INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA DE ÁGUA DOCE E PESCA INTERIOR – BADPI

HÁBITOS ALIMENTARES E RELAÇÕES MORFOLÓGICAS DE ESPÉCIES DE LORICARIIDAE (ACTINOPTERYGII: SILURIFORMES) DA REGIÃO DA VOLTA GRANDE DO RIO XINGU, PARÁ, BRASIL

TAÍS SILVA DE JESUS

Manaus, Amazonas
Março/2020

TAÍS SILVA DE JESUS

HÁBITOS ALIMENTARES E RELAÇÕES MORFOLÓGICAS DE ESPÉCIES DE LORICARIIDAE (ACTINOPTERYGII: SILURIFORMES) DA REGIÃO DA VOLTA GRANDE DO RIO XINGU, PARÁ, BRASIL

Orientadora: Lúcia Rapp Py-Daniel (Dra.)
Coorientador: Jansen Alfredo Sampaio Zuanon (Dr.)

Dissertação apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, área de concentração em Biologia de Água Doce e Pesca Interior.

Manaus, Amazonas
Março/2020

PPGBADPI/INPA
Programa de Pós-Graduação em Biologia de Água Doce e Pesca Interior

INPA
INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA

MINISTÉRIO DA CIÊNCIA, TECNOLOGIA, INOVAÇÕES E COMUNICAÇÕES

PÁTRIA AMADA BRASIL
GOVERNO FEDERAL

ATA DA DEFESA PÚBLICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA DE ÁGUA DOCE E PESCA INTERIOR

No dia 06 de abri as 09:00 horas, através de videoconferência utilizando a plataforma Hangouts Meet do Google, a Banca Julgadora da DEFESA PÚBLICA DE MESTRADO, composta pelos seguintes membros titulares: **Dra. Sidinéia Aparecida Amadio** – INPA, **Dra. Rafaela Priscila Ota** – INPA e **Dr. Fabrício Beggiato Baccaro** – UFAM, tendo com suplentes: **Dra. Cláudia Pereira de Deus** – INPA e **Dra. Kedma Cristine Yamamoto -** UFAM, a fim de proceder a avaliação da Defesa Pública da Dissertação de Mestrado da discente **TAÍS SILVA DE JESUS,** intitulada **"HÁBITOS ALIMENTARES E RELAÇÕES MORFOLÓGICAS DE ESPÉCIES DE LORICARIIDAE (ACTINOPTERYGII: SILURIFORMES) DA REGIÃO DA VOLTA GRANDE DO XINGU, PARÁ, BRASIL"**. O estudo foi conduzido sob a orientação da Dra. Lúcia Helena Rapp Py-Daniel, do INPA e coorientação do Dr. Jansen Alfredo Sampaio Zuanon - INPA.

Após a exposição da aula, dentro do tempo regulamentar, a discente foi argüida oralmente pelos membros da Banca Julgadora, tendo recebido o conceito final:

(X) Aprovada por Unanimidade **MENÇÃO:** **( ) Com "Distinção"**

( ) Aprovada por maioria **( ) "Com Distinção e Louvor**

( ) Reprovada

Nada mais havendo a tratar, foi lavrada a presente ata, que após lida e aprovada, foi assinada pelos seguintes membros da Banca Julgadora.

Dra. Sidinéia Aparecida Amadio _____

Dra. Rafaela Priscila Ota _____

Dr. Fabrício Beggiato Baccaro _____

Dra. Dra. Cláudia Pereira de Deus _____

Dra. Kedma Cristine Yamamoto _____

_____
Dra. Cristina Cox Fernandes
Coordenadora do PPG BADPI
P.O. 119/2019 – INPA/MCTIC-PR

Esta Ata é um documento de comprovação único e exclusivo da Defesa Pública, não podendo ser usado para outro fim. O ÚNICO documento que comprova a titulação de MESTRE e DOUTOR é o respectivo DIPLOMA. O Regulamento do BADPI estabelece no seu Artigo 71 que, "Ao discente que houver completado todos os requisitos contidos nos Regulamentos Geral dos PPGs do INPA e do BADPI será conferido o título de Mestre ou Doutor, qualificado pela denominação do programa aprovado na CAPES completado com indicação, no diploma, da área de

©SEDAB/INPA - Ficha Catalográfica Automática gerada com dados fornecidos pelo(a) autor(a)
Bibliotecário responsável: Jorge Luiz Cativo Alauzo - CRB11/908

T135h Jesus, Taís Silva de
Hábitos alimentares e relações morfológicas de espécies de Loricariidae (Actinopterygii: Siluriformes) da região da Volta Grande do rio Xingu, Pará, Brasil / Taís Silva de Jesus; orientadora Lúcia Helena Rapp Py-Daniel; coorientador Jansen Alfredo Sampaio Zuanon. -- Manaus:[s.l], 2020.
59 f.

Dissertação (Mestrado - Programa de Pós Graduação em Biologia de Água Doce e Pesca Interior) -- Coordenação do Programa de Pós-Graduação, INPA, 2020.

1. Ecomorfologia. 2. Ecologia trófica. 3. Trato digestório. 4. Dieta. I. Rapp Py-Daniel, Lúcia Helena, orient. II. Zuanon, Jansen Alfredo Sampaio, coorient. III. Título.

CDD: 639.2

Sinopse

Estudou-se a relação entre atributos morfológicos e composição da dieta para 13 espécies de loricariídeos da região da Volta Grande do rio Xingu. Foi constatado que a diversidade morfológica corresponde aos diferentes hábitos alimentares.

Palavras-chave: Dieta, ecologia trófica, ecomorfologia, trato digestório.

Agradecimentos

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da *bolsa* durante todo o período de realização deste mestrado.

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e ao Programa de Pós-graduação em Biologia de Água Doce e Pesca Interior (BADPI) pelo apoio técnico e administrativo e infraestrutura fornecida.

Aos professores do Programa de Pós-graduação em Biologia de Água Doce e Pesca Interior (BADPI) e dos demais PPGs do INPA que contribuíram para minha formação.

À Norte Energia S/A e FADESP pelo financiamento do Projeto de Monitoramento e Investigação Taxonômica da Ictiofauna do rio Xingu, no âmbito do Plano Básico Ambiental da UHE Belo Monte, pela obtenção e permissão do material utilizado.

Ao Prof. Dr. Leandro Sousa pela disponibilização do material coletado e apoio na Universidade Federal do Pará (UFPA), Campus Altamira. Ao Pedro Rocha e Anderson Soares pela ajuda na triagem do material utilizado.

Agradeço aos amigos que sempre me receberam com carinho no trecho Amazonas-Pará: Ana Cláudia (Santarém), Willias Cruz (Altamira) e Messias Furtado (Belém).

Aos membros da minha banca de qualificação e defesa, Dr. Alessandro Bifi, Dr. Fabrício Baccaro, Dra. Rafaela Ota, Dra. Sidnéia Amadio e Dra. Tathyla Farago pelas valiosas contribuições.

Ao Dr. Edinaldo Nelson e aos alunos do laboratório do Plâncton pelo empréstimo dos equipamentos e pela acolhida no laboratório. Em especial a Raíze Mendes, pela amizade e ajuda na identificação das algas.

Aos amigos da UFPA-Altamira, Dilailson Souza pela ajuda na identificação das algas e a Celina Martins pelos conhecimentos compartilhados sobre as esponjas do Xingu e pelo incentivo no ingresso ao mestrado.

Agradeço a Prof. Dra. Neusa Hamada e Dra. Jeane Cavalcante pelo auxílio na identificação dos insetos aquáticos.

A todos os amigos da turma BADPI 2018. Foi um enorme prazer conhecer cada um de vocês e poder conviver durante esse período.

Ao Mateus Santana, pela amizade e por toda ajuda na triagem e diafanização do material analisado. Ao Gabriel Verçoza pelas “Ilustrações bodozáicas” e boas ideias para o projeto. A Iolanda Moutinho, pela amizade e companheirismo no último e mais louco ano do mestrado.

Ao Jamerson Aguiar, pela paciência e valiosas contribuições na dissertação. Sempre tranquilo e disposto a ajudar.

Ao cardume da Coleção de Peixes: Douglas Bastos, Carlison Oliveira, Renildo Ribeiro, Marcelo Rocha, Isaac, André Martins e Victória pelo convívio, inúmeros cafézinhos e almoços, e muitas conversas que foram essenciais para me distrair da correria diária e quase sempre cansativa.

A Alany Gonçalves, eu agradeço a enorme ajuda na minha chegada em Manaus. Teria sido muito mais difícil sem o seu apoio. Gratidão.

Ao Gustavo Spanner por toda ajuda e incentivo, não apenas com a dissertação, mas em muitos momentos compartilhados em Manaus.

Ao meu querido coorientador Dr. Jansen Zuanon, por todas as ideias e direcionamento propostos para esse projeto. Por toda paciência sempre que eu o procurei desesperada e ele me recebia com um abraço apertado.

A minha adorável orientadora Dra. Lúcia Rapp Py-Daniel, por ter aceitado a orientação e por acreditar na realização desse projeto. Agradeço por toda paciência, amizade, ensinamentos e momentos compartilhados, sempre disposta a ensinar e a ouvir nas inúmeras vezes que a procurei.

Aos meus pais, Elzanira Alves e José Martins eu peço desculpa pela ausência nesse período e agradeço ao apoio e amor de sempre. A minha irmã Jandessa de Jesus, por todo carinho, cuidado e incentivo. E por sempre me ajudar em tudo que eu precisei mesmo de tão longe. Eu amo muito vocês!

A Deus pela proteção e sabedoria.

Resumo

As relações entre atributos morfológicos e hábitos alimentares foram analisadas em 13 espécies de Loricariidae da Volta Grande do rio Xingu. Foi investigado o grau de similaridade de características morfológicas relacionadas à obtenção e processamento do alimento, e se a composição da dieta das espécies está associada às características morfológicas mensuradas. As coletas foram realizadas entre os anos de 2012 e 2013 compreendendo os períodos de vazante (julho) e seca (setembro, outubro e novembro) na região da Volta Grande do Xingu. A captura dos peixes foi realizada através da busca direta, por meio de sessões de mergulho, redes de emalhar e tarrafas. Um total de 185 exemplares foram utilizados para análises morfológicas e de dieta. Foram analisados 21 atributos morfológicos associados à captura e assimilação de alimentos e analisados por métodos de ordenação (Análise de coordenadas principais (PCoA) e agrupamento (Cluster)), o que permitiu a comparação de padrões morfológicos entre as espécies das subfamílias Hypoptopomatinae, Hypostominae e Loricariinae. A análise da dieta das espécies indicou um amplo espectro alimentar, tendo sido identificados 33 tipos de itens alimentares. O Índice de Importância Alimentar (IAi) foi utilizado para identificar os principais itens consumidos por cada espécie, e de acordo com os resultados, as espécies foram classificadas em cinco categorias tróficas: detritívora, algívora, carnívora, onívora e xilófaga. As análises de escalonamento multidimensional não-métrico (nMDS) e de agrupamento identificaram diferentes padrões tróficos e de uso dos recursos alimentares pelas espécies. As correlações entre morfologia e dieta foram testadas pelo teste de Mantel e constatada correlação entre elas, indicando que os padrões morfológicos são relacionados aos hábitos alimentares das espécies analisadas, ou seja, quanto mais diferentes as morfologias, mais distintas são as dietas. Finalmente, a diversidade de itens alimentares identificados demonstra a importância dos ambientes de corredeira para a dinâmica trófica dessas espécies e que a variedade morfológica do trato digestório entre as espécies de Loricariidae pode ter permitido o sucesso na exploração de diferentes recursos alimentares.

Abstract

The relationship between morphological attributes and foraging habits was analyzed in 13 species of Loricariidae from Volta Grande do Xingu. We investigated the degree of similarity of morphological characteristics related to obtaining and processing food; and whether the composition of the species' diet is associated with the morphological features. Field collections were carried out between the years 2012 and 2013, including the receding water (July) and low water (September, October, and November) periods in the Volta Grande do Xingu region. The fish capture was carried out throughout direct search, through diving sessions, gillnets, and nets. A total of 185 individuals were used for morphological and diet analysis. 21 morphological attributes associated with food capture and assimilation were selected and analyzed by ordering methods, (Principal coordinate analysis (PCoA) and grouping (Cluster)), which allowed the visualization of morphological patterns between the species of the subfamilies Hypoptopomatinae, Hypostominae and Loricariinae. The analysis of the species diet indicated a broad diet spectrum, with 33 types of alimentary items identified. The Alimentary Importance Index (IAi) was used to identify the main alimentary items for each species, and according to the results, the species were classified into five trophic categories: detritivore, algivore, carnivore, omnivore, and xylophage. The non-metric multidimensional scaling (nMDS) and Cluster identified different trophic patterns and the use of alimentary resources by the species. The correlations between morphology and diet were tested by the Mantel test and a correlation was found between them, indicating that the morphological patterns are related to the feeding habits of the analyzed species, meaning that, the more different the morphologies, the more distinct the diets. Overall, our results show that the diversity of identified alimentary items demonstrated that diet among loricariids can be quite distinct, the importance of rapids environments for the trophic dynamics of these species and that the morphological variety of the digestive tract among species of Loricariidae may have allowed the success in the exploration of different food resources.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO 1
OBJETIVOS 5
Objetivo geral 5
Objetivos específicos 5
MÁTERIAL E MÉTODOS 6
Área de estudo 6
Amostragem de campo 6
Atributos morfológicos 9
Quociente intestinal (QI) 13
Análise da dieta 13
Análises de dados 14
RESULTADOS 16
Morfologia 16
Quociente intestinal (QI) 20
Dieta 23
Correlação entre dieta e morfologia 30
DISCUSSÃO 32
CONCLUSÕES E CONSIDERAÇÕES FINAIS 39
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 39
APÊNDICE A 47

Lista de Figuras

Figura 1- Mapa de localização da área de estudo situada na região da Volta Grande do rio Xingu, no Estado do Pará, Brasil. 6

Figura 2 - A) Ancistrus ranunculus (95,0 mm); B) Baryancistrus xanthellus (86,2 mm); C) Panaque armbrusteri (182,8 mm); D) Parancistrus nudiventris (152 mm); E) Peckoltia vittata (88,6 mm); F) Pseudancistrus asurini (121,9 mm); G) Scobinancistrus pariolispos (84,1 mm); H) Spectracanthicus zuanoni (92,2 mm); I) Limatulichthys griseus (134,8 mm); J) Loricaria birindellii (231,9 mm); K) Pseudoloricaria laeviuscula (180,2 mm); L) Spatuloricaria tuira (134,7 mm); M) Hypoptopoma inexspectatum (88,5 mm). Fotos: A, I e K – Taís de Jesus; B – Renildo R. Oliveira; C, D, E, F, H, M – Leandro M. Sousa; J e L – Mark S. Pérez. 8

Figura 3 - Representação esquemática das medidas morfométricas realizadas nos exemplares das 13 espécies de Loricariidae da Volta Grande do rio Xingu. 11

