



Serviço Público Federal Serviço Público Federal

Universidade Federal do Pará

Campus Universitário de Altamira

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE E CONSERVAÇÃO

PPGBC
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
BIODIVERSIDADE E CONSERVAÇÃO

Edilberto Leonardo Costa Rodrigues

**A CONTRIBUIÇÃO DOS PEIXES COMO DISPERSORES DE SEMENTES NAS
FLORESTAS INUNDÁVEIS NO RIO XINGU**

Orientador: Prof. Dr. Tommaso Giarrizzo

Coorientador: Prof. Dr. Friedrich Wolfgang Keppeler

ALTAMIRA – PA
NOVEMBRO – 2023



EDILBERTO LEONARDO COSTA RODRIGUES

**A CONTRIBUIÇÃO DOS PEIXES COMO DISPERSORES DE SEMENTES NAS
FLORESTAS INUNDÁVEIS NO RIO XINGU**

Dissertação apresentada à Universidade Federal do Pará, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Biodiversidade e Conservação para obtenção do título de Mestre em Biodiversidade e Conservação.

Orientador(a): Prof. Dr. Tommaso Giarrizzo

Coorientador(a): Prof. Dr. Friedrich Wolfgang Keppeler

ALTAMIRA – PA
NOVEMBRO – 2023

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

R696c Rodrigues, Edilberto Leonardo Costa.
A CONTRIBUIÇÃO DOS PEIXES COMO DISPERSORES DE
SEMENTES NAS FLORESTAS INUNDÁVEIS NO RIO
XINGU / Edilberto Leonardo Costa Rodrigues. — 2023.
45 f. : il. color.

Orientador(a): Prof. Dr. Tommaso Giarrizzo Coorientador(a): Prof.
Dr. Friedrich W. Keppeler Dissertação (Mestrado) - Universidade
Federal do Pará,
Campus Universitário de Altamira, Programa de Pós-Graduação em
Biodiversidade e Conservação, Altamira, 2023.

1. Flooded forests. 2. germination experiments. 3. dispersion,
fruits. 4. ichthyocoria. I. Título.

CDD 574.0724

EDILBERTO LEONARDO COSTA RODRIGUES

**A CONTRIBUIÇÃO DOS PEIXES COMO DISPERSORES DE SEMENTES NAS
FLORESTAS INUNDÁVEIS NO RIO XINGU**

Dissertação apresentada à Universidade Federal do Pará, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Biodiversidade e Conservação para obtenção do título de Mestre em Biodiversidade e Conservação.

Data da aprovação: ____/____/____

Prof. Dr.: Alisson Rodrigo Souza Reis

Examinador interno

Prof. Dr.: Marco Aurelio Pizo Ferreira

Examinador externo

Prof. Dr.: Raul Costa Pereira

Examinador externo

DEDICATÓRIA

À minha família, pelo apoio e incentivo constantes e compreensão ainda maior por minha ausência em suas vidas nesses dois anos.

Independentemente do tempo e da distância, vocês estiveram sempre no meu coração, moldando meus pensamentos, guiando minhas preocupações e instigando as decisões que tomei.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a BIOCEV pela parceria e o financiamento do projeto dirigido pela FUNDIBIO, com recursos ANEEL e Norte Energia.

À Universidade Federal do Pará (UFPA), ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Conservação (PPGBC). Ao Laboratório de Aquicultura de Peixes Ornamentais do Xingu (LAQUAX), quero expressar minha gratidão pelas experiências extraordinárias que compartilhamos. A jornada com vocês não apenas enriqueceu meu conhecimento em minha formação, capacitando-me a crescer e me tornar um profissional melhor a cada dia.

Agradeço à banca da disciplina de seminários, qualificação e dissertação por suas correções e valiosas contribuições foram um pilar essencial no decorrer deste projeto, contribuindo significativamente para o seu progresso e meu crescimento acadêmico.

Aos meus orientadores Dr. Tommaso Giarrizzo e Dr. Friedrich W. Keppeler pelas orientações e apoio durante todo o processo do mestrado. Gratidão pela amizade e pelo papel fundamental na minha formação como cientista. Em especial, agradeço pelos novos aprendizados em escrita e análise de dados, fundamentais para meu crescimento e para a conclusão deste trabalho. Assim como a Prof.(a) Dr.(a): Márcia Orié de Souza Hamada por me ajudar com seu amplo conhecimento na área de sementes e frutos, em conjunto de seus alunos que me ajudaram.

A minha família que sempre me deu suporte financeiro e emocional durante essa jornada, principalmente minha mãe Maria do Socorro Costa Rodrigues e ao meu pai Edilberto Rodrigues que sempre foram o real motivo de eu continuar estudando.

Agradeço a minha namorada e amiga, Vitória Gabriela Santos de Lima que esteve ao meu lado, partilhando momentos de aflições e felicidades ao longo desses dois anos de mestrado. Obrigado por todo carinho, companheirismo, amor, respeito, incentivo e por ter tornado esses dias mais leves, deixando radiante essa jornada. Da mesma forma, expresse meus sinceros agradecimentos à sua família, Dona Ana Cláudia e à minha cunhada Ana Carla, que me trataram com carinho em Altamira, fazendo-me sentir parte de sua família.

Agradeço aos amigos(a) que fiz em Altamira, pelas risadas, ajudas e companheirismo.

Obrigado a todos!

“There is just one thing

That I need to say

Without my friends

I couldn't have got to where I'm standing

And there is just one thing

I never will forget

Without you here

I couldn't have become who I am

(The future is here inside my hands)”

Coldrain

RESUMO

A dispersão de sementes é um processo chave que determina a persistência das populações e a distribuição das espécies de plantas. Estudos indicam que a passagem pelo trato digestivo de vertebrados frugívoros provavelmente influencia a quebra de dormência e as taxas de germinação das sementes. Os efeitos da passagem intestinal na germinação de sementes têm sido extensivamente investigados entre aves e mamíferos frugívoros, no entanto, poucos estudos se concentraram em peixes frugívoros. Neste sentido, o objetivo deste estudo é investigar o papel de peixes como agentes dispersores de sementes de plantas em áreas de florestas inundáveis no rio Xingu. Para isso, conduzimos experimentos com duas espécies de pacu (*Myloplus rubripinnis*, *Tometes kranponhah*) e um bagre (*Tocantinsia piresi*). Cinco tipos de frutos foram ofertados aos peixes que ficaram em aquários individuais: sarão (*Myrciaria dúbia*), açáí (*Euterpe oleracea*), muruci (*Byrsonima crassifolia*), socoró mole (*Strychnos xinguensis*) e mumbuca (*Cordia tetrandra*). Com exceção da mumbuca, todos os outros frutos foram capturados pelos peixes. O açáí foi mordiscado, mas não ingerido e nenhum fruto foi danificado. A taxa de consumo de frutos e tempo de retenção das sementes variou entre as espécies de peixes, sendo geralmente menor para o bagre que tem intestino mais curto. Observamos evidências de aumento na taxa de germinação e redução do período de germinação em frutos de sarão e muruci que foram ingeridos. Nossos experimentos evidenciam a intrincada interação entre ictiocoria e dispersão de sementes e demonstram como esta relação depende do tipo de fruto e das características dos consumidores.

Palavras-chave: Amazônia, Florestas inundadas, experimentos de germinação, dispersão, frutos, ictiocoria.

ABSTRACT

Seed dispersal is a key process that determines the persistence of populations and the distribution of plant species. Studies indicate that the passage through the digestive tract of frugivorous vertebrates likely influences seed dormancy breakage and germination rates. The effects of intestinal passage on seed germination have been extensively investigated among frugivorous birds and mammals, however, few studies have focused on frugivorous fish. In this sense, the objective of this study is to investigate the role of fish as plant seed dispersing agents in floodplain forest areas on the Xingu River. To achieve this, we conducted experiments with two pacu species (*Myloplus rubripinnis*, *Tometes kranponhah*) and a catfish (*Tocantinsia piresi*). Five types of fruits were offered: sarão (*Myrciaria dúbia*), açaí (*Euterpe oleracea*), muruci (*Byrsonima crassifolia*), socoró mole (*Strychnos xinguensis*), and mumbuca (*Cordia tetrandra*), collected from the reduced flow section of the Xingu River. With the exception of mumbuca, all other fruits were consumed by the fish. The açaí was nibbled but not ingested, and no fruit was damaged. The fruit consumption rate and seed retention time varied among the fish, generally being lower for the catfish, which has a shorter intestine. We observed evidence of an increase in germination rate and a reduction in the germination period for sarão and muruci fruits that were ingested. Our experiments highlight the intricate interaction between ichthyochory and seed dispersal, demonstrating how this relationship depends on the type of fruit and the characteristics of the consumers.

Palavras-chave: Amazon, Flooded forests, germination experiments, dispersion, fruits, ichthyocoria.

| | |
|---|----|
| 1. INTRODUÇÃO | 9 |
| 2. MATERIAL E MÉTODOS | 12 |
| 2.1 Processos a serem estudados | 12 |
| 2.2 Peixes-alvo do experimento | 13 |
| 2.3 Plantas-alvo do experimento | 13 |
| 2.4 Local de coleta | 15 |
| 2.5 Amostragem e transporte de peixes | 15 |
| 2.6 Aclimação dos peixes e manutenção dos aquários | 15 |
| 2.7 Coleta de frutos | 16 |
| 2.8 Processamento e armazenamento dos frutos | 17 |
| 2.9 Experimentos de captura e ingestão de frutos | 17 |
| 2.10 Experimentos de germinação | 17 |
| 2.11 Análise de dados | 18 |
| 3. RESULTADOS | 19 |
| 3.1 Captura de frutos e Ingestão dos frutos | 19 |
| 3.2 Tempo de retenção | 20 |
| 3.3 Porcentagem de germinação | 22 |
| 3.4 Tempo Germinação | 23 |
| 4. DISCUSSÃO | 29 |
| 5. CONSIDERAÇÕES FINAIS | 34 |
| REFERÊNCIAS | 35 |

Este capítulo está formatado nas normas da revista Oecologia, disponível em:

<https://www.springer.com/journal/442/submission-guidelines>.

1. INTRODUÇÃO

Dispersão de sementes é um processo fundamental para o sucesso reprodutivo de plantas. Estudos indicam que existe um elevado nível de mortalidade em plântulas estabelecidas abaixo ou próximo da planta mãe (Howe et al, 1982; Rogers et al., 2021) devido a uma série de fatores, incluindo altos níveis de competição intraespecífica, predação e doenças (Janzen, 1970; Nathan et al., 2004; Traveset et al., 2014). Nesse contexto, as plantas recorrem a vetores para dispersar suas sementes para microhabitats mais distantes onde condições mais adequadas podem ocorrer, favorecendo o seu estabelecimento e crescimento (Van der pijl, 1982; Herrera et al., 2002; Levin et al., 2003; Cazetta et al., 2022).

Zoocoria, forma de dispersão de propágulos em que o agente de transporte é um animal, é considerada um processo essencial para a manutenção da diversidade biológica e funcional em comunidades tropicais e temperadas pois influência nas dinâmicas de recrutamento, distribuição e variabilidade genética de plantas (Howe et al., 2004; Godinez-alvarez et al., 2007; Aslan et al., 2013; Harrison et al., 2013). Apesar de haver pouca visibilidade e detalhamentos, evidências indicam que peixes também podem ser importantes agentes dispersores de semente, afetando significativamente a reprodução de plantas em áreas inundáveis (Waldhoff et al., 1996; Correa et al., 2007; Weiss et al., 2016; Pollux, 2017).

Rios de várzea (do inglês, *floodplain rivers*), como o rio Amazonas, são sistemas aquáticos que apresentam distintos períodos de cheia e seca (Junk et al., 2011). Nestes corpos aquáticos, florestas marginais são sazonalmente inundadas. Esses habitats sazonais são utilizados por muitas espécies de peixes como fonte de abrigo e alimento (Castello et al., 2019). As plantas encontradas em florestas marginais exibem uma diversidade de estratégias adaptativas para lidar com as inundações que ocorrem periodicamente (Lobo et al., 2019; Resende et al., 2019). Entre essas estratégias estão o aumento da produção de frutos durante os períodos de cheia do rio e o desenvolvimento de frutos carnudos e coloridos com o propósito de atrair agentes dispersores (Schöngart et al., 2007; Ferreira et al., 2010; Loebens et al., 2019). Por muitos anos, estudos relacionados à alimentação têm observado a presença de frutos e sementes no trato

gastrointestinal de peixes em rios de várzea durante os períodos de inundação (e.g., Mortillaro et al., 2015; Freitas et al., 2022). No entanto, são escassos os estudos experimentais que investigam a capacidade de sobrevivência de frutos e sementes após sua ingestão por peixes. É esperado que peixes tenham um crescente papel na dispersão de sementes em rios oligotróficos, onde a comunidade aquática é especialmente dependente de materiais alóctones advindo da floresta marginal (Goulding, 1980; Correa et al., 2018; Loebens et al., 2019).

O papel dos peixes na dispersão de sementes da vegetação marginal depende de uma série de fatores, incluindo o comportamento alimentar, processamento da semente no trato digestivo e movimentos pós-alimentares dos peixes (Jordano et al., 2000; Santos et al., 2020). A passagem pelo trato digestório dos peixes pode favorecer a germinação, uma vez que durante o processo as sementes sofrem escarificação (física ou química) e/ou retirada de agentes inibidores da germinação, que estão geralmente presentes na polpa dos frutos (Traveset et al., 2002; Weiss et al., 2016; Santos et al., 2020). Por outro lado, a forma de ingestão das sementes por peixes também pode causar a inviabilidade e morte do embrião devido ao processo de mastigação e ao pH ácido do estômago (Traveset et al., 2007; Correa et al., 2018).

A compreensão da dinâmica de dispersão das sementes por peixes é essencial para subsidiar programas de restauração e conservação de rios de várzea tropicais dada a maior abundância e diversidade de peixes herbívoros (Wootton et al., 1992; Santiago et al., 2021) e os impactos associados ao uso de recursos naturais, principalmente associados a sobre-exploração madeireira, pesqueira e controle de vazão como na produção de energia hidrelétrica (Junk et al., 2010; Kurten, 2013; Dugger et al., 2019). Na bacia Amazônica, evidências indicam que algumas populações de peixes frugívoros (e.g., tambaqui) estão declinando e/ou reduzindo de tamanho (Castello et al., 2013; Tregidgo et al., 2017). Contudo, entre 2001 e 2020, mais de 54 milhões de hectares de floresta foram desmatados na Amazônia, principalmente no território brasileiro (Sibéla, 2023). O acesso aos remanescentes de floresta alagada ainda é desafiador em muitos rios, devido à diminuição da conectividade fluvial causada pela regulação do pulso de inundação por barragens hidrelétricas (Zuanon et al., 2021).

Atualmente existem mais de 400 usinas hidrelétricas em operação ou construção na bacia amazônica, e outras 334 sendo planejadas ou propostas (Winemiller et al., 2016). Estas tendências são preocupantes visto que peixes frugívoros, principalmente pacus de grande porte, compreendem uma expressiva porção dos desembarques pesqueiros de comunidades ribeirinhas e povos originários (Isaac et al., 1996; Pezzuti et al., 2018; Nagl et al., 2021).

Nesse contexto, conduzimos experimentos com o intuito de investigar a capacidade de duas espécies de pacus (*Myloplus rubripinnis* - pacu-branco, *Tometes kranponhah* - pacu-curupité) e um bagre (*Tocantinsia piresi* – pocomon) de atuarem como agentes dispersores de sementes em áreas de florestas inundáveis do rio Xingu, um importante tributário de águas claras do rio Amazonas que recentemente vem sendo regulado pelo terceiro maior complexo hidroelétrico do mundo, a UHE Belo Monte (Norte energia, 2023). Evidências de campo indicam que estas espécies consomem frutos (Correa et al., 2007; Barbosa et al., 2017; Kolmann et al., 2021; Freitas et al., 2022), entretanto até onde sabemos ainda não existe nenhum trabalho testando as suas capacidades como dispersoras de sementes. Três hipóteses principais foram testadas: I – As taxas de ingestão e retenção das sementes ingeridas são mais elevadas entre os pacus, devido à sua natureza herbívora e à presença de um intestino extenso, quando comparadas ao pocomon (Huie et al., 2019; Kolmann et al., 2021), que é um peixe onívoro que come sementes de forma ocasional (Freitas et al., 2022); II – A taxa de danificação das sementes ingeridas é superior entre os pacus, uma vez que eles possuem dentes molariformes capazes de triturar os frutos, enquanto o pocomon possui dentes pequenos e serrilhados capaz de engolir as presas inteiras (Huie et al., 2019; Sarmiento-soares et al., 2020); e III – A taxa de germinação das plântulas é superior e o tempo de germinação menor naquelas sementes que passaram pelo trato gastrointestinal dos peixes, em comparação com as sementes controle plantadas diretamente sob as mesmas condições ambientais.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Processos a serem estudados

Foram analisados seis processos principais relacionados à ictiocoria e dispersão de sementes por peixes (adaptado de (Pollux, 2011)): a) captura dos frutos; b) ingestão dos frutos; c) tempo de retenção de sementes; d) sobrevivência das sementes; e) a probabilidade de germinação; e f) taxa de germinação após a passagem pelo trato gastrointestinal (Tabela 1, 3). Os processos *a*, *b*, *c* e *d* foram acessados por meio de experimentos conduzidos em aquários, enquanto os processos *e* e *f* foram realizados em estufas. Detalhes sobre os experimentos conduzidos nos aquários e na estufa estão descritos abaixo. Estes foram baseados em estudos prévios, principalmente nas revisões feitas por Pollux (2011) e Costa-pereira (2017).

Tabela 1. Processos que foram avaliados ao longo dos experimentos e como estes foram calculados.

| Processo | Cálculo | Descrição |
|----------------------------------|------------------------|---|
| a) Captura dos frutos | $(S_i + S_{nd}) / N_s$ | Total de frutos ingeridos ou mordidos pelo peixe. Número de frutos ingeridos (S_i), Número de frutos que não foram ingeridos e que tenham sinais de danos causados por mordidas (S_{nd}), Número de frutos ofertados (N_s). |
| b) Ingestão dos frutos | S_i / N_s | Número de frutos completamente ingeridos pelo peixe. Número de frutos ingeridos (S_i), Número de frutos ofertados (N_s). |
| c) Tempo de retenção de sementes | $t_1 - t_0$ | Duração (horas) da passagem da semente pelo sistema digestivo do peixe. Momento que a semente foi ingerida (t_0), Momento que a semente foi defecada (t_1). |
| d) Danificação das sementes | D_{as} / S_{de} | Porcentagem das sementes que foram defecadas e que estavam danificadas. Número de sementes defecadas (S_{de}), Número de sementes danificadas (D_{as}) |
| e) Probabilidade de germinação | S_{ge} / S_{pl} | Probabilidade de germinação após as sementes serem plantadas em condições padronizadas. Número de sementes germinadas (S_{ge}), Número de sementes plantadas (S_{pl}). |
| f) Tempo de germinação | $pt_1 - pt_0$ | Duração (dias) do processo de germinação. Data da germinação (pt_1), data do plantio (pt_0) |

2.2 Peixes-alvo do experimento

Tometes kranponhah (Andrade, Jégu & Giarrizzo, 2016): O pacu-curupité (Serrasalminidae: Myleinae) é endêmico da bacia do Rio Xingu (Van der laan et al., 2023). Espécie é associada principalmente a ambientes encachoeirados e afloramentos rochosos, principalmente aqueles cobertos por macrófitas aquáticas como das famílias Podostomaceae, Myrtaceae e Fabaceae. A dieta consiste basicamente de frutos e plantas e consome esporadicamente invertebrados e peixes (Andrade et al., 2019). O comprimento padrão máximo no médio Xingu chega a cerca 40 cm (~ 1,6 kg)

Myloplus rubripinnis (Müller & Troschel, 1844): O pacu-branco (Serrasalminidae: Myleinae) tem uma ampla distribuição geográfica, ocorrendo no Brasil, Guiana, Guiana Francesa e Suriname, além de Porto Rico onde foi introduzida (Van der laan et al., 2023). Tem preferência por ambientes de remanso e a dieta consiste de frutos, plantas e ocasionalmente invertebrados e peixes (Correa et al., 2014). No médio rio Xingu, *M. rubripinnis* chega a um comprimento padrão máximo de ~ 35 cm (~2,2 kg).

Tocantinsia piresi (Miranda Ribeiro, 1920): O pocomon (Auchenipteridae: Auchenipterinae) está entre as espécies mais abundantes do médio rio Xingu e pode ser encontrada nas bacias dos rios Amazonas e Tocantins (Freitas et al., 2022). Esta espécie realiza migrações laterais durante o ciclo hidrológico no médio rio Xingu, se mantendo entocada nos pedrais durante a seca e se deslocando para remansos e florestas alagadas durante a cheia. *T. piresi* pode ser descrita como uma espécie onívora, se alimentando de frutos, sementes e invertebrados aquáticos (Dary et al., 2017; Freitas et al., 2022). O comprimento padrão máximo de *T. piresi* no médio rio Xingu é de cerca de 45 cm (~2,4 kg).

2.3 Plantas-alvo do experimento

Myrciaria dubia (H.B.K.) Mcvaugh: O sarão (Myrtaceae) é um arbusto/árvore com até 4 m de altura que ocorre naturalmente nas margens de rios e lagos da Amazônia Brasileira. Apresenta fruto do tipo baga com cerca de 1,4-2,7 cm de altura e 1,6-3,10 cm de diâmetro (Yuyama, 2011). A polpa é doce e de cor avermelhada quando madura. O

mesocarpo é carnoso (gelatinoso) e de sabor cítrico quando maduro. A frutificação ocorre durante enchentes regionais (Chagas et al., 2012; Rodrigues et al., 2016; SANTOS et al., 2022), período de frutificação: novembro a dezembro (Sartorelli et al., 2018).

Euterpe oleracea (Mart.): O açaí (Arecaceae) é uma palmeira com até 20 m de altura que forma touceiras e grandes agrupamentos (vulgo açaizais). A infrutescência ou cacho varia de 3 a 8 por planta e possui frutos do tipo drupa, de 0,5 a 2,8g e 1 a 2 cm de diâmetro. O fruto tem cor verde-brilhante quando imaturo e violáceo ou verde-opaco quando maduros (Nascimento et al., 2010; Silva et al., 2020). Espécie nativa e não endêmica do Brasil que ocorre principalmente na porção oriental da região norte (Amapá, Pará e Tocantins), período de frutificação: julho e agosto.

Byrsonima crassifolia (L.) Kunth: O muruci (Malpighiaceae) é uma árvore frutífera nativa da região amazônica que também ocorre na região sudeste do Brasil (Espírito Santo, Minas Gerais, Rio de Janeiro) e em países que fazem fronteira com a Amazônia brasileira (Zappi et al., 2015; Ranzato et al., 2018; Gomes et al., 2022). As árvores de *B. crassifolia*, podem medir de 10 a 20 m de altura com troncos que são ramificados a partir da base, podendo até mesmo crescerem no sentido horizontal. Os frutos são arredondados ou alongados, tendo em média 1,5 a 6 cm de diâmetro. O exocarpo é delgado e de cor amarela no fruto maduro. Possui apenas uma semente por fruto (Carvalho, 2013; Grzybowski et al., 2017).

Strychnos xinguensis (Krukoff.): O socoró mole (Loganiaceae) é um cipó que chega a até 20 m de altura. Fruto é do tipo baga com coloração amarelada quando maduro e chegando a 2-5 cm de diâmetro. É nativa da região amazônica (Zappi et al., 2015; Sartorelli et al., 2018; Setubal, 2023) é associada a vegetações de floresta ciliar, de terra firme, várzea e ombrófila (Manoel et al., 2017; Setubal et al., 2021).

Cordia tetrandra (Aubl.): Mumbuca é uma espécie arbórea de florestas de várzea e de terra firme com até 8 m de altura (Sartorelli et al., 2018). Os frutos possuem dimensões médias de 1,1 cm de comprimento, 1,2 cm de largura, 1,2 de cm espessura e 1,0 g peso. São do tipo drupa, carnosos, indeiscentes, lisos, inicialmente verde-claros, tornando-se amarelo-perolados com a maturação. É nativa da região amazônica e também ocorre na região nordeste e centro-oeste do Brasil (Zappi et al., 2015; Ranzato et al., 2018).

2.4 Local de coleta

As espécies-alvo do experimento foram coletadas na Volta Grande, localizada no Médio rio Xingu. O rio Xingu nasce na Serra do Roncador, uma região de cerrado no centro-oeste do Brasil, e corre 203 km ao norte até sua confluência com o Amazonas (Camargo et al., 2015). A Bacia do Xingu abrange 500.000 km² do Escudo Brasileiro, uma antiga formação geológica que confere ao rio características oligotróficas. O fluxo natural do rio flutua sazonalmente, com valores médios de vazão variando de ~8.000 m³s⁻¹ (estação chuvosa, dezembro a maio) a ~2.000 m³s⁻¹ (estação seca, junho a novembro) (JÚNIOR; CAMARGO, 2009). O clima é tropical úmido com temperatura média anual de ~ 26 °C (Peel et al., 2007; Júnior et al., 2009).

A Volta Grande é um trecho de corredeiras que abriga uma alta diversidade de peixes, incluindo quase metade das 63 espécies de peixes reofílicos endêmicos conhecidos no rio Xingu (Sabaj, 2015; Fitzgerald et al., 2018;). A recente construção da barragem Pimental, uma das barragens do complexo de Belo Monte, logo a montante do trecho da Volta Grande gerou intenso debate e preocupações dados os seus possíveis impactos sobre a ictiofauna. Um estudo recente demonstrou que nos últimos anos houve redução na vazão do rio no trecho da Volta Grande, bem como mudanças nas taxas de subida e declínio do nível rio e na duração do período de cheia que impactaram a diversidade e abundância de peixes (Keppeler et al., 2022).

2.5 Amostragem e transporte de peixes

Para cada espécie, sete indivíduos adultos de tamanho similar (*M. rubripinnis*: 30 cm, *T. kranponhah*: 33.5 cm, *T. piresi*: 37 cm) foram amostrados, totalizando 21 peixes. Os peixes foram coletados entre janeiro e agosto de 2022 utilizando tarrafa e rede de espera durante o período de cheia. Os peixes coletados foram transportados ao Laboratório de Aquicultura de Peixes Ornamentais do Xingu (LAQUAX) em caixas transfish 1.000 L (volume útil/litros). Posteriormente, os peixes foram medidos (em milímetros), identificados com um ID único e colocados em tanques para aclimação.

2.6 Aclimação dos peixes e manutenção dos aquários

Os peixes ficaram em aquários individuais de 500 L (volume útil/litros), equipados com bombas submersas de recirculação de água (2000 L/H) e oxigenação. Os

aquários foram organizados em 3 baterias de 7 aquários interligados com sistemas de filtragens próprios tipo Sump. A alocação dos peixes nos aquários foi feita de maneira aleatória, mas assegurando um número equivalente de espécies em cada bateria. A temperatura foi mantida entre 30 e 31 C° utilizando um termostato aquecedor de 300w - 220V. Os parâmetros físico-químicos foram mensurados tanto no início quanto no término dos ensaios empregando um medidor multiparâmetro (Hanna - HI9829-00042) no reservatório do sump de cada bateria de aquários. Alterações nas condições dos aquários foram prontamente corrigidas visava garantir a padronização ambiental nos experimentos. Além disso, foram conduzidas trocas parciais correspondentes a um terço do volume das águas dos aquários diariamente, acompanhadas da eliminação de detritos alimentares e excreções por intermédio do método de sifonagem de fundo. Os peixes foram mantidos nos aquários por um período mínimo de 1-2 meses, visando a adaptação às condições laboratoriais.

Durante o período de aclimação e entre ensaios, os peixes foram alimentados duas vezes ao dia. A primeira refeição era realizada no período da manhã (08:00 horas) e a segunda refeição no final da tarde (17:00) utilizando ração comercial extrusada com concentração de 28% de proteína bruta para peixes. Para evitar estresse nos peixes devido à transferência de aquários, os experimentos foram conduzidos nos mesmos aquários utilizados durante o período de aclimação.

2.7 Coleta de frutos

Frutos das 5 espécies alvo foram coletados manualmente nas margens do rio e igapós durante a época de frutificação, que varia entre as espécies, mas é limitada ao período hidrológico de cheia (Cattanio et al., 2004; Camargo et al., 2015). Mais especificamente, os frutos de sarão foram coletados em outubro de 2022, os de açaí em dezembro de 2022, os de muruci em janeiro de 2023 e os de socoró mole e os de mumbuca em fevereiro de 2023. As espécies foram escolhidas para o experimento dada a sua relevância na dieta de espécies de peixes, principalmente para pacus (Sartorelli et al., 2018).

2.8 Processamento e armazenamento dos frutos

Os frutos foram acondicionados em sacos plásticos e mantidos em uma câmara fria, com controle de temperatura e umidade (0 - 5°C; 30-40% UR) até o início dos experimentos. Sub-amostras (N=100) foram empregadas para quantificar o tamanho médio de cada tipo de fruto, assim como o número de suas sementes. As medidas foram feitas com paquímetro digital (150 mm) e balança de precisão (0,001 g), respectivamente. Apenas frutos com tamanho próximo à média foram selecionados para uso nos experimentos.

2.9 Experimentos de captura e ingestão de frutos

Um total de 15 ensaios experimentais, três para cada tipo de fruto, foi realizado. A sequência dos ensaios (sarão açai, muruci, socoró e mumbuca) foi determinada pela fenologia das plantas uma vez que os frutos não podem ser armazenados por longos períodos na câmara fria.

Os peixes passaram por um jejum inicial de 48 horas para proporcionar um nível padronizado de fome em cada rodada de ensaio. Após o período de jejum, 40 g de frutos (10 frutos de serão, 26 de açai, 20 de muruci, 10 de socoró e 35 de mumbuca) foram ofertados para cada peixe. Após uma hora de oferta dos frutos (t_0), os aquários foram examinados e o número total de frutos consumidos e danificados foi registrado. Posteriormente, a cada quatro horas, em base diária, os aquários foram sujeitos a inspeções visuais para identificar sementes defecadas. Para cada semente defecada foi registrado o horário e data da observação. As sementes foram então submetidas a um processo de lavagem com água destilada e classificadas visualmente em dois grupos: não danificadas (sem danos aparentes ou com pequenos aranhados) e danificadas (sementes severamente danificadas). As sementes foram então conduzidas a uma estufa com condições padronizadas para germinação.

2.10 Experimentos de germinação

As sementes excretadas e os frutos controle (aqueles não ingeridos pelos peixes) foram transportados ao laboratório de morfoanatomia da Faculdade de Engenharia Florestal na Universidade Federal do Pará, localizada em Altamira, Pará. Similar aos experimentos em aquários, os experimentos de germinação foram feitos de forma

sequencial logo após o fim de cada ensaio. Nós utilizamos um número equivalente de frutos controle ao total de sementes defecados pelos peixes em cada ensaio. Metade dos frutos controles tiveram as suas polpas removidas a fim de clarificar os possíveis mecanismos da digestão que afetam a germinação das sementes. Em outras palavras, estávamos interessados em identificar se a semente é só afetada pela remoção da polpa ou existe também efeitos associados as substâncias químicas liberadas durante o processo de digestão.

Dois tratamentos principais foram aplicados tanto para as sementes quanto para os frutos: 1) imersão em água, em que os mesmos foram submergidos em água à temperatura ambiente por um período de 2 dias; e 2) ausência de imersão em água, mantendo-se os mesmos em condições secas e à temperatura ambiente durante 2 dias. O delineamento experimental adotado foi inteiramente casualizado, visando explorar potenciais efeitos da duração da imersão em água, que normalmente ocorre após a queda da semente e/ou sua excreção pelo peixe, sobre o processo de germinação (Costa-pereira, 2017).

No ensaio de germinação, as sementes e frutos foram colocados em tubetes transparentes preenchidos com substrato de matéria orgânica, sendo então posicionadas no viveiro coberto com tela de sombreamento de 50%. As sementes foram monitoradas diariamente para avaliação do processo de germinação durante um período máximo de 120 dias. O processo de germinação foi considerado completo quando houve a protrusão da radícula do embrião.

2.11 Análise de dados

Utilizamos modelos lineares generalizados mistos (GLMM) para investigar a variação na proporção dos frutos capturados, tempo de retenção, probabilidade e tempo de germinação. Modelos para a proporção dos frutos capturados (processo a) foram construídos utilizando a interação entre espécie de peixe e fruto como variáveis preditoras. O peso do peixe (log) foi adicionado como covariável no modelo para controlar possíveis efeitos de confundimento. Além disso, incluímos a identidade do indivíduo de peixe e o ensaio como efeito randômico para assegurar independência amostral nas nossas análises e utilizamos a distribuição de probabilidade do tipo binomial visto que a variável resposta é uma proporção (Tabela 2).

Para analisar o tempo de retenção (processo *c*), nós criamos modelos GLMM com a interação entre espécie de peixe e fruto como variáveis preditoras. Peso do peixe (log) e número de frutos ingeridos foram adicionados co-variáveis para controlar possíveis efeitos de confundimento. Dado que a relação entre tempo de retenção e número de frutos ingeridos não era normal, nós utilizamos um termo polinomial quadrático. Novamente, a identidade do indivíduo de peixe e o ensaio foram utilizados como efeito randômico e utilizamos a distribuição de probabilidade do tipo Gamma visto que a variável resposta é do tipo contínua e sem valores negativos (Tabela 2). Foi incluído o tamanho e

Os modelos GLMM para a probabilidade e tempo de germinação das sementes (processos *e* e *f*) tiveram como variáveis preditoras a ingestão pelo peixe (sim-não), a remoção da polpa (sim-não) e condição de queda (sim-não). Em ambos os modelos, utilizamos a identidade do ensaio como efeito randômico para assegurar a premissa de independência amostral. Para o modelo de probabilidade de germinação utilizamos a distribuição de probabilidade do tipo Binomial e para o tempo de germinação utilizamos Gamma, seguindo a lógica apresentada acima. Ambos os tipos de modelos foram rodados para cada espécie de fruto de forma individual (Tabela 2).

Nós não utilizamos modelos estatísticos para os processos *b* e *d* devido a ausência de variação e ausência de eventos amostrais (mais detalhes nos resultados). Para todos os modelos executados, foi realizado à avaliação da distribuição dos resíduos a fim de garantir a conformidade com as premissas dos modelos (e.g., normalidade, homoscedasticidade, independência). Todos os modelos foram conduzidos no programa R, versão 4.2.1 (R core team, 2023), com o auxílio do pacote lme4 (BATES et al., 2015).

3. RESULTADOS

3.1 Captura de frutos e Ingestão dos frutos

Todos os frutos foram capturados pelos peixes com exceção da mumbuca (Tabela 2). De forma geral, as variáveis preditoras explicaram cerca de 14% dos dados de captura, enquanto o número do ensaio e id do peixe (efeito randômico) explicou cerca de 9% dos dados (Tabela 3). Foi observado uma interação significativa entre frutos e peixes ($\text{Chisq} = 46.976$ Df = 6 $P = <0.001$). Mais especificamente, *T. piresi* capturou menos frutos de açai e socoró mole quando comparado as outras duas espécies de peixes (Tabela 2). Não foi

observado diferença na captura de murici e sarão entre as espécies de peixes. Também não observamos efeito significativo do peso (g) para a captura dos frutos (Chisq= 0.8539 Df = 1 P= <0.339). Entre os frutos capturados todos foram ingeridos com exceção do açaí (Tabela 2).

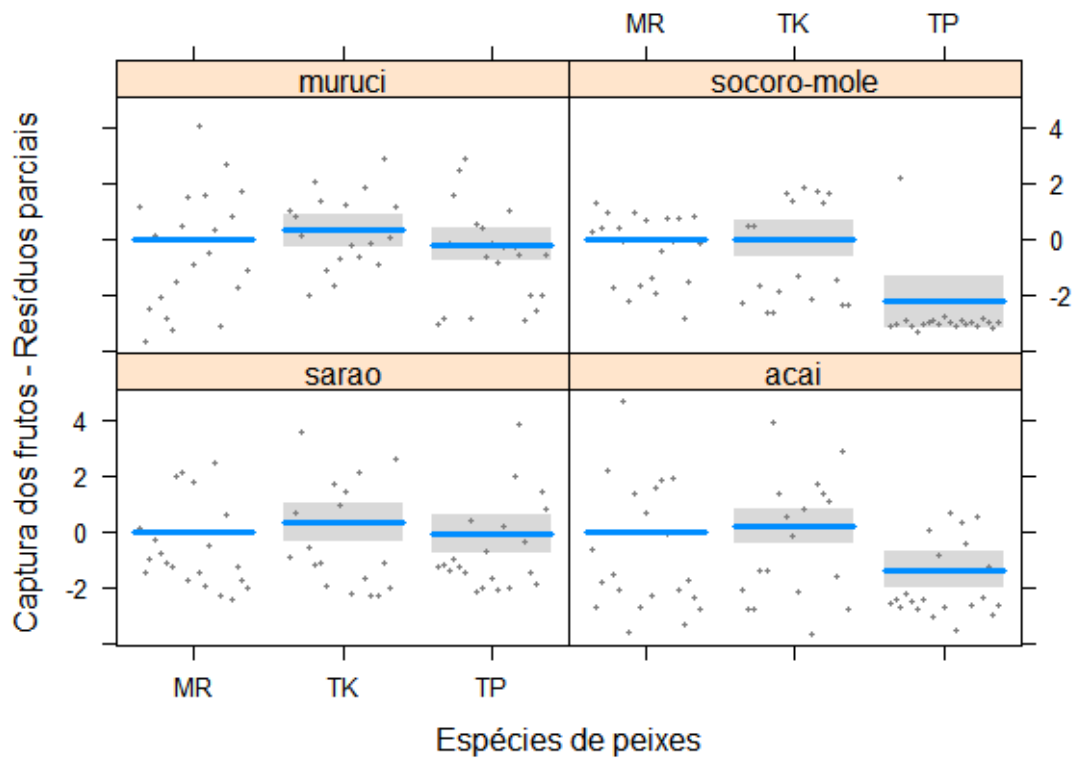


Figura 1. Efeito marginal das espécies de peixes sobre a taxa de captura de cada um dos frutos. Pontos cinzas representam os resíduos parciais, linhas azuis as médias e envelopes cinzas representam o erro padrão associado. MR = *Myloplus rubripinnis*, TK= *Tometes kranponhah*, TP = *Tocantinsia piresi*.

