



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA AQUÁTICA E PESCA

Mario Alejandro Zuluaga Gómez

Diversidade funcional e características tróficas da assembleia de peixes de ambientes
de corredeiras do rio Xingu

Belém, PA

2014

Mario Alejandro Zuluaga Gómez

Diversidade funcional e características tróficas da assembleia de peixes de ambientes de corredeiras do rio Xingu

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia Aquática e Pesca da Universidade Federal do Pará, como requisito parcial para a obtenção do grau de Mestre em Ecologia Aquática e Pesca.

Orientador: Prof. Dr. Tommaso Giarrizzo

Belém, PA

2014

Diversidade funcional e características tróficas da assembleia de peixes de ambientes
de corredeiras do rio Xingu

Mario Alejandro Zuluaga Gómez

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia Aquática e Pesca da Universidade Federal do Pará, como requisito parcial para a obtenção do grau de Mestre em Ecologia Aquática e Pesca.

Orientador:

Prof. Dr. Tommaso Giarrizzo

Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aquática e Pesca (ICB/UFPA)

Banca examinadora:

Prof. Dr. Ulrich Saint-Paul

Universidade de Bremen, UNI BREMEM, Alemanha
Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aquática e Pesca
Universidade Federal de Pará (UFPA)

Prof. Dr. Ronaldo Barthem

Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aquática e Pesca
Universidade Federal de Pará (UFPA)

Prof. Dr. Roberto Vilhena do Espírito Santo

Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia da Pará IFPA

Prof. Dr. Ralf Schwamborn

Centro de Ciências Biológicas, Departamento de Zoologia
Universidade Federal de Pernambuco (UFPE)

Belém, PA

2014

Instituições e fontes financiadoras:



Apoio:



“A minha querida mãe, Martha Gómez
pelo amor, amizade, e uma vida de
dedicação incondicional.”

“Somos todos geniais, mas se você julga um peixe
por sua capacidade de subir em árvores,
ele passara sua vida inteira acreditando ser estúpido.”

Albert Einstein

Agradecimentos

Agradeço a **Deus** por toda proteção e guia, sem Ele não seria possível continuar no caminho correto. A minha querida mãe **Martha Gómez** da qual perto ou distante esteve sempre comigo. A meu orientador **Dr. Tommaso Giarrizzo** por fazer deste trabalho um sonho possível, pelos seus ensinamentos, pela sua dedicação, por contornar com paciência a minha teimosia, me permitir errar e assim como guiar para corrigir os erros. Ao **Dr. Kirk Winemiller** (Universidade do Texas) pela confiança colaboração e dedicação neste trabalho. Ao **Dr. Thomas Madox** (Universidade da Geórgia) pelo apoio nas análises de isótopos estáveis.

Ao *alma mater* que me acolheu (UFPA) no programa de Pós-graduação em Ecologia Aquática e Pesca (PPGAP), ao Grupo de Ecologia Aquática (GEA). Ao laboratório de isótopos estáveis Para-ISO por todo apoio. Ao **Dr. Andrew Jackson** pela colaboração na aplicação das análises de isótopos estáveis. **Msc. Marlucy Claudinho** pela força no processo de preparação das amostras e análises de isótopos estáveis. Ao **Dr. Julio Di Rienzo** (Universidade de Córdoba, Argentina) e ao **Dr. Fernando Casanoves** (CATIE Costa Rica) pela colaboração nas análises de morfometria e diversidade funcional. Ao **Dr. Etienne Laliberté** pela colaboração nas análises de diversidade funcional. Ao **Dr. Bruno Spasek** pela colaboração nas análises de regressão Bayesiana.

Aos meus queridos amigos **Msc. Rory Oliveira, Msc. Alexandra Costa, Msc. Fabiola Seabra, Msc. Priscila Miorando, Msc. Allan de Jesus, Cleize Sales** pela colaboração e apoio em cada momento de entrega incondicional, sempre com uma palavra de ajuda acadêmica e pessoal, por me alentarem a não desistir em cada momento de dúvida. Ao meu amigo **Msc. Marcelo Andrade** pela colaboração nas identificações dos peixes, campanhas de campo, pela ajuda, conselho e guia neste processo de aprendizado, e de forma muito especial um muito grato por ser o “irresponsável” que me trouxe até Belém para a realização deste sonho. A **Beatris Neco, Nayara Barreiros, Thayara Leal, Olivier Lisboa** pelas suas valiosas ajudas no processamento de amostras e tomada das medidas morfométricas. A toda a família GEA. Ao Técnico **Carlos Alberto dos Santos Silva** (MPEG) pela colaboração nas identificações das plantas. A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de estudo. Ao Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (IBAMA) pela concessão das licenças pertinentes ao estudo.

Resumo

As espécies reofílicas neotropicais apresentam histórias evolutivas divergentes e possuem morfotipos funcionais diferenciados, porém ocupam nichos ecológicos semelhantes. Neste estudo foi aplicada uma abordagem integrando análises das características morfológicas e relações de isótopos estáveis ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) para investigar se a assembleia de peixes que habitam os ambientes de corredeiras do rio Xingu, revela um padrão de convergência ecomorfológica. Sendo de fato, corroboradas as relações entre a diversidade funcional e a diversidade trófica. Do mesmo modo, foram identificadas as principais fontes primárias para esses ambientes. O grupo morfológico tipificado pelos loricariídeos apresentaram as maiores contribuições pelas fontes primárias de origem autóctone. No entanto, o grupo morfológico formado por representantes da família Cichlidae, apresentou pouca resolução sobre o uso de fontes basais, expondo uma relação com outros ambientes do rio. O presente estudo demonstrou que existe relação entre as características morfológicas e ecológicas, fornecendo evidências de um alto grau de divergência e partilha de recursos alimentares entre as espécies de peixes que apresentaram morfologias homólogas que coexistem nos ambientes de corredeiras no período de seca. Estas relações negativas ocorrem já que alguns indivíduos experimentam fortes trade-offs entre largura de nicho e capacidade adaptativa, o que facilita a seleção disruptiva e especialização individual. Da mesma forma, os movimentos de indivíduos entre habitats pode contribuir com esse tipo de resultados, algumas espécies que são essencialmente transitórias com maior número de traços funcionais mas, que se possuem um nicho trófico restrito.

Palavras Chaves: Diversidade funcional, Diversidade trófica, Nicho Isotópico, Fontes autotróficas.

Abstracts

Rheophilic neotropical species have different evolutionary histories and have different functional morphotypes, however occupy similar ecological niches. In this study an approach was applied integrating analyzes of morphological characteristics and relationships of stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) to investigate whether fish assemblages inhabiting environments rapids of the Xingu river, reveals a pattern of ecomorphological convergence. Indeed, we corroborated relationships between functional diversity and trophic diversity. Similarly, the main primary sources for these environments were identified. Morphological group typified by Loricariids had major contributions by the primary sources of autochthonous origin. Not however, the morphological group, represent of Cichlidae family, did not show a clear resolution on the use of basal sources, exposing a relationship with other environments River. The present study demonstrated that there is a relationship between morphological and ecological characteristics, providing evidence of a high degree of divergence and sharing of food resources between fish species showed homologous morphologies coexist in environments of rapids in the dry season. These negative relationships occur because some individuals experience strong trade-offs between niche breadth and adaptive capacity, which facilitates disruptive selection and individual expertise. Similarly, the movement of individuals between habitats can contribute to this kind of results, some species that are essentially transitional greater number of functional traits but who have a limited trophic niche.

Key words: Functional diversity, Trophic diversity, Niche Isotope, Autotrophic sources.

Lista de figuras

- Figura 1: Localização da área de estudo “Volta Grande” rio Xingu, Pará, Brasil. (A) América do sul. (B) Rio Xingu. (C) Local Paquçamba na Volta Grande, (D) Corredeiras da Volta Grande..... 13
- Figura 2: Ordenação PCA das espécies reofílicas do rio Xingu baseado em 21 características morfológicas. As variáveis com maior contribuição, positiva ou negativa, são mostradas para cada eixo. Em cor são destacados os grupos definidos pelo algoritmo K-means. 19
- Figura 3: Cluster das espécies analisadas a partir de traços morfológicos (agrupamentos feitos pela distancia euclidiana dos centróides por espécie) dos ambientes de corredeira do rio Xingu. Os peixes estilizados com cor reconhecem os grupos definidos pelo algoritmo K-means. 23
- Figura 4: Valores das assinaturas isotópicas de Carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e Nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) (valores não corrigidos com fracionamento trófico) das amostras das espécies de peixes e fontes de produção primária dos ambientes de corredeira do rio Xingu. o, grupo A; Δ , grupo B; x, grupo C; $\diamond$, grupo D. As fontes primarias são apresentadas como valor médio e desvio padrão..... 24
- Figura 5: Contribuição relativa das fontes autotróficas para cada grupo de espécies de peixes (95, 75 e 50% de intervalos de confiança). 25
- Figura 6: Assinatura isotópica dos indivíduos das espécies de peixes associadas aos ambientes de corredeiras do rio Xingu. As linhas sólidas delimitam a área elipses standard (SEAc), contendo c. 40% dos dados, mostrando o nicho isotópico dos quatros grupos de espécies de peixes discriminadas na PCA. As linhas pontilhadas mostram as áreas envolventes convexas dos grupos de espécies de peixes, o que corresponde à área que abrange todos os grupos de peixes na trama $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ 29
- Figura 7: Distribuição dos valores de nicho isotópico determinados pelas análises SIBER: a) Amplitude da contribuição isotópica de $\delta^{15}\text{N}$ (NR) (Comprimento trófico); b) Amplitude da contribuição isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ (CR) (Diversidade de nicho na base da cadeia alimentar); c) Média da distância do centróide (CD) (diversidade trófica média); d) Distância média do vizinho mais próximo (MNND) (Redundância trófica); e) Desvio padrão da distância média do vizinho mais próximo (SDNND) (uniformidade de grupos); f) Áreas elipse padrão (SEA; expressa em ‰^2) (nicho isotópico de um grupo) (SEAc; corrigido pelo menor tamanho da amostra). 31

Lista de tabelas

Tabela 1: Média, desvio padrão (DP), variação do comprimento e assinatura isotópica das espécies de peixes associadas aos ambientes de corredeiras do rio Xingu. 20

Tabela 2: Resultados de carregamentos das variáveis de componentes principais de 21 atributos morfológicos e 21 espécies de peixes reofílicos do rio Xingu. 22

Tabela 3: Assinatura isotópica dos produtores primários encontrados nos ambientes de corredeiras e suas proximidades no rio Xingu. 26

Tabela 4: Valores de nicho isotópico fornecido pelas análises SIBER..... 30

Sumario

1. Introdução.....	9
2. Objetivos.....	11
2.1. Objetivos específicos.....	11
3. Hipóteses.....	12
4. Materiais e métodos.....	12
4.1. Área de estudo.....	12
4.2. Delineamento Amostral.....	13
4.2.1. Coleta e tratamento de amostras.....	13
4.2.2. Medidas morfometrias.....	14
4.2.4. Análises de Isótopos estáveis.....	15
5. Análises de dados.....	16
5.1. Análises de dados morfológicos.....	16
5.2. Análises de dados de Isótopos estáveis.....	16
5.3. Relações das adaptações morfológicas e ocupação de nicho trófico.....	18
6. Resultados.....	18
6.1. Morfo-espaco.....	18
6.2. Isótopos estáveis.....	23
6.2.1. Contribuição relativa das fontes autotróficas.....	23
6.2.2. Iso-espaco.....	29
6.3. Relações das adaptações morfológicas e ocupação de nicho trófico.....	32
7. Discussão.....	32
7.1. Discriminação das características morfológicas.....	32
7.2. Diversidade Funcional e estrutura da assembleia.....	34
7.3. Fontes de produção primaria e níveis tróficos dos consumidores.....	34
7.4. Diferenciação da estrutura trófica dos grupos morfológicos.....	36
7.5. Relações morfológicas e tróficas das assembleias.....	38
8. Conclusões e perspectivas.....	39
9. Literatura Citada.....	40

1. Introdução

As características funcionais da ictiofauna estão relacionadas diretamente com a disponibilidade de alimento no ambiente. Estas adaptações definem as características tróficas e os padrões na utilização dos habitats ocupados, assim como, a susceptibilidade das espécies às mudanças bióticas e abióticas nos ambientes (WINEMILLER, 1991). As espécies que concorrem em um mesmo habitat apresentam morfologias semelhantes em resposta às características ambientais, ou pelo contrário, possuem morfologias divergentes sendo atribuídas à competição interespecífica (MONTAÑA e WINEMILLER, 2010).

Alimentação e desempenho, assim como as adaptações para o uso dos habitats são elementos importantes da ecologia e podem ser explicados a partir dos atributos ou traços morfológicos (GATZ, 1979). Alguns estudos encontraram relações significativas entre as características morfológicas e a dieta (NORTON e BRAINERD, 1993; WAINWRIGHT e RICHARD, 1995). Neste sentido, o estudo da morfologia trófica torna-se um tema importante nos estudos dos ecossistemas, fornecendo amplas aplicações no entendimento das interações entre consumidores e as relações com as fontes basais de produção de energia, assim como a ciclagem de nutrientes (LAYMAN *et al.*, 2007; HSU *et al.*, 2013)

As características morfológicas, fisiológicas, fenológicas ou comportamentais mensuráveis no nível individual são conhecidas como traços (VIOLE *et al.*, 2007). Quando características morfológicas possuem incidências no fitness das espécies, com efeitos sobre o crescimento, reprodução e sobrevivência, estas podem ser consideradas como traço funcional (HJELM *et al.*, 2001; CARROLL *et al.*, 2004; DALZIEL *et al.*, 2009). O conjunto de traços funcionais, e a distribuição destes dentro de uma assembleia ou comunidade podem se definido como diversidade funcional e é medida a partir da distribuição destes no espaço multidimensional de um conjunto de espécies ou indivíduos (LALIBERTE e LEGENDRE, 2010). Os peixes, por exemplo, apresentam uma grande diversidade morfológica e ecológica, assim como uma ampla capacidade de colonização de todos os habitats aquáticos (VAZZOLER, 1996). Pela expressiva plasticidade trófica e ampla gama de estratégias reprodutivas (ABELHA *et al.*, 2001), os peixes tornaram-se uns dos principais grupos biológicos alvo de estudos ecomorfológicos (RUSSO, 2006).

A estrutura das assembleias de peixes que coexistem num ambiente pode ser descrita pelas posições que ocupam nas diferentes dimensões do espaço ecológico.

Dada a alta diversidade específica típica em ecossistemas tropicais e a existência de relações entre a forma do corpo e o uso do habitat (MATTHEWS, 1998; COCHRAN-BIEDERMAN e WINEMILLER, 2010; MONTAÑA e WINEMILLER, 2013) é possível, portanto utilizar um conjunto de traços morfológicos para a identificação de grupos funcionais (REECHT *et al.*, 2013) simplificando o conjunto de espécies nos ecossistemas (PEASE *et al.*, 2012). A utilização de traços funcionais associados ao consumo de alimento foi reconhecida em uma série de estudos ecomorfológicos (IBANEZ *et al.*, 2007; MONTAÑA e WINEMILLER, 2010; LUJAN *et al.*, 2010; COCHRAN-BIEDERMAN e WINEMILLER, 2010; LUJAN *et al.*, 2012; MONTAÑA e WINEMILLER 2013). Apesar de que estas relações possam ser de utilidade para o entendimento da estrutura e o funcionamento trófico da ictiofauna nos ecossistemas, algumas características intrínsecas de um grupo funcional como a diversidade trófica assim como a redundância e uniformidade trófica, são de difícil compreensão com as metodologias tradicionais (LAYMAN, 2007). Estas limitações apontadas estão sendo superadas recentemente através de análises de relações tróficas utilizando métricas de isótopos estáveis (^{13}C , ^{15}N ; JACKSON *et al.*, 2012) que permitem a quantificação da extensão do compartilhamento de recursos entre espécies com morfologias convergentes (CUCHEROUSSET *et al.*, 2012), e a identificação das interações dentro da estrutura alimentar das assembleias ou comunidades (LAYMAN, 2007).

