



Universidade Federal do Amapá
Pró-Reitoria de Pesquisa e Pós-Graduação



Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Tropical

Mestrado e Doutorado

UNIFAP / EMBRAPA-AP / IEPA / CI-Brasil

FELIPE TODESCHINI

SEPARAÇÃO DE NICHO ENTRE GRUPOS TAXONÔMICOS DE
FRUGÍVOROS NA FLORESTA NACIONAL DO AMAPÁ

MACAPÁ, AP

2018

FELIPE TODESCHINI

**SEPARAÇÃO DE NICHOS ENTRE GRUPOS TAXONÔMICOS DE FRUGÍVOROS
NA FLORESTA NACIONAL DO AMAPÁ**

Projeto de dissertação apresentado ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Tropical (PPGBIO) da Universidade Federal do Amapá, como requisito total à obtenção do título de Mestre em Biodiversidade Tropical.

Orientador: Dr. Renato Richard Hilário

MACAPÁ, AP

2018

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

Biblioteca Central da Universidade Federal do Amapá

582.098116

T637s Todeschini, Felipe

Separação de nicho entre grupos taxonômicos de frugívoros na Floresta Nacional do Amapá. / Felipe Todeschini; orientador, Renato Richard Hilário. – Macapá, 2018.
118 f.

Dissertação (Mestrado) – Fundação Universidade Federal do Amapá, Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Tropical.

1. Frugivoria. 2. Fenologia. 3. Redes ecológicas. 4. Floresta Nacional do Amapá. I. Hilário, Renato Richard, orientador. II. Fundação Universidade Federal do Amapá. III. Título.

FELIPE TODESCHINI

**SEPARAÇÃO DE NICHOS ENTRE GRUPOS TAXONÔMICOS DE FRUGÍVOROS
NA FLORESTA NACIONAL DO AMAPÁ**

Renato Richard Hilário

UNIFAP

William Douglas de Carvalho

UNIFAP

Salustiano Vilar da Costa Neto

IEPA

Aprovada em 23 de fevereiro de 2018, Macapá, AP, Brasil

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a minha família, pois é a base de tudo, e por toda a força e apoio durante todo esse período que estive longe. Agradeço pelas longas conversas pelo Skype, por todas as orações e torcida que tiveram por mim. Amo muito vocês!

A minha afilhada, Lilian Todeschini Crumbacher, por todo o exemplo de força e superação, que desde pequena já me inspira.

Ao meu orientador, professor Doutor Renato Richard Hilário, por todo seu apoio, orientação e parceria, sempre me orientando e me ensinando com excelência. Sou muito grato por todo o aprendizado que obtive ao trabalhar sob sua orientação.

A Universidade Federal do Amapá, por toda a sua estrutura, que me permitiu realizar e concluir o meu mestrado com excelência.

Ao CNPq, pelo financiamento do projeto de pesquisa, permitindo assim a realização do meu mestrado.

A CAPES, agradeço pela bolsa auxílio, permitindo eu realizar meu mestrado.

Ao Laboratório de Ecologia da Universidade Federal do Amapá, e a todos os meus colegas que integram o mesmo, por toda a parceria, troca de conhecimentos, conversas que sempre agregam muito para a evolução profissional e pessoal.

Ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio), e aos consultores da Floresta Nacional do Amapá: Sueli Pontes, Érico Kauano e Ivan Machado de Vasconcelo, por todo apoio fornecido, que permitiram que meu projeto se realizasse.

Ao professor Dr. José Júlio Toledo, ao Dr. William Douglas de Carvalho e ao Dr. Salustiano Vilar da Costa Neto, por toda ajuda e troca de conhecimentos, que me auxiliaram na minha aprendizagem nessa jornada.

Ao Gilvan Portela Oliveira, do Núcleo de Hidrometeorologia e Energias Renováveis (NHMET), do Instituto de Pesquisas Científicas e Tecnológicas do Estado do Amapá (IEPA), pelo fornecimento dos dados pluviométricos da Estação da Serra do Navio.

Aos meus amigos de longa data que me apoiaram nas minhas decisões e que sempre estiveram no meu lado nos momentos de dificuldades e foram cruciais para meu crescimento: William Oliveira de Lagos, Leonardo Rufatto de Barros, Evelyn Rosso, Vinicius Ribeiro,

Odete Kessler, Betânia Souza, Selomar Barros e Sirley Barros, André Paludo, Eduarda Pantoja e Amanda Felix.

Aos meus grandes amigos que fiz nessa jornada, que sempre estiveram ao meu lado, levarei vocês no meu coração: Igor Sidônio, Taires Peniche, Saulo Silvestre, Bayron R. Calle Rendón, Victor Rodriguez Chuma, Aldine Baia, Felipe Félix, Tony Noriega e Jéssica Vilhena.

Aos ajudantes de campo, Davi e Valcemir, por toda a ajuda em campo, que foi essencial para a realização do trabalho.

RESUMO

Todeschini, Felipe. Separação de nicho entre grupos taxonômicos de frugívoros na Floresta Nacional do Amapá. Macapá, 2018. Dissertação (Mestre em Biodiversidade Tropical)– Programa de Pós-graduação em Biodiversidade Tropical – Pró-Reitoria de Pesquisa e Pós-Graduação - Universidade Federal do Amapá.

Os frugívoros são importantes dispersores de sementes nas florestas tropicais, sendo a frugivoria muito ampla entre aves e mamíferos, podendo dispersar suas sementes pelas fezes, e através de seu corpo. Traços funcionais dos frutos, sementes e das árvores, podem influenciar em quais frugívoros forrageiam nas árvores. A fenologia tem importância compreender a reprodução e também a regeneração das plantas, podendo ser influenciada pela temperatura, pluviosidade, comprimento do dia e síndromes de dispersão. O estudo foi realizado na Floresta Nacional do Amapá, feito em 5 parcelas permanentes, onde foi feita a identificação das árvores por espécie e medição do Diâmetro à Altura do Peito. Foi feita a fenologia em 942 árvores, através do método do índice de atividade, e a observação dos frugívoros pelo método de árvore-focal, em 72 árvores-focais. Dados de estruturas fenológicas foram correlacionadas com dados pluviométricos, mostrando que o acúmulo de 3 meses de chuva, influenciam na formação de folhas jovens, botões florais e frutos maduros. Nas árvores-focais analisadas, 27,8% foram visitadas por frugívoros, tendo maior visitação nos meses de agosto e setembro, coincidindo com a maior disponibilidade de frutos maduros nesses meses. Traços funcionais dos frutos, traços funcionais das semente e traços funcionais da árvore foram importantes para explicar o tamanho do frugívoro que visitou a árvore, se existe o consumo de semente, abundância de frugívoros que visitaram as árvores e o maior tempo de visita de piciformes na árvore. Dados de pluviometria correlacionada com os dados fenológicos, mostram que a quantidade de chuva acumulada de 3 meses, influenciam na formação de folhas jovens, botões florais e frutos maduros, indicando uma grande importância da pluviometria na formação de estruturas fenológicas. Atributos dos frutos, sementes e das árvores, mostram que são características essenciais para determinar o tamanho e a abundância frugívoros irão visitar a árvore, como também se existe o consumo de semente e de determinar qual grupo taxonômico irá ficar mais tempo na árvore. Concluiu-se que existe a separação de nicho entre frugívoros, onde primatas chegam depois das aves para se alimentarem, evitando a competição por exploração. Já não existe diferença na visitação dos

diferentes grupos taxônicos na visitação das diferentes fases de frutificação. Através da análise de redes, viu que as espécies são classificadas em moderadamente generalistas para especialistas, tendo poucas interações entre as espécies, provavelmente devido à baixa taxa de visitação de frugívoros.

Palavras-chave: Frugivoria; características do fruto; fenologia; mutualismo; redes ecológicas.

ABSTRACT

Todeschini, Felipe. Niche separation among taxonomic groups of frugivores in the Amapá National Forest. Macapá, 2018. Dissertation (Master in Tropical Biodiversity) – Post graduate Program in Tropical Biodiversity - Pro-Rectorio of Research and Post-Graduation - Federal University of Amapá.

Frugivores are important seed dispersers in tropical forests, with frugivory being very wide between birds and mammals, and they can disperse their seeds through the feces, and through their body. Functional traits of fruits, seeds and trees can influence which frugivores they forage in the trees. Phenology is important to understand the reproduction and also the regeneration of plants, and can be influenced by temperature, rainfall, day length and dispersion syndromes. The study was carried out in the National Forest of Amapá, made in 5 permanent plots, where the identification of the trees by species and measurement of the Diameter at the Height of the Chest were done. Phenology was made in 942 trees, using the index of activity index, and the observation of frugivores by the tree-focal method, in 72 focal trees. Data on phenological structures were correlated with rainfall data, showing that the accumulation of 3 months of rain influences the formation of young leaves, floral buds and mature fruits. In the analyzed focal trees, 27.8% were visited by frugivores, with a higher visitation in August and September, coinciding with the greater availability of mature fruits in those months. Functional traits of the fruits, functional traits of the seed and functional traits of the tree were important to explain the size of the frugivore that visited the tree, if there is the consumption of seed, abundance of frugivores that visited the trees and the longer time of visit of piciformes in the tree. Rainfall data correlated with the phenological data show that the accumulated rainfall of 3 months influences the formation of young leaves, floral buds and mature fruits, indicating a great importance of rainfall in the formation of phenological structures. Attributes of fruits, seeds and trees show that they are essential characteristics to determine the size and abundance of frugivores will visit the tree, as well as if there is consumption of seed and determine which taxonomic group will stay in the tree longer. It was concluded that there is the niche separation between frugivores, where primates arrive after the birds to feed, avoiding competition for exploitation. There is no difference in the visitation of the different taxonomic groups in the visitation of the different stages of fruiting. Through network analysis, he saw that species are classified as moderately generalist to specialists, with few interactions between species, probably due to the low rate of visitation of frugivores.

Keywords: Frugivory; characteristics of the fruit; phenology; mutualism; ecological networks.

ABREVIATURAS E SIGLAS

Figura 8- Legenda:

Frugívoros: *Ramphastos vitellinus*=RA; *Ateles paniscus*=AP; *Trogon melanurus*=TM; *Turdus hauxwelli*=THA; *Mionectes* sp.=MISP; *Brotogeris chryroptera*=BCH; *Lupaugus lanioides*=LLA; *Touit huetii*=THU; *Turdus fumigatus*=TFUM; Spp não identificada de ave=SPPNI1; *Ramphocelus carbo*=RCA; *Pteroglossus viridis*=PVIR; *Selenidera piperivora*=SPIP; *Myiarchus* sp.=MYSP; *Saguinus midas*=SMI; *Turdus* sp.=TURDSP; *Cymbilaimus lineatus*=CYMLI; Tiranideo=TIRAN1; *Tachyfonus rufus*=TCHRU; *Lanio fulvus*=LAFUL; *Saltator grossus*=SALTGRO; *Piculus flavicula*=PICF

Árvores-focais: *Miconia tomentosa* (Rich.) D. Don ex DC.= MTOMEM; *Virola michelii* Heckel=VMIC; *Miconia cuspidata* Mart. ex Naudin= MCUSP; *Myrcia grandis* McVaugh= MGRAN; *Eugenia* sp1= ESP; *Guatteria* sp.= GUSP; *Virola michelii* Heckel= VIMICH; *Hirtella bicornis* Mart. & Zucc.= HB; *Virola bicuhyba* (Schott) Warb.= VBIC; *Roucheria punctata* (Ducke) Ducke= RP; *Goupia glabra* Aubl.= GG; *Manilkara huberi* (Ducke) Standl.= MH; *Buchenavia grandis* Ducke= BGR; *Neea altíssima* Poepp. & Endl.=NALT; *Protium polybotrium* (Turcz.) Engl.= PPO; *Pouteria pallens*=PPA; *Protium nitidifolium* (Cuatrec.) D.C. Daly= PNITI; *Micropholis trunciflora* Ducke= MTRUNC; *Pourouma tomentosa* Mart. ex Miq.= POUT; *Pourouma tomentosa* Mart. ex Miq.= POURT.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	13
2.REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	15
2.1 Os Frugívoros	15
2.2 Informações fenológicas.....	17
2.3 Importância da frugivoria	19
2.4 Traços funcionais dos frutos que influenciam na frugivoria.....	20
3. PERGUNTAS:	22
4. HIPÓTESES	23
5. OBJETIVOS	23
5. 1 Geral.....	23
5. 2 Específicos	23
6. METODOLOGIA.....	24
6.1 Área de estudo	24
6.2 Delineamento experimental.....	26
6.3 Fenologia	27
6.4 Observação dos frugívoros	28
6.6 Análise estatística	30
7. RESULTADOS	33
7.1 Fenologia	33
7.2 Frugivoria	37
7.3 Redes Ecológicas.....	49
8. DISCUSSÃO	51
8.1 Fenologia	51
8.2 Frugivoria	52
9. CONCLUSÕES.....	56
10. REFERÊNCIAS	58
11. MATERIAL SUPLEMENTAR	82
12. ARTIGO CIENTÍFICO.....	84

1. INTRODUÇÃO

A interação entre plantas e frugívoros provém de uma longa história evolutiva, onde a radiação das angiospermas desencadearam o surgimento e diversificação dos frugívoros vertebrados (Fleming et al., 2011), sendo os mesmos, essenciais para a dispersão dessas sementes, permitindo o sucesso reprodutivo da planta (Kinnaird et al., 2005). As plantas com frutos carnudos nas florestas amazônicas e em outras florestas tropicais úmidas estão bem representadas por dispersores de sementes, no caso, frugívoros (Fleming and Kress, 2011).

A frugivoria é uma interação essencial entre animal-plantas, onde as aves e mamíferos tem um papel essencial nessa interação (Kissling et al., 2009). Os frugívoros ao se alimentarem dos frutos, permitem fazer a movimentação das sementes no ecossistema, assim afetando na dispersão de sementes, no fluxo gênico e na estrutura genética da planta (Nathan and Muller-Landau, 2000). Essa relação é mutualística, onde as plantas oferecem recursos da fruta, como nutrientes, e os frugívoros transportam as sementes para longe da planta-mãe (Jordano et al., 2007). As aves e os mamíferos são os principais frugívoros tropicais e alimentam até 75% das espécies de frutos em todo o trópico (Howe and Smallwood, 1982; Uriarte et al., 2011).

Os dispersores de sementes possuem um papel importante para a manutenção e estruturação dos ecossistemas (Beckman and Rogers, 2013). A interação de dispersão de sementes reflete na coevolução de dois grupos, os de plantas e dos comportamentos feitos pelos animais (Gomez and Verdu, 2012). Dispersores que são altamente móveis, permitirão que a colonização das sementes em novos locais reduzindo a competição com a planta-mãe (Spiegel and Nathan, 2007).

O número de frutos que são removidos pelos frugívoros, vão determinar a quantidade de semente dispersas ou caídas no chão (Parciak, 2002). As características dos frutos, como cor, dureza e tamanho, podem influenciar na remoção dos frutos pelos frugívoros (Cazetta et al., 2007; Blendinger and Villegas, 2011). A quantidade de frutos que uma planta produz, influenciará na seleção dos frutos pelos frugívoros (Ortiz-Pulido and Rico-Gray, 2000)

O tamanho do fruto, é importante para selecionar qual espécie de frugívoro que consumirá o fruto, tendo uma correlação positiva entre tamanho do fruto e frugívoro (Lord, 2004). A largura do fruto restringe o consumo das diferentes espécies de frugívoros, onde dispersores de sementes que possuem tamanho corpóreo pequeno, irão manipular frutos

pequenos, e dispersores com grande tamanho corpóreo podem manipular uma gama maior de tamanho de frutos (Muñoz et al., 2016).

Características das sementes são fatores importantes na escolha do fruto pelos frugívoros (Dimitri et al., 2017). Essas características podem influenciar no tamanho do frugívoro que irá remove-las, ou se serão cuspidas ou engolidas, dependendo do seu tamanho (Fleming and Kress, 2013; Dehling et al., 2014).

Frugívoros podem utilizar os recursos de uma planta em diferentes momentos de frutificação (Howe, 1977). Alguns frugívoros podem se alimentar de frutos ainda verdes, para evitar a competição pelo mesmo recurso, onde os mesmos possuem maior tolerância a taninos dos frutos (Remis, 2006). Os taninos causam danos consideráveis no sistema digestivo dos frugívoros, e frugívoros menores não tem tolerância para esses danos (Gilardi et al., 1999; Mbatha et al., 2002).

A fenologia é uma ciência que estuda os fenômenos cíclicos de plantas e animais, quando comparados a fatores bióticos e abióticos (Morellato et al., 2010; Morellato et al., 2016), permitindo o entendimento biológico das espécies, como também de suas estratégias reprodutivas ao longo do tempo (Newstrom et al., 1994). A fenologia também pode auxiliar nos estudos de organização temporal dentro de uma comunidade específica, permitindo análises de relações animal-planta, como no caso, a frugivoria (Morellato, 1991).

Compreender os mecanismos de segregação de nicho é importante para explicar a grande diversidade nas florestas tropicais. No entanto, a maioria dos estudos que investigam a segregação de nicho apenas em alguns pares de espécies de frugívoros e planta, não sendo suficiente para entender os padrões de segregação de nicho ao nível da comunidade, sendo muitas vezes mal avaliada. Portanto, esse estudo se propõe a avaliar como os atributos funcionais dos frutos, árvores e sementes podem afetar o consumo de frutos por frugívoros do dossel (aves e mamíferos arbóreos), como também se as características dos frugívoros podem estar relacionados ao consumo de frutos. Foi avaliado também se existe segregação de nicho entre os frugívoros estudados.

2.REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 Os Frugívoros

Os frugívoros tem um papel muito importante na dispersão de sementes nas florestas tropicais (Fleming et al., 1987; Jones et al., 1996; Wang and Smith, 2002). Quando os frugívoros se alimentam, podem dispersar as sementes dos frutos consumidos, como por exemplo, através de suas fezes (Talora and Morellato, 2000; Stoner and Henry, 2011). A interação entre os frugívoros e plantas zoocóricas é uma interação benéfica para os dois grupos, sendo de grande importância nas florestas tropicais. Entre 50% e 90% das espécies arbustivas e arbóreas da região tropical dependem dos frugívoros para dispersar suas sementes (Bastolla et al., 2009).

A dispersão de sementes feita por animais frugívoros pode aumentar o sucesso na reprodução das plantas (Talora and Morellato, 2000; Ollerton et al., 2011), por permitir que as sementes escapem da mortalidade relacionada à maior densidade de sementes e plântulas nas proximidades da planta mãe (Howe and Smallwood, 1982; Chesson 2000; Ollerton et al., 2011). Tal mortalidade é devida a maiores taxas de predação, parasitismo e/ou competição (Howe and Smallwood 1982, Chesson 2000; Ollerton et al., 2011). Assim sendo, a dispersão de sementes é considerada um processo fundamental para a regeneração natural das florestas. A dispersão permite a colonização de novos habitats, longe da planta-mãe, como também uma população com maior fluxo gênico (Howe and Smallwood, 1982; Carlo, 2005).

A frugivoria é bastante ampla nas aves e mamíferos, sendo que os mesmos consomem frutos mais de 75% das espécies de árvores tropicais (Howe and Smallwood, 1982; Uriarte et al., 2011). Mamíferos e aves possuem espécies essenciais para a dispersão de sementes nos trópicos (Beaune et al., 2013; Haurez et al., 2015) e grande proporção de aves e primatas presentes em florestas tropicais são caçados (Peres et al., 2010). Esse fato afeta o recrutamento das plântulas em um determinado habitat já que estes animais predam e dispersam as sementes (Wright, 2003; Bagchi et al., 2014).

Os animais frugívoros são responsáveis por cerca de 80% da biomassa animal em um habitat, sendo muito importantes ecologicamente nos ecossistemas (Eiserberg, 1980; Mueller et al., 2014). O sucesso da dispersão de sementes através do consumo de frutos pelos animais depende de dois fatores importantes: a quantidade e a qualidade dos frutos (Jordano and Schupp, 2000; Pegman et al., 2017). Uma grande oferta de frutos por uma árvore faz com que haja um aumento na chance de visitação à planta, atraindo um maior número de aves de hábitos generalistas, havendo uma menor eficiência na dispersão das sementes dessas árvores

(Foster, 1977; Melo, 2003; Cruz et al., 2013). Porém, plantas que produzem uma quantidade menor de frutos, possuem também adaptações para ter uma maior visitação de frugívoros, oferecendo frutos mais ricos em nutrientes para o animal, assim atraindo animais com hábitos mais específicos, onde possui adaptações morfológicas que permitem o maior sucesso de dispersão, e assim, aumentando a chance de sucesso reprodutivo da espécie de planta (Foster, 1977; Melo, 2003; Ramos-Robles et al., 2016; Cruz et al., 2013).

O padrão espacial das plantas que são dispersas por animais, são influenciados pelos frugívoros, composição física do ambiente e parasitismo (Jordano, 2000). Sendo assim, os frugívoros são os mais importantes agentes responsáveis por dispersar sementes em muitos ecossistemas (Schupp, 1993; Herrera, 2002), podendo definir padrões de recrutamento em comunidades de plantas, sendo muito importante compreender esse processo para entender como funciona a organização espacial das espécies de angiospermas (Terborgh et al., 2002).

Os dispersores primários são aqueles que pegam as sementes diretamente dos frutos e têm grande influência sobre o padrão inicial da chuva de sementes (Wang and Smith, 2002). Por sua vez, os dispersores secundários são os que apanham as sementes que já foram dispersas inicialmente, sendo responsáveis pelo segundo nível de arranjo espacial da dispersão de sementes, gerando padrões diferentes dos iniciais (Levine and Murrell, 2003).

Alguns frugívoros se alimentam de frutos maduros, sendo os mesmos sazonalmente limitados. Com a redução de frutos maduros em certas épocas do ano, os frugívoros precisam ter adaptações, dentre algumas delas, morfológicas, quanto comportamentais, para lidar com a escassez desses alimentos maduros na natureza, podendo mudar sua alimentação para néctar, insetos, folhas e frutos verdes com uma maior presença de taninos (Norconk and Kinzey, 1994; Silva and Melo, 2011; Goff and Klee, 2006).

O processo de frugivoria tem quatro etapas, que são: visitação, remoção, transporte e deposição (Jordano and Herrera, 1995; Wang and Smith, 2002). Sendo assim, após remoção dos frutos, o sucesso da dispersão das sementes, que serão levadas longe da planta-mãe, depende de como será o comportamento alimentar do frugívoro, do processamento que se dará ao fruto, como também os movimentos pós-alimentares (Jordano and Schupp, 2000; Gomes et al., 2014).

As aves correspondem ao maior grupo de espécies frugívoras nos trópicos, possuindo algumas famílias que são muito dependentes de frutos (e.g. Cotingidae e Cracidae) e outras famílias que não possuem tanta dependência (e.g. Emberezidae e Tyrannidae). As aves

frugívoras ocorrem em praticamente todos os ambientes terrestres, ocorrendo mesmo em ambientes mais frios, como regiões subárticas e árticas do globo terrestre (Fleming, 1991).

As aves otimizam o seu forrageamento rastreando árvores com maior abundância de frutos, tendo em vista o tempo e o espaço, através do uso intenso de frutos ricos em nutrientes (Jordano, 1987; Blendinger et al., 2012). A eficácia dos dispersores de sementes, como as aves, varia de acordo com o seu grau de frugivoria (Schupp et al., 2010). As aves e morcegos frugívoros possuem uma grande importância, tanto na dispersão de sementes, podendo levar mais longe as mesmas em relação aos mamíferos terrestres e arbóreos, como também no recrutamento das sementes, permitindo a resiliência das florestas tropicais (Wunderle, 1997; Lundberg and Moberg, 2003). As aves são consideradas os dispersores mais importantes de sementes em florestas tropicais e temperadas (Francisco and Galetti, 2002, Kirika et al., 2008, García and Martínez, 2012; Whelan et al., 2008, Gonçalves et al., 2015). Nos neotrópicos as aves frugívoras apresentam grande representatividade, perfazendo entre 25% a 35% das espécies de frugívoros (Pizo and Galetti, 2010).

Os primatas, como também outros mamíferos arbóreos, também são relevantes dispersores de sementes nas florestas (Terborgh, 1986; Chapman and Onderdonk, 1998; Yumoto et al., 1999; Fleming and Kress, 2011). Os primatas, possuem uma grande importância na dispersão porque podem engolir as sementes maiores do que a maioria das aves e morcegos que vivem em florestas tropicais (Terborgh, 1986; Chapman and Onderdonk, 1998; Yumoto et al., 1999; Bravo, 2009). Dentre esses primatas, muitas espécies desse grupo comem frutos, e são considerados os maiores frugívoros arbóreos (Gómez and Verdú, 2012; Bueno et al., 2013), sendo capazes de ingerir e dispersar uma grande quantidade de sementes (Julliot, 1997; Lambert, 1999; Stevenson, 2007; Lambert, 2010; Bueno et al., 2013). Os primatas, podem criar padrões agregados de deposição de sementes, através dos lugares específicos onde os grupos de primatas defecam (Russo and Chapman, 2011).

2.2 Informações fenológicas

O estudo da fenologia observa a ocorrência de eventos biológicos que se repetem ao longo de um período de tempo, como também as causas de sua ocorrência (Lieth, 1974; Butt et al., 2015). A fenologia compara fatores bióticos e abióticos e explica a relação entre as fases que ocorrem durante esses eventos que se repetem, dentro de uma mesma ou de diversas espécies, influenciando em muitas interações entre organismos na natureza (Lieth, 1974; Butt et al., 2015). Assim, os estudos científicos que são realizados na área de fenologia,

contribuem para o melhor entendimento de toda a dinâmica dos ecossistemas florestais, muito importantes para o estudo de ecologia e evolução das florestas tropicais (Croat, 1969; Fournier and Charpantier, 1975; Eamus and Prior, 2001). A fenologia é muito importante para compreender a reprodução e também a regeneração das plantas, a organização temporal dos recursos dentro das comunidades, as interações biológicas envolvendo plantas e animais e a história da evolução da vida dos animais que precisam se alimentar dessas plantas (e.g. herbívoros, polinizadores e frugívoros; Morellato, 1991; Morellato and Leitão-Filho, 1992; van Schaik et al., 1993; Morellato and Leitão-Filho, 1996). O estudo da fenologia auxilia também na tomada de decisões para utilizar de maneira sustentável a floresta, como também na geração de bioindicadores, que poderão ser utilizados para monitorar os impactos ambientais causados pelo ser humano (Tannus et al., 2006).

As plantas de diferentes espécies presentes em um ecossistema devem diferir entre si, podendo haver uma separação espacial de nicho, quando cada uma apresenta alguma vantagem competitiva em algum tipo diferente de ambiente (Svenning, 2001; Kraft et al., 2008). Pode haver ainda a separação temporal do nicho, onde as diferentes espécies frutificam em diferentes épocas do ano (Rathcke and Lacey, 1985; van Schaik et al., 1993; Günter et al., 2008). As plantas possuem separação morfológica, ocupando diferentes estratos verticais e produzindo diferentes tipos de frutos e flores, muitas vezes para atrair os frugívoros e polinizadores com mais eficiência (Pavoine et al., 2005; Mouillot et al., 2008; Dehling et al., 2016).