3.2 Tempo de retenção

Os preditores do modelo de retenção explicaram cerca de 39 % dos dados, enquanto o número do ensaio e id do peixe (efeito randômico) explicou cerca de 6% dos dados (Tabela 3). Foi observado uma interação significativa entre o tipo de fruto e a espécie de peixe (Chisq = 27.841, Df = 4, P = <0.001). *T. piresi* teve menores tempos de retenção

para muruci e socoró mole do que as outras duas espécies (Tabela 2; Figura 2). *T. kranponhah* teve um tempo de retenção maior para muruci do que *M. rubripinnis* (Tabela 2; Figura 2). Não foram observadas diferenças significativas no tempo de retenção do sarão entre as três espécies de peixe (Tabela 2; Figura 2).

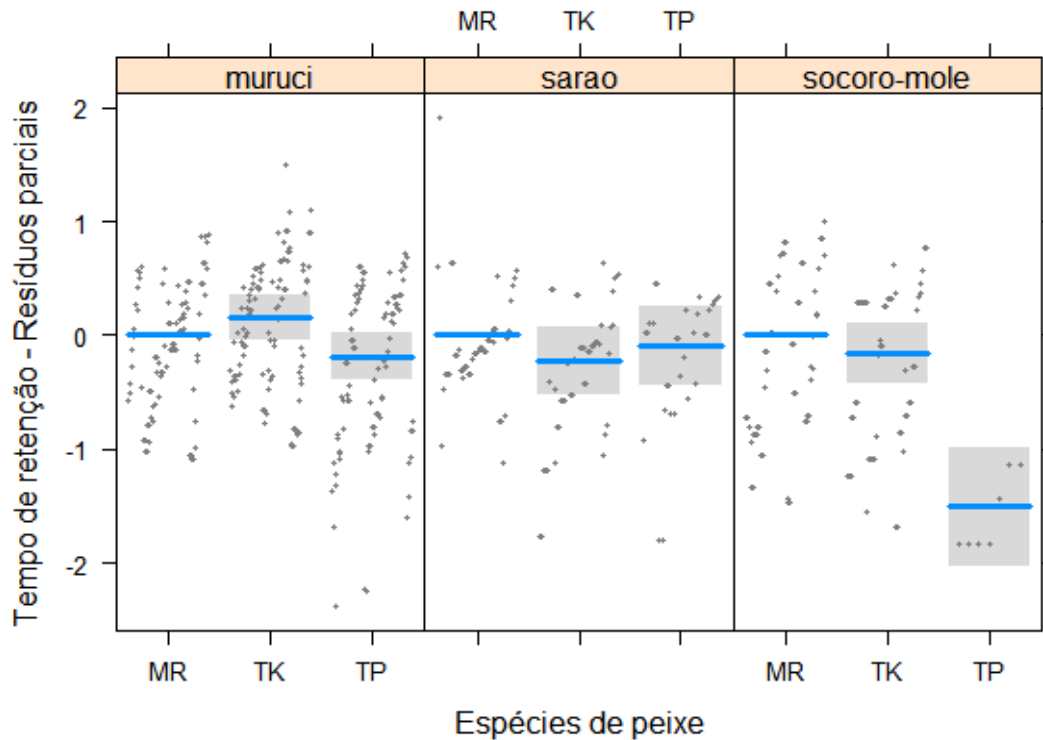


Figura 2. Efeito marginal das espécies de peixes sobre o tempo de retenção de cada um dos frutos. Pontos cinzas representam os resíduos parciais, linhas azuis as médias e envelopes cinzas representam o erro padrão associado. MR = *Myloplus rubripinnis*, TK= *Tometes kranponhah*, TP = *Tocantinsia piresi*.

O peso dos peixes teve uma relação marginalmente positiva sobre o tempo de retenção das sementes (Chisq = 3.330, Df = 1, P = 0.068; Figura 3). Também foi observado uma relação significativa e positiva entre o número de frutos ingeridos e o tempo de retenção das sementes (Chisq = 65.547, Df = 2, P = <0.001; Figura 3).

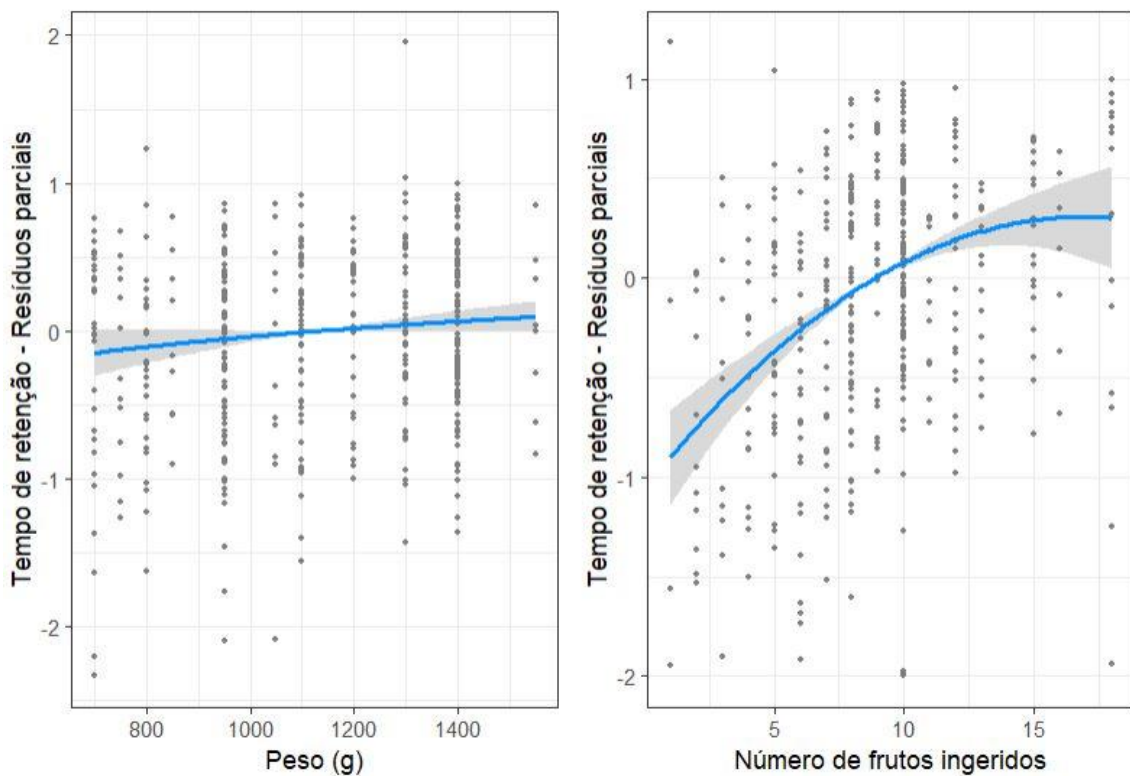


Figura 3. Efeito marginal do peso (g) e do número de frutos ingeridos sobre o tempo de retenção. Pontos cinzas representam os resíduos parciais, linhas azuis as tendências médias e envelopes cinzas representam o erro padrão associado.

3.3 Porcentagem de germinação

Os frutos de socoró mole não germinaram durante o período do experimento enquanto só observamos três frutos de açai (todos capturados por peixes) germinarem durante o experimento, impossibilitando a realização de modelos estatístico. Para sarão, os preditores analisados explicaram cerca de 42% dos dados, enquanto o número do ensaio (efeito randômico) explicou cerca de 15% dos dados (Tabela 3). Foi observado um aumento na taxa de germinação com a ingestão das sementes de sarão pelos peixes ($\text{Chisq} = 48.95$, $\text{Df} = 1$, $P < 0.001$; Figura 4a) e também com a remoção da polpa do fruto ($\text{Chisq} = 27.65$, $\text{DF} = 1$, $P < 0.001$; Figura 4b). Também foi observado maiores taxas de germinação de sarão quando este passou por um período de imersão na água ($\text{Chisq} = 11.46$, $\text{DF} = 1$, $P < 0.001$; Figura 4c, Tabela2).

Já para muruci, os preditores analisados explicaram cerca de 15% dos dados de germinação, enquanto o número do ensaio (efeito randômico) explicou somente 1% (Tabela 3). De forma similar ao sarão, foi observado um aumento na taxa de germinação com a ingestão das sementes de muruci pelos peixes (Chisq = 49.36, Df = 1, P = <0.001; Figura 5a) e com a remoção da polpa do fruto (Chisq = 27.65, DF= 1, P < 0.001; Figura 5b). A imersão na água também aumentou as taxas de germinação da semente de muruci (Chisq = 48.95, DF= 1, P < 0.001; Figura 5c, Tabela 2).

3.4 Tempo Germinação

Os preditores analisados explicaram cerca de 10% do tempo de germinação de sarão, enquanto o número do ensaio (efeito randômico) explicou outros 7% (Tabela 3). Não foi observado uma diminuição significativa no tempo de germinação de sarão com a ingestão pelos peixes (Chisq = 2.21, Df = 1, P = 0.13; Figura 4d). Por outro lado, houve reduções significativas no tempo de germinação com a remoção da polpa do fruto (Chisq = 5.09, DF= 1, P = 0.02; Figura 4e) e com a imersão na água (Chisq = 4.31, DF= 1, P = 0.03; Figura 4f; Tabela 2).

Para muruci, os preditores dos modelos explicaram cerca de 10% dos dados, enquanto o número do ensaio (efeito randômico) explicou cerca de 11% (Tabela 3). Novamente, não foi observado relação significativa entre ingestão pelo peixe e tempo de germinação. Por outro lado, a remoção da polpa de muruci levou a uma redução no tempo de germinação (5e). Também foi observado um efeito positivo entre a imersão na água e tempo de germinação do muruci (Chisq = 4.00, DF= 1, P = 0.04; Figura 5f).

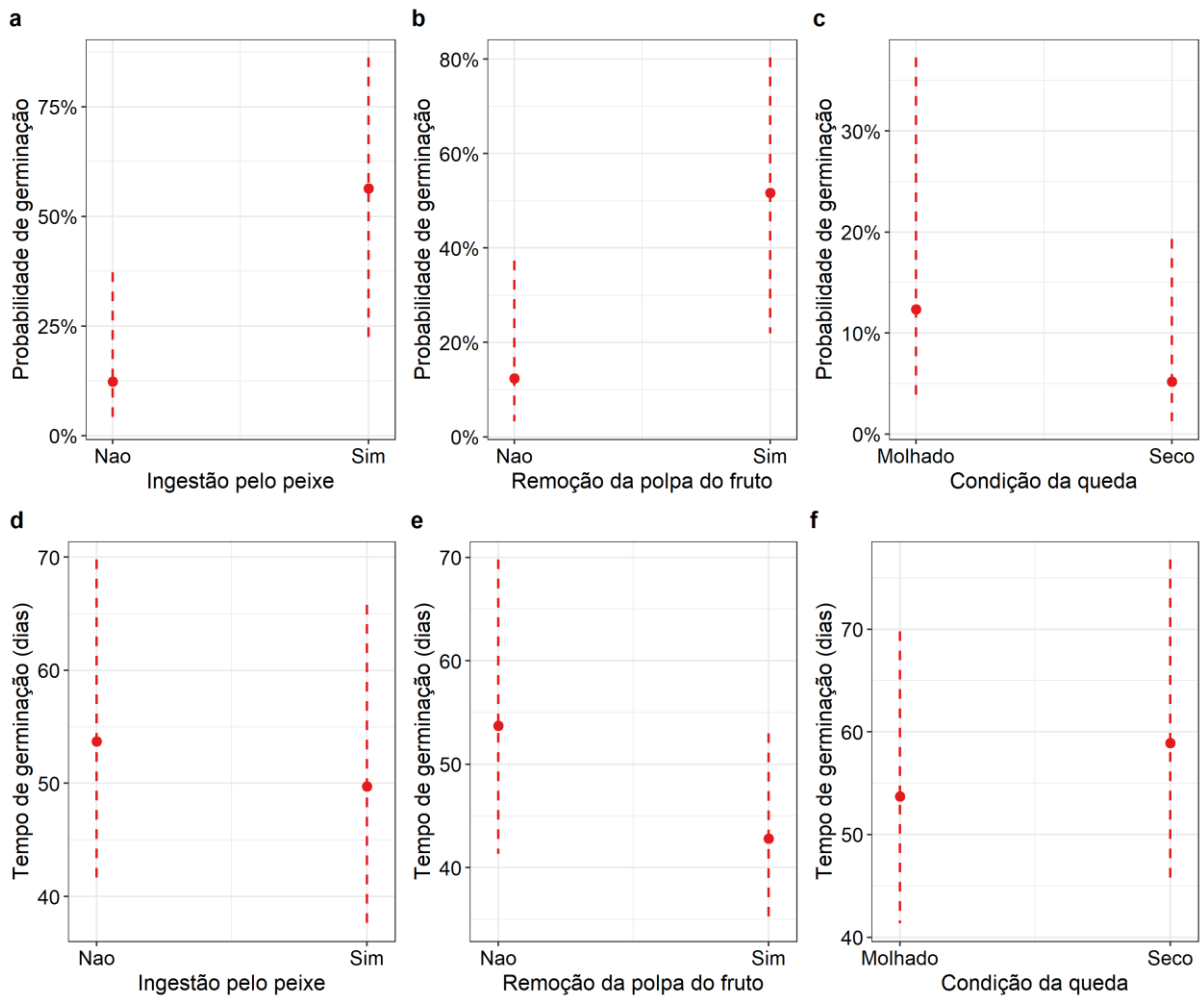


Figura 4. Efeito marginal da ingestão do peixe, remoção da polpa e condição da queda sobre a probabilidade de germinação (*a*, *b* e *c*, respectivamente) e tempo de germinação de sarão (*d*, *e* e *f*, respectivamente). O ponto central representa o efeito médio do tratamento e as linhas tracejadas representam erros padrões associados.

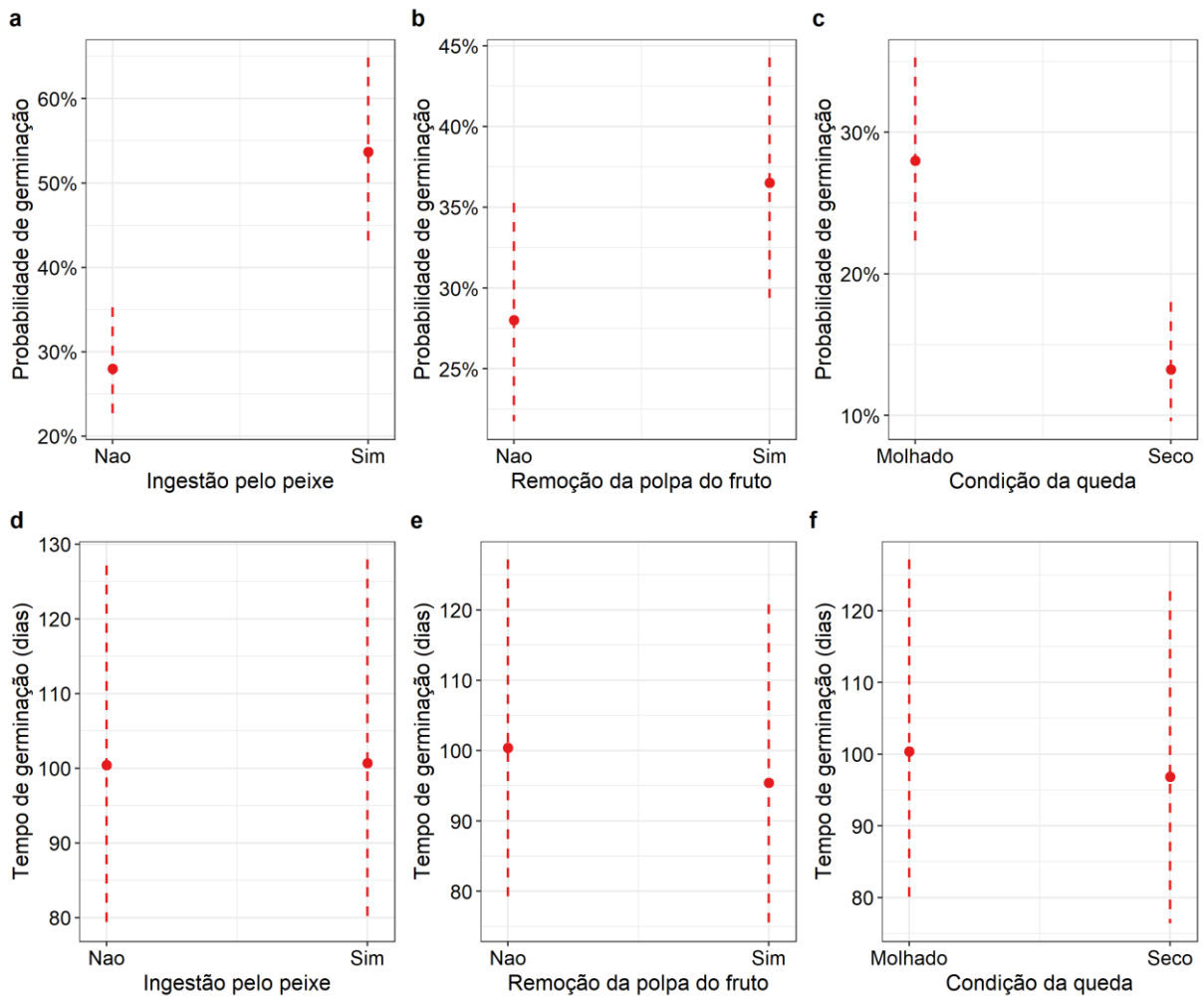


Figura 5. Efeito marginal da ingestão do peixe, remoção da polpa e condição da queda sobre a probabilidade de germinação (a, b e c, respectivamente) e tempo de germinação (d, e e f, respectivamente) do muruci. O ponto central representa o efeito médio e as linhas tracejadas representam o erro padrão associado.

Tabela 2. Caracterização das sementes predadas por cada espécie de peixe, *Myloplus rubripinnis* (MR), *Tometes kranponhah* (TK), *Tocantinsia piresi* (TP). Valores entre parênteses indicam desvios padrões.

| Espécies | Espécies de frutos | Captura de frutos (%) | Frutos ingeridos (%) | Tempo de retenção (horas) |
|-----------------|---------------------------|------------------------------|-----------------------------|----------------------------------|
| MR | Açaí | 18 (24) | - | - |
| MR | Mumbuca | - | - | - |
| MR | Muruci | 31 (27) | 31 (27) | 104 (53) |
| MR | Sarão | 20 (36) | 20 (36) | 166 (72) |
| MR | Socoró-mole | 33 (31) | 33 (31) | - |
| TK | Açaí | 21 (22) | - | - |
| TK | Mumbuca | - | - | - |
| TK | Muruci | 41 (18) | 41 (18) | 118 (70) |
| TK | Sarão | 27 (39) | 27 (39) | 136 (75) |
| TK | Socoró-mole | 33 (38) | 33 (38) | 65 (53) |
| TP | Açaí | 4 (7) | - | - |
| TP | Mumbuca | - | - | - |
| TP | Muruci | 25 (25) | 25 (25) | 84 (63) |
| TP | Sarão | 16 (27) | 16 (27) | 136 (89) |
| TP | Socoró-mole | 3 (15) | 3 (15) | 10 (3) |

Tabela 3. Descrição da estrutura dos modelos utilizados e o fator de determinação (R2) marginal e condicional associados. * indicam termos de interação dentre variáveis e + indicam termos de adição.

| Reposta | Efeitos fixos | Efeitos randômicos | R2 Marginal | R2 Condicional |
|----------------------------------|--|---------------------------|--------------------|-----------------------|
| Captura dos frutos | Espécie de peixe * Espécie de fruto + Tamanho corporal do peixe | ID do Peixe + ID Ensaio | 0.137 | 0.226 |
| Tempo de retenção | Espécie de peixe * Espécie de fruto + Tamanho corporal do peixe + N° de frutos ingeridos | ID do Peixe + ID Ensaio | 0.386 | 0.445 |
| Tempo de germinação (Sarão)* | Ingestão por peixe + Remoção da polpa + Cond. Queda | ID Ensaio | 0.417 | 0.571 |
| Porcentagem germinação (Sarão)* | Ingestão por peixe + Remoção da polpa + Cond. Queda | ID Ensaio | 0.103 | 0.177 |
| Tempo de germinação (Muruci)* | Ingestão por peixe + Remoção da polpa + Cond. Queda | ID Ensaio | 0.155 | 0.162 |
| Porcentagem germinação (Muruci)* | Ingestão por peixe + Remoção da polpa + Cond. Queda | ID Ensaio | 0.023 | 0.135 |

* Diferenças entre os modelos para cada tipo de frutos capturados (sarão, muruci).

Tabela 4. Porcentagem de germinação e tempo de germinação médio associado a cada tratamento do experimento. Valores entre parênteses indicam desvios padrões.

| Espécies de frutos | Ingestão por peixe | Remoção da polpa | Condição de queda | Porcentagem de germinação (%) | Tempo de germinação (dias) |
|---------------------------|---------------------------|-------------------------|--------------------------|--------------------------------------|-----------------------------------|
|---------------------------|---------------------------|-------------------------|--------------------------|--------------------------------------|-----------------------------------|

| | | | | | |
|-------------|-----|-----|---------|-----------|----------------|
| Sarão | Sim | Sim | Seco | 61 (49) | 48.17 (13.11) |
| Sarão | Sim | Sim | Molhado | 90 (30) | 42.68 (12.90) |
| Sarão | Não | Sim | Seco | 27 (45) | 48.18 (9.62) |
| Sarão | Não | Sim | Molhado | 0.34 (48) | 45.6 (9.41) |
| Sarão | Não | Não | Seco | 7 (25) | 49.5 (8.54) |
| Sarão | Não | Não | Molhado | 8 (27) | 55 (5.48) |
| Açai | Sim | Sim | Seco | - | - |
| Açai | Sim | Sim | Molhado | - | - |
| Açai | Não | Sim | Seco | - | - |
| Açai | Não | Sim | Molhado | - | - |
| Açai | Não | Não | Seco | - | - |
| Açai | Não | Não | Molhado | - | - |
| Muruci | Sim | Sim | Seco | 42 (50) | 97.78 (21.57) |
| Muruci | Sim | Sim | Molhado | 61 (49) | 103.64 (25.84) |
| Muruci | Não | Sim | Seco | 18 (38) | 100.97 (13.52) |
| Muruci | Não | Sim | Molhado | 37 (48) | 103.5 (19.65) |
| Muruci | Não | Não | Seco | 12 (32) | 108.45 (22.14) |
| Muruci | Não | Não | Molhado | 30 (46) | 109.59 (20.58) |
| Socoró-mole | Sim | Sim | Seco | - | - |
| Socoró-mole | Sim | Sim | Molhado | - | - |
| Socoró-mole | Não | Sim | Seco | - | - |
| Socoró-mole | Não | Sim | Molhado | - | - |
| Socoró-mole | Não | Não | Seco | - | - |
| Socoró-mole | Não | Não | Molhado | - | - |

4. DISCUSSÃO

Dos cinco tipos de frutos ofertados aos peixes, quatro foram capturados e apenas três ingeridos. Como esperado pela hipótese 1, a taxa de consumo de frutos e tempo de retenção das sementes variou entre as espécies de peixes, sendo geralmente menor para o bagre onívoro, *T. piresi* (pocomon). Entretanto, não observamos danificações da semente durante o processo de captura e ingestão nem pelos pacus nem pelo pocomon, refutando a nossa hipótese 2. A probabilidade e tempo de germinação das sementes pode ser testada em duas espécies de plantas. Corroborando a nossa hipótese 3, observamos evidências de aumento na taxa de germinação e redução do período de germinação em frutos de sarão e murici que passaram pelo trato digestivo e/ou tiveram a polpa removida. Juntos, os resultados dos nossos experimentos demonstram a complexa relação existente entre ictiocoria e dispersão de sementes e como estes processos são mediados pelo tipo do fruto e características e preferências do consumidor (Correa et al., 2007; Jordano, 2000).

A mumbuca foi o único fruto não consumido pelos peixes. As dimensões desse fruto são menores do que os outros ofertados aos pacus e pocomons e também apresentam uma elevada razão semente: mesocarpo. O mesocarpo do fruto costuma ser rico em açúcares e uma fonte rápida de energia, enquanto as sementes costumam ser menos nutritivas (Cazetta et al., 2008; Lei et al., 2021). Neste sentido, a mumbuca pode ter baixa preferência e seletividade pelos peixes dados o seu baixo valor nutricional (Lei et al., 2021) e dificuldade de detecção e manuseio (Brose, 2010; Kalinkat et al., 2013; Tsai et al., 2016). Sementes de mumbuca já foram encontradas em pequenas proporções no estômago de peixes herbívoros em ambiente natural (Giarrizzo et al., 2023; Lucas, 2008), mas não foram reconhecidas por ribeirinhos como possível alimento para peixes herbívoros na bacia Amazônia (Giarrizzo et al., 2023; Pereyra et al., 2023).

Também não observamos a ingestão de sementes de açaí, que compartilha algumas características similares a mumbuca, incluindo pequeno tamanho e alta razão semente: polpa. Entretanto, neste caso os peixes mordiscaram o fruto, ingerindo somente a sua polpa e deixando as sementes praticamente intactas (Figura 6). Este comportamento que foi comum entre as três espécies de peixe pode estar associado a alta concentração de calorias e nutrientes na polpa do açaí (Lima et al., 2015). Um levantamento recente utilizando conhecimento local e conteúdo estomacais também não identificou a ingestão

de açaí na região do TVR pelas espécies aqui estudadas (Giarrizzo et al., 2023). Por outro lado, o açaí foi uma das sementes mais ingeridas por *Lithodoras dorsalis* (bagre da família Doradidae) na foz do rio Amazonas e as sementes removidas do estômago tiveram melhor performance de germinação do que sementes controle (Barbosa et al., 2017). Durante o nosso experimento, somente três sementes de açaí germinaram, todas consumidas por peixes. Nesse sentido, é possível que o consumo de açaís por pacus e pocomons afete positivamente a germinação das sementes, porém o efeito como dispersor de sementes é provavelmente limitado visto que não houve a ingestão da semente (Schupp, 1993).



Figura 6. Frutos de açaí mordiscados por *Myloplus rubripinnis* durante o primeiro ensaio.

