunism? *International Journal of Primatology*, 18: 487–502.
- Hemming, J. 1989. The Society's Maracá Rainforest Project, Roraima, Brazil. *The Geographical Journal*, 155: 1–12.

- Herrera, C.M. 1982. Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology*, 63: 773–785.
- Hilário, R.R. 2011. Processo de habituação de um grupo de *Callithrix flaviceps* (Thomas, 1903) na Reserva Biológica Augusto Ruschi, Santa Teresa, Espírito Santo, p. 2–14. In: J.M.D. Miranda; Z.M.B. Hirano (Eds.). *A Primatologia no Brasil*. Vol. 12. Sociedade Brasileira de Primatologia, Curitiba.
- Hilty, S.L. 1980. Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest in Pacific Colombia. *Biotropica*, 12: 292–306.
- Hodgkison, R.; Balding, S.T.; Zubaid, A.; Kunz, T.H. 2004. Temporal variation in the relative abundance of fruit bats (Megachiroptera: Pteropodidae) in relation to the availability of food in a lowland Malaysian rain forest. *Biotropica*, 36: 522–533.
- Howe, H.F. 1996. Fruit production and animal activity in two tropical trees, p. 189–199. In: E.G. Leigh Jr.; A.S. Rand; D.M. Windsor (Eds.). *The Ecology of a Tropical Forest — Seasonal Rhythms and Long-term Changes*. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa.
- Hulme, M.; Viner, D. 1998. A climate change scenario for the tropics. *Climatic Change*, 39: 145–176.
- Isaac, N.J.B.; Cowlshaw, G. 2004. How species respond to multiple extinction threats. *Proceedings of the Royal Society B*, 271: 1135–1141.
- IUCN. 2011. *Ateles belzebuth*: IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org
- Jack, K.M.; Lenz, B.B.; Healan, E.; Rudman, S.; Schoof, V.A.M., *et al.* 2008. The effects of observer presence on the behavior of *Cebus capucinus* in Costa Rica. *American Journal of Primatology*, 70: 490–494.
- Janson, C.H.; Stiles, E.W.; White, D.W. 1986. Selection on plant fruiting traits by brown capuchin monkeys: a multivariate approach, p. 83–92. In: A. Estrada; T.H. Fleming (Eds.). *Frugivores and Seed Dispersal*. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Janson, C.H.; Emmons, L.H. 1990. Ecological structure of the nonflying mammal community at Cocha Cashu Biological Station, Manu National Park, Peru, p. 314–338. In: A.H. Gentry (Ed.). *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New Haven.
- Janson, C.H.; Chapman, C.A. 1999. Resources and primate community structure, p. 237–267. In: J.G. Fleagle; C.H. Janson; K.E. Reed (Eds.). *Primate Communities*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Jentsch, A.; Kreyling, J.; Beierkuhnlein, C. 2007. A new generation of climate-change experiments: events, not trends. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5: 365–374.
- Johns, A.D. 1986. Effects of selective logging on the behavioral ecology of west Malaysian primates. *Ecology*, 67: 684–694.
- Johns, A.D.; Skorupa, J.P. 1987. Responses of rain-forest primates to habitat disturbance: a review. *International Journal of Primatology*, 8: 157–191.
- Jordano, P. 2000. Fruits and frugivory, p. 125–165. In: M. Fenner (Ed.). *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CAB International, Wallingford.
- Julliot, C. 1996. Fruit choice by red howler monkey (*Alouatta seniculus*) in a tropical rain forest. *American Journal of Primatology*, 40: 261–282.
- Julliot, C.; Sabatier, D. 1993. Diet of the red howler monkey (*Alouatta seniculus*) in French Guiana. *International Journal of Primatology*, 14: 527–550.
- Kinzey, W.G.; Norconk, M.A. 1990. Hardness as a basis of fruit choice in two sympatric primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 81: 5–15.
- Kinzey, W.G.; Norconk, M.A. 1993. Physical and chemical properties of fruit and seeds eaten by *Pithecia* and *Chiropotes* in Surinam and Venezuela. *International Journal of Primatology*, 14: 207–227.
- Klein, L.L.; Klein, D.B. 1977. Feeding behaviour of the Colombian spider monkey, p. 153–182. In: T.H. Clutton-Brock (Ed.). *Primate ecology: studies of feeding and ranging behaviour in lemurs, monkeys and apes*. Academic Press, London.
- Knott, C.D. 1998. Changes in orangutan caloric intake, energy balance, and ketones in response to fluctuating fruit availability. *International Journal of Primatology*, 19: 1061–1079.
- Krebs, C.J. 1998. *Ecological Methodology*. Addison-Welsey Educational Publishers, Inc., Menlo Park. 620 pp.
- Krebs, C.J.; Carrier, P.; Boutin, S.; Boonstra, R.; Hofer, E. 2008. Mushroom crops in relation to weather in the southwestern Yukon. *Botany*, 86: 1497–1502.
- Krebs, C.J.; Boonstra, R.; Cowcill, K.; Kenney, A.J. 2009. Climatic determinants of berry crops in the boreal forest of the southwestern Yukon. *Botany*, 87: 401–408.
- Krebs, C.J.; Cowcill, K.; Boonstra, R.; Kenney, A.J. 2010. Do changes in berry crops drive population fluctuations in small rodents in the southwestern Yukon? *Journal of Mammalogy*, 91: 500–509.

- Krishnadas, M.; Chandrasekhara, K.; Kumar, A. 2011. The response of the frugivorous lion-tailed macaque (*Macaca silenus*) to a period of fruit scarcity. *American Journal of Primatology*, 73: 1–11.
- Kunz, B.K.; Linsenmair, K.E. 2010. Fruit traits in baboon diet: a comparison with plant species characteristics in west Africa. *Biotropica*, 42: 363–371.
- Lambert, J.E. 1998. Primate digestion: interactions among anatomy, physiology, and feeding ecology. *Evolutionary Anthropology*, 7: 8–20.
- Lambert, J.E. 2007. Primate nutritional ecology — Feeding biology and diet at ecological and evolutionary scales, p. 482–495. In: C.J. Campbell; A. Fuentes; K.C. Mackinnon; M. Panger; S.K. Bearder (Eds.). *Primates in Perspective*. Oxford University Press, New York.
- Laska, M.; Sanchez, E.C.; Rivera, J.A.R.; Luna, E.R. 1996. Gustatory thresholds for food-associated sugars in the spider monkey (*Ateles geoffroyi*). *American Journal of Primatology*, 39: 189–193.
- Laska, M.; Salazar, L.T.H.; Rodriguez-Luna, E. 2000. Food preferences and nutrient composition in captive spider monkeys, *Ateles geoffroyi*. *International Journal of Primatology*, 21: 671–683.
- Laurance, L.G. 2005. When bigger is better: the need for Amazonian mega-reserves. *Trends in Ecology and Evolution*, 20: 645–648.
- Leigh Jr., E.G.; Windsor, D.M. 1996. Forest production and regulation of primary consumers on Barro Colorado Island, p. 111–122. In: E.G. Leigh Jr.; A.S. Rand; D.M. Windsor (Eds.). *The Ecology of a Tropical Forest*. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa.
- Leighton, M.; Leighton, D.R. 1982. The relationship of size of feeding aggregate to size of food patch: howler monkeys (*Alouatta palliata*) feeding in *Trichilia cipo* fruit trees on Barro Colorado Island. *Biotropica*, 14: 81–90.
- Leighton, M. 1993. Modeling dietary selectivity by bornean orangutans: evidence for integration of multiple criteria in fruit selection. *International Journal of Primatology*, 14: 257–313.
- Levey, D.J. 1988. Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird abundance. *Ecological Monographs*, 58: 251–269.
- Levey, D.J.; Moermond, T.C.; Denslow, J.E. 1994. Frugivory: an overview, p. 282–294. In: L.A. McDade; M.S. Bawa; H.A. Hespeneide; G.S. Hartshorn (Eds.). *La Selva: Ecology*

and Natural History of a Neotropical Rain Forest. The University of Chicago Press, Chicago.

- Lewis, S.L.; Brando, P.M.; Phillips, O.L.; van der Heijden, G.M.; Nepstad, D. 2011. The 2010 Amazon drought. *Science*, 331: 554.
- Link, A.; Galvis, N.; Marquez, M.; Guerrero, J.; Solano, C., *et al.* 2012. Diet of the critically endangered brown spider monkey (*Ateles hybridus*) in an inter-Andean lowland rainforest in Colombia. *American Journal of Primatology*, DOI 10.1002/ajp.22066.
- Loiselle, B.A.; Blake, J.G. 1991. Temporal variation in birds and fruits along an elevational gradient in Costa Rica. *Ecology*, 72: 180–193.
- MacArthur, R.H.; Pianka, E.L. 1966. On optimal use of patchy environment. *The American Naturalist*, 100: 603–609.
- MacArthur, R.H.; MacArthur, J.W.; Preer, J. 1962. On bird species diversity. II. Prediction of bird census from habitat measurements. *The American Naturalist*, 96: 167–174.
- Magnusson, W.E.; Lima, A.P.; Luizão, R.; Luizão, F.; Costa, F.R.C., *et al.* 2005. RAPELD: a modification of the Gentry method for biodiversity surveys in long-term ecological research sites. *Biota Neotropica*, 5: 1–6.
- Magnusson, W.E.; Layme, V.M.G.; Lima, A.P. 2010. Complex effects of climate change: population fluctuations in a tropical rodent are associated with the southern oscillation index and regional fire extent, but not directly with local rainfall. *Global Change Biology*, 16: 2401–2406.
- Malcolm, J.R. 1990. Estimation of mammalian densities in continuous forest north of Manaus, p. 339–357. In: A.H. Gentry (Ed.). *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New Haven.
- Malhi, Y.; Roberts, J.T.; Betts, R.A.; Killeen, T.J.; Li, W., *et al.* 2008. Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon. *Science*, 319: 169–172.
- Mandujano, S. 2006. Preliminary evidence of the importance of ENSO in modifying food availability for white-tailed deer in a Mexican tropical dry forest. *Biotropica*, 38: 695–699.
- Marengo, J.A.; Nobre, C.A.; Tomasella, J.; Oyama, M.D.; Oliveira, G.S.d., *et al.* 2008. The drought of Amazonia in 2005. *Journal of Climate*, 21: 495–516.
- Marshall, A.J.; Leighton, M. 2006. How does food availability limit the population density of white-bearded gibbons?, p. 313–335. In: G. Hohmann; M.M. Robbins; C. Boesch (Eds.). *Feeding Ecology in Apes and Other Primates*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Martins, M.M. 2008. Fruit diet of *Alouatta guariba* and *Brachyteles arachnoides* in southeastern Brazil: comparison of fruit type, color, and seed size. *Primates*, 49: 1–8.
- McArdle, B.H. 1990. When are rare species not there? *Oikos*, 57: 276–277.
- McConkey, K.R.; Aldy, F.; Ario, A.; Chivers, D.J. 2002. Selection of fruit by gibbons (*Hylobates muelleri* × *agilis*) in the rain forests of central Borneo. *International Journal of Primatology*, 23: 123–145.
- McConkey, K.R.; Ario, A.; Aldy, F.; Chivers, D.J. 2003. Influence of forest seasonality on gibbon food choice in the rain forests of Barito Ulu, central Kalimantan. *International Journal of Primatology*, 24: 19–32.
- McDiarmid, R.M.; Ricklefs, R.E.; Foster, M.S. 1977. Dispersal of *Stemmadenia donnell-smithii* (Apocynaceae) by birds. *Biotropica*, 9: 9–25.
- Mendes Pontes, A.R. 1997. Habitat partitioning among primates in Maracá island, Roraima, northern Brazilian Amazonia. *International Journal of Primatology*, 18: 131–157.
- Mendes Pontes, A.R. 1999. Environmental determinants of primate abundance in Maracá Island, Roraima, Brazilian Amazonia. *Journal of Zoology*, 247: 189–199.
- Mendes Pontes, A.R. 2000. *Ecology of a mammal community in a seasonally-dry forest in Roraima, Brazilian Amazonia*. PhD. dissertation, University of Cambridge, Cambridge. 358 pp.
- Mendes Pontes, A.R. 2004. Ecology of a community of mammals in a seasonally dry forest of Roraima, Brazilian Amazon. *Mammalian Biology*, 69: 319–336.
- Mendes Pontes, A.R.; Magnusson, W.E. 2009. Mamíferos de médio e grande porte da Amazônia: base de dados para o PPBio e padronização dos métodos. Apresentação do desenho espacial, protocolo de coleta e recomendações. Manaus: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. Accessed: 17/06/2010.
<http://ppbio.inpa.gov.br/Port/inventarios/ducke/PPBioMamifProto.pdf/>
- Mendes Pontes, A.R.; Layme, V.G.; Chivers, D.J. No prelo. *The Forests of Maracá, Northern Brazilian Amazonia: Structure, Phenology, Fruit Assessment, and an Illustrative Field Guide to their Fruit*. Editora Universidade Federal de Pernambuco, Recife. 221 pp.
- Mendes Pontes, A.R.; Layme, V.G.; Magnusson, W.E.; Marigo, L.C. 2010. Mamíferos de médio e grande porte de Roraima, extremo norte da Amazônia Brasileira, p. 603–630. In: R.I. Barbosa; V.F. Melo (Eds.). *Roraima: Homem, Ambiente e Ecologia*. Fundação Estadual de Meio Ambiente, Ciência e Tecnologia, Boa Vista.

- Mendes Pontes, A.R.; Paula, M.D.; Magnusson, W.E. 2012. Low primate diversity and abundance in Northern Amazonia and its implications for conservation. *Biotropica*, 10.1111/j.1744-7429.2012.00873.x.
- Milliken, W.; Ratter, J.A. 1989. *First report of the vegetation survey of the Maracá Rainforest Project*. 277 p.
- Milliken, W.; Ratter, J.A. 1998. The vegetation of the Ilha de Maracá, p. 71–112. In: W. Milliken; J.A. Ratter (Eds.). *Maracá — The Biodiversity and Environment of an Amazonian Rainforest*. John Wiley & Sons Ltd, Chichester.
- Milton, K. 1979. Factors influencing leaf choice by howler monkeys: a test of some hypothesis of food selection by generalist herbivores. *The American Naturalist*, 114: 362–378.
- Milton, K. 1981. Food choice and digestive strategies of two sympatric primate species. *The American Naturalist*, 117: 496–505.
- Milton, K. 1996. Dietary quality and demographic regulation in a howler monkey population, p. 273–289. In: E.G. Leigh Jr.; A.S. Rand; D.M. Windsor (Eds.). *The Ecology of a Tropical Forest — Seasonal Rhythms and Long-term Changes*. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa.
- Milton, K.; Giacalone, J.; Wright, S.J.; Stockmayer, G. 2005. Do frugivore population fluctuations reflect fruit production? Evidence from Panama, p. 5–35. In: J.L. Dew; J.P. Boubli (Eds.). *Tropical Fruits and Frugivores*. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Milton, K. 2008. Macronutrient patterns of 19 species of Panamanian fruits from Barro Colorado Island. *Neotropical Primates*, 15: 1–7.
- Mittermeier, R.A.; Mittermeier, C.G.; Brooks, T.M.; Pilgrim, J.D.; Konstant, W.R., *et al.* 2003. Wilderness and biodiversity conservation. *Proceedings of National Academy of Sciences*, 100: 10309–10313.
- Moreno, C.E.; Halffter, G. 2000. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology*, 37: 149–158.
- Moskovits, D.K. 1985. *The behavior and ecology of the two amazonian tortoises Geochelone carbonaria and Geochelone denticulata in northwestern Brasil*. PhD. dissertation, The University of Chicago, Chicago. 328 p.
- Mourthé, I.M.C.; Strier, K.B.; Boubli, J.P. 2008. Seed predation of *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae) by northern miquis (*Brachyteles hypoxanthus*). *Neotropical Primates*, 15: 40–45.

- Munari, D.P.; Keller, C.; Venticinque, E.M. 2011. An evaluation of field techniques for monitoring terrestrial mammal populations in Amazonia. *Mammalian Biology*, 76: 401–408.
- Nagy, K.A.; Milton, K. 1979. Energy metabolism and food consumption by wild howler monkeys (*Alouatta palliata*). *Ecology*, 60: 475–480.
- Nascimento, M.T.; Proctor, J. 1997. Soil and plant changes across a monodominant rain forest boundary on Maraca Island, Roraima, Brazil. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 6: 387–395.
- Nascimento, M.T.; Proctor, J.; Villela, D.M. 1997. Forest structure, floristic composition and soils of an Amazonian monodominant forest on Maracá Island, Roraima, Brazil. *Edinburgh Journal of Botany*, 54: 1–38.
- Nepstad, D.; Tohver, I.M.; Ray, D.; Moutinho, P.; Cardinot, G. 2007. Mortality of large trees and lianas following experimental drought in an Amazon forest. *Ecology*, 88: 2259–2269.
- Norconk, M.A. 1996. Seasonal variation in the diets of white-faced and bearded sakis (*Pithecia pithecia* and *Chiropotes satanas*) in Guri Lake, Venezuela, p. 403–423. In: M.A. Norconk; A.L. Rosenberger; P.A. Garber (Eds.). *Adaptive Radiations of Neotropical Primates*. Plenum Press, New York.
- Norconk, M.A.; Conklin-Brittain, N.L. 2004. Variation on frugivory: the diet of Venezuelan white-faced sakis. *International Journal of Primatology*, 25: 1–26.
- Norscia, I.; Ramanamanjato, J.B.; Ganzhorn, J.U. 2012. Feeding patterns and dietary profile of nocturnal southern woolly lemurs (*Avahi meridionalis*) in southeast Madagascar. *International Journal of Primatology*, 33: 150–167.
- Nunes, A. 1995. Foraging and ranging patterns in white-bellied spider monkeys. *Folia Primatologica*, 65: 85–99.
- Nunes, A.; Bobadilla, U. 1997. Mamíferos de Roraima: status de diversidade e conservação, p. 565–579. In: R.I. Barbosa; E.J.G. Ferreira; E.G. Castellón (Eds.). *Homem, ambiente e ecologia no Estado de Roraima*. INPA, Manaus.
- Nunes, A. 1998. Diet and feeding ecology of *Ateles belzebuth belzebuth* at Maracá Ecological Station, Roraima, Brazil. *Folia Primatologica*, 69: 61–76.
- Nunes, A.P.; Ayres, J.M.; Martins, E.S.; Silva, J.S. 1988. *Primates of the Ilha de Maracá, Roraima, Brazil. Projeto Maracá: Primatas*. p. 1–7.

- Nunes, A.P.; Ayres, J.M.; Martins, E.S.; Sousa e Silva, J. 1998. Primates of the Ilha de Maracá, p. 143–150. In: W. Milliken; J.A. Rather (Eds.). *Maracá — The Biodiversity and Environment of an Amazonian Rainforest*. John Wiley & Sons Ltd.,
- O'Brien, T.G.; Kinnaird, M.F.; Dierenfeld, E.S.; Conklin-Brittain, N.L.; Wrangham, R.W., *et al.* 1998. What's so special about figs? *Nature*, 392: 668.
- Oates, J.F. 1987. Food distribution and foraging behavior, p. 197-209. In: B.B. Smuts; D.L. Cheney; R.M. Seyfarth; R.W. Wrangham; T.T. Struhsaker (Eds.). *Primate Societies*. University of Chicago Press, Chicago.
- Palminteri, S.; Powell, G.V.; Peres, C.A. 2012. Advantages of granivory in seasonal environments: feeding ecology of an arboreal seed predator in Amazonian forests. *Oikos*, 10.1111/j.1600-0706.2012.20456.x.
- Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 37: 637–669.
- Pavelka, M.S.M.; Behle, A.M. 2005. The effect of hurricane Iris on the food supply of black howlers (*Alouatta pigra*) in southern Belize. *Biotropica*, 37: 102–108.
- Pavelka, M.S.M.; McGoogan, K.C.; Steffens, T.S. 2007. Population size and characteristics of *Alouatta pigra* before and after a major hurricane. *International Journal of Primatology*, 28: 919–929.
- Pereira, M.J.R.; Marques, J.T.; Palmeirim, J.M. 2010. Ecological responses of frugivorous bats to seasonal fluctuation in fruit availability in Amazonian forests. *Biotropica*, 42: 680–687.
- Peres, C.A.; Johns, A.D. 1991-1992. Patterns of primate mortality in a drowning forest: lessons from the Tucuruí Dam, Brazilian Amazonia. *Primate Conservation*, 12/13: 7–10.
- Peres, C.A. 1994. Primate responses to phenological changes in an Amazonian terra firme forest. *Biotropica*, 26: 98–112.
- Peres, C.A. 1999. General guidelines for standardizing line-transect surveys of tropical forest primates. *Neotropical Primates*, 7: 11–16.
- Peres, C.A. 2001. Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian forest vertebrates. *Conservation Biology*, 15: 1490–1505.
- Peres, C.A. 2005. Why we need megareserves in Amazonia. *Conservation Biology*, 19: 728–733.
- Power, M.E. 1992. Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy? *Ecology*, 73: 733–746.

- Pyke, G.H.; Pulliam, H.R.; Charnov, E.L. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *The Quarterly Review of Biology*, 52: 137–154.
- R Development Core Team. 2011. R: A language and environment for statistical computing. Version 2.14.0. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>
- Ribeiro, J.E.L.S.; Hopkins, M.J.G.; Vicentini, A.; Sothers, C.A.; Costa, M.A.S., *et al.* 1999. *Flora da Reserva Ducke: Guia de Identificação das Plantas Vasculares de uma Floresta de Terra-firme na Amazônia Central*. INPA, Manaus. 816 pp.
- Richard, A.F. 1985. *Primates in Nature*. W.H. Freeman and Company, New York. 558 pp.
- Rosenberger, A.L.; Halenar, L.; Cooke, S.B.; Hartwig, W.C. 2008. Morphology and evolution of the spider monkey, genus *Ateles*, p. 19–49. In: C.J. Campbell (Ed.). *Spider monkeys: behavior, ecology and evolution of the genus Ateles*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rothman, J.M.; van Soest, P.J.; Pell, A.N. 2006. Decaying wood is a sodium source for mountain gorillas. *Biology Letters*, 2: 321–324.
- Rovero, F.; Struhsaker, T.T. 2007. Vegetative predictors of primate abundance: utility and limitations of a fine-scale analysis. *American Journal of Primatology*, 69: 1242–1256.
- Russo, S.E.; Campbell, C.J.; Dew, J.L.; Stevenson, P.R.; Suarez, S.A. 2005. A multi-forest comparison of dietary preferences and seed dispersal by *Ateles* spp. *International Journal of Primatology*, 26: 1017–1037.
- Sampaio, R.; Lima, A.P.; Magnusson, W.E.; Peres, C.A. 2010. Long-term persistence of midsized to large-bodied mammals in Amazonian landscapes under varying contexts of forest cover. *Biodiversity and Conservation*, 19: 2421–2439.
- Schoener, T.W. 1971. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2: 369–404.
- Scott, D.A.; Proctor, J.; Thompson, J. 1992. Ecological studies on a lowland evergreen rain forest on Maraca Island, Roraima, Brazil. II. Litter and nutrient cycling. *Journal of Ecology*, 80: 705–717.
- Setz, E.Z.F. 1991. Métodos de quantificação de comportamento de primatas em estudos de campo, p. 411–435. In: A.B. Rylands; A.T. Bernardes (Eds.). *A primatologia no Brasil*. Vol. 3. Sociedade Brasileira de Primatologia, Belo Horizonte.

- Setz, E.Z.F. 1993. *Ecologia alimentar de um grupo de parauacus (Pithecia pithecia chrysocephala) em um fragmento florestal na Amazônia central*. Ph.D. dissertation, Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 237 pp.
- Sherman, P.T.; Eason, P.K. 1998. Size determinants in territories with inflexible boundaries: manipulation experiments on white-winged trumpeters' territories. *Ecology*, 79: 1147–1159.
- Silveira, L.; Jácomo, A.T.A.; Diniz-Filho, J.A.F. 2003. Camera trap, line transect census and track surveys: a comparative evaluation. *Biological Conservation*, 114: 351–355.
- Silvius, K.M.; Fragoso, J.M.V. 2003. Red-rumped agouti (*Dasyprocta leporina*) home range use in an Amazonian forest: implications for the aggregated distribution of forest trees. *Biotropica*, 35: 74–83.
- Simmen, B.; Sabatier, D. 1996. Diets of some French Guianan primates: composition and food choices. *International Journal of Primatology*, 17: 661–693.
- Smith, M.D. 2011. The ecological role of climate extremes: current understanding and future prospects. *Journal of Ecology*, 99: 651–655.
- Soberón, J.; Llorente, J. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*, 7: 480–488.
- Sourd, C.; Gautier-Hion, A. 1986. Fruit selection by a forest guenon. *Journal of Animal Ecology*, 55: 235–244.
- Spirorello, W.R. 1991. Importância dos frutos de palmeiras (Palmae) na dieta de um grupo de *Cebus apella* (Cebidae, Primates) na Amazônia Central, p. 285–296. In: A.B. Rylands; A.T. Bernardes (Eds.). *A Primatologia no Brasil*. Vol. 3. Fundação Biodiversitas, Belo Horizonte.
- Spirorello, W.R. 2001. The brown capuchin monkey (*Cebus apella*): Ecology and home range requirements in central Amazonia, p. 271–283. In: J. Bierregaard, R.O.; C. Gascon; T.E. Lovejoy; R. Mesquita (Eds.). *Lessons from Amazonia: The ecology and conservation of a fragmented forest*. Yale University Press, New Haven.
- Stevenson, P. 2001. The relationship between fruit production and primate abundance in Neotropical communities. *Biological Journal of the Linnean Society*, 72: 161–178.
- Stevenson, P.R. 2004. Fruit choice by woolly monkeys in Tinigua National Park, Colombia. *International Journal of Primatology*, 25: 367–381.
- Stevenson, P.R.; Castellanos, M.C.; Cortés, A.I.; Link, A. 2008. Flowering patterns in a seasonal tropical lowland forest in western Amazonia. *Biotropica*, 40: 559–567.

- Stevenson, P.R.; Link, A. 2010. Fruit preferences of *Ateles belzebuth* in Tinigua Park, northwestern Amazonia. *International Journal of Primatology*, 31: 393–407.
- Stevenson, P.R. 2011. Pulp–seed attachment is a dominant variable explaining legitimate seed dispersal: a case study on woolly monkeys. *Oecologia*, 166: 693–701.
- Stiles, E.W. 1993. The influence of pulp lipids on fruit preference by birds. *Vegetatio*, 107/108: 227–235.
- Stone, A.I. 2007. Responses of squirrel monkeys to seasonal changes in food availability in an eastern Amazonian forest. *American Journal of Primatology*, 69: 142–157.
- Strier, K.B. 1992. Atelinae adaptations: behavioral strategies and ecological constraints. *American Journal of Physical Anthropology*, 88: 515–524.
- Strier, K.B. 2007. Conservation, p. 496-509. In: C.J. Campbell; A. Fuentes; K.C. Mackinnon; M. Panger; S.K. Bearder (Eds.). *Primates in Perspective*. Oxford University Press, New York.
- Strong, J.N.; Fragoso, J.M.V. 2006. Seed dispersal by *Geochelone carbonaria* and *Geochelone denticulata* in northwestern Brazil. *Biotropica*, 38: 683–686.
- Symington, M.M. 1988. Environmental determinants of population densities in *Ateles*. *Primate Conservation*, 9: 74–79.
- Symington, M.M. 1990. Fission-fusion social organization in *Ateles* and *Pan*. *International Journal of Primatology*, 11: 47–61.
- Talebi, M.; Bastos, A.; Lee, P.C. 2005. Diet of southern muriquis in continuous Brazilian Atlantic Forest. *International Journal of Primatology*, 26: 1175–1187.
- Teaford, M.F.; Lucas, P.W.; Ungar, P.S.; Glander, K.E. 2006. Mechanical defenses in leaves eaten by Costa Rican howling monkeys (*Alouatta palliata*). *American Journal of Physical Anthropology*, 99: 99–104.
- Terborgh, J. 1983. *Five new world primates*. Princeton University Press, Princeton, NJ. 260 pp.
- Terborgh, J. 1986a. Keystone plant resources in the tropical forest, p. 330–344. In: M. Soulé (Ed.). *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer, Sunderland.
- Terborgh, J. 1986b. Community aspects of frugivory in tropical forests, p. 371–384. In: A. Estrada; T.H. Fleming (Eds.). *Frugivores and Seed Dispersal*. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Terborgh, J.; Lopez, L.; Percy Nuñez, P.; Rao, M.; Shahabudin, G., *et al.* 2001. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science*, 294: 1923–1926.

- Thompson, J.; Proctor, J.; Viana, V.; Milliken, W.; Rather, J.A., *et al.* 1992. Ecological studies on a lowland evergreen rain forest on Maracá Island, Roraima, Brazil. I. Physical environment, forest structure and leaf chemistry. *Journal of Ecology*, 80: 689–703.
- Tognelli, M.F.; Kelt, D.A. 2004. Analysis of determinants of mammalian species richness in South America using spatial autoregressive models. *Ecography*, 27: 427–436.
- van Roosmalen, M.G.M. 1985a. Fruits of the Guianan flora. Institute of Systematic Botany, Utrecht University, Wageningen. 483 pp.
- van Roosmalen, M.G.M. 1985b. Habitat preferences, diet, feeding strategy and social organization of the black spider monkey (*Ateles paniscus paniscus* Linnaeus 1758) in Surinam. *Acta Amazonica*, 15: 1–238.
- van Schaik, C.P.; Terborgh, J.W.; Wright, S.J. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24: 353–377.
- Vedder, A.L. 1984. Movement patterns of a group of free-ranging mountain gorillas (*Gorilla gorilla beringei*) and their relation to food availability. *American Journal of Primatology*, 7: 73–88.
- Vogel, E.R.; Knott, C.D.; Crowley, B.E.; Blakely, M.D.; Larsen, M.D., *et al.* 2012. Bornean orangutans on the brink of protein bankruptcy. *Biology Letters*, 8: 333–336.
- Wallace, R.B. 2005. Seasonal variations in diet and foraging behavior of *Ateles chamek* in a southern Amazonian tropical forest. *International Journal of Primatology*, 26: 1053–1075.
- Walther, G.-R.; Post, E.; Convey, P.; Menzel, A.; Parmesan, C., *et al.* 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416: 389–395.
- White, F.J. 1998. The importance of seasonality in primatology. *International Journal of Primatology*, 19: 925–927.
- White, T.C. 2008. The role of food, weather and climate in limiting the abundance of animals. *Biological Reviews*, 83: 227–248.
- Wiederholt, R.; Post, E. 2010. Tropical warming and the dynamics of endangered primates. *Biology Letters*, 6: 257–260.
- Wiederholt, R.; Post, E. 2011. Birth seasonality and offspring production in threatened neotropical primates related to climate. *Global Change Biology*, 17: 3035–3045.

- Williamson, E.A.; Feistner, A.T. 2003. Habituating primates: processes, techniques, variables and ethics, p. 25–39. In: J.M. Setchell; D.J. Curtis (Eds.). *Field and laboratory methods in primatology: a practical guide*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Williamson, G.B.; Laurance, W.F.; Oliveira, A.A.; Delamonica, P.; Gascon, C., *et al.* 2000. Amazonian tree mortality during the 1997 El Niño drought. *Conservation Biology*, 14: 1538–1542.
- Worman, C.O.; Chapman, C.A. 2005. Seasonal variation in the quality of a tropical ripe fruit and the response of three frugivores. *Journal of Tropical Ecology*, 21: 689–697.
- Wrangham, R.W. 1980. An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour*, 75: 262-299.
- Wright, S.J.; Carrasco, C.; Calderon, O.; Paton, S. 1999. The El Niño southern oscillation, variable fruit production, and famine in a tropical forest. *Ecology*, 80: 1632–1647.
- Wright, S.J.; Calderón, O. 2006. Seasonal, El Niño and longer term changes in flower and seed production in a moist tropical forest. *Ecology Letters*, 9: 35–44.
- Zhang, S.-Y.; Wang, L.-X. 1995. Comparison of three fruit census methods in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, 11: 281–294.

APÊNDICES

Apêndice A – Características morfológicas e conteúdo nutricional dos frutos frequentemente consumidos por *Ateles belzebuth* na Estação Ecológica de Maracá

Apêndice B – Fotos coloridas dos frutos frequentemente consumidos por *Ateles belzebuth* neste estudo

APÊNDICE A

Características morfológicas e conteúdo nutricional dos frutos frequentemente consumidos ($\geq 1\%$ da dieta; N = 14) por *Ateles belzebuth* na Estação Ecológica de Maracá.

Fruit species	Hábito	Morfologia						Nutrientes				
		No. sem.	Peso total sem. (g)	Peso fruto (g)	Peso polpa (g)	Polpa: fruto	Dureza (Mpa)	Umidade (%)	Cinza (%)	Lipídio (%)	Proteína (%)	Fibra (%)
Annonaceae												
<i>Duguetia</i> sp.	Árvore	10.0	-	-	-	-	3.4	-	-	-	-	-
Arecaceae												
<i>Attalea maripa</i>	Palmeira	1.0	12.7	25.7	7.0	0.3	2.1	68	3.6	25.4	5	1.2
<i>Euterpe precatoria</i>	Palmeira	1.0	0.5	0.8	0.5	0.6	1.5	-	-	-	-	-
<i>Mauritia flexuosa</i>	Palmeira	1.0	27.2	66.5	22.3	0.3	2.4	72.3	3.1	32.4	6.8	29.1
Boraginaceae												
<i>Cordia</i> sp.	Árvore	1.0	0.5	1.1	0.6	0.6	1.4	-	-	-	-	-
Burseraceae												
<i>Tetragastris panamensis</i>	Árvore	3.8	1.1	8.8	3.9	0.4	1.9	86.4	3.1	0.6	3.8	2.4
<i>Trattinnickia rhoifolia</i>	Árvore	1.0	0.3	1.0	0.8	0.8	1.5	80.3	4.7	5.6	7.4	15.3
Dileniaceae												
<i>Pinzonia coriacea</i>	Cipó	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Moraceae												
<i>Ficus guianensis</i>	Árvore	-	0.0	0.2	0.2	1.0	0.05	87.9	10.4	0.4	11.6	19.7
<i>Brosimum</i> sp.	Árvore	1.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Myristicaceae												
<i>Virola surinamensis</i>	Árvore	1.0	1.1	4.4	0.5	0.1	1.9	-	-	-	-	-
Sapotaceae												
<i>Ecclinusa guianensis</i>	Árvore	2.0	0.2	1.8	3.8	0.9	1	75.7	5.4	8	10.7	14.9
<i>Pouteria hispida</i>	Árvore	2.3	9.0	52.9	27.0	0.4	6.6	71.8	2.4	17.1	7.2	24.2
<i>Pradosia surinamensis</i>	Árvore	1.0	3.0	12.1	0.8	0.1	2.6	65.8	4.3	6.6	4.7	9.1

APÊNDICE B



Frutos frequentemente consumidos pelo coatá (*Ateles belzebuth*) neste estudo: Annonaceae: (A) *Duguetia* sp.; Arecaceae: (B) *Atalea maripa*, (C) *Euterpe precatoria*, (D) *Mauritia flexuosa*; Boraginaceae: (E) *Cordia* sp.; Burseraceae: (F) *Tetragastris panamensis*, (G) *Trattinnickia rhoifolia*; Dileniaceae: (H) *Pinzona coriacea*; Moraceae: (I) *Ficus guianensis*, (J) *Brosimum* sp. (diâmetro aprox.: 2.5 cm); Myristicaceae: (K) *Virola surinamensis*; Sapotaceae: (L) *Ecclinusa guianensis*, (M) *Pouteria hispida*, (N) *Pradosia surinamensis*. Escala: 1 cm. Crédito fotos: Ítalo Mourthé.

ANEXOS

Anexos – Documentação referente à aula de qualificação e tese



Ministério da
Ciência e Tecnologia



AULA DE QUALIFICAÇÃO

PARECER

Aluno(a): ÍTALO MARTINS DA COSTA MOURTHÉ
Curso: ECOLOGIA
Nível: DOUTORADO
Orientador(a): RENATO CINTRA SOARES

Título

"Fatores que influenciam o uso dos recursos alimentares em cinco espécies simpátricas de primatas na Estação Ecológica de Maracá".

BANCA JULGADORA:

TITULARES:

William Magnusson (INPA)
Eduardo Venticinque (WCS)
Albertina Lima (INPA)
Rita Mesquita (INPA)

SUPLENTES:

Tânia Sanaletti (INPA)
Regina Luizão (INPA)

EXAMINADORES	PARECER	ASSINATURA
William Magnusson (INPA)	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado () Reprovado	<i>W. Magnusson</i>
Eduardo Venticinque (WCS)	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado () Reprovado	<i>E. Venticinque</i>
Albertina Lima (INPA)	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado () Reprovado	<i>Albertina Lima</i>
Rita Mesquita (INPA)	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado () Reprovado	<i>Rita Mesquita</i>
Tânia Sanaletti (INPA)	() Aprovado () Reprovado	_____
Regina Luizão (INPA)	() Aprovado () Reprovado	_____

Manaus(AM), 10 de novembro de 2008

OBS: O aluno discorreu durante 45 minutos, respondendo satisfatoriamente todas as perguntas, apresentou mudanças substanciais na aula e demonstrou ter atendido a todas as recomendações anteriores, apresentando-se apto a iniciar seu trabalho tendo sido aprovado por unanimidade pela banca.

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA TROPICAL E RECURSOS NATURAIS - PPG-BTRN
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA PPG-ECO/INPA

Av. Efigênio Sales, 2229 - Bairro: Adrianópolis - Caixa Postal: 478 - CEP: 69.011-870, Manaus/AM
Fone: (+55) 92 3643-1909 Fax: (+55) 92 3643-1909
site: <http://pg.inpa.gov.br> e-mail: pgeco@inpa.gov.br



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



Avaliação de tese de doutorado

Título: **Efeitos da escassez e características dos frutos na ecologia dos primatas frugívoros em uma floresta sazonal no norte da Amazônia**

Aluno: **ÍTALO MARTINS DA COSTA MOURTHÉ**

Orientador: **Renato Cintra**

Co-orientador: **-----**

Avaliador: Júlio César Bicca-Marques

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

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

PARECER FINAL

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

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

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

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

Porto Alegre/RS
Local

25/junho/2012
Data

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

Endereço para envio de correspondência:

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



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



Avaliação de tese de doutorado

Título: **Efeitos da escassez e características dos frutos na ecologia dos primatas frugívoros em uma floresta sazonal no norte da Amazônia**

Aluno: **ÍTALO MARTINS DA COSTA MOURTHÉ**

Orientador: **Renato Cintra** Co-orientador: **-----**

Avaliador: Marco Aurélio Pizo

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

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

PARECER FINAL

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

Rio Claro, 13 de junho de 2012

Local

Data

Assinatura

Marco A. Pizo

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

Endereço para envio de correspondência:

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



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



Avaliação de tese de doutorado

Título: **Efeitos da escassez e características dos frutos na ecologia dos primatas frugívoros em uma floresta sazonal no norte da Amazônia**

Aluno: **ÍTALO MARTINS DA COSTA MOURTHÉ**

Orientador: **Renato Cintra** Co-orientador: **-----**

Avaliador: Milene Moura Martins

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

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

PARECER FINAL

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

Assinatura

Sorocaba, 12/06/2012,

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

Endereço para envio de correspondência:

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



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



Avaliação de tese de doutorado

Título: **Efeitos da escassez e características dos frutos na ecologia dos primatas frugívoros em uma floresta sazonal no norte da Amazônia**

Aluno: **ÍTALO MARTINS DA COSTA MOURTHÉ**

Orientador: **Renato Cintra** Co-orientador: -----

Avaliador: **TORBJORN HAUGAASEN**

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

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

PARECER FINAL

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

Noruega, 23.06.12, T. Haugaasen
 Local Data Assinatura

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

Endereço para envio de correspondência:

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



ATA DA DEFESA PÚBLICA DA TESE DE
DOUTORADO DO PROGRAMA DE PÓS-
GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DO
INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS
DA AMAZÔNIA

Aos 05 dias do mês de novembro do ano de 2012, às 09:00 horas, no mini-auditório do Programa de Pós Graduação em Clima e Ambiente - PPG Cliamb/INPA, reuniu-se a Comissão Examinadora de Defesa Pública, composta pelos seguintes membros: o(a) Prof(a). Dr(a). **Wilson Roberto Spironello**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia -INPA/Projeto TEAM, o(a) Prof(a). Dr(a). **Adrian Barnett**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia -INPA/Projeto TEAM e o(a) Prof(a). Dr(a). **Líliam Patrícia Pinto**, do Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade – ICMBio, tendo como suplentes o(a) Prof(a). Dr(a). Marina Anciães, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA e o(a) Prof(a). Dr(a). George Henrique Rebelo, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, sob a presidência do(a) primeiro(a), a fim de proceder a arguição pública do trabalho de **TESE DE DOUTORADO de ÍTALO MARTINS DA COSTA MOURTHÉ**, intitulado "Efeitos da escassez e características dos frutos na ecologia dos primatas frugívoros em uma floresta sazonal no norte da Amazônia", orientado pelo(a) Prof(a). Dr(a). Renato Cintra, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA.

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




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

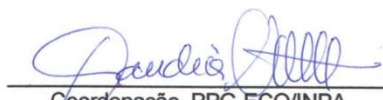
Nada mais havendo, foi lavrada a presente ata, que, após lida e aprovada, foi assinada pelos membros da Comissão Examinadora.

Prof(a).Dr(a). Wilson Roberto Spironello

Prof(a).Dr(a). Adrian Barnett

Prof(a).Dr(a). Líliam Patrícia Pinto


 Coordenação PPG-ECO/INPA