UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
EMBRAPA AMAZÔNIA ORIENTAL
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

DANIELE GOMES RAMOS

**Distribuição e abundância de primatas em florestas de várzea amazônicas:
Efeito de fitofisionomias e do ciclo hidrológico**

Belém

2020

DANIELE GOMES RAMOS

**Distribuição e abundância de primatas em florestas de várzea amazônicas:
Efeito de fitofisionomias e do ciclo hidrológico**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia do convênio da Universidade Federal do Pará e Embrapa Amazônia Oriental, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Área de concentração: Ecologia.

Linha de Pesquisa: Ecologia de Comunidades e Ecossistemas

Orientadora: Profa. Maria Aparecida Lopes, Ph.D.

Belém

2020

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

R175d Ramos, Daniele Gomes
Distribuição e abundância de primatas em florestas de várzea
amazônicas : Efeito de fitofisionomias e do ciclo hidrológico /
Daniele Gomes Ramos. — 2020.
38 f. : il. color.

Orientador(a): Prof^ª. Dra. Maria Apareciada Lopes
Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós-Graduação em
Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do
Pará, Belém, 2020.

1. Amazônia. 2. Florestas inundáveis. 3. Sazonalidade. 4.
Assembleia de primatas. 5. Platirrinos. I. Título.

CDD 574.522209811

DANIELE GOMES RAMOS

**Distribuição e abundância de primatas em florestas de várzea amazônicas:
Efeito de fitofisionomias e do ciclo hidrológico**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia do convênio da Universidade Federal do Pará e Embrapa Amazônia Oriental, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Profa. Maria Aparecida Lopes, Ph.D.
Universidade Federal do Pará (Presidente)

Prof. Dr. Raphael Ligeiro Barroso Santos
Universidade Federal do Pará (UFPA)

Dra. Fernanda Pozzan Paim
Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá (IDSMA)

Prof. Dr. Torbjorn Haugaasen
Norwegian University of Life Sciences (NMBU)

Prof. Dr. Wilson Roberto Spironello
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA)

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus.

Agradeço aos meus pais, Moisés e Edenildes, por terem me dado todo o suporte para que eu pudesse me dedicar exclusivamente aos estudos e me apoiado em todas as decisões. Agradeço ao meu pai por todo apoio financeiro, para que eu pudesse estudar o primeiro ano do mestrado sem bolsa, e a minha mãe por todo amor e apoio emocional em morar sozinha numa cidade nova. Amo vocês.

Agradeço à minha orientadora, Cida Lopes, pela oportunidade de trabalhar com ecologia de primatas, e ainda com dados da reserva Mamirauá, que sonhava em conhecer desde o início da graduação. Sou grata por todo conhecimento compartilhado nestes dois anos, não só científicos, mas também sobre empatia, humildade, honestidade, amor ao próximo e jardinagem. Minha eterna admiração.

Agradeço ao meu namorado, Lucas Maia, por todo companheirismo, amor e apoio durante os momentos difíceis. Por ser meu parceiro também de mestrado e de orientadora, e me acompanhar todos os dias nas idas e vindas da UFPA. Por ter me dado suporte durante os dias puxados do fim da dissertação, fazendo meu café, almoço e janta, e cuidado da casa sozinho. Te amo, vida.

Agradeço ao Helder Queiroz, pelo projeto que desenvolvo em Mamirauá e por ter me concedido a oportunidade de conhecer a reserva, foi uma experiência incrível e a realização de um sonho. Guardo no coração cada lembrança e sensação. Agradeço também à Carol e à Karine por terem me abrigado e acompanhado nesses dias em Tefé e ao Jefferson pelos diversos mapas e medições das fitofisionomias da reserva. Foi fantástico e espero poder voltar e contribuir mais para a ciência da região, assim como para a comunidade local.

Agradeço também aos professores e coordenadores do PPGECO, por terem sempre se preocupado em nos oferecer boas disciplinas e professores qualificados, e nos ouvirem durante todas as vezes que tínhamos alguma reclamação. Obrigada por lutarem pela ciência nestes momentos difíceis.

Aos amigos Leo e Caio pela ajuda nas análises estatísticas. Aos amigos que fiz no programa de pós, Lídia, Alexandre, Giovanni, Santiago, Rodrigo, Amauri, que estiveram comigo durante as disciplinas e nas filas do RU. E a todos os amigos que fiz no curso de campo em Caxiuanã, a experiência na Flona foi fantástica, mas foi melhor ainda por ter sido ao lado de vocês.

À minha cidade Bragança e a todos os amigos que tenho lá, por serem meu refúgio e meu lugar de paz. Por renovar minhas energias e encher meu coração de carinho e cultura.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de estudo concedida.

Meu mais sincero obrigada!

SUMÁRIO

RESUMO	8
ABSTRACT	9
INTRODUÇÃO	10
MÉTODOS	12
Área de estudo.....	12
Descrição das fitofisionomias	14
Coleta de dados	15
Análise dos dados.....	17
RESULTADOS.....	18
DISCUSSÃO	24
AGRADECIMENTOS.....	30
REFERÊNCIAS.....	31

Distribuição e abundância de primatas em florestas de várzea amazônicas: Efeito de fitofisionomias e do ciclo hidrológico

Esta dissertação foi elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *American Journal of Primatology*, exceto pela língua e posição das figuras e tabelas, disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/page/journal/10982345/homepage/forauthors.html>

Distribuição e abundância de primatas em florestas de várzea amazônicas: Efeito de fitofisionomias e do ciclo hidrológico

Daniele Gomes ^{1,3,4} | Helder L. de Queiroz ² | Maria A. Lopes ¹

¹ Programa de Pós-graduação em Ecologia, Universidade Federal do Pará, Belém, Pará, Brasil.

² Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá, Grupo de Pesquisa em Biologia e Conservação de Primatas, Tefé, Amazonas, Brasil.

³ daniele_gomes13@hotmail.com

⁴ +55(91)982391784

RESUMO

Nas florestas inundáveis de várzea da Amazônia Central, o tempo de inundação, associado a variações no relevo, são fatores limitantes para diversas espécies de árvores, resultando em formações florestais distintas, as fitofisionomias chavascal, várzea baixa e várzea alta. O regime de inundação também pode causar variações espaciais (entre fitofisionomias) e temporais (entre períodos hidrológicos) na riqueza e abundância de primatas nestas florestas. Este estudo visou compreender como a assembleia de primatas responde às variações espaciais e temporais em florestas de várzea da Amazônia Central. Inventariamos os primatas ao longo de nove trilhas na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá, entre 2008 e 2013 pelo método de transecção linear. Percorremos 414,12 km de trilhas e registramos cinco espécies: guariba-vermelho (*Alouatta jura*), uacari-branco (*Cacajao calvus calvus*), sagui-pigmeu (*Cebuella pygmaea*), macaco-prego (*Sapajus macrocephalus*) e macaco-de-cheiro-da-cabeça-preta (*Saimiri vanzolinii*). As maiores densidade e biomassa totais ocorreram na várzea alta, enquanto a menor densidade ocorreu na várzea baixa e a menor biomassa no chavascal. O macaco-de-cheiro-da-cabeça-preta foi a espécie mais abundante na área de estudo e junto com o macaco-prego apresentaram as densidades mais homogêneas entre as fitofisionomias. Guariba-vermelho e uacari-branco foram menos abundantes no chavascal, possivelmente por serem animais com dieta mais especializada, e o chavascal possuir menor diversidade florística. Houve também variação de densidade entre os períodos de inundação, indicando migração de indivíduos de áreas mais baixas e afetadas pela inundação para áreas mais altas e menos afetadas. Todavia, nenhuma espécie apresentou variações significativas de abundância entre os períodos hidrológicos.

Palavras chaves: Amazônia; florestas inundáveis; sazonalidade; assembleia de primatas; platirrinos.

38 **Distribution and abundance of primates in Amazonian varzea forests:**
39 **Effect of forest types and hydrological cycle**

40

41 **ABSTRACT**

42 In the floodplain (varzea) forests of the Central Amazon, the duration of flooding and
43 variations in the relief are limiting factors for several species of plants, resulting in
44 different forest formations or forest types, called *chavascal*, low and high varzea forest.
45 The flooding rivers regime along the year can cause spatial (among forest types) and
46 temporal (among hydrological periods) variations in primate richness and abundance of
47 primates in these forests. This study aimed to understand how the primate assembly
48 responds to spatial and temporal variations in the Amazonian varzea forests. We surveyed
49 primates along nine trails in the Mamirauá Sustainable Development Reserve between
50 2008 and 2013, using the line-transect method. We censused 414.12 km of trails and
51 recorded five primate species: juruá red howler monkey (*Alouatta juara*), white uacari
52 monkey (*Cacajao calvus calvus*), pygmy marmoset (*Cebuella pygmaea*), large-headed
53 capuchin (*Sapajus macrocephalus*) and black-headed squirrel monkey (*Saimiri*
54 *vanzolinii*). The highest density and biomass of primates we recorded in the high varzea,
55 while the lowest density in the low varzea and lowest biomass in the chavascal forests.
56 Black-headed squirrel monkey was the most abundant species in the study area and along
57 with the large-headed capuchin showed the most homogeneous densities among forest
58 types. Juruá red howler and white uacari monkeys were less abundant in the chavascal,
59 possibly because they are more specialized diet primates, and the chavascal has less
60 floristic diversity. There was also variation in total density and biomass between periods
61 of flooding in the high varzea, indicating migration of individuals from lower and more
62 affected by flooding areas to higher and less affected areas. However, no species of
63 primate showed significant variations in abundance between hydrological periods.

64 **Keywords:** Amazonia; floodplain forest; seasonality; primate assembly; platyrrhini.

65

66 INTRODUÇÃO

67 As várzeas correspondem às planícies periodicamente inundadas por rios ricos em
68 sedimentos e materiais em suspensão, formando uma paisagem altamente dinâmica e
69 produtiva, caracterizada pela formação de depressões, bancos de areia e lagos (Hoorn &
70 Wesselingh, 2010; Junk, Bayley, & Sparks, 1989; Junk et al., 2011; Prance, 1979). Na
71 Amazônia Central, as várzeas apresentam um pulso de inundação monomodal, resultando
72 em um período anual de águas altas e águas baixas (Junk et al., 1989). A interação entre
73 topografia e a dinâmica hidrológica nas várzeas resulta em variações espaciais tanto no
74 aporte de sedimentos como na altura da coluna d'água durante a fase aquática, originando
75 comunidades vegetais adaptadas às diferenças no regime de inundação (Junk, Piedade,
76 Schöngart, & Wittmann, 2012; Wittmann, Anhuf, & Funk, 2002). Três fitofisionomias
77 de importância para a fauna terrestre são reconhecidas: (1) chavascal, ocorrentes nas áreas
78 mais baixas da várzea; (2) floresta de várzea baixa, encontrada nas áreas de altura
79 intermediária; e (3) floresta de várzea alta, ocorrendo nas áreas mais altas (Ayes, 1993;
80 Junk, Piedade, Schöngart, & Wittmann, 2012; Wittmann, Anhuf, & Funk, 2002).

81 As variações na estrutura da vegetação e ciclos de inundação podem influenciar
82 diretamente a distribuição e abundância da fauna local. Os primatas, por serem
83 arborícolas, podem permanecer nas florestas de várzea ao longo de todo o ciclo
84 hidrológico e de fato constituem um dos grupos de mamíferos mais frequentes nestas
85 florestas (Peres, 1997). Alguns primatas, como os macacos-de-cheiro (*Saimiri* spp.) e
86 macacos-prego (*Sapajus* spp.), são abundantes, possivelmente devido à sua grande
87 plasticidade comportamental e à dieta diversificada que inclui uma grande variedade de
88 itens alimentares, como invertebrados e frutos (Haugaasen & Peres, 2005; Peres, 1997;
89 Paim et al 2017). Todavia, outras espécies tendem a migrar para florestas de terra firme,

90 quando adjacentes, durante o período da cheia, particularmente aquelas que forrageiam
91 preferencialmente no sub-bosque, como o sagui-pigmeu (*Cebuella pygmaea*) (Peres,
92 1997).

93 A diversidade e uso do hábitat dos primatas neotropicais nas florestas de várzea
94 vêm sendo bastante investigados ao longo dos anos (Haugaasen & Peres, 2005, 2009;
95 Peres, 1997), principalmente no médio Solimões (Alves et al., 2010; Ayres, 1986; Paim
96 et al., 2013; Queiroz, 1995; Ross, 2010; Rylands & Bernardes, 1989; Valsecchi, 2005).
97 Entretanto, nenhum destes estudos levou em consideração as diversas fitofisionomias de
98 várzea e suas influências na distribuição e abundância das assembleias de primatas. Tais
99 informações são importantes para o delineamento de estratégias de conservação do grupo,
100 uma vez que projeções sobre o clima futuro da Amazônia indicam um aumento na
101 precipitação e no nível de inundação na porção ocidental do bioma (Marengo & Espinoza,
102 2016; Sorribas et al., 2016), sugerindo a ocorrência de alteração na proporção das
103 fitofisionomias das florestas de várzea, o que afetaria particularmente as espécies que
104 fazem uso diferenciado destes ambientes.

105 Neste estudo visamos compreender como primatas respondem às variações
106 espaciais e temporais do regime de inundação nas florestas de várzea, buscando responder
107 às seguintes perguntas: (1) há diferenças na composição e abundância de primatas entre
108 as fitofisionomias? Esperamos que a riqueza e abundância de primatas sejam menores no
109 chavascal, que apresenta uma floresta de menor diversidade florística e mais baixa, com
110 menor número de árvores por unidade de área e quantidade elevada de arbustos e lianas
111 (Ayres, 1993; Junk et al., 2012; Wittmann, Schöngart, & Junk, 2010); e (2) o ciclo
112 hidrológico influencia a abundância dos primatas de maneira diferente em cada uma das
113 três fitofisionomias? Esperamos que durante a cheia, a abundância dos primatas seja

114 maior na várzea alta, devido à migração dos animais das áreas mais baixas. Com o
115 aumento da inundação, o espaço de hábitat disponível para espécies arborícolas diminui
116 e alguns primatas, particularmente aqueles que forrageiam preferencialmente no sub-
117 bosque, deixariam as áreas mais baixas para evitar um aumento da competição. Além
118 disso, algumas árvores do chavascal ficam submersas, tornando o dossel descontínuo e
119 dificultando a locomoção dos primatas.

120 Essas informações são importantes para aumentar o entendimento sobre a
121 estruturação de assembleia de primatas em ambientes amazônicos altamente
122 heterogêneos e dinâmicos. Além disso, poderão servir de base para modelagens do futuro
123 das assembleias de primatas nas florestas de várzea da Amazônia, no cenário de alterações
124 no nível de inundação provocadas pelas mudanças climáticas.

125

126 **MÉTODOS**

127 **Área de estudo**

128 O estudo foi realizado na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá
129 (RDSM), localizada no centro-oeste do estado do Amazonas, na região do médio Rio
130 Solimões (03°08' - 02°36'S, 64°45' - 67°13'W; Figura 1), compreendendo de 11,240 km²
131 florestas alagáveis por rios de água branca. A variação no nível das águas dos rios
132 provoca uma inundação sazonal, cuja amplitude média é de 10,6 m ($\pm$ 1,84 m) (Ramalho
133 et al., 2009). O período de águas altas (cheia) se inicia em meados de maio e se estende
134 até julho, com pico ocorrendo em junho. A vazante ocorre entre julho e setembro. O
135 período de águas baixas (seca) ocorre de meados de setembro até novembro, com pico
136 em outubro. E a enchente ocorre de meados de novembro até maio (Ramalho et al., 2009).