O nicho trófico é um dos conceitos na ecologia que facilitam o estudo das interações dos organismos nos ambientes (BEHMER e JOEM, 2008). A diferenciação de nicho pode ser discriminada a partir das características morfológicas ou combinações de traços facilitando o entendimento da coexistência de espécies no espaço trófico, (MONTAÑA e WINEMILLER, 2010). Os isótopos estáveis são traçadores naturais, representados por átomos enriquecidos com nêutrons que se estabilizam com níveis de valência diferentes, produzidos por consequência de processos metabólicos e fenômenos energéticos naturais. Estes elementos são transmitidos e acumulados ao longo da cadeia trófica e representam a verdadeira assimilação de recursos alimentares (FRY, 2005). A convergência e partilha de recursos são características que podem ser exploradas a partir de uma média bivariada das distribuições dos indivíduos no espaço trófico, fornecido pelas assinaturas isotópicas das espécies de peixes que compõem esses espaços (JACKSON e BRITTON, 2013). Desta forma, análises de isótopos estáveis de carbono e nitrogênio, fornecem um método eficaz para a avaliação das dinâmicas tróficas das assembleias com base em métricas de nicho isotópico.

A heterogeneidade ambiental possibilita a instalação de novas espécies, assim como a criação de novas relações ecológicas e a contribuição para o desenvolvimento de especializações morfológicas e comportamentais (BARRELLA *et al.*, 2000). Em sua maioria os ambientes do rio são classificados de acordo com a velocidade do fluxo d'água (e.g. poças, remansos, corredeiras) (FRISSELL *et al.*, 1986). A velocidade da água em um ambiente de corredeira é um fator fundamental para a organização das comunidades nos ambientes de água doce (GORMAN e KARR, 1978; BÜHRNHEIM, 2002). As corredeiras possuem características exclusivas dentro de um rio, além de apresentarem espécies animais e vegetais adaptadas aos ambientes lóticos (HORA, 1930; MULLER *et al.*, 1994; SANTOS *et al.*, 1996; ZUANON, 1999). Estes ambientes apresentam estruturas tróficas complexas cujas bases são compostas por uma heterogeneidade de produtores primários de origem autóctone e alóctone (ZEUG e WINEMILLER, 2008).

As espécies reofilicas neotropicais apresentam histórias evolutivas divergentes, e possuem morfotipos funcionais diferenciados, porém, ocupam nichos ecológicos semelhantes. No presente estudo foi aplicada uma abordagem integrando análises das características morfológicas e relações de isótopos estáveis ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) para investigar se as assembleias de peixes que ocupam os ambientes de corredeiras do rio Xingu, revelam um padrão de convergência ecológica.

2. Objetivos

Comparar a diversidade morfológica e trófica dentro e entre as famílias que apresentam maior numero de espécies na comunidade local e que coexistem nos ambientes de corredeira do rio Xingu; identificando as principais características do ensamble trófico y as características adaptativas aos ambientes lóticos.

2.1. Objetivos específicos

- Comparar as características de traços funcionais dentro e entre as famílias com maior numero de espécies que coexistem nos ambientes de corredeira do rio Xingu.

- Comparar e desvelar as características tróficas dos principais grupos morfológicos correspondentes as famílias com maior numero de espécies que habitam os ambientes de corredeira do rio Xingu a partir de analises de nicho isotópico.

- Determinar as principais fontes de produção primaria que sustentam a rede trófica das espécies de peixes que coexistem nos ambientes de corredeira do rio Xingu.

- Relacionar as características funcionais e tróficas dos grupos morfológicos correspondentes as famílias com maior numero de especeis que coexistem nos ambientes de corredeira do rio Xingu.

3. Hipóteses

Os traços funcionais e as relações de nicho trófico entre as espécies de peixes devem ser um reflexo da historia evolutiva das famílias (Tseng e Wang, 2011; Grundler e Rabosky, 2014). Assim como, o conjunto das comunidades locais em termos da biogeografia histórica, a dispersão e classificação das espécies contemporâneas. Se espera então, que as espécies que fazem parte de uma mesma família com morfologias homologas apresentem características tróficas convergentes em relação os processos de radiação adaptativa.

4. Materiais e métodos

4.1. Área de estudo

O rio Xingu possui uma extensão de aproximadamente 2.045 km desde a sua nascente no planalto central brasileiro até a confluência com o rio Amazonas (ELETROBRAS, 2009), é considerado um rio de águas claras na região Amazônica segundo a classificação de SIOLI (1984). O rio Xingu, no seu trecho médio, apresenta uma acentuada sinuosidade, conhecida como “Volta Grande”, caracterizada por uma declividade de aproximadamente 5,3% (RODRIGUES, 1993) que determina uma série de corredeiras com expressivos afloramentos rochosos do escudo do Brasil Central (JUNK e NUNES de MELO, 1987 *apud* ZUANON, 1999). A jusante da Volta Grande o rio alonga-se em linha reta até a foz, onde se percebe a influência de maré causada pelo rio Amazonas (CAMARGO, 2004).

A região da Volta Grande apresenta clima equatorial, com pluviosidade média anual de 2.500 mm. De acordo com a vazão do rio, podem ser reconhecidos quatro períodos hidrológicos: 1) cheia (março-junho); 2) vazante (junho-agosto), que corresponde ao período de transição cheia-seca; 3) seca (agosto-novembro), e 4) enchente (novembro-março), período de transição seca-cheia (BARTHEM e FABRE, 2004). Por estas marcantes mudanças hidrológicas, o rio sofre transformações na paisagem, deixando expostas áreas de corredeira nos períodos de vazante e seca (ESTUPIÑÁN e CAMARGO, 2009). Este estudo foi realizado na região da Volta grande na localidade Paquiçamba (3°32'43,62"S, 51°51'49,96"O e 3°36'24,14"S, 51°45'16,79"O) (Figura 1 C).

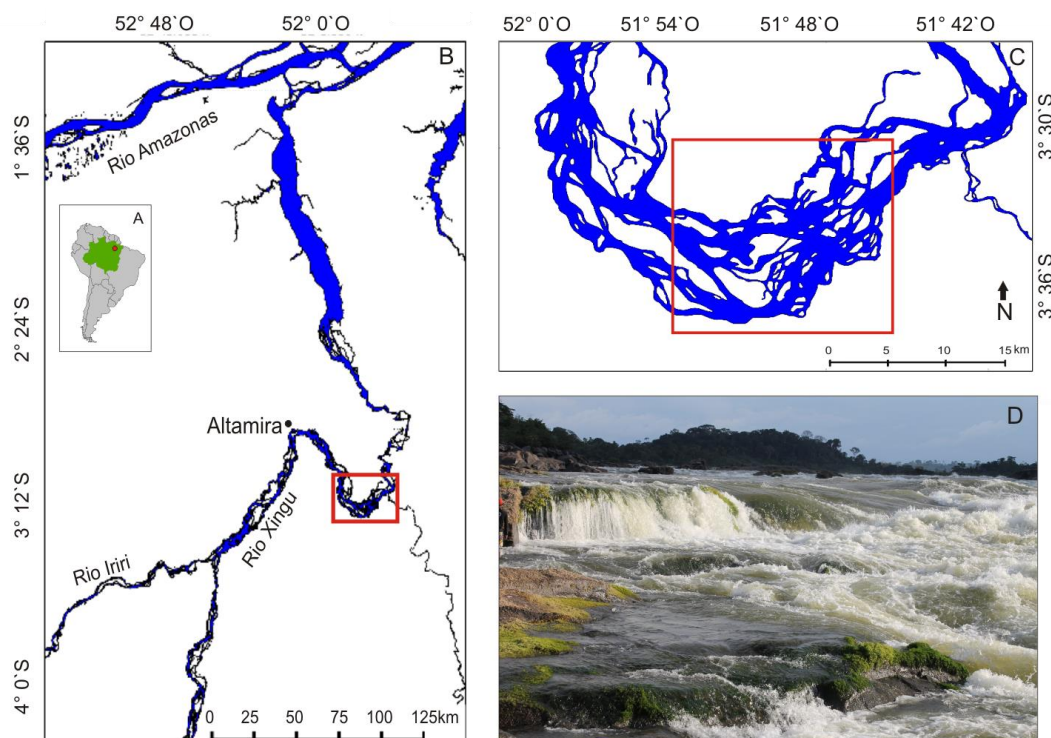


Figura 1: Localização da área de estudo “Volta Grande” rio Xingu, Pará, Brasil. (A) América do sul. (B) Rio Xingu. (C) Local Paquiçamba na Volta Grande, (D) Corredeiras da Volta Grande.

Neste trecho do rio são encontrados ambientes de baixa energia, como remansos e poças que apresentam profundidades variáveis, onde ocorre o depósito de sedimento em suspensão e a formação de bancos de areia; e ambientes lóticos de alta energia, como corredeiras e cachoeiras, com alta oxigenação e pouco sedimento em suspensão com afloramentos rochosos com predomínio de plantas arbustivas da família Myrtaceae e Mimosaceae e pequenas plantas da família Asteraceae. As rochas semi-submersas abrigam uma diversidade de invertebrados aquáticos, alguns deles associados às macrófitas aquáticas da família Podostemaceae (Figura 1 D).

4.2. Delineamento Amostral

4.2.1. Coleta e tratamento de amostras

Foram tomadas amostras de peixes e produtores primários em uma área de 24 km² num trecho do rio de aproximadamente 10 km na região do Paquiçamba, em novembro de 2012 (fim do período de seca) (Figura 1). Os peixes foram coletados com tarrafas com malhas de um e dois cm entre nós opostos, malhadeiras com abertura de malhas de 7, 10 e 15 cm entre nos opostos, e espinhéis com 10 m de comprimento e anzóis com numeração 12 e 14/0. Das capturas totais, foram selecionadas 21

espécies de peixes (Tabela 1) mais frequentes e abundantes dos ambientes de corredeira. Com o intuito de eliminar os efeitos de ontogenia dentro das espécies estudadas, foram selecionados para cada uma das espécies coletadas os indivíduos que apresentaram comprimentos semelhantes. Isto foi feito tanto para as análises morfométricas como para isótopos estáveis (SIA), (COCHRAN-BIEDERMAN e WINEMILLER, 2010).

Para os peixes foi coletada uma porção de músculo da região dorsal direita, livre de escamas e espinhos, posteriormente armazenada em gelo para análises de isótopos estáveis (SIA). O músculo desta região dos peixes tem baixo teor de lipídios e carbonato inorgânico quando comparado a outros tecidos do corpo e produz menor variabilidade nos valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ (PINNEGAR e POLUNIN, 1999). Os exemplares foram fixados em solução de formalina 10% e transferidos para álcool 70%. Vouchers de todas as espécies de peixes serão depositados na Coleção Ictiológica do Museu Paraense Emílio Goeldi (Brasil) e na Academia de Ciências Naturais da Philadelphia (USA).

Entre as fontes de produção primária foram coletadas, ficoperifiton e fitoplâncton, plantas vasculares aquáticas e terrestres, e algas filamentosas. Foram filtrados 200 l de água em redes cônicas de 45 e 25 μm para coleta de zooplâncton separando-o do fitoplâncton com auxílio da primeira rede dentro da segunda. As amostras coletadas foram, em seguida, filtradas através de filtro de fibra de vidro (Whatman GF/F 0,7 μm), previamente incinerados a 450°C por quatro horas, e armazenadas congeladas antes da secagem. Para coletar o ficoperifiton, cinco rochas foram raspadas com auxílio de uma pequena escova. Amostras de folhas, frutos e sementes de plantas terrestres e aquáticas dominantes nas corredeiras foram retiradas diretamente das plantas e armazenadas em sacos plásticos para facilitar o transporte. Amostras de algas filamentosas foram coletadas dos substratos rochosos com pinças e armazenadas da mesma forma que as amostras anteriores. Todas as amostras foram preservadas em gelo durante a coleta de campo e posteriormente congeladas até o processamento no laboratório (DAVIS *et al.*, 2012).

4.2.2. Medidas morfométricas

Foram mensuradas 22 características morfológicas (traços) relacionados com a alimentação, comportamento de nado e o habitat (COCHRAN-BIEDERMAN e WINEMILLER, 2010; MONTAÑA e WINEMILLER, 2010; MONTAÑA e WINEMILLER, 2013): 1) Comprimento padrão; 2) Comprimento do focinho com a boca fechada; 3)

Posição dos olhos - Distância Perpendicular em parte inferior do corpo; 4) Diâmetro do olho; 5) Altura do corpo; 6) Comprimento da nadadeira dorsal; 7) Comprimento do pedúnculo caudal; 8) Profundidade do pedúnculo caudal; 9) Altura da nadadeira dorsal; 10) Comprimento da nadadeira peitoral; 11) Comprimento da nadadeira pélvica; 12) Comprimento da nadadeira anal; 13) Altura da nadadeira anal; 14) Comprimento da nadadeira caudal; 15) Distância interorbital; 16) Largura máxima do corpo; 17) Largura do pedúnculo caudal; 18) Comprimento de cabeça; 19) Largura da boca, com a boca fechada; 20) Altura da cabeça; 21) Profundidade da nadadeira caudal; 22) Posição da boca. Todas as medidas foram tomadas com a distância em linha reta entre os pontos com precisão de 0,01 mm no software Ipez 1.2.

4.2.3. Preparação das amostras para Análise de isótopos estáveis

As amostras de tecido animal foram secas em estufa a 60°C até atingirem um peso constante. Estas amostras foram moídas para obter um pó fino homogeneizado com auxílio de gral e pistilo de porcelana. As folhas de todas as plantas aquáticas e terrestres, assim como as algas filamentosas foram lavadas com água destilada e inspecionadas visualmente para a remoção de elementos orgânicos e inorgânicos não pertencentes ao material alvo. As amostras foram levadas à estufa para secagem. Todas as amostras secas e trituradas (animais e vegetais) foram pesadas com uma aproximação de 1,5 mg e compactadas em cápsulas de estanho de 5 x 9 mm previamente pesadas, para determinação do $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$.

4.2.4. Análises de Isótopos estáveis

A análise de isótopos estáveis para $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, foram realizadas no Laboratório de química analítica do Instituto de Ecologia da Universidade da Geórgia, EUA. Cada amostra foi queimada num analisador elementar, Carlo Erba CHN, e os gases resultantes (CO_2 e N_2) foram analisados com um espectrofotômetro de massa, Finnigan Delta C (Finnigan MAT Bremer, Alemanha). As abundâncias de isótopos estáveis para todas as amostras foram expressas em notação delta (δ) e definidas como partes por mil (‰) em relação a uma amostra padrão, como a seguinte:

$$\delta X = \left[\left(\frac{R_{\text{Amostra}}}{R_{\text{Padrão}}} \right) - 1 \right] \cdot 10^3 \quad (1)$$

Onde R_{Amostra} e $R_{\text{Padrão}}$ são as relações correspondentes aos isótopos estáveis ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ e $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) na amostra e amostra padrão, respectivamente. Os padrões internacionais para ^{13}C é Vienna Pee Dee Belemnite (VPDB) de formações calcárias, e para ^{15}N é N_2 atmosférico. Não foi preciso realizar a extração de lipídios das amostras, visto que as relações entre carbono e nitrogênio (C:N) foram inferiores a 3,5 (JACKSON et al., 2013)

5. Análises de dados

5.1. Análises de dados morfológicos

Os valores de cada traço morfológico, excetuando a posição da boca, foram ajustados com o comprimento padrão, com a finalidade de tirar o efeito do tamanho do corpo. Posteriormente cada traço morfológico foi transformado em Log_{10} (COCHRAN-BIEDERMAN e WINEMILLER, 2010).