Figura 4 - Forma dos dentes implantados no pré-maxilar e dentário das espécies de loricariídeos analisados em vista lateral e frontal. A) Unicuspidado (Espatulado); B) Unicuspidado (em forma de colher); C) Bicuspidado assimétrico e D) Bicuspidado simétrico. 11

Figura 5 - Forma dos dentes das placas faríngeas superior e inferior das espécies de loricarídeos analisadas em (vista ventral) – **Placa faríngea inferior:** A) Aproximadamente triangular; B) Em forma de bastão, expandido no meio; C) Aproximadamente quadrangular. **Placa faríngea superior:** D) Forma de clava; E) Oval – Dentes recobrindo toda a área da placa. 12

Figura 6 - Forma e disposição dos dentes da placa faríngea inferior (vista dorsal). A) Dentes recobrindo toda a área da placa; B) Dentes molariformes recobrindo toda a área da placa; C) Dentes restritos à região mesial; D) Dentes restritos à região centro-mesial. 12

Figura 7- Resultados das análises de dados morfológicos para as 13 espécies Loricariidae da Volta Grande do rio Xingu. **A**. Análise de Coordenadas Principais (PCoA) produzida pelos dois primeiros eixos (PCoA1 e PCoA2). Siglas eixo 1: CC – comprimento da cabeça; AC – altura da cabeça; DHB – distância horizontal interna da boca; DVB – distância vertical interna da boca; CD – comprimento do dentário; CPM – comprimento do pré-maxilar; CI – comprimento intestinal; ND – número de dentes bucais; FPFS – forma da placa faríngea superior; FDPFI – forma dos dentes da placa

faríngea inferior; FDPFS – forma dos dentes da placa faríngea superior; ADPFS – área ocupada pelos dentes da placa faríngea superior; RB – rastro branquiais. Sigla eixo 2: FD – forma dos dentes bucais; DO – diâmetro orbital. **B.** Dendrograma das relações morfológicas (dissimilaridade) gerado pela análise de agrupamento (Cluster). 18
Figura 8 - Média e desvio padrão do coeficiente intestinal para as 13 espécies de Loricariidae da Volta Grande do rio Xingu. 20
Figura 9 - Relação entre o comprimento padrão (mm) e o comprimento intestinal (mm) para as 13 espécies de Loricariidae da Volta Grande do rio Xingu. 21
Figura 9 - Relação entre o comprimento padrão (mm) e o comprimento intestinal (mm) para as 13 espécies de Loricariidae da Volta Grande do rio Xingu (continuação). ...22
Figura 10 - Frequência de ocorrência dos itens alimentares consumidos para as 13 espécies de Loricariidae da Volta Grande do rio Xingu. 24
Figura 11 - Número de itens alimentares encontrados para as 13 espécies de Loricariidae da Volta Grande do rio Xingu. 24
Figura 12 – Representação gráfica da análise de escalonamento multidimensional não-métrico, (nMDS) para a dieta das 13 espécies de Loricariidae da Volta Grande do rio Xingu. 28
Figura 13 – Mapa de calor gerado a partir da análise de agrupamento (Cluster) para a composição da dieta das 13 espécies de Loricariidae da Volta Grande do rio Xingu: P. nudiventris, A. ranunculus, P. vittata, H. inexspectatum, B. xanthellus, S. zuanoni (detritívoros e algívoros), P. armbrusteri (xilófago); P. laeviuscula, L. birindellii, L. griseus, S. pariolispos, S. tuira (carnívoros e onívoros). As diferentes tonalidades indicam a importância relativa de cada item alimentar na dieta das espécies. 29
Figura 14 - Relação entre a Composição da dieta (nMDS1) e os Atributos morfológicos (PCoA1) para as 13 espécies de Loricariidae da Volta Grande do rio Xingu. 30
Figura 15 - Relação entre a Composição da dieta (nMDS1) e o Quociente intestinal (QI) para as 13 espécies de Loricariidae da Volta Grande do rio Xingu. 31

INTRODUÇÃO

A ictiofauna da região Neotropical apresenta grande diversidade morfológica acompanhada por uma ampla variedade de nichos ecológicos (Vari e Malabarba 1998). Dada a expressiva plasticidade alimentar e a capacidade de ocupar diferentes tipos de habitats (Lowe-McConnell 1999, Abelha et al. 2001), os peixes constituem um dos principais grupos biológicos alvo de estudos ecomorfológicos. De acordo com hipóteses ecomorfológicas, a morfologia de cada espécie e seu modo de vida estão correlacionados (Gatz 1979, Wikramanayake 1990, Winemiller 1991, Motta et al. 1995), e podem refletir características importantes da sua ecologia, como o comportamento alimentar e as adaptações que favorecem o uso de diferentes habitats.

Estudos que buscam investigar relações ecomorfológicas, pressupõem que as variações morfológicas correspondem a respostas a diferentes pressões seletivas (Beaumord e Petrere 1994, Motta et al. 1995, Hugueny e Pouilly 1999), e podem ser resultado de convergência adaptativa entre espécies filogeneticamente não relacionadas, ou divergência evolutiva entre espécies filogeneticamente relacionadas (Wootton 1990, Winemiller 1991). Essa variedade de estruturas morfológicas pode ser avaliada por meio de atributos ecomorfológicos, que são utilizados para constatar a relação entre forma e função e inferir aspectos ecológicos, como hábitos alimentares (Gatz 1979, Watson e Balon 1984, Winemiller 1992).

A diversidade de hábitos alimentares apresentada pelos peixes pode ser inferida tanto a partir de estruturas externas, relacionadas à alimentação (Pouilly et al. 2003, Mérona et al. 2008, López-Fernández et al. 2012), quanto pelas características morfológicas internas do sistema digestório (Fugi et al. 2001, Salvador-Jr et al. 2009, Ramírez et al. 2015). Essas variações podem surgir no decorrer da evolução filogenética ou ao longo da ontogenia, em resposta a pressões de seleção do ambiente sobre os organismos. Estudos sobre o sistema digestório de peixes, e a sua relação com os hábitos alimentares são considerados ferramentas eficazes para compreensão de muitos processos ecológicos, como por exemplo, padrões alimentares (Ramírez et al. 2015, Prado et al. 2016), distribuição espacial e uso de habitats (Casatti e Castro 2006, Gibran 2010, Leal et al. 2013), especialização alimentar e segregação trófica (Delariva e Agostinho 2001).

Dentre os grupos de peixes neotropicais mais ricos em espécies, destaca-se a família Loricariidae, compreendendo atualmente 1.000 espécies válidas (Fricke et al. 2020), constituindo a maior família entre os Siluriformes e a terceira maior dentre os Ostariophysi (Nelson et al. 2016). Os loricariídeos são popularmente conhecidos por cascudos, bodós ou acaris, e encontram-se amplamente distribuídos ao longo da região Neotropical (Isbrücker 1980, Nelson et al. 2016). A atual classificação de Loricariidae engloba seis subfamílias (Armbruster 2004): Delturinae. Hypoptopomatinae, Hypostominae, Lithogeninae, Loricariinae e Neoplecostominae. Os representantes de Loricariidae podem ser distinguidos por uma série de características exclusivas, entre as quais destacam-se: corpo coberto total ou parcialmente por séries longitudinais de placas ósseas, presença de dentes tegumentares (odontódeos) na superfície externa do corpo, boca ventral e em forma de ventosa (Schaefer e Lauder 1986, Schaefer e Stewart 1993). Essa forma e posição da boca permitem que esses peixes se fixem aos substratos e explorem habitats bentônicos para sua alimentação.

Os loricariídeos apresentam especializações únicas quanto à morfologia, comportamento alimentar e processos digestivos (Gerking 1994), como no tamanho e na forma das estruturas que compõem a boca; número e forma de dentes (Schaefer e Lauder 1986, Lujan e Armbruster 2011, Geerinckx et al. 2012); mandíbulas orientadas transversal e bilateralmente independentes (Adriaens et al. 2009) e, presença de dentes na placa faríngea (Schaefer e Lauder 1986, Rapp Py-Daniel 1997, Armbruster 2004). Estas e outras especializações proporcionam aos loricariídeos a capacidade de explorar uma variedade de habitats em ambientes aquáticos dulcícolas, como lagos, rios e igarapés (Schaefer e Lauder 1986). No entanto, apesar da grande diversidade morfológica, há uma tendência a considerar a dieta das espécies do grupo como pouco diversificada (Lujan et al. 2012) e comumente associada ao consumo de algas e detritos (Melo et al. 2004, Cardone et al. 2006, Villares-Junior et al. 2016). Essa classificação simplista provavelmente reflete a dificuldade de identificação macroscópica de itens alimentares em meio a um conteúdo estomacal aparentemente homogêneo e composto predominantemente por material finamente particulado.

A diversidade de espécies de Loricariidae no rio Xingu é incomparável com outras drenagens Amazônicas, onde a família destaca-se com 55 espécies (Gonçalves 2019). Muitas novas espécies foram descritas para essa bacia hidrográfica nos últimos

anos (e.g. Thomas e Pérez 2010, Rapp Py-Daniel et al. 2011, de Oliveira et al. 2012, Fichberg et al. 2014, Silva et al. 2015, Chamon e Sousa 2016). A região do médio rio Xingu apresenta um percurso atípico em relação aos rios amazônicos, devido às três curvas sequenciais de 90º que formam a região conhecida como Volta Grande do Xingu (Sawakuchi et al. 2015). Essa área compreende um trecho de 130 km constituído por múltiplos canais interconectados e inúmeras cachoeiras e corredeiras (Sabaj Perez 2015, Fitzgerald et al. 2018), que proporcionam grande heterogeneidade de habitats com características particulares que favorecem a diversidade e mantêm altas taxas de endemismo da ictiofauna nessa região (Camargo et al. 2004, Winemiller et al. 2016). Tais peculiaridades tornam a Volta Grande do Xingu um ambiente único e de extrema importância para a biodiversidade aquática (Zuanon 1999, Camargo e Ghilardi-Júnior 2009). Entretanto, o desnível abrupto e a presença de grande quantidade de corredeiras e cachoeiras também despertaram o interesse sobre o potencial hidrelétrico dessa região. Atualmente, está instalada na região a Usina Hidrelétrica (UHE) Belo Monte, a qual já causou profundas transformações nos habitats aquáticos da Volta Grande (Fitzgerald et al. 2018).

A grande diversidade de espécies de Loricariidae registradas para o rio Xingu assim como a diversidade de ambientes no trecho da Volta Grande, associada às alterações ambientais causadas pela construção, instalação e operação da UHE Belo Monte, geram grande preocupação sobre a qualidade da água no reservatório e a conservação dessa rica ictiofauna do local. Nos estudos realizados como parte do licenciamento ambiental da UHE Belo Monte foi dada ênfase ao inventário das espécies de maior interesse (Eletrobras 2009), como os loricariídeos, através de coletas direcionadas para os representantes deste grupo. O conhecimento sobre a área e sua comunidade ictíica em sua condição anterior à instalação do empreendimento é imprescindível, para que seja possível avaliar os impactos causados e propor medidas de mitigação e preservação para o rio Xingu e outros rios amazônicos.

Desta forma, considerando a expressiva diversidade taxonômica e morfológica da família Loricariidae no rio Xingu (Camargo et al 2004, Zuluaga-Gómez et al 2016, Zuanon 1999, Fitzgerald et al 2018) o presente estudo se propõe a investigar o papel da diversidade trófica e morfológica nas espécies de Loricariidae e verificar as influências morfológicas nos hábitos alimentares. O entendimento do uso do ambiente por estes peixes passa pela necessidade de se conhecer seus hábitos alimentares,

por meio de uma abordagem consistente acerca das características morfológicas de seu trato digestório que podem indicar os possíveis elementos que favoreceram o sucesso adaptativo dos loricariídeos no rio Xingu. Para tal, testou-se a hipótese de que os diferentes hábitos alimentares das espécies de loricariídeos da Volta Grande do rio Xingu estão relacionados a diferenças morfológicas expressas na boca, dentes e outros componentes do trato digestório.

OBJETIVOS

Objetivo geral

Relacionar hábitos alimentares e atributos morfológicos do trato digestório em espécies da família Loricariidae da região da Volta Grande do rio Xingu.

Objetivos específicos

Investigar o grau de similaridade de características morfológicas relacionadas à obtenção e processamento do alimento em espécies de loricariídeos da Volta grande do rio Xingu;

Identificar e comparar a composição da dieta entre as espécies de loricariídeos da Volta Grande do rio Xingu;

Testar se a dieta das espécies está associada às características morfológicas do trato digestório dos loricariídeos da Volta Grande do rio Xingu.

MÁTERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

A área de estudo está localizada no setor médio do rio Xingu, na região da Volta Grande do Xingu, no Estado do Pará (2°59’3 e 3°45’3 S e 51°30'5 e 52°32'1 W) (Figura 1). Esse trecho apresenta percurso atípico e uma complexa diversidade morfológica de suas cachoeiras e corredeiras. O rio Xingu é classificado como o terceiro maior tributário do rio Amazonas e o segundo maior rio de águas claras da América do Sul (Goulding et al. 2003). A bacia do rio Xingu está predominantemente associada aos terrenos geológicos do Cráton Amazônico, abrangendo uma área de 520.292 km² e 2.500 km de extensão (Goulding et al. 2003).

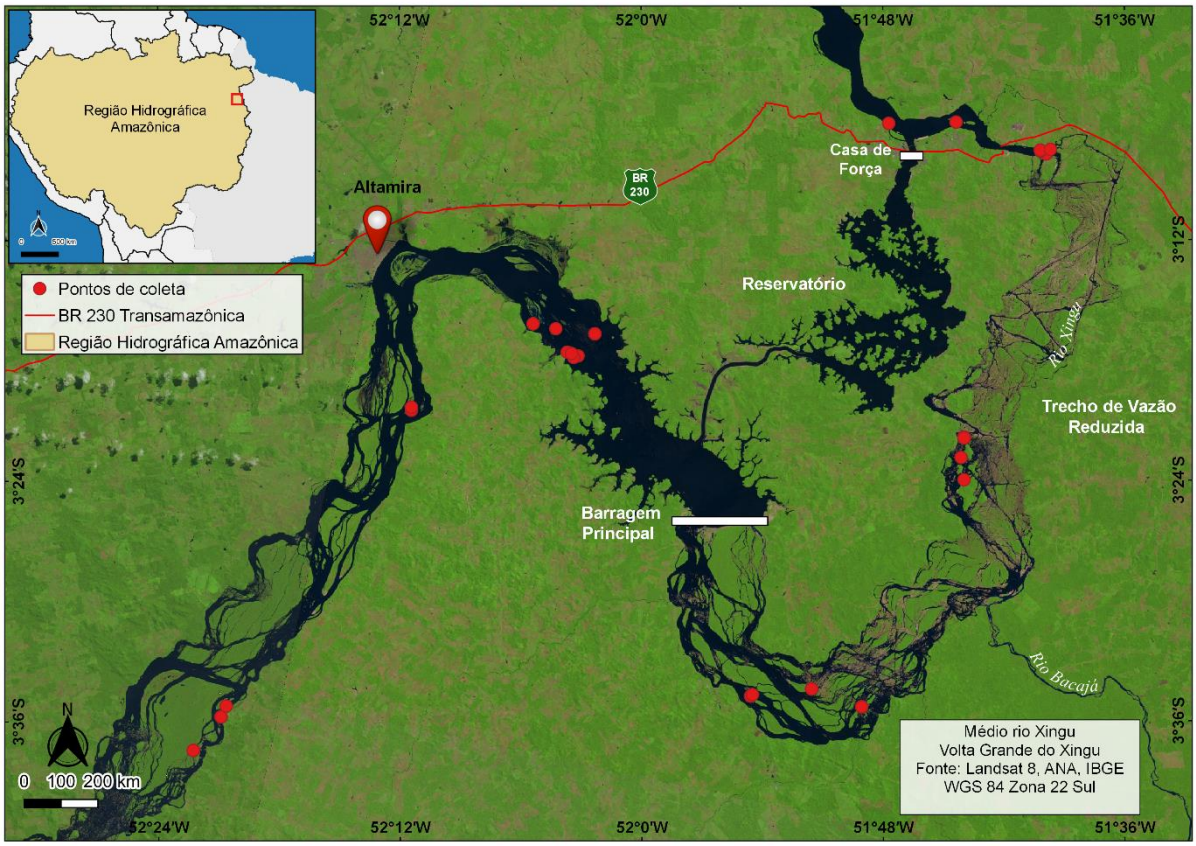

Figura 1- Mapa de localização da área de estudo situada na região da Volta Grande do rio Xingu, no Estado do Pará, Brasil.