Sarão, muruci e socoró-mole foram ingeridos pelas três espécies de peixe aqui estudadas, corroborando estudos de campo na região (Giarrizzo et al., 2023) e também em outros rios Amazônicos (e.g., Araujo et al., 2020; Horn et al., 2011; Lucas, 2008; Pereyra et al., 2023). Entretanto, observamos diferentes padrões de consumo para cada espécie de peixe. Por exemplo, o pocomon comeu uma proporção muito menor de socoró-mole do que muruci e sarão. De fato, somente um indivíduo de pocomon em um único ensaio foi responsável pela ingestão de todos os frutos de socoró-mole. Estas diferenças em preferências alimentares podem estar associadas a uma série de fatores não excludentes, incluindo co-evolução entre planta e peixe, demandas metabólicas, traços do fruto (e.g., tamanho, cor) e do peixe (e.g., tipo de dentição, tamanho da boca), abundância de recursos e condições ambientais (e.g., transparência da água, temperatura) (Correa et al., 2007; Correa et al., 2014; Peña et al., 2023).

O tempo de retenção variou tanto entre espécies de peixe como entre frutos. Como esperado, o pocomon teve em média um tempo de retenção menor que as outras espécies, principalmente para socoró mole e murici. Esta tendência provavelmente reflete o menor comprimento relativo do sistema gastrointestinal do pocomon em relação aos pacus (Zandonà et al., 2015; Keppeler et al., 2020). Intestinos maiores são uma adaptação de espécies herbívoras e detritívoras para aumentar a superfície de contato com o alimento e melhorar a absorção de nutrientes de alimentos que são de difícil digestão (Wagner et al., 2009). É esperado que maiores tempos de retenção associados a intestinos longos melhorem a dispersão de sementes pois estes permitem que peixes tenham mais tempo para se locomover a distâncias maiores (Yoshikawa et al., 2019). No caso do pocomon, este processo do tempo de retenção é intensificado pois a espécie é mais sedentária que pacus (Kolmann et al., 2021; Cajado et al., 2023). De fato, no laboratório os pocomons tenderam a ficar entocados durante o dia e se locomoveram durante breves períodos a noite para se alimentar; pacus, por outro lado se moviam ao longo do aquário constantemente.

O menor tempo de retenção dos pocomons pode também ter sido associado ao menor número de sementes ingeridas. O número de sementes ingeridas no nosso estudo esteve positivamente associado ao tempo de retenção, que pode ser explicado pela obstrução do canal intestinal e maior dificuldade na digestão de alimentos (Findeisen et al., 2021). Apesar da relação entre ingestão de sementes e tempo de retenção não ser totalmente clara, podem sugerir que a eficiência na dispersão de sementes pode depender da disponibilidade de alimentos no ambiente. Nesse sentido, os recentes declínios de algumas populações de árvores devido ao desmatamento (Silva et al., 2021) e mudanças climáticas (Fontes et al., 2018) podem reduzir desproporcionalmente a eficiência da dispersão de sementes por peixes. Entretanto, é importante mencionar que o maior tempo de retenção não necessariamente implica em maiores taxas de germinação de plântulas uma vez um maior tempo dentro do conteúdo gastrointestinal do vetor pode acabar danificando sementes, principalmente as menores e com polpas macias (Traveset, 1998).

Tamanho corporal, que está geralmente associado positivamente a área de vida (Reiss et al., 2011), dispersão (Radinger et al., 2014) e taxas de consumo (Kleiber, 1932), teve efeitos relativamente fracos sobre a ingestão de frutos e retenção de sementes. Este resultado era esperado visto que tentamos padronizar o máximo possível o tamanho dos

peixes dentro e entre espécies (amplitude de tamanhos de 700 a 1550 g). Em ambientes naturais, o efeito do tamanho corporal sobre dispersão de sementes pode ser complexo e não linear visto que peixes herbívoros alteram a sua dieta ao longo da vida, geralmente consumindo outros animais durante as primeiras fases da vida (Horn, 1989; German et al., 2004; Keppeler et al., 2020), com mudanças correspondentes na morfologia intestinal e na atividade das enzimas digestivas (DREWE et al., 2004). Além disso, a razão entre o tamanho do fruto e peixe deve ser determinante para o sucesso na dispersão visto que peixes pequenos não conseguem engolir frutos grande inteiros e podem causar danos a semente (Galetti et al., 2008).

Não identificamos nenhum dano as sementes causadas pela ingestão das sementes, nem mesmo entre pacus que tem dentes molariformes capazes de triturar sementes e outros itens alimentares (Goulding, 1980; Huie et al., 2020; Weiss et al., 2023). Este resultado contrasta com estudos de campo que demonstram variáveis taxas de dano causado pela ingestão de sementes em peixes (e.g., Galetti et al., 2008; Giarrizzo et al., 2023). Nós acreditamos que a ausência de danos as sementes podem estar novamente associadas ao tamanho corporal dos peixes estudados em relação aos frutos (sarão =10, açai =26, murici =20, socoró-mole =10, mumbuca=35). Nossos experimentos foram realizados com peixes adultos de médio porte ($\sim 1100 \pm 350$ g) que conseguiam ingerir todos os frutos testados sem a necessidade de mastigação (exceção para a mumbuca que, apesar de pequena, não foi ingerida). Nesse sentido, nosso estudo suporta as evidências levantadas por estudos pretéritos que peixes frugívoros de médio-grande podem atuar como eficientes dispersores de sementes (Galetti et al., 2008; Anderson et al., 2009; Correa et al., 2015).

A alta germinação de sementes de sarão e murici que foram ingeridas por peixes em comparação a sementes controle (75.6% vs. 18.9% e 51.3% vs. 24%, respectivamente) indica que as três espécies de peixe aqui estudadas podem impactar positivamente o recrutamento de plantas frutíferas presentes na floresta aluvial do rio Xingu. As diferenças observadas na germinação de plântulas são relativamente altas quanto comparada a estudos de campo que recuperam as sementes direto do sistema gastrointestinal dos peixes e levam-nas a plantio (Correa et al., 2015; Correa et al., 2016; Santos et al., 2020; Weiss et al., 2022). Como apontado por Costa-pereira (2017), estes estudos de campo podem não refletir com acurácia diferenças entre sementes ingeridas e não ingeridas pois

ele engloba apenas um subconjunto das complexas ações mecânicas e químicas que acontecem durante a passagem pelo trato digestivo.

Os resultados demonstraram que o efeito da ingestão do fruto sobre a germinação da semente foi significativo e forte mesmo após controlar pelo efeito da remoção da polpa. Em outras palavras, o processo de ingestão não somente promove maiores taxas de germinação por remover a polpa do fruto, como já vem sendo amplamente demonstrado em estudos de produção de plantas (Fukui, 1995; Baskin et al., 1998; Yagihashi et al., 1998; Chimera et al., 2010), mas também afeta a germinação através de um efeito direto sobre a semente. O processo provavelmente envolve fatores químicos da digestão que reduzem os agentes inibidores da germinação na semente (Evenari, 1949; Schupp, 1993). Este efeito foi significativamente mais forte em sarão do que em murici (ver Tabela 4), o que indica que o efeito do processo digestório do peixe sobre a semente depende do tipo de fruto e das suas características estruturais.

A germinação da semente também foi fortemente afetada pela submersão em água. Este padrão provavelmente reflete a evolução das plantas aqui estudadas aos processos sazonais de inundação do rio. De fato, estudos anteriores demonstraram que a submersão em água é necessária para quebrar a dormência de sementes de árvores da floresta alagada (Kubitzki et al., 1994). Neste contexto, a regulação do pulso de inundação por UHE em rios Amazônicos, incluindo o Xingu, é preocupante visto que eles limitam a área de inundação e o tempo que a floresta fica alagada. A “queda no seco”, como descritas por povos originários e comunidades ribeirinhas (Pezzuti et al., 2018) é uma preocupação real que pode tanto impactar o recrutamento de espécies frutíferas em planícies de inundação, como reduzir o aporte de alimento dos peixes frugívoros (Keppeler et al., 2020) e reduzir as taxas de dispersão de sementes por estes animais (Horn et al., 2011).

O tempo de germinação também foi afetado significativamente pela ingestão de peixes, entretanto essa relação foi relativamente mais fraca do que a probabilidade de germinação. Além disso, o efeito parece estar primariamente ligado a remoção da polpa e não a processos químicos atuando sobre a semente. De forma geral, o tempo de germinação de sementes que passaram pelo trato digestivo dos peixes foi menor, o que pode trazer uma vantagem inicial durante a colonização de novas áreas (Donohue et al., 2010). Por outro lado, respostas rápidas de germinação podem ser suscetíveis a falsos

gatilhos ambientais (e.g., flutuação rápida do nível do rio) e acabar causando falhas no estabelecimento da plântula (Donohue et al., 2010).

Algumas ressalvas precisam ser mencionadas no nosso estudo. Primeiramente, utilizamos experimentos em laboratório para inferir o papel dos peixes como dispersores de sementes. Apesar de utilizarmos tratamentos que tentam imitar condições naturais, como a imersão da semente na água, fatores como estresse dos peixes no laboratório, disponibilidade de alimento limitada e confinamento/isolamento podem desviar os nossos resultados dos observados no campo. Segundo, as condições da estufa utilizadas para a germinação das sementes não necessariamente são as mesmas daquelas experimentadas pelas sementes nas áreas marginais do rio. Durante o período de estudo, as condições foram mais quentes e secas que o habitual devido ao El Niño (Santos et al., 2023) e, apesar de regarmos as sementes diariamente, esta pode ter sido a razão pela não germinação do socoró mole e da baixa germinação de açai. Por fim, o experimento foi realizado de forma sequencial e, portanto, diferenças entre o consumo e germinação de frutos pode ter sido causada por diferentes condições ambientais (e.g., intensidade solar) e aprendizagem e aclimatação dos peixes as condições laboratoriais.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados do nosso estudo corroboram as evidências crescentes de que peixes podem ser importantes agentes dispersores de sementes em rios de planície de inundação (Lopes de souza, 2005; Galetti et al., 2008; Horn et al., 2011; Weiss et al., 2016; Araujo et al., 2020; Weiss et al., 2023). Nossos resultados também expandem estudos prévios pois incorporam todas as fases do processo de ictiocoria e dispersão (Pollux, 2011), testamos o efeito de múltiplas espécies de peixes e frutos, e utilizamos tratamentos que permitiram distinguir como diferentes mecanismos digestivos e tipos de queda (seco ou molhado) impactam o processo de germinação de sementes (Costa-pereira, 2017). Nesse sentido, contribuímos para uma melhor compreensão das adaptações comportamentais e fisiológicas tanto dos peixes quanto em plantas, e mostramos a importância de preservar as interações entre peixes e plantas para manter serviços ecossistêmicos, como produção pesqueira na dispersão de sementes, saudáveis e funcionais.

REFERÊNCIAS

- Anderson, J.T., Saldaña, R.J., Flecker, A.S. High-quality seed dispersal by fruit-eating fishes in Amazonian floodplain habitats. *Oecologia*, 161, 279–290, 2009. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1371-4>
- Andrade, M.C., Fitzgerald, D.B., Winemiller, K.O. et al. Trophic niche segregation among herbivorous serrasalmids from rapids of the lower Xingu River, Brazilian Amazon. *Hydrobiologia*, v. 829, p. 265–280, 2019. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3838-y>
- Araujo, J. M., Correa, S. B., Anderson, J., Penha, J. Fruit preferences by fishes in a Neotropical floodplain. *Biotropica*, v. 52, n. 6, p. 1131–1141, 2020. <https://doi.org/10.1111/btp.12790>
- Aslan C.E., Zavaleta E.S., Tershy B., Croll D. Mutualism Disruption Threatens Global Plant Biodiversity: A Systematic Review. *PLOS ONE* 8(6): e66993, 2013. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066993>
- Barbosa, T. A. P., Montag, L. F. A. The role of *Lithodoras dorsalis* (Siluriformes: Doradidae) as seed disperser in Eastern Amazon. *Neotropical Ichthyology*, v. 15, n. 2, 2017. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20160061>
- Baskin, C. C., Baskin, J. M. *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Burlington, MA, USA: Academic Press, 1998.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, v. 67, p. 1–48, 2015. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Brose, U. Body-mass constraints on foraging behaviour determine population and food-web dynamics. *Functional Ecology*, v. 24: p. 28-34, 2010. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01618.x>
- Cajado, R. A., Zacardi, D. M., Arantes, C. C., Oliveira, L. S., Silva, F. K. S., & Andrade, M. C. Seasonal patterns in the structure of the fish larvae assemblages in the lower Amazon River. *Freshwater Biology*, v. 68, p. 1252–1266, 2023. <https://doi.org/10.1111/fwb.14101>
- Camargo M., Giarrizzo T., Isaac V. Population and biological parameters of selected fish species from the middle Xingu River, Amazon Basin. *Brazilian Journal of Biology*. v. 75, p. 112-124, 2015. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.01914BM>
- Camargo, M., Giarrizzo, T., Jesus, A. J. S. Efeito da variação da inundação sazonal na produção de serrapilheira numa floresta aluvial do médio Rio Xingu (bacia do

- Amazonas, Brasil). *Brazilian Journal of Biology*, v. 75, p. 250-256, 2015. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.00514BM>
- Castello, L., Mcgrath, D.G., Hess, L.L., Coe, M.T., Lefebvre, P.A., Petry, P., Macedo, M.N., Renó, V.F., Arantes, C.C. The vulnerability of Amazon freshwater ecosystems. *Conservation letters*, v. 6, n. 4, p. 217-229, 2013. <https://doi.org/10.1111/conl.12008>
- Castello, L., Bayley, P.B., Fabr e, N.N. et al. Flooding effects on abundance of an exploited, long-lived fish population in river-floodplains of the Amazon. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, v. 29, p. 487-500, 2019. <https://doi.org/10.1007/s11160-019-09559-x>
- Cattanio, J.H, Anderson, A.B, Rombold, J.S, Nepstad, D.C. Phenology, litterfall, growth, and root biomass in a tidal floodplain forest in the Amazon estuary. *Revista Brasileira de Bot nica*, v. 27, n. 4, 2004. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042004000400010>
- Cazetta, E., & Fahrig, L. The effects of human-altered habitat spatial pattern on frugivory and seed dispersal: a global meta-analysis. *Oikos*, v. 2022, n. 2, 2022. <https://doi.org/10.1111/oik.08288>
- Cazetta, E., Schaefer, H. M., Galetti, M. Does attraction to frugivores or defense against pathogens shape fruit pulp composition? *Oecologia*, v. 155, n. 2, p. 277–286, mar. 2008. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0917-6>
- Chagas E.A, Bacelar-lima C.G, Carvalho A.D.S, Ribeiro M.I.G, Sakazaki T.R, Neves L.C. Propaga o do camu-camu (*Myrciaria d bia* (H.B.K.) Mc vaugh). *Agro@mbiente*, v. 6, n. 1, p. 67–73, 2012. <https://doi.org/10.18227/1982-8470ragro.v6i1.634>
- Chimera, Charles G., Drake, Donald R. Effects of pulp removal on seed germination of five invasive plants in Hawaii. *Plant Protection Quarterly*, v. 25, n. 3, p. 137-140, 2010. <https://search.informit.org/doi/10.3316/informit.372995800260668>.
- Correa, S. B., Winemiller, K. O., Lopez-fernandez, H., Galetti, M. Evolutionary perspectives on seed consumption and dispersal by fishes. *Bioscience*, v. 57, n. 9, p. 748–756, 2007. <https://doi.org/10.1641/B570907>
- Correa, S. B., Costa-pereira, R., Fleming, T., Goulding, M., Anderson, J. T. Neotropical fish–fruit interactions: eco-evolutionary dynamics and conservation. *Biological Reviews*, v. 90, n. 4, p. 1263–1278, 2015. <https://doi.org/10.1111/brv.12153>
- Correa, S. B., Winemiller, K. O. Terrestrial–aquatic trophic linkages support fish production in a tropical oligotrophic river. *Oecologia*, v. 186, n. 4, p. 1069-1078, 2018. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4093-7>
- Correa, S. B., Winemiller, K. O. Niche partitioning among frugivorous fishes in response to fluctuating resources in the Amazonian floodplain forest. *Ecology*, v. 95, n. 1, p. 210–224, 2014. <https://doi.org/10.1890/13-0393.1>

- Costa-pereira, R. An overview on the effects of fish consumption on seed germination: Pitfalls, challenges, and directions. *Aquatic Botany*, p. 34-37, 2017. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2017.01.005>
- Dary, E. P., Ferreira, E., Zuanon, J., & Röpke, C. P. Diet and trophic structure of the fish assemblage in the mid-course of the Teles Pires river, Tapajós river basin, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, v. 15, n. 4, p. e160173, 2017. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20160173>
- Carvalho, J. E. U., Nascimento, W. M. O. Biometric characterization and physiological responses of muruci tree diaspores to treatments for overcoming dormancy. *Revista Brasileira de Fruticultura*, v. 35, n. 3, p. 704–712, 2013. <https://doi.org/10.1590/S0100-29452013000300006>
- Yamaguchi K.K.D.L., Pereira L.F.R., Lamarao C.V., Lima E.S., Veiga-junior V.F. Amazon acai: Chemistry and biological activities: A review. *Food chemistry*, v. 179, p. 137–151, 2015. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2015.01.055>
- Nascimento, W. M. O., Cicero, S. M., Novembre, A. D. DA L. C. Conservation of euterpe oleracea seeds. *Revista Brasileira de Sementes*, v. 32, n. 1, p. 24–33, 2010. <https://doi.org/10.1590/S0101-31222010000100003>
- Donohue, K., et al. Germination, Postgermination Adaptation, and Species Ecological Ranges. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 41, n. 1, p. 293–319, 2010. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144715>
- Drewe, K.E., HORN, M.H., Dickson, K.A., Gawlicka, A. Insectivore to frugivore: Ontogenetic changes in gut morphology and digestive enzyme activity in the characid fish *Brycon guatemalensis* from Costa Rican rain forest streams. *Journal of Fish Biology*, v. 64, n. 4, p. 890–902, 2004. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2004.0357.x>
- Dugger, P.J, Blendinger, P.G, Böhning-gaese, K., ET AL. Seed-dispersal networks are more specialized in the Neotropics than in the Afrotropics. *Global Ecology and Biogeography*, v. 28, n. 2, p. 248–261, jan. 2019. <https://doi.org/10.1111/geb.12833>
- Evenari, M. Germination inhibitors. *The Botanical Review*, v. 15, n. 3, p. 153–194, 1949. <https://doi.org/10.1007/BF02861721>
- Ferreira, L.V., Almeida, S.S., Parolin, P. Amazonian white- and blackwater floodplain forests in Brazil: large differences on a small scale. *Ecotropica*, v. 16, n. 1, p. 31–41, 2010.
- Findeisen, E., Südekum, K-H., Fritz, J., Hummel, J., Clauss, M. Increasing food intake affects digesta retention, digestibility and gut fill but not chewing efficiency in domestic rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology*, v. 335, n. 7, p. 614–622, 2021. <https://doi.org/10.1002/jez.2505>

- Fitzgerald, D. B. et al. Diversity and community structure of rapids-dwelling fishes of the Xingu River: Implications for conservation amid large-scale hydroelectric development. *Biological Conservation*, v. 222, p. 104–112, 2018. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.04.002>
- Fontes, C. G. et al. Dry and hot: the hydraulic consequences of a climate change–type drought for Amazonian trees. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 373, n. 1760, p. 20180209, 8 out. 2018. <https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0209>
- Freitas, T. M. S., Prudente, B. S., Montag, L. F. A. Flood pulse influence on the feeding ecology of two Amazonian auchenipterid catfishes. *Neotropical Ichthyology*, v. 20, p. e210103, 2022. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-2021-0103>
- Fukui, A. W. The role of the brown-eared bulbul *Hypsypetes amaurotis* as a seed dispersal agent. *Population Ecology*, v. 37, n. 2, p. 211–218, 1995. <https://doi.org/10.1007/BF02515822>
- Galetti, M., Donatti, C. I., Pizo, M. A., Giacomini, H. C. Big fish are the best: Seed dispersal of *Bactris glaucescens* by the pacu fish (*Piaractus mesopotamicus*) in the Pantanal, Brazil. *Biotropica*, v. 40, n. 3, p. 386–389, maio 2008. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00378.x>
- German, D. P., Horn, M. H., Gawlicka, A. Digestive Enzyme Activities in Herbivorous and Carnivorous Prickleback Fishes (Teleostei: Stichaeidae): Ontogenetic, Dietary, and Phylogenetic Effects. v. 77, n. 5, p. 789–804, set. 2004. <https://doi.org/10.1086/422228>
- Giarrizzo, T. et al. Relatório da importância das plantas para a ictiofauna e quelônios - Projeto P&D PD-07427-0221/2021. [s.l: s.n.].
- Godinez-alvarez, H., Jordano, P. An empirical approach to analysing the demographic consequences of seed dispersal by frugivores. *Seed dispersal: theory and its application in a changing world*. Wallingford, UK: CAB International, p. 391–406, 2007. <https://doi.org/10.1079/9781845931650.0391>
- Gomes-da-silva, J. et al. Brazilian Flora 2020: Leveraging the power of a collaborative scientific network. *Taxon*, v. 71, n. 1, p. 178–198, 2022. <https://doi.org/10.1002/tax.12640>
- Goulding, M. *The Fishes and the Forest*. v. 48, n. 6, p. 455-462, 1980. <https://doi.org/10.2307/1313243>
- Grzybowski, C. R. D. S., et al. Physiological potential and conservation of muruci (*Byrsonima crassifolia*) seeds. *Revista Brasileira de Fruticultura*, v. 39, n. 5, p. e-475, 2017. <https://doi.org/10.1590/0100-29452017475>

- Harrison, R. D. et al. Consequences of defaunation for a tropical tree community. *Ecology letters*, v. 16, n. 5, p. 687–694, 2013. <https://doi.org/10.1111/ele.12102>
- Herrera, C. M. Seed dispersal by vertebrates. *Plant–animal interactions: an evolutionary approach*, p. 185–208, 2002.
- Horn, M. H. Biology of marine herbivorous fishes. *Oceanogr Mar Biol*, v. 27, p. 167–272, 1989.
- Horn, M. H. et al. Seed dispersal by fishes in tropical and temperate fresh waters: The growing evidence. *Acta Oecologica*, v. 37, n. 6, p. 561–577, nov. 2011. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2011.06.004>
- Howe, H. F., Smallwood, J. Ecology of seed dispersal. *Annual review of ecology and systematics*. Volume 13, v. 13, p. 201–228, 1982. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.13.110182.001221>
- Howe, H. F.; Miriti, M. N. When seed dispersal matters. *BioScience*, v. 54, n. 7, p. 651–660, 2004. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2004\)054\[0651:WSDM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[0651:WSDM]2.0.CO;2)
- Huie, J. M., Summers, A. P., Kolmann, M. A. Body shape separates guilds of rheophilic herbivores (Myleinae: Serrasalminae) better than feeding morphology. v. 166, n. 1, p. 1–15, 2019. <https://doi.org/10.1635/053.166.0116>
- Isaac, V. J., Ruffino, M. L. Population dynamics of tambaqui, *Colossoma macropomum* Cuvier, in the Lower Amazon, Brazil. *Fisheries Management and Ecology*, v. 3, n. 4, p. 315–333, 1996. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2400.1996.d01-154.x>
- Janzen, D. H. Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests. v. 104, n. 940, p. 501–528, 1970. <https://doi.org/10.1086/282687>
- Jordano, P. Fruits and frugivory. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, p. 125–165, 2000. <https://doi.org/10.1079/9780851994321.0125>
- Jordano, P., Schupp, E. W. Seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecological Monographs*, v. 70, n. 4, p. 591–615, 2000. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2000\)070\[0591:SDETQC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2000)070[0591:SDETQC]2.0.CO;2)
- Júnior, R. G., Camargo, M. *Entre a terra água e os pescadores do medio rio Xingu: Uma abordagem ecológica*. Belém: Eletronorte, 2009.
- Junk, W. J. et al. (EDS.). *Amazonian Floodplain Forests*. *Ecological Studies*. v. 210, 2010. <https://doi.org/10.1007/978-90-481-8725-6>
- Junk, W. J., Piedade, M. T. An introduction to South American wetland forests: distribution, definitions and general characterization. *Amazonian floodplain forests: ecophysiology, biodiversity and sustainable management*. p. 3–25, 2010. https://doi.org/10.1007/978-90-481-8725-6_1

- Kalinkat, G. et al. Body masses, functional responses and predator–prey stability. *Ecology letters*, v. 16, n. 9, p. 1126–1134, 2013. <https://doi.org/10.1111/ele.12147>
- Keppeler, F. W. et al. Early impacts of the largest Amazonian hydropower project on fish communities. *Science of the Total Environment*, v. 838, 10 set. 2022. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.155951>
- Keppeler, F. W., Montaña, C. G., Winemiller, K. O. The relationship between trophic level and body size in fishes depends on functional traits. *Ecological Monographs*, v. 90, n. 4, p. e01415, 2020. <https://doi.org/10.1002/ecm.1415>
- Kleiber, M. Body size and metabolism. *Hilgardia*, v. 6, n. 11, p. 315–353, 1932.
- Kolmann, M. A. et al. Phylogenomics of Piranhas and Pacus (Serrasalminae) Uncovers How Dietary Convergence and Parallelism Obscure Traditional Morphological Taxonomy. *Systematic Biology*, v. 70, n. 3, p. 576–592, 15 abr. 2021. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syaa065>
- Kubitzki, K.; Ziburski, A. Seed Dispersal in Flood Plain Forests of Amazonia. *Biotropica*, v. 26, n. 1, p. 30, 1994. <https://doi.org/10.2307/2389108>.
- Kurten, E. L. Cascading effects of contemporaneous defaunation on tropical forest communities. *Biological Conservation*, v. 163, p. 22–32, 2013. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.04.025>
- Lei, B. et al. Seed dispersers shape the pulp nutrients of fleshy-fruited plants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 288, n. 1953, p. 20210817, 2021. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.0817>
- Levin, S. A. et al. The ecology and evolution of seed dispersal: a theoretical perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, p. 575–604, 2003. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132428>
- Lobo, G.S., Wittmann, F., Piedade, M. T. F. Response of black-water floodplain (igapó) forests to flood pulse regulation in a dammed Amazonian river. *Forest Ecology and Management*, v. 434, p. 110–118, 2019. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.12.001>
- Castro L., Sara et al. Influence of hydrological cycle on the composition and structure of fish assemblages in an Igapó forest, Amazonas, Brazil. *Boletim do Instituto de Pesca*, v. 45, n. 1, 2019. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.12.001>
- Souza, L. Frugivoria e dispersão de sementes por peixes na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Amanã. *Uakari*, v. 1, p. 1–8, 2005.
- Lucas, C. M. Within flood season variation in fruit consumption and seed dispersal by two characin fishes of the Amazon. *Biotropica*, v. 40, n. 5, p. 581–589, set. 2008. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2008.00415.x>