137 O gradiente de inundação e a ocorrência das fases aquática e terrestre resultam em
138 um mosaico de fitofisionomias complexo na RDSM (Figura 1), incluindo 832 km² (18%)
139 de chavascal, 1.753 km² (37,7%) de floresta de várzea baixa, 873 km² (18,7%) de floresta
140 de várzea alta, 711 km² (15,3%) de corpos de água e 480 km² (10,3%) de vegetação
141 herbácea / solo nu (Ferreira-Ferreira et al., 2014). As três primeiras fitofisionomias são
142 importantes para a fauna arborícola da RDSM, onde ocorrem 11 espécies de primatas:
143 guariba-vermelho (*Alouatta juara* Elliot 1910), macaco-da-noite (*Aotus cf. vociferans*
144 Spix 1823), macaco-aranha (*Ateles chamek* Humboldt 1812), uacari-branco (*Cacajao*
145 *calvus calvus* I. Geoffroy 1847), uacari-vermelho (*Cacajao calvus rubicundus* I. Geoffroy
146 & Deville, 1848), sagui-pigmeu (*Cebuella pygmaea* Spix 1823), macacos-de-cheiro
147 (*Saimiri cassiquiarensis* Lesson 1840) e (*Saimiri macrodon* Elliot 1907), macaco-de-
148 cheiro-da-cabeça-preta (*Saimiri vanzolinii* Ayres 1985), macaco-prego (*Sapajus*
149 *macrocephalus* Spix 1823) e parauacu (*Pithecia cazuzai* Marsh, 2014) (Alves et al., 2010;
150 Ayres, 1986, 1993; Marsh, 2014; Paim et al., 2013; Rabelo et al., 2014; Valsecchi, 2005;
151 Vieira, Oliveira, & Queiroz, 2008). Seguimos a classificação taxonômica de primatas
152 proposta por (Rylands, 2012).

153 As espécies não ocorrem de maneira homogênea em toda a reserva, e na área do
154 estudo são registradas apenas quatro delas: guariba-vermelho, uacari-branco, macaco-de-
155 cheiro-da-cabeça-preta e macaco-prego (Paim, El Bizri, Paglia, & Queiroz, 2019; Ross,
156 2010), uma delas, o macaco-de-cheiro-da-cabeça-preta, categorizada como vulnerável
157 pela IUCN (Boubli & Rylands, 2008) e livro vermelho da fauna ameaçada
158 (ICMBio/MMA, 2018).

159

160

161 **Figura 1** Cobertura do solo e posição das trilhas na área do estudo na Reserva de
 162 Desenvolvimento Sustentável Mamirauá (RDSM).

163

164 Descrição das fitofisionomias

165

166

167

Consideramos as três principais fitofisionomias de várzea disponíveis para os primatas: chavascal, floresta de várzea baixa e floresta de várzea alta. A classificação segue Junk et al. (2012), Wittmann et al. (2002) e Wittmann et al. (2010).

168

169

170

171

172

173

174

1. Chavascal (Ch): floresta esparsa, de menor porte e maior espaçamento entre as árvores, com ocorrência de muitos cipós, espinheiros e arbustos, que se desenvolvem em áreas baixas, sobre um solo mal drenado e pantanoso. Permanecem inundadas durante 180-240 dias por ano, com nível máximo de inundação variando entre cinco e sete metros. Apresenta menor diversidade de árvores que as outras duas fitofisionomias, uma vez que poucas espécies são capazes de resistir a longos períodos parcialmente submersas.

- 175 2. Floresta de várzea baixa (Vb): vegetação adaptada a alagamentos prolongados,
176 apresenta diversas espécies endêmicas e apenas 10% de espécies arbóreas similares à
177 terra firme. O sub-bosque é frequentemente mais limpo que o do chavascal, com boa
178 visibilidade. Encontrada nas áreas de altitude intermediária, e é inundada por mais de
179 90 dias/ano, com nível máximo de coluna d'água acima de três metros.
- 180 3. Floresta de várzea alta (Va): vegetação similar à da terra firme, compartilhando em
181 torno de 30% das espécies. A dinâmica da comunidade e a arquitetura da copa são
182 mais complexas, com maiores valores de biomassa, riqueza e diversidade de espécies.
183 Ocorre nas partes mais altas da várzea, com geomorfologia de relativa estabilidade, e
184 é inundada por menos de 90 dias/ano, com nível máximo de inundação abaixo de três
185 metros. A altura do dossel varia de 30 a 35 m, com árvores emergentes atingindo até
186 45 m.

187

188 **Coleta de dados**

189 Estabelecemos nove trilhas de dois quilômetros de extensão na região sudeste da
190 RDSM (Figura 1), cobrindo as três fitofisionomias da floresta. As amostragens de
191 primatas foram realizados através do método de transecção linear, no qual o observador
192 se desloca ao longo de transecções (trilhas) previamente estabelecidas, registrando as
193 espécies de interesse (Buckland et al., 2001). As trilhas foram percorridas a pé (na seca)
194 ou em canoas (na cheia), entre 7:00 e 12:00, a uma velocidade de aproximadamente 1,0
195 km/h. As coletas foram realizadas entre 2008 e 2013, seguindo o método proposto por
196 Paim et al (2019). Para cada detecção de um primata foram registrados: espécie, número
197 de indivíduos, distância perpendicular entre o animal e a trilha, fitofisionomia (chavascal,
198 floresta de várzea baixa e floresta de várzea alta) e a data. Para evitar possíveis efeitos da

199 presença dos observadores e o registro do mesmo indivíduo ou grupo mais de uma vez,
200 as trilhas foram percorridas em apenas uma direção e novamente amostradas após
201 intervalos de, no mínimo, dois dias.

202 A área amostrada de cada fitofisionomia diferiu entre as trilhas, refletindo o
203 padrão de distribuição natural em mosaico das fitofisionomias na área do estudo (Figura
204 1). Para evitar vieses na comparação entre trilhas, padronizamos as medidas de
205 abundância dos primatas em termos de densidade e biomassa. A largura da área amostrada
206 ao longo das trilhas foi definida em 100 metros, 50 m de cada lado das trilhas. O valor de
207 50 m foi escolhido a partir das curvas de detecção (distribuição das distâncias
208 perpendiculares dos avistamentos de primatas durante as amostragens); mais de 90% dos
209 avistamentos ocorreram dentro desta distância.

210 A definição da composição de fitofisionomias da área de amostragem foi realizada
211 com base na sobreposição das trilhas ao mapa da vegetação da RDSM (Ferreira-Ferreira
212 et al. 2014). Neste processo, algumas fitofisionomias não foram computadas ou foram
213 estimadas como menos de 1% da área de amostragem. Um ajuste na composição de
214 fitofisionomias se fez necessário em cinco trilhas, uma vez que houve um número
215 significativo de registros de primatas durante os censos nestas fitofisionomias não
216 computadas ou estimadas em baixa proporção. O ajuste consistiu na definição de uma
217 área mínima para cada fitofisionomia nestes casos, usando como base o possível erro de
218 7% indicado pelos autores da classificação da vegetação em Ferreira-Ferreira et al.
219 (2014).

220 Para medir a abundância, utilizamos a densidade e a biomassa dos primatas por
221 km² amostrado. Estimamos a biomassa utilizando a massa corporal de cada espécie obtida
222 a partir da média entre macho e fêmea adultos disponibilizadas na revisão de Smith and

223 Jungers (1997). A unidade amostral corresponde a abundância registrada em cada
224 fitofisionomia ($N = 3$) de cada trilha ($N = 9$), somando 27 unidades amostrais. Para
225 comparar a assembleia de primatas nas três fitofisionomias, usamos todos os registros
226 realizados durante o estudo, mas para avaliar se as assembleias variam ao longo do ciclo
227 hidrológico, utilizamos os registros de abril (enchente), maio a julho (cheia) para
228 representar o período de cheia, e os registros de setembro (vazante) e de outubro a
229 dezembro (seca) para representar o período de seca. Optamos por não calcular a densidade
230 por grupo, uma vez que as estruturas sociais das espécies registradas apresentam a
231 estratégia de fissão-fusão, não nos permitindo determinar se as unidades sociais
232 registradas eram grupos ou subgrupos.