Amostragem de campo

As coletas foram realizadas entre os anos de 2012 e 2013 compreendendo os períodos de vazante (julho) e seca (setembro, outubro e novembro). O período de cheia não foi amostrado por falta de condições propícias para o uso da metodologia

para a captura destas espécies. As coletas foram realizadas no âmbito do Plano Básico Ambiental da Usina Hidrelétrica Belo Monte dentro do Projeto de Monitoramento e Investigação Taxonômica da Ictiofauna do rio Xingu.

A captura dos peixes foi realizada através por busca direta e coleta manual durante sessões de mergulho, redes de emalhar e tarrafas. Os exemplares coletados foram eutanasiados por imersão em solução do anestésico Eugenol, preservados em formalina 10%, e transportados para o Laboratório de Ictiologia de Altamira – (LIA) da Universidade Federal do Pará, Campus Altamira, onde foram acondicionados em álcool 70% e posteriormente transportados para a Coleção de Peixes do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – (INPA), Manaus - Amazonas. A identificação taxonômica foi realizada por meio da literatura especializada (van der Sleen e Albert, 2018), comparação com lotes depositados na Coleção de Peixes do INPA e auxílio de pesquisadores especialistas.

De um universo de 55 loricariídeos conhecidos para o rio Xingu (Gonçalves 2019), e a fim de representar uma ampla gama de espécies e hábitos alimentares entre os loricariídeos da Volta Grande do Xingu, foram selecionadas 13 espécies (Figura 2) descritas e mais representativas quanto ao número de exemplares disponíveis para análise (>5), distribuídas entre as três subfamílias conhecidas para o médio rio Xingu (Tabela 1). Com a finalidade de minimizar possíveis efeitos de variações ontogenéticas na dieta das espécies, foram selecionados para análise apenas exemplares adultos com comprimento padrão semelhante.

Tabela 1 - Relação de espécies e número de indivíduos analisados quanto aos aspectos morfológicos e de dieta.

		Comprimento padrão (mm)
Espécies	**Morfologia e Dieta**	**Média ± Desvio Padrão**
Hypostominae		
Ancistrus ranunculus Muller, Rapp Py-Daniel & Zuanon 1994	30	111,2 ± 12,6
Baryancistrus xanthellus Rapp Py-Daniel, Zuanon & Oliveira, 2011	10	108,5 ± 58,2
Panaque armbrusteri Lujan, Hidalgo & Stewart 2010	7	102,8 ± 23,1
Parancistrus nudiventris Rapp Py-Daniel & Zuanon 2005	30	125,9 ± 17,7
Peckoltia vittata (Steindachner, 1881)	8	88,7 ± 8,4
Pseudancistrus asurini Silva, Roxo & Oliveira, 2015	15	122,0 ± 30,5
Scobinancistrus pariolispos Isbrücker & Nijssen, 1989	7	80,5 ± 30,8
Spectracanthicus zuanoni Chamon & Rapp Py-Daniel, 2014	15	92,2 ± 15,2
Loricariinae		
Limatulichthys griseus (Eigenmann, 1909)	15	143,1 ± 22,0
Loricaria birindellii Thomas & Sabaj Pérez, 2010	11	189,5 ± 35,7
Pseudoloricaria laeviuscula (Valenciennes, 1840)	15	199,8 ± 14,0
Spatuloricaria tuira Fichberg, Oyakawa, de & Pinna, 2014	7	139,2 ± 22,0
Hypoptopomatinae		
*Hypoptopoma inexspectatu*m (Holmberg, 1893)	15	88,5 ± 4,9
Total	**185**	

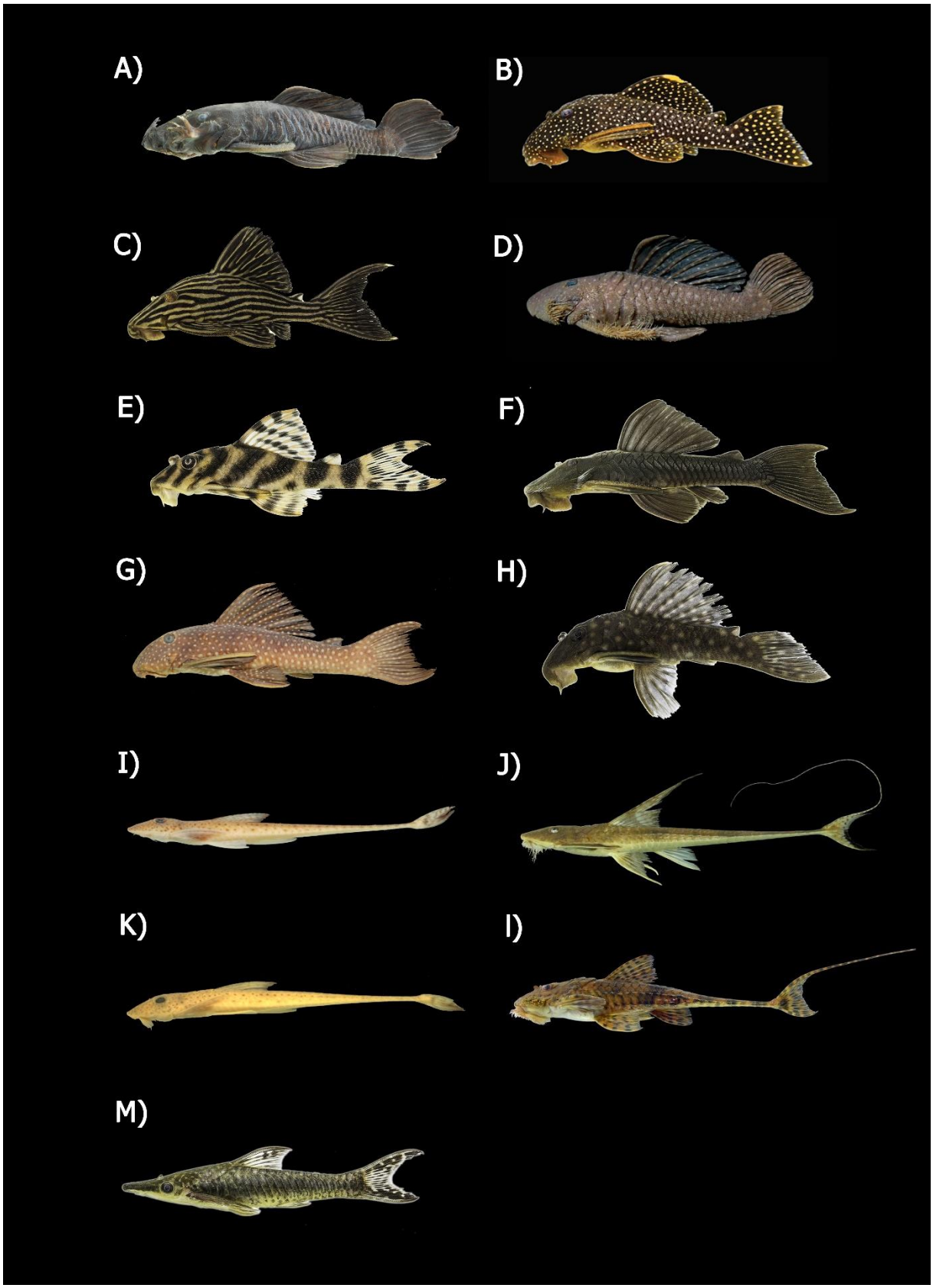

Figura 2 - A) *Ancistrus ranunculus* (95,0 mm); B) *Baryancistrus xanthellus* (86,2 mm); C) *Panaque armbrusteri* (182,8 mm); D) *Parancistrus nudiventris* (152 mm); E) *Peckoltia vittata* (88,6 mm); F) *Pseudancistrus asurini* (121,9 mm); G) *Scobinancistrus pariolispos* (84,1 mm); H) *Spectracanthicus*

zuanoni (92,2 mm); I) *Limatulichthys griseus* (134,8 mm); J) *Loricaria birindellii* (231,9 mm); K) *Pseudoloricaria laeviuscula* (180,2 mm); L) *Spatuloricaria tuira* (134,7 mm); M) Hypoptopoma inexspectatum *(88,5 mm).* Fotos: A, I e K – Taís de Jesus; B – Renildo R. Oliveira; C, D, E, F, H, M – Leandro M. Sousa; J e L – Mark S. Pérez.

Atributos morfológicos

Foram selecionados 21 atributos morfológicos associados à captura, processamento e assimilação de alimentos (Tabela 2), dentre eles: medidas morfométricas (Gatz 1979, Motta 1988, Winemiller 1991) (Figura 3), número de dentes (Zuanon, 1999; adaptado), forma dos dentes bucais (Armbruster, 2004) e descrição da forma dos arcos branquiais e placa faríngea (Rapp Py-Daniel 1997, Fichberg 2008). As medidas morfométricas foram realizadas por meio de medições ponto a ponto, sempre que possível obtidas do lado esquerdo do corpo, com paquímetro digital (Mitutoyo®, CD-8”CX-B5) de precisão de 0,1 mm. Para análise das estruturas internas, os exemplares foram diafanizados seguindo o protocolo proposto por Taylor & Van Dyke (1985) e fotografados em um estereomicroscópio binocular (*Leica S9 i*®).

Tabela 2 - Relação e descrição dos atributos morfológicos analisados para 13 espécies selecionadas de loricariídeos da Volta Grande do Xingu.

Atributos	Sigla	Natureza	Descrição
Comprimento padrão	CP	Contínua	Distância entre a extremidade do focinho e a última placa da série mediana lateral
Comprimento da cabeça	CC	Contínua	Distância entre a extremidade do focinho e a extremidade posterior do supraoccipital
Altura da cabeça	AC	Contínua	Altura tomada na extremidade do supraoccipital
Diâmetro orbital	DO	Contínua	Distância horizontal máxima entre a borda anterior e posterior do olho
Altura do olho	AO	Contínua	Distância da margem inferior do olho até a maxila inferior
Distância horizontal interna da boca	DHB	Contínua	Distância horizontal interna entre as extremidades da boca
Distância vertical interna da boca	DVB	Contínua	Distância vertical interna entre a superfície anterior e posterior da boca

Largura do lábio inferior	LL	Contínua	Medida no ponto de inserção dos barbilhões
Comprimento do dentário	CD	Contínua	Comprimento em cada hemimaxila
Comprimento do pré-maxilar	CPM	Contínua	Comprimento em cada hemimaxila
Distância interbranquial	DIB	Contínua	Distância entre as aberturas branquiais medida ventralmente
Comprimento do intestino	CI	Contínua	Comprimento do intestino desenovelado, medido desde a junção com o estômago até a abertura urogenital.
Forma dos dentes bucais	FD	Nominal	Bicuspidado (assimétrico e simétrico) Unicuspidado (em forma de colher) Unicuspidado (espatulado)
Número dos dentes bucais	ND	Nominal	Pouco (5 a 10) Intermediário (20 a 25) Alto (30 a 90)
Forma da placa faríngea inferior	FPFI	Nominal	Aproximadamente quadrangular Aproximadamente triangular Em forma de bastão, expandido no meio
Forma dos dentes da placa faríngea inferior	FDPFI	Nominal	Cônicos Molariformes
Área ocupada pelos dentes da placa faríngea inferior	ADPFI	Nominal	Recobrindo toda a área da placa Restritos à região centro-mesial Restritos à região mesial Recobrindo metade do osso
Disposição dos dentes da placa faríngea inferior	DDPFI	Nominal	Uma fileira Duas fileiras Mais de três fileiras Dentes não dispostos em fileiras
Forma da placa faríngea superior	FPFS	Nominal	Oval Forma de clava
Forma dos dentes da placa faríngea superior	FDPFS	Nominal	Cônico Molariforme
Área ocupada pelos dentes da placa faríngea superior	ADPFS	Nominal	Recobrindo toda a área da placa Restritos à área bulbosa e borda posterior
Rastros branquiais	RB	Nominal	Ausentes Presentes

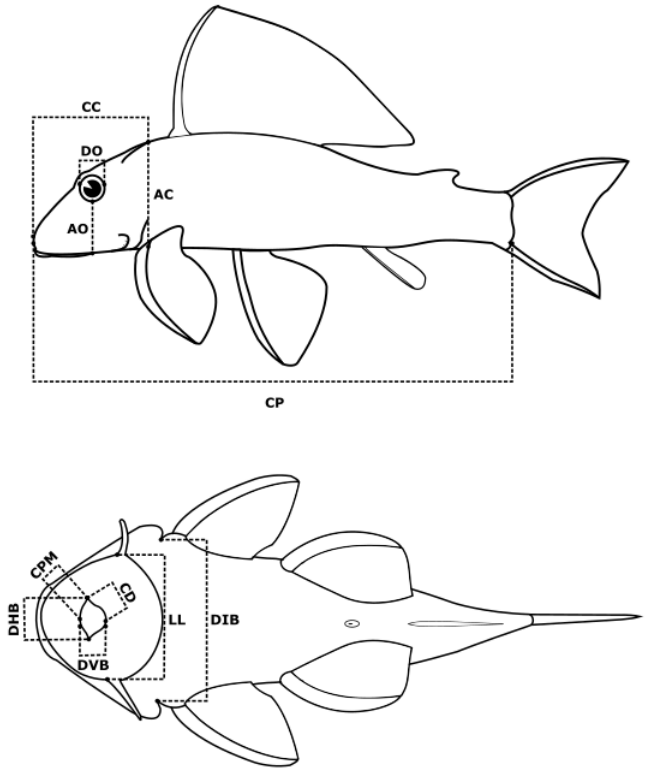

Figura 3 - Representação esquemática das medidas morfométricas realizadas nos exemplares das 13 espécies de Loricariidae da Volta Grande do rio Xingu.