- Manoel, E. A. et al. Loganiaceae no estado do Rio de Janeiro: Chave para os gêneros e taxonomia de Spigelia. *Rodriguesia*, v. 68, n. 4, p. 1357–1375, 2017. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201768417>
- Mortillaro, Jean-michel et al. Trophic opportunism of central Amazon floodplain fish. *Freshwater Biology*, v. 60, n. 8, p. 1659–1670, 2015. <https://doi.org/10.1111/fwb.12598>
- Nagl, P. et al. Protected areas and frugivorous fish in tropical rivers: Small-scale fisheries, conservation and ecosystem services. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, v. 31, n. 10, p. 2752–2771, 2021. <https://doi.org/10.1002/aqc.3673>
- Nathan, R., Casagrandi, R. A simple mechanistic model of seed dispersal, predation and plant establishment: Janzen-Connell and beyond. *Journal of Ecology*, v. 92, n. 5, p. 733–746, 1 out. 2004. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00914.x>
- Norte energia. UHE Belo Monte. Disponível em: <https://www.norteenergiasa.com.br/en-us/>. Acesso em: 14, novembro, 2023.
- Peel, M. C., Finlayson, B. L., McMahon, T. A. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences*, v. 11, n. 5, p. 1633–1644, 2007. <https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>
- Peña, R. et al. Abundance and trait-matching both shape interaction frequencies between plants and birds in seed-dispersal networks. *Basic and Applied Ecology*, v. 66, p. 11–21, 2023. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2022.11.008>
- Pereyra, P. E. R. et al. Fishers’ Knowledge Reveals Ecological Interactions Between Fish and Plants in High Diverse Tropical Rivers. *Ecosystems*, p. 1-13, 2023. <https://doi.org/10.1007/s10021-023-00818-4>
- Pezzuti, J. et al. Xingu, o rio que pulsa em nós: monitoramento independente para registro de impactos da UHE Belo Monte no território e no modo de vida do povo Juruna (Yudjá) da Volta Grande do Xingu. São Paulo: Instituto Socio ambiental, 2018.
- Pollux, B. J. A. The experimental study of seed dispersal by fish (ichthyochory). *Freshwater Biology*, v. 56, n. 2, p. 197–212, 2011. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2010.02493.x>
- Pollux, B. J. A. Consistent individual differences in seed disperser quality in a seed-eating fish. *Oecologia*, v. 183, n. 1, p. 81–91, 2017. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3749-4>
- R core team, R. D. C. T. A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Disponível em: <https://www.R-project.org>. Acesso em: 14, novembro, 2023.
- Radinger, J., Wolter, C. Patterns and predictors of fish dispersal in rivers. *Fish and Fisheries*, v. 15, n. 3, p. 456–473, 2014. <https://doi.org/10.1111/faf.12028>

- Ranzato, F. L. et al. Brazilian flora 2020: Innovation and collaboration to meet target 1 of the global strategy for plant conservation (GSPC). *Rodriguesia*, v. 69, n. 4, p. 1513–1527, 2018. Available from: <https://doi.org/10.1590/2175-7860201869402>
- Reiss, J. et al. Testing effects of consumer richness, evenness and body size on ecosystem functioning. *Journal of Animal Ecology*, v. 80, n. 6, p. 1145–1154, 2011. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01857.x>
- Resende, A. F. et al. Massive tree mortality from flood pulse disturbances in Amazonian floodplain forests: The collateral effects of hydropower production. *Science of the Total Environment*, v. 659, p. 587–598, 2019. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.12.208>
- Rodrigues, S. et al. Uso Do Camu-Camu (*Myrciaria Dubia* (Kunth) Mcvaugh). Entre Os Pescadores Do Município De Presidente Médici, Rondônia, Brasil. *Boletim do Grupo de Pesquisa da Flora, Vegetação e Etnobotânica*, v. 1, n. 8, p. 17–26, 2016. Disponível em: <https://periodicoscientificos.ufmt.br/ojs/index.php/flovet/article/view/4026>. Acesso em: 14 nov. 2023.
- Rogers, H. S. et al. Cascading Impacts of Seed Disperser Loss on Plant Communities and Ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 52, p. 641–666, 2021. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-012221-111742>
- Sabaj P. M. Where the Xingu Bends and Will Soon Break. *American Scientist*, v. 103, n. 6, p. 395–403, 2015. <https://doi.org/10.1511/2015.117.395>
- Santiago, I. N. et al. Seed germinations and seedling morphology of pioneers species of the amazon floodplain. *Ciência Florestal*, v. 31, n. 1, p. 271–289, 2021. <https://doi.org/10.5902/1980509840676>
- Santos, L. et al. Extreme drought is again isolating people in Amazonia. *Nature*, v. 622, n. 7984, p. 697–697, 2023. <https://doi.org/10.1038/d41586-023-03311-z>
- Santos, I. L. et al. Camu-camu [*Myrciaria dubia* (HBK) McVaugh]: A review of properties and proposals of products for integral valorization of raw material. *Food Chemistry*, v. 372, p. 131290, 2022. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2021.131290>
- Santos, J. et al. Differential ontogenetic effects of gut passage through fish on seed germination. *Acta Oecologica*, v. 108, 2020. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103628>
- Sarmiento, L. M., Martins, R. F. A reappraisal of phylogenetic relationships among auchenipterid catfishes of the subfamily Centromochlinae and diagnosis of its genera (Teleostei: Siluriformes). *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, v. 167, n. 1, p. 105–166, 19 out. 2020. <https://doi.org/10.1635/053.167.0108>

- Sartorelli, P. et al. Plantas dos povos da Volta Grande do Xingu: Terras Indígenas Paquiçamba, Arara da VGX e Área Indígena Juruna do Km 17. Baobá Florestal, p. 96, 2018.
- Schöngart, J., Junk, W. J. Forecasting the flood-pulse in Central Amazonia by ENSO-indices. *Journal of Hydrology*, v. 335, n. 1–2, p. 124–132, 2007. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2006.11.005>
- Schupp, E. W. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio*, v. 107–108, n. 1, p. 15–29, jun. 1993. <https://doi.org/10.1007/BF00052209>
- Setubal, R. B. et al. A Toxic Story: Phylogeny and Classification of *Strychnos* L. (Loganiaceae). *Systematic Botany*, v. 46, n. 3, p. 639–655, 2021. <https://doi.org/10.1600/036364421X16312067913444>
- Setubal, R. B. *Strychnos* in Flora e Funga do Brasil. Re flora - Herbário Virtual. Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/herbarioVirtual/>. Acesso em: 14 nov. 2023.
- Sibélia, Z. Deforestation in the Amazon: past, present and future. 2023. Disponível em: <<https://infoamazonia.org/en/2023/03/21/deforestation-in-the-amazon-past-present-and-future/>>. Acesso em: 27 out. 2023
- Silva, A. O. et al. Estudo da produção de açaí (*Euterpe oleracea* Mart): aspectos econômicos e produtivos baseados nos anos de 2015 a 2017. *Brazilian Journal of Development*, v. 6, n. 1, p. 1629–1641, 2020. <https://doi.org/10.34117/bjdv6n1-112>
- Silva, C. H. L. et al. The Brazilian Amazon deforestation rate in 2020 is the greatest of the decade. *Nature Ecology & Evolution*, v. 5, n. 2, p. 144–145, fev. 2021. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-01368-x>
- Traveset, A. Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. *Perspectives in Plant ecology, evolution and systematics*, v. 1, n. 2, p. 151–190, 1998. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00057>
- Traveset, A., Heleno, R., Nogales, M. The ecology of seed dispersal. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, Wallingford UK: CABI, p. 62–93, 2014. <https://doi.org/10.1079/9781780641836.0062>
- Traveset, A., Robertson, A. W., Rodríguez-pérez, J. A review on the role of endozoochory in seed germination. *Seed Dispersal: Theory and its Application in a Changing World*, p. 78–103, 2007. <https://doi.org/10.1079/9781845931650.0078>
- Traveset, A., Verdú, M. A meta-analysis of the effect of gut treatment on seed germination. In: *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. Third International Symposium-Workshop on Frugivores and Seed Dispersal, São Pedro, Brazil, 6-11 August 2000. Wallingford UK: CABI publishing, p. 339–350, 2002. <https://doi.org/10.1079/9780851995250.0339>

- Tregidgo, D. J. et al. Rainforest metropolis casts 1,000-km defaunation shadow. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 114, n. 32, p. 8655–8659, 2017. <https://doi.org/10.1073/pnas.1614499114>
- Tsai, C.-H., Hsieh, C., Nakazawa, T. Predator–prey mass ratio revisited: does preference of relative prey body size depend on individual predator size? *Functional Ecology*, v. 30, n. 12, p. 1979–1987, 2016. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12680>
- Van der laan, R., Fricke, R. Eschmeyer’s catalog of fishes: family-group names. 2023, Disponível em: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Acesso em: 27 out. 2023
- Van der pijl, L. Ecological Dispersal Classes, Established on the Basis of the Dispersing Agents. *Principles of Dispersal in Higher Plants*, p. 22–90, 1982. https://doi.org/10.1007/978-3-642-87925-8_5
- Wagner, C. E. et al. Diet predicts intestine length in Lake Tanganyika’s cichlid fishes. *Functional Ecology*, v. 23, n. 6, p. 1122–1131, 2009. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01589.x>
- Waldhoff, D. et al. Value of fruits and seeds from the floodplain forests of central Amazonia as food resource for fish. *Ecotropica*, v. 2, p. 143–156, 1996.
- Weiss, B. et al. Effectiveness of fish assemblage as seed dispersers in Amazon oligotrophic flooded forests. *Austral Ecology*, 2023. <https://doi.org/10.1111/aec.13330>
- Weiss, B., Zuanon, J. A. S., PIEDADE, M. T. F. Viability of seeds consumed by fishes in a lowland forest in the Brazilian Central Amazon. *Tropical Conservation Science*, v. 9, n. 4, 2016. <https://doi.org/10.1177/1940082916676129>
- Winemiller, K. O. et al. Balancing hydropower and biodiversity in the Amazon, Congo, and Mekong. *Science*, v. 351, n. 6269, p. 128–129, 2016. <https://doi.org/10.1126/science.aac7082>
- Wootton, J. T., Oemke, M. P. Latitudinal differences in fish community trophic structure, and the role of fish herbivory in a Costa Rican stream. *Environmental Biology of Fishes*, v. 35, n. 3, p. 311–319, 1992. <https://doi.org/10.1007/BF00001899>
- Yagihashi, T., Hayashida, M., Miyamoto, T. Effects of bird ingestion on seed germination of *Sorbus commixta*. *Oecologia*, v. 114, p. 209–212, 1998. <https://doi.org/10.1007/s004420050438>
- Yoshikawa, T., Kawakami, K., Masaki, T. Allometric scaling of seed retention time in seed dispersers and its application to estimation of seed dispersal potentials of theropod dinosaurs. *Oikos*, v. 128, n. 6, p. 836–844, 2019. <https://doi.org/10.1111/oik.05827>

- Yuyama, K. A cultura de camu-camu no Brasil. *Revista Brasileira de Fruticultura*, v. 33, n. 2, p. 3–4, 2011. <https://doi.org/10.1590/S0100-29452011000200001>
- Zandonà, E. et al. Contrasting Population and Diet Influences on Gut Length of an Omnivorous Tropical Fish, the Trinidadian Guppy (*Poecilia reticulata*). *PLOS ONE*, v. 10, n. 9, p. e0136079, 2015. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0136079>
- Zappi, D. C. et al. Growing knowledge: An overview of Seed Plant diversity in Brazil. *Rodriguesia*, v. 66, n. 4, p. 1085–1113, 2015. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201566411>
- Zuanon, Jansen et al. Condições para a manutenção da dinâmica sazonal de inundação, a conservação do ecossistema aquático e manutenção dos modos de vida dos povos da volta grande do Xingu. *Papers do NAEA*, v. 28, n. 2, 2021. <http://dx.doi.org/10.18542/papersnaea.v28i2.8106>