233

234 **Análise dos dados**

235 Buscando identificar variações na abundância das assembleias de primatas,
236 calculamos a densidade e biomassa da assembleia de primatas por fitofisionomia,
237 somando os valores de cada espécie em cada trilha e calculando a média entre as trilhas.
238 O mesmo foi feito para o cálculo da densidade e biomassa da assembleia durante os dois
239 períodos hidrológicos (seca e cheia). As diferenças estatísticas foram testadas através da
240 análise de variância (ANOVA). A espécie registrada apenas uma vez (sagui-pigmeu)
241 durante as amostragens foi retirada das análises estatísticas.

242 Utilizamos a Análise de Coordenadas Principais (PCoA) para explorar a
243 similaridade/dissimilaridade da assembleia de primatas entre as fitofisionomias incluindo
244 todo o ciclo hidrológico e entre as fitofisionomias na cheia e seca. As densidades foram
245 transformadas usando $\log(x+1)$ para balancear os valores, e aplicado o índice de
246 dissimilaridade de Bray-Curtis. Em seguida, testamos as diferenças nas assembleias de

247 primatas por meio de Análise Multivariada de Variância Permutacional (PERMANOVA)
248 (Anderson, Gorley, & Clarke, 2008). Para identificar entre quais fitofisionomias havia
249 diferença e a quais espécies as diferenças estavam associadas, realizamos testes *post-hoc*
250 de comparações pair-wise (Anderson et al., 2008). Os testes foram executados no
251 programa PRIMER 6, versão 6.1.13, & PERMANOVA+, versão 1.0.3 (Anderson et al.
252 2008).

253 Também investigamos as diferenças na assembleia de primatas entre as
254 fitofisionomias através da análise de variância (ANOVA) dois fatores (fitofisionomias e
255 espécies). Os dados de densidade das espécies foram previamente normalizados. Quando
256 os resultados indicaram diferenças entre tratamentos, realizamos testes *post-hoc* de Tukey
257 para identificar entre quais fitofisionomias havia diferença e a quais espécies as diferenças
258 estavam associadas. Para os dados de uacari, como os resíduos da análise não tiveram
259 distribuição normal, comparamos sua densidade através do teste Kruskal-Wallis, seguido
260 de um teste *post-hoc* de Dunn para identificar quais fitofisionomias diferiam entre si.
261 Realizamos as mesmas análises para a assembleia de primatas entre seca e cheia somente
262 para a fitofisionomia várzea alta, que foi a única que apresentou diferenças na análise de
263 PERMANOVA. Realizamos estes testes no ambiente R, versão 3.4.1 (R Core Team,
264 2017). Todos os gráficos foram também desenvolvidos no ambiente R, através do pacote
265 ggplot2 (Wickham, 2016).

266

267 **RESULTADOS**

268 Realizamos 238 amostragens, percorrendo 414,12 km de trilhas e amostrando uma
269 área de 43,61 km² de floresta de várzea. Destes, 12,13 km² foram em chavascal, 18,92
270 km² em várzea baixa e 12,55 km² em várzea alta, amostragens concordantes com as
271 porcentagens de cada fitofisionomias na RDSM, de acordo com Ferreira-Ferreira et al.

272 (2014). Durante a cheia realizamos 91 amostragens, amostrando 3,8 km² de chavascal,
 273 6,23 km² de várzea baixa e 5,08 km² de várzea alta. Na seca realizamos e 60 amostragens,
 274 cobrindo 4,19 km² de chavascal, 4,98 km² de várzea baixa e 3,72 km² de várzea alta.

275 Das 11 espécies que ocorrem na RDSM, registramos apenas cinco na área do
 276 estudo (Tabela 1), das quais apenas quatro já haviam sido registradas anteriormente. Estas
 277 quatro espécies já registradas ocorreram nas três fitofisionomias, enquanto a espécie
 278 recém registrada foi observada apenas na várzea alta (Tabela 1). Guariba-vermelho,
 279 uacari-branco e macaco-prego apresentaram densidades médias maiores em várzea alta e
 280 menores em chavascal, enquanto o macaco-de-cheiro-da-cabeça-preta (a partir de agora:
 281 macaco-de-cheiro) apresentou densidades maiores em chavascal e semelhantes entre
 282 várzea baixa e alta (Tabela 1).

283
 284 **Tabela 1** Espécies observadas, número de indivíduos, densidade (número de indivíduos/km²
 285 amostrado) ± desvio padrão (DP) em cada fitofisionomia da várzea.

Família	Espécie	Nome comum	Nº de indivíduos	Densidade		
				Média ± DP (Nº de indivíduos/km ²)		
			Chavascal	Várzea baixa	Várzea alta	
Atelidae						
	<i>Alouatta juara</i>	Guariba-vermelho	688	6,9 ± 10	19 ± 15,4	33,2 ± 38,6
Pitheciidae						
	<i>Cacajao calvus calvus</i>	Uacari-branco	227	0,2 ± 0,4	5,4 ± 8,7	17,8 ± 30
Callitrichidae						
	<i>Cebuella pygmaea</i>	Sagui-pigmeu	8	-	-	0,6 †
Cebidae						
	<i>Sapajus macrocephalus</i>	Macaco-prego	697	18,8 ± 13,1	16,7 ± 13,9	25 ± 22,9
	<i>Saimiri vanzolinii</i>	Macaco-de-cheiro	4.732	164,1 ± 144,1	132,3 ± 92,1	133,5 ± 84,2
Total			6.357	189,9 ± 152	173,4 ± 124,7	209,5 ± 110,6

286 †: Registrada em apenas uma trilha
 287

288 A densidade total de primatas por fitofisionomia foi maior em várzea alta e menor
 289 em várzea baixa (Tabela 1). Apesar das densidades de três das quatro espécies serem
 290 menores em chavascal, a alta densidade de macaco-de-cheiro, especialmente no
 291 chavascal, foi preponderante para colocar esta fitofisionomia entre as outras duas, em
 292 termos de densidade total de primatas (Tabela 1). Todavia, essas diferenças não foram
 293 comprovadas estatisticamente ($F = 0,154$; $gl = 2$; $P = 0,86$).

294 A biomassa total de primatas também foi maior em várzea alta, mas
 295 diferentemente da densidade, a menor biomassa total de primatas foi registrada no
 296 chavascal, com diferenças mais acentuadas entre as fitofisionomias que a densidade
 297 (Tabela 1). Apesar dos macacos-de-cheiro apresentarem grupos numerosos, são primatas
 298 de pequeno porte, enquanto guariba-vermelho e uacari-branco, que foram mais
 299 abundantes na várzea baixa que no chavascal, são primatas de maiores, contribuindo para
 300 tornar a biomassa de primatas maior na várzea baixa que no chavascal. Tais diferenças
 301 também não foram significativas ($F = 1,642$; $gl = 2$; $P = 0,21$), mas sugerem que pode
 302 haver diferenças na composição e abundância dos primatas em cada fitofisionomia.

303 x

304 **Tabela 2** Massa corporal (média para machos e fêmeas adultos) e biomassa (massa corporal/km²
 305 amostrado) $\pm$ desvio padrão (DP) das espécies de primatas nas três fitofisionomias de várzea da
 306 RDSM. Os dados de massa corporal foram obtidos de referência Smith & Jungers (1997).

Espécie	Massa corporal (kg)	Biomassa Média $\pm$ DP (kg/km ²)		
		Chavascal	Várzea baixa	Várzea alta
Guariba-vermelho	5,95	40,8 $\pm$ 59,5	112,9 $\pm$ 91,7	197,4 $\pm$ 229,6
Uacari-branco	3,165	0,7 $\pm$ 1,2	17,2 $\pm$ 27,6	56,4 $\pm$ 94,9
Sagui-pigmeu	0,116	-	-	0,1 †
Macaco-prego	3,085	58 $\pm$ 40,5	51,7 $\pm$ 42,9	77,2 $\pm$ 70,7
Macaco-de-cheiro	0,8	131,2 $\pm$ 115,3	105,8 $\pm$ 73,7	106,8 $\pm$ 67,4
Total		230,8 $\pm$ 156,2	287,6 $\pm$ 220,8	437,8 $\pm$ 306,9

307 †: Registrada em apenas uma trilha

308

309 A ordenação dos pontos de amostragem sugere diferenças nas assembleias de
 310 primatas entre as três fitofisionomias (Pseudo-F = 3,288; $gl = 2$; $P = 0,004$; Figura 2),
 311 com distinção entre o chavascal e a várzea alta (Pair-wise: $P < 0,001$; Figura 2). A
 312 distinção está relacionada a diferenças na abundância dos primatas, uma vez que as quatro
 313 espécies incluídas nas análises (guariba-vermelho, uacari-branco, macaco-prego e
 314 macaco de cheiro) foram registradas nas três fitofisionomias ($F = 16,38$, $gl = 2$; $P =$
 315 $0,002$). As densidades de primatas registradas no chavascal foram significativamente
 316 menores que na várzea alta (Tukey: $P < 0,05$) (Tabela 1).

317

318

319 **Figura 2** Análise das Coordenadas Principais (PCoA) da assembleia de primatas nas
 320 fitofisionomias de várzea. Os círculos em laranja representam os pontos de amostragem no
 321 chavascal, os triângulos em verde claro os pontos de amostragem na várzea baixa e os quadrados
 322 em verde escuro os pontos de amostragem na várzea alta.

323

324 Comparando a densidade das espécies em cada fitofisionomia, macaco-de-cheiro
 325 foi a espécie com as maiores densidades nas três fitofisionomias (Tukey: $P < 0,05$; Figura

326 2), sendo 8,7 e 23,9 vezes mais abundante no chavascal que macaco-prego e guariba-
 327 vermelho, a segunda e terceira espécies mais abundantes nesta fitofisionomia; 7,0 e 7,9
 328 vezes mais abundante que guariba-vermelho e macaco-prego na várzea baixa,
 329 respectivamente; e 4,0 e 5,3 vezes mais abundante que guariba-vermelho e macaco-prego
 330 na várzea alta, respectivamente. Quanto as diferenças de densidade de cada espécie entre
 331 as três fitofisionomias, apenas uacari-branco apresentou diferença significativa na
 332 densidade ($H = 11,614$; $gl = 2$; $P = 0,003$), sendo menor no chavascal que nas várzeas
 333 baixa e alta (Dunn: $P < 0,05$; Figura 3b).

334

335

336 **Figura 3** Densidade por fitofisionomia das quatro espécies de primatas registradas nas nove
 337 trilhas. A linha horizontal representa a mediana, os círculos representam os pontos amostrais
 338 (trilhas), os blocos representam o primeiro e terceiro quartil, as linhas representam os valores
 339 mínimos e máximos e os círculos isolados representam os outliers.

340

341 Nas análises das fitofisionomias durante os dois períodos hidrológicos, a
 342 densidade e a biomassa da assembleia de primatas diferiram apenas entre os períodos
 343 hidrológicos ($H = 4,907$; $gl = 1$; $P = 0,02$; $H = 7,582$; $gl = 1$; $P = 0,005$, respectivamente),
 344 sem distinção entre as fitofisionomias (Tabela 3). Sagui-pigmeu foi a única espécie
 345 registrada em apenas um período, na seca. As demais espécies foram registradas nos dois
 346 períodos e, em geral, apresentaram maiores densidades na cheia.

347

348 **Tabela 3** Densidade (número de indivíduos/km²) ± desvio padrão (DP) por período hidrológico
 349 em cada fitofisionomia da várzea.

Espécie	Densidade ± DP (Nº de indivíduos/km ²)					
	Chavascal		Várzea baixa		Várzea alta	
	Cheia	Seca	Cheia	Seca	Cheia	Seca
Guariba-vermelho	15,2 ± 20,9	0,2 ± 0,5	22,9 ± 24,9	12,7 ± 11,4	73,1 ± 106,4	8,2 ± 17,8
Uacari-branco	0,2 ± 0,5	0,4 ± 1,1	1 ± 1,6	6,1 ± 7,6	41,3 ± 107	3,4 ± 4,3
Sagui-pigmeu	-	-	-	-	-	2,1 †
Macaco-prego	27,6 ± 31,9	13,9 ± 19,1	17,2 ± 14,9	9,5 ± 8,6	36,9 ± 37,9	2,7 ± 7,5
Macaco-de-cheiro	194,6 ± 255,7	88,9 ± 126,1	189,5 ± 172,1	95,3 ± 77,1	186 ± 164,3	105,5 ± 134,8
Total	237,6 ± 269,4	103,3 ± 135,7	230,6 ± 193,9	123,7 ± 95,9	337,4 ± 302,8	119,7 ± 140,3

350 †: Registrada em apenas uma trilha.

351

352 A ordenação das assembleias de primatas das três fitofisionomias durante os dois
 353 períodos hidrológicos também sugere uma separação entre os períodos de cheia e seca
 354 (Pseudo-F = 4,431; $gl = 1$; $P = 0,004$). O agrupamento difere ao longo do primeiro eixo
 355 da ordenação entre os dois períodos hidrológicos apenas na várzea alta (Pair-wise: $P =$
 356 0,003; Figura 4), devido a diferença na abundância de primatas ($F = 46,64$; $gl = 1$; $P <$
 357 0,001). O período de cheia apresentou maiores estimativas de densidade de primatas
 358 comparado ao período de seca na mesma fitofisionomia (Tukey: $P < 0,05$). Todavia,

359 examinando as espécies individualmente, nenhuma apresentou diferença significativa de
 360 densidade entre os dois períodos hidrológicos (Tukey: $P > 0,05$).

361

362

363 **Figura 4** Análise das Coordenadas Principais (PCoA) da fitofisionomia de várzea alta entre os
 364 períodos de inundação. Os quadrados em azul representam os pontos de amostragem durante a
 365 cheia e em vermelho durante a seca.

366

367 DISCUSSÃO

368 As assembleias de primatas da RDSM diferem entre as três fitofisionomias,
 369 principalmente em termos de abundância de primatas, uma vez que quatro das cinco
 370 espécies estão presentes nas três fitofisionomias. Mesmo que a densidade da assembleia
 371 não tenha indicado variações expressivas entre as fitofisionomias, as variações na
 372 biomassa da assembleia evidenciam diferenças na composição de primatas,
 373 particularmente entre chavascal e várzea alta. Juntas, as diferenças nas densidades e
 374 biomassas corroboram nossa hipótese de que as variações no ambiente são percebidas
 375 pelos primatas e influenciam suas distribuições entre as três fitofisionomias da floresta de
 376 várzea.

377 A maior densidade em várzea alta pode ser reflexo à maior complexidade
378 estrutural desta fitofisionomia (Wittmann et al., 2010), que apresenta maior diversidade
379 florística e árvores de maior porte, além da maior estabilidade, uma vez que permanece
380 menos tempo inundada ao longo do ciclo hidrológico (Ayres, 1993; Junk et al., 2012;
381 Wittmann et al., 2002). Por outro lado, a menor abundância de primatas no chavascal
382 reflete a baixa ocorrência de duas espécies (guariba-vermelha e uacari-branco) com a
383 dieta mais especializada dentre as espécies da região, e os baixos registros podem ser
384 consequência da menor variedade de itens alimentares presentes nesta fitofisionomia
385 (Ayres, 1986, 1993; Queiroz, 1995), além da característica emaranhada da vegetação, que
386 pode dificultar a movimentação principalmente de guariba-vermelho, espécie de maior
387 tamanho corporal da RDSM.