Uma análise de componentes principais (PCA), aplicada sobre uma matriz de covariância, combinada de indivíduos por espécies e 21 traços morfológicos (retirando o comprimento padrão) foi realizada com o software PRIMER. Foram discriminados quatro grupos morfológicos aplicando algoritmo de K-means (HARTIGAN e WONG, 1979) e testadas a diferenças entre os grupos formados, com análises de permutações multivariadas (PERMANOVA+ para PRIMER-E software) (ANDERSON et al., 2008). As similaridades entre as espécies de acordo com os traços morfológicos foram exploradas a partir de análises de Cluster com método de ligações pelas distâncias no centróide em R. Índice de diversidade funcional baseado na dispersão funcional FDis (LALIBERTÉ e LEGENDRE, 2010) foi calculado a partir das medias dos escores por espécies na ordenação PCA. Para estes cálculos foram utilizados os 10 primeiros eixos da PCA. Dado que alguns dos grupos apresentaram um número de espécies (< 3 spp.) inferior ao número de eixos utilizados, foi utilizado apenas um subconjunto dos escores via argumento “m” com reamostragem por importância. A qualidade da representação de espaço reduzido resultante é retornada e calculada como descrito por LEGENDRE e LEGENDRE (1998) e ANDERSON et al. (2006). Valores dos escores foram corrigidos segundo CAILLIEZ (1983) com pacote “FD” em R (LALIBERTÉ e SHIPLEY, 2013).

5.2. Análises de dados de Isótopos estáveis

Gráficos de dispersão de valores $\delta^{15}\text{N}$ e $\delta^{13}\text{C}$ foram utilizados para avaliar os padrões de variação isotópica de fontes de produção primária e peixes. Diferenças

entre os valores das contribuições isotópicas das fontes autotróficas foram testadas utilizando análises de permutações multivariadas com permutações de Monte Carlo (PERMANOVA+ para PRIMER-E software) (ANDERSON *et al.*, 2008). Seguindo a metodologia descrita em JACKSON *et al.* (2013), foi calculada a posição trófica para cada espécie de peixe utilizando a seguinte fórmula:

$$TL = \left[\frac{\delta^{15}N_{Consumidor} - \delta^{15}N_{Fonte}}{2,54} \right] + 1 \quad (2)$$

Onde $\delta^{15}N_{Consumidor}$ é assinatura isotópica do consumidor e $\delta^{15}N_{Fonte}$ foi a média de todas as fontes basais coletadas, e o denominador foi o fator de fracionamento trófico proposto por JACKSON *et al.* (2013).

5.2.1. Contribuição das fontes autotróficas

A estimativa da contribuição das diferentes fontes de carbono basais para os diferentes grupos de peixes foi avaliada pela análise de isótopos estável (SIAR; PARNELL *et al.*, 2010) através de um modelo de mistura Bayesiano utilizando a plataforma R (R Development Core Team, 2009). Antes das análises SIAR, fontes basais com composições isotópicas semelhantes foram agrupadas (*e.g.* Plantas C3) para minimizar o número de fontes e simplificar a gama de soluções possíveis (PHILLIPS *et al.*, 2005). Cinco fontes de alimento foram utilizadas no modelo de mistura: macrófitas aquáticas C4, plantas terrestres C3; fitoplâncton; ficoperifiton e algas filamentosas. Análises SIAR foram feitas usando valores de fracionamento de $\delta^{13}C$ de 0,5 (POST, 2002; JANSEN *et al.*, 2012), e de 2,5 para $\delta^{15}N$ (JACKSON *et al.*, 2013).

5.2.2. Iso-espaco

Utilizando os grupos de espécies de peixes conformados pela ordenação PCA, foram feitas análises de nicho isotópico seguindo o protocolo Elipses Bayesianas de isótopos estáveis (SIBER em SIAR sensu: JACKSON *et al.* (2011)). A estrutura trófica foi descrita por métricas propostas por LEYMAN *et al.* (2007). Estas métricas se definem como: amplitude da contribuição isotópica de $\delta^{13}C$ (dCR) (Diversidade de nicho na base da cadeia alimentar), que fornece uma estimativa da diversidade de recursos basais. Amplitude da contribuição isotópica de $\delta^{15}N$ (dNR) (Comprimento trófico), que fornece informações sobre a estrutura vertical dentro de uma teia alimentar; média da distância do centróide (CD) (diversidade trófica média), que

fornece informações adicionais sobre a largura de nicho e diversidade, assim como o grau de espaçamento dentro da cadeia alimentar; distância média do vizinho mais próximo (MNND) (redundância trófica), que fornecem uma medida da densidade e agrupamento dentro de uma teia alimentar; desvio padrão da distância média do vizinho mais próximo (SDNND) (mede a uniformidade dos grupos), que fornece uma medida de uniformidade da densidade e embalagem espacial; áreas elipse padrão (SEA; expressa em $\%^2$) que fornece uma descrição mais comparável do nicho isotópico de um grupo; SEAc corresponde ao ajuste com o menor tamanho da amostra. Da mesma forma, foram calculadas as porcentagens de área em sobreposição de nicho assim como as áreas de elipse padrão com correção com o menor tamanho da amostra (SEAc).

5.3. Relações das adaptações morfológicas e ocupação de nicho trófico

Inferências Bayesianas foram utilizadas para avaliar as possíveis correlações entre o índice calculado de Morfo-espaço (índice de FDis) e Iso-espaço (métricas da estrutura trófica SIBER). Foram feitas regressões lineares Bayesianas utilizando reamostragem por importância (SIR) com 5000 aleatorizações, estimando os intervalos de credibilidade de 2,5 e 95,7%. Foi usado o pacote MASS para R (VENABLES e RIPLEY, 2002). A amplitude dos interceptos que não entrecruzam o zero poder ser corroborada a existência da correlação.

6. Resultados

As 21 espécies de peixes selecionadas pertenceram a três ordens e cinco famílias. Um total de 166 indivíduos foi destinado ao estudo de morfometria e destes foram retiradas 62 amostras para análise de isótopos estáveis (Tabela 1).

6.1. Morfo-espaço

Os dois primeiros eixos produzidos pela análise de componentes principais (PCA) explicaram 71,5% da variação total. Os atributos que mais contribuíram para a variância do PC1 (55,5% da variância explicada) foram o comprimento da nadadeira anal e a altura do corpo, com relação positiva. Já, o comprimento do pedúnculo caudal, a posição da boca e o comprimento do focinho da boca, apresentaram relação negativa. O segundo componente PC2, com 21,0% da variação, foi relacionado positivamente com os atributos posição dos olhos, comprimento da nadadeira dorsal, largura da boca e altura da cabeça (Tabela 2). O algoritmo K-means discriminou

quatro grupos significativamente distintos (PERMANOVA, pseudo-F = 155,97; $p < 0,0001$). Estes agrupamentos foram comprovados na análise Cluster (Figura 3). O grupo “A”, formado por espécies pertencentes à família Loricariidae, foi caracterizado por peixes com corpos achatados dorso-ventralmente e alargados com comprimento do pedúnculo caudal mais alongado, cabeça relativamente pequena e posição da boca ventral. O grupo “B” foi composto por espécies da família Serrasalminidae, com corpos mais altos e curtos com formas arredondadas, pedúnculo caudal reduzido e posição da boca terminal. Os grupos “C” e “D” foram formados por espécies com características intermediárias em relação aos demais grupos, sendo diferenciados a partir do PC2. O grupo “C” representado pelas famílias Anostomidae, Hemiodontidae e pequenos Cichlidae foi caracterizado por cabeças e bocas relativamente pequenas, comprimentos da nadadeira dorsal relativamente menor e corpos baixos de secção transversal mais larga e corpo fusiforme. Em contraste, o grupo “D”, Cichlidae, reuniu as espécies com cabeça e boca relativamente maior, além de corpos caracterizados como relativamente altos com compressão lateral (Figura 2).

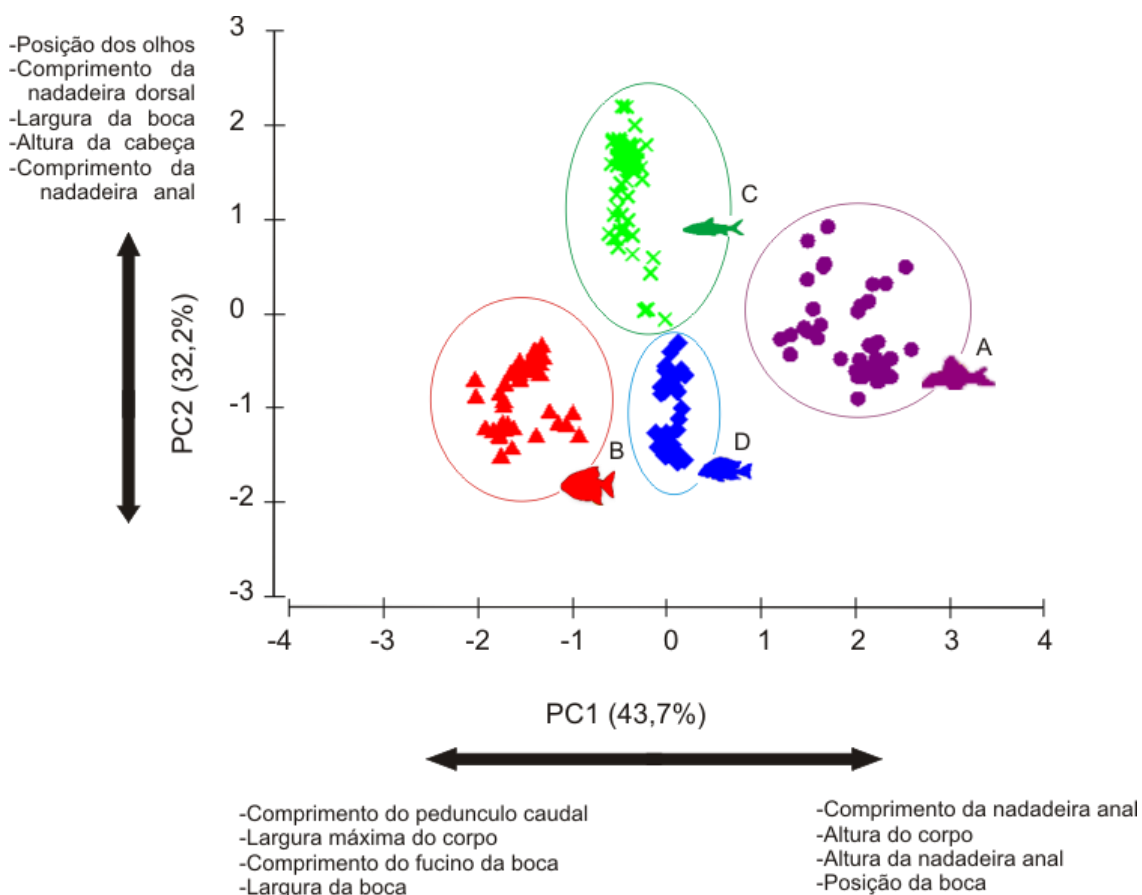


Figura 2: Ordenação PCA das espécies reofílicas do rio Xingu baseado em 21 características morfológicas. As variáveis com maior contribuição, positiva ou negativa, são mostradas para cada eixo. Em cor são destacados os grupos definidos pelo algoritmo K-means.

Tabela 1: Média, desvio padrão (DP), variação do comprimento e assinatura isotópica das espécies de peixes associadas à ambientes de corredeiras do rio Xingu.

Ordem / Família / Espécie	Grupo	N° Indivíduos	Comprimento (mm)			N° Amostras	SAI					
			Max	Min	DP		Media $\delta^{13}\text{C}$	DP	Media $\delta^{15}\text{N}$	DP	TL	C:N
Characiformes												
Anostomidae												
<i>Hypomasticus julii</i> (Santos, Jégu & Lima, 1996)	C	28	170	102,7	8,906	4	-24,19	1,28	11,09	0,36	3,66	3,4537
<i>Leporinus fasciatus</i> (Bloch, 1794)	C	13	273	141,39	11,556	5	-30,14	1,1	10,9	0,32	3,58	3,4095
Hemiodontidae												
<i>Hemiodus vorderwinkleri</i> (Géry, 1964)	C	9	130	101,34	4,504	4	-21,7	1,9	10,58	0,39	3,46	3,4208
Serrasalminidae												
<i>Myleus setiger</i> Müller & Troschel, 1844	B	7	105,16	91,95	5,277	3	-30,93	1,87	10,65	0,42	3,49	3,4003
<i>Myloplus arnoldi</i> (Müller & Troschel, 1844)	B	9	77,59	60,23	6,713	2	-20,72	1,04	8,56	0,23	2,66	3,3522
<i>Myloplus schomburgkii</i> (Jardine, 1841)	B	5	146,9	134,35	4,609	1	-28,06	-	8,34	-	2,58	3,8352
<i>Ossubtus xinguense</i> Jégu, 1992	B	4	170,82	118,05	25,098	3	-27,04	2,12	10,95	0,56	3,61	3,2704
<i>Serrasalmus rhombeus</i> (Linnaeus, 1766)	B	10	222,8	179,07	13,908	1	-25,56	-	12,56	-	4,24	3,3204
<i>Tometes</i> sp.	B	6	350	115,04	2,771	3	-32,51	3,7	9,34	0,36	2,97	3,3263
Perciformes												
Cichlidae												
<i>Cichla melaniae</i> Kullander & Ferreira, 2006	D	9	260	153	33,286	2	-25,14	4,5	11,49	0,91	3,82	3,3581
<i>Crenicichla lugubris</i> Heckel, 1840	C	4	240	131	19,982	2	-24,74	3,42	11,95	0,73	4	3,4023
<i>Geophagus argyrostictus</i> Kullander, 1991	D	13	180	100,25	20,559	6	-27,64	1,02	10,44	0,21	3,4	3,3867
<i>Retroculus xinguensis</i> Gosse, 1971	D	6	253	138,1	22,095	2	-29,46	0,03	10,88	0,1	3,58	3,4475

<i>Teleocichla</i> sp. "preta"	C	2	125	65	10,968	3	-26,63	1,8	11,32	0,4	3,75	3,4368
Siluriformes												
Loricariidae												
<i>Ancistrus ranunculus</i> Muller, Rapp Py-Daniel & Zuanon, 1994	A	6	113,54	88,54	9,633	4	-29,51	2,66	10,1	0,23	3,27	3,4089
<i>Baryancistrus chrysolomus</i> Rapp Py-Daniel, Zuanon & Ribeiro de Oliveira, 2011	A	4	192,82	166,15	11,36	4	-20,45	1,92	9,36	0,68	2,98	3,3217
<i>Oligancistrus</i> sp. "bola azul"	A	4	112,23	101,31	4,695	4	-30,03	0,17	8,96	0,22	2,82	3,3737
<i>Baryancistrus xanthellus</i> Rapp Py-Daniel, Zuanon & Ribeiro de Oliveira, 2011	A	13	200,89	168,96	7,863	4	-23,49	1,87	9,39	0,04	2,99	3,3099
<i>Squamiforma emarginata</i> Valenciennes 1840	A	5	218	118,9	32,753	2	-21,39	2,24	9,46	0,35	3,02	3,3194
<i>Peckoltia vittata</i> (Steindachner, 1881)	A	5	89,46	73,29	6,078	2	-27,11	0,23	10,45	0,25	3,41	3,3879
<i>Scobinancistrus pariolispos</i> Isbrücker & Nijssen, 1989	A	4	218,07	196,9	8,741	1	-31,02	-	11,19	-	3,7	3,3893

Total	166					62						
-------	-----	--	--	--	--	----	--	--	--	--	--	--

Em cor são destacados os grupos definidos pelo algoritmo K-means; . N, número de amostras; Max, máximo; Min, mínimo; DP, desvio padrão; C, carbono; N, nitrogênio; TL, nível tróficos.