Os padrões fenológicos são influenciados por alguns fatores abióticos, como a temperatura, pluviosidade e comprimento do dia (Opler et al., 1976; Chuine, 2000), sendo que os mesmos, principalmente precipitação, têm menor influência em áreas com menor sazonalidade (van Schaik et al., 1993; Mazer et al., 2013). O fotoperíodo possui uma menor influência em áreas que estão próximas à linha ao Equador, onde a variação da extensão dos dias ao longo do ano é muito menor em relação a outras latitudes (Günter et al., 2008). A fenologia também pode ser influenciada por fatores bióticos, como síndromes de dispersão (Charles-Dominique et al., 1981; Mazer et al., 2013), atividade de polinizadores e de dispersores de sementes (Snow, 1965; Memmott, 2004; Morisette et al., 2009) e fatores filogenéticos (Kochmer and Handel, 1986; Kelly and Sork, 2002).

Atualmente, existe a preocupação com as mudanças climáticas que tem ocorrido no globo, e a influência dessa mudança sobre as comunidades de plantas são amplamente reconhecidas (Ter Steege et al., 2013). Porém, para alcançar uma compreensão mais completa

sobre o efeito das mudanças climática sobre as plantas, precisamos de estudos em longo prazo abordando a fenologia de plantas tropicais (Ter Steege et al, 2013).

2.3 Importância da frugivoria

A evolução da frugivoria teve seu ápice no Paleógeno e no Neógeno (Era Cenozóica; Eriksson, 2014). O aumento da frugivoria possibilitou a evolução e diversificação das angiospermas (plantas com frutos) ao longo do tempo (Eriksson, 2014). Dado que a fase de semente é quando a mortalidade das plantas é maior, a dispersão de sementes foi uma maneira de driblar esse problema ao longo da evolução (Janzen, 1970; Andrés and Coupland, 2012). Assim sendo, as plantas tiveram que, progressivamente, achar maneiras de dispersar com mais eficiência (Janzen, 1970; Abramson et al., 2014).

A dispersão de sementes é um processo chave para as plantas, que pode ser considerada uma ponte entre o a polinização e o recrutamento, assim gerando uma planta adulta (Harper, 1977; Schupp, 1995; Nathan, 2006; Ollerton et al., 2011). Sendo assim, o recrutamento das sementes é o principal processo de transição demográfica nas florestas tropicais (Terborgh, 2012), onde a taxa de mortalidade no período de sementes é muito maior, sendo que nessa fase de desenvolvimento da planta, a mesma fica mais suscetível a ser atacada por inimigos naturais específicos (Terborgh, 2012).

A dispersão de sementes pode ser feita por fatores abióticos, através do vento, da gravidade e da água, ou por fatores bióticos, através dos animais (Jordano et al, 2006). A dispersão por animais pode ocorrer através da ingestão dos frutos (endozoocoria), ou através da aderência destes à parte externa do animal (ectozoocoria). As sementes endozoocóricas podem ser dispersas através das fezes dos frugívoros, sendo regurgitadas por estes após a ingestão ou caindo no chão após a manipulação (Pijl, 1957; Vulinec, 2000).

A endozoocoria se dá através da frugivoria, sendo uma relação mutualística entre planta e animal, onde o animal ganha o conteúdo nutricional dos frutos carnosos e a planta é beneficiada pela dispersão de sementes (Snow, 1981; Van der Pijl, 1982; Coates-Estrada and Estrada, 1988; Ricklefs, 1996; Sick, 1997; Vargas et al., 2015).

Trabalhos feitos com o objetivo de estudar o comportamento das diferentes espécies são essenciais para entendimento da partição e utilização dos recursos e padrões de especialização na dieta de diferentes espécies (Martins-Oliveira et al., 2012). Por fim, a dispersão de sementes é indispensável para a manutenção das florestas tropicais, principalmente nas áreas que foram degradadas de alguma maneira (Deminicis et al., 2009).

A frugivoria, junto com a dispersão de sementes, ao contrário que muitos acham, é muito importante para as sociedades humanas, mantendo populações de árvores zoocóricas de interesse econômico aos seres humanos (Moegenburg, 2001).

O presente estudo foi realizado na Floresta Nacional do Amapá (FLONA-AP), onde o mesmo se propõe a avaliar o aspecto da separação temporal de nicho entre as diferentes espécies de frugívoros que existem na Amazônia. Assim estudando, quais espécies irão visitar as árvores, qual o horário de visita dos frugívoros, o momento do período de frutificação que visita ocorre e quais os traços morfológicos estão associados à frugivoria. Com essas variáveis que foram estudadas, permitirá a explicação da separação temporal e morfológica de nicho entre frugívoros em diferentes espécies de árvores.

2.4 Traços funcionais dos frutos que influenciam na frugivoria

Os frutos, como também sementes, possuem traços funcionais que desempenham um papel essencial para atrair os frugívoros (Lomáscolo and Schaefer, 2010; Schaefer, 2011). Sendo assim, quando frugívoros se alimentam, são atraídos pelas características de exibição do fruto, como por exemplo, as cores que o mesmo apresenta (Sobral et al., 2010; Palacio et al., 2015). As aves, por exemplo, têm sensibilidade a visualização de cores, devido ao seu cérebro desenvolvido na área responsável pela visão (Martin, 1993; Valenta et al., 2015). Os dispersores de sementes tendem a selecionar as cores dos frutos para se alimentar, isso porque certas cores se destacam mais, em meio à vegetação (Kerner, 2010; Martin Schaefer et al., 2007). Estudos de Whitney (2005), mostram preferências de cor na escolha de frutos pelas aves, porém, isso não é regra, pois as escolhas do fruto pela cor dependem do meio ambiente (Schmidt et al., 2004), baseado no contraste de iluminação em uma floresta, e não apenas em cores (Gomes et al., 2008).

Alguns estudos, demonstraram que a fenologia, distribuição espacial, como também o conteúdo de nutrientes e traços funcionais de frutos, são responsáveis por desempenhar um papel muito importante para escolha do fruto entre espécies simpátricas de frugívoros (Flörchinger et al., 2010; Gautier-Hion et al., 1985; Martínez and García, 2015).

As plantas são adaptadas para terem suas sementes dispersas por determinadas espécies de animais, como por exemplo, algumas espécies de plantas podem aumentar a quantidade de frutos para atrair dispersores de sementes (Francisco et al., 2007). Plantas com

maior diâmetro à altura do peito podem produzir mais frutos, atraindo mais frugívoros (Chapman et al., 1998; Francisco et al., 2007).

A morfologia dos frutos e dos frugívoros, é um fator importante que influencia a distância de dispersão e o sucesso no estabelecimento das mudas (Janson, 1983; Schlumpberger et al., 2009).

É observado em primatas neotropicais, que no gênero *Pithecia*, existe uma dieta centralizada em frutos com sementes imaturas e com pericarpos duros e grossos (Norconk and Veres, 2011; Kay et al., 2013). Porém, outros gêneros, como *Callicebus* e *Ateles*, preferem se alimentar de frutos macios (DeLuycker, 2012).

As sementes de um fruto geralmente são engolidas por um frugívoro quando o mesmo se alimenta dos frutos carnosos, sendo este uma das maneiras para a dispersão de sementes endozoocóricas (Muller-Landau et al., 2002; Muller-Landau et al., 2008). As características morfológicas do fruto, como forma, tamanho e quantidade de sementes, podem influenciar a interação de frugivoria entre animal e planta, podendo aumentá-la ou diminuí-la de acordo com quais espécies irão se alimentar desse fruto (Olesen et al., 2011). Já o tamanho das sementes indicará se estas serão engolidas ou cuspidas, sendo que a tendência é que os frugívoros engulam as sementes pequenas junto com a polpa do fruto e descartam as sementes maiores devido à maior dificuldade de ingestão (Fleming and Kress, 2013; Dehling et al., 2014). Para os animais que engolem os frutos, tanto a abertura do bico, quanto o tamanho corpóreo, podem influenciar o número de sementes removidas pelo frugívoro (Jordano and Schupp, 2000; Ortiz-Pulido and Rico-Gray, 2000).

Os animais variam em questão de seu comportamento, morfologia, como também nos diferentes nichos que ocupam no meio ambiente (Wilson and Reeder, 2005, Ungar, 2010). Sendo assim, os padrões que existem na partição dos recursos por animais podem mudar de acordo com os diferentes ecossistemas, sendo que as florestas tropicais apresentam componente vertical da estrutura do habitat, proporcionando maior amplitude de nicho, e assim abrigando maior diversidade de espécies (Grelle, 2003; Vieira and Camargo, 2012). Por exemplo, alguns pequenos mamíferos fazem a partição dos recursos por meio da segregação na dimensão vertical (Suárez and Bonaventura, 2001). Algumas espécies de frugívoros possuem separação de nicho espacial, que ocorre quando as diferentes espécies ocupam lugares e tipos diferentes de vegetação ou estratos verticais presentes em uma floresta tropical (Norconk, 1990; Poulsen et al., 2002). Algumas espécies apresentem separação temporal de

nicho. Nesse caso, para evitar competição interespecífica por recursos alimentares, muitas espécies de grande porte podem consumir os frutos ainda não maduros, pois são capazes de aguentar maiores quantidades de taninos presentes nos frutos, enquanto as espécies de menor porte, só podem consumir tais frutos já quando maduros (Remis, 2006). Pode haver ainda uma segregação morfológica de nicho, na qual diferentes espécies consomem frutos com formas, tamanhos e cores diferentes. Por exemplo, a morfologia bucal limita os frutos que os animais conseguem deglutir (Galetti et al., 2013).

Primatas, podem consumir frutos ainda verdes, os quais tem uma maior quantidade de taninos, que são responsáveis pela proteção dos frutos (Remis, 2006). No caso das aves, a quantidade de frutos maduros em uma árvore pode influenciar na visitaç o de aves, pois as mesmas preferem visitar  rvores com maior quantidade de frutos maduros (Hampe, 2003).

O estudo de Francisco e Galetti (2001) n o encontrou diferen as significativas na visita o das diferentes esp cies de aves frug voras ao longo do dia numa  rvore. Por m, o estudo de Sartore e Reis (2012) com duas esp cies de morcegos mostrou que ambas comem em hor rios diferentes os frutos de uma mesma  rvore, assim reduzindo a competi o entre si. Existem muitos casos de esp cies que evitam o forrageamento no mesmo hor rio, assim reduzindo a competi o por interfer ncia pelo mesmo recurso (Pianka, 1973; Sartore and Reis, 2012).

Uma das formas na qual a morfologia dos frutos afeta a sua ingest o   o tamanho. Algumas esp cies de plantas com o fruto grande n o podem ser dispersas por aves e mam feros de menor porte, precisando assim de grandes dispersores para tal fim (Jordano et al., 2006). Estas esp cies acabam sendo prejudicadas com o processo de extin o da megafauna frug vora (Chapman and Onderdonk, 1998; Jacquemyn et al., 2001).

3. PERGUNTAS:

- 1) Tra os funcionais do fruto (forma, cor, est gio de desenvolvimento, dureza, tamanho e peso) e das sementes (quantidade e tamanho) podem influenciar a atra o de frug voros?
- 2) H  diferencia o no per odo de visita o de frug voros em rela o ao per odo de frutifica o das  rvores ao longo do ano?
- 3) H  diferen as no nicho temporal entre os frug voros em rela o a visita o das  rvores?

4. HIPÓTESES

1. O tamanho, cor, formato, dureza, peso do fruto, tamanho e quantidade de sementes e diâmetro à altura do peito (DAP) da árvore, são fatores que podem influenciar a alimentação dos diferentes frugívoros (aves e mamíferos arbóreos) que se alimentaram dos frutos das árvores selecionadas no projeto de pesquisa.
2. Acredita-se que as diferentes espécies tenham nichos diferentes e usem recursos diferentes (morfologicamente e temporalmente) nas árvores.

5. OBJETIVOS

5.1 Geral

O presente estudo tem como objetivo avaliar como os traços funcionais dos frutos e sementes (tamanho, cor, formato, peso e dureza do fruto, tamanho e quantidade de sementes) e o nicho temporal (horário do dia e período da estação de frutificação) podem influenciar o consumo de frutos por frugívoros (aves e mamíferos arbóreos) na Floresta Nacional do Amapá (FLONA-AP).

5.2 Específicos

1. Registrar as espécies de frugívoros, investigando quais traços funcionais dos frutos (e.g. tamanho, dureza e peso), sementes (e.g. quantidade e tamanho) e das árvores (e.g. Diâmetro à Altura do Peito) influenciam esta visitaç o;
2. Verificar se o consumo dos frutos com/sem semente e com/sem casca se relaciona com os traços funcionais dos frutos (e.g. tamanho, dureza e peso), sementes (e.g. quantidade e tamanho) e das árvores (e.g. Diâmetro à Altura do Peito);
3. Verificar formas de separação temporal de nicho entre os diferentes grupos taxonômicos de frugívoros.
4. Avaliar como a disponibilidade de folhas, frutos e flores variam nas espécies zoocóricas ao longo do ano e identificar como a pluviosidade afeta a fenologia destas espécies;
5. Analisar qual grupo taxonômico de frugívoros permanece mais tempo forrageando nas árvores;
6. Analisar a rede mutualística de interação entre espécies de plantas e espécies de frugívoros, na comunidade estudada.

6. METODOLOGIA

6.1 Área de estudo

O Amapá está localizado no nordeste da Amazônia brasileira, especificamente localizado no Escudo das Guianas, sendo o estado mais bem preservado do Brasil (Moraes, 2005). O estado tem as menores taxas de desmatamento da Amazônia brasileira (Scole and Tucker, 1993; INPE, 2009a; 2009b). Conforme o Macrodiagnóstico do Amapá (IEPA, 2002), existe no Amapá uma variedade de ambientes naturais com características típicas da Amazônia e extra-hileianas, sendo formas florestadas: Floresta de Várzea, Floresta de Terra Firme e Manguezal, como também formas campestres: Floresta de Transição, Campo de Várzea e Cerrado.

A FLONA-AP (Figura 1) está localizada na região central do estado, fazendo parte do que é conhecido como o Corredor de Biodiversidade do Amapá, que é considerado um conjunto de áreas protegidas que podem chegar a somar mais de 70% da área total do Amapá (Albernaz and Souza, 2007; CI-Brasil et al., 2009). O conceito de Florestas Nacionais requer que em sua área, haja majoritariamente espécies nativas do próprio bioma em que a unidade de conservação esteja localizada (SNUC, 2000). Essa categoria de unidade de conservação permite que famílias façam a utilização de produtos das florestas, sendo estes utilizados de forma sustentável, assim permitindo a proteção ambiental para as futuras gerações e não gerando exploração abusiva dos recursos naturais (ICMBio, 2014).

A área de estudo (FLONA-AP), se localiza dentro de três municípios, sendo eles: Pracuúba, Ferreira Gomes e Amapá. Esta unidade de conservação foi criada em 10 de abril de 1989 pelo Decreto nº 96.630 e possui cerca de 459.867 ha (ICMBio, 2014). Existem diversos tipos de vegetação presentes na unidade de conservação: floresta ombrófila aberta, floresta ombrófila aberta submontana, floresta ombrófila densa aluvial, floresta ombrófila densa submontana com dossel emergente, floresta ombrófila densa submontana com dossel uniforme, floresta ombrófila densa de terras baixas, como também ecótonos (ICMBio, 2014). A FLONA-AP tem duas outras unidades de conservação no seu entorno, fazendo fronteira a leste com a Floresta Estadual do Amapá, e a oeste pelo Parque Nacional Montanhas do Tumucumaque (Drummond et al., 2008; ICMBio, 2014; Figura 1), contribuindo para que a FLONA-AP seja composta por florestas quase intocadas pelo ser humano. Essa unidade de conservação foi criada para viabilizar exploração madeira, pesca e outras atividades, além de

visar a proteção da biodiversidade, permitindo também a continuidade de atividades de baixo impacto ambiental, que são exercidas por populações tradicionais que já habitavam a área antes da criação da FLONA-AP (Drummond et al., 2008; ICMBio, 2014).

O clima na região é classificado com Af (tropical úmido ou superúmido; Köppen and Geiser, 1928) com temperaturas máximas variando em torno de 32°C e mínimas oscilando por volta de 22°C. A precipitação nos meses mais chuvosos do ano (março a agosto) passa de 1500 mm no ano, havendo uma estação com menor quantidade de chuvas entre agosto e novembro, contudo, a precipitação mensal costuma ultrapassar 60 mm até nos meses mais secos (ICMBio, 2014).

O Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio), instalou 12 trilhas com 5 km de extensão que se cruzam em intervalos de 1 km formando uma grade quadrada na região sul da FLONA do Amapá (Figura 1). Nesse sistema de trilhas, foram estabelecidas 30 parcelas permanentes de 40 x 250 m adjacentes às trilhas leste-oeste (ICMBio, 2014).

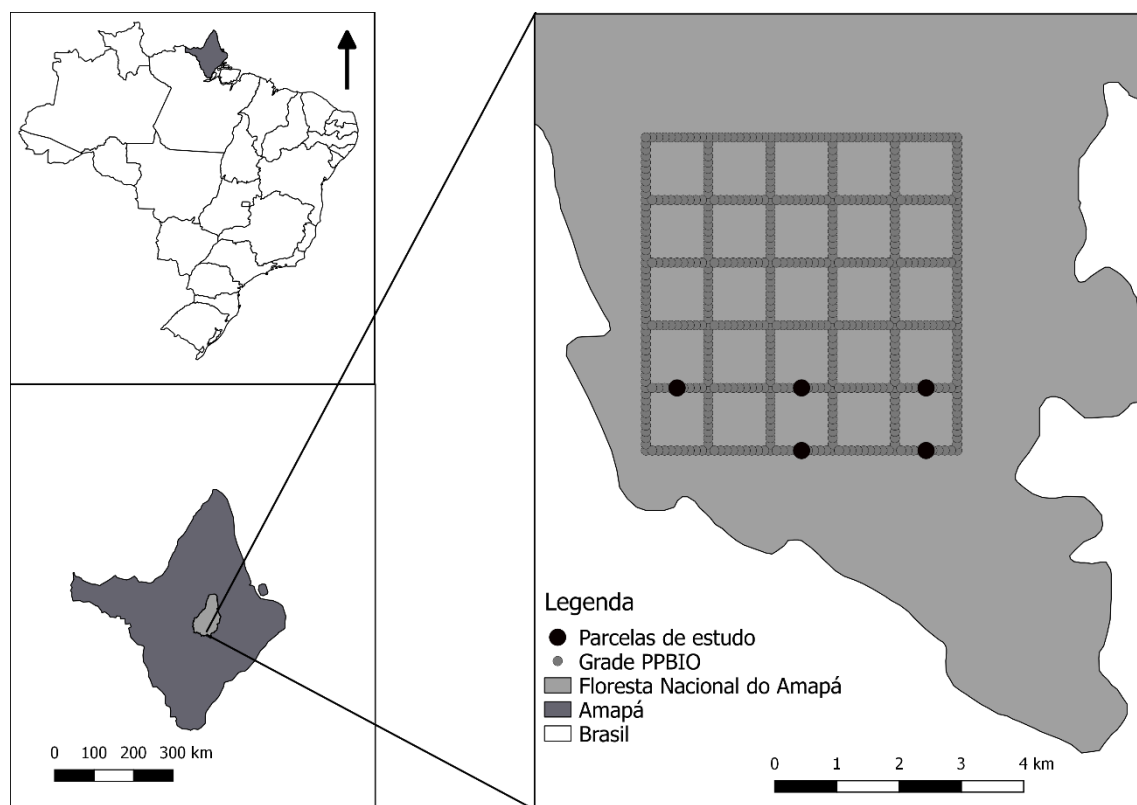


Figura 1- Mapa do estado do Amapá indicando a localização da Floresta Nacional (FLONA) do Amapá, a Grade do Ppbio e as cinco parcelas de estudo.

6.2 Delineamento experimental

O estudo foi feito em cinco parcelas permanentes (Figura 1), onde foram demarcadas as árvores para a realização da fenologia, e o monitoramento dos frugívoros nas árvores-focais.

Cada árvore, foi plaqueada com um número único (Figura 2), e teve o diâmetro a altura do peito (DAP) medido. As árvores foram identificadas a nível de espécie por um parataxonomista especializado, utilizando o sistema de classificação adotado pelos autores Byng et al. (2016). Essa identificação dos indivíduos serviu como base, para a seleção de árvores para avaliação da fenologia nas 5 parcelas permanentes, como também para a observação dos frugívoros. Ao todo, foram selecionadas 942 árvores (>10 cm de- DAP), que foram selecionadas previamente como zoocóricas. Foram selecionados gêneros com no mínimo 3 espécimes, para que na análise de árvore-focal ter no mínimo 30 e no máximo 60 horas de observação para cada gênero monitorado. Ao todo, foram monitoradas 72 árvores-focais para análise de frugivoria, assim obtendo um número de horas de monitoramento razoável, para analisar aspectos da frugivoria.



Figura 2- Identificação das árvores zoocóricas com numeração. Essa numeração serviu para identificar as árvores que foram analisadas na fenologia e frugivoria.

6.3 Fenologia

As 942 árvores em cinco parcelas permanentes foram monitoradas mensalmente durante 11 meses, desde novembro de 2016 a setembro de 2017, para verificar o estado fenológico, qualitativamente, através do índice de atividade (presença ou ausência de estruturas fenológicas), observando folhas jovens, folhas maduras, botões florais, flores, frutos verdes e frutos maduros nas árvores selecionadas. As árvores foram observadas com um binóculo 10x42. Esse método foi escolhido, devido a maior rapidez e facilidade em ser aplicado em campo, podendo assim mostrar o início e o final das atividades fenológicas, como também indicar sincronismo entre as espécies de árvores (Bencke and Morellato, 2002).

A avaliação do efeito da pluviosidade na a fenologia das espécies na FLONA-AP foi feita com base nos dados meteorológicos que foram coletados em Serra do Navio (estação meteorológica próxima à FLONA-AP; Latitude: 0°59'N, Longitude: 52°03'W e Altitude: 86m, Núcleo de Hidrometeorologia e Energias Renováveis). Os dados pluviométricos foram medidos todo dia, a cada 15 minutos, e foi calculado a quantidade de chuva (milímetros) mensal de novembro de 2016 a outubro de 2017. Os dados pluviométricos foram fornecidos pelo Núcleo de Hidrometeorologia e Energias Renováveis (NHMET), do Instituto de Pesquisas Científicas e Tecnológicas do Estado do Amapá (IEPA).

Para analisar em que período os frugívoros visitaram a árvore-focal, foi classificado o estágio de frutificação de cada árvore, e esta classificação teve como base na fenologia do estudo, no qual foi separado em três estágios de frutificação, sendo eles: Início, meio e final. A separação da frutificação foi feita através dos meses que houve produção de frutos verdes e maduros, contendo os primeiros meses que estavam frutificando (grande parte de frutos verdes e poucos maduros) foram considerados iniciais. Já os meses no meio do estágio de frutificação (meses no meio da frutificação, com frutos verdes, e mais frutos maduros) e finais (meses finais da frutificação, com mais frutos maduros, contudo, foram registradas árvores com frutos verdes nessa fase).

Árvores em que foram detectadas frutificações de apenas um mês, com frutos verdes e maduros, foram considerados estando no meio da frutificação (Tabela 1). A identificação de frutos verdes e maduros, no caso de dúvida do observador, foi confirmado no mês seguinte, através da observação por binóculo e coleta dos frutos.

Tabela 1- Classificação dos estágios de frutificação das árvores analisadas, em início, meio e final.

Número de meses	Início frutificação	Meio frutificação	Final frutificação
1 mês	-	1 mês	-
2 meses	1 mês	-	1 mês
3 meses	1 mês	1 mês	1 mês
4 meses	1 mês	2 meses	1 mês
5 meses	2 meses	1 mês	2 meses
6 meses	2 meses	2 meses	2 meses
7 meses	2 meses	3 meses	2 meses
10 meses	3 meses	4 meses	3 meses

6.4 Observação dos frugívoros

O levantamento dos frugívoros que visitam cada árvore foi feito através do método de árvore-focal, onde se anotou todo o comportamento de forrageamento dos frugívoros que visitam a árvore-focal monitorada do dia (Galleti et al., 2013). Setenta e duas árvores focais foram monitoradas entre janeiro de 2017 e setembro de 2017, sendo cada árvore observada apenas uma vez ao longo do estudo. A seleção das árvores focais foi feita de forma que fossem monitorados entre 3-6 indivíduos para cada gênero, registradas com a presença de frutos durante amostragem fenológica do mesmo mês. O pesquisador iniciou a observação às 7:00, e encerrou às 17:00, observando com binóculo 10x42 quais espécies de aves e mamíferos visitaram a árvore, através de registro contínuo das atividades dos frugívoros. O pesquisador adotou postura discreta, vestindo roupas camufladas e evitando a emissão de sons para minimizar a sua visualização pelos frugívoros. Foi registrado o horário em que cada o frugívoro/grupo chegou na árvore, se comeu fruto inteiro ou descartou partes dele (e.g. semente, casca), assim como o tempo que ficou na árvore focal. Dada a interferência do observador e a impossibilidade de conduzir observações no período noturno, mamíferos terrestres e/ou noturnos não foram incluídos na amostragem. A identificação de aves foi feita com auxílio do Guia de Campo (Sigrist, 2013). Foi determinado o tamanho corpóreo das aves frugívoras através de Sigrist (2013). O tamanho corpóreo dos primatas foi baseado em Bicca-Marques et al. (2011).

Nos meses de novembro e dezembro de 2016, não foi possível de se fazer a observações das árvores-focais, devido ao nível do rio estar muito baixo, impedindo a navegação ao local de estudo antes das 07:00.

6.5 Características dos frutos

O diâmetro à altura do peito (DAP) foi registrado para as árvores focais por refletir a quantidade de frutos que uma árvore produz (Chapman et al.,1998).

Para se registrar as características dos frutos, para cada árvore amostrada, foram recolhidos pelo menos um fruto maduro caído no chão, totalizando setenta e um frutos coletados (média= 3,55; desvio-padrão= 2,946; range=1-14; Figura 3). O tamanho (comprimento e largura) do fruto foi medido com um paquímetro. A dureza do fruto foi medida com auxílio de um penetrômetro (0,5-24 Kg/cm²), registrando a força aplicada para a perfuração da superfície do fruto (Mourthé et al., 2008). O peso dos frutos foi medido com auxílio de uma pesola, registrando o peso dos frutos em gramas.