388 Apesar da várzea alta não ser a fitofisionomia predominante (18,7% contra 37,7%
389 das várzeas baixas na RDSM) (Ferreira-Ferreira et al., 2014), é a que abriga a maior
390 densidade e biomassa de primatas na área do estudo, sugerindo uma influência da
391 qualidade do hábitat na distribuição dos primatas. A densidade e biomassa de primatas
392 registradas em várzea alta neste estudo ($209,5 \pm 110,6$ ind./km²; $437,8 \pm 306,9$ ind./km²,
393 respectivamente) são superiores a densidades e biomassas registradas em florestas de
394 terra firme (172 ± 35 ind./km²; 223 ± 100 kg/km², respectivamente), e próximas a de
395 outras áreas de floresta de várzea na Amazônia (225 ± 94 ind./km²; 471 ± 222 kg/km²)
396 (Peres, 1997), enquanto as regiões de chavascal e várzea baixa apresentam densidade
397 ($189,9 \pm 152$ ind./km²; $173,4 \pm 124,7$ ind./km², respectivamente) e biomassa ($230,8 \pm$
398 $156,2$ kg/km²; $287,6 \pm 220,8$ kg/km², respectivamente) semelhantes a florestas de terra
399 firme. A elevada biomassa de primatas na floresta de várzea alta se deve principalmente

400 a alta densidade de guariba-vermelho (33,2 ind./km²), que é a espécie de maior tamanho
401 corporal dentre os primatas da região (5,9 kg).

402 Macaco-de-cheiro foi o primata com as maiores densidades nas três
403 fitofisionomias da área de estudo, destacando-se das demais em todas as fitofisionomias,
404 principalmente no chavascal. As espécies do gênero *Saimiri* são generalistas e
405 frequentemente abundantes em florestas inundáveis da Amazônia ocidental (Haugaasen
406 & Peres, 2005; Peres, 1993), consumindo mais frutos durante o período de frutificação e
407 invertebrados durante a escassez de frutos (Paim et al. 2017). Na RDSM, maiores
408 abundâncias da espécie nos chavascais já foram observadas (Paim, 2008), todavia as
409 estimativas de densidade não foram feitas separadamente para as fitofisionomias. As
410 razões desta preferência ainda não são claramente identificadas, mas sabe-se que esta
411 fitofisionomia oferece condições necessárias para sua sobrevivência (Paim, 2008), e sua
412 dieta generalista possibilita que aproveite mais amplamente dos itens disponíveis na
413 várzea em geral.

414 No chavascal, o macaco-prego foi a segunda espécie de primata de maior
415 densidade, seguida de guariba-vermelho e uacari-branco, com pouquíssimos registros.
416 Assim como o macaco-de-cheiro, o macaco-prego é generalista (Fragaszy, Visalberghi,
417 & Fedigan, 2004), e pode aproveitar de maneira mais ampla os recursos disponíveis no
418 chavascal, além de se favorecer da menor ocorrência de guariba-vermelho e uacari-
419 branco, que tiveram suas menores abundâncias nesta fitofisionomia. Uacari-branco
420 apresenta a dieta mais especializada dentre os primatas da região, consumindo
421 principalmente sementes de frutos imaturos (Ayres, 1986). Foi registrado apenas quatro
422 vezes no chavascal, indicando uma ocupação ocasional nesta fitofisionomia, e
423 frequentando com mais regularidade a várzea alta, o que pode ser resultado da dieta

424 restrita da espécie, em que metade advém de apenas cinco espécies de plantas (Ayres,
425 1986), e menor diversidade florística no chavascal e maior na várzea alta.

426 Nas várzeas baixa e alta, guariba-vermelho foi a segunda espécie de maior
427 densidade, seguida de macaco-prego e uacari-branco. As espécies do gênero *Alouatta* são
428 comuns em florestas de várzea, pois são as espécies de primatas mais folívoras do
429 Neotrópico (Bicca-Marques & Calegari-Marques, 1995; Milton, 1980), e sua dieta é
430 favorecida pela alta produtividade da várzea, onde as folhas são renovadas anualmente
431 durante a seca dos rios (Queiroz, 1995). Todavia, a distribuição da espécie não se mostrou
432 igual entre as fitofisionomias, ocorrendo em menor abundância no chavascal. Tal
433 variação pode ser o resultado da menor diversidade de itens alimentares do chavascal e
434 do maior tamanho corporal da espécie, dificultando a locomoção na vegetação
435 emaranhada.

436 Somente na várzea alta foi observado diferença na assembleia de primatas entre
437 os períodos hidrológicos, ocorrendo maior densidade e biomassa da assembleia no
438 período de cheia dos rios. Tal resultado sugere a migração de indivíduos vindos de áreas
439 mais baixas, que pode ocorrer devido à diminuição de espaço disponível com a inundação
440 e, possivelmente, aumento da competição entre as espécies de primatas. Além disso,
441 algumas árvores no chavascal ficam submersas durante a cheia, tornando o dossel mais
442 descontínuo, dificultando ainda mais a locomoção dos indivíduos. Todavia, a densidade
443 total de primatas não variou entre os períodos hidrológicos no chavascal e na várzea baixa,
444 sugerindo que a influência da inundação é similar nas duas fitofisionomias. Entretanto,
445 deve se considerar a possível influência das amostragens serem realizadas em canoas
446 durante a cheia, colocando o observador mais próximo do dossel, que além de fazer
447 menos barulho, facilita a detecção dos animais.

448 A elevada abundância de primatas na várzea alta durante a cheia se deve
449 especialmente às altas densidades de uacari-branco nesta fitofisionomia e quase ausência
450 nas demais fitofisionomias. Já no período da seca, não houve diferença na densidade e
451 biomassa da assembleia entre as fitofisionomias. Além da ausência dos efeitos limitantes
452 da inundação, este é o período de menor produção de frutos (Parolin, Wittmann, &
453 Schöngart, 2010; Paim et al 2017), o que leva os animais a expandirem suas áreas de vida
454 na busca de alimentos alternativos, incluindo áreas menos frequentadas durante o período
455 de cheia.

456 As densidades das espécies de primatas durante os dois períodos, em geral, foram
457 menores no chavascal e maiores na várzea alta, com exceção de macaco-prego que
458 apresentou um padrão inverso durante a seca, conforme já observado por Ayres (1986)
459 na mesma área de estudo, sugerindo uma tendência que ainda não pode ser confirmada
460 pelos dados disponíveis. É possível que macaco-prego seja de fato uma exceção ao padrão
461 geral. A alta plasticidade ecológica e comportamental (Fragaszy et al., 2004) podem estar
462 favorecendo a espécie no uso de habitats de menor qualidade e de recursos alimentares
463 alternativos nos períodos de escassez de frutos.

464 As maiores densidades das espécies ocorreram durante a cheia nas três
465 fitofisionomias, com exceção de uacari-branco. No chavascal, as densidades desta espécie
466 foram muito baixas e similares entre os períodos hidrológicos; já na várzea baixa a
467 densidade foi maior na seca, enquanto na várzea alta a densidade foi maior na cheia. Esse
468 padrão indica que uacari-branco, além de evitar o chavascal durante todos os períodos,
469 evita também a várzea baixa durante a cheia, frequentando principalmente a várzea alta.
470 Sua maior densidade na várzea baixa durante a seca, maior até que na várzea alta durante

471 este período sugere que a inundação influencia o uso do hábitat, tornando a várzea baixa
472 menos atrativa para a espécie durante a cheia.

473 A espécie de macaco-de-cheiro-da-cabeça-preta aparece como 'vulnerável' na
474 Lista Vermelha global da IUCN (Boubli & Rylands, 2008; Veiga & Boubli, 2008) e livro
475 vermelho da fauna ameaçada (ICMBio/MMA, 2018) e, junto com o uacari-branco, estão
476 entre as espécies de primatas com menores áreas de distribuição geográfica do Neotrópico
477 (Bowler et al. 2013; Paim et al. 2013). O uacari-branco ocorre somente em florestas de
478 várzea e 87% da população conhecida está na RDSM (Bowler et al. 2013), enquanto que
479 o macaco-de-cheiro tem toda sua distribuição na parte sudeste da RDSM, em uma área
480 de 870 km² (Paim et al. 2013). Isso torna a conservação da RDSM essencial para a
481 preservação dessas duas espécies.