Tabela 2: Resultados carregamentos das variáveis de componentes principais de 21 atributos morfológicos e 21 espécies de peixes reofílicos do rio Xingu.

Traços morfológicos	Eixos da PCA	
	1	2
Comprimento do focinho, boca fechada	-0,300	0,149
Posição dos olhos - Distancia perpendicular a parte inferior do corpo	-0,111	0,478
Diâmetro do olho	0,133	0,143
Altura do Corpo	0,223	0,249
Comprimento da nadadeira dorsal	-0,118	0,433
Comprimento do pedúnculo caudal	-0,389	0,044
Profundidade do pedúnculo caudal	-0,052	0,109
Altura da nadadeira dorsal	0,085	0,129
Comprimento da nadadeira peitoral	-0,124	0,184
Comprimento da nadadeira pélvica	-0,147	0,126
Comprimento da nadadeira anal	0,558	0,324
Altura da nadadeira anal	0,212	0,112
Comprimento da nadadeira caudal	0,036	0,006
Distancia interorbital	-0,085	0,132
Largura máxima do corpo	-0,243	0,061
Largura do pedúnculo caudal	-0,141	0,088
Comprimento da cabeça	-0,043	0,142
Largura da boca, boca fechada	-0,269	0,336
Altura da cabeça	0,047	0,311
Profundidade da nadadeira caudal	0,142	0,126
Posição da boca	0,279	0,090

Valores em **negrito** indicam maiores aportes positivos ou negativos nas distribuições dos indivíduos das espécies na PCA.

Foi calculado a dispersão funcional (FDis) para todos os grupos formados pela PCA como uma medida de diversidade funcional FD apresentando valores diferentes entre os grupos. A maior diversidade dos traços morfológicos foi no grupo “D” (0,185) em comparação com os demais grupos. Já o grupo “A”, expressou a menor diversidade funcional (0,121). Os grupos restantes “B” e “C” apresentaram valores intermediários (0,131 e 0,154).

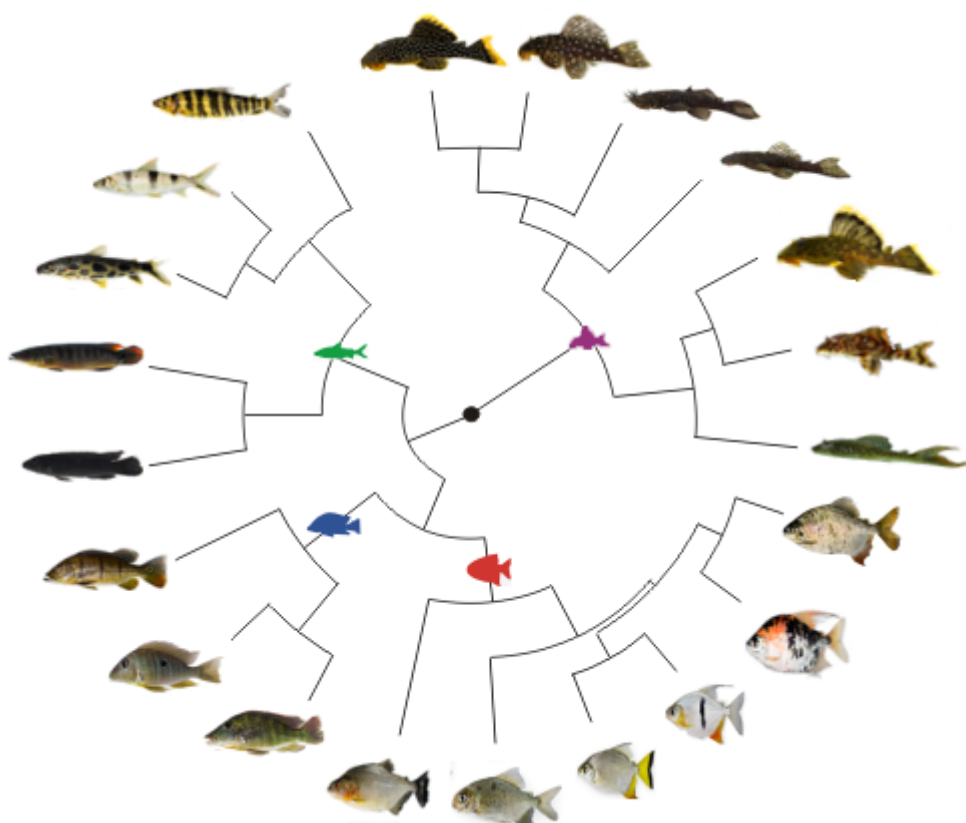


Figura 3: Cluster das espécies analisadas a partir de traços morfológicos (agrupamentos feitos pela distancia euclidiana dos centróides por espécie) dos ambientes de corredeira do rio Xingu. Os peixes estilizados com cor reconhecem os grupos definidos pelo algoritmo K-means.

6.2. Isótopos estáveis

A média do nível trófico (TL) dos peixes reofílicos variou de 2,58 para *Myloplus schomburgkii* a 4,24 para *Serrasalmus rhombeus*, sendo espécies pertencentes ao mesmo grupo “B”. O grupo “A” apresentou uma média do grupo de 3,17 com valores maiores para *Scobinancistrus pariolispos* com TL de 3,7 e menores para *Oligancistrus* sp. “bola azul” com 2,82 (Tabela 1). Os grupos “C” e “D” não apresentaram grandes variações de TL intra-grupo, com valores médios de 3,69 e 3,60, respectivamente.

6.2.1. Contribuição relativa das fontes autotróficas

Foram coletadas 91 amostras de plantas, das quais 33 amostras pertencentes a quatro espécies de macrófitas aquáticas da família Podostemaceae, apresentando assinaturas isotópicas de carbono enriquecidas (-21,54‰ a -18,28‰ $\delta^{13}\text{C}$) típicas de plantas C₄; já as amostras restantes (58 amostras) de plantas terrestres, foram distribuídas em 12 espécies pertencentes a oito famílias (Tabela 3). Estas últimas

apresentaram um empobrecimento nas assinaturas isotópicas ($-32,88\text{‰}$ a $-27,48\text{‰}$ $\delta^{13}\text{C}$) típicas de plantas C3. As outras fontes de produção primária amostradas tiveram assinaturas isotópicas intermediárias de $\delta^{13}\text{C}$: algas ficoperifíticas com $-25,50\text{‰}$, algas filamentosas com $-18,38\text{‰}$ e fitoplâncton com $-22,96\text{‰}$ (Figura 4).

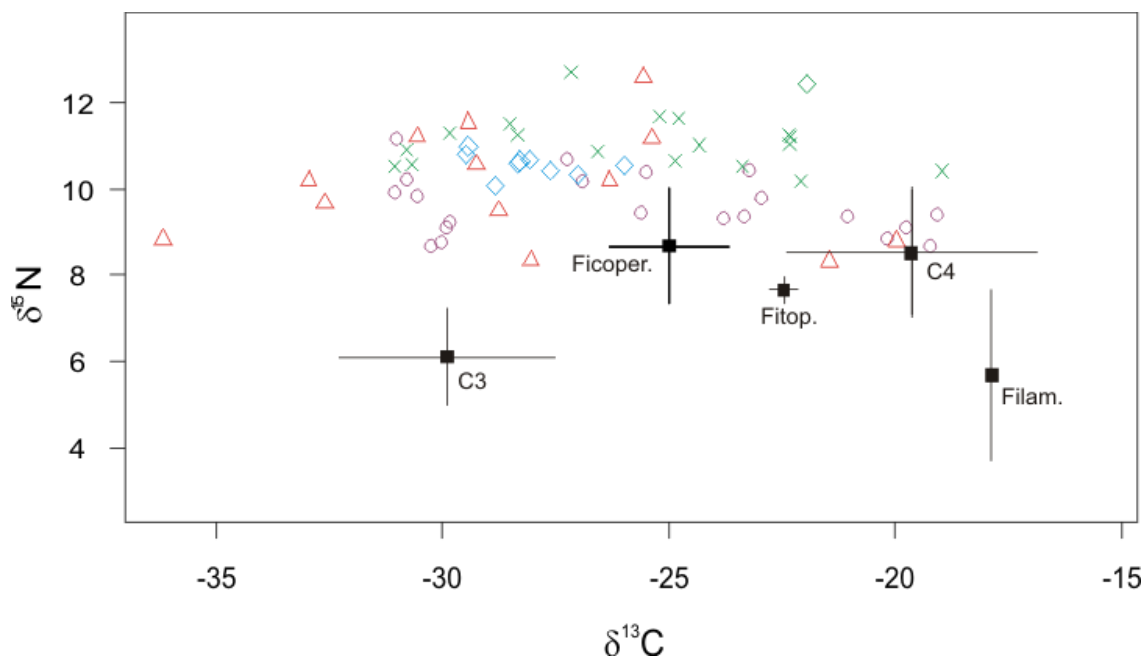


Figura 4: Valores das assinaturas isotópicas de Carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e Nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) (valores não corrigidos com fracionamento trófico) das amostras das espécies de peixes e fontes de produção primária dos ambientes de corredeira do rio Xingu. o, grupo A; Δ , grupo B; x, grupo C; $\diamond$, grupo D. As fontes primarias são apresentadas como valor médio e desvio padrão.

Foram encontradas diferenças significativas nas assinaturas isotópicas das fontes autotróficas avaliadas (PERMANOVA, pseudo-F = 127,58 $p < 0,0001$). As algas ficoperifíticas representaram a maior contribuição para todos os grupos, destacando-se no grupo “A”, para o qual contribuíram entre 70 a 90% (intervalo de confiança dos 50%) das fontes assimiladas. Os intervalos de confiança de 75 a 95% do ficoperifiton no grupo “A” não se superpõem com as demais fontes avaliadas, apresentando uma forte resolução na diferença desta fonte dentro do grupo. As algas filamentosas, por outro lado, apresentaram a menor contribuição em todo o sistema. Os grupos “B” e “C” apresentaram menor especificidade no padrão de utilização das fontes, com contribuições homogêneas de cada fonte primária, mantendo levemente superior o aporte de algas ficoperifíticas. A contribuição de plantas vasculares C3 foi maior no

grupo “D”, diferente do observado nos demais grupos, onde as plantas C3 não se destacaram (Figura 5).

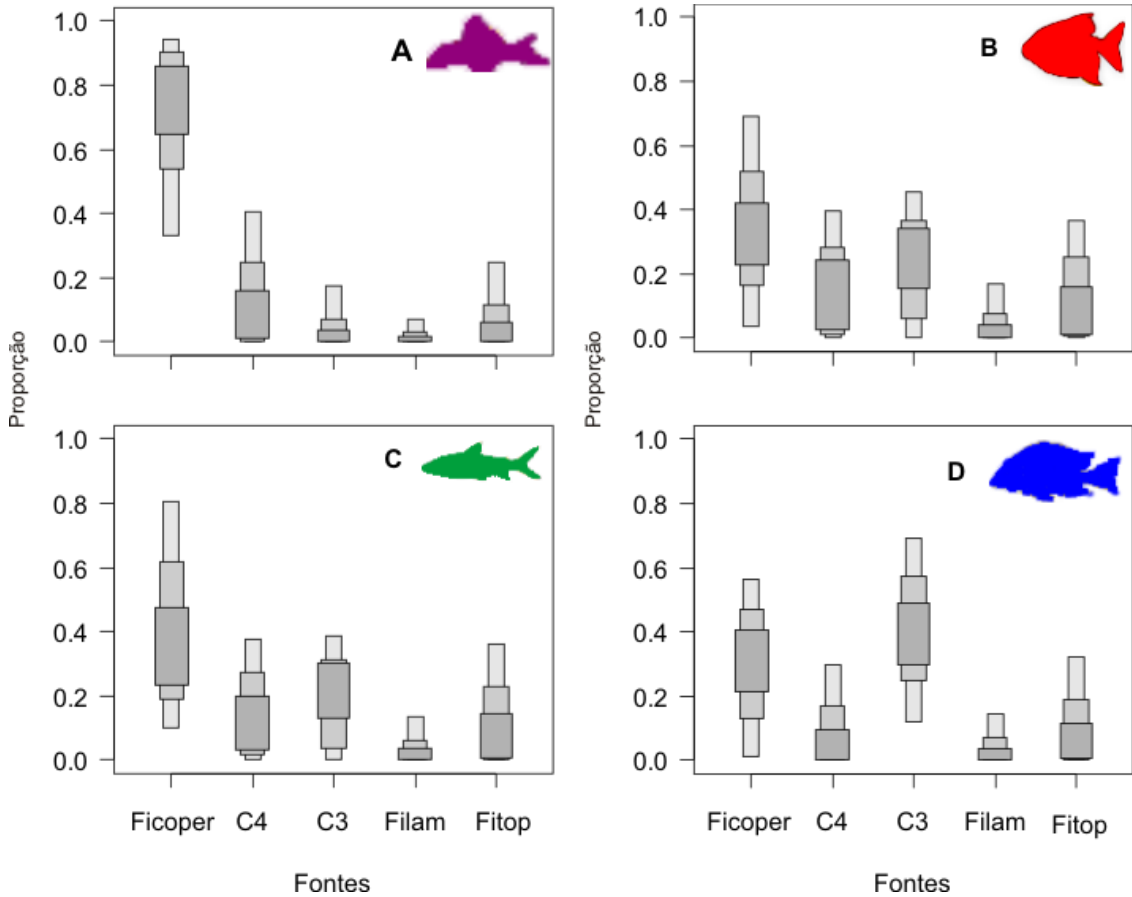


Figura 5: Contribuição relativa das fontes autotróficas para cada grupo de espécies de peixes (95, 75 e 50% de intervalos de confiança).

Tabela 3: Assinatura isotópica dos produtores primários encontrados nos ambientes de corredeiras e suas proximidades no rio Xingu.