A quantidade e o tamanho (comprimeto e largura) das sementes também foram registrados. Foi feito um índice (comprimento x largura) para indicar o tamanho do fruto e o tamanho da semente. Ao todo foram medidas 405 sementes (média=20,25; desvio-padrão= 48,14; range= 1-200) frutos por árvore. Para as árvores que tinham incontáveis sementes (i.e. *Miconia* spp.), foi definido o valor arbitrário de 100 sementes. Foi atribuído o tamanho de 0,01 cm (menor subdivisão do paquímetro) para as sementes muito pequenas para serem medidas.



Figura 3- Fruto de *Licania bracteata*. O fruto da árvore-focal monitorada foi coletado, e foi feito as medições de comprimento, largura, peso e dureza.

6.6 Análise estatística

Para analisar os dados, foi utilizado o software R (R Core Team, 2017), versão 3.4.2, através dos pacotes vegan (Oksanen et al., 2011), MuMIn (Barton, 2009), car (Fox and Weisberg, 2011) e bipartite (Dormann et al., 2008; Dormann et al., 2009) e do software Pajek (Batagelj and Mrvar, 2004; De Nooy et al., 2011), versão 5.02.

Pluviosidade e estruturas fenológicas

Foi testado influência da pluviosidade sobre a formação das estruturas das árvores (folhas maduras, folhas jovens, botões florais, flores, frutos verdes e frutos maduros) através de correlações de Pearson. Correlacionou-se as prevalências das estruturas de cada mês com a pluviosidade do mês em questão, com a do mês anterior, com a soma da pluviosidade do mês e do mês anterior e a soma da pluviosidade do mês com os dois meses anteriores. O coeficiente de determinação (R^2) foi utilizado para determinar as melhores correlações.

Aspectos da frugivoria

Foi feita uma regressão múltipla, para verificar se os traços funcionais do fruto (dureza, peso e tamanho), semente (quantidade e tamanho) e da árvore (Diâmetro à Altura do Peito), podem influenciar no tamanho do frugívoro que visitará a árvore-focal.

Foi testada através de uma regressão linear múltipla, a relação do tempo de visita do frugívoro com seu grupo taxonômico (Piciformes, Primatas, Psittaciformes, Trogoniformes e Passeriformes), tamanho do frugívoro, traço funcional do fruto (peso), DAP da árvore e quantidade de indivíduos.

Para se testar se os frugívoros consumiam a casca, foi feito um Modelo Linear Generalizado (GLM) com família Binomial (Legendre and Legendre, 1998), testando o consumo de casca com traços funcionais do fruto (tamanho, peso e dureza), da semente (tamanho e quantidade) e o tamanho dos frugívoros.

Utilizou-se GLM também para testar a influência consumo de frutos com sementes, relacionando traços funcionais dos frutos (tamanho, dureza e peso), das sementes (quantidade e tamanho) e o tamanho dos frugívoros.

Abundância e riqueza de frugívoros

Dois GLM com família Poisson foram utilizados para analisar se o DAP (Diâmetro à Altura do Peito) da árvore, traços funcionais dos frutos (cor, dureza, tamanho e peso), prevalências de frutos maduros, traço funcional da semente (tamanho), podem determinar a riqueza e quantidade de indivíduos que visitam a árvore-focal. Foi testado se a diferença na quantidade de árvores monitoradas a cada mês, pode influenciar na riqueza e na quantidade de indivíduos encontrada no mês, foi feita uma regressão simples.

A partir dos modelos gerados, foram feitas uma média de modelos, considerando os modelos com $\Delta AICc < 3$ (diferença entre o Critério de Informação de Akaike corrigido para pequenas amostras do modelo em questão com o do melhor modelo). A partir disso, foram gerados valores de importância para cada variável, sendo que foram consideradas importantes as variáveis com importância $> 0,4$ (Burnham, 2015), cujo valor de p da média condicional dos modelos foi $< 0,05$.

Relação entre a composição de frugívoros e atributos das árvores visitadas

Na análise de redundância (RDA) foi utilizada para verificar se a composição de espécies de frugívoros que visitam uma árvore está relacionada com traços funcionais das árvores (Diâmetro à Altura do Peito), dos frutos (tamanho, dureza, classificação, cor e peso) e das sementes (tamanho e quantidade) e estágio de frutificação.

Variáveis com valores de Inflação da Variância (VIF) altos (>3), foram desconsiderados, para evitar a multicolinearidade entre as variáveis.

Separação temporal de nicho entre grupos taxonômicos

Para testar se os grupos taxonômicos diferem no horário de visitação ao longo do dia, foi realizado o teste de Análise de Variância (ANOVA), em conjunto com o Teste de Tukey da diferença significativa honesta (HSD). Os grupos taxonômicos foram correlacionados com a hora de entrada.

Para se testar se os grupos taxonômicos diferiram na visitação das árvores nos diferentes estágios de frutificação, foi feito um teste chi-quadrado de Pearson. Aves foram agrupadas na mesma categoria, pois os valores de visitas nos diferentes estágios de frutificação foram pequenos nos grupos taxonômicos, sendo comparado com primatas.

Análise de Redes

Para a realização da Análise de Redes, construímos uma matriz contendo dados ponderados, onde as linhas representaram as plantas e as colunas representaram os animais.

A especialização em uma rede de dados bipartida é calculada a combinação entre as frequências das interações entre os vértices. Espécies são classificadas em especialistas ou em generalistas, dependendo de quantas interações cada espécie tem (Bascompte et al., 2006; Blüthgen et al., 2006). Foram calculados valores especialização (d') para cada espécie da rede, onde valores mais próximos de 1, mostram que a espécie é mais especialista. Baixos valores de d' (valores próximos de 0), mostram que a espécie é mais generalista. A especialização a nível de comunidade (H') foi também calculada, onde a mesma se baseia no índice de Shannon, como também na Teoria da Informação (Blüthgen et al., 2006).

Valores de centralidade por grau foram calculados no programa Pajek, utilizando uma tabela bipartida ponderada, relacionando a abundância de frugívoros que visitaram as árvores-focais. A centralidade mede a importância relativa de cada espécie para a rede em geral

(González et al., 2010), mostrando quantas interações cada vértice tem. Essa medida traz mais do que o número bruto de interações entre as espécies, mostrando a relação da espécie com a estrutura de rede (González et al., 2010). Para as análises de rede, foi utilizado o guia de Mello et al., 2016.

Os dados das visitas dos frugívoros e das árvores foram disponibilizados no repositório de dados do Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio) no site: <https://ppbio.inpa.gov.br/repositorio/dados>.

7. RESULTADOS

7.1 Fenologia

A prevalência de folhas maduras variou ao longo do estudo de 97,7% a 98,9%. Levando em consideração as folhas jovens, sua prevalência foi baixa entre os meses de março a junho, oscilando entre 4,7% e 13,7%. Nos meses de novembro a fevereiro e julho a setembro, houve um aumento na prevalência de folhas jovens, oscilando entre 14,4% a 35,6% (novembro a fevereiro) e 19,1% e 28,1% (julho a setembro).

A prevalência de frutos verdes no início do estudo foi baixa, oscilando entre 0,63% e 9,13%, entre os meses de novembro a maio, porém, a prevalência aumentou entre junho e setembro, variando de 10,8% a 16,8%. Já a prevalência de frutos maduros foi baixa dos meses de novembro a maio, variando de 0,9% a 8,3%, tendo um aumento entre os meses de junho e setembro, quando variou de 11,7% a 18,7% (Figura 4).

A prevalência de flores e botões florais teve seus valores mais baixos nos meses de novembro a janeiro, variando de 4,8% a 9,3%. Já nos meses de fevereiro a setembro houve um aumento na prevalência dessas estruturas, que oscilou entre 20,1% a 42,3%.

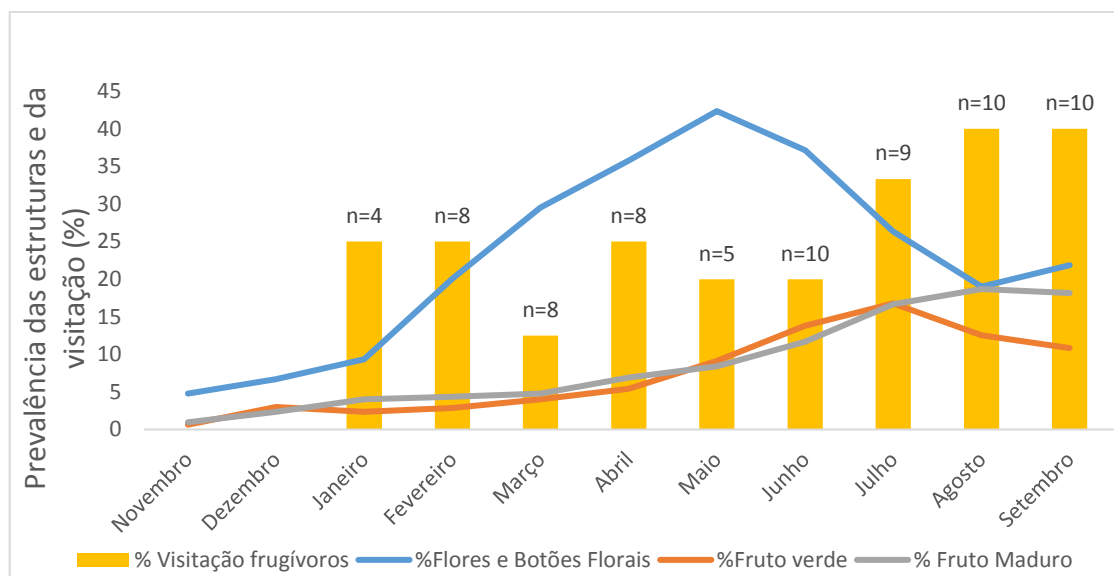


Figura 4- Representação dos valores de prevalência ao longo dos meses, de botões florais e flores, frutos verdes, frutos maduros, avaliados nas árvores do estudo fenológico. As barras em amarelo representam a porcentagem de visitação de frugívoros, avaliados nas árvores-focais, em cada mês.

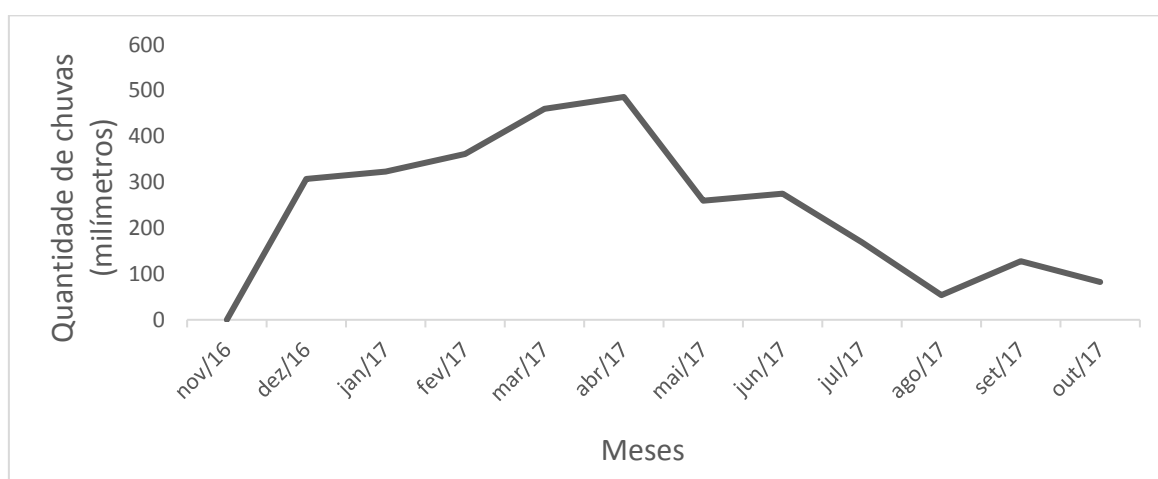


Figura 5- Dados pluviométricos da Estação Meteorológica da Serra do Navio, em milímetros, representando a quantidade de chuvas durante os meses de novembro de 2016 a outubro de 2017. Os dados foram fornecidos pelo Núcleo de Hidrometeorologia e Energias Renováveis (NHMET), do Instituto de Pesquisas Científicas e Tecnológicas do Estado do Amapá (IEPA).

De acordo os dados pluviométricos da Estação Meteorológica da Serra do Navio, fornecidos pelo Núcleo de Hidrometeorologia e Energias Renováveis, do Instituto de Pesquisas Científicas e Tecnológicas do Estado do Amapá (IEPA), houve uma variação pluviométrica entre 0 a 486 milímetros por mês, sendo novembro o mês com maior escassez de chuvas, e o mês de abril com a maior quantidade de chuvas (Figura 5).

Tabela 2- Resultados das correlações de Pearson (coeficiente da regressão, erro-padrão, valor de t, valor de probabilidade (p) e coeficiente de determinação (R^2) para as variáveis preditoras que explicam a influência da pluviosidade na formação das estruturas fenológicas. As correlações significativas com maior poder de explicação com base no R^2 para cada estrutura fenológica estão marcadas em negrito.

FOLHAS MADURAS					
	Coeficiente	Erro padrão	T	p	R^2
Mês que os dados foram coletados	5,084e-04	8,077e-04	0,629	0,545	0,04216823
Mês anterior a coleta de dados	-4,390e-06	7,811e-04	-0,006	0,996	3,948956e-06
Mês de coleta de dados+ Mês anterior	4,807e-04	4,445e-04	1,081	0,311	0,1275395
Mês de coleta de dados+ 2 meses anteriores	4,394e-04	2,634e-04	1,668	0,139	0,2845123
FOLHAS JOVENS					
	Coeficiente	Erro padrão	T	p	R^2
Mês que os dados foram coletados	-0,04867	0,01349	-3,607	0,00568	0,5911435
Mês anterior a coleta de dados	-0,03779	0,01289	-2,933	0,018917	0,5181105
Mês de coleta de dados+ Mês anterior	-0,025213	0,006963	-3,621	0,006771	0,6210848
Mês de coleta de dados+ 2 meses anteriores	-0,021637	0,004838	-4,473	0,002892	0,7407767
BOTÕES FLORAIS					
	Coeficiente	Erro padrão	T	p	R^2
Mês que os dados foram coletados	0,03628	0,01478	2,455	0,0365	0,4010632
Mês anterior a coleta de dados	0,0418	0,0119	3,513	0,00792	0,606773
Mês de coleta de dados+ Mês anterior	0,024643	0,007599	3,243	0,0118	0,5679484

Mês de coleta de dados+ 2 meses anteriores	0,020443	0,004267	4,790	0,00199	0,7662656
FLORES					
	Coeficiente	Erro padrão	T	p	R²
Mês que os dados foram coletados	-0,003961	0,012112	-0,327	0,7512	0,01174053
Mês anterior a coleta de dados	0,009111	0,012013	0,758	0,470	0,06707759
Mês de coleta de dados+ Mês anterior	-0,001237	0,007566	-0,163	0,8742	0,003329037
Mês de coleta de dados+ 2 meses anteriores	0,001904	0,006001	0,317	0,760	0,0141776
FRUTOS VERDES					
	Coeficiente	Erro padrão	T	p	R²
Mês que os dados foram coletados	-0,01077	0,01106	-0,973	0,3559	0,09522351
Mês anterior a coleta de dados	-0,003645	0,011620	-0,314	0,7618	0,01215065
Mês de coleta de dados+ Mês anterior	-0,008817	0,006406	-1,376	0,2060	0,1914781
Mês de coleta de dados+ 2 meses anteriores	-0,005340	0,005481	-0,974	0,3623	0,1194248
FRUTOS MADUROS					
	Coeficiente	Erro padrão	T	p	R²
Mês que os dados foram coletados	-0,01725	0,01261	-1,368	0,20453	0,1721161
Mês anterior a coleta de dados	-0,01107	0,01344	-0,824	0,4337	0,07825488
Mês de coleta de dados+ Mês anterior	-0,014688	0,006765	-2,171	0,06171	0,3707577
Mês de coleta de dados+ 2 meses anteriores	-0,011994	0,005063	-2,369	0,04969	0,4449388

A pluviosidade dos três meses anteriores foi a principal preditora para a disponibilidade de folhas jovens, botões florais e frutos maduros (Tabela 2), sendo que os botões florais surgiram após trimestres chuvosos, enquanto folhas jovens e frutos maduros foram produzidos após trimestres secos. A presença de folhas maduras, flores e frutos verdes não apresentou relação com a precipitação no presente estudo.

7.2 Frugivoria

Dentre as 72 árvores monitoradas ao longo do estudo (Anexo 1), em 20 árvores (27,8%) foi observado o consumo de frutos por frugívoros (Tabela 3). Os meses com mais visitação foram os meses de agosto e setembro, quando a visitação atingiu 40% das árvores monitoradas em cada mês, respectivamente, o que coincide com maior disponibilidade de frutos (Figura 4). Houve maior visitação (abundância de indivíduos e riqueza de espécies) nas árvores das espécies *Virola michelii* Heckel, *Miconia cuspidata* Mart. ex Naudin e *Miconia tomentosa* (Rich.) D. Don ex DC (Tabela 3). Os frugívoros que visitaram as árvores-focais, se alimentaram apenas de frutos maduros, independentemente do período de frutificação das árvores (inicial, meio ou final).

Tabela 3- Número de indivíduos e espécies que foram observadas consumindo frutos nas árvores focais durante o estudo, com o respectivo mês em que a árvore-focal foi monitorada.

Árvores –focais visitadas	Nº de indivíduos que consumiram frutos	Nº de espécies que consumiram frutos	Mês em que foi monitorada
<i>Virola michelii</i> Heckel	17	4	Janeiro
<i>Neea altíssima</i> Poepp. & Endl.	1	1	Fevereiro
<i>Manilkara huberi</i> (Ducke) Standl.	3	1	Fevereiro
<i>Goupia glabra</i> Aubl.	1	1	Março
<i>Roucheria punctata</i> (Ducke) Ducke	2	1	Abril
<i>Guatteria</i> sp.	2	2	Abril
<i>Buchenavia grandis</i> Ducke	2	1	Maior
<i>Pouteria pallens</i> T.D.Penn.	2	1	Junho
<i>Protium polybotrium</i> (Turcz.) Engl.	2	1	Junho
<i>Miconia cuspidata</i> Mart. ex Naudin	5	3	Julho
<i>Miconia tomentosa</i> (Rich.) D. Don ex DC.	13	5	Julho
<i>Protium nitidifolium</i> (Cuatrec.) D.C. Daly	2	1	Julho
<i>Myrcia grandys</i> McVaugh	3	3	Agosto
<i>Virola michelii</i> Heckel	3	2	Agosto
<i>Hirtella bicornis</i> Mart. & Zucc.	3	2	Agosto
<i>Micropholis trunciflora</i> Ducke	1	1	Agosto
<i>Virola bicuhyba</i> (Schott) Warb.	3	2	Setembro
<i>Eugenia</i> sp1	4	3	Setembro
<i>Pourouma tomentosa</i> Mart. ex Miq	1	1	Setembro
<i>Pourouma tomentosa</i> Mart. ex Miq	3	1	Setembro

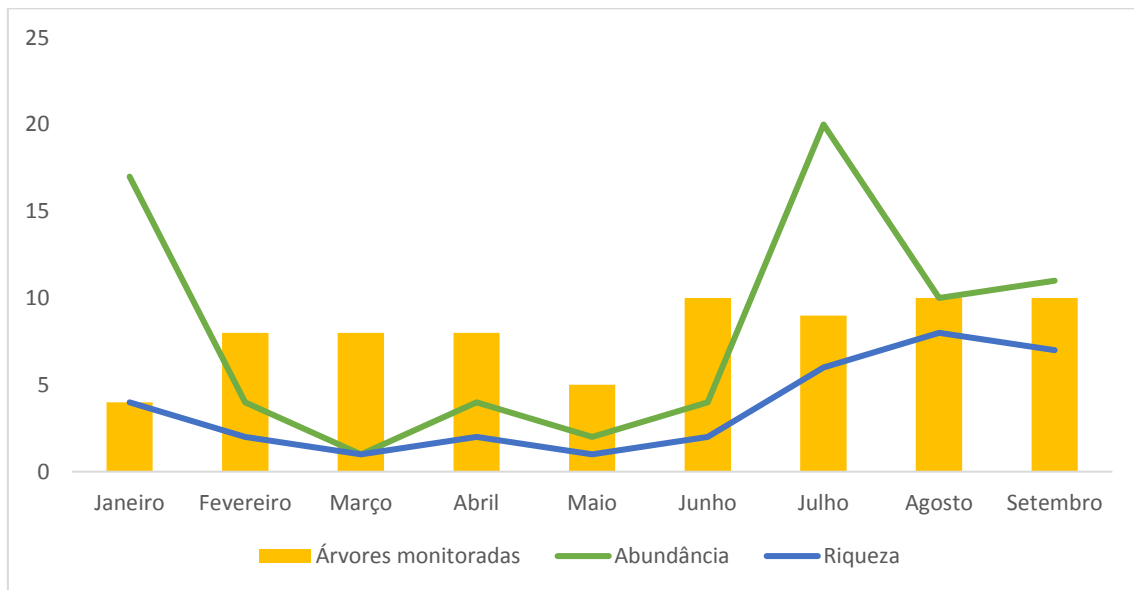


Figura 6- Número de árvores focais monitoradas a cada mês, com a abundância e riqueza de frugívoros registrados nessas árvores.

Ao todo, 73 indivíduos de aves e mamíferos visitaram as árvores focais observadas ao longo do estudo. Durante o estudo, houve picos de visitação de frugívoros nos meses de janeiro e julho, com abundâncias de 17 e 20 indivíduos, respectivamente. Nos meses de agosto e setembro também houve valores altos de visitação, havendo a maior riqueza de espécies nesses dois meses (Figura 6). Ao todo, 22 espécies de frugívoros visitaram as árvores focais ao longo do estudo, sendo 20 espécies de aves e duas de primatas. Nem o número de indivíduos ($r=-0,01078$; $gl=-0,089$; $p=0,931425$), nem o número de espécies ($r=0,3621$; $gl=1,323$; $p=0,227335$) estiveram correlacionados com o número de árvores monitoradas (Figura 6).

Tabela 4- Valores de importância e demais resultados da média de modelos com $\Delta AICc$ (diferença do valor do índice de informação de Akaike corrigido para pequenas amostras com relação ao modelo com menor $AICc$) $\leq 3,0$ para as variáveis preditoras que explicam o tamanho dos frugívoros que consomem frutos das árvores monitoradas no estudo. O coeficiente da regressão, erro-padrão, estatística z e valor de probabilidade (p) foram calculados considerando somente os modelos em que a variável preditora esteve presente.

Variáveis preditoras	Coeficiente	Erro padrão	Z	p	Importância da variável
Peso do fruto	6,8861	2,3066	2,940	0,00328	1,00
Tamanho da semente	-4,9653	1,9829	2,453	0,01416	0,78
Dureza do fruto	3,175	1,7566	1,761	0,07822	0,71
Tamanho do fruto	-4,0875	2,4116	1,671	0,09472	0,30
Maior dimensão da semente	1,1549	2,3104	0,492	0,62255	0,22
Diâmetro a altura do peito	1,6907	1,6359	1,003	0,31608	0,14
Número de sementes	1,2358	1,8036	0,668	0,50422	0,11
Maior dimensão do fruto	-0,4499	1,6243	0,268	0,78840	0,05

O peso e a dureza do fruto, e o tamanho da semente foram importantes para explicar o tamanho dos frugívoros que visitaram as árvores: frutos mais duros e mais pesados eram visitados por frugívoros maiores, enquanto o tamanho da semente foi inversamente correlacionado ao tamanho do frugívoro (Tabela 4). O peso e tamanho do fruto, assim como o tamanho do frugívoro e o número de sementes foram importantes para determinar se a(s) semente(s) é(são) engolida(s) ou não pelos frugívoros (Tabela 5), sendo que frugívoros maiores tendem a engolir as sementes. Frutos menores e menos pesados também tendem a ter as sementes engolidas. Entretanto, a relação com o número de sementes, apesar de ter apresentado alto valor de importância, não se mostrou significativa. Quando se considera o consumo dos frutos com ou sem casca, nenhuma das variáveis preditoras analisadas foi importante para prever quando o frugívoro ingere ou não a casca dos frutos (Tabela 6).

Tabela 5- Resultados da média de modelos com $\Delta AICc$ (diferença do valor do índice de informação de Akaike corrigido para pequenas amostras com relação ao menor $AICc$) $\leq 3,0$ para as variáveis preditoras que explicam o consumo da semente pelos frugívoros que consomem frutos das árvores monitoradas no estudo. O coeficiente da regressão, erro-padrão, estatística z e valor de probabilidade (p) foram calculados considerando somente os modelos em que a variável preditora esteve presente.

Variáveis preditoras	Coeficiente	Erro padrão	z	p	Importância da variável
Tamanho do fruto	-2,4549	0,9701	2,454	0,01412	1,00
Tamanho do frugívoro	1,5961	0,5724	2,707	0,00679	1,00
Peso do fruto	-1,1539	0,6477	1,730	0,08372	0,89
Número de sementes	0,8200	0,4972	1,601	0,10940	0,51
Dureza do fruto	0,7522	0,5903	1,238	0,21573	0,28
Maior dimensão da semente	-0,9712	0,8080	1,175	0,23988	0,26
Tamanho da semente	-2,2199	1,8690	1,163	0,24477	0,25

Tabela 6- Resultados da média de modelos com $\Delta AICc$ (diferença do valor do índice de informação de Akaike corrigido para pequenas amostras com relação ao menor $AICc$) $\leq 3,0$ para as variáveis preditoras que explicam o consumo da casca pelos frugívoros que consomem frutos das árvores monitoradas no estudo. O coeficiente da regressão, erro-padrão, estatística z e valor de probabilidade (p) foram calculados considerando somente os modelos em que a variável preditora esteve presente.

Variáveis preditoras	Coeficiente	Erro padrão	z	p	Importância da variável
Maior dimensão da semente	-0,019325	1,458140	0,013	0,990	1,00
Peso fruto	0,009882	0,746811	0,013	0,990	1,00
Número de sementes	-0,009334	0,698270	0,013	0,990	1,00
Tamanho do fruto	0,222132	13,906575	0,015	0,988	0,75
Tamanho do frugívoro	0,896724	0,751569	1,155	0,248	0,48
Tamanho da semente	0,020566	5,141842	0,004	0,997	0,38
Maior dimensão do fruto	0,018072	3,816524	0,005	0,996	0,25
Dureza do fruto	0,006517	0,732899	0,009	0,993	0,13

Tabela 7- Resultados da média de modelos com $\Delta AICc$ (diferença do valor do índice de informação de Akaike corrigido para pequenas amostras com relação ao menor $AICc$) $\leq 3,0$ para as variáveis preditoras que explicam a riqueza de frugívoros que consomem os frutos das árvores monitoradas no estudo. O coeficiente da regressão, erro-padrão, estatística z e valor de probabilidade (p) foram calculados considerando somente os modelos em que a variável preditora esteve presente.

Variáveis preditoras	Coeficiente	Erro padrão	z	p	Importância da variável
Maior dimensão da semente	-0,28605	0,20073	1,333	0,183	0,40
Tamanho do fruto	-0,28197	0,22607	1,171	0,242	0,24
Diâmetro a altura do peito	-0,18364	0,18965	0,906	0,365	0,16
Maior dimensão do fruto	-0,19974	0,20360	0,926	0,354	0,13
Prevalência de frutos maduros	0,12320	0,17570	0,652	0,514	0,12
Tamanho da semente	-0,16891	0,31129	0,519	0,604	0,11
Dureza do Fruto	-0,06513	0,18601	0,329	0,742	0,08

Tabela 8- Resultados da média de modelos com $\Delta AICc$ (diferença do valor do índice de informação de Akaike corrigido para pequenas amostras com relação ao menor $AICc$) $\leq 3,0$ para as variáveis preditoras que explicam a abundância de frugívoros que consomem os frutos das árvores monitoradas no estudo. O coeficiente da regressão, erro-padrão, estatística z e valor de probabilidade (p) foram calculados considerando somente os modelos em que a variável preditora esteve presente.

Variáveis preditoras	Coeficiente	Erro padrão	z	p	Importância da variável
Maior dimensão da semente	-0,4510	0,1801	2,353	0,01862	0,86
Cor Marrom	-0,2707	0,1943	1,337	0,18114	0,52
Cor Roxa	-0,1530	0,1303	1,075	0,28257	0,52
Cor Vermelha	-0,6314	0,1997	2,912	0,00359	0,52
Diâmetro a altura do peito	0,3187	0,1488	1,980	0,04770	0,49
Dureza do fruto	0,2853	0,1341	1,996	0,04596	0,47
Tamanho da semente	0,3684	0,1822	1,881	0,05995	0,32
Prevalência de frutos maduros	-0,2918	0,1310	2,044	0,04100	0,20
Tamanho do fruto	-0,2756	0,1675	1,508	0,13144	0,15

Nenhuma das variáveis preditoras analisadas foi importante para prever a riqueza de espécies que visitou a árvore-focal (Tabela 7). Por outro lado, a quantidade de indivíduos que visitaram as árvores pode ser explicada pela dureza, cor do fruto, diâmetro à altura do peito (DAP) e pelo tamanho da semente (Tabela 8). Árvores com frutos mais duros e com maior DAP foram mais visitadas, enquanto árvores com frutos vermelhos e frutos com menor dimensão de sementes foram menos visitadas.

Tabela 9- Resultados da média de modelos com $\Delta AICc$ (diferença do valor do índice de informação de Akaike corrigido para pequenas amostras com relação ao menor $AICc$) $\leq 3,0$ para as variáveis preditoras que explicam o tempo que os frugívoros permanecem nas árvores monitoradas. O coeficiente da regressão, erro-padrão, estatística z e valor de probabilidade (p) foram calculados considerando somente os modelos em que a variável preditora esteve presente.

Variáveis preditoras	Coeficiente	Erro padrão	z	p	Importância da variável
Quantidade de indivíduos	1,20814	0,75912	1,544	0,1225	0,50
Tamanho do frugívoros	0,88160	1,10267	0,788	0,4307	0,43
Piciformes	2,02232	0,76898	2,552	0,0107	0,40
Primatas	0,62325	0,79698	0,760	0,4471	0,40
Psittaciformes	-0,38096	0,75740	0,488	0,6259	0,40
Trogoniformes	1,14126	0,75432	1,466	0,1426	0,40
Entrada do frugívoro na árvore-focal em minutos	-0,86701	0,75842	1,109	0,2676	0,26
Diâmetro a Altura do Peito	-0,50113	0,79696	0,611	0,5410	0,14
Peso	0,09823	0,84313	0,114	0,9095	0,11

Quantidade de indivíduos, seu tamanho e grupo taxonômico apresentaram-se importantes para explicar a duração do evento de consumo de frutos (Tabela 9). Entretanto, somente o grupo taxonômico apresentou valor de p abaixo do nível de significância, indicando que a duração da visita foi maior para os Piciformes do que para outros grupos taxonômicos (Figura 7).

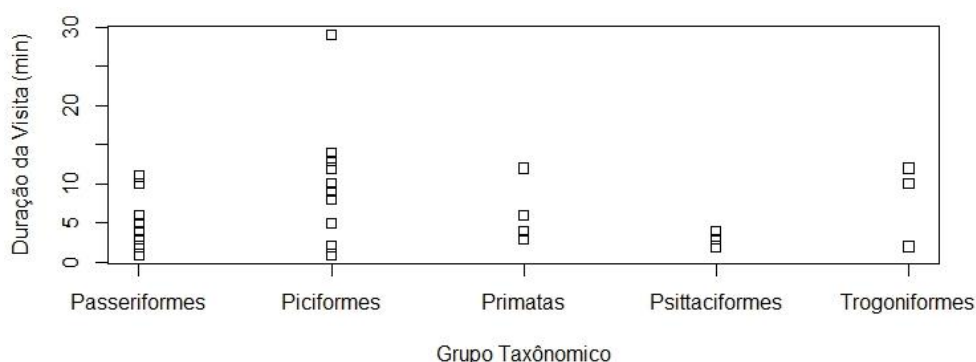


Figura 7- Duração dos eventos (minutos) de alimentação dos frugívoros nas árvores focais de acordo com o grupo taxonômico.

Para a Análise de Redundância, preditores foram retirados da análise, devido aos seus valores de VIF serem muito altos, sendo eles: cor do fruto, maior dimensão do fruto e maior dimensão da semente, tamanho da semente, classificação do fruto e número de sementes. O primeiro eixo da RDA correlacionou-se positivamente com o meio do período de frutificação da árvore e negativamente com dureza do fruto, DAP e peso. Já o segundo eixo da RDA correlacionou-se positivamente com o tamanho do fruto, início do período de frutificação da árvore e DAP (Tabela 10). Os dois primeiros eixos da RDA explicaram, em conjunto, 68,2% da inércia (Tabela 11). A Tabela 12 mostra que as variáveis das árvores e frutos explicaram 63,9% da inércia. Entretanto, não houve relação entre os atributos do fruto e da árvore e a visitação de espécies de frugívoros nas árvores-focais (Tabela 13).

Quando analisado a separação temporal de nicho entre grupos taxonômicos, primatas chegam mais tarde para forragear nas árvores, quando comparados aos psitacíformes e picíformes (Tabela 14). As árvores tiveram mais visitas no período final da frutificação (38,4%), seguido pelo meio da frutificação (35,6%) e inicial (26,0%). As visitas dos frugívoros ocorreram em maior quantidade pelo período da manhã (65,8%), seguido por 34,2% no período da tarde. Quanto à visitação dos diferentes grupos taxonômicos relacionado a estágio de frutificação, não foi significativo ($\chi^2= 4,1128$; graus de liberdade= 2; $p=0,1279$).

Tabela 10- Correlação das variáveis com os escores de cada eixo da análise de redundância (RDA) relacionando as espécies de frugívoros com características dos frutos consumidos e suas árvores.

Eixos da RDA						
	RDA1	RDA2	RDA3	RDA4	RDA5	RDA6
Tamanho do fruto	-0,05846	0,5573	-0,20070	-0,78825	-0,086973	-0,1298
Dureza do fruto	-0,51068	0,2386	-0,05648	-0,18620	-0,760942	0,2557
Início do período de frutificação da árvore	-0,20474	0,7425	0,02891	0,28024	-0,009679	-0,5721
Meio do período de frutificação da árvore	0,38412	-0,1817	-0,73434	-0,07252	0,074021	0,5191
DAP	-0,51217	0,3193	-0,17433	-0,15177	0,530934	0,5481
Peso	-0,47621	0,0295	-0,37927	-0,75865	-0,024119	-0,2289

Tabela 11- Importância dos eixos da Análise de Redundância (RDA) relacionando as espécies de frugívoros com características dos frutos consumidos e suas árvores.

Eixos da RDA						
	RDA1	RDA2	RDA3	RDA4	RDA5	RDA6
Autovalor	3,0867	2,3245	1,2213	0,7882	0,40848	0,1007
Proporção explicada	0,3892	0,2931	0,1540	0,0994	0,05151	0,0127
Proporção acumulada	0,3892	0,6824	0,8364	0,9358	0,98730	1,0000

Tabela 12- Valores de inércia restrita (considerando apenas os dados das árvores e frutos), e irrestrita (sem as variáveis dos frutos), com a proporção da variância que estas representam.

Particionamento das correlações	Inercia	Proporção
Total	22,00	1,0000
Restrita	7,93	0,3605
Irrestrita	14,07	0,6395

Tabela 13- Significância para cada variável de atributos do fruto, da árvore e estágio de frutificação na análise de redundância (RDA) relacionando as espécies de frugívoros com características dos frutos consumidos e suas árvores.

	Graus de liberdade	Variância	F	p
Tamanho do fruto	1	1,0808	1,0014	0,369
Dureza do fruto	1	1,2688	1,1756	0,283
Estágio frutificação	2	2,4504	1,1352	0,255
Diâmetro a Altura do Peito	1	1,3135	1,2170	0,210
Peso	1	1,8556	1,7192	0,133

Tabela 14- Teste de Anova, em conjunto com o teste de Tukey da diferença significativa honesta (HSD), mostrando valores de p ajustado. Se correlaciona os diferentes grupos taxonômicos com a hora de entrada do frugívoro na árvore.

Grupo Taxonômico	Piciformes	Passeriformes	Primatas	Psittaciformes
Piciformes	-	-	-	-
Passeriformes	0,9823416	-	-	-
Primatas	0,0441753	0,0858676	-	-
Psittaciformes	0,9408041	0,7977891	0,0432124	-
Trogoniformes	0,1500235	0,2475398	0,9996544	0,1095523

7.3 Redes Ecológicas

As espécies de árvores monitoradas interagiram com diferentes espécies de frugívoros. Espécies como *Manilkara huberi* (Ducke) Standl., *Pourouma tomentosa* Mart. ex Miq., *Roucheria punctata* (Ducke) Ducke, *Buchenavia grandis* Ducke, *Protium polybotrium* (Turcz.) Engl., *Pouteria pallens* T.D.Penn., *Protium nitidifolium* (Cuatrec.) D.C. Daly, *Goupia glabra* Aubl., *Neea altíssima* Poepp. & Endl. e *Micropholis trunciflora* Ducke, interagiram apenas com uma espécie de frugívoro. Os frugívoros que interagiram apenas com uma árvore foram: *Saguinus midas*, *Ateles paniscus*, *Selenidera piperivora*, *Ramphocelus carbo*, *Picus flavigula*, *Turdus hauxwelli*, *Myiarchus* sp., *Saltator grossus*, *Lupaugus lanioides*, *Turdus* sp., *Cymbilaimus lineatus*, *Tachyfonus rufus* (Figura 8).

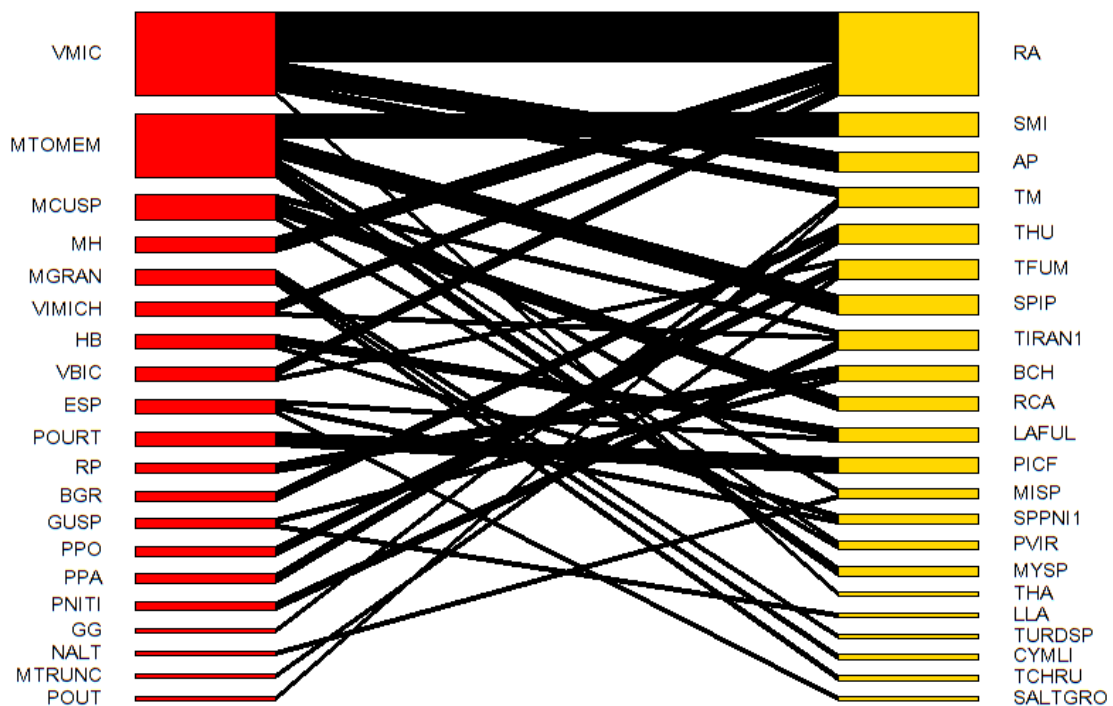


Figura 8- Representação das interações entre frugívoros (em amarelo) e árvores-focais (em vermelho) levando em consideração a abundância de frugívoros que visitaram cada árvore-focal. As barras em preto (arestas) mostram a conexão e sua intensidade (número de visitas) que cada frugívoro fez com as árvores-focais (vértices).

Nota-se que existem espécies muito especialistas de frugívoros: *Picus flavigula* e *Touit huetii*. Dentre as espécies mais generalistas de frugívoros estão: *Turdus hauxwelli*; *Pteroglossus viridis*. A especialização da comunidade foi calculada ($H' = 0,6077311$; $p < 0,0001$), mostrando que a comunidade é especialista, tendo seu valor próximo de 1 (Tabela 15). As espécies de árvores-focais que mais tiveram interação foram: *Virola michelii* e

Miconia tomentosa e dentre os frugívoros: *Ramphastos vitellinus*, *Turdus fumigatus*, *Trogon melanurus* (Tabela 16), tendo valores próximos de 1, mostrando grande importância dentro da comunidade.

Tabela 15- Especialização da população de árvores-focais e frugívoros, onde o método se baseia Teoria da Informação e no índice H' de Shannon. Os valores representam a especialização de cada espécie presente na rede mutualística animal-planta.

Frugívoros- Especialização (d')	
<i>Turdus hauxwelli</i>	0,207
<i>Pteroglossus viridis</i>	0,226
<i>Myiarchus</i> sp.	0,306
<i>Ateles paniscus</i>	0,315
Spp não identificada de ave	0,415
<i>Selenidera piperivora</i>	0,442
<i>Saguinus midas</i>	0,514
<i>Mionectes</i> sp.	0,524
<i>Trogon melanurus</i>	0,595
<i>Cymbilaimus lineatus</i>	0,612
<i>Tachyfonus rufus</i>	0,612
<i>Turdus</i> sp.	0,612
<i>Ramphastos vitellinus</i>	0,674
<i>Lanio fulvus</i>	0,686
<i>Saltator grossus</i>	0,743
<i>Lupaugus lanioides</i>	0,755
<i>Ramphocelus carbo</i>	0,781
Tiranideo	0,843
<i>Turdus fumigatus</i>	0,870
<i>Brotogeris chryroptera</i>	0,901
<i>Piculus flavicula</i>	1,00
<i>Touit huetii</i>	1,00

Tabela 16- Valores de centralidade por grau, para cada espécie de árvore-focal e de frugívoros analisada, mostrando a importância relativa de cada vértice para a estrutura da rede como um todo.

Árvores-focais		Frugívoros	
<i>Miconia tomentosa</i> (Rich.) D. Don ex DC	1,0	<i>Ramphastos vitellinus</i>	0,8
<i>Virola michelii</i> Heckel	0,8	<i>Turdus fumigatus</i>	0,6
<i>Miconia cuspidata</i> Mart. ex Naudin	0,6	<i>Trogon melanurus</i>	0,6
<i>Eugenia</i> sp1	0,6	Spp não identificada de ave	0,6
<i>Myrcia grandis</i> McVaugh	0,6	<i>Mionectes</i> sp.	0,4
<i>Virola michelii</i> Heckel	0,4	<i>Pteroglossus viridis</i>	0,4
<i>Hirtella bicornis</i> Mart. & Zucc.	0,4	<i>Brotogeris chryoptera</i>	0,4
<i>Virola bicuhyba</i> (Schott) Warb.	0,4	Tiranideo	0,4
<i>Guatteria</i> sp.	0,4	<i>Lanio fulvus</i>	0,4
<i>Manilkara huberi</i> (Ducke) Standl.	0,2	<i>Touit huetii</i>	0,4
<i>Pourouma tomentosa</i> Mart. ex Miq	0,2	<i>Saguinus midas</i>	0,2
<i>Rouleria punctata</i> (Ducke) Ducke	0,2	<i>Ateles paniscus</i>	0,2
<i>Buchenavia grandis</i> Ducke	0,2	<i>Selenidera piperivora</i>	0,2
<i>Protium polybotrium</i> (Turcz.) Engl.	0,2	<i>Ramphocelus carbo</i>	0,2
<i>Pouteria pallens</i> T.D.Penn.	0,2	<i>Piculus flavicula</i>	0,2
<i>Protium nitidifolium</i> (Cuatrec.) D.C. Daly	0,2	<i>Turdus hauxwelli</i>	0,2
<i>Goupia glabra</i> Aubl.	0,2	<i>Myiarchus</i> sp.	0,2
<i>Neea altissima</i> Poepp. & Endl.	0,2	<i>Saltator grossus</i>	0,2
<i>Micropholis trunciflora</i> Ducke	0,2	<i>Lupaugus lanioides</i>	0,2
<i>Pourouma tomentosa</i> Mart. ex Miq	0,2	<i>Turdus</i> sp.	0,2
		<i>Cymbilaimus lineatus</i>	0,2
		<i>Tachyfonus rufus</i>	0,2

8. DISCUSSÃO

8.1 Fenologia

Existem espécies de plantas que desenvolvem seus botões florais quando há alta disponibilidade de água proporcionada pela estação de chuva, e seus frutos na época de seca, com menos disponibilidade de água (Singh and Kushwaha, 2005; Luna-Nieves et al., 2017; Mazer et al., 2013). A produção de botões florais durante a parte final da estação chuvosa permite a formação de frutos maduros no período do meio para o final da seca (Mazer et al., 2013). Esse processo favorece a germinação das sementes no início da época de chuvas (Mazer et al., 2013). No presente estudo, esse padrão foi observado, com botões florais formando-se após trimestres chuvosos e frutos maduros formados após trimestres secos.

A formação de estruturas fenológicas em resposta à quantidade de chuvas pode ser menos consistente quando comparada a fatores como temperatura e irradiação ultravioleta

(Abu-Asab et al., 2001) entretanto, estes dados não são coletados na Estação Meteorológica da Serra do Navio, da qual obtivemos os dados de precipitação.

8.2 Frugivoria

O estudo registrou uma baixa visitação de frugívoros nas árvores-focais, o que sugere que os frugívoros não respondem nem numericamente, nem funcionalmente a períodos de aumento na produção de frutos nas florestas tropicais.

Em contrapartida, o estudo de Stevenson et al. (2015), em 73 espécies de plantas, mostrou uma alta taxa de visitas de frugívoros (72 espécies), onde a espécie *Jacaratia digitata* (Caricaceae) foi a menos visitada (duas espécies) e *Coussapoa orthoneura* teve maior número de visitas (58 espécies). O estudo de Stevenson et al. (2015), se contrapondo com o presente estudo, mostrou uma dominância de visitas, manipulação e consumo de frutos por primatas (64%), enquanto no presente estudo, houve 87,7% dos indivíduos que visitaram as árvores-focais foram aves. Em contrapartida, outros estudos ressaltam a importância das aves no consumo de frutos e dispersão de sementes nas florestas tropicais, seguidos pelos mamíferos, corroborando com o nosso estudo (Chapman, 1995; Lambert and Garber, 1998; Link and Di Fiore, 2006; Wright et al., 2011).

Enquanto os macacos-aranha (*Ateles* spp.) ocorrem em menores densidades na Floresta Nacional do Amapá e no Parque Nacional da Tinigua (Stevenson, 1996; Michalski et al., 2017), não há informações comparáveis sobre as densidades de qualquer outro frugívoro. Estudos de Michalsky et al. 2015 mostram alguns grupos de mamíferos terrestres de médio e grande porte tem abundâncias semelhantes de mamíferos quando comparados a outros estudos. Então, embora pareça plausível que baixas densidades de frugívoros possam explicar o baixo nível de frugivoria na FLONA-AP, essa hipótese ainda não é testada.

Nas florestas tropicais, podem haver meses com alta ou baixa disponibilidade de frutos, forçando os frugívoros a realizarem migrações ou terem outros hábitos alimentares (Terborgh, 1986; Loiselle and Blake, 1991; Silva and Melo, 2011). Os períodos de escassez seriam, então o limitante para as populações de frugívoros, explicando a baixa visitação de frugívoros nas árvores-focais monitoradas. De acordo com o estudo fenológico de Stevenson et al. (2000), no Parque Nacional de Tinigua, Colômbia, mostra dois picos de frutificação nas árvores monitoradas, o primeiro pico na estação chuvosa (março-maio), um declínio na produção de frutos (setembro-novembro) e o segundo pico de frutificação na época de seca (dezembro-fevereiro), mostrando que existe uma variação de disponibilidade de frutos em

uma floresta tropical. Nos dois picos de frutificação, houve maior quantidade de árvores frutificando quando comparado ao presente estudo, mostrando que no estudo de Stevenson et al. (2000), existe maior disponibilidade de frutos nos períodos de seca. Nos meses de o declínio de produção de frutos (Stevenson et al., 2000), existe uma menor quantidade de árvores com frutos, quando comparado ao presente estudo.

No presente estudo, as espécies de frugívoros observadas consumiram apenas frutos maduros. Apesar do presente estudo só registrar o consumo de frutos maduros, existem gêneros de primatas, como por exemplo, o gênero *Alouatta*, que podem consumir frutos verdes, para evitar competição por exploração (Bicca-Marques, 2003). O estudo de Russo (2003) com frugívoros em três espécies de *Virola* mostrou que frugívoros tendem a visitar árvores com frutos mais maduros, para se alimentar e remover as sementes. A capacidade olfativa dos frugívoros tem evoluído para aumentar sua eficiência na busca por frutos maduros para se alimentarem (Melin et al., 2009), explicando o consumo de apenas frutos maduros no estudo. Frutos maduros tem maior conteúdo nutricional, como também maiores níveis de carotenoides, ácidos graxos, aminoácidos e conteúdos voláteis, que são detectados por frugívoros, contrastando com os frutos verdes, que possuem maior quantidade de taninos, podendo dificultar o seu consumo pelos frugívoros (Nhung et al., 2010; Kubola and Siriamornpun, 2011; Remis, 2006). Esses fatores podem explicar a maior taxa de visitas nos períodos finais de frutificação, onde possui maiores quantidades de frutos maduros nessa época do ano, sendo que os frutos maduros exalam odor diferenciado, podendo ser detectado pelos frugívoros (Osorio et al., 2004; Schaefer et al., 2007). As diferentes fases de frutificação podem influenciar na interação entre árvores e frugívoros, podendo restringir ou aumentar o consumo de frutos pelos frugívoros em uma determinada época (Bolmgren and Cowan, 2008; Howe, 1977).

No presente estudo, primatas chegam mais tarde nas árvores para forragearem, e essa diferença temporal na utilização de recursos, pode ser para evitar a competição por exploração entre diferentes espécies (Pianka, 1973; Bicca-Marques, 2003; Sartore and Reis, 2012). De acordo com os resultados, houve uma maior taxa de visita pela manhã, isso devido o pico de atividade frugívora ocorrer pelo período da manhã (Stevenson et al., 2015). Quando comparado se os grupos taxonômicos podem diferenciar na visita da árvore conforme o estágio de frutificação, não houve resultados significativos para explicar a correlação.

Durante os meses de agosto e setembro, houve um aumento de visitação e consumo de frutos nas árvores-focais concomitantemente ao aumento na prevalência de frutos maduros (Figura 1). Quando se fala em redes de frugivoria, o aumento da disponibilidade de alimentos pode aumentar o consumo de frutos e o aumento de interação animal-planta (Plein et al., 2013; Ramos-Robles et al., 2016; Cruz et al., 2013). A quantidade de chuvas ao longo dos anos também é um fator importante na intensidade da interação planta-frugívoro (Takemoto et al., 2014; Santos et al., 2014). Estudos com gibões-de-barba-branca (*Hylobates albibarbis*), mostram que quanto maior a disponibilidade de frutos no ambiente, maior é o consumo de frutos e sementes por essa espécie de primata (Clink et al., 2017).

Os resultados obtidos, mostram que árvores com frutos mais duros e com maior peso são mais visitados por frugívoros maiores, e os mesmos tendem a engolir frutos com sementes, isso se deve a frugívoros maiores terem mais facilidade em manipular frutos com essas características, devido ao seu maior tamanho e maior cavidade oral. Similarmente, frutos menores e menos pesados tendem a ter suas sementes engolidas, devido a maior facilidade de deglutição. Frutos com tamanho da semente menores foi inversamente correlacionado com o tamanho do frugívoro, podendo ser uma relação espúria. Apesar do alto grau de importância na variável número de sementes, ela não apresentou significância devido à grande visitação no gênero *Miconia*, que possui muitas sementes, e que pode ter influenciado a análise.

Frutos pequenos podem ser mais fáceis de manipular e mais palatáveis, quando comparados a grandes frutos, além de que os frutos grandes podem ser deglutidos com mais dificuldade por frugívoros com cavidades orais menores, sendo então a cavidade oral um fator limitante para o consumo de frutos com diferentes tamanhos (Fenner and Thompson; 2005). Aves podem selecionar frutos que sejam mais favoráveis para suprir suas necessidades energéticas, e uma adaptação das árvores é produzir frutos energéticos com mais sementes viáveis, o que pode facilitar o processo de dispersão e germinação da semente (Fenner and Thompson 2005; Pegman et al., 2017), podendo ser o caso do indivíduo de *Miconia tomentosa* que foi analisado no estudo, que possui muitas sementes, podendo ser uma estratégia de dispersão, assim aumentando o sucesso reprodutivo da espécie.

Quando relacionado o consumo do fruto com ou sem casca pelos frugívoros, nenhuma das variáveis preditoras foi importante para prever se o frugívoro ingere ou não a casca. Isso

pode ser devido a casca não ser um fator importante, na hora de o frugívoro escolher algum fruto para forragear.

Nenhuma das variáveis preditoras foi importante para explicar a riqueza de frugívoros que visitavam a árvore-focal. A abundância de indivíduos que visitaram a árvore-focal foi correlacionada com dureza, cor do fruto, diâmetro a altura do peito (DAP) e tamanho da semente. O fato que frutos mais duros são mais visitados por frugívoros pode ser efeito das visitas de frugívoros no gênero *Virola*, *Roucheria* e *Buchenavia* que possuem frutos mais duros, onde as mesmas foram muito visitadas por muitos primatas, piciformes, passeriformes e trogoniformes (gênero *Virola*) e psittaciformes (gêneros *Roucheria* e *Buchenavia*). Houve menor visitação de frugívoros em árvores com sementes menores, podendo ser uma relação espúria devido ao baixo n amostral que visitou as árvores monitoradas. Frugívoros dependem de características das sementes (tamanho, quantidade de sementes) e dos próprios frutos, assim selecionando frutos mais adequados para sua deglutição (Vander Wall, 2010; Lichti et al., 2017).

Árvores com maior Diâmetro a Altura do Peito (DAP), foram mais visitadas por frugívoros, isso devido o maior DAP ser indicador de maior produção de frutos (Chapman et al., 1998), o que pode atrair mais frugívoros para visitar a árvore, pois quanto maior a disponibilidade de alimentos, mais atrativo se torna a visitação da mesma por animais. As cores dos frutos, são fatores importantes para a atração dos frugívoros a forragearem na árvore (Lomáscolo et al., 2010; Valenta et al., 2015). Árvores com frutos vermelhos e pretos são as mais visitadas e dispersas globalmente, constatando com o nosso estudo, onde existe menos visitas nos frutos vermelho (Schaefer and Schaefer, 2007; Duan et al., 2014).

Com relação ao tempo de visitação, o grupo taxonômico foi importante para explicar essa variável. Os piciformes foram os que mais permaneceram forrageando nas árvores, demorando mais na alimentação, possivelmente por eles necessitarem mais tempo de manipulação dos frutos, para suprir seus gastos energéticos (Pratt and Stiles, 1983; Wheelwright, 1991; Simpson et al., 2004; Costantini, 2014). O evento de visitação de maior duração ocorreu quando o piciforme *Selenidera piperivora* visitou uma árvore de *Miconia tomentosa* por 29 minutos (Figura 3). A relação entre a ordem Piciformes e o tempo de visitação é mantida mesmo quando esta observação é retirada da análise, reforçando a sua significância.

As espécies mais visitadas no presente estudo foram dos gêneros de *Miconia* e *Virola* (Tabela 3), e essa desigualdade nas visitas das árvores-focais pode ser devido a

propriedades nutricionais da planta, características dos frutos, sementes e na produção de frutos de cada árvore (Levey et al, 2002; Carlo et al., 2007; Smith and McWilliams, 2014). Entretanto, no presente estudo não foi encontrada uma relação entre as características das árvores e frutos e a visitação por diferentes espécies de frugívoros.

A maioria das espécies, tanto de árvores-focais, como de frugívoros, são moderadamente generalistas para especialistas no presente estudo. Contudo, existem espécies especialistas, que interagem com espécies mais estáveis, sendo espécies que mantêm suas características dentro de seu padrão médio, sem mudar muito ao longo das gerações (Bascompte et al., 2006; Mello et al., 2016; Blüthgen et al., 2006). Poucas espécies foram caracterizadas como generalistas, que possuem diversos parceiros e concentram grande parte das interações, isso possivelmente pelo fato da baixa visitação de frugívoros nas árvores-focais monitoradas, influenciando na observação das relações de frugivoria (Jordano, 2013; Jordano and Schupp, 2000).

A centralidade mostra a importância relativa de cada vértice para a estrutura da rede como um todo. Nesse estudo, observou-se poucas espécies de árvores que se relacionam com mais de um frugívoro, como também poucos frugívoros que se relacionam com mais de uma espécie de árvore-focal. Árvores e frugívoros que possuem a centralidade baixa, apenas se relacionando com uma espécie, não necessariamente são espécies que interagem de maneira específica, mas pode ser consequência da baixa visitação de frugívoros que foi registrada no presente estudo.

9. CONCLUSÕES

Viu-se que certos traços funcionais dos frutos (tamanho, dureza e peso), das sementes (tamanho da semente) e das árvores (Diâmetro à Altura do Peito), influenciam no tamanho do frugívoro que visitam a árvore, na abundância de frugívoros que irão visita-la, se consome ou não a semente e de quanto tempo o grupo piciforme ficará na árvore. Essas características são importantes para a determinar quais frugívoros se alimentaram dos frutos.

Com os resultados do estudo, mostrou-se que os grupos taxonômicos têm diferenças no horário de visitação das árvores, onde primatas utilizam os recursos mais tarde do que as aves, evitando competição por exploração.

Através dos dados, dá para se concluir que os piciformes permanecem mais tempo forrageando nas árvores, quando comparado aos outros grupos taxonômicos.

Quando relacionado a forma de consumo do fruto, a casca não foi uma característica importante para explicar o consumo de frutos pelas diferentes espécies de frugívoros, de acordo com as características dos frutos. Já se houve o consumo da semente, essa característica influenciou no tamanho do frugívoro que irá engoli-lá, como também o peso e o tamanho do fruto foram fatores importantes para determinar a deglutição das mesmas.

Conclui-se, que os dados pluviométricos dos últimos três meses são importantes para a formação de folhas jovens, botões florais e frutos maduros. Ressaltando que uma maior amostragem, permitiria tirar conclusões mais robustas e completas a respeito dos dados de frugivoria obtidos.

Concluiu-se, através da análise de redes, que os frugívoros e as plantas são moderadamente generalistas para especialistas, tendo espécies de frugívoros e árvores que tem poucas interações entre espécies, necessitando de uma maior amostragem para ter resultados mais robustos da rede ecológica presente no local de estudo.

10. REFERÊNCIAS

- Abramson, G., M. N. Kuperman, J. M. Morales, and J. C. Miller. 2014. Space use by foragers consuming renewable resources. *The European Physical Journal B* 87:1–9.
- Abu-Asab, M. S., P. M. Peterson, S. G. Shetler, and S. S. Orli. 2001. Earlier plant flowering in spring as a response to global warming in the Washington, DC, area. *Biodiversity and Conservation* 10:597–612.
- Albernaz, A., and M. A. de Souza. 2007. Planejamento sistemático para a conservação na Amazônia brasileira uma avaliação preliminar das áreas prioritárias de Macapá-99. *Megadiversidade* 3:87.
- Andrés, F., and G. Coupland. 2012. The genetic basis of flowering responses to seasonal cues. *Nature Reviews Genetics* 13:627–639.
- Bagchi, R., R. E. Gallery, S. Gripenberg, S. J. Gurr, L. Narayan, C. E. Addis, R. P. Freckleton, and O. T. Lewis. 2014. Pathogens and insect herbivores drive rainforest plant diversity and composition. *Nature* 506:85–88.
- Batagelj, V., and A. Mrvar. 2004. Pajek—analysis and visualization of large networks. Pages 77–103 *Graph drawing software*. Springer.
- Bascompte, J., P. Jordano, and J. M. Olesen. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* 312:431–433.
- Bastolla, U., M. A. Fortuna, A. Pascual-Garcia, A. Ferrera, B. Luque, and J. Bascompte. 2009. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature* 458:1018–1020.
- Barton, K. 2009. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.40.0. <https://CRAN.R-project.org/package=MuumIn>.
- Beaune, D., F. Bretagnolle, L. Bollache, C. Bourson, G. Hohmann, and B. Fruth. 2013. Ecological services performed by the bonobo (*Pan paniscus*): seed dispersal effectiveness in tropical forest. *Journal of Tropical Ecology* 29:367–380.

- Beckman, N. G., and H. S. Rogers. 2013. Consequences of seed dispersal for plant recruitment in tropical forests: interactions within the seedscape. *Biotropica* 45:666–681.
- Bencke, C. S. C., and L. P. C. Morellato. 2002. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. *Revista Brasileira de Botânica* 25:269–275.
- Bicca-Marques, J. C. 2003. How do howler monkeys cope with habitat fragmentation? Pages 283–303 in M. LK, editor. *Primates in fragments*. KluwerAcademics/Plenum, New York, New York, United States.
- Bicca-Marques, J. C., V. M. Da Silva, and D. Gomes. 2011. Ordem Primates. Pages 107–150 in N. R. et al. Reis, editor. *Mamíferos do Brasil*. Second edition. Londrina, Paraná, Brasil.
- Blendinger, P. G., and M. Villegas. 2011. Crop size is more important than neighborhood fruit availability for fruit removal of *Eugenia uniflora* (Myrtaceae) by bird seed dispersers. *Plant Ecology* 212:889–899.
- Blendinger, P. G., R. A. Ruggera, M. G. Núñez Montellano, L. Macchi, P. V Zelaya, M. E. Álvarez, E. Martín, O. O. Acosta, R. Sánchez, and J. Haedo. 2012. Fine-tuning the fruit-tracking hypothesis: spatio temporal links between fruit availability and fruit consumption by birds in Andean mountain forests. *Journal of Animal Ecology* 81:1298–1310.
- Blüthgen, N., F. Menzel, and N. Blüthgen. 2006. Measuring specialization in species interaction networks. *BMC ecology* 6:9–20.
- Bolmgren, K., and P. D Cowan. 2008. Time–size tradeoffs: a phylogenetic comparative study of flowering time, plant height and seed mass in a north-temperate flora. *Oikos* 117:424–429.
- Bravo, S. P. 2009. Implications of behavior and gut passage for seed dispersal quality: the case of black and gold howler monkeys. *Biotropica* 41:751–758.

- Bueno, R. S., R. Guevara, M. C. Ribeiro, L. Culot, F. S. Bufalo, and M. Galetti. 2013. Functional redundancy and complementarities of seed dispersal by the last neotropical megafrugivores. *Plos One* 8:1-10.
- Burnham, K. P. 2015. Multimodel Inference: Understanding AIC relative variable importance values.
- Butt, N., L. Seabrook, M. Maron, B. S. Law, T. P. Dawson, J. Syktus, and C. A. McAlpine. 2015. Cascading effects of climate extremes on vertebrate fauna through changes to low-latitude tree flowering and fruiting phenology. *Global Change Biology* 21:3267–3277.
- Byng, J. W., M. W. Chase, M. J. M. Christenhusz, M. F. Fay, W. S. Judd, D. J. Mabberley, A. N. Sennikov, D. E. Soltis, P. S. Soltis, and P. F. Stevens. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181:1–20.
- Carlo, T. A. 2005. Interspecific neighbors change seed dispersal pattern of an avian-dispersed plant. *Ecology* 86:2440–2449.
- Carlo, T., J. E. Aukema, and J. M. Morales. 2007. Plant-frugivore interactions as spatially explicit networks: integrating frugivore foraging with fruiting plant spatial patterns. Page Seed dispersal: theory and its application in a changing world. CAB International, Wallingford.
- Cazetta, E., H. M. Schaefer, and M. Galetti. 2009. Why are fruits colorful? The relative importance of achromatic and chromatic contrasts for detection by birds. *Evolutionary Ecology* 23:233–244.
- Chapman, C. A., and D. A. Onderdonk. 1998. Forests without primates: primate/plant codependency. *American Journal of Primatology* 45:127–141.
- Chapman, C. A. 1995. Primate seed dispersal: coevolution and conservation implications. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 4:74–82.

- Charles-Dominique, P., M. Atramentowicz, M. Charles-Dominique, H. Gerard, A. Hladik, C. M. Hladik, and M.-F. Prévost. 1981. Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise: inter-relations plantes-animaux. *Revue D'Écologie* 35:341–435.
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics* 31:343–366.
- Chuine, I. 2000. A unified model for budburst of trees. *Journal of Theoretical Biology* 207:337–347.
- CI-Brasil. 2009. Corredor de Biodiversidade do Amapá. Page (Silva, J. M. C., M. R. Valle, and I. Santos, Eds.). CI-Brasil - CI-Brazil, Governo do Amapá, Fundação Lee and Gund, Belém, Para, Brasil.
- Clink, D. J., C. Dillis, K. L. Feilen, L. Beaudrot, and A. J. Marshall. 2017. Dietary diversity, feeding selectivity, and responses to fruit scarcity of two sympatric Bornean primates (*Hylobates albibarbis* and *Presbytis rubicunda rubida*). *PLoS ONE* 12:1–23.
- Coates-Estrada, R., and A. Estrada. 1988. Frugivory and seed dispersal in *Cymbopetalum baillonii* (Annonaceae) at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 4:157–172.
- Costantini, D. 2014. Nutritional Ecology, Foraging Strategies and Food Selection. Pages 111–141. *Oxidative Stress and Hormesis in Evolutionary Ecology and Physiology: A Marriage Between Mechanistic and Evolutionary Approaches*. Springer, Wilrijk, Belgium.
- Croat, T. B. 1975. Phenological behavior of habit and habitat classes on Barro Colorado Island (Panama Canal Zone). *Biotropica* 7:270–277.
- Cruz, J. C., J. A. Ramos, L. P. Da Silva, P. Q. Tenreiro, and R. H. Heleno. 2013. Seed dispersal networks in an urban novel ecosystem. *European journal of forest research* 132:887–897.
- Dehling, D. M., T. Töpfer, H. M. Schaefer, P. Jordano, K. Böhning-Gaese, and M. Schleuning. 2014. Functional relationships beyond species richness patterns: Trait matching in plant-bird mutualisms across scales. *Global Ecology and Biogeography* 23:1085–1093.

- Dehling, D. M, P. Jordano, H. M. Schaefer, K. Bohning-Gaese, and M. Schleuning. 2016. Morphology predicts species functional roles and their degree of specialization in plant–frugivore interactions. *Proceedings Royal Society B* 283:1-7.
- Deluycker, A. M. 2012. Insect prey foraging strategies in *Callicebus oenanthe* in northern Peru. *American Journal of Primatology* 74:450.
- De Nooy, W., A. Mrvar, and V. Batagelj. 2011. *Exploratory social network analysis with Pajek*. Cambridge University Press, New York, New York, United States.
- Deminicis, B. B., H. D. Vieira, S. A. C. Araújo, J. G. Jardim, F. T. Pádua, and A. C. Neto. 2009. Dispersão natural de sementes: importância, classificação e sua dinâmica nas pastagens tropicais. *Archivos Zootecnia* 58:35–58.
- Dimitri, L. A., W. S. Longland, and S. B. Vander Wall. 2017. Cone and seed traits of two *Juniperus* species influence roles of frugivores and scatter-hoarding rodents as seed dispersal agents. *Acta Oecologica* 85:93–103.
- Drummond, J. A., T. C. A. de Castro Dias, and D. M. C. Brito. 2008. Atlas [das] Unidades de Conservação do Estado do Amapá. IBAMA/ICMBio, Macapá, Amapá, Brasil.
- Dormann, C. F., B. Gruber, and J. Fründ. 2008. Introducing the bipartite package: analysing ecological networks. *interaction* 8:8–11.
- Dormann, C. F., J. Fründ, N. Blüthgen, and B. Gruber. 2009. Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal* 2:7–24.
- Duan, Q., E. Goodale, and R. C. Quan. 2014. Bird fruit preferences match the frequency of fruit colours in tropical Asia. *Scientific Reports* 4:1–8.
- Eamus, D., and L. Prior. 2001. Ecophysiology of trees of seasonally dry tropics: comparisons among phenologies. *Advances in Ecological Research* 32:113–197.
- Eisenberg, J. F. 1980. The density and biomass of tropical mammals. Pages 35-55, (A. Evolutionary-Ecological Perspective, Ed.) *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, United States.

- Eriksson, O. 2014. Evolution of angiosperm seed disperser mutualisms: The timing of origins and their consequences for coevolutionary interactions between angiosperms and frugivores. *Biological Reviews* 91:168–186.
- Fenner, M., and K. Thompson. 2005. The ecology of seeds. Page (T. K. Fenner M, Ed.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Fleming, T.H., R. Breitwisch, and G. Whitesides. 1987. Patterns of tropical vertebrate frugivory diversity. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 18:91–109.
- Fleming, T. H. 1991. Fruiting plant-frugivore mutualism: the evolutionary theater and the ecological play. Page (G. W. F., W. W. B., P. W. Price, and T. W. Lewinsohn, Ed.) *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. Wiley & Sons New York, New York, New York, United States.
- Fleming, T. H., and W. J. Kress. 2011. A brief history of fruits and frugivores. *Acta Oecologica* 37:521–530.
- Fleming, T. H., and W. J. Kress. 2013. The ornaments of life: coevolution and conservation in the tropics. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, United States.
- Flörchinger, M., J. Braun, K. Böhning-Gaese, and H. M. Schaefer. 2010. Fruit size, crop mass, and plant height explain differential fruit choice of primates and birds. *Oecologia* 164:151–161.
- Fournier, O., C. L. A. Charpantier, A. Duarte, L. E. Bernal, L. H. Y. Rodríguez Montenegro, A. R. Izas, M. M. Calero, I. Calderón, D. M. Monterroso, and R. M. Mendoza. 1975. El tamaño de la muestra y la frecuencia de las observaciones en el estudio de las características fenológicas de los árboles tropicales. *Convenio Andrés Bello*, Santafé de Bogotá (Colombia), Turrialba, Cartago, Costa Rica.
- Foster, M. S. 1977. Ecological and nutritional effects of food scarcity on a tropical frugivorous bird and its fruit source. *Ecology* 58:73-85.
- Fox, J. and S. Weisberg. 2011. *An {R} Companion to Applied Regression*, Second Edition. Thousand Oaks CA: Sage. URL: <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>

- Francisco, M. R., and M. Galetti 2002. Consumo dos frutos de *Davilla rugosa* (Dilleniaceae) por aves numa área de cerrado em São Carlos, Estado de São Paulo. *Ararajuba* 10:193-198.
- Francisco, M. R., V. O. Lunardi, and M. Galetti. 2007. Bird attributes, plant characteristics, and seed dispersal of *Pera glabrata* (Schott, 1858),(Euphorbiaceae) in a disturbed cerrado area. *Brazilian Journal of Biology* 67:627–634.
- Francisco, M. R., and M. Galetti. 2001. Frugivoria e dispersão de sementes de *Rapanea lancifolia* (Myrsinaceae) por aves numa área de cerrado do Estado de São Paulo , sudeste do Brasil. *Ararajuba* 9:13–19.
- Galetti, M., R. Guevara, M. C. Côrtes, R. Fadini, S. Von Matter, A. B. Leite, F. Labecca, T. Ribeiro, C. S. Carvalho, R. G. Collevatti, M. M. Pires, P. R. Guimarães, P. H. Brancalion, M. C. Ribeiro, and P. Jordano. 2013. Functional Extinction of Birds Drives Rapid Evolutionary Changes in Seed Size. *Science* 340:1086–1090.
- García, D., and D. Martínez. 2012. Species richness matters for the quality of ecosystem services: a test using seed dispersal by frugivorous birds. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 279:3106–3113.
- Gautier-Hion, A., J. M. Duplantier, R. Quris, F. Feer, C. Sourd, J. P. Decoux, G. Dubost, L. Emmons, C. Erard, and P. Hecketsweiler. 1985. Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia* 65:324–337.
- Gilardi, J. D., S. S. Duffey, C. A. Munn, and L. A. Tell. 1999. Biochemical functions of geophagy in parrots: detoxification of dietary toxins and cytoprotective effects. *Journal of Chemical Ecology* 25:897–922.
- Goff, S. A., and H. J. Klee. 2006. Plant volatile compounds: sensory cues for health and nutritional value? *Science* 311:815–819.
- Gomes, L. G. L., V. Oostra, V. Nijman, A. M. Cleef, and M. Kappelle. 2008. Tolerance of frugivorous birds to habitat disturbance in a tropical cloud forest. *Biological Conservation* 141:860–871.

- Gomes, V. G. N., Z. G. M. Quirino, and I. C. Machado. 2014. Pollination and seed dispersal of *Melocactus ernestii* Vaupel subsp. *ernestii* (Cactaceae) by lizards: an example of double mutualism. *Plant Biology* 16:315–322.
- Gómez, J. M., and M. Verdú. 2012. Mutualism with plants drives primate diversification. *Systematic Biology* 61: 567–577.
- Gonçalves, V. F., A. M. Silva, C. Q. Baesse, and C. Melo. 2015. Frugivory and potential of birds as dispersers of *Siparunaguianensis*. *Brazilian Journal of Biology* 75:300–304.
- González, A. M. M., B. Dalsgaard, and J. M. Olesen. 2010. Centrality measures and the importance of generalist species in pollination networks. *Ecological Complexity* 7:36–43.
- Grelle, C. E. V. 2003. Forest structure and vertical stratification of small mammals in a secondary Atlantic forest, southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 38:81–85.
- Günter, S., B. Stimm, M. Cabrera, M. L. Diaz, M. Lojan, E. Ordoñez, M. Richtern, and M. Weber. 2008. Tree phenology in 1 montane forests of southern Ecuador can be explained by precipitation, radiation and photoperiodic control. *Journal of Tropical Ecology* 24:247–258.
- Hampe, A. 2003. Frugivory in European laurel: how extinct seed dispersers have been substituted. *Bird Study* 50:280–284.
- Harper, J. L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, London, England.
- Haurez, B., K. Daïnou, N. Tagg, C.-A. Petre, and J.-L. Doucet. 2015. The role of great apes in seed dispersal of the tropical forest tree species *Dacryodes normandii* (Burseraceae) in Gabon. *Journal of Tropical Ecology* 31:395–402.
- Herrera, C. M. 2002. Seed dispersal by vertebrates. Pages 185–208. *Plant–animal interactions: an evolutionary approach*. Blackwell Publishing Ltd, New Jersey, United States.

- Howe, H. F. 1977. Bird activity and seed dispersal of a tropical wet forest tree. *Ecology* 58:539–550.
- Howe, H. F., and J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:201–228.
- ICMBio. 2014. Plano de Manejo da Floresta Nacional do Amapá - Volume I -Diagnóstico. Macapá: ICMBio. 222p.
- IEPA – Instituto de Pesquisas Científicas e Tecnológicas do Estado do Amapá. Macro diagnostico do Estado do Amapá. 2002. Primeira Aproximação do ZEE (ZEEIEPA), Macapá, Amapá, Brasil.
- INPE - Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. Apresenta um levantamento Rápido Feito Mensalmente Desde Maio de 2004, com Dados do Sensor MODIS do Satélite Terra/Aqua e do Sensor WFI do Satélite CBERS. Disponível em: <http://www.obt.inpe.br/prodes> Acesso em 15 de fevereiro de 2009a.
- INPE - Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. DPI – PRODES. Desde 1988, o INPE vem produzindo estimativas anuais das taxas de desflorestamento da Amazônia Legal. Disponível em http://www.obt.inpe.br/prodes/prodes_1988_2008.htm. Acesso em 25 de janeiro de 2009. (INPE-DPI,2009 b).
- Jacquemyn, H., J. Butaye, and M. Hermy. 2001. Forest plant species richness in small, fragmented mixed deciduous forest patches: the role of area, time and dispersal limitation. *Journal of Biogeography* 28:801–812.
- Janson, C. H. 1983. Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a Neotropical forest. *Science* 219:187–189.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104:501–528.
- Jones, C. G., J. H. Lawton, and M. Shachak. 1996. Organisms as Ecosystem Engineers. Pages 130–147 *Ecosystem Management: Selected Readings*. Springer New York, New York, United States.

- Jordano, P. 2000. Fruits and frugivory. Pages 125–166 in M. Fenner, editor. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. CABI publishing. Wallingford, Connecticut, United States.
- Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *American Naturalist* 129:657–677.
- Jordano, P., M. Galetti, M. a Pizo, and W. R. Silva. 2006. Ligando frugivoria e dispersão de sementes à biologia da conservação. *Essências em Biologia da Conservação* 5:411–436.
- Jordano, P., and E. W. Schupp. 2000. Seed disperser effectiveness: The quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecological Monographs* 70:591–615.
- Jordano, P., and C. M. Herrera. 1995. Shuffling the offspring: uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *Ecoscience* 2:230–237
- Jordano, P., C. Garcia, J. A. Godoy, and J. L. García-Castaño. 2007. Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104:3278–3282.
- Jordano, P. 2013. 2 Fruits and Frugivory. Page 18 in C. Publishing, editor. *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. Third edition. CABI, Boston, Massachusetts, United States.
- Julliot, C. 1997. Impact of seed dispersal by red howler monkeys *Alouatta seniculus* on the seedling population in the understorey of tropical rain forest. *Journal of Ecology* 85:431–440.
- Kay, R. F., D. J. Meldrum, and M. Takai. 2013. Pitheciidae and other platyrrhine seed predators. Pages 3–12 in Veiga L. M., A. A. Barnett, S. F. Ferrari, and M. A. Norconk, editor. *Evolutionary biology and conservation of titis, sakis and uacaris*. Cambridge University Press Cambridge, England.
- Kelly, D., and V. L. Sork. 2002. Mast seeding in perennial plants: why, how, where? *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:427–447.

- Kerner, A. 2010. Natural History of Plants Their Forms, Growth, Reproduction, and Distribution. *Soil Science and Plant Nutrition* 56:427–437.
- Kinnaird, M. F., T. G. O'Brien, J. L. Dew, and J. P. Boubli. 2005. Tropical fruits and frugivores: the search for strong interactors. Page (Zoological Society, Ed.). 8^a Edition. Kluwer Academic/ Plenum Publishers, San Diego, CA, United States.
- Kirika, J., N. Farwig, and K. Böhning-Gaese. 2008. Effects of Local Disturbance of Tropical Forests on Frugivores and Seed Removal of a Small-Seeded Afrotropical Tree. *Conservation Biology* 22:318–328.
- Kissling, W. D., K. Böhning-Gaese, and W. Jetz. 2009. The global distribution of frugivory in birds. *Global Ecology and Biogeography* 18:150–162.
- Kochmer, J. P. and S. N. Handel, 1986. Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. *Ecological Monographs* 56:303-325.
- Köppen, W., and R. Geiger. 1928. *Klimate der Erde*. Gotha: Verlag Justus Perthes. Wall-map 150cmx200cm.
- Kraft, N. J. B., R. Valencia, and D. D. Ackerly. 2008. Functional Traits and Niche-Based Tree Community Assembly in an Amazonian Forest. *Science* 322:580–582.
- Kubola, J., and S. Siriamornpun. 2011. Phytochemicals and antioxidant activity of different fruit fractions (peel, pulp, aril and seed) of Thai gac (*Momordica cochinchinensis* Spreng). *Food chemistry* 127:1138–1145.
- Lambert, J. E. 1999. Seed handling in chimpanzees (*Pan troglodytes*) and redtail monkeys (*Cercopithecus ascanius*): implications for understanding hominoid and cercopithecine fruit-processing strategies and seed dispersal. *American Journal of Physical Anthropology* 109:365–386.
- Lambert, J. E., and P. A. Garber. 1998. Evolutionary and ecological implications of primate seed dispersal. *American Journal of Primatology* 45:9–28.
- Lambert, J. E. 2010. Primate frugivory and seed dispersal: Implications for the conservation of biodiversity. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 19:165–166.

- Levey, D. J., W. R. Silva, and M. Galetti. 2002. Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution, and conservation. 1st Edition. CABI. New York, New York, United States.
- Levine, J. M., and D. J. Murrell. 2003. The community-level consequences of seed dispersal patterns. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34:549–574.
- Legendre, P., and L. Legendre, 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam, Nederland.
- Lichti, N. I., M. A. Steele, and R. K. Swihart. 2017. Seed fate and decision-making processes in scatter-hoarding rodents. *Biological Reviews* 92:474–504.
- Lieth, H. 1974. *Purposes of a phenology book*. Page (U. of N. C. at C. Hill, Ed.). Eighth edition. Springer Berlin Heidelberg, Chapel Hill, North Carolina, United States.
- Link, A., and A. Di Fiore. 2006. Seed dispersal by spider monkeys and its importance in the maintenance of neotropical rain-forest diversity. *Journal of Tropical Ecology* 22:235–246.
- Loiselle, B. A., and J. G. Blake, 1991. Temporal variation in birds and fruits along an elevational gradient in Costa Rica, *Ecology* 72:180–193.
- Lomáscolo, S. B., and H. M. Schaefer. 2010. Signal convergence in fruits: a result of selection by frugivores? *Journal of Evolutionary Biology* 23:614–624.
- Lomáscolo, S. B., D. J. Levey, R. T. Kimball, B. M. Bolker, and H. T. Alborn. 2010. Dispersers shape fruit diversity in *Ficus* (Moraceae). *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107:14668–14672.
- Lord, J. M. 2004. Frugivore gape size and the evolution of fruit size and shape in southern hemisphere floras. *Austral Ecology* 29:430–436.
- Luna-Nieves, A. L., J. A. Meave, L. P. C. Morellato, and G. Ibarra-Manríquez. 2017. Reproductive phenology of useful Seasonally Dry Tropical Forest trees: Guiding patterns for seed collection and plant propagation in nurseries. *Forest Ecology and Management* 393:52–62.

- Lundberg, J., and F. Moberg. 2003. Mobile link organisms and ecosystem functioning: implications for ecosystem resilience and management. *Ecosystems* 6:87–98.
- Mbatha, K. R., C. T. Downs, and I. V. Nsahlai. 2002. The effects of graded levels of dietary tannin on the epithelial tissue of the gastro-intestinal tract and liver and kidney masses of Boer goats. *Animal Science* 74:579–586.
- Martínez, D., and D. García. 2015. Disentangling habitat use by frugivorous birds: Constant interactive effects of forest cover and fruit availability. *Basic and Applied Ecology* 16:460–468.
- Martin, G. R. 1993. Producing the image. Pages 5–24 in P. Z. H., and H. J. Bischof, editor. *Vision, brain and behaviour in birds*. MIT Press, Cambridge, Massachusetts, United States.
- Martin Schaefer, H., V. Schaefer, and M. Vorobyev. 2007. Are fruit colors adapted to consumer vision and birds equally efficient in detecting colorful signals? *the american naturalist* 169:159–169.
- Martins-Oliveira, L., R. Leal-Marques, C. H. Nunes, A. G. Franchin, and O. M. Júnior. 2012. Forrageamento de *Pitangus sulphuratus* e de *Tyrannus melancholicus* (Aves: Tyrannidae) em habitats urbanos= Foraging behaviour of *Pitangus sulphuratus* and *Tyrannus melancholicus* (Aves: Tyrannidae) in urban habitats. *Bioscience Journal* 28:1038–1050.
- Mazer, S. J., S. E. Travers, B. I. Cook, T. J. Davies, K. Bolmgren, N. J. B. Kraft, N. Salamin, and D. W. Inouye. 2013. Flowering date of taxonomic families predicts phenological sensitivity to temperature: implications for forecasting the effects of climate change on unstudied taxa. *American Journal of Botany* 100:1381–1397.
- Melin, A. D., L. M. Fedigan, C. Hiramatsu, T. Hiwatashi, N. Parr, and S. Kawamura. 2009. Fig foraging by dichromatic and trichromatic *cebus capucinus* in a tropical dry forest. *International Journal of Primatology* 30:753–775.

- Melo, C. 2003. Disponibilidade quantitativa e qualitativa de frutos para avifauna associada ao sub-bosque de fisionomias florestais do bioma Cerrado. Tese de doutorado. Pós-graduação em Ecologia. Universidade de Brasília, 163 p.
- Mello, M. A. R. de, R. de L. Muylaert, R. B. P. Pinheiro, and G. M. F. Ferreira. 2016. Guia para Análise de Redes Ecológicas. Page (Marco Aurelio Ribeiro de Mello et al., Ed.) Aula de Redes Ecológicas. 1ª Edição. Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil.
- Memmott, J., N. M. Waser, and M. V. Price. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 271:2605–2611.
- Michalski, L. J., D. Norris, T. G. De Oliveira, and F. Michalski. 2015. Ecological relationships of meso-scale distribution in 25 neotropical vertebrate species. *PLoS ONE* 10.
- Michalski, F., L. J. Michalski, and A. A. Barnett. 2017. Environmental determinants and use of space by six Neotropical primates in the northern Brazilian Amazon. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 52:187–197.
- Moegenburg, S. M. 2001. 32 Harvest and Management of Forest Fruits by Humans: Implications for Fruit–Frugivore Interactions. Page 479 *Rural Tourism and Recreation: Principles to Practice*. CABI, New York, New York, United States.
- Mouillot, D., J. M. Culioli, D. Pelletier, and J. A. Tomasini. 2008. Do we protect biological originality in protected areas? A new index and an application to the Bonifacio Strait Natural Reserve. *Biological Conservation* 141:1569–1580.
- Moraes, P. D., and J. D. Moraes, 2005. O Amapá em perspectiva. Valcan. Macapá, Amapá, Brasil.
- Morellato, L. P.C. 1991. Fenologia de árvores, arbustos e lianas em uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil. Tese de doutorado, Universidade de Campinas, Campinas, São Paulo, Brasil.

- Morellato, L. P. C., H. F. Leitão-Filho, and L. P. C. Morellato. 1992. Padrões de frutificação e dispersão na Serra do Japi. Pages 112–140 in L.P.C. Morellato, editor. História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil. Editora da UNICAMP/FAPESP Campinas, Campinas, São Paulo, Brasil.
- Morellato, P. C., and H. F. Leita-Filho. 1996. Reproductive phenology of climbers in a southeastern Brazilian forest. *Biotropica* 28:180–191.
- Morellato, L. P. C., M. G. G. Camargo, F. D. Fernanda, B. G. Luize, A. Mantovani, and I. L. Hudson. 2010. The influence of sampling method, sample size, and frequency of observations on plant phenological patterns and interpretation in tropical forest trees. Pages 99–121 *Phenological research*. Springer.
- Morellato, L. P. C., B. Alberton, S. T. Alvarado, B. Borges, E. Buisson, M. G. G. Camargo, L. F. Cancian, D. W. Carstensen, D. F. E. Escobar, and P. T. P. Leite. 2016. Linking plant phenology to conservation biology. *Biological Conservation* 195:60–72.
- Morisette, J. T., A. D. Richardson, A. K. Knapp, J. I. Fisher, E. A. Graham, J. Abatzoglou, B. E. Wilson, D. D. Breshears, G. M. Henebry, and J. M. Hanes. 2009. Tracking the rhythm of the seasons in the face of global change: phenological research in the 21st century. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7:253–260.
- Mourthé, Í. M. C., K. B. Strier, and J. P. Boubli. 2008. Seed predation of *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae) by northern muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*). *Neotropical Primates* 15:40–45.
- Mueller, T., J. Lenz, T. Caprano, W. Fiedler, and K. Böhning-Gaese. 2014. Large frugivorous birds facilitate functional connectivity of fragmented landscapes. *Journal of applied ecology* 51:684–692.
- Muller-Landau, H. C., S. J. Wright, O. Calderón, S. P. Hubbell, R. B. Foster, D. J. Levey, W. R. Silva, and M. Galetti. 2002. Assessing recruitment limitation: concepts, methods and case-studies from a tropical forest. Pages 35–53 *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation. Third International Symposium-Workshop on Frugivores and Seed Dispersal*. CABI Publishing, São Pedro, São Paulo, Brasil.

- Muller-Landau, H. C., S. J. Wright, O. Calderón, R. Condit, and S. P. Hubbell. 2008. Interspecific variation in primary seed dispersal in a tropical forest. *Journal of Ecology* 96:653–667.
- Muñoz, M. C., H. M. Schaefer, K. Böhning-Gaese, and M. Schleuning. 2016. Importance of animal and plant traits for fruit removal and seedling recruitment in a tropical forest. *Oikos* 126:823–832.
- Nathan, R. 2006. Long-distance dispersal of plants. *Science* 313:786–788.
- Nathan, R., and H. C. Muller-Landau. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in ecology & evolution* 15:278–285.
- Newstrom, L. E., G. W. Frankie, H. G. Baker, and R. K. Colwell. 1994. Diversity of long-term flowering patterns. Pages 142–160 in L. McDade, K. Bawa, H. Hespeneide, and G. Hartshorn, editors. *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*. X. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, United States.
- Nhung, D. T. T., P. N. Bung, N. T. Ha, and T. K. Phong. 2010. Changes in lycopene and beta carotene contents in aril and oil of gac fruit during storage. *Food Chemistry* 121:326–331.
- Norconk, M. 1990. Mechanisms promoting stability in mixed *Saguinus mystax* and *S. fuscicollis* troops. *American Journal of Primatology* 21:159–170.
- Norconk, M. A., and W. G. Kinzey. 1994. Challenge of neotropical frugivory: travel patterns of spider monkeys and bearded sakis. *American Journal of Primatology* 34:171–183.
- Norconk, M. A., and M. Veres. 2011. Physical properties of fruit and seeds ingested by primate seed predators with emphasis on sakis and bearded sakis. *The Anatomical Record* 294:2092–2111.
- Olesen, J. M., J. Bascompte, Y. L. Dupont, H. Elberling, C. Rasmussen, and P. Jordano. 2011. Missing and forbidden links in mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 278:725–732.

- Ollerton, J., R. Winfree, and S. Tarrant. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120:321–326.
- Opler, P. A., G. W. Frankie, and H. G. Baker. 1976. Rainfall as a factor in the release, timing, and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography* 3:231–236.
- Ortiz-Pulido, R., and V. Rico-Gray. 2000. The effect of spatio-temporal variation in understanding the fruit crop size hypothesis. *Oikos* 91:523–527.
- Osorio, D., A. C. Smith, M. Vorobyev, and H. M. Buchanan-Smith. 2004. Detection of fruit and the selection of primate visual pigments for color vision. *The American Naturalist* 164:696–708.
- Oksanen, J. F., G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. H. H. Stevens and H. Wagner. 2011. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 1.17-6. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Palacio, F. X., M. Valoy, F. Bernacki, M. S. Sánchez, M. G. Núñez-Montellano, O. Varela, and M. Ordano. 2015. Bird fruit consumption results from the interaction between fruit-handling behaviour and fruit crop size. *Ethology Ecology & Evolution* 29:1–14.
- Parciak, W. 2002. Seed size, number, and habitat of a fleshy-fruited plant: consequences for seedling establishment. *Ecology* 83:794–808.
- Pavoine, S., S. Ollier, and A. Dufour. 2005. Is the originality of a species measurable? *Ecology Letters* 8:579–586.
- Pegman, A. P. M., G. L. W. Perry, and M. N. Clout. 2017. Size-based fruit selection by a keystone avian frugivore and effects on seed viability. *New Zealand Journal of Botany* 55:118–133.
- Peres, C. A., T. A. Gardner, J. Barlow, J. Zuanon, F. Michalski, A. C. Lees, I. C. G. Vieira, F. M. S. Moreira, and K. J. Feeley. 2010. Biodiversity conservation in human-modified Amazonian forest landscapes. *Biological Conservation* 143:2314–2327.

- Pianka, E. R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4:53–74.
- Pijl, L. van der. 1957. The dispersal of plants by bats (chiropterochory). *Acta Botanica Neerlandica* 6:291-315.
- Pizo, M. A., and M. Galetti. 2010. Métodos e perspectivas da frugivoria e dispersão de sementes por aves. Pages 493–506 *in* V. P. & J. C.-J. S. Von Matter, F. C. Straube, I. Accordi, editor. Von Matter, S., F. C. Straube, I. Accordi, V. Piacentini, and J. F. Cândido-Jr. *Ornitologia e Conservação: Ciência Aplicada, Técnicas de Pesquisa e Levantamento*. Technical. Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil.
- Plein, M., L. Längsfeld, E. L. Neuschulz, C. Schultheiß, L. Ingmann, T. Töpfer, K. Böhning-Gaese, and M. Schleuning. 2013. Constant properties of plant–frugivore networks despite fluctuations in fruit and bird communities in space and time. *Ecology* 94:1296–1306.
- Poulsen, J. R., C. J. Clark, E. F. Connor, and T. B. Smith. 2002. Differential resource use by primates and hornbills: implications for seed dispersal. *Ecology* 83:228–240.
- Pratt, T. K., and E. W. Stiles. 1983. How long fruit-eating birds stay in the plants where they feed: implications for seed dispersal. *The American Naturalist* 122:797–805.
- R Core Team. 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna. Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rathcke, B. and E. P. L. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16:179–214.
- Ramos-Robles, M., E. Andresen, and C. Díaz-Castelazo. 2016. Temporal changes in the structure of a plant-frugivore network are influenced by bird migration and fruit availability. *PeerJ* 4:e2048.
- Remis, M. J. 2006. The role of taste in food selection by African apes: Implications for niche separation and overlap in tropical forests. *Primates* 47: 56–64.

- Ricklefs, R. 1996. *A Economia da Natureza*. Third edition. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil.
- Russo, S. E. 2003. Responses of dispersal agents to tree and fruit traits in *Virola calophylla* (Myristicaceae): Implications for selection, *Oecologia* 136:80–87.
- Russo, S. E., and C. A. Chapman. 2011. Primate seed dispersal: Linking behavioural ecology and forest community structure. *Primates in Perspective* 2:523–534.
- Santos, G. M. M., W. Dattilo, and S. J. Presley. 2014. The seasonal dynamic of ant-flower networks in a semi-arid tropical environment. *Ecological entomology* 39:674–683.
- Sartore, E. R., and N. R. dos Reis. 2012. Relacionando dieta e horários de captura entre duas espécies de morcegos frugívoros (Chiroptera, Phyllostomidae, Stenodermatinae). *Semina: Ciências Biológicas e da Saúde* 33:65–76.
- Schaefer, H. M., and V. Schaefer. 2007. The evolution of visual fruit signals: concepts and constraints. Page (D. A. Dennis, A. J., Schupp, E. W., Green, R. J., Westcott, Ed.) *Seed dispersal: theory and its application in a changing world*. Wallingford, UK: CAB International. CAB International. Wallingford.
- Schaefer, H. M. 2011. Why fruits go to the dark side. *Acta Oecologica* 37:604–610.
- Schlumpberger, B. O., A. A. Cocucci, M. Moré, A. N. Sérsic, and R. A. Raguso. 2009. Extreme variation in floral characters and its consequences for pollinator attraction among populations of an Andean cactus. *Annals of Botany* 103:1489–1500.
- Schupp, E. W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. Pages 15–29 in T. H. F. and A. Estrada, editor. *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects*. Springer, Logan.
- Schupp, E. W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82:399–409.
- Schupp, E. W., P. Jordano, and J. M. Gómez. 2010. Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist* 188:333–353.

- Schmidt, V., H. Martin Schaefer, and H. Winkler. 2004. Conspicuousness, not colour as foraging cue in plant–animal signalling. *Oikos* 106:551–557.
- Scole, D., and C. Tucker. 1993. Tropical deforestation and habitat fragmentation in the Amazon: satellite data from 1978 to 1988. *Science* 260:1905.
- Sick, H. 1997. *Ornitologia Brasileira*. Page Rio de Janeiro: Nova Fronteira. Fourth edition. Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil.
- Sigrist, T. 2013. *Avifauna brasileira: guia de campo Avis Brasilis*. 3° Edition. Avis Brasilis Editora, São Paulo, São Paulo, Brasil.
- Silva, A. M., and C. de Melo. 2011. Frugivory and seed dispersal by the Helmeted Manakin (*Antilophia galeata*) in forests of Brazilian Cerrado. *Ornitologia Neotropical* 22:69–77.
- Simpson, S. J., R. M. Sibly, K. P. Lee, S. T. Behmer, and D. Raubenheimer. 2004. Optimal foraging when regulating intake of multiple nutrients. *Animal behaviour* 68:1299–1311.
- Singh, K. P., and C. P. Kushwaha. 2005. Diversity of flowering and fruiting phenology of trees in a tropical deciduous forest in India. *Annals of Botany* 97:265–276.
- Smith, A. D., and S. R. McWilliams. 2014. Fruit removal rate depends on neighborhood fruit density, frugivore abundance, and spatial context. *Oecologia* 174:931–942.
- Snow, D.W. 1965. A possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in tropical forest. *Oikos* 15:274-281.
- Snow, D. W. 1981. *Tropical Frugivorous Birds and Their Food Plants: A World Survey*. *Biotropica* 13:1–14.
- SNUC – Sistema Nacional de Unidades de Conservação da Natureza: Lei nº 9.985, de 18 de julho de 2000; Decreto nº 4.340, de 22 de agosto de 2002; Decreto nº 5.746, de 5 de abril de 2006. 2000. Page 80 Ministério Do Meio Ambiente.
- Sobral, M., A. R. Larrinaga, and J. Guitián. 2010. Do seed-dispersing birds exert selection on optimal plant trait combinations? Correlated phenotypic selection on the fruit and seed size of hawthorn (*Crataegus monogyna*). *Evolutionary Ecology* 24:1277–1290.

- Spiegel, O., and R. Nathan. 2007. Incorporating dispersal distance into the disperser effectiveness framework: frugivorous birds provide complementary dispersal to plants in a patchy environment. *Ecology letters* 10:718–728.
- Stevenson, P. R. 1996. Censos diurnos de mamíferos y algunas aves de gran tamaño en el Parque Nacional Tinigua, Colombia. *Universitas Scientiarum* 3:67–81.
- Stevenson, P. R., M. J. Quinones, and J. A. Ahumada. 2000. Influence of fruit availability on ecological overlap among four neotropical primates at Tinigua National Park, Colombia. *Biotropica* 32:533–544.
- Stevenson, P. R. 2007. Estimates of the number of seeds dispersed by a population of primates in a lowland forest in western Amazonia. Pages 340–362 *in* S. J. G., D. A. W. Andrew, J. Dennis; and W. Eugene , editor. *Seed dispersal: Theory and its application in a changing world*. Cambridge, England.
- Stevenson, P. R., A. Link, S. González-Caro, and M. F. Torres-Jiménez. 2015. Frugivory in canopy plants in a western Amazonian forest: Dispersal systems, phylogenetic ensembles and keystone plants. *Plos One* 10:1–22.
- Stoner, K. E., and M. Henry. 2011. Seed Dispersal and Frugivory in Tropical Ecosystems *Sc Ls Sc Ls*. International Commission on Tropical Biology and Natural Resources 360:163–166.
- Suárez, O. V., and S. M. Bonaventura. 2001. Habitat use and diet in sympatric species of rodents of the low Paraná delta, Argentina. *Mammalia* 65:167–176.
- Svenning, J. C. 2001. On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and diversification of neotropical rain-forest palms (Arecaceae). *The Botanical Review* 67:1–53.
- Talora, D. C., P. C. Morellato, 2000. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 23:13–26.
- Takemoto, K., S. Kanamaru, and W. Feng. 2014. Climatic seasonality may affect ecological network structure: Food webs and mutualistic networks. *Biosystems* 121:29–37.

- Tannus, J. L. S., M. A. Assis, and L. P. C. Morellato. 2006. Fenologia reprodutiva em campo sujo e campo úmido numa área de cerrado no sudeste do Brasil, Itirapina-SP. *Biota Neotropica* 6:1–27.
- Terborgh, J. 1986. Community aspects of frugivory in tropical forests. Pages 371–384. *Frugivores and seed dispersal*. Springer Netherlands, New Jersey, United States.
- Terborgh, J. 1986. Keystone plant resources in the tropical forest. Pages 330–344 *in* M. E. SOULE, editor. *Conservation Biology, the Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer Associates. Sunderland, UK.
- Terborgh, J., N. Pitman, M. Silman, H. Schichter, and P. Núñez. 2002. Maintenance of tree diversity in tropical forests. Pages 1–17 *in* D. J. W. R. S. and M. G. Levey, editor. *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CABI Publishing. Wallingford, Connecticut, England.
- Terborgh, J. 2012. Enemies maintain hyperdiverse tropical forests. *The American Naturalist* 179:303–314.
- TerSteege, H., N. C. A. Pitman, D. Sabatier, C. Baraloto, R. P. Salomão, J. E. Guevara, O. L. Phillips, C. V. Castilho, W. E. Magnusson, and J. F. Molino. 2013. Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science* 342:325–336.
- Ungar, P. S. 2010. *Mammal teeth: origin, evolution, and diversity*. Johns Hopk. Professional and Scholarly Publishing, Baltimore, Maryland, United States.
- Uriarte, M., M. Anciães, M. T. B. Da Silva, P. Rubim, E. Johnson, and E. M. Bruna. 2011. Disentangling the drivers of reduced long-distance seed dispersal by birds in an experimentally fragmented landscape. *Ecology* 92:924–937.
- Valenta, K., K. A. Brown, R. R. Rafaliarison, S. A. Styler, D. Jackson, S. M. Lehman, C. A. Chapman, and A. D. Melin. 2015. Sensory integration during foraging: the importance of fruit hardness, colour, and odour to brown lemurs. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 69:1855–1865.

- Valenta, K., K. A. Brown, A. D. Melin, S. K. Monckton, S. A. Styler, D. A. Jackson, and C. A. Chapman. 2015. It's not easy being blue: Are there olfactory and visual trade-offs in plant signalling? *PLoS ONE* 10:1–14.
- Van der Pijl, L. 1982. *Principles of dispersal in higher plants*. Third edition. Springer, Berlin, Berlin, Deutschland.
- van Schaik, C. P., J. W. Terborgh, and S. J. Wright. 1993. The Phenology of Tropical Forests: Adaptive Significance and Consequences for Primary Consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:353–377.
- Vander Wall, S. B. 2010. How plants manipulate the scatter-hoarding behaviour of seed-dispersing animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365:989–997.
- Vargas, P., Y. Arjona, M. Nogales, and R. H. Heleno. 2015. Long-distance dispersal to oceanic islands: success of plants with multiple diaspore specializations. *AoB Plants* 7:1–9.
- Vieira, E. M., N. F. Camargo, and N. Cáceres. 2012. *Uso do espaço vertical por marsupiais brasileiros*. Pages 347–363 *Os marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e conservação*. Second edition. Editora da Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, Campo Grande, Mato Grosso do Sul, Brasil.
- Vulinec, K. 2000. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae), monkeys, and conservation in Amazonia. *Florida Entomologist* 83:229–241.
- Wang, B. C., and T. B. Smith. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology & Evolution* 17:379–386.
- Whelan, C. J., D. G. Wenny, and R. J. Marquis. 2008. Ecosystem services provided by birds. *Annals of The New York Academy of Sciences* 1134:25–60.
- Whitney, K. D. 2005. Linking frugivores to the dynamics of a fruit color polymorphism. *American Journal of Botany* 92:859–867.

- Wheelwright, N. T. 1991. How long do fruit-eating birds stay in the plants where they feed? *Biotropica* 23:29–40.
- Wilson, D. E., and D. M. Reeder. 2005. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. Page (D. E. W., and D. M. Reeder, Ed.). Third edition. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, United States.
- Wright, S. J. 2003. The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6:73–86.
- Wright, P. C., S. R. Tecot, E. M. Erhart, A. L. Baden, S. J. King, and C. Grassi. 2011. Frugivory in four sympatric lemurs: Implications for the future of Madagascar's forests. *American Journal of Primatology* 73:585–602.
- Wunderle, J. M. 1997. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* 99:223–235.
- Yumoto, T., K. Kimura, and A. Nishimura. 1999. Estimation of the retention times and distances of seed dispersed by two monkey species, *Alouatta seniculus* and *Lagothrix lagotricha*, in a Colombian forest. *Ecological Research* 14:179–191.

11. MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela 17- Árvores que não foram visitadas por frugívoros, junto com o mês que foram monitoradas.

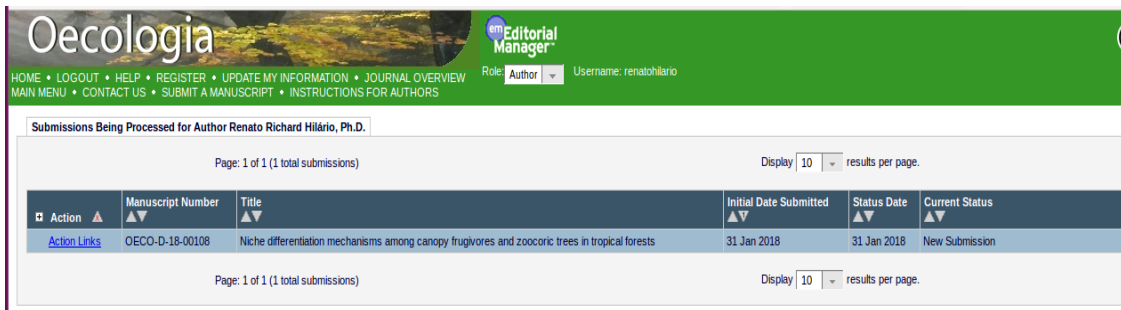
Árvores –focais não visitadas	Mês em que foi monitorada
<i>Manilkara huberi</i> (Ducke) Standl.	Janeiro
<i>Pouteria peruviansis</i> (Aubrév.) Bernardi	Janeiro
<i>Neea floribunda</i> Poepp. & Endl.	Janeiro
<i>Duroia macrophylla</i> Huber	Fevereiro
<i>Duroia macrophylla</i> Huber	Fevereiro
<i>Ocotea nigrescens</i> Vicent.	Fevereiro
<i>Duroia macrophylla</i> Huber	Fevereiro
<i>Myrcia floribunda</i> Miq.	Fevereiro
<i>Neea madeirana</i> Standl.	Fevereiro
<i>Roucheria punctata</i> (Ducke) Ducke	Março
<i>Siparuna decipiens</i> (Tul.) A.DC.	Março
<i>Siparuna</i> sp.	Março
<i>Guatteria olivacea</i> R.E.Fr.	Março
<i>Manilkara huberi</i> (Ducke) Standl.	Março
<i>Manilkara huberi</i> (Ducke) Standl.	Março
<i>Theobroma subincanum</i> Mart.	Março
<i>Roucheria punctata</i> (Ducke) Ducke	Abril
<i>Guatteria hypoglauca</i> Standl.	Abril
<i>Licania bracteata</i> Prance	Abril
<i>Licania bracteata</i> Prance	Abril
<i>Theobroma subincanum</i> Mart.	Abril
<i>Theobroma subincanum</i> Mart.	Abril
<i>Manilkara bidentata</i> (A.DC.) A.Chev.	Maio
<i>Buchenavia grandis</i> Ducke	Maio
<i>Siparuna decipiens</i> (Tul.) A.DC.	Maio
<i>Licania octandra</i> (Hoffmanns. ex Schult.) Kuntze	Maio
<i>Manilkara huberi</i> (Ducke) Standl.	Junho
<i>Goupia glabra</i> Aubl.	Junho
<i>Protium trifoliatum</i> Engl.	Junho
<i>Pouteria peruviansis</i> (Aubrév.) Bernardi	Junho
<i>Ocotea percurrans</i> Vicent.	Junho
<i>Theobroma subincanum</i> Mart.	Junho
<i>Buchenavia congesta</i> Ducke	Junho
<i>Micropholis guyanensis</i> (A.DC.) Pierre	Junho
<i>Goupia glabra</i> Aubl.	Julho
<i>Sextonia rubra</i> (Mez) van der Werff	Julho
<i>Sextonia rubra</i> (Mez) van der Werff	Julho
<i>Micropholis guyanensis</i> (A.DC.) Pierre	Julho
<i>Miconia pyrifolia</i> Naudin	Julho
<i>Sextonia rubra</i> (Mez) van der Werff	Julho
<i>Ocotea puberula</i> (Rich.) Nees	Agosto
<i>Guatteria citriodora</i> Ducke	Agosto
<i>Micropholis guyanensis</i> (A.DC.) Pierre	Agosto

<i>Hirtella bicornis</i> Mart. & Zucc.	Agosto
<i>Hirtella rodriguesii</i> Prance	Agosto
<i>Pouteria engleri</i> Eyma	Agosto
<i>Myrcia grandis</i> McVaugh	Setembro
<i>Eugenia cupulata</i> Amshoff	Setembro
<i>Eugenia cupulata</i> Amshoff	Setembro
<i>Ocotea percurrrens</i> Vicent.	Setembro
<i>Siparuna monogyna</i> Jangoux, Jacques Ivan G.	Setembro
<i>Pourouma tomentosa</i> Mart. ex Miq	Setembro

12. ARTIGO CIENTÍFICO

Niche differentiation mechanisms among canopy frugivores and zoocoric trees in tropical forests

Artigo submetido ao periódico “Oecologia”



The screenshot shows the Editorial Manager interface for the journal Oecologia. The header includes the journal name, navigation links (HOME, LOGOUT, HELP, REGISTER, UPDATE MY INFORMATION, JOURNAL OVERVIEW, MAIN MENU, CONTACT US, SUBMIT A MANUSCRIPT, INSTRUCTIONS FOR AUTHORS), and user information (Role: Author, Username: renatohilario). The main content area is titled "Submissions Being Processed for Author Renato Richard Hilário, Ph.D." and shows a table of submissions. The table has columns for Action, Manuscript Number, Title, Initial Date Submitted, Status Date, and Current Status. One submission is listed with Manuscript Number OEEO-D-18-00108 and Title "Niche differentiation mechanisms among canopy frugivores and zoocoric trees in tropical forests". The submission was initially submitted on 31 Jan 2018 and has a current status of "New Submission".

Page: 1 of 1 (1 total submissions) Display 10 results per page.

Action	Manuscript Number	Title	Initial Date Submitted	Status Date	Current Status
Action Links	OEEO-D-18-00108	Niche differentiation mechanisms among canopy frugivores and zoocoric trees in tropical forests	31 Jan 2018	31 Jan 2018	New Submission

Page: 1 of 1 (1 total submissions) Display 10 results per page.

Niche differentiation mechanisms among canopy frugivores and zoocoric trees in tropical forests*

Felipe Todeschini¹· José Julio de Toledo¹· Renato Richard Hilário¹

¹Postgraduate Program in Tropical Biodiversity, Federal University of Amapá, Rodovia JK, Jardim Marco Zero, Macapá-AP, Brazil – 68.903-419

Corresponding author: Renato R. Hilário; e-mail: renatohilario@gmail.com; phone: +55 96 981021161

This paper is novel because it evaluates niche segregation considering various pairs of frugivores and trees, including a large set of variables and investigating temporal niche segregation.

*RRH originally formulated the idea. RRH and JJT developed the methodology. FT conducted fieldwork. RRH and FT analyzed the data. RRH and FT wrote the manuscript. JJT provided editorial advice.

Abstract

This study aimed to investigate morphological and temporal niche segregation mechanisms between zoocoric trees and between canopy frugivores in a tropical forest. We recorded which frugivore species fed on 72 trees and whether these frugivores swallowed the seeds. Each tree was monitored only once from 7:00 to 17:00 between Jan-2017 and Sep-2017. We evaluated the factors that affected five dependent variables (frugivore size, feeding bout duration, whether the seeds were swallowed or not, richness and abundance of frugivores visiting each tree) and tested if taxonomic groups of frugivores visited the trees at different fruiting seasons. We observed fruit consumption in 20 of the focal trees. In total, 73 frugivore individuals from 22 species visited the trees. Harder and heavier fruits were consumed by larger frugivores, while seed size was inversely correlated with frugivore size. Smaller and lighter fruits had their seeds ingested more frequently. Taxonomic groups differed in the time of arrival at fruiting trees, but not in the fruiting season in which they visit the trees. The number of individuals recorded in the focal trees were affected by fruit hardness and color, seed size and tree diameter at breast height (DBH). None of the evaluated variables affected the richness of frugivores that visited the trees. We concluded that fruit morphology (weight, hardness, color and seed size) and the size of the trees (DBH) are niche segregation mechanisms between zoocoric trees, while size and time of the day are niche segregation mechanisms between frugivores.

Keywords Frugivory · Plant-animal interactions · Seed dispersal · Primates · Birds

Introduction

Frugivory is a mutualistic relationship in which animals gain food while plants may have their seeds dispersed. This relationship became very important to tropical plants, and between 50% and 90% of the tropical trees and shrubs depend on animals to disperse their seeds (Bastolla et al. 2009). Having their seeds dispersed is beneficial to plants by reducing competition, parasitism and predation over seedlings (Howe and Smallwood 1982; Ollerton et al. 2011).

Birds and mammals are the main tropical frugivores and feed on up to 75% of the fruit species throughout the tropics (Howe and Smallwood 1982; Uriarte et al. 2011). Between 25% and 35% of the Neotropical birds are frugivores (Pizo and Galetti 2010). Among mammals, primates are the main arboreal frugivores (Chapman and Onderdonk 1998; Yumoto et al. 1999; Fleming and Kress 2011). Seed dispersal by primates is important since these animals can swallow larger seeds than most birds and bats (Chapman and Onderdonk 1998; Yumoto et al. 1999; Bravo 2009).

Tropical forests are the most biodiverse environments in the world. Ecological theory considers that species need to present some niche differentiation to coexist. Plants may present spatial niche segregation when each species present a better performance in a different environment (Svenning 2001; Kraft et al. 2008). Plants also may present temporal niche segregation when different species produce flowers and fruits at different times of the year (Rathcke and Lacey 1985; van Schaik et al. 1993; Günter et al. 2008). There is also a morphological niche segregation, when plants occupy different vertical strata and produce morphologically different fruits and flowers, which attract different frugivores and pollinators (Pavoine et al. 2005; Mouillot et al. 2008; Dehling et al. 2016). These niche differentiation mechanisms directly affect frugivory since plant phenology and spatial distribution, and the nutritional content and morphology of fruits are relevant for frugivore's feeding choices (Flörchinger et al. 2010; Gautier-Hion et al. 1985).

Frugivorous animals also present niche differentiation, that may be spatial, when distinct frugivore species occupy different vegetation types or different vertical strata (Norconk 1990; Poulsen et al. 2002), or morphological/behavioral, when different species feed on fruits with distinct colors, shapes and sizes. For example, gape size limits the size of the fruits that a frugivore can ingest (Galetti et al.

2013). There may also be a temporal niche segregation between frugivores. This occurs, for example, when larger bodied species feed on unripe fruits to take advantage over other species that cannot handle the tannins present in these fruits (Remis 2006).

Understanding niche segregation mechanisms is, therefore, essential to explain the high diversity of tropical forests. Nevertheless, most studies that investigate niche segregation related to frugivory focus only on a few pairs of species, what are not enough to understand niche segregation patterns at the community level. In addition, temporal niche segregation between frugivores is poorly evaluated. Then, this study aims to evaluate how the characteristics of fruits, seeds and trees affect fruit consumption by canopy frugivores and how the attributes of these frugivores are related to fruit consumption in a tropical forest. We also evaluate whether there is niche segregation between canopy frugivores.

Material and Methods

Study site

The present study took place in Amapá National Forest (ANF), which is located in the Northeastern extreme of the Brazilian Amazon, in the Guiana Shield. ANF protects 459,867 ha of evergreen forests (ICMBio 2014) and is surrounded by other two protected areas: Amapá State Forest and Mountains of Tumucumaque National Park (ICMBio 2014). Therefore, ANF is composed mostly by pristine forests. The climate in ANF is Af in Köppen's classification (tropical forest climate). Maximum and minimum temperatures oscillate around 32°C and 22°C, respectively. Annual rainfall averages 2284 mm and is concentrated between December and July. Nevertheless, rainfall typically is higher than 60 mm even in the driest months (ICMBio 2014).

A 5 x 5 km square grid of trails of the Research Program on Biodiversity (PPBio - <https://ppbio.inpa.gov.br/en/home>) is located in the Southern region of ANF (Fig. 1) and there are thirty vegetation plots (40 x 250 m) within this grid (ICMBio 2014).

Sampling design

The present study was carried in five of the 30 vegetation plots in the PPBio grid (Fig. 1). We identified the zoocoric trees (>10 cm of Diameter at Breast Height – DBH) in the plots and recorded their DBH since it is correlated with the fruit production of the trees (Chapman and Onderdonk 1998). The trees were identified by an experienced parobotanist, and classified according to Bremer et al. (2009). We selected 942 trees pertaining to genera which had three or more individuals in the five plots to allow at least 30 hours of observation for each genus.

We recorded on a monthly basis whether the selected trees were bearing ripe fruits between Nov-2016 and Sep-2017. Trees were observed with 10×42 binoculars and we classified the fruiting seasons of each tree monthly according to Table 1.

We used the focal-tree method (Galleti et al. 2013) to record which frugivore species fed on each tree and whether these frugivores swallowed or discarded the seeds. In order to keep independence among samples, each tree was monitored only once throughout the study during a month in which it was bearing fruits. In total, we monitored 72 trees from Jan-2017 to Sep-2017. We selected the trees in a way that each genus had a minimum of three and a maximum of six trees monitored (Table 3). We observed the trees with 10×42 binoculars from 7:00 to 17:00. The observer adopted discreet posture, wearing camouflage clothes and avoiding the emission of sounds to minimize his visualization by the frugivores. We did not register terrestrial and/or nocturnal frugivores.

We recorded the time each frugivore/group entered the fruiting tree and the time it spent there. We used a field guide (Sigrist 2013) to identify the bird species and record their body length. The body length of primates was obtained in Bicca-Marques et al. (2011). Frugivore species were classified in the following taxonomic groups: Passeriformes, Piciformes, Psittaciformes, Trogoniformes and Primates.

For each monitored tree, we recovered at least one ripe fruit (average=3.55; standard-deviation=2.946; range=1-14) fallen on the ground to record fruit characteristics. We used a caliper to record fruit length and width and calculated a fruit size index by multiplying fruit length by width. We recorded

fruit hardness with a penetrometer ($0.5\text{--}24\text{ Kg cm}^{-2}$), registering the strength needed to puncture the fruit husk (Mourthé et al. 2008). Fruit weight was measured with spring scales.

The number of seeds in each fruit was registered. Given their great number of seeds, we considered arbitrarily the value of 100 seeds in *Miconia* spp. fruits. We calculated a seed size index by multiplying seed length by width. The smallest seeds were considered as having 0.01 cm size, since it is the smallest division of the caliper.

Statistical Analyses

We used Pearson's correlations to test whether frugivore richness and abundance depended on the number of monitored trees in each month. To examine mechanisms of niche segregation between frugivores and trees, we evaluated the factors that affect five dependent variables: frugivore size, feeding bout duration, whether the seeds were swallowed or not, richness and abundance of frugivores visiting each tree. We ran generalized linear models in a multi-model inference approach in the software R (R Core Team 2017), package MuMIn (Barton 2009). We created five full models (one to each dependent variable – Table 2) including the independent variables that we hypothesized that can affect the dependent variables. Then, we tested every possible combination of independent variables and ranked the models based in their AICc (Akaike's Information Criterion corrected for small samples). ΔAICc values (difference between the AICc of a given model and the AICc of the best model) were used to calculate Akaike weights, and these Akaike weights were used to average the models and calculate importance values for each independent variable (Burnham and Anderson 2004). We only considered those models with $\Delta\text{AICc} \leq 3.0$. Variables were considered important when their importance value was >4.0 (Burnham 2015) and presented significant p values ($p < 0.05$) in the conditionally averaged models. Since some independent variables were correlated, we calculated Variance Inflation Factors (VIF) with the package car (Fox and Weisberg, 2011) and excluded those models that contained at least one $\text{VIF} > 3.0$ (Quinn and Keough 2002). The sampling units of these

analyses were the feeding bouts (frugivore size, whether the seed was swollen or not, and length of the feeding bout) or the focal trees (frugivore richness and abundance).

We also tested if the duration of the feeding bouts differed between taxonomic groups through an ANOVA with Tukey post-hoc test. We used a Chi-square test to verify whether the different taxonomic groups of frugivores visited the trees at different fruiting seasons, considering feeding bouts as sampling units. Given the low number of visits for some taxonomic groups, we collapsed all non-passerine birds into one category, and compared them with passeriformes and primates.

Results

In total, 73 frugivore individuals visited the focal trees during the study. The number of frugivore individuals presented a bimodal pattern, with peaks in January (17 individuals) and July (20 individuals – Figure 2). August and September were the months in which we recorded the highest number of species visiting the focal trees (Figure 2). In total, 22 species (20 species of birds and two of primates) were recorded consuming fruits on the focal trees. Neither the number of individuals ($r = -0.0337$; $df = 7$; $p = 0.9314$), nor the number of species ($r = 0.4473$; $df = 7$; $p = 0.2273$) were correlated with the number of focal trees monitored in the same month (Figure 2).

All the frugivores observed in this study consumed only ripe fruits. The percentage of trees bearing ripe fruits was low between January and March (about 4%) and increased steadily until reaching the level of 18% in August and September (Figure 2).

We observed fruit consumption in 20 (27.8%) of the 72 focal trees (Table 3). Coincidentally with fruit availability, frugivory was more prevalent in August and September, when we observed fruit consumption in 40% of the focal trees.

Fruit weight and hardness and seed size were important to explain the size of the frugivores that visited the focal trees: harder and heavier fruits were consumed by larger frugivores, while seed size

was inversely correlated with frugivore size (Table 4). Fruit weight and size, as well as frugivore size were important to predict whether the seeds were swollen or not (Table 5). Larger frugivores ingest seeds more than smaller ones. Smaller and lighter fruits have their seeds ingested more frequently. Regarding temporal niche segregation between taxonomic groups, primates arrive later to forage in the trees when compared to Psittaciformes and Piciformes ($F_{4,39}=3.771$; $p=0.011$; Table 6). Most of the frugivory that we observed took place during the morning (65.8%). There was no difference in the frequency of visits of different taxonomic groups in the different fruiting seasons (Chi-square=5.4088; $df=4$; $p\text{-value}=0.2479$).

None of the independent variables that we tested were important to predict the number of frugivore species that fed on the focal trees (Table 7). Nevertheless, the number of individuals recorded in the focal trees were affected by fruit hardness and color, seed size and tree DBH (Table 8). Trees with hard fruits and larger DBH were more visited, while trees with red fruits and with smaller seeds were less visited.

Taxonomic group was important to explain the duration of feeding bouts (Table 9) and Piciformes stayed in the focal trees longer than other taxa (Figure 3).

Discussion

This study evidenced that fruit traits determines which frugivores will feed on them and affect the probability of fruits and seeds being ingested by frugivores. Frugivore size is among the most important niche segregation factors between frugivores, and larger frugivores are able to feed on heavier and harder fruits, what is explained by their greater strength and larger gape. Larger frugivores also consume fruits with smaller seeds and swallow the seeds more frequently than smaller frugivores. Thus, larger frugivores ingest fruits with smaller seeds because they swallow the whole fruit, instead of discarding the seeds. By ingesting the seeds, larger frugivores become better seed dispersers than smaller ones (Jordano et al. 2007; Lenz et al. 2011).

Larger sizes are advantageous to frugivores, allowing them to feed on a larger range of fruits (Ford and Davis 1992; Hasui et al. 2009; Campos-Arceiz and Blake 2011; this study). Conversely, larger frugivores also have a higher energetic demand (Campos-Arceiz and Blake 2011; Hawes and Peres 2014), what poses a challenge to these animals, especially during scarcity periods, when they need to rely on other food items to complement their diets (Rosenberger 1992; Chapman et al. 1995; Hawes e Peres 2014). Nonetheless, larger frugivores, such as ramphastids and primates accounted for 38% of the feeding bouts in our study, highlighting the role of these groups to biodiversity maintenance in tropical forests.

Beyond the morphology, timing is also a niche segregation factor between frugivores. Birds visit fruiting trees earlier than primates during the day, obtaining a competition advantage over them. Indeed, most of the frugivory occurs in the morning, when frugivores feed on the fruits that became ripe during the night before they become depleted (Howe 1977; Sartore and Reis 2012; Stevenson et al. 2015).

We did not detect differences between frugivores in the time of the fruiting season (early season, mid-season or late season) that they visit the fruiting trees. The fact that no frugivore fed on unripe fruits may help to explain this. However, even frugivores that only feed on ripe fruits may visit the trees in different times (Howe, 1977). Sampling design can also be an explanation to this result, given that we monitored each tree only once and evaluated the phenology monthly, what may not be enough to classify adequately the trees' fruiting seasons.

Ramphastids stayed in the trees longer than other birds and primates. Explaining this difference between taxonomic groups is not straightforward (Wheelwright 1991). Indeed, factors such as predation risk, the importance of fruits in the animal's diet, and other activities performed away from the fruiting trees (e.g. incubation and sexual display) may play a role in the time spent in the fruiting trees (Howe 1977; Pratt and Stiles 1983; Wheelwright 1991; Francisco et al. 2007; Costantini 2014). Thus, we cannot draw further conclusions without exploring deeper the biology of each taxonomic group, including what each frugivore does away from the feeding trees (Wheelwright 1991).

We found that fruit morphology (weight, hardness, color and seed size) and the size of the trees (DBH) are niche segregation mechanisms between zoocoric trees. Trees can select the size of frugivores that visit them through the weight and hardness of the fruits and the size of the seeds. By selecting the size of the frugivores, trees will also select seed dispersal distance (Jordano et al. 2007; Galetti et al. 2008). Trees also can maximize seed ingestion (and dispersal) by producing smaller and lighter fruits.

Trees also can increase the number of frugivores that visit them through fruit color and hardness and seed size. The relationships between fruit hardness and the number of frugivores in this study is partially related to the fact that one of the trees with harder fruits (*Virola michelii*) was highly visited by large frugivores (*Ateles paniscus* and *Ramphastos vitellinus*). Therefore, frugivore size may explain the relationship between fruit hardness and the number of frugivores that visit a given tree. The increased visitation in small seeded trees may be related to a preference of frugivores to feed on fruits that maximize the pulp:seed ratio. Large seeds occupy greater volumes in the frugivore's gut, limiting the amount of pulp that a frugivore can ingest and digest and/or speeding gut transit time, what reduces fruit digestibility (Lambert 1999; Stevenson et al. 2005).

Fruit color is important to attract frugivores (Lomáscolo et al. 2010; Schaefer 2011) and trees with red and black fruits are the most visited (Schaefer and Schaefer 2007; Duan et al. 2014). Red fruits present a good contrast against the green foliage and are easy to detect (Schaefer and Schaefer 2007; Duan et al. 2014). Therefore, it is unclear why red fruits represented less visitation in the present study. Trees with larger DBH were visited by more frugivores, what may be related to the greater fruit production of larger trees (Chapman et al. 1998).

Most studies that evaluate frugivory consider only a few pairs of species (Russo 2003; Pegman et al. 2017; McConkey et al. 2014; Moreira et al. 2017), what do not allow us to infer about frugivory intensity throughout the biological communities. Two exceptions are the study of Flörchinger et al. (2010) and Stevenson et al. (2015), that registered high frugivory intensity in the community level in tropical rainforests in Kenya and in the Colombian Amazon (Tinigua National Park - TNP), respectively. Nevertheless, our study reports a low level of visitation by frugivores in the focal trees.

Sampling effort was equivalent in the three study and is not the cause of such differences. Also, the availability of zoocoric fruits does not seem to vary significantly between ANF and TNP (Stevenson 2004). We found no comparable data on fruit availability in the Kenyan site. Frugivore densities may also explain the differences between ANF and the other sites. Whilst spider monkeys (*Ateles* spp.) occurs in lower densities in ANF and than in TNP (Stevenson 1996; Michalski et al. 2017), there are no comparable information about the densities of any other frugivore. Then, although it seems plausible that low densities of frugivores may explain the low level of frugivory in ANF, this hypothesis remains to be tested.

Flörchinger et al. (2010) also examined niche segregation factors at the community level. Although these authors investigated different factors and used a different approach, some conclusions can be drawn. They found that plant height, fruit crop mass, fruit size and fruit color affect which frugivores will visit each tree. Thus, both studies agree that tree size and fruit morphology are niche segregation mechanisms between zoocoric trees. In addition, our study also showed that the time of the day in which frugivores visit the trees and their size are niche segregation mechanisms between frugivores.

Acknowledgements We are grateful to Chico Mendes Institute for Biodiversity Conservation (ICMBio) and all the Amapá's National Forest staff for the permit and support to this study. We also thank the Federal University of Amapá for supporting with transportation. This study was funded by National Council for Scientific and Technological Development (CNPq – 447432/2014-1).

Compliance with Ethical Standards

This study did not include animal manipulation or any procedure that could be regarded as unethical. The authors declare that they have no conflict of interest.

References

Barton K (2009) MuMIn: multi-model inference. R package version 1. 0. 0. <http://r-forge.r-project.org/projects/mumin/>

Bastolla U, Fortuna MA, Pascual-Garcia A, Ferrera A, Luque B, Bascompte J (2009) The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature* 458:1018–1020 doi: 10.1038/nature07950

Bravo SP (2009) Implications of behavior and gut passage for seed dispersal quality: the case of black and gold howler monkeys. *Biotropica* 41:751–758 doi: 10.1111/j.1744-7429.2009.00538.x

Bremer B, Bremer K, Chase M, Fay M, Reveal J, Soltis D, Soltis P, Stevens P (2009) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161:105–121 doi: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00996.x>

Bicca-Marques JC, Silva VM, Gomes D (2011) Ordem Primates. In: Reis NR, Peracchi AL, Pedro WA, Lima IP (eds) *Mamíferos do Brasil*, 2nd edn. Biblioteca Central da Universidade Estadual de Londrina, Londrina, pp 107–150.

Burnham KP, Anderson DR (2004) Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological methods & research* 33:261–304 . doi: 10.1177/0049124104268644

Burnham KP (2015) Multimodel inference: understanding AIC relative variable importance values. Unpublished manuscript <http://warnercnr.colostate.edu/~kenb/pdfs/KenB/AICRelativeVariableImportanceWeights-Burnham.pdf>

Campos-Arceiz A, Blake S (2011) Megagardeners of the forest—the role of elephants in seed dispersal. *Acta Oecologica* 37:542–553 doi: <https://doi.org/10.1016/j.actao.2011.01.014>

Chapman CA, Chapman LJ, Wrangham RW (1995) Ecological constraints on group size: an analysis of spider monkey and chimpanzee subgroups. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 36:59–70 doi: <https://doi.org/10.1007/BF00175729>

Chapman CA, Onderdonk DA (1998) Forests without primates: primate/plant codependency. *American Journal of Primatology* 45:127–141 doi: 10.1002/(SICI)1098-2345(1998)45:1<127::AID-AJP9>3.0.CO;2-Y

Costantini D (2014) Nutritional Ecology, Foraging Strategies and Food Selection. In: *Oxidative Stress and Hormesis in Evolutionary Ecology and Physiology*, 1st edn. Springer, Berlin, pp 111–142

Dehling DM, Jordano P, Schaefer HM, Böhning-Gaese K, Schleuning M (2016) Morphology predicts species' functional roles and their degree of specialization in plant–frugivore interactions. *Proceedings of the Royal Society B* 283:20152444 doi: 10.1098/rspb.2015.2444

Duan Q, Goodale E, Quan RC (2014) Bird fruit preferences match the frequency of fruit colours in tropical Asia. *Scientific Reports* 4:1–8 doi: 10.1038/srep05627

Ford SM, Davis LC (1992) Systematics and body size: implications for feeding adaptations in New World monkeys. *American Journal of Physical Anthropology* 88:415–468 doi: 10.1002/ajpa.1330880403

Fleming TH, Kress WJ (2011) A brief history of fruits and frugivores. *Acta Oecologica* 37:521–530 doi: <https://doi.org/10.1016/j.actao.2011.01.016>

Flörchinger M, Braun J, Böhning-Gaese K, Schaefer HM (2010) Fruit size, crop mass, and plant height explain differential fruit choice of primates and birds. *Oecologia* 164:151–161 doi: <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1655-8>

Fox J, Weisberg S (2011) *An R companion to applied regression*, 2^a Edition. Sage Publications, Los Angeles

Francisco MR, Lunardi VO, Galetti M (2007) Bird attributes, plant characteristics, and seed dispersal of *Pera glabrata* (Schott, 1858),(Euphorbiaceae) in a disturbed cerrado area. Brazilian Journal of Biology 67:627–634 doi: <http://dx.doi.org/10.1590/S1519-69842007000400006>

Galetti M, Donatti CI, Pizo MA, Giacomini HC (2008) Big fish are the best: seed dispersal of *Bactris glaucescens* by the pacu fish (*Piaractus mesopotamicus*) in the Pantanal, Brazil. Biotropica 40:386–389 doi: [10.1111/j.1744-7429.2007.00378.x](https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00378.x)

Galetti M, Guevara R, Côrtes MC, et al (2013) Functional Extinction of Birds Drives Rapid Evolutionary Changes in Seed Size. Science 340:1086–1090 doi: [10.1126/science.1233774](https://doi.org/10.1126/science.1233774)

Gautier-Hion A, Duplantier J-M, Quris R, et al (1985) Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. Oecologia 65:324–337 doi: <https://doi.org/10.1007/BF00378906>

Günter S, Stimm B, Cabrera M, Diaz ML, Lojan M, Ordoñez E, Richter M, Weber M (2008) Tree phenology in montane forests of southern Ecuador can be explained by precipitation, radiation and photoperiodic control. Journal of Tropical Ecology 24:247–258 doi: <https://doi.org/10.1017/S0266467408005063>

Hawes JE, Peres CA (2014) Ecological correlates of trophic status and frugivory in neotropical primates. Oikos 123:365–377 doi: [10.1111/j.1600-0706.2013.00745.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00745.x)

Hasui E, Gomes VSM, Kiefer MC, Tamashiro J, Silva WR (2009) Spatial and seasonal variation in niche partitioning between blue manakin (*Chiroxiphia caudata*) and greenish schiffornis (*Schiffornis virescens*) in southeastern Brazil. Studies on Neotropical Fauna and Environment 44:149–159 doi: <https://doi.org/10.1080/01650520903381729>

Howe HF (1977) Bird activity and seed dispersal of a tropical wet forest tree. Ecology 58:539–550 doi: [10.2307/1939003](https://doi.org/10.2307/1939003)

Howe HF, Smallwood J (1982) Ecology of seed dispersal. Annual review of ecology and systematics 13:201–228 doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.es.13.110182.001221>

ICMBio (2014) Plano de Manejo da Floresta Nacional do Amapá, Volume I -Diagnóstico. ICMBio, Macapá.

Jordano P, Garcia C, Godoy JA, García-Castaño JL (2007) Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. Proceedings of the National Academy of Sciences 104:3278–3282 doi: [10.1073/pnas.0606793104](https://doi.org/10.1073/pnas.0606793104)

Kraft NJB, Valencia R, Ackerly DD (2008) Functional Traits and Niche-Based Tree Community Assembly in an Amazonian Forest. Science 322:580–582 doi: [10.1126/science.1160662](https://doi.org/10.1126/science.1160662)

Lambert JE (1999) Seed handling in chimpanzees (*Pan troglodytes*) and redbellied monkeys (*Cercopithecus ascanius*): implications for understanding hominoid and cercopithecine fruit-processing strategies and seed dispersal. American Journal of Physical Anthropology 109:365–386 doi: [10.1002/\(SICI\)1096-8644\(199907\)109:3<365::AID-AJPA6>3.0.CO;2-Q](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(199907)109:3<365::AID-AJPA6>3.0.CO;2-Q)

Lenz J, Fiedler W, Caprano T, Friedrichs W, Gaese BH, Wikelski M, Böhning-Gaese K (2011) Seed-dispersal distributions by trumpeter hornbills in fragmented landscapes. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences 278:2257–2264 doi: [10.1098/rspb.2010.2383](https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2383)

Lomáscolo SB, Levey DJ, Kimball RT, Bolker BM, Alborn HT (2010) Dispersers shape fruit diversity in *Ficus* (Moraceae). Proceedings of the National Academy of Sciences 107:14668–14672 doi: [10.1073/pnas.1008773107](https://doi.org/10.1073/pnas.1008773107)

McConkey KR, Brockelman WY, Saralamba C (2014) Mammalian frugivores with different foraging behavior can show similar seed dispersal effectiveness. Biotropica 46:647–651 doi: [10.1111 / btp.12156](https://doi.org/10.1111/btp.12156)

Michalski F, Michalski LJ, Barnett AA (2017) Environmental determinants and use of space by six Neotropical primates in the northern Brazilian Amazon. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 1–11 doi: <https://doi.org/10.1080/01650521.2017.1335276>

Mouillot D, Culioli JM, Pelletier D, Tomasini JA (2008) Do we protect biological originality in protected areas? A new index and an application to the Bonifacio Strait Natural Reserve. *Biological Conservation* 141:1569–1580 doi: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.04.002>

Moreira JI, Riba-Hernández P, Lobo JA (2017) Toucans (*Ramphastos ambiguus*) facilitate resilience against seed dispersal limitation to a large-seeded tree (*Virola surinamensis*) in a human-modified landscape. *Biotropica* 49:502–510 doi: 10.1111/btp.12427

Mourthé ÍMC, Strier KB, Boubli JP (2008) Seed predation of *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae) by northern muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*). *Neotropical Primates* 15:40–45 doi: <https://doi.org/10.1896/044.015.0202>

Norconk MA (1990) Mechanisms promoting stability in mixed *Saguinus mystax* and *S. fuscicollis* troops. *American Journal of Primatology* 21:159–170 doi: 10.1002/ajp.1350210208

Ollerton J, Winfree R, Tarrant S (2011) How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120:321–326 doi: 10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x

Pavoine S, Ollier S, Dufour A (2005) Is the originality of a species measurable? *Ecology Letters* 8:579–586 doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00752.x

Pegman APM, Perry GLW, Clout MN (2017) Exploring the interaction of avian frugivory and plant spatial heterogeneity and its effect on seed dispersal kernels using a simulation model. *Ecography* 40:1098–1109 doi: 10.1111/ecog.02191

Pizo MA, Galetti M (2000) Métodos e perspectivas do estudo da frugivoria e dispersão de sementes por aves. In: Matter SV, Straube FC, Piacentini VQ, Accordi IA, Júnior JFC (eds) *Ornitologia e*

Conservação: Ciência Aplicada, Técnicas de Pesquisa e Levantamento, 1st edn. Technical Books Editora Ltda., Rio de Janeiro, pp 1–12

Poulsen JR, Clark CJ, Connor EF, Smith TB (2002) Differential resource use by primates and hornbills: implications for seed dispersal. *Ecology* 83:228–240 doi: 10.1890/0012-9658(2002)083[0228:DRUBPA]2.0.CO;2

Pratt TK, Stiles EW (1983) How long fruit-eating birds stay in the plants where they feed: implications for seed dispersal. *The American Naturalist* 122:797–805 doi: <https://doi.org/10.1086/284172>

Quinn GP, Keough MJ (2002) Experimental design and data analysis for biologists, 1^a Edition. Cambridge University Press, New York

R Core Team (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>

Rathcke B, Lacey EP (1985) Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16:179–214 doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.es.16.110185.001143>

Remis MJ (2006) The role of taste in food selection by African apes: implications for niche separation and overlap in tropical forests. *Primates* 47:56–64 doi: <https://doi.org/10.1007/s10329-005-0145-9>

Rosenberger AL (1992) Evolution of feeding niches in New World monkeys. *American Journal of Physical Anthropology* 88:525–562 doi: 10.1002/ajpa.1330880408

Russo SE (2003) Responses of dispersal agents to tree and fruit traits in *Virola calophylla* (Myristicaceae): Implications for selection. *Oecologia* 136:80–87 doi: 10.1007/s00442-003-1239-y

Sartore ER, dos Reis NR (2012) Relacionando dieta e horários de captura entre duas espécies de morcegos frugívoros (Chiroptera, Phyllostomidae, Stenodermatinae). *Semina: Ciências Biológicas e da Saúde* 33:65–76 doi: <http://dx.doi.org/10.5433/1679-0367.2012v33n1p65>

Schaefer HM, Schaefer V (2007) The evolution of visual fruit signals: concepts and constraints. In: Dennis AJ, Schupp EW, Green RJ, Westcott DA (eds) Seed dispersal: theory and its application in a changing world. CAB International, Wallingford, pp 59-77

Schaefer HM (2011) Why fruits go to the dark side. *Acta Oecologica* 37:604–610 doi: <https://doi.org/10.1016/j.actao.2011.04.008>

Sigrist T (2013) Avifauna brasileira: guia de campo Avis Brasilis, 3rd edn. Avis Brasilis Editora, São Paulo

Stevenson PR (1996) Censos diurnos de mamíferos y algunas aves de gran tamaño en el Parque Nacional Tinigua, Colombia. *Universitas Scientiarum* 3:67–81

Stevenson PR (2004) Phenological patterns of woody vegetation at Tinigua Park, Colombia: Methodological comparisons with emphasis on fruit production. *Caldasia* 26:125–150

Stevenson PR, Pineda M, Samper T (2005) Influence of seed size on dispersal patterns of woolly monkeys (*Lagothrix lagothricha*) at Tinigua Park, Colombia. *Oikos* 110:435–440 doi: [10.1111/j.0030-1299.2005.12898.x](https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.12898.x)

Stevenson PR, Link A, González-Caro S, Torres-Jiménez MF (2015) Frugivory in canopy plants in a western Amazonian forest: dispersal systems, phylogenetic ensembles and keystone plants. *PLOS ONE* 10:e0140751 doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0140751>

Svenning JC (2001) On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and diversification of neotropical rain-forest palms (Arecaceae). *The Botanical Review* 67:1–53 doi: [10.1007/BF02857848](https://doi.org/10.1007/BF02857848)

Uriarte M, Anciães M, Da Silva MTB, Rubim P, Johnson E, Bruna EM (2011) Disentangling the drivers of reduced long-distance seed dispersal by birds in an experimentally fragmented landscape. *Ecology* 92:924–937 doi: [10.1890/10-0709.1](https://doi.org/10.1890/10-0709.1)

van Schaik CP, Terborgh JW, Wright SJ (1993) The Phenology of Tropical Forests: Adaptive Significance and Consequences for Primary Consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:353–377 doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.es.24.110193.002033>

Wheelwright NT (1991) How long do fruit-eating birds stay in the plants where they feed? *Biotropica* 23:29–40 doi: 10.2307/2388685

Yumoto T, Kimura K, Nishimura A (1999) Estimation of the retention times and distances of seed dispersed by two monkey species, *Alouatta seniculus* and *Lagothrix lagotricha*, in a Colombian forest. *Ecological Research* 14:179–191 doi: 10.1046/j.1440-1703.1999.00286.x

Table 1 Classification of the fruiting season of each tree according to the number of months that the tree was recorded bearing fruits in the phenological survey

Number of months	Early season	Midseason	Late season
1 month	-	1 month	-
2 months	1 month	-	1 month
3 months	1 month	1 month	1 month
4 months	1 month	2 months	1 month
5 months	2 months	1 month	2 months
6 months	2 months	2 months	2 months
7 months	2 months	3 months	2 months
10 months	3 months	4 months	3 months

Table 2 Dependent and independent variables that were included in the full models to perform the multi-model inference analyses

Dependent variable	Independent variables
Frugivore size	Fruit hardness + Fruit weight + Fruit size + Fruit's longest dimension + Seed size + Amount of seeds + Seed's longest dimension + Tree DBH
Whether the seed was swollen or not	Fruit hardness + Fruit weight + Fruit size + Fruit's longest dimension + Seed size + Amount of seeds + Seed's longest dimension + Frugivore size
Frugivore richness	Fruit color + Fruit hardness + Fruit weight + Fruit size + Fruit's longest dimension + Seed size + Seed's longest dimension + Tree DBH + Prevalence of ripe fruit in the month
Frugivore abundance	Fruit color + Fruit hardness + Fruit weight + Fruit size + Fruit's longest dimension + Seed size + Seed's longest dimension + Tree DBH + Prevalence of ripe fruit in the month
Length of the feeding bout	Taxonomic group + Frugivore size + Number of frugivores in the feeding bout + Fruit weight + Tree DBH + Time of arrival at the tree

Table 3 List of the 72 focal trees that were monitored in the present study, with the number of individuals and species that were recorded feeding on their fruits

Focal tree species	Number of frugivore individuals	Number of frugivore species	Month of monitoring
<i>Virola michelli</i>	17	4	January
<i>Manilkara huberi</i>	-	-	January
<i>Pouteria peruviansis</i>	-	-	January
<i>Neea floribunda</i>	-	-	January
<i>Neea altissima</i>	1	1	February
<i>Manilkara huberi</i>	3	1	February
<i>Duroia macrophylla</i>	-	-	February
<i>Duroia macrophylla</i>	-	-	February
<i>Ocotea negrensis</i>	-	-	February
<i>Duroia macrophylla</i>	-	-	February
<i>Myrcia floribunda</i>	-	-	February
<i>Neea madeirana</i>	-	-	February
<i>Goupia glabra</i>	1	1	March
<i>Roucheria punctata</i>	-	-	March
<i>Siparuna decipiens</i>	-	-	March
<i>Siparuna</i> sp.	-	-	March
<i>Guatteria olivacea</i>	-	-	March
<i>Manilkara huberi</i>	-	-	March
<i>Manilkara huberi</i>	-	-	March
<i>Theobrama subincanum</i>	-	-	March
<i>Roucheria punctata</i>	2	1	April
<i>Guatteria</i> sp.	2	2	April
<i>Roucheria punctata</i>	-	-	April
<i>Guatteria hypoglauca</i>	-	-	April
<i>Licania bracteata</i>	-	-	April
<i>Licania bracteata</i>	-	-	April
<i>Theobrama subincanum</i>	-	-	April
<i>Theobrama subincanum</i>	-	-	April
<i>Buchenavia grandis</i>	2	1	May
<i>Manilkara bidentata</i>	-	-	May

<i>Buchenavia grandis</i>	-	-	May
<i>Siparuna decipiens</i>	-	-	May
<i>Licania octandra</i>	-	-	May
<i>Pouteria pallens</i>	2	1	June
<i>Protium polybotrium</i>	2	1	June
<i>Manilkara huberi</i>	-	-	June
<i>Goupia glabra</i>	-	-	June
<i>Protium trifoliatum</i>	-	-	June
<i>Pouteria peruviansis</i>	-	-	June
<i>Ocotea percurrans</i>	-	-	June
<i>Theobrama subincanum</i>	-	-	June
<i>Buchenavia congesta</i>	-	-	June
<i>Micropholis guyanensis</i>	-	-	June
<i>Miconia cuspidata</i>	5	3	July
<i>Miconia tomentosa</i>	13	5	July
<i>Protium nitidifolium</i>	2	1	July
<i>Goupia glabra</i>	-	-	July
<i>Sextonia rubra</i>	-	-	July
<i>Sextonia rubra</i>	-	-	July
<i>Micropholis guyanensis</i>	-	-	July
<i>Miconia pyrifolia</i>	-	-	July
<i>Sextonia rubra</i>	-	-	July
<i>Myrcia grandys</i>	3	3	August
<i>Virola michelli</i>	3	2	August
<i>Hirtella bicornis</i>	3	2	August
<i>Micropholis trunciflora</i>	1	1	August
<i>Ocotea puberula</i>	-	-	August
<i>Guatteria citriodora</i>	-	-	August
<i>Micropholis guyanensis</i>	-	-	August
<i>Hirtella bicornis</i>	-	-	August
<i>Hirtella rodriguesii</i>	-	-	August
<i>Pouteria engleri</i>	-	-	August
<i>Virola bicuhyba</i>	3	2	September

<i>Eugenia</i> sp.	4	3	September
<i>Pourama tomentosa</i>	1	1	September
<i>Pourama tomentosa</i>	3	1	September
<i>Myrcia grandis</i>	-	-	September
<i>Eugenia cupulata</i>	-	-	September
<i>Eugenia cupulata</i>	-	-	September
<i>Ocotea percurrens</i>	-	-	September
<i>Siparuna monogyna</i>	-	-	September
<i>Pourama tomentosa</i>	-	-	September

Table 4 Model-averaging results based on Akaike weights of the models with ΔAICc (difference between the AICc of a given model and the AICc of the best model) ≤ 3.0 . Variables were considered important to predict **frugivore size** when they present importance > 0.4 and $p < 0.05$. Coefficients, standard errors, z-statistics and p-values are conditionally averaged

Independent variables	Coefficient	Standard error	z	p	Variable Importance
Fruit weight	6.886	2.307	2.940	0.0033	1.00
Seed size	-4.965	1.983	2.453	0.0142	0.78
Fruit hardness	3.175	1.757	1.761	0.0782	0.71
Fruit size	-4.087	2.412	1.671	0.0947	0.30
Seed's longest dimension	1.155	2.310	0.492	0.6225	0.22
Tree diameter at breast height (DBH)	1.691	1.636	1.003	0.3161	0.14
Number of seeds	1.236	1.804	0.668	0.5042	0.11
Fruit's longest dimension	-0.450	1.624	0.268	0.7884	0.05

Table 5 Model-averaging results based on Akaike weights of the models with ΔAICc (difference between the AICc of a given model and the AICc of the best model) ≤ 3.0 . Variables were considered important to predict **whether the seed was swollen or not** when they present importance > 0.4 and $p < 0.05$. Coefficients, standard errors, z-statistics and p-values are conditionally averaged

Independent variables	Coefficient	Standard error	z	p	Variable Importance
Fruit size	-2.455	0.970	2.454	0.0141	1.00
Frugivore size	1.596	0.572	2.707	0.0068	1.00
Fruit weight	-1.154	0.648	1.730	0.0837	0.89
Number of seeds	0.820	0.497	1.601	0.1094	0.51
Seed hardness	0.752	0.590	1.238	0.2157	0.28
Seed's longest dimension	-0.971	0.808	1.175	0.2399	0.26
Seed size	-2.222	1.869	1.163	0.2448	0.25

Table 6 Probability (p) values associated with the Tukey's Honest Significant Difference test comparing different taxonomic groups in the time that they were observed entering the fruiting trees in each visit

Taxonomic groups	Piciformes	Passeriformes	Primates	Psittaciformes
Piciformes	-	-	-	-
Passeriformes	0.9823	-	-	-
Primates	0.0442	0.0859	-	-
Psittaciformes	0.9408	0.7978	0.0432	-
Trogoniformes	0.1500	0.2475	0.9997	0.1096

Table 7 Model-averaging results based on Akaike weights of the models with ΔAICc (difference between the AICc of a given model and the AICc of the best model) ≤ 3.0 . Variables were considered important to predict **frugivore richness** when they present importance > 0.4 and $p < 0.05$. Coefficients, standard errors, z-statistics and p-values are conditionally averaged

Independent variables	Coefficient	Standard error	z	p	Variable Importance
Seed's longest dimension	-0.2860	0.2007	1.333	0.183	0.40
Fruit size	-0.2820	0.2261	1.171	0.242	0.24
Tree diameter at breast height (DBH)	-0.1836	0.1896	0.906	0.365	0.16
Fruit's longest dimension	-0.1997	0.2036	0.926	0.354	0.13
Prevalence of ripe fruit in the month	0.1232	0.1757	0.652	0.514	0.12
Seed size	-0.1689	0.3113	0.519	0.604	0.11
Fruit hardness	-0.0651	0.1860	0.329	0.742	0.08

Table 8 Model-averaging results based on Akaike weights of the models with ΔAICc (difference between the AICc of a given model and the AICc of the best model) ≤ 3.0 . Variables were considered important to predic **frugivore abundance** when they present importance > 0.4 and $p < 0.05$. Coefficients, standard errors, z-statistics and p-values are conditionally averaged

Independent variables	Coefficient	Standard error	z	p	Variable Importance
Seed's longest dimension	-0.4510	0.1801	2.353	0.0186	0.86
Fruit color (purple-black)	-0.1530	0.1303	1.075	0.2826	0.52
Fruit color (red)	-0.6314	0.1997	2.912	0.0036	0.52
Fruit color (brown)	-0.2707	0.1943	1.337	0.1811	0.52
Tree diameter at breast height (DBH)	0.3187	0.1488	1.980	0.0477	0.49
Fruit hardness	0.2853	0.1341	1.996	0.0460	0.47
Seed size	0.3684	0.1822	1.881	0.0599	0.32
Prevalence of ripe fruit in the month	-0.2918	0.1310	2.044	0.0410	0.20
Fruit size	-0.2756	0.1675	1.508	0.1314	0.15

Table 9 Model-averaging results based on Akaike weights of the models with $\Delta AICc$ (difference between the AICc of a given model and the AICc of the best model) ≤ 3.0 . Variables were considered important to predic the **length of the feeding bout** when they present importance > 0.4 and $p < 0.05$. Coefficients, standard errors, z-statistics and p-values are conditionally averaged

Independent variables	Coefficient	Standard error	z	p	Variable Importance
Number of frugivores in the feeding bout	1.2081	0.7591	1.544	0.1225	0.50
Frugivore size	0.8816	1.1027	0.788	0.4307	0.43
Psittaciformes	-0.3810	0.7574	0.488	0.6259	0.40
Trogoniformes	1.1413	0.7543	1.466	0.1426	0.40
Piciformes	2.0223	0.7690	2.552	0.0107	0.40
Primates	0.6232	0.7970	0.760	0.4471	0.40
Time of arrival at the tree	-0.8670	0.7584	1.109	0.2676	0.26
Tree diameter at breast height (DBH)	-0.5011	0.7970	0.611	0.5410	0.14
Fruit weight	0.0982	0.8431	0.114	0.9095	0.11

Figure legends

Fig. 1 Location of the Research Program on Bioversity grid in the Southern region of Amapá National Forest (ANF), and the location of ANF within Amapá State and Brazil. (Map: Bayron R. Calle Rendón)

Fig. 2 Bars: Number of focal trees monitored each month (complete bar) and the number of trees in which we observed fruit consumption (dark gray). Lines: Frugivore richness (solid line) and abundance (dashed line) observed in the monitored trees and the percentage of trees bearing ripe fruits in the phenological plots (dotted line)

Fig. 3 Length of the feeding bouts according to the taxonomic group of frugivores

Fig. 1

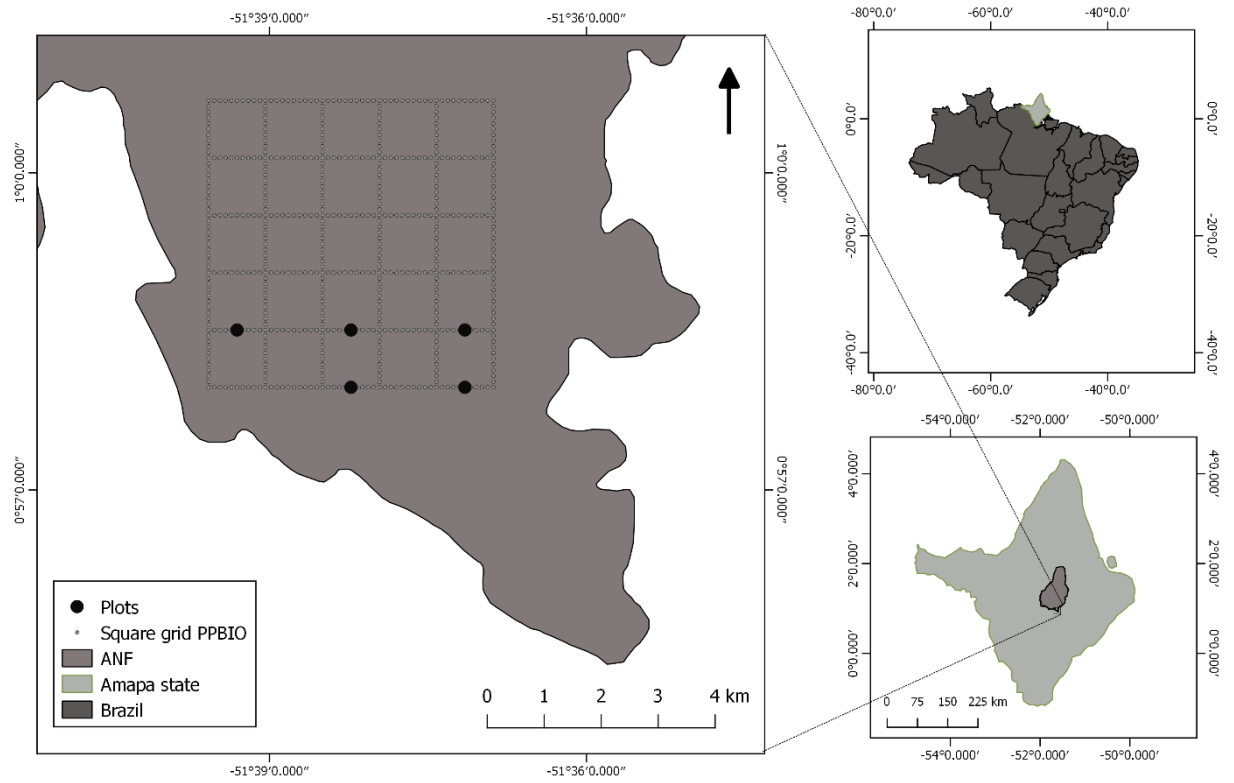


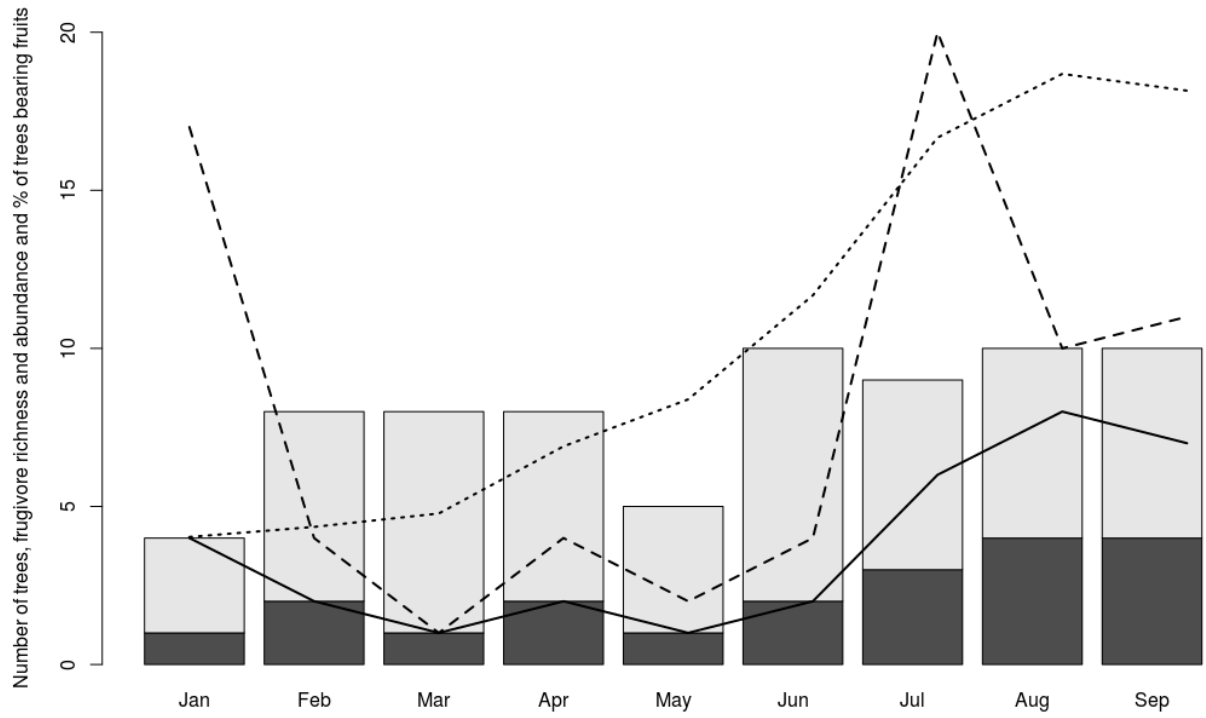
Fig. 2

Fig. 3