482 Informações sobre a distribuição das espécies conforme variações do ambiente
483 poderão ser importantes para a conservação dos primatas nas florestas de várzea, no
484 cenário das mudanças climáticas. Com o aumento previsto da precipitação e no nível da
485 inundação na porção ocidental da Amazônia (Sorribas et al., 2016), espécies podem ser
486 afetadas de maneira diferenciada, especialmente aquelas para as quais as partes mais
487 baixas da várzea constituem importante parte do hábitat. Modelagens sugerem que as
488 mudanças climáticas ocorrerão rapidamente na Amazônia ocidental (Marengo &
489 Espinoza, 2016) e, embora os primatas em geral sejam capazes de migrar, algumas
490 populações podem não conseguir deslocar-se com a agilidade necessária ou adaptar-se a
491 novos ambientes (abióticos e bióticos) diante do cenário de mudanças muito rápidas
492 (Schloss, Nuñez, & Lawler, 2012).

493 Vários fatores podem influenciar a distribuição e abundância das espécies em
494 ecossistemas naturais, como a estrutura social das espécies, estrutura e composição da

495 vegetação, heterogeneidade ambiental e distribuição espacial e temporal de recursos
496 (Ayres, 1986). Estes fatores podem influenciar tanto na própria abundância como na
497 detectabilidade dos animais. Entretanto as diferenças observadas na abundância das
498 espécies entre os pontos de amostragem na área de estudo parecem refletir uma
499 característica fundamental das várzeas amazônicas que é o alto dinamismo do ambiente.
500 A várzea na RDSM é relativamente jovem, de origem holocênica, e tem a paisagem
501 constantemente modificada por processos de erosão e sedimentação (Klammer, 1984),
502 resultantes de sua alta dinâmica hidrogeomorfológica, como a migração de canais e
503 formação de lagos (Peixoto, Nelson, & Wittmann, 2009; Wittmann, Junk, & Piedade,
504 2004). O resultado é a formação de um mosaico de ambientes instáveis, anfíbios e
505 aquáticos, mais ou menos recentes e com históricos de formação muito diversos. Assim,
506 as comunidades naturais encontradas nestas várzeas dependem das condições ambientais,
507 mas também são bastante influenciadas pelo acaso associado à trajetória de formação de
508 cada local.

509

510 **AGRADECIMENTOS**

511 Esta pesquisa foi apoiada pelo Instituto de Desenvolvimento Sustentável
512 Mamirauá (IDSM – OS/MCTI) e por bolsa de mestrado concedida pelo Coordenação de
513 Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES). Agradecemos aos
514 pesquisadores do IDSM que realizaram a coleta e gerenciamento de dados e que cederam
515 o uso dos mesmos. Aos assistentes de campo da Reserva Mamirauá por seu apoio durante
516 todas as etapas do campo. Ao Dr. Leonardo Magalhães e ao MSc Caio Soares pelo auxílio
517 nas análises estatísticas. Agradecemos também aos avaliadores da dissertação, Dr.
518 Raphael Ligeiro, Dra. Fernanda Paim, Dr. Torbjorn Haugaasen e Dr. Wilson Spironello.

519 **REFERÊNCIAS**

- 520 Alves, A. R. P., Amaral, E., Arantes, C., Camargo, M., Camilo, Z. C., Damasceno, J.
 521 M., ... Valsecchi, J. (2010). Volume 1- Diagnóstico. In *Plano de Gestão. Reserva*
 522 *de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá RDSM* (p. 116). Tefé, AM.
- 523 Anderson, M. J., Gorley, R. N., & Clarke, K. R. (2008). PERMANOVA+ for PRIMER.
 524 *Guide to Software and Statistical Methods. PRIMER-E Ltd., Plymouth, UK.*
- 525 Ayres, J. M. (1986). *Uacaris and Amazonian Flooded Forest*. Cambridge University
 526 (unpublished doctoral dissertation).
- 527 Ayres, J. M. (1993). *As matas de várzea do Mamirauá: médio Rio Solimões. Sociedade*
 528 *Civil Mamirauá* (3. ed.). Belém: Sociedade Civil de Mamirauá.
- 529 Bicca-Marques, J. C., & Calegari-Marques, C. (1995). Ecologia alimentar do gênero
 530 *Alouatta* LACÉPEDE, 1799 (PRIMATES, CEBIDAE). *Cadernos UFAC*, v. 3, 23–
 531 49.
- 532 Boubli, J. P., & Rylands, A. B. (2008). *Saimiri vanzolinii*. The IUCN Red List of
 533 Threatened Species 2008: e.T19839A9023022. Retrieved 25 January 2020, from
 534 <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T19839A9023022.en>.
- 535 Bowler, M., Valsecchi, J., Queiroz, H. L., Bodmer, R., & Puertas, P. (2013).
 536 Communities and uacaris: conservation initiatives in Brazil and Peru. *Evolutionary*
 537 *Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris*, 359–367.
 538 <https://doi.org/10.1017/cbo9781139034210.043>
- 539 Buckland, S. T., Anderson, D. R., Burnham, K. P., Laake, J. L., Borchers, D. L., &
 540 Thomas, L. (2001). *Distance Sampling: Estimating Abundance of Biological*
 541 *Populations*. Oxford University Press. Oxford. <https://doi.org/10.2307/2532812>
- 542 Ferreira-Ferreira, J., Silva, T. S. F., Streher, A. S., Affonso, A. G., De Almeida Furtado,

- 543 L. F., Forsberg, B. R., ... De Moraes Novo, E. M. L. (2014). Combining
544 ALOS/PALSAR derived vegetation structure and inundation patterns to
545 characterize major vegetation types in the Mamirauá Sustainable Development
546 Reserve, Central Amazon floodplain, Brazil. *Wetlands Ecology and Management*,
547 23(1), 41–59. <https://doi.org/10.1007/s11273-014-9359-1>
- 548 Fragaszy, D. M., Visalberghi, E., & Fedigan, L. M. (2004). *The Complete Capuchin:
549 The Biology of the Genus Cebus*. Cambridge University Press.
- 550 Haugaasen, T., & Peres, C. A. (2005). Primate assemblage structure in Amazonian
551 flooded and unflooded forests. *American Journal of Primatology*, 67(2), 243–258.
552 <https://doi.org/10.1002/ajp.20180>
- 553 Haugaasen, T., & Peres, C. A. (2009). Interspecific primate associations in Amazonian
554 flooded and unflooded forests. *Primates*, 50(3), 239–251.
555 <https://doi.org/10.1007/s10329-009-0135-4>
- 556 Hoorn, C., & Wesselingh, F. P. (2010). *Amazonia: Landscape and Species Evolution: A
557 Look into the Past*. John Wiley & Sons.
- 558 ICMBio/MMA. (2018). *Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção:
559 Volume I* (1. ed.). Brasília, DF.
- 560 Junk, W. J., Bayley, P. B., & Sparks, R. E. (1989). The Flood Pulse Concept in River-
561 Floodplain Systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 106,
562 110–127.
- 563 Junk, W. J., Piedade, M. T. F., Schöngart, J., Cohn-Haft, M., Adeney, J. M., &
564 Wittmann, F. (2011). A Classification of Major Naturally-Occurring Amazonian
565 Lowland Wetlands. *Wetlands*, 31(4), 623–640. [https://doi.org/10.1007/s13157-](https://doi.org/10.1007/s13157-011-0190-7)
566 011-0190-7

- 567 Junk, W. J., Piedade, M. T. F., Schöngart, J., & Wittmann, F. (2012). A classification of
568 major natural habitats of Amazonian white-water river floodplains (várzeas).
569 *Wetlands Ecology and Management*, 20(6), 461–475.
570 <https://doi.org/10.1007/s11273-012-9268-0>
- 571 Klammer, G. (1984). The relief of the extra-Andean Amazon basin. In H. Sioli (Ed.),
572 *The Amazon* (pp. 47–83). Dordrecht: Springer.
- 573 Marengo, J. A., & Espinoza, J. C. (2016). Extreme seasonal droughts and floods in
574 Amazonia: Causes, trends and impacts. *International Journal of Climatology*,
575 36(3), 1033–1050. <https://doi.org/10.1002/joc.4420>
- 576 Marsh, L. K. (2014). A Taxonomic Revision of the Saki Monkeys, *Pithecia Desmarest*,
577 1804 . *Neotropical Primates*, 21(1), 1–165. <https://doi.org/10.1896/044.021.0101>
- 578 Milton, K. (1980). *The foraging strategy of Howler Monkeys a study in Primates*
579 *economics*. New York: Columbia University Press.
- 580 Paim, F. P. (2008). *Estudo comparativo das espécies de Saimiri VOIGT, 1831*
581 *(Primates, Cebidae) na reserva Mamirauá, Amazonas*. Universidade Federal do
582 Pará. <https://doi.org/10.1021/acsami.7b05290>
- 583 Paim, F. P., Chapman, C. A., de Queiroz, H. L., & Paglia, A. P. (2017). Does Resource
584 Availability Affect the Diet and Behavior of the Vulnerable Squirrel Monkey,
585 *Saimiri vanzolinii*? *International Journal of Primatology*, 38(3), 572–587.
586 <https://doi.org/10.1007/s10764-017-9968-7>
- 587 Paim, F. P., de Sousa e Silva Júnior, J., Valsecchi, J., Harada, M. L., & de Queiroz, H.
588 L. (2013). Diversity, Geographic Distribution and Conservation of Squirrel
589 Monkeys, *Saimiri* (Primates, Cebidae), in the Floodplain Forests of Central
590 Amazon. *International Journal of Primatology*, 34(5), 1055–1076.

- 591 <https://doi.org/10.1007/s10764-013-9714-8>
- 592 Paim, F. P., El Bizri, H. R., Paglia, A. P., & Queiroz, H. L. (2019). Long-term
593 population monitoring of the threatened and endemic black-headed squirrel
594 monkey (*Saimiri vanzolinii*) shows the importance of protected areas for primate
595 conservation in Amazonia. *American Journal of Primatology*, *81*(6), e22988.
596 <https://doi.org/10.1002/ajp.22988>
- 597 Parolin, P., Wittmann, F., & Schöngart, J. (2010). Tree Phenology in Amazonian
598 Floodplain. In W. J. Junk, M. T. F. Piedade, F. Wittmann, J. Schöngart, & P.
599 Parolin (Eds.), *Amazonian Floodplain Forests* (Vol. 210, pp. 105–126). Dordrecht:
600 Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-90-481-8725-6>
- 601 Peixoto, J. M. A., Nelson, B. W., & Wittmann, F. (2009). Spatial and temporal
602 dynamics of river channel migration and vegetation in central Amazonian white-
603 water floodplains by remote-sensing techniques. *Remote Sensing of Environment*,
604 *113*(10), 2258–2266. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2009.06.015>
- 605 Peres, C. A. (1993). Structure and spatial organization of an Amazonian terra firme
606 forest primate community. *Journal of Tropical Ecology*, *9*(3), 259–276.
607 <https://doi.org/10.1017/S026646740000729X>
- 608 Peres, C. A. (1997). Primate community structure at twenty western Amazonian flooded
609 and unflooded forests. *Journal of Tropical Ecology*, *13*(3), 381–405.
610 <https://doi.org/10.1017/S0266467400010580>
- 611 Prance, G. T. (1979). Notes on the Vegetation of Amazonia III. The Terminology of
612 Amazonian Forest Types Subject to Inundation. *Brittonia*, *31*(1), 26–38.
613 <https://doi.org/10.2307/2806669>
- 614 Queiroz, H. L. (1995). *Preguiças e guaribas: os mamíferos folívoros arborícolas do*

- 615 *Mamirauá*. Brasília, DF: Sociedade Civil Mamirauá e CNPq.
- 616 Rabelo, R. M., Silva, F. E., Vieira, T., Ferreira-Ferreira, J., Paim, F. P., Dutra, W., ...
617 Valsecchi, J. (2014). Extension of the geographic range of *Ateles chamek*
618 (Primates, Atelidae): Evidence of river-barrier crossing by an amazonian primate.
619 *Primates*, 55(2), 167–171. <https://doi.org/10.1007/s10329-014-0409-3>
- 620 Ramalho, E. E., Macedo, J., Vieira, T. M., Valsecchi, J., Calvimontes, J., Marmontel,
621 M., & Queiroz, H. L. (2009). Ciclo hidrológico nos ambientes de várzea na
622 Reserva de Desenvolvimento sustentável Mamirauá - Médio rio Solimões, Período
623 de 1990 a 2008. *Uakari*, 5(1), 61–87.
- 624 Ross, F. L. (2010). *O Uso de Transectos Lineares para o Monitoramento da*
625 *Mastofauna Arborícola na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá -*
626 *Amazonas - Brasil*. Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- 627 Rylands, A. B. (2012). Taxonomy of the Neotropical Primates - database. *International*
628 *Union for Conservation of Nature (IUCN), Species Survival Commission (SSC),*
629 *Primate Specialist Group, IUCN, Gland*.
- 630 Rylands, A. B., & Bernardes, A. T. (1989). Two Priority Regions for primate
631 Conservation in the Brazilian Amazon. *Primate Conservation*, 10, 56-62.
- 632 Schloss, C. A., Nuñez, T. A., & Lawler, J. J. (2012). Dispersal will limit ability of
633 mammals to track climate change in the Western Hemisphere. *Proceedings of the*
634 *National Academy of Sciences*, 109(22), 8606–8611.
635 <https://doi.org/10.1073/pnas.1116791109>
- 636 Smith, R. J., & Jungers, W. L. (1997). Body mass in comparative primatology. *Journal*
637 *of Human Evolution*, 32(6), 523–559. <https://doi.org/10.1006/jhev.1996.0122>
- 638 Sorribas, M. V., Paiva, R. C. D., Melack, J. M., Bravo, J. M., Jones, C., Carvalho, L., ...

- 639 Costa, M. H. (2016). Projections of climate change effects on discharge and
640 inundation in the Amazon basin. *Climatic Change*, 136(3–4), 555–570.
641 <https://doi.org/10.1007/s10584-016-1640-2>
- 642 Valsecchi, J. (2005). *Diversidade de mamíferos e uso da fauna nas Reservas de*
643 *Desenvolvimento Sustentável Mamirauá e Amaná – Amazonas – Brasil.*
644 Universidade Federal do Pará; Museu Paraense Emílio Goeldi.
- 645 Veiga, L. M., & Boubli, J.-P. (2008). *Cacajao calvus* ssp. *calvus*. The IUCN Red List of
646 Threatened Species 2008: e.T3419A9839833. Retrieved 25 January 2020, from
647 <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T3419A9839833.en>.
- 648 Vieira, T., Oliveira, M., & Queiroz, H. L. (2008). Novas Informações Sobre a
649 Distribuição De *Cacajao Calvus* Na Reserva De Desenvolvimento Sustentável
650 Mamirauá. *Uakari*, 4(2), 41–51.
- 651 Wickham, H. (2016). *ggplot2: elegant graphics for data analysis*. Springer.
- 652 Wittmann, F., Anhuf, D., & Funk, W. J. (2002). Tree species distribution and
653 community structure of central Amazonian várzea forests by remote-sensing
654 techniques. *Journal of Tropical Ecology*, 18(06), 805–820.
655 <https://doi.org/10.1017/S0266467402002523>
- 656 Wittmann, F., Junk, W. J., & Piedade, M. T. F. (2004). The várzea forests in Amazonia:
657 Flooding and the highly dynamic geomorphology interact with natural forest
658 succession. *Forest Ecology and Management*, 196(2–3), 199–212.
659 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.02.060>
- 660 Wittmann, F., Schöngart, J., & Junk, W. J. (2010). Phytogeography , Species Diversity ,
661 Community Structure and Dynamics of Central Amazonian Floodplain Forests. In
662 W. J. Junk, M. T. F. Piedade, F. Wittmann, J. Schongart, & P. Parolin (Eds.),

663 *Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable*
664 *Management*. Dordrecht: Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-90->
665 481-8725-6_4