Tipo de Fonte/ Ordem/ Família/ Espécie	Tipo de planta (C3, C4)	Tipo de Fonte	N° SIA	SIA			
				Media $\delta^{13}\text{C}$	DP	Media $\delta^{15}\text{N}$	DP
Fontes de produção primaria aquática							
Malpighiales							
Podostemaceae							
<i>Castelnavia pendula</i> Tulasne, Louis René ('Edmond') 1849	C4	Inflorescência	3	-20,99	0,41	6,27	0,64
		Sementes	3	-21,18	0,09	6,43	0,54
<i>Mourera alcicornis</i> Royen, Pieter van 1953	C4	Inflorescência	3	-18,28	0,12	5,82	0,21
<i>Mourera fluviatilis</i> Aublet, Jean Baptiste Christophe Fusée 1775 +	C4	Flores	1	-19,93	-	5,6	-
		Folhas verdes	3	-19,19	1,05	4,9	0,16
		Inflorescência	5	-20,37	1,77	6,57	0,93
		Folhas senescentes	3	-21,54	1,25	5,88	0,14
<i>Weddellina Squamulosa</i> Tulasne, Louis René ('Edmond')	C4	Inflorescência	3	-19,43	0,14	6,01	0,06
Microalgas							
Algas filamentosas			3	-18,38	0,01	3,19	0,80
Ficoperifiton		Filtros	3	-25,5	0,66	6,17	0,23
Fitoplacton		Filtros	3	-22,96	0,15	5,17	0,13
Fontes de produção primariam terrestres							
Arecales							
Arecaceae							
<i>Astrocaryum vulgare</i> Martius, Carl (Karl) Friedrich Philipp von 1824	C3	Folhas verdes	3	-31,9	0,26	1,01	0,07

		Fruto	1	-27,48	-	0,57	-
Asterales							
Asteraceae							
<i>Asteraceae</i> sp.2	C3	Folhas verdes	3	-30,18	0,40	5,93	0,08
<i>Byttneria genistella</i> Triana, José Jerónimo Planchon, Jules Émile 1862	C3	Folhas verdes	3	-30,81	0,64	5,64	0,23
Fabales							
Mimosaceae							
<i>Mimosa pudica</i> Linnaeus, Carl von 1753	C3	Flores	2	-29,42	0,14	1,24	0,15
		Folhas verdes	1	-29,79	-	1,39	-
Gentianales							
Rubiaceae							
<i>Genipa americana</i> Linnaeus, Carl von 1759	C3	Mesocarpo (fruto)	3	-30,5	0,24	3,52	1,08
		Folhas verdes	3	-30,48	1,60	3,51	0,44
		Sementes	3	-30,23	0,47	4,17	0,43
Malpighiales							
Chrysobalanaceae							
<i>Licania longistyla</i> Fritsch, Karl 1889	C3	Mesocarpo (fruto)	3	-31,01	0,68	3,25	0,72
		Folhas verdes	3	-31,07	0,44	2,46	0,55
<i>Licania</i> sp.	C3	Flores	1	-29,5	-	3,64	-
		Folhas verdes	1	-32,32	-	2,92	-
Clusiaceae							
<i>Calophyllum brasiliensis</i> L. Cambess. 1828	C3	Folhas verdes	3	-32,88	0,41	0	0,27
Myrtales							
Combretaceae							
<i>Buchenavia oxycarpa</i> Eichler, August Wilhelm 1866	C3	Folhas verdes	3	-29,18	0,91	3,83	0,90

		Fruto	3	-27,57	1,13	4,15	1,19
Myrtaceae							
<i>Myrciaria dubia</i> McVaugh, Rogers 1963	C3	Mesocarpo (fruto)	3	-29,61	0,69	3,25	0,15
		Folhas verdes	3	-31,92	0,10	5,37	0,10
		Sementes	3	-28,82	0,95	3,98	0,18
<i>Psidium riparium</i> Martius, Carl (Karl) Friedrich Philipp von 1828	C3	Folhas verdes	3	-32,68	0,23	5,79	0,02
		Folhas vermelhas	2	-32,05	0,15	5,86	0,28
		Fruto	2	-28,08	0,53	4,14	0,36
Sapindales							
Simaroubaceae							
<i>Simarouba guianensis</i> Boehmer, Georg Rudolf, 1760	C3	Folhas verdes	3	-31,05	1,27	2,56	0,29

Total			91				
-------	--	--	----	--	--	--	--

N, número de amostras; DP, desvio padrão; C, carbono; N, nitrogênio.

6.2.2. Iso-espço

As elipses padrão baseadas nas composições isotópicas dos peixes diferiram em tamanho, forma e posição no plano $\delta^{13}\text{C}$ vs $\delta^{15}\text{N}$ (Figura 6). O grupo “B” apresentou maior dispersão no espaço isotópico, em proporção semelhante para $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$, com valores de amplitude de nicho (SEA) de $18,60\text{‰}^2$. O grupo “D”, por sua vez, teve o menor valor de SEA ($3,016\text{‰}^2$) em comparação aos demais grupos. Valores intermediários foram alcançados pelos grupos “A” e “C” sendo o grupo “A” com amplitude de nicho maior (SEA: $9,09\text{‰}^2$) que o grupo “C” (SEA: $6,49\text{‰}^2$). O grupo “C” apresentou sobreposição com os grupos “B” e “D”, sendo maior para “B”, representando 53,64% da sua área, do que para “D”, com 47,83% da sua área. O grupo “C” encontrou-se sem qualquer sobreposição com o grupo “A” ocupando, portanto nicho isotópico diferenciado. Por fim, os grupos “A” e “B” apresentaram uma ocupação do nicho isotópico semelhante, o que pode se corroborar com a forte sobreposição entre eles, representada por 39,19% da área superposta (Tabela 4; Figura 6).

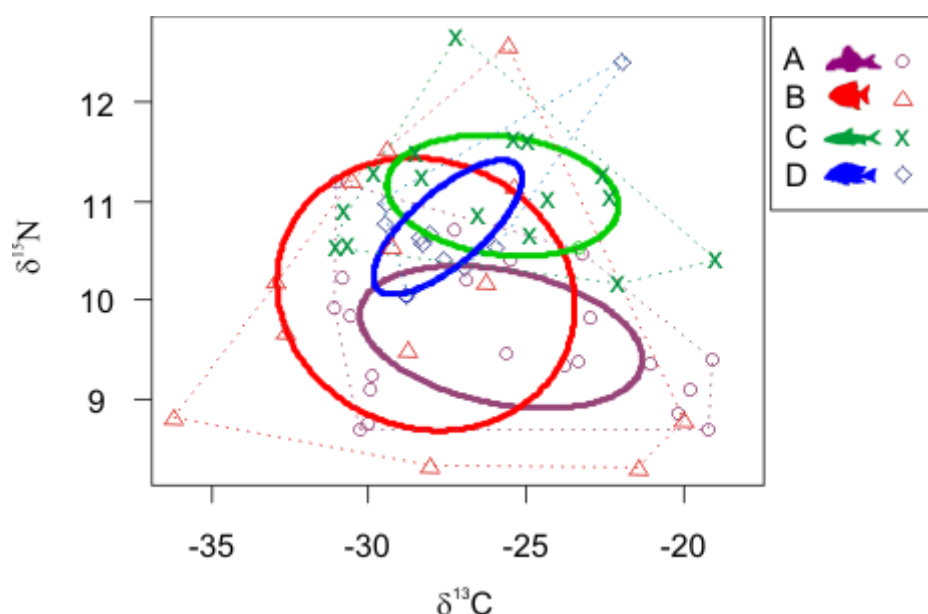


Figura 6: Assinatura isotópica dos indivíduos das espécies de peixes associadas aos ambientes de corredeiras do rio Xingu. As linhas sólidas delimitam a área elipses standard (SEAc), contendo c. 40% dos dados, mostrando o nicho isotópico dos quatro grupos de espécies de peixes discriminadas na PCA. As linhas pontilhadas mostram as áreas envoltivas convexas dos grupos de espécies de peixes, o que corresponde à área que abrange todos os grupos de peixes na trama $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$.

Todas as métricas apresentaram uma forte variação entre os quatro grupos (Figura 7). As distâncias do comprimento trófico medido dNR foram maiores no grupo “B”, com valores médios de 4,91‰. No entanto, o grupo “D” apresentou maior especificidade no nível trófico, com valores de nitrogênio de 1,45‰. Os grupos “A” e “C” tiveram dNr intermediários de 2,90‰ e 1,73‰, respectivamente. A diversidade de nicho isotópico baseada na distribuição das assinaturas isotópicas de carbono dos indivíduos, dCR, apresentou uma tendência similar ao dNR; os grupos “B” e “D” apresentaram valores extremos, sendo maior no grupo “B” (12,17‰) e menor, com intervalos de credibilidade IC 75% a 95%, no grupo “D” (4,47‰). Os valores intermediários foram encontrados nos grupos “A” e “C” (11,20 e 8,573‰), e não houve sobreposição de IC entre estes últimos grupos.

Os grupos definidos pela análise morfológicos apresentaram dinâmicas tróficas heterogêneas. A diversidade trófica (CD) foi maior nos grupos “A” e “B”, sem sobreposição nos intervalos de credibilidade IC 75% e 95% em relação aos grupos “C” e “D”. Os dois primeiros grupos mencionados apresentaram valores de uniformidade trófica (SDNND) fortemente separada. O grupo que possuiu características tróficas generalistas foi o grupo B com SDNND de 1,731‰. Não obstante, o grupo A possuiu características tróficas especialistas, com SDNND de 0,897‰. Por sua vez, os grupos C e D apresentaram valores intermediários na uniformidade trófica, com valores de 1,136 ‰ para o grupo “C” e 0,866‰ para o grupo “D” (Tabela 4, Figura 7).

Tabela 4 Valores de nicho isotópico fornecido pelas análises SIBER

Grupo	dNR	dCR	CD	MNND	SDNND	SEA (‰ ²)	SEAc (‰ ²)	Sobreposição SEA			
								A	B	C	D
A	2,907	11,20	3,952	1,790	0,897	9,10	9,579	-	7,290	0	0,369
B	4,919	12,17	3,904	3,071	1,731	18,60	20,29	7,290	-	3,485	3,109
C	1,737	8,573	2,630	2,108	1,136	6,496	6,902	0	3,485	-	2,024
D	1,452	4,476	1,863	2,302	0,867	3,016	3,393	0,369	3,109	2,024	-

Amplitude da contribuição isotópica de $\delta^{15}\text{N}$ (dNr); Amplitude da contribuição isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ (dCr); média da distância do centróide (CD); distância média do vizinho mais próximo (MNND); desvio padrão da distância média do vizinho mais próximo (SDNND); áreas elipse padrão (SEA); áreas elipse padrão corrigidas pelo menor tamanho da amostra(SEAc).

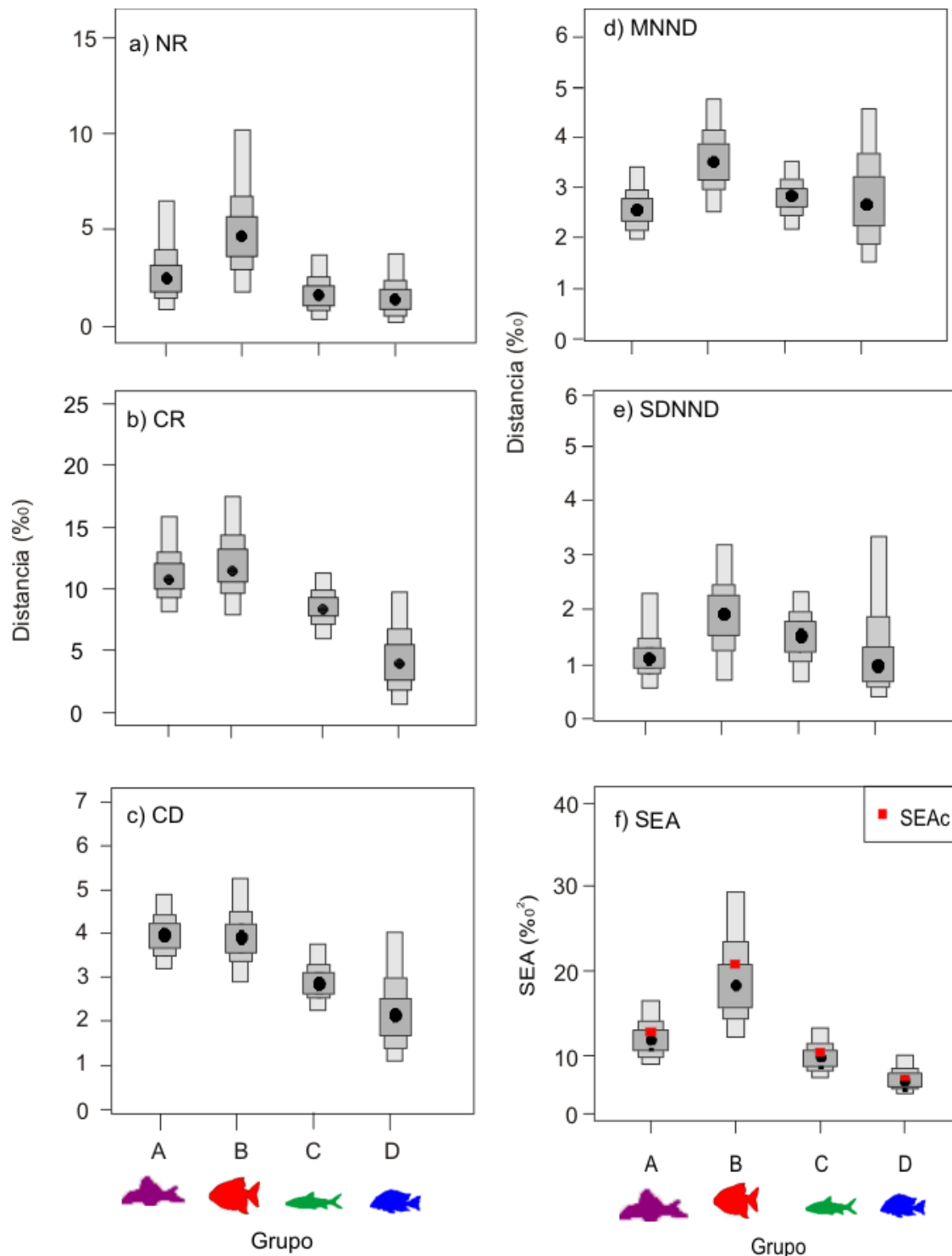


Figura 7: Distribuição dos valores de nicho isotópico determinados pelas análises SIBER: a) Amplitude da contribuição isotópica de $\delta^{15}\text{N}$ (NR) (Comprimento trófico); b) Amplitude da contribuição isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ (CR) (Diversidade de nicho na base da cadeia alimentar); c) Média da distância do centróide (CD) (diversidade trófica média); d) Distância média do vizinho mais próximo (MNND) (Redundância trófica); e) Desvio padrão da distância média do vizinho mais próximo (SDNND) (uniformidade de grupos); f) Áreas elipse padrão (SEA; expressa em ‰^2) (nicho isotópico de um grupo) (SEAc; corrigido pelo menor tamanho da amostra).

6.3. Relações das adaptações morfológicas e ocupação de nicho trófico

Quando relacionadas os resultados da análise morfológica (Morfo-espço), com as análises de nicho isotópico (Iso-espço) foi encontrada uma correlação inversa entre a diversidade funcional com a diversidade trófica (FDis – CD: -39,4864 -9,4784, r^2 : 0,2514 e 0,7613). Esta correlação foi distribuída nos eixos negativos sem cruzamento pelo valor no zero.

7. Discussão

O presente estudo investigou as relações entre morfologia e características tróficas dentro de um conjunto de espécies de peixes que ocupam ambientes de corredeira na região da Volta Grande do rio Xingu. Os dados gerados foram representativos para demonstrar a utilização de nicho; divergência e partilha de recursos em espécies que ocupam morfo-espços semelhantes.

As amostragens feitas no final do período seco favoreceram as capturas dos indivíduos, encontrando-se mais peixes por unidade de área, como mencionado por LOWE-MCCONNELL (1987). Isso acontece pelo fato das corredeiras formarem barreiras que limitam a locomoção dos peixes durante o período de menor vazão do rio (BARTHEM e GOULDING, 1997). As amostragens no final do período seco garantiram uma melhor representatividade das importâncias tróficas das fontes primárias para os peixes dado que espécies de peixes de água doce apresentam taxas de turnover de 27,6 dias para tecidos musculares (MANETTA e BENEDITO-CECILIO, 2003).

7.1. Discriminação das características morfológicas

Análises de componentes principais (PCA) dos traços morfológicos indicaram uma grande separação de espécies com base em características que devem influenciar a dinâmica trófica no habitat.

Os grupos discriminados pelas análises PCA foram também explicados pelas características intrínsecas das espécies. O grupo “A” representado por espécies da família Loricariidae, associou peixes que habitam ambientes lóticos com elevada oxigenação sobre substratos de rocha. Geralmente, as espécies deste grupo são encontradas em águas pouco profundas ou nos interstícios das rochas (CAMARGO *et al.*, 2012). Com a boca disposta de forma ventralmente aplanada, esta família

apresenta um forrageio eficiente de alimentos bentônicos (LUJAN *et al.*, 2011; LUJAN *et al.*, 2012). O grupo “B” foi composto por peixes pelágicos da família Serrasalminae, com corpo extremamente compactado, lateralmente comprimido, corpos discoides que facilitam a capacidade de manobra lateral (MONTAÑA e WINEMILLER, 2013). As espécies de Serrasalminae, exceto *Serrasalmus rhombeus*, são reofílicas (JÉGU *et al.*, 2002; JÉGU, 2003), habitam águas altamente oxigenadas com fundo consolidados (e.g. rochas e pedras). *Serrasalmus rhombeus* é carnívora e as demais espécies deste grupo são onívoras com predomínio de macrofitas aquáticas (Podostemaceae) e fragmentos de grama e sementes inteiras de Myrtaceae e Fabaceae (JÉGU *et al.*, 2002; JÉGU, 2003). O grupo “C” foi caracterizado por espécies pertencentes a três famílias de peixes (Cichlidae, Anostomidae, Hemiodontidae) tipicamente, reofílicas (ZUANON, 1999) e de forma altamente alongada. Estas espécies habitam em corredeiras com fundo rochoso, se alimentam principalmente de invertebrados e algas ficoperifíticas (SIDLAUSKAS e VARI, 2008). O grupo “D” foi composto por espécies da família Cichlidae, que tendem a habitar zonas marginais em torno de praias ou ilhas com correntes lentas a moderada (COCHRAN-BIDDERMAN e WINEMILLER, 2010). Estes peixes são bentófagos e piscívoros com aberturas de boca relativamente maior, sugerindo maior heterogeneidade de tamanho de presas podendo se alimentar de presas maiores (REECHT *et al.*, 2013).

As relações morfológicas encontradas podem ser fortemente influenciadas pelas adaptações na distribuição das espécies, no comportamento na seleção dos habitats, assim como, a amplitude do nicho (MOTTA e KOTRSCHAL, 1992; CARNICER *et al.*, 2012). Do mesmo modo, as características morfológicas possuem múltiplas funções em termos de alimentação, locomoção, reprodução e defesa contra predadores (COCHRAN-BIDDERMAN e WINEMILLER, 2010). Características das espécies relacionadas à alimentação contribuíram fortemente na discriminação dos grupos, sugerindo uma possível relação da morfologia e a ocupação (partição) do nicho como o sugerido por MONTAÑA e WINEMILLER (2010). Estas características são definidas principalmente pelo comprimento e posição da boca; assim como a detenção da presa e a capacidade de nado, tipificadas pelos traços: posição dos olhos, comprimento do pedúnculo caudal, comprimento e altura da nadadeira anal. Estudos morfológicos têm demonstrado a validade em desenvolver trabalhos de estrutura trófica simplificando os sistemas a partir das relações morfológicas (DUMAY *et al.*, 2004; TEIXEIRA e BENNEMANN, 2007; COCHRAN-BIDDERMAN e WINEMILLER, 2010; MONTAÑA e WINEMILLER, 2010; ALBOUY *et al.*, 2011; MONTAÑA e WINEMILLER, 2013; REECHT *et al.*, 2013; HSU *et al.*, 2013). Neste

sentido, pode-se apresentar uma reconstrução das estruturas tróficas das assembleias de peixes de corredeira, numa abordagem combinada entre morfologia e a ferramenta de isótopos estáveis.

7.2. Diversidade Funcional e estrutura da assembleia

Dado que os agrupamentos obtidos foram discriminados a partir da similaridade dos traços morfológicos (PCA), os valores de diversidade funcional (FDis) apresentaram pouca diferencia entre os grupos. No entanto, mesmo se pequenas estas variações, estas foram úteis para determinar a correlação com as estruturas tróficas dos grupos.

Uma diversidade funcional maior implica que há uma maior dispersão das espécies do grupo em relação a todas as categorias de traços funcionais (CASANOVAS *et al.*, 2013), como o caso do grupo dos grandes Cichlidae que apresentou os maiores valores de FDis. Os grupos dos Serrasalminae e Hemiodontidae, Anostomidae e pequenos Cichlidae apresentaram valores intermediários. Desta forma o grupo dos Loricariidae indicou uma menor dispersão das espécies no conjunto de traços morfológicos. Este resultado implica uma especialização na utilização dos recursos encontrados no habitat por este grupo (LALIBERTÉ e LEGENDRE, 2010).

7.3. Fontes de produção primária e níveis tróficos dos consumidores

No presente trabalho foi apresentada uma variação em $\delta^{15}\text{N}$ de 8,34 ‰ a 18,28 ‰ para os peixes de ambientes de corredeira. Estes valores encontram-se dentro das amplitudes reportadas para os ambientes neotropicais, como para os canais principais de rios (JEPSEN e WINEMILLER 2007; KOSHINO *et al.*, 2013), em lagos (HARROD *et al.*, 2010; DOUCETTE *et al.*, 2011 e ARCAGNI *et al.*, 2012), e em rios amazônicos (LUJAN *et al.*, 2011; LUJAN *et al.*, 2012; MONTAÑA e WINEMILLER, 2013).

Algumas das espécies analisadas apresentaram valores inesperados de nível trófico, por exemplo, *Ossubtus xinguense* que é uma espécie presumivelmente herbívora (JÉGU, 1992) apresentando assinaturas de nitrogênio superiores às de espécies insetívoras da mesma família (*e.g.* *Myloplus schomburgkii*). Isso pode ser explicado por estratégias alimentares diferenciadas. Algumas associações com endoparasitas intestinais podem influenciar nas assinaturas isotópicas de alguns peixes herbívoros, assim como alguns deles apresentarem fracionamento trófico superior que as demais guildas tróficas (MILL *et al.*, 2007). Os grandes Cichlidae

apresentaram valores de nível trófico intermediários. Isso pode ser associado para *Geophagus argyrostictus* e *Retroculus xinguensis* ao consumo de grandes quantidades de invertebrados aquáticos como comprovado por MONTAÑA e WINEMILLER (2013). As espécies de Loricariidae apresentaram valores de nível trófico esperados de acordo com LUJAN *et al.* (2012).

A ferramenta de análises de isótopos estáveis apresenta algumas limitações nas escolhas e cálculos dos fatores de fracionamento tanto para isótopos de carbono como para nitrogênio (POST, 2002; MCCUTCHAN *et al.*, 2003; BARNES *et al.*, 2007; MILL *et al.*, 2007; SWEETING *et al.*, 2007a,b; CAUT *et al.*, 2010, LEBERFINGER *et al.*, 2011). O tipo de ambiente, a temperatura, e fatores físicos e químicos interferem no metabolismo das espécies. Estas relações influenciam as transformações de energia entre os diferentes níveis na cadeia trófica. Não obstante, podemos encontrar com base na literatura valores de fracionamento que se adaptam a nosso modelo, para o presente trabalho foram escolhidos valores propostos por POST (2002) para o fracionamento de carbono assim como JACKSON *et al.* (2013) para nitrogênio.

A variação de $\delta^{13}\text{C}$ apresentada neste trabalho foi de -32,51‰ a -20,45‰ $\delta^{13}\text{C}$ para os peixes de ambientes de corredeira. Estes valores encontram-se dentro das amplitudes reportadas para os ambientes neotropicais (LUJAN *et al.*, 2011 e LUJAN *et al.*, 2012), para ambientes amazônicos (MONTAÑA e WINEMILLER, 2013; JEPSEN e WINEMILLER, 2007) e em uma heterogeneidade de ambientes de águas continentais africanas (JACKSON *et al.*, 2013).

As fontes primárias analisadas apresentaram assinaturas isotópicas de carbono que variaram de -32,88 ‰ a -18,28 ‰, como o esperado para os ambientes de água doce (ALMEIDA e BENEDITO-CECILIO, 2002; FRY, 2005; JEPSEN e WINEMILLER, 2007). Os grupos morfológicos com elevada diversidade trófica (grupo “A”, Loricariidae e “B”, Serrasalminidae), apresentam padrões de utilização de fontes basais diferentes. No entanto, as distribuições de $\delta^{13}\text{C}$ para os Loricariídeos mostram evidências de possuir maior especialização trófica como o reportado por LUJAN *et al.* (2012) em comparação com os Serrasalminidae.

A maioria das comunidades de peixes neotropicais, incluindo assembleias de Loricariidae evita consumirem ou assimilarem gramíneas e macrofitas C4 e consumir seletivamente e assimilar frações de plantas C3, algas e carbono orgânico particulado (JEPSEN e WINEMILLER, 2007). Os Loricariidae se caracterizam por possuir uma ampla gama de traços morfológicos associados à alimentação (LUJAN *et al.*, 2011)

não obstante, apresentam uma preferência por recursos derivados de plantas com assinaturas isotópicas de carbono empobrecidas, típico de plantas C3; assim como por algas bentônicas, biofilme e detritos (LUJAN *et al.*, 2012). De fato, os modelos de mistura de isótopos estáveis mostraram que nenhuma fonte domina para o grupo dos Serrasalminidae, e os consumidores neste local dependem de uma combinação de fontes, tanto terrestres quanto aquáticas como se apresenta para algumas espécies de peixes de ambientes estuarinos (e.g. ABRANTES *et al.*, 2013).

Os grupos dos Hemiodontidae, Anostomidae e pequenos Cichlidae assim como os grandes Cichlidae que apresentaram uma diversidade trófica menor foram diferenciados pelos padrões de utilização de fontes basais, observando-se maiores aportes de algas ficoperíficas no primeiro e plantas C3 para o segundo. Nestes grupos os valores de contribuição das fontes de produção primária, indicam alguns padrões na utilização trófica dos habitats de corredeira. Grupos onde as fontes primárias de energia utilizadas forem de origem autóctone (e.g. algas ficoperíficas e plantas C4) sugere uma maior dependência aos ambientes de corredeira. Como o caso dos grupos formados por Loricariidae e Hemiodontidae, Anostomidae e pequenos Cichlidae. De forma contrária aos grupos dos Serrasalminidae e grandes Cichlidae que apresentaram maiores contribuições de fontes de produção primárias de origem alóctone (e.g. plantas C3) (WINEMILLER *et al.*, 2006)

7.4. Diferenciação da estrutura trófica dos grupos morfológicos

As métricas de estrutura trófica dos peixes com base em isótopos estáveis foram úteis para detectar diferenças entre os grupos morfológicos. O grupo “B”, representado por espécies de peixes pertencentes à família Serrasalminidae, apresentou o maior valor na amplitude de nitrogênio (dNR), o que representa uma maior diversidade de níveis tróficos. As espécies avaliadas neste grupo apresentam uma ampla gama alimentar passando desde espécies fitófagas e frugívoras até insetívoras, como é o caso de alguns pacus do gênero *Tomates* sp.e *Myleus* spp. (JÉGU e KEITH, 2005) assim como, fortemente carnívoros como *S. rhombeus* (PLANQUETTE *et al.*, 1996; JÉGU, 2003). Os demais grupos, caracterizados por amplitudes de nitrogênio inferiores, corroboram uma uniformidade dentro de cada grupo, em níveis tróficos semelhantes. As amplitudes de carbono (dCR) apresentaram dois grupos com maior diversidade de utilização de fontes basais, se destacando os grupos “A” e “B” representados pelas famílias Loricariidae e Serrasalminidae respectivamente. Porém, o grupo “A” apresentou menor dCR quando comparado ao grupo “B”, corroborando os resultados encontrados por LUJAN *et al.* (2012), que

observaram padrões inversos entre a diversidade taxonômica com aproveitamento das fontes basais. Para o grupo “D” dos grandes Cichlidae foi observada especialização trófica, por apresentar uma baixa amplitude de carbono quando comparada aos demais grupos (MONTAÑA e WINEMILLER, 2010; 2013; COCHRAN-BIDDERMAN e WINEMILLER, 2010).

Os peixes com formas alargadas, dorsoventralmente planos e posição da boca infra-orbito comissural discriminados no grupo “A” apresentam diversidade trófica (CD) superiores aos grupos “C” e “D”, mas semelhantes com o grupo “B”. Estes resultados devem-se a valores elevados na amplitude do carbono e baixa do nitrogênio. O grupo “A” exibiu uma partilha de nicho isotópico com o grupo “B”. Valores baixos de uniformidade trófica (SDNND) indicaram o grupo “A” como fortemente especialista, sendo caracterizado por uma menor plasticidade trófica. Apesar de sua riqueza taxonômica e as adaptações morfológicas associadas à alimentação (LUJAN *et al.*, 2011; LUJAN *et al.*, 2012). Os loricarídeos mostraram uma alta especificidade na utilização da fonte de produção primária, tendo mais de um 80% da sua contribuição isotópica no ficoperífiton. Vale destacar que algumas das espécies pertencentes ao grupo “A” apresentaram níveis tróficos elevados. Isso pode ser explicado pelo fato que existe a possibilidade que algumas destas espécies não sejam estritamente fitófagas (LUJAN *et al.*, 2012) se alimentando de invertebrados filtradores, como o caso do *Scobinancistrus pariolispos* (ELECTROBRAS, 2009).

A maior redundância trófica foi encontrada pelo grupo com formato do corpo discóide, mais achatado que largo e boca terminal em sua maioria correspondente ao grupo “B” dos Serrasalminidae. Este grupo, igualmente ao grupo “A”, apresentou uma diversidade trófica relativamente elevada. Contudo, o grupo “B” representou o conjunto de formas homologas mais plástico em termos tróficos, dentro dos ambientes de corredeira. Adicionalmente HSU *et al.* (2013) expõem que espécies com dinâmicas tróficas individualmente especializadas devem ocupar nichos tróficos mais amplos. Desta forma o grupo “B” apresentou nicho isotópico mais amplo, já que as espécies de Serrasalminidae que compõem este grupo apresentaram dinâmicas tróficas individuais de caráter especialista distintos entre elas como o caso de *S. rhombeus* e *O. xinguensis* (JÉGU, 1991; JÉGU e KEITH, 2005).

Espécies de peixes com boca terminal, formato do corpo cilíndrico como os discriminados no grupo “C” representados pelas famílias Anostomidae, Hemiodontidae e pequenos Cichlidae não se destacaram nas análises SIBER, apresentando valores intermediários de amplitude de nicho assim como de diversidade trófica e redundância

trófica. Estas espécies são consideradas estritamente reofílicas (ZUANON, 1999) apresentaram características tróficas generalistas contrario as espécies de Loricaridae. Os Anostomideae foram indicados por possuírem uma elevada plasticidade trófica, mas com amplitude de nicho trófico restrito. Estes resultados foram corroborados pelos estudos de MELO e RÖPKE (2004), BALASSA *et al.* (2004), a partir de análises de conteúdos estomacais. Estes resultados foram corroborados nas análises de isótopos estáveis, discrepando nos valores de uniformidade trófica baixos.

Para os grandes Cichlidae, discriminados no grupo “D”, foi encontrada baixa diversidade trófica, sendo associada a uma menor proporção de espécies caracterizadas por ecologias tróficas similares, implicando em uma maior uniformidade nas características tróficas do grupo. Durante certos períodos do ano quando o alimento é limitado se observa maior especialização na alimentação dos peixes. Estas limitações apresentam-se de forma especial na seca, ao contrario do período de cheia onde os recursos são amplamente disponíveis (WINEMILLER, 1991; LIEM, 1991 *apud* CORHAN e WINEMILLER, 2010)

7.5. Relações morfológicas e tróficas das assembleias

Vários estudos têm demonstrado convergência ecomorfológica através de peixes de água doce (WINEMILLER *et al.*, 1995; HULSEY *et al.*, 2008; MONTAÑA e WINEMILLER, 2010, 2013; COCHRAN-BIDDERMAN e WINEMILLER, 2010; HIRSCH *et al.*, 2013). Semelhanças nas formas do corpo expressam adaptações para a utilização ou exploração de presas de vários tipos de habitats (WESTNEAT e WAINWRIGHT, 1989; NORTON e BRAINERD, 1993; WAINWRIGHT *et al.*, 2001). Por exemplo, variação interespecífica na dieta dentro das assembleias de peixes tem sido atribuída ao tamanho da boca e ao tamanho do corpo no caso de grandes Cichlidae (MONTAÑA e WINEMILLER, 2013) e adaptações nas maxilas dos Loricariidae facilitam a exploração de nichos tróficos nos rios neotropicais (LUJAN *et al.*, 2012).

Uma convergência morfológica em resposta à seleção de nichos alimentares semelhantes foi encontrada neste trabalho. Estes padrões têm sido observados entre os peixes que possuem características funcionais altamente especializados (WINEMILLER, 1991; WINEMILLER *et al.*, 1995; RUBER e ADAMS, 2001; WAINWRIGHT *et al.*, 2007; COCHRAN-BIDDERMAN e WINEMILLER, 2010). A hipótese de variação de nicho (HSU *et al.*, 2013) prediz que as assembleias com nichos mais amplos são fenotipicamente mais variáveis do que assembleias com

nichos mais estreitos. No entanto, a diversidade funcionais encontradas neste estudo apresentaram uma forte correlação de caráter inversa com a diversidade trófica. Estes padrões podem ser explicados já que alguns indivíduos experimentam fortes trade-offs entre largura de nicho e capacidade adaptativa, o que facilita a seleção disruptiva e especialização individual. ACKERMANN e DOEBELI (2004) expõem que um grupo de espécies que possuem nichos tróficos menores possui uma maior diversificação das suas características morfológicas em resposta as variações nos ambientes. Da mesma forma, os movimentos de indivíduos entre habitats pode contribuir com esse tipo de resultados, algumas espécies que são essencialmente transitórias como alguns representantes da família Cichlidae (MONTAÑA e WINEMILLER, 2010). Alguns habitats estruturalmente complexos podem facilitar a coexistência de competidores (JANSSEN *et al.*, 2007). Neste sentido, pode-se esperar que durante os períodos de seca incrementando os valores nos índices de diversidade funcional, mas com nichos tróficos restritos. Nestes períodos a conectividade entre alguns habitats nos rios possam albergar espécies com maiores características adaptativas (traços morfológicos) que não atuam na performance das espécies por longos períodos de tempo nos ambientes de corredeira.

8. Conclusões e perspectivas

O presente estudo demonstrou que existe relação entre as características morfológicas (diversidade funcional, FDis) e ecológicas (diversidade trófica, CD), fornecendo evidências de uma alto grau de divergências e partilha de recursos alimentares entre as espécies de peixes que apresentaram morfologias homologas que coexistem nos ambientes de corredeiras no período de seca.

A abordagem Bayesiana para as métricas associadas a nicho isotópico permitiu comparações estatísticas entre os grupos morfológicos, o que torna possível identificar diferenças/semelhanças na estrutura trófica que poderiam estar relacionados com as condições ambientais ou a história de vida das espécies de peixes. Foi possível a identificação das principais fontes de produção primária que contribuem para as assembleias de peixes nos ecossistemas de corredeira, apresentando indícios da possível dependência energética das espécies reófilas como os ambientes lóticos.

Os intervalos das assinaturas isotópicas de carbono dos produtores e consumidores são susceptíveis a qualquer variação seja esta espacial ou temporal, assim como a diferenciação no fracionamento trófico de nitrogênio (LAYMAN *et al.*,

2007; ABRANTES *et al.*, 2013). Apesar de que foram testadas as variações nas assinaturas isotópicas entre os grupos, conseguimos corroborar que não apresenta diferenças significativas. Mas foram comprovadas que os diferentes agrupamentos de fontes autotróficas foram significativamente distintas o que garante a plausibilidade das análises de mistura.

A abordagem de Iso-espaco forneceu informações relevantes para futuras comparações entre as estruturas alimentares, antes e depois de impactos negativos nos ecossistemas, assim como facilitar o monitoramento da recuperação dos ecossistemas em processos de reabilitação após mudança no ambiente (ABRANTES *et al.*, 2013).

Muitos estudos têm demonstrado que a alteração das condições abióticas tais como a mudança no regime hidráulico, facilitam o estabelecimento e propagação de espécies invasoras, e reduz a resistência dos ecossistemas aos efeitos destes impactos (KADYE e BOOTH, 2013). O conhecimento prévio da estrutura trófica das espécies reofílicas que interagem nos ambientes lóticos poderá facilitar o entendimento dos impactos ou mudanças causadas por grandes empreendimentos hidrelétricos na região amazônica.

9. Literatura Citada

ABELHA, M.C., AGOSTINHO, A.A., GOULART, E. Plasticidade trófica em peixes de água doce. **Acta Scientiarum**, v. 23, p. 425 - 434. 2001.

ABRANTES, K.G., BARNETT, A., BOUILLON, S. Stable isotope-based community metrics as a tool to identify patterns in food web structure in east African estuaries. **Functional Ecology**. 2013.

ACKERMANN, M., DOEBELI, M. Evolution of niche width and adaptive diversification. **Evolution**, v. 58, p. 2599 - 2612. 2004.

ALBOUY, C., GUILHAUMON, F., VILLÉGER, S., MOUCHET, M., MERCIER, L., CULIOLI, J. M., TOMASINI, J. A., LE LOC'H, F., MOUILLOT, D. Predicting trophic guild and diet overlap from functional traits: statistics, opportunities and limitations for marine ecology. **Marine Ecology Progress Series**, V. 436, p. 17 - 28. 2011.

ALLAN, J. Landscapes and Riverscapes: The Influence of Land Use on Stream Ecosystems. Annu. **Review of Ecology, Evolution**, v.35. p. 257 - 84. 2004.

- 765 ALMEIDA, C., BENEDITO-CECILIO, E. Variabilidade isotópica ($\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$) em
766 produtores primários de ambientes terrestres e de água doce. **Acta scientiarum**,
767 v. 24.p. 303 - 312. 2002.
- 768 ANDERSON, M.J., GORLEY, R.N., CLARKE, K.R. PERMANOVA for PRIMER: guide
769 to software and statistical methods. PRIMER-E, **Plymouth**. UK, p. 214. 2008.
- 770 ANDERSON, M.J., ELLINGSEN, K.E., MCARDLE, B. H. Multivariate dispersion as a
771 measure of beta diversity. **Ecology Letters**, v.9, p. 683 - 693. 2006.
- 772 ARCAGNI, M., CAMPBELL, L.M., ARRIBÉRE, M.A., KYSER, K., KLASSENE, K.,
773 CASAUX, R., MISERENDINO, M.L., GUEVARA, S.R. Food web structure in a
774 double-basin ultra-oligotrophic lake in Northwest Patagonia, Argentina, using
775 carbon and nitrogen stable isotopes. **Limnologica**, v. 43, p. 131 - 142. 2013.
- 776 BALASSA, G.C., FUGI, R., HAHN, N.S., GALINA, A.B. Dieta de espécies de
777 Anostomidae (Teleostei, Characiformes) na área de influência do reservatório de
778 Manso, Mato Grosso, Brasil. **Iheringii - Série Zoologia**, v. 94, p. 77 - 82. 2004.
- 779 BARNES, C., JENNINGS, S., NICHOLAS V., POLUNIN, C., LANCASTER J.E. The
780 importance of quantifying inherent variability when interpreting stable isotope field
781 data. **Oecologia**,v. 155, p. 227 - 235. 2008.
- 782 BARRELLA, W., PETRERE, M.J., SMITH, W.S. As Relações entre as matas ciliares,
783 os rios e os peixes. In: RODRIGUES, R.R. e FILHO, H. de F. L. Matas Ciliares:
784 conservação e recuperação. São Paulo: **Edusp**. 2000.
- 785 BARTHEM, R.B., FABRÉ, N.N. Biologia e diversidade dos recursos pesqueiros na
786 Amazônia. In: Ruffino, M.L. (Ed.) A pesca e os recursos pesqueiros na Amazônia
787 brasileira. **IBAMA, Brasília, Distrito Federal**, p. 17 - 62. 2004:
- 788 BARTHEM, R.E, GOULDING, M. Os bagres balizadores: ecologia, migração e
789 conservação de peixes amazônicos/ Ronaldo Barthem, Michael Goulding – Tefé,
790 AM: **Sociedade Civil Mamirauá**; Brasília: CNPq,. 140 p. 1997.
- 791 BEHMER, S.T., JOERN, A. Coexisting generalist herbivores occupy unique nutritional
792 feeding niches **PNAS**., v. 105, p. 1977 - 1982. 2008.

- 793 BÜHRNHEIM, C.M. Heterogeneidade de habitats: rasos x fundos em assembléias de
794 peixes de igarapés de terra firme na Amazônia Central, Brasil. **Revista Brasileira**
795 **Zoologia**, V. 19, p. 889 - 905. 2002.
- 796 CAILLIEZ, F. The analytical solution of the additive constant problem. **Psychometrika**,
797 v. 48, p. 305 - 310. 1983.
- 798 CAMARGO, M., GHILARDI, R. Entre a terra, as águas e os pescadores do médio rio
799 Xingu. p. 329. 2009.
- 800 CAMARGO, M., GIARRIZZO, T., ISAAC, V. Review of the geographic distribution of
801 fish fauna of the Xingu river basin, Brazil. **Ecotropica**, v. 10, p. 123 - 147. 2004.
- 802 CAMARGO, M., JUNIOR, H.G., RAPP PY-DANIEL, L.H. Acaris ornamentais do Meio
803 Rio Xingu, p. 177. 2012.
- 804 CARNICER, J., BROTONS, L., STEFANESCU, C., PENUELAS, J. Biogeography of
805 species richness gradients: linking adaptive traits, demography and diversification.
806 **Biological Reviews**, v. 87, p. 457 - 479. 2011.
- 807 CARROLL, A.M., WAINWRIGHT, P.C., HUSKE, S.H., COLLAR, D.C., TURINGAN,
808 R.G. Morphology predicts suction feeding performance in centrarchid fishes. **The**
809 **Journal of Experimental Biology**, v. 207, p. 3873 - 3881. 2004.
- 810 CASANOVES, F., PLA, L., DÍRIENZO, J. A., DÍAZ, S. FDiversity: a software package
811 for the integrated analysis of functional diversity. **Methods in Ecology and**
812 **Evolution**, v. 2, p. 233 - 237. 2011.
- 813 CAUT, S., ANGULO, E., COURCHAMP, F., FIGUEROLA J. Trophic experiments to
814 estimate isotope discrimination factors. **Journal of Applied Ecology**, v. 47, p. 948
815 - 954. 2010.
- 816 COCHRAN-BIEDERMAN, J.L., WINEMILLER, K.O. Relationships among habitat,
817 ecomorphology and diets of cichlids in the Bladen River, Belize. **Environmental**
818 **Biology of Fishes**, v. 88, p.143 - 152. 2010.
- 819 CUCHEROUSSET J., BOULETREAU, S., MARTINO. A., ROUSSEL, J.-M., SANTOUL,
820 F. Using stable isotope analyses to determine the ecological effects of non-native
821 fishes. **Fisheries Management and Ecology**, v. 19, p. 111 - 119. 2012.

- 822 DALZIEL, A.C., ROGERS, S.M., SCHULTE, P.M. Linking genotypes to phenotypes
823 and fitness: how mechanistic biology can inform molecular ecology. **Molecular**
824 **Ecology**, v. 18, p. 4997 - 5017. 2009.
- 825 DAVIS, A., BLANCHETTE, I., PUSEY, B., JARDINE, T., PEARSON, R. Gut content
826 and stable isotope analyses provide complementary understanding of ontogenetic
827 dietary shifts and trophic relationships among fishes in a tropical river. **Freshwater**
828 **Biol.**, v. 57, p. 2156 - 2172. 2012:
- 829 DOUCETTE, J.L., WISSEL, R.N., SOMERS, C. Cormorant–fisheries conflicts: Stable
830 isotopes reveal a consistent niche for avian piscivores in diverse food webs.
831 **Ecological Applications**, v. 21, p. 2987 - 3001. 2011.
- 832 DUMAY, O., TARI, P.S., TOMASINI, J.A., MOUILLOT, D. Functional groups of lagoon
833 fish species in Languedoc Roussillon, southern France. **Journal of Fish Biology**,
834 v. 64, p. 970 - 983. 2004.
- 835 ELETROBRAS, Áreas de influência e Área de Abrangência Regional (Físico e Biótico)
836 – Área de Abrangência Regional Meio Físico. Estudo de Impacto Ambiental–
837 **Aproveitamento Hidrelétrico Belo Monte. Brasília**, v. 5, p. 107. 2009.
- 838 ESTUPIÑÁN, R.A., CAMARGO, M. Ecologia de paisagem natural. In: Camargo, M.;
839 Ghilardi JR, R. Entre a terra, as águas e os pescadores do médio rio Xingu: uma
840 abordagem ecológica. **Belém**. p. 33 - 43. 2009.
- 841 FRISSELL, C., LISS, W., WARREN, C., HURLEY, M., A hierarchical framework for
842 stream habitat classification: Viewing streams in a watershed context. USA.
843 **Environmental Management**, v. 10, p. 199 - 214. 1986.
- 844 FRY B. Stable Isotope Ecology. **Department of Oceanography and Coastal**
845 **Sciences Coastal Ecology Institute School of the Coast and Environment.**, p.
846 361. 2005.
- 847 GATZ A.J. Ecological morphology of freshwater stream fishes. **Tulane Studies in**
848 **Zoology and Botanic**, v. 21, p. 91 - 124. 1979.
- 849 GORMAN, O., KARR, J. Habitat structure and stream fish communities. **Ecology**, v.
850 59, p. 507 - 515. 1978.

851 HARROD, C., MALLELA, J., KAHILAINEN, K.K. Phenotype-environment correlations in
852 a putative whitefish adaptive radiation. **Journal of Animal Ecology.**, v. 79, p.
853 1057 - 1068. 2010.

854 HARTIGAN, J.A., WONG, M.A. A K-means clustering algorithm. **Applied Statistics.**, v.
855 28, p. 100 - 108. 1979.

856 HIRSCH, P., ECKMANN, E., OPPELT, C., BEHRMANN-GODEL, J. Phenotypic and
857 genetic divergence within a single whitefish form detecting the potential for future
858 divergence. **Evolutionary Applications.**, v. 6, p. 1119 – 1132. 2013.

859 HJELM, J., SVANBACK, R., BYSTROM, P., PERSSON, L., WAHLSTROM, E. Diet-
860 dependent body morphology and ontogenetic reaction norms in Eurasian perch.
861 **OIKOS**, v.95, p. 311 - 323. 2001.

862 HORA, S. Ecology, bionomics and evolutions of the territorial fauna, winth spacial
863 reference to the organs of allachment. Philos. **Transactions of the Royal**
864 **Society**,v. 218, p. 171 - 242. 1930.

865 HSU, Y., SHANER, P., CHANG, C., KE, L., KAO, S. Trophic niche width increases with
866 bill-size variation in a generalist passerine: a test of niche variation hypothesis.
867 **Journal of Animal Ecology.**, v. 83, p. 450 – 459. 2013.

868 HULSEY, C.D., ROBERTS, R.J., LIN, A.S., GULDBERG, R., STREELMAN, J.T.
869 Convergence in mechanically complex phenotype: detecting structural adaptations
870 for crushing in cichlid fish. **Evolution**, v. 62, p. 1587 - 1599. 2008.

871 IBAÑEZ, C., TEDESCO, P. A., BIGORNE, R., HUGUENY, B., POUILLY, M., ZEPITA,
872 C., ZUBIETA, J., OBERDORFF, T. Dietary-morphological relationships in fish
873 assemblages of small forested streams in the Bolivian Amazon. **Aquatic Living**
874 **Resources.**, v. 20, p. 131 - 142. 2007.

875 JACKSON, A.L., INGER, R., PARNELL, A. C., BEARHOP, S. Comparing isotopic
876 niche widths among and within communities: SIBER – Stable Isotope Bayesian
877 Ellipses in R. **Journal of Animal Ecology.**, v. 80, p. 595 - 602. 2011.

878 JACKSON, A.T., ADITE, A., ROACH, K.A., WINEMILLER, K.O. Fish assemblages of
879 an African river floodplain: a test of alternative models of community structure.
880 **Ecology of Freshwater Fish**, v. 22, p. 295 - 306. 2013.

- 881 JACKSON, A.T., ADITE, A., ROACH, K.A., WINEMILLER, K.O. Primary production,
882 food web structure, and fish yields in constructed and natural wetlands in the
883 floodplain of an African river Can. **Journal of Fisheries and Aquatic Science**, v.
884 70 p. 543 - 553. 2013.
- 885 JACKSON, M.C., ALLEN, R., PEGG, J., BRITTON, J. R. Do trophic subsidies affect
886 the outcome of introductions of a non-native freshwater fish? **Freshwater**
887 **Biology**, v. 58, p. 2144 - 2153. 2013.
- 888 JACKSON, M.C., BRITTON, J.R. Divergence in the trophic niche of sympatric
889 freshwater Invaders. **Biological Invasions. Springer Netherlands**, p. 1 – 9.
890 2013.
- 891 JACKSON, M.C., DONOHUE, I., JACKSON, A.L., BRITTON, J.R., HARPER, D.M.,
892 GREY, J. Population-Level Metrics of Trophic Structure Based on Stable Isotopes
893 and Their Application to Invasion Ecology. **PLoS ONE**, v. 7: e31757. 2012.
- 894 JANSSEN, A., SABELIS, M.W., MAGALHAES, S., MONTSERRAT, M., VAN DER
895 HAMMEN, T. Habitat structure affects intraguild predation. **Ecology**, v. 88, p. 2713
896 - 2719. 2007.
- 897 JÉGU, M., KEITH, P. Threatened fishes of the world: *Tometes lebaili* (Jégu, Keith e
898 Belmont-Jégu 2002) (Characidae: Serrasalminae). **Environmental Biology of**
899 **Fishes**, v. 72, p. 378. 2005.
- 900 JÉGU, M., *Ossubtus xinguense*, nouveaux genre et espèce du Rio Xingu, Amazonie,
901 Brésil (Teleostei: Serrasalminae). **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, v.
902 3, p. 235 - 252. 1992.
- 903 JÉGU, M., SANTOS, G.M. Révision du statut de *Myleus setiger* Müller e Troschel,
904 1844 et de *Myleus knerii* (Steindachner, 1881) (Teleostei: Characidae:
905 Serrasalminae) avec une description complémentaire des deux espèces.
906 **Cybum**, v.26, p. 33 - 57. 2002.
- 907 JÉGU, M., Subfamily Serrasalminae (Pacus and Piranhas). 182-196 pp. In: REIS, R.E.,
908 KULLANDER, S. O., FERRARIS, C. J. Check list of the freshwater fishes of South
909 and Central America. Porto Alegre, **Edipucrs**, p. 729. 2003.

- 910 JEPSEN, D., WINEMILLER, K. Basin geochemistry and isotopic ratios of fishes and
911 basal production sources in four neotropical rivers. **Ecological Freshwater Fish**,
912 v.16, p. 267 - 281. 2007.
- 913 JUNK, W., NUNES De MELLO, J. Impactos ecológicos das represas hidrelétricas na
914 bacia amazônica brasileira. **Tübinger Geographische Studien.**, v. 95, p. 367 -
915 385. 1987.
- 916 KADYE, W. T., BOOTH, A. J. An invader within an altered landscape: One catfish, two
917 rivers and an inter-basin water transfer scheme river research and applications.
918 **River Research and Applications**, v. 29 1131 - 1146. 2013.
- 919 KOSHINO, Y., KUDO, H., KAERIYAMA, M. Stable isotope evidence indicates the
920 incorporation into Japanese catchments of marine-derived nutrients transported by
921 spawning Pacific Salmon. **Freshwater Biology**, v. 58, p. 1864 - 1877. 2013.
- 922 LALIBERTÉ, E., SHIPLEY, B. Measuring functional diversity (FD) from multiple traits,
923 and other tools for functional ecology. **Package in R Software**, p. 27. 2013.
- 924 LALIBERTE', E., LEGENDRE, P. A distance-based framework for measuring
925 functional diversity from multiple traits. **Ecology**, v. 91, p.299 - 305. 2010.
- 926 LAYMAN, C.A., ARRINGTON, D.A., MONTAÑA, C.G., POST, D.M. Can stable isotope
927 ratios provide for community-wide measures of trophic structure?. **Ecology**,v. 88,
928 p. 42 - 48. 2007.
- 929 LEBERFINGER, K., BOHMAN, I., HERRMANN J. The importance of terrestrial
930 resource subsidies for shredders in open-canopy streams revealed by stable
931 isotope analysis. **Freshwater Biology**, v. 56, p. 470 -480. 2011.
- 932 LEGENDRE, P., LEGENDRE, L. Numerical Ecology. 2nd English edition. Amsterdam:
933 **Elsevier**, p. 853. 1998.
- 934 LIEM, K.F., 1991. Functional morphology. In: KEENLEYSIDE MHA (ed) Cichlid fishes:
935 behavior, ecology and evolution. **Chapman and Hall**, New York, p. 129 - 150.
- 936 LOWE-MCCONNELL, R. H. Ecological studies in tropical fish communities.
937 **Cambridge University Press.**, p. 382. 1987.

- 938 LUJAN, N.K., WINEMILLER, K.O., ARMBRUSTER, J.W. Trophic diversity in the
939 evolution and community assembly of loricariid catfishes. **BMC Evolutionary**
940 **Biology**. v. 12, p. 12 - 124. 2012.
- 941 LUJAN, N.K., GERMAN, D.P., WINEMILLER, K.O. Do wood-grazing fishes partition
942 their niche? morphological and isotopic evidence for trophic segregation in
943 Neotropical Loricariidae. **Functional Ecology**, v. 25, p. 1327 - 1338. 2011.
- 944 MANETTA, G.I., BENEDITO-CECILIO, E. Aplicação da técnica de isótopos estáveis na
945 estimativa da taxa de *turnover* em estudos ecológicos: uma síntese. **Acta**
946 **Scientiarum: Biological Sciences**. Maringá, v. 25, p. 121 - 129. 2003.
- 947 MATTHEWS, W.J. Patterns in freshwater fish ecology. **Chapman & Hall**, London., p.
948 672. 1998.
- 949 MCCUTCHAN, J.H., WILLIAM, J., LEWIS, M., KENDALL J.C., MCGRATH C.C.
950 Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur.
951 **Oikos**, v. 102, p. 378 - 390. 2003.
- 952 MELO, C.E., RÖPKE, C.P. Alimentação e distribuição de piaus (Pisces, Anostomidae)
953 na planície do Bananal, Mato Grosso, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v.
954 21, p. 51 - 56. 2004.
- 955 MILL, A.C., PINNEGAR, J.K., POLUNIN, N.V. Explaining isotope trophic-step
956 fractionation: why herbivorous fish are diferente. **Functional Ecology**. v. 21, p.
957 1137 - 1145. 2007.
- 958 MONTAÑA, C.G., WINEMILLER. K.O. Evolutionary convergence in Neotropical
959 cichlids and Nearctic centrarchids: evidence from morphology, diet, and stable
960 isotope analysis. **Biological Journal of the Linnean Society**., v.109, 146 - 164.
961 2013.
- 962 MONTAÑA, C.G., WINEMILLER, K.O. Local-scale habitat influences morphological
963 diversity of species assemblages of cichlid fishes in a tropical floodplain river.
964 **Ecology of Freshwater Fish**., v. 19, p. 216 227. 2010.
- 965 MOTTA P.J., KOTRSCHAL, K.M. Correlative, experimental, and comparative
966 evolutionary approaches in ecomorphology. **Netherlands Journal of Zoology**, v.
967 42, p. 400 - 415. 1992.

- 968 MULLER, S., RAPP PY-DANIEL, L., ZUANON, J. Description of a new loricariid fish
969 (siluriformes: Loricariidae) From the Xingu and Tocantins Rivers, Brazil.
970 **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, v. 5, p. 289 - 296. 1994.
- 971 NORTON, S.F., BRAINERD, E.L. Convergence in the feeding mechanics of
972 ecomorphologically similar species in the centrarchidae and cichlidae. **Journal of**
973 **Experimental Biology**, v. 176, p. 11 - 29. 1993.
- 974 PARNELL A.C., INGER, P., BEARHOP, S., JACKSON, A. Source partitioning using
975 stable isotopes: coping with too much variation. **Plos One**, v. 5. e9672. 2010.
- 976 PEASE, A.A., GONZALEZ-DIAZ, A.A., RODILES-HERNANDEZ, R., WINEMILLER,
977 K.O. Functional diversity and trait–environment relationships of stream fish
978 assemblages in a large tropical catchment. **Freshwater Biology**, v. 57, p. 1060 -
979 1075. 2012.
- 980 PHILLIPS, D.L., NEWSOME, S.D., GREGG, J.W. Combining sources in stable isotope
981 mixing models: alternative methods. **Oecologia**, v.144, p. 520 - 527. 2005.
- 982 PINNEGAR, J.K., POLUNIN, N.V. Differential fractionation of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ among fish
983 tissues: implications for the study of trophic interactions. **Functional Ecology**, v.
984 **13**, p. 225 - 231. 1999.
- 985 PLANQUETTE, P., KEITH, P., LE BAIL, P.Y. Atlas des poissons d'eau douce de
986 Guyane. Tome 1. Collection Patrimoines Naturels Paris: **Publications**
987 **scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle**. v. 22, p. 429. 1996.
- 988 POST, D.M. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and
989 assumptions. **Ecology**, v. 83, p. 703 - 718. 2002.
- 990 REECHT, Y., ROCHET, M.J., TRENKEL, V.M., JENNINGS, S., PINNEGAR, J.K. Use
991 of morphological characteristics to define functional groups of predatory fishes in
992 the Celtic Sea. **Journal of Fish Biology**. v. 83, p. 355 - 377. 2013.
- 993 REIS, R.E., KULLANDER, O., FERRARIS, JR. Check list of the freshwater fishes of
994 South and Central America. **EDIPUCRS**, Porto Alegre. 2003.
- 995 RODRIGUES, S.K. Neotectônica e sedimentação quaternária da região a “Volta
996 Grande” do rio Xingu, Altamira, PA. Dissertação (mestrado em Mestrado em

- 997 Estratigrafia e Sedimentologia). **Universidade de São Paulo**, São Paulo., p. 106.
998 1993.
- 999 RUÈBER, L., ADAMSÀ, D.C. Evolutionary convergence of body shape and trophic
1000 morphology in cichlids from Lake Tanganyika. **J. EVOL. B IOL.**, v.14, p. 325 - 332.
1001 2001.
- 1002 RUSSO, T. New insights into larval fish ecomorphology: shape and trophic habits
1003 changes during ontogenesis. PhD. Thesis. **Università Degli Studi Di Roma "Tor**
1004 **Vergata"**, p.136. 2006.
- 1005 SANTOS, G; JÉGU, M. Inventario taxonômico dos Anostomideos (Pisces
1006 Anostomidae) da bacia do rio Uatumã AM- Brasil. Com descrição de duas
1007 espécies novas. **Acta Amazônica**, v. 26, p. 151 - 184. 1996.
- 1008 SIDLAUSKAS, B.L., VARI, R.P. Phylogenetic relationships within the South American
1009 fish family Anostomidae (Teleostei, Ostariophysi, Characiformes) **Zoological**
1010 **Journal of the Linnean Society.**, v. 154, p. 70 - 210. 2008.
- 1011 SIOLI, H. Das Wasser in Amazonasgebiet. **Forsh. Fortschr.**, v. 26, p. 274 - 280. 1950.
- 1012 SWEETING A, C.J., BARRY, J., BARNES, C., POLUNIN, N.V., JENNINGS, S. Effects
1013 of body size and environment on diet-tissue $\delta^{15}\text{N}$ fractionation in fishes. **Journal of**
1014 **Experimental Marine Biology and Ecology**, v.340, p. 1 - 10. 2007 a.
- 1015 SWEETING A, C.J., BARRY, J., BARNES, C., POLUNIN, N.V., JENNINGS, S. Effects
1016 of body size and environment on diet-tissue $\delta^{13}\text{C}$ fractionation in fishes. **Journal of**
1017 **Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 352, p. 165 – 176. 2007 b.
- 1018 TEIXEIRA, I., BENNEMANN, S.T. Ecomorfologia refletindo a dieta dos peixes em um
1019 reservatório no sul do Brasil. **Biota Neotropica**, v.7, p. 67 - 76. 2007.
- 1020 VAZZOLER, A.E.A. de M. Biologia da reproducao de peixes teleosteos: teoria e
1021 pratica. **EDUEM**, Maringa, Sao Pablo, p.169. 1996.
- 1022 VENABLES, W.N., RIPLEY, B.D. Modern Applied Statistics with S. Fourth Edition.
1023 **Springer**, New York. ISBN 0-387-95457-0. 2002.

- 1024 VIOLLE, C., NAVAS, M.L., VILE, D., KAZAKOU, E., FORTUNEL, C., HUMMEL, I.,
1025 GARNIER, E. Let the concept of trait be functional. **Oikos.**, v. 116, p. 882 - 892.
1026 2007.
- 1027 WAINWRIGHT P.C., CARROL, A.M., COLLAR, D.C., DAY, S.W., HIGHMAN, T.E.,
1028 HOLZMAN, R.A. Suction feeding mechanics, performance, and diversity of fishes.
1029 **Integrative and Comparative Biology**, v.47, p. 96 - 106. 2007.
- 1030 WAINWRIGHT, P.C., FERRY-GRAHAM, L.A., WALTZEK, T.B., CARROLL, A.M.,
1031 HULSEY, C.D., GRUBICH, J.R. Evaluating the use of ram and suction during prey
1032 capture by cichlid fishes. **The Journal of Experimental Biology**, v. 204, p. 3039 -
1033 3051. 2001.
- 1034 WAINWRIGHT, P.C., RICHARD, B.A. Scaling the feeding mechanism of the
1035 largemouth bass (*Micropterus salmoides*): Motor pattern. **The Journal of**
1036 **Experimental Biology.**, v. 198, p. 1161 - 1171. 1995.
- 1037 WINEMILLER, K.O. Ecomorphological diversification of freshwater fish assemblages
1038 from five biotic regions. **Ecological Monographs**, v. 61, p. 343 - 365. 1991.
- 1039 WINEMILLER, K.O. Preface: Stream fish communities from patch dynamics to
1040 intercontinental convergences., p. 23 - 28. in: GUIDO, K., JACKSON, D. editors.
1041 *Community Ecology of Stream Fishes: Concepts, Approaches and Techniques*.
1042 American **Fisheries Society**, Bethesda, MD. 2010.
- 1043 WINEMILLER, K.O., KELSO-WINEMILLER, L.C., BRENKERT, A.L. Ecomorphological
1044 diversification and convergence in fluvial cichlid fishes. **Environmental Biology of**
1045 **Fishes**, v. 44, p. 235 - 261. 1995.
- 1046 WINEMILLER, K.O., MONTOYA, J.V., LAYMAN, C.A., ROELKE D.L., COTNER, J.B.
1047 Seasonally varying impact of detritivorous fishes on the benthic ecology of a
1048 tropical floodplain river. **Journal of the North American Benthological Society**,
1049 v. 25, p. 250 - 262. 2006.
- 1050 ZEUG S., WINEMILLER, K. Evidence supporting the importance of terrestrial carbon in
1051 a large-river food web. **Ecology.**, v. 89, p. 1733 - 1743. 2008.
- 1052 ZUANON, J. História natural da ictiofauna de corredeira do rio Xingu, na região da
1053 Altamira, Pará. **Tese Doutoral**. Universidade Estadual de Campinas. p. 220. 1999.