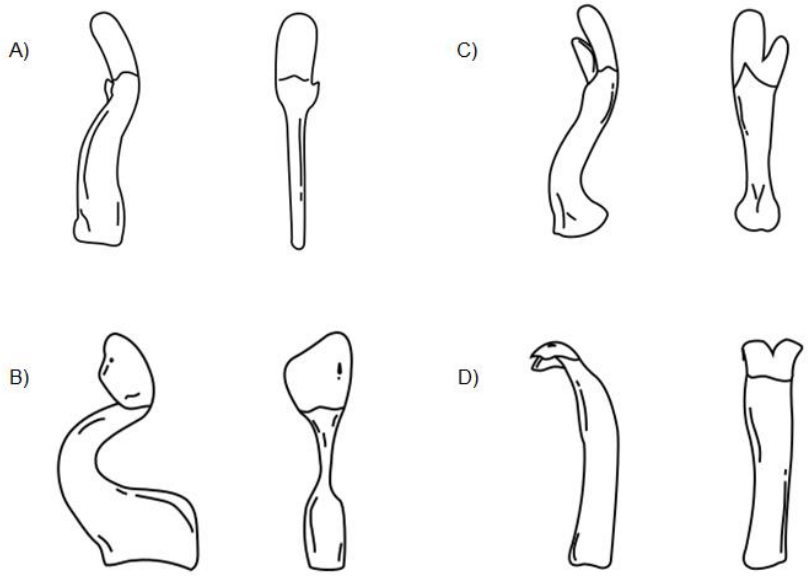

Figura 4 - Forma dos dentes implantados no pré-maxilar e dentário das espécies de loricariídeos analisados em vista lateral e frontal. A) Unicuspidado (Espatulado); B) Unicuspidado (em forma de colher); C) Bicuspidado assimétrico e D) Bicuspidado simétrico.

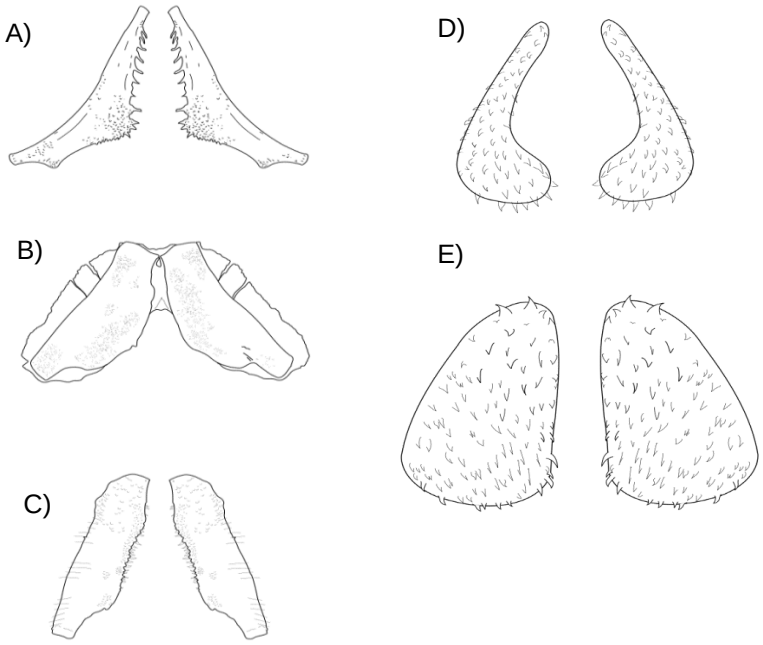

Figura 5 - Forma dos dentes das placas faríngeas superior e inferior das espécies de loricarídeos analisadas em (vista ventral) – **Placa faríngea inferior:** A) Aproximadamente triangular; B) Em forma de bastão, expandido no meio; C) Aproximadamente quadrangular. **Placa faríngea superior:** D) Forma de clava; E) Oval – Dentes recobrindo toda a área da placa.

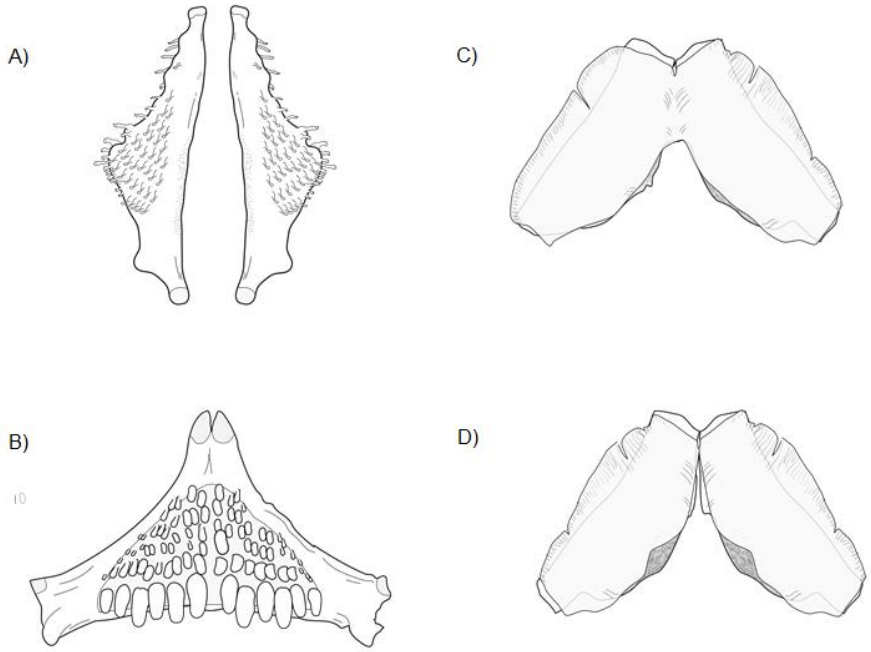

Figura 6 - Forma e disposição dos dentes da placa faríngea inferior (vista dorsal). A) Dentes recobrindo toda a área da placa; B) Dentes molariformes recobrindo toda a área da placa; C) Dentes restritos à região mesial; D) Dentes restritos à região centro-mesial.

Quociente intestinal (QI)

Quociente intestinal (QI) é o resultado da divisão entre o comprimento do intestino e o comprimento padrão do peixe, sendo utilizado para relacionar o comprimento relativo do intestino com a dieta (Zavala-Camin 1996). Para realização do cálculo QI, o comprimento do intestino foi medido após seu completo desenovelamento, desde a inserção no estômago até a abertura anal, e dividido pelo comprimento padrão do exemplar.

Análise da dieta

O tubo digestório de cada exemplar foi retirado por meio de uma incisão abdominal e o conteúdo do estômago e do primeiro terço superior do intestino foram utilizados para análise da dieta. Para facilitar a leitura e a identificação dos itens alimentares o conteúdo foi diluído em 20 ml de álcool 70% e homogeneizado em um béquer. Com a amostra ainda em agitação, uma subamostra foi retirada com o auxílio de uma pipeta com capacidade de 1,0 ml. O conteúdo dessa pipeta foi depositado em uma câmara de contagem tipo Sedgewick-Rafter para determinação quantitativa e qualitativa do conteúdo do estômago / intestino. Esta câmara possui uma área de 50 x 20 x 1 mm, sobre uma base de 75 x 33 x 3,5 mm, e apresenta 1000 quadrículos de 1 uL.

Para esse trabalho o número de quadrículos a serem analisados na câmara de Sedgewick-Rafter foi determinado através da curva do coletor. A curva do coletor ou curva de acumulação de espécies demonstra por meio de uma representação gráfica, o número acumulado de espécies identificadas em função do esforço amostral (Gotelli e Colwell 2001). Esta análise permitiu identificar que a diversidade de itens alimentares foi alcançada com aproximadamente 25 quadrículos. Com base nessa estimativa, todos os exemplares tiveram 25 quadrículos analisados aleatoriamente (Figura 3).

A dieta das espécies foi analisada por meio dos seguintes métodos: **Frequência de ocorrência** (Hyslop 1980) - corresponde à somatória de estômagos em que determinado item ocorreu em relação ao total de estômagos com alimento; **Importância relativa numérica** (Aranha 1993) - a importância relativa numérica de cada item é expressa por porcentagem, dividindo-se o número de vezes que um item foi contado pelo número total de itens contados no estômago e multiplicado por 100.

Os itens alimentares foram analisados sob microscópio óptico e estereomicroscópio, identificados até o menor nível taxonômico possível de acordo com a literatura (Algas - Bicudo e Menezes 2005; Insetos aquáticos - Hamada et al. 2014) e com auxílio de especialistas. Devido ao avançado estado de digestão dos itens alimentares, o nível taxonômico de família ficou estabelecido para a identificação de todos os itens alimentares.

Em função dos itens “detrito” e “partículas de madeira” não ocorrerem como unidades discretas, não foi realizada a contagem para esses itens. No entanto, foi realizada uma estimativa percentual visual por quadrículo, onde foram atribuídas quatro categorias para o estado de preenchimento: Grau I = quadrículo preenchido até 25%; Grau II = quadrículo preenchido até 50%; Grau III = quadrículo preenchido até 75%; Grau IV = quadrículo preenchido 100%. O valor percentual de preenchimento foi multiplicado pelo número máximo de itens presentes em um quadrículo da câmara de Sedgewick-Rafter para a espécie e dividido por 100, onde o resultado correspondeu ao número de pontos atribuídos aos itens detrito e partículas de madeira.

Neste estudo, consideramos o item detrito como toda matéria orgânica em diferentes estágios de decomposição. Foram classificados como “Itens de origem animal” os fragmentos de insetos aquáticos ou microcrustáceos não identificados. O item Porifera: Spongilidae foi considerado como os aglomerados de espículas e gêmulas de esponjas.

Análises de dados

Análise da morfologia

Para a análise dos dados morfológicos foram considerados 21 atributos morfológicos, sendo: (i) 11 proporções corporais (variáveis de natureza contínua) - as medidas tomadas na cabeça e boca foram divididas pelo comprimento da cabeça, e os comprimentos da cabeça e do intestino divididos pelo comprimento padrão, a fim de controlar o efeito do tamanho corporal e (ii) dez de natureza nominal (variáveis qualitativas) organizadas em uma matriz combinada de espécies por atributos morfológicos. Devido às diferentes naturezas dos atributos morfológicos, os valores médios dos atributos foram calculados utilizando a distância de Gower (Gower 1971), método que nos permite considerar diferentes tipos de variáveis, dando o mesmo peso para cada uma delas (Podani e Schmera 2006). Posteriormente esta mesma matriz

foi utilizada para o cálculo da Análise de Coordenadas Principais (PCoA). Para melhor representar a similaridade morfológica entre as espécies a mesma matriz calculada para PCoA foi submetida a uma Análise de Cluster, obtendo-se um dendrograma. Para verificar a relação entre o comprimento padrão (CP) e o comprimento intestinal (CI) foi realizada uma análise de regressão linear simples.

Análise da dieta

A importância relativa de cada item alimentar foi analisada por meio da associação dos valores percentuais dos métodos de frequência de ocorrência e importância relativa numérica, através do Índice de Importância Alimentar (IAi) proposto por Kawakami e Vazzoler (1980). A partir dos valores do IAi, as espécies foram classificadas dentro de determinadas guildas tróficas quando o item preferencial perfazia mais de 60% (adaptado de Mérona et al. 2008, Bennemann et al. 2011).

Para identificar padrões tróficos entre as espécies foi aplicado uma análise de Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (nMDS) com base em uma matriz calculada pelo índice de dissimilaridade de Bray-Curtis, utilizando os valores do Índice Alimentar (IAi) como descritores e as espécies como objetos. Para verificar a dissimilaridade na composição da dieta entre as espécies foi realizada uma Análise de Variância Multivariada Permutacional (PERMANOVA) utilizando uma matriz de distância calculada por meio do coeficiente de Jaccard. Para mensurar o grau de dissimilaridade na alimentação entre os pares de espécies foi aplicado o teste a *posteriori* par-a-par (*pair-wise*), onde os níveis de significância ($p=<0,05$) foram ajustados para múltiplas comparações utilizando o método de correção Bonferroni ($p_{corrigido}=< 0,0042$). Os valores do IAi também foram utilizados para verificar a variação interespecífica na composição da dieta, utilizando o índice de dissimilaridade de Bray-Curtis e posterior análise de agrupamento utilizando um mapa de calor (*heatmap*) onde a proporção de cada item alimentar na matriz é representada por cores.

Análise de correlação entre dieta e morfologia

Para verificar a existência de correlações entre os atributos morfológicos e a dieta das espécies, foi realizado o teste de Mantel (Mantel 1967). O teste foi realizado utilizando uma matriz de dissimilaridade, a partir dos valores do IAi e calculada pelo coeficiente de Bray-Curtis, e uma matriz de atributos morfológicos calculada com base na distância de Gower. Os *scores* do primeiro eixo da PcoA e da análise de nMDS foram utilizados para verificar a relação entre dieta e morfologia por meio de uma

análise de regressão. Todas as análises foram realizadas com uso do software R versão 3.6.1 (R core team, 2020).

RESULTADOS

Morfologia

Os dois primeiros eixos (PcoA 1= 74,16% e PCoA 2= 9,78%) produzidos pela Análise de Coordenadas Principais (PCoA) foram utilizados para interpretação da diversidade morfológica entre as 13 espécies de loricariídeos. Juntos, os eixos 1 e 2 explicaram 83,34% da variância acumulada (Tabela 3), separando os Hypostominae e Hypoptopomatinae em dos Loricariinae. O dendrograma gerado pela análise de agrupamento (Cluster) proporcionou a identificação de três grupos e apresentou o mesmo padrão observado na PCoA (Figura 7).

Os escores negativos do primeiro eixo distinguiram os representantes de Hypostominae *A. ranunculus, B. xanthellus, P. armbrusteri, P. nudiventris, P. vittata, P. asurini, S. pariolispos* e *S. zuanoni*, que possuem altos valores dos atributos altura da cabeça (AC), comprimento da cabeça (CC), distância horizontal interna da boca (DHB), distância vertical interna da boca (DVB), comprimento do dentário (CD), comprimento do pré-maxilar (CPM) e maior comprimento intestinal (CI). *Hypoptopoma Inexspectatum*, apesar de pertencer à subfamília Hypoptopomatinae, se manteve próxima das espécies de Hypostominae principalmente por possuir placa faríngea superior em forma oval como os Hypostominae analisados.

O primeiro eixo também capturou o atributo que corresponde ao número de dentes bucais, que, a partir da observação de um padrão e de acordo com a classificação utilizada por Zuanon (1999) e adaptada nesta análise, foi classificado em Tipo I – Poucos dentes (5 a 10) para *S. pariolispos, P. armbrusteri, L. griseus, L. birindellii, P. laeviuscula* e *S. tuira*; Tipo II – Dentes em número intermediário (20 a 25) para *P. vittata* e *H. inexpectatum*; Tipo III – Dentes numerosos (30 a 90) para *A. ranunculus*, *B. xanthellus*, *P. nudiventris*, *P. asurini* e *S. zuanoni*.

Os representantes de Loricariinae *L. griseus, L. birindellii*, *P. laeviuscula* e *S. tuira* foram segregadas por valores positivos do primeiro eixo em função da presença de rastros branquiais (RB) e dentes ocupando toda a área da placa faríngea superior. A forma dos dentes da placa faríngea superior e inferior aproximou *L. birindellii* e *S.*

tuira (que apresentam dentes cônicos e molariformes em ambas as placas) em relação às outras espécies analisadas que apresentam apenas dentes cônicos.

O segundo eixo da ordenação segregou as espécies que apresentam dentes bucais bicuspidados (assimétricos e simétricos), como *A. ranunculus, P. nudiventris, L. griseus, H. inexspectatum, S. zuanoni, L. birindellii, P. vittata, P. laeviuscula, B. xanthellus* e *S. tuira,* e *P. armbrusteri* que apresenta dentes unicuspidados (em forma de colher)*. Scobinancistrus pariolispos* apresentou posição isolada no espaço morfológico, caracterizado por apresentar dentes bucais unicuspidados (espatulados) e menor comprimento da cabeça (CC).

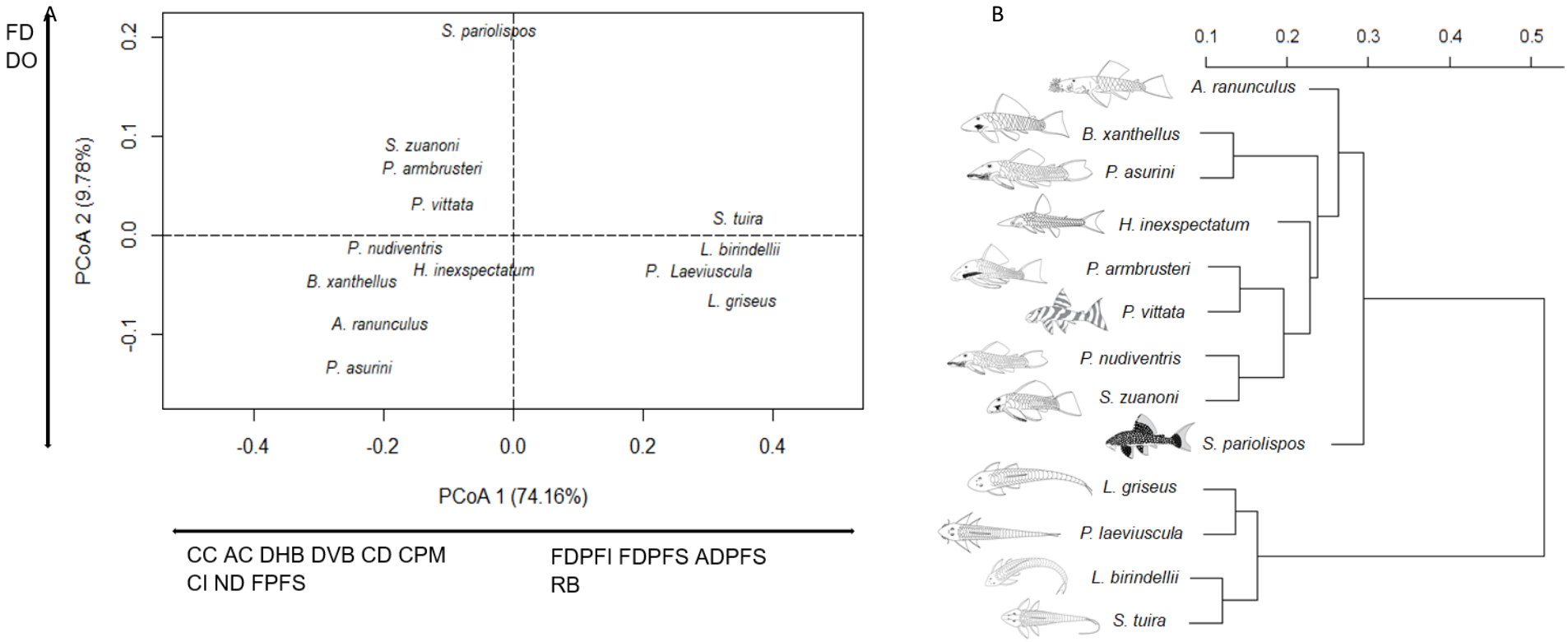

Figura 7- Resultados das análises de dados morfológicos para as 13 espécies Loricariidae da Volta Grande do rio Xingu. **A**. Análise de Coordenadas Principais (PCoA) produzida pelos dois primeiros eixos (PCoA1 e PCoA2). Siglas eixo 1: CC – comprimento da cabeça; AC – altura da cabeça; DHB – distância horizontal interna da boca; DVB – distância vertical interna da boca; CD – comprimento do dentário; CPM – comprimento do pré-maxilar; CI – comprimento intestinal; ND – número de dentes bucais; FPFS – forma da placa faríngea superior; FDPFI – forma dos dentes da placa faríngea inferior; FDPFS – forma dos dentes da placa faríngea superior; ADPFS – área ocupada pelos dentes da placa faríngea superior; RB – rastro branquiais. Sigla eixo 2: FD – forma dos dentes bucais; DO – diâmetro orbital. **B.** Dendrograma das relações morfológicas (dissimilaridade) gerado pela análise de agrupamento (Cluster).

Tabela 3 – Contribuição dos 21 atributos morfológicos analisados nos dois primeiros eixos da PCoA e suas respectivas percentagens da proporção da variação. Autovetores iguais ou superiores a 0,6 foram considerados significativos e destacados em **negrito**.

		Eixos da PCoA	
Atributos morfológicos	**Sigla**	**PCoA1**	**PCoA2**
Comprimento da cabeça	CC	**-0,936**	0,131
Altura da cabeça	AC	**-0,682**	0,482
Diâmetro orbital	DO	0,309	**0,602**
Altura do olho	AO	-0,344	0,238
Distância horizontal interna da boca	DHB	**-0,761**	-0,410
Distância vertical interna da boca	DVB	**-0,864**	0,138
Largura do lábio	LL	-0,398	-0,401
Comprimento do dentário	CD	**-0,840**	-0,194
Comprimento do pré-maxilar	CPM	**-0,847**	-0,324
Distância interbranquial	DIB	-0,471	0,040
Comprimento do intestino	CI	**-0,848**	-0,307
Forma dos dentes bucais	FD	-0,114	**0,769**
Número de dentes bucais	ND	**-0,794**	-0,363
Forma da placa faríngea inferior	FPFI	-0,427	-0,597
Forma dos dentes da placa faríngea inferior	FDPFI	**0,643**	0,017
Área ocupada pelos dentes da placa faríngea inferior	ADPFI	-0,408	0,139
Disposição da cobertura dos dentes da placa faríngea inferior	DDPFI	-0,003	-0,212
Forma da placa faríngea superior	FPFS	**-0,965**	0,187
Forma dos dentes da placa faríngea superior	FDPFS	**0,650**	-0,199
Área ocupada pelos dentes da placa faríngea superior	ADPFS	**0,965**	-0,187
Rastros branquiais	RB	**0,965**	-0,187
Proporção da variação (%)		**74,16**	**9,78**

Quociente intestinal (QI)

Os resultados do cálculo de Quociente intestinal (QI) (comprimento intestinal / comprimento padrão) para as 13 espécies de loricariídeos analisadas variaram de 24,97 (*A. ranunculus*) a 1,08 (*S. tuira*) vezes o comprimento padrão (Figura 8).

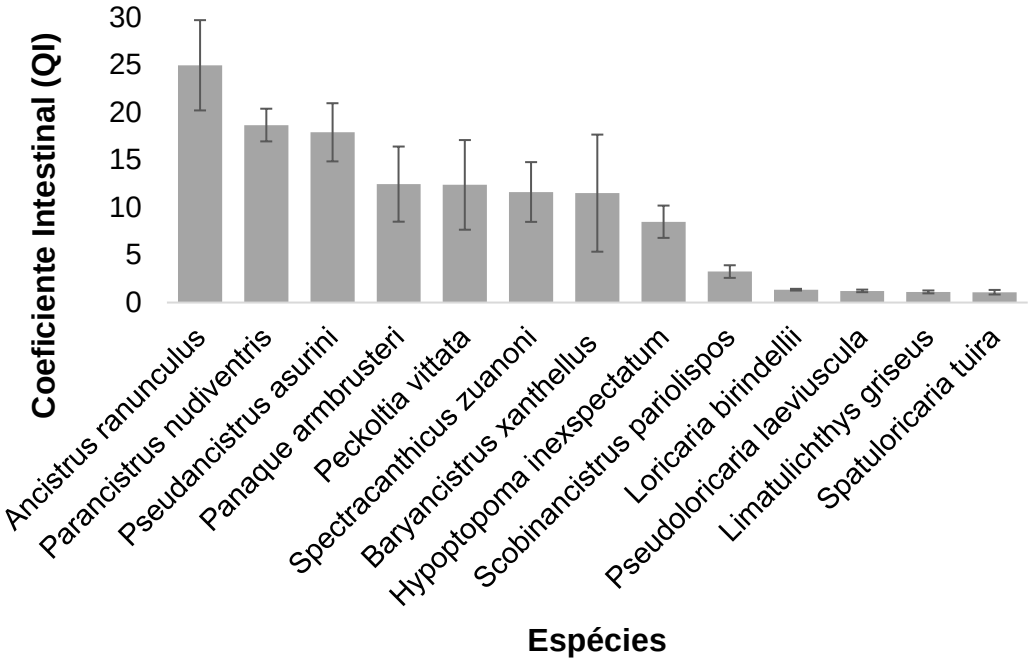

Figura 8 - Média e desvio padrão do coeficiente intestinal para as 13 espécies de Loricariidae da Volta Grande do rio Xingu.

A relação entre o comprimento intestinal e o comprimento padrão foi positiva e significativa ($p<0,05$) para *Ancistrus ranunculus*, *Baryancistrus xanthellus*, *Panaque armbrusteri*, *Parancistrus nudiventris*, *Peckoltia vittata*, *Pseudancistrus asurini*, *Scobinancistrus pariolispos*, *Spectracanthicus zuanoni*, *Limatulichthys griseus*, *Loricaria birindellii* e *Spatuloricaria tuira*. Entretanto, essa relação foi fraca e não significativa para *Pseudoloricaria laeviuscula* para *Hypoptopoma inexspectatum.* Nesse último caso, a falta de relação provavelmente reflete a pequena variação do comprimento padrão dos exemplares analisados (Figura 9).

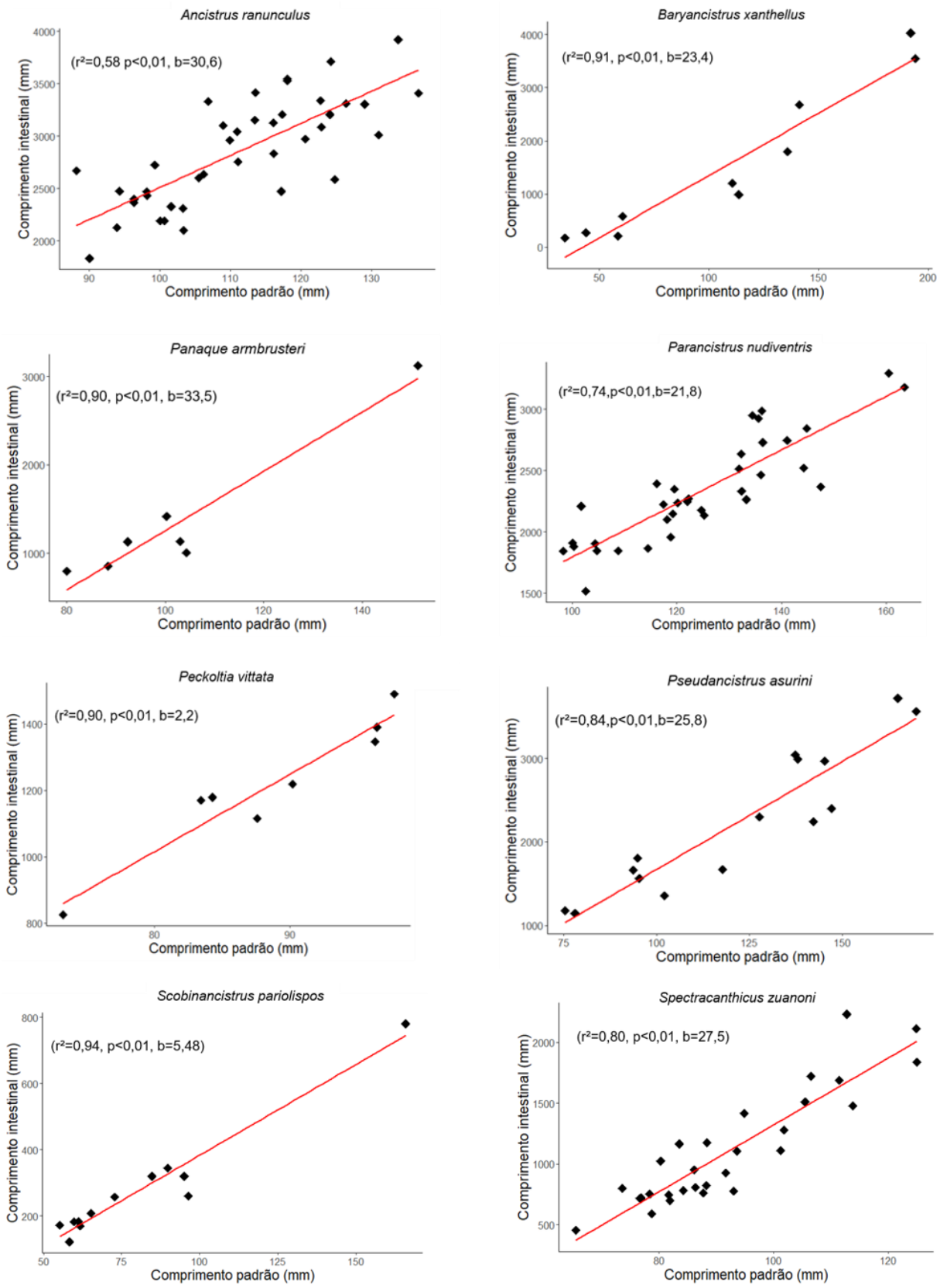

Figura 9 - Relação entre o comprimento padrão (mm) e o comprimento intestinal (mm) para as 13 espécies de Loricariidae da Volta Grande do rio Xingu.

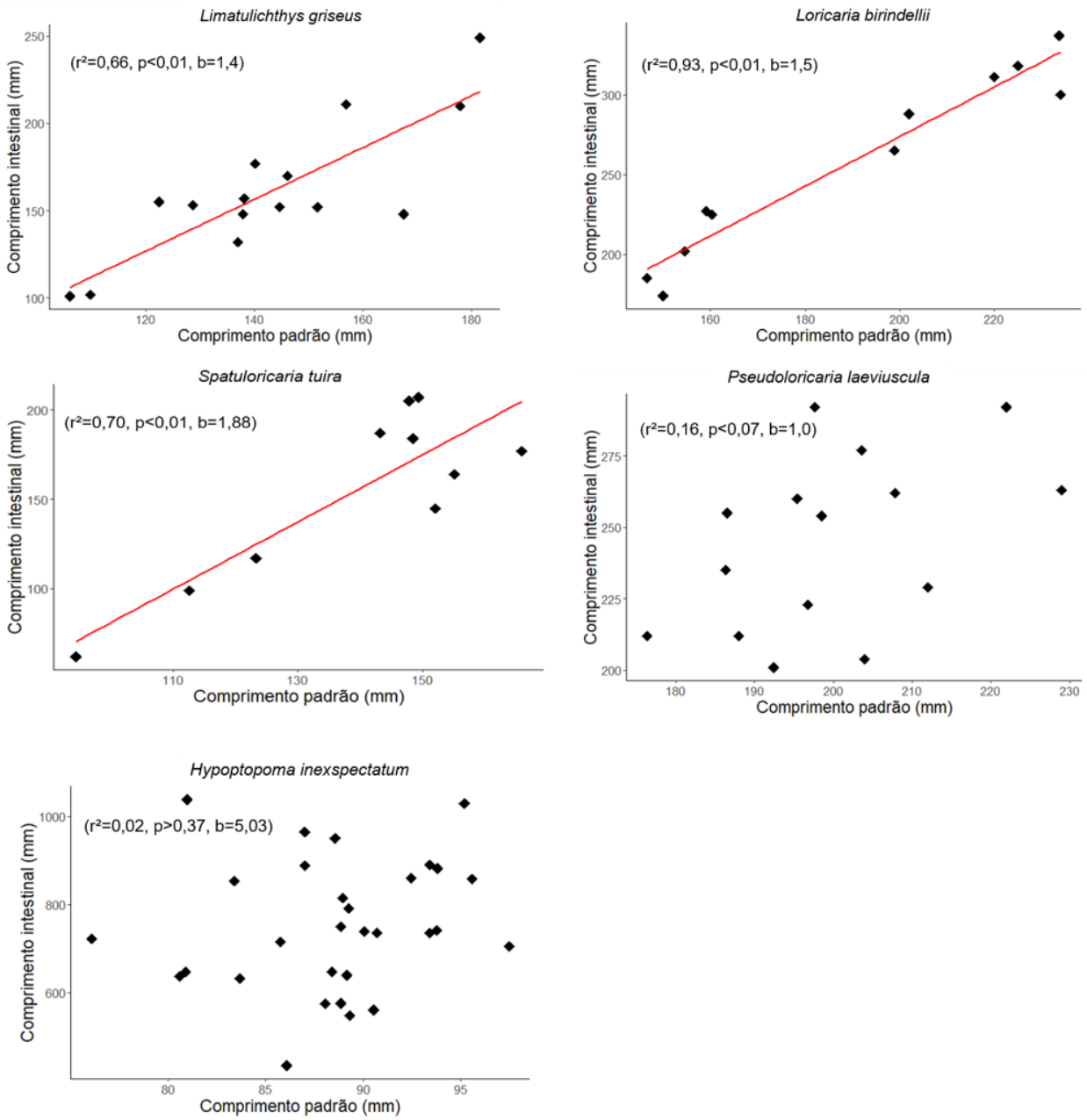

Figura 10 - Relação entre o comprimento padrão (mm) e o comprimento intestinal (mm) para as 13 espécies de Loricariidae da Volta Grande do rio Xingu (continuação).

Dieta

A análise da dieta das espécies indicou um amplo espectro alimentar, tendo sido identificados 33 tipos de itens alimentares (Tabela 4): Algas Bacillariophyta (Stauroneidaceae, Staurosiraceae, Pinnulariaceae, Surirellaceae, Eunotiaceae, Neidiaceae, Aulacoseiraceae), Charophyta (Desmidiaceae, Mesotaeniaceae), Chlorophyta (Chlorellaceae, Scenedesmaceae, Sphaerocystidaceae, Treubariaceae, Hydrodictyaceae), Miozoa (Peridiniaceae); Cyanophyceae, Detrito, Insetos aquáticos (Larvas de Baetidae, Larvas de Chironomidae, Larvas de Leptoceridae, Larvas de Leptohyphidae, Larvas de Polymitarcyidae, Larvas de Simuliidae, Pupas de Chironomidae), Microcrustáceos (Cladocera, Copepoda, Ostracoda), Porifera, Podostemaceae e Rotifera, Itens de origem animal não identificados, Itens de origem vegetal não identificados e Partículas de madeira.

Dentre as algas foram identificados 60 gêneros, distribuídos em 17 famílias e 4 classes. Sendo que, algas Bacillariophyta (diatomáceas) das famílias Aulacoseiraceae, Neidiaceae, Surirellacae ocorreram em 12 das 13 espécies analisadas; Detrito e Itens de origem vegetal ocorreram em 11 das 13 espécies; Algas Charophyta da família Desmidiaceae e Itens de origem animal ocorreram em 10 das 13 espécies (Figura 10). Dentre os 33 itens alimentares identificados, o maior número de itens por espécie foi identificado em *Pseudancistrus asurini* com 20 itens, *Peckoltia vittata e Spectracanthicus zuanoni* com 17 itens, enquanto *Spatuloricaria tuira* apresentou o menor número, 9 itens (Figura 11).

O resultado da PERMANOVA mostrou que a composição da dieta foi diferente para a maioria dos pares de espécies comparadas (pseudo-F=19,056; g.l.=12,17; p<0,001). Os resultados dos testes *a posteriori* (*pair-wise*) (Apêndice A – Tabela 1) permitiram visualizar os pares de espécies que apresentam diferenças na composição da dieta. Não foram detectadas diferenças significativas entre os pares *B. xanthellus* vs *H. inesxpectatum* (F=3,13, r^2=0,12, p=0,70); *B. xanthellus* vs *P. vitta*ta (F=1,92, r^2=0,10, p=1,00); *B. xanthellus* vs *P. asurini* (F=2,44, r^2 =0,09, p=1,00); *B. xanthellus vs S. zuanoni* (F=3,12, r^2=0,11, p=0,62); *H. inexspectatum* vs *P. vittata* (F=2,23, r^2=0,09, p=1,00); *H. inexspectatum* vs *P. asurini* (F=3,52, r^2=0,11, p=0,07); *P. vittata* vs *P. asurini* (F=0,91, r^2=0,04, p=1,00); *P. vittata* vs *S. zuano*ni (F=3,36, r^2=0,13, p=1,00); *P. asurini* vs *S. zuanoni* (F=2,37, r^2=0,07, p=1,00). Em todas as outras comparações foram detectadas diferenças significativas.

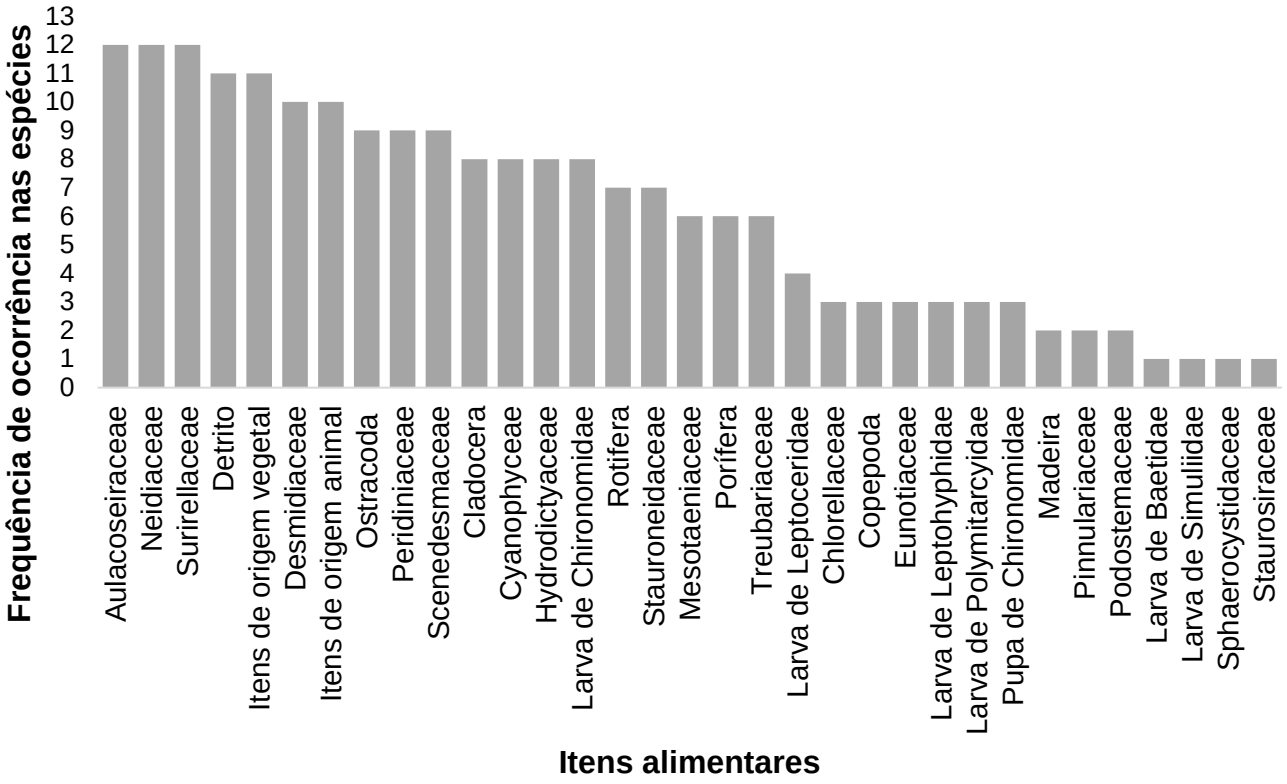

Figura 11 - Frequência de ocorrência dos itens alimentares consumidos para as 13 espécies de Loricariidae da Volta Grande do rio Xingu.

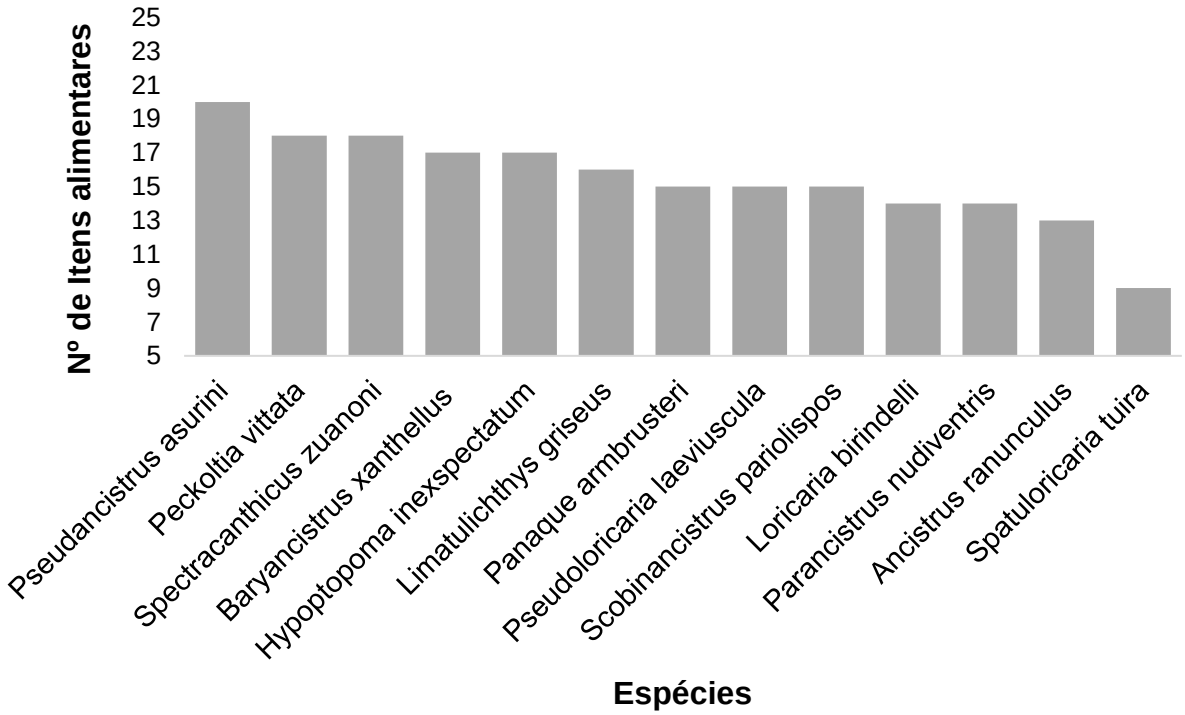

Figura 12 - Número de itens alimentares encontrados para as 13 espécies de Loricariidae da Volta Grande do rio Xingu.

Tabela 4 – Valores do Índice Alimentar (IAi%) para os itens alimentares encontrados no conteúdo estomacal das 13 espécies de Loricariidae da Volta Grande do rio Xingu. (D= Diptera; E= Ephemeroptera; T= Trichoptera; i= itens; l= larva; p= pupa).

Itens alimentares	*A. ranunculus*	*B. xanthellus*	*H. inexspectatum*	*L. griseus*	*L. birindellii*	*P. armbrusteri*	*P. nudiventris*	*P. vittata*	*P. asurini*	*P. laeviuscula*	*S. pariolispos*	*S. tuira*	*S. zuanoni*
Bacillariophyta													
Aulacoseiraceae	42,70	11,97	29,83	1,309	0,036	0,938	48,59	30,81	10,52	0,552	2,154		7,360
Eunotiaceae		0,006	0,71										0,001
Neidiaceae	15,87	5,433	6,91	5,728	0,036	0,069	4,352	9,352	4,043	1,182	3,077		3,935
Pinnulariaceae	0,004	0,006											
Stauroneidaceae	0,005		0,077			0,017	0,045	0,106	0,039				0,068
Staurosiraceae									0,002				
Surirellaceae	3,500	1,758	0,924	2,946	0,144	0,052	2,087	6,695	2,763	1,051	0,077		2,384
Charophyta													
Desmidiaceae	0,630	0,351	1,424	0,368			0,537	0,319	0,366	0,026	0,077		0,830
Mesotaeniaceae		1,063	0,004				0,241	0,531	0,349				0,394
Chlorophyta													
Chlorellaceae	0,003								0,016				0,010
Hydrodictyaceae	0,193	0,456	3,503				1,149	1,328	0,931		0,692		0,772
Scenedesmaceae	0,094	0,234	1,163			0,017	0,761	0,638	0,262		0,077		0,363
Sphaerocystidaceae													0,005
Treubariaceae		0,006	0,034					0,186	0,012		0,077		0,038
Miozoa													
Peridiniaceae	0,275	0,018	0,017	0,818	0,036	0,017	0,181	0,027	0,008				
Cyanophyceae	0,002	0,035	11,29			0,052	5,722	2,125	1,008				
Detrito	36,68	72,55	40,67	22,87	1,295	1,944	35,35	36,76	74,98	33,51			81,81
Insetos													
Baetidae - E(l)												13,26	
Chironomidae - D(l)		0,006		35,84	32,01			0,372	0,078	18,38	0,308	11,93	
Chironomidae - D(p)				0,409	1,978					1,681			
Leptoceridae T-(l)					9,496	0,017				11,34		32,62	
Leptohyphidae E-(l)					1,511					0,473		8,355	
Polymitarcyidae E-(l)				1,146	17,98							10,08	
Simuliidae D-(l)												2,122	
Origem animal (i)		0,175	0,026	0,245	6,619	0,347			0,047	17,07	2,923	12,20	0,026
Origem vegetal (i)		5,900	3,387	1,473	12,59	0,087	0,001	9,564	4,247	8,511	21,00		1,797
Madeira						88,64					0,077		
Microcrustáceos													
Cladocera		0,023	0,004	4,910			0,026	0,399	0,204	0,026	0,231		
Copepoda				10,55				0,399		0,158			
Ostracoda				0,614	0,072	0,017		0,053	0,085	0,026	12,00	9,019	0,04
Porifera				8,101	16,18	5,278				5,989	40,92	0,398	
Podostemaceae						2,500					16,30		
Rotifera	0,031		0,004	2,660			0,949	0,319	0,029				0,015

As espécies analisadas foram classificadas em sete categorias tróficas: a) Algívora; b) Detritívora; c) Detritívora com tendência a algívora; d) Detritívora com tendência a carnívora; e) Carnívora; f) Onívora; e) Xilófaga.

Ancistrus ranunculus foi classificada como algívora devido ao alto consumo de algas das famílias Aulacoseiraceae (42,70%), Neidiaceae (15,87%) e Surirellaceae (3,50%), além das algas também foi identificado detrito (36,68%).

Baryancistrus xanthellus foi classificada como detritívora devido ao alto consumo de detrito (72,55%), algas diatomáceas das famílias Aulacoseiraceae (11,97%), e Neidiaceae (5,43%) e Itens de origem vegetal (5,90%)

Hypoptopoma inexspectatum foi classificada como detritívora com tendência a algivoria. A espécie teve sua dieta composta por detrito (40,67%), algas diatomáceas da família Aulacoseiraceae (29,83), algas clorofíceas da família Hydrodictyaceae (3,50%). Também foram identificadas na dieta, Cyanophyceae (11,29%).

Spectracanthicus zuanoni foi classificada como detritívora devido ao alto consumo de detrito (81,81%) e algas diatomáceas das famílias Aulacoseiraceae (7,36%), Neidiaceae (3,93%) e Surirellaceae (2,38%).

Pseudancistrus asurini foi classificada como detritívora devido ao alto consumo de detrito (74,98%) e algas diatomáceas das famílias Aulacoseiraceae (10,52%) e Neidiaceae (4,04%). Também foram identificados na dieta, em baixo percentual, Itens de origem vegetal (4,24%)

Peckoltia vittata foi classificada como algívora com tendência à detritivoria. A espécie teve a sua dieta composta por algas diatomáceas das famílias Aulacoseiraceae (30,81%), Neidiaceae (9,35%) e Surirellaceae (6,69%) e detrito (36,76%).

Parancistrus nudiventris foi classificada como algívora devido ao alto consumo de algas das famílias Aulacoseiraceae (48,59%) e Neidiaceae (4,35%), além do consumo de detrito (35,35%). Também foram identificadas na dieta, em baixo percentual, Cyanophyceae (5,72%).

Limatulichthys griseus foi classificada como carnívora devido ao alto consumo de itens de origem animal, principalmente larvas de Chironomidae (35,84%), Copepoda (10,55%) e Porifera (8,10%), além de detrito (22,87%).

Loricaria birindellii foi classificada como carnívora devido ao alto consumo de itens de origem animal, principalmente larvas de Chironomidae (32,01%) e de Polymitarcyidae (17,98%) e Porifera (16,18%), além de Itens de origem vegetal (12,59%).

Pseudoloricaria laeviuscula foi classificada como carnívora com tendência a detritivoria. A espécie apresentou dieta composta por detrito (33,51%), larvas de Chironomidae (18,38%) e de Leptoceridae (11,34%) e Itens de origem animal (17,07%).

Spatuloricaria tuira foi classificada como carnívora devido ao alto consumo de itens de origem animal, principalmente larvas de Leptoceridae (32,62%) de Baetidae (13,26%), Chironomidae (11,93%), Polymitarcyidae (10,08%) e de Simuliidae (2,12%), além de Itens de origem animal (12,02%).

Scobinancistrus pariolispos foi classificada como onívora em função do consumo de itens de origem animal e vegetal, sem predominância marcante de nenhuma das duas origens. A espécie teve a sua dieta composta por Porifera (40,92%), Itens de origem vegetal (21,00%), Podostemaceae (16,30%), Ostracoda (12,00%) e algas diatomáceas da família Neidiaceae (3,07%).

Panaque armbrusteri foi classificada como xilófaga em função do alto consumo de partículas de madeira (88,64%), além de Porifera (5,27%) e Podostemaceae (2,50%). Também foi observado, em baixo percentual, Detrito (1,94%).

A análise de Escalonamento multidimensional Não-Métrico (NMDS) separou as espécies de acordo com os itens alimentares dominantes na dieta, ou seja, quanto mais próximos estão da ordenação, maior a semelhança entre as espécies. Assim, a ordenação revelou a separação das espécies em detritívoros /algívoros e carnívoros (Figura 12). Os detritívoros e algívoros foram representados por *A. ranunculus*, *B. xanthellus*, *P. nudiventris*, *S. zuanoni*, *H. inexspectatum*, *P. asurini* e *P. vittata*. O agrupamento dos carnívoros foi formado por *L. griseus*, *L. birindellii*, *S. tuira* e *P. laeviuscula*. Duas espécies não apresentaram semelhança em sua alimentação com as demais e aparecem relativamente isoladas na ordenação, consumindo principalmente fragmentos de madeira (*P. armbrusteri*) e Porifera (*S. pariolispos*); a proximidade entre essas duas espécies ocorreu em função do consumo de Porifera (Tabela 4). O stress calculado final foi de 0,05, o que garante boa confiabilidade na interpretação dos resultados.

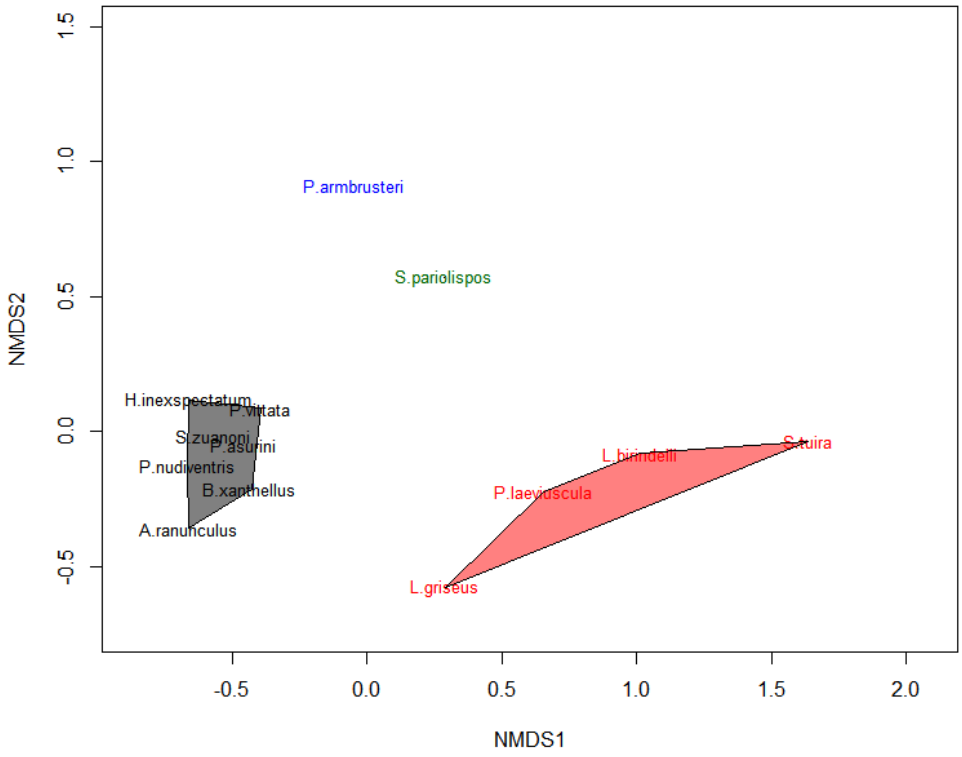

Figura 13 – Representação gráfica da análise de escalonamento multidimensional não-métrico, (nMDS) para a dieta das 13 espécies de Loricariidae da Volta Grande do rio Xingu.

O dendrograma derivado da análise de agrupamentos construída a partir dos 33 itens alimentares consumidos pelas 13 espécies (Figura 13) permite a visualização de quatro grupos tróficos. 1) Os detritívoros e algívoros (*A. ranunculus*, *P. vittata*, *H. inexspectatum*, *P. asurini*, *B. xanthellus*, *S. zuanoni),* que se alimentaram de grandes proporções de detrito e algas diatomáceas. 2) Xilófago (*P. armbrusteri*), que ingeriu grandes proporções de Partículas de madeira; 3) Carnívoros (*P. laeviuscula*, *L. birindellii*, *L. griseus* e *S. tuira*) que se alimentaram principalmente de insetos aquáticos, itens de origem animal e microcrustáceos. 4) Onívoro (*S. pariolispos*) que consumiu porções significativas de macrófitas aquáticas (Podostemaceae) e espículas e gêmulas de esponjas (Porifera).

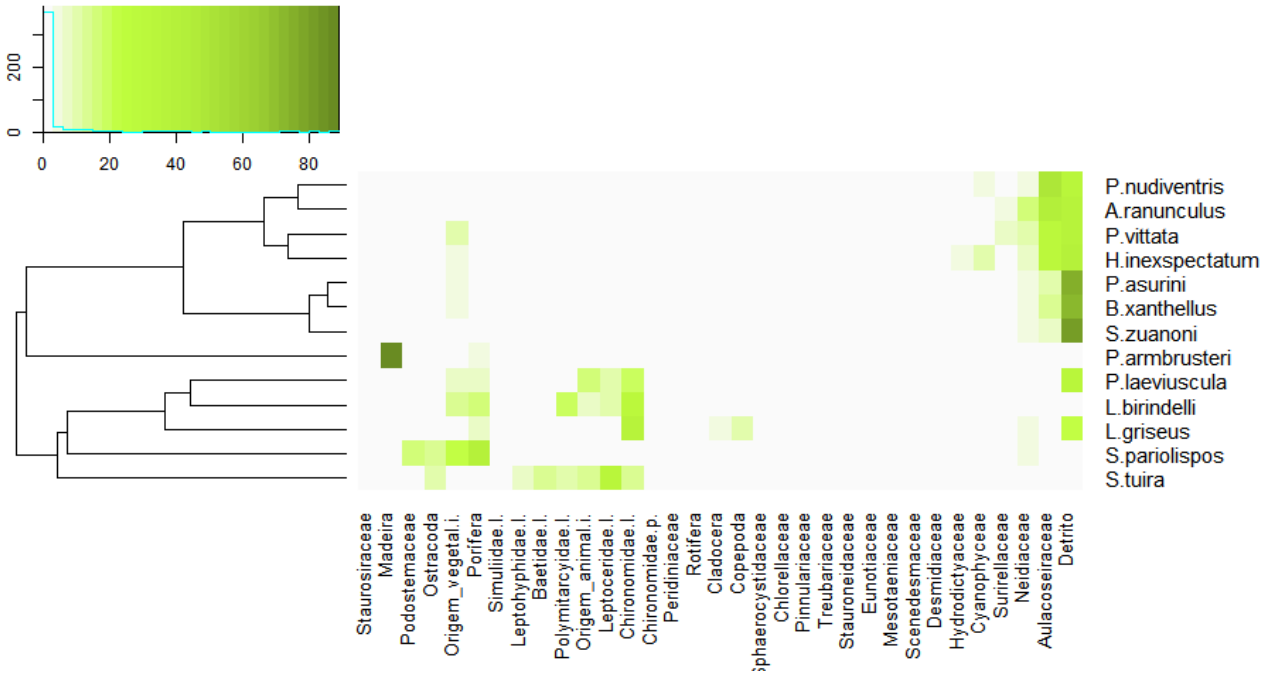

Figura 14 – Mapa de calor gerado a partir da análise de agrupamento (Cluster) para a composição da dieta das 13 espécies de Loricariidae da Volta Grande do rio Xingu: *P. nudiventris*, *A. ranunculus*, *P. vittata*, *H. inexspectatum*, *B. xanthellus*, *S. zuanoni* (detritívoros e algívoros), *P. armbrusteri* (xilófago); *P.* l*aeviuscula*, L. *birindellii*, *L. griseus*, *S. pariolispos*, S. tuira (carnívoros e onívoros). As diferentes tonalidades indicam a importância relativa de cada item alimentar na dieta das espécies.

Correlação entre dieta e morfologia

O teste de Mantel demonstrou correlação significativa entre a matriz de distância trófica e a matriz morfológica (r = 0,496, p = 0,005), indicando que os padrões morfológicos são relacionados ao hábito alimentar das espécies analisadas, ou seja, quanto mais diferentes as morfologias, mais distintas são as dietas.

A análise de regressão também evidenciou relação positiva e significativa (r^2=0,728; p = 0,005) entre a composição da dieta (nMDS1) e o primeiro eixo da PCoA referente aos atributos morfológicos das espécies de loricariídeos analisadas (Figura 14).

.

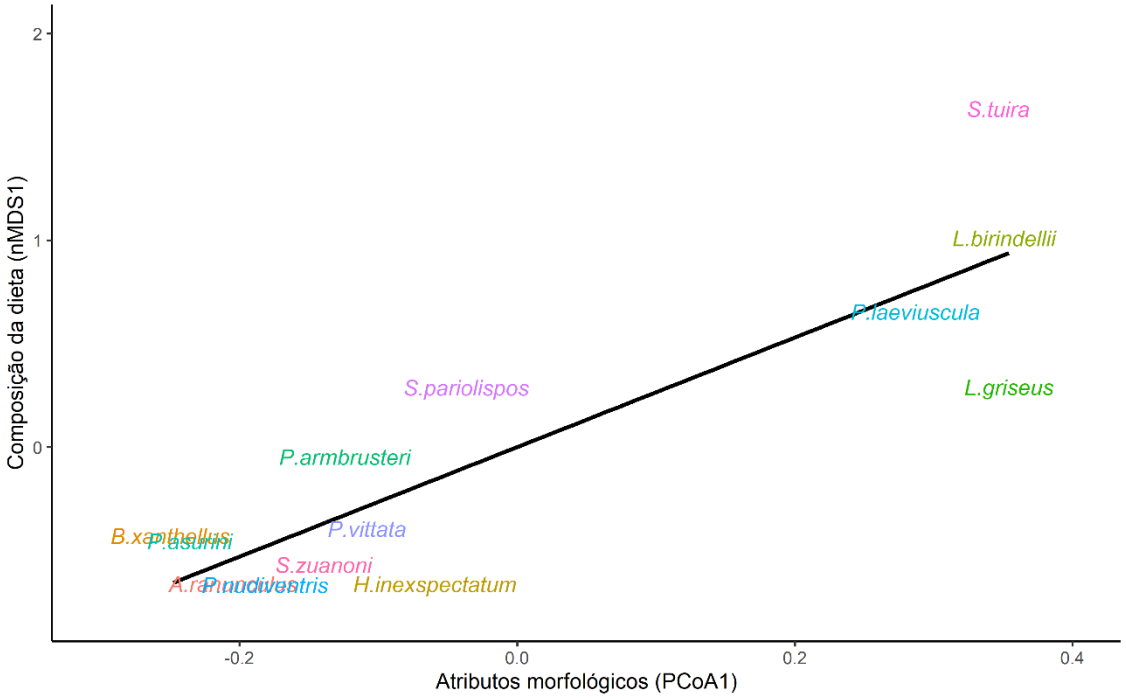

Figura 15 - Relação entre a Composição da dieta (nMDS1) e os Atributos morfológicos (PCoA1) para as 13 espécies de Loricariidae da Volta Grande do rio Xingu.

Uma relação inversa foi encontrada entre a composição da dieta (nMDS1) e Quoeficiente intestinal (QI) dos loricariídeos. O QI explicou 60% da variação da dieta (r^2=0,601; p= 0,001) (Figura 15) e os maiores valores foram observados para as espécies detritívoras e algivoras (*A. ranunculus*, *P. nudiventris*, *P. asurini*, *P. vittata*, *S. zuanoni*, *B. xanthellus* e *H. inexspectatum*) e xilófaga (*P. armbrusteri*). Os menores valores de QI ocorreram para as espécies que consumiram predominantemente invertebrados (*S. tuira*, *L. birindellii*, *P. laeviuscula*, *L. griseus*).

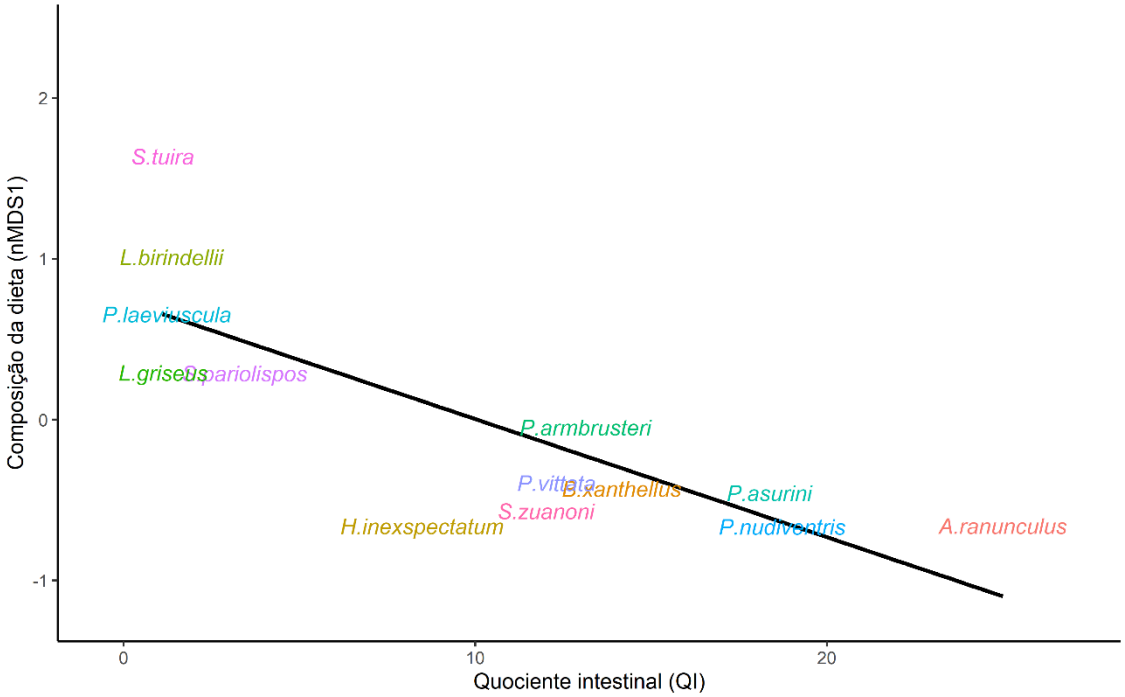

Figura 16 - Relação entre a Composição da dieta (nMDS1) e o Quociente intestinal (QI) para as 13 espécies de Loricariidae da Volta Grande do rio Xingu.

DISCUSSÃO

As espécies de Loricariidae da região da Volta Grande do Xingu analisadas no presente estudo ingeriram uma diversidade de recursos alimentares e divergiram em suas dietas, contrariando o senso comum de que a detritivoria seria uma característica trófica generalizada para essa família. Nossos resultados indicam que a variação nos padrões de alimentação dessas espécies está significativamente relacionada com a morfologia do corpo e de certas características do trato digestório, especialmente o comprimento relativo do intestino. Portanto, nossos resultados corroboram a hipótese ecomorfológica de que as características morfológicas das espécies devem refletir sua ecologia e, portanto, permitem prever os hábitos alimentares das espécies (Gatz 1979, Watson e Balon 1984, Winemiller 1991).

O presente trabalho contribui para uma melhor compreensão da ecologia trófica de peixes ao utilizar atributos ecomorfológicos elucidativos e eficientes para espécies de Loricariidae. A maioria dos estudos que buscaram predizer a dieta por meio das estruturas morfológicas utilizaram atributos relacionados ao tamanho e dimensões da cabeça, boca e olhos (Gatz 1979, Wikramanayake 1990, Norton et al. 1995, Pessanha et al. 2015), atributos estes muitas vezes relacionados a hábitos predadores e de peixes visualmente orientados. No entanto, esses atributos são de difícil interpretação e pouco informativos para os loricariídeos, que ingerem itens muito pequenos ou microscópicos na maioria das vezes (Zuanon 1999). Por essa razão, características morfológicas internas do trato digestório, como comprimento relativo do intestino, rastros branquiais, forma da placa faríngea e tipo e quantidade de dentes mandibulares, devem ser utilizadas com maior frequência em estudos ecomorfológicos, pois estão diretamente associadas ao uso dos recursos e hábitos alimentares dessas espécies.

As espécies da subfamília Hypostominae analisadas neste estudo (*Ancistrus ranunculus, Baryancistrus xanthellus, Parancistrus nudiventris, Pseudancistrus asurini, Peckoltia vittata e Spectracanthicus zuanoni*) se aproximam no espaço morfológico pelos atributos forma dos dentes, forma da placa faríngea superior, comprimento relativo do intestino, comprimento do pré-maxilar e dentário e distância horizontal interna da boca. *Hypoptopoma inexspectatum,* apesar de pertencer à subfamília Hypoptomatinae*,* se manteve próxima morfologicamente das espécies de Hypostominae em função de variáveis como tamanho das mandíbulas (pré-maxilar e

dentário) em relação ao comprimento da cabeça, proporções dos lábios, forma da placa faríngea superior e forma dos dentes.

Essas estruturas morfológicas parecem implicar em vantagens para essas espécies na obtenção de recursos associados a substratos, nas quais a dieta foi composta por recursos específicos como detrito e perifíton, principalmente algas do filo Bacillariophyta (diatomáceas). A representatividade de diatomáceas na dieta dessas espécies possivelmente se deve às adaptações morfológicas que favorecem a fixação desse grupo de algas em substratos de ambientes lóticos (Esteves 1988), como a presença de campo de poros apicais, rimopórtula e rafe, principais estruturas secretoras de mucilagem que permitem a fixação no substrato (Round et al. 1990). Assim, essas algas podem ser ressuspendidas e engolidas por loricariídeos que utilizam numerosos dentes, finos e flexíveis (Geerinckx et al. 2012) que favorecem a raspagem e pastejo no perifíton. Zuanon (1999) sugere que as faixas longas de dentes finos, numerosos e próximos entre si parecem ser eficientes para a exploração dessa fonte de alimento nos substratos rochosos nos ambientes de corredeiras da Volta Grande do Xingu.

Dentre as algas, as diatomáceas foram os itens mais frequentes, onde destacaram-se espécies das famílias Aulacoseiraceae, Neidiaceae e Surirellaceae. Nos ambientes de corredeiras do médio rio Xingu a diversidade fitoplanctônica é representada por algas clorofíceas que representaram 62% e por algas diatomáceas que corresponderam ao segundo grupo melhor representado em riqueza, com 22% (Camargo e Ghilardi-Júnior 2009). No que se refere à comunidade de algas epilíticas, as algas clorofíceas representam 54,68% e algas diatomáceas 33,33% em riqueza de táxons (Camargo e Ghilardi-Júnior 2009). Entretanto, apesar das diatomáceas constituírem o segundo grupo mais rico no ambiente (fitoplâncton e perifíton), foi o primeiro na dieta dos loricariídeos detritívoros e algívoros analisados. Ou seja, essa pode ser uma evidência indireta de que essas espécies selecionam as diatomáceas na sua alimentação utilizando estruturas morfológicas especializadas para obtenção e processamento desse recurso.

Outro atributo relacionado ao hábito detritívoro e algívoro foi o comprimento relativo do intestino, evidenciado pela relação significativa entre o quociente intestinal e a composição da dieta (Kramer e Bryant 1995, Pouilly et al. 2003, Karachle e Stergiou 2010). As espécies algívoras como *A. ranunculus e P. nudiventris* apresentaram os maiores valores do quociente intestinal, chegando até 25 - 30 vezes

o comprimento padrão. Por outro lado, *S. tuira* apresentou o menor valor do quociente intestinal, entre 1,0 a 1,5 vezes o comprimento padrão, confirmando o hábito alimentar carnívoro. O intestino longo e enovelado é característico para a maioria dos loricariídeos (Rapp Py-Daniel 1984, Kramer e Bryant 1995, Delariva et al. 2001), e tem sido interpretado como uma adaptação para a capacidade de assimilação de itens de difícil digestão, que necessitam de maior tempo de contato com enzimas digestivas para realizar a digestão e a posterior absorção de nutrientes (German e Bittong 2009, Griffen e Mosblack 2011). Neste sentido, nossos dados corroboram resultados encontrados para outras assembleias de peixes de diferentes hábitos alimentares e que ocupam outros tipos de ambientes (Pouilly et al. 2003, Ibañez et al. 2007, Mérona et al. 2008).

No que se refere aos dentes faríngeos, essas estruturas não se mostraram muito desenvolvidas para as espécies detritívoras e algivoras. Essa observação corrobora o encontrado por Rapp Py-Daniel (1984) para espécies de Hypostominae da várzea do rio Solimões, e por Delariva e Agostinho (2001) para espécies de Hypostominae do alto rio Paraná, onde os autores associam dentes faríngeos pouco desenvolvidos com uma dieta composta por grandes quantidades de algas e material finamente particulado. É possível que os dentes faríngeos pouco desenvolvidos estejam relacionados à menor necessidade de maceração desse tipo de alimento antes da deglutição (Swanson et al. 2003, Hulsey 2005).

Os loricariídeos têm sido genericamente classificados como detritívoros com base em categorias alimentares amplas que incluem detritos, sedimento finamente particulado e algas diminutas (Cardone et al. 2006, Casatti e Castro 2006, Mazzoni et al. 2010, Villares-Junior et al. 2016). Essas generalizações ocorrem provavelmente devido à dificuldade de identificação dos itens alimentares consumidos por esses peixes, que na maioria das vezes são taxonomicamente indistinguíveis nas análises tradicionais e, consequentemente, escondem informações importantes sobre eventuais preferências alimentares e a existência de especializações tróficas no uso dos recursos (Zuanon, 1999). A diversidade de itens encontrados para as espécies aqui classificadas como detritívoras e algivoras, permitiu visualizar a predominância de itens alimentares por determinadas espécies. Por exemplo, houve maior proporção de Cyanophyta na dieta de *H. inexspectatum*, o que parece ser resultado da exploração de um tipo específico de substrato de forrageamento, que são os galhos e troncos submersos em áreas de remanso (Camargo et al 2012).

Em contraste, mas ainda dentre os Hypostominae, *Scobinancistrus pariolispos,* apresentou dieta baseada em itens específicos de origem animal (Porifera, Ostracoda) e vegetal (plantas Podostemaceae). Os dentes fortes e pouco numerosos, com cúspide larga e espatulada, parecem permitir a retirada desses itens firmemente associados ao substrato, indicando uma tática alimentar do tipo raspador – catador (Zuanon 1999). Além do mais, a morfologia dentária e mandibular de *S. pariolispos* pode ser responsável pelo processamento desses itens, tendo em vista que não foi observada nenhuma outra característica morfológica (como a presença de rastros branquiais ossificados ou dentes faríngeos desenvolvidos) que possa auxiliar na trituração e processamento desses itens. Até então, o único registro da dieta natural dessa espécie foi realizado por Zuanon (1999), onde a presença de bivalves intactos, grandes fragmentos de esponjas e ausência de sedimento foi observada no conteúdo estomacal de *Scobinancistrus aureatus* e *S. pariolispos,* corroborando os presentes resultados. Resultados obtidos por análises de isótopos estáveis constatam que *S. pariolispos* apresenta assinaturas isotópicas consistentes com uma dieta predominantemente invertívora (Zuluaga-Gómez et al. 2016).

Dentre as espécies analisadas, *Panaque armbrusteri* foi a única a apresentar o conteúdo estomacal com predominância de partículas de madeira e, assim, foi classificada como xilófaga. Espécies do gênero *Panaque* apresentam especializações morfológicas que melhoram o aumento na produção de força na mandíbula durante a alimentação, tais como músculos hipertrofiados entre os dentes mandibulares (Schaefer e Stewart 1993), além de dentes robustos unicuspidados (em forma de colher) que lhes conferem a capacidade de forragear em troncos de árvores e assim penetrar e consumir partículas de madeira (Schaefer e Stewart 1993, Armbruster 2003, Lujan e Armbruster 2011). Em *P. armbrusteri*, partículas de madeira constituíram 88,52% do IAi, no entanto, frações menores de outros itens, incluindo Porifera e Podostemaceae, também foram ingeridas. A presença de fragmentos e espículas de esponjas (Porifera) também sugere que essas espécies utilizem os dentes para penetrar e retirar esses aglomerados do substrato. Entretanto, essas espécies não são capazes de digerir eficientemente a madeira, devido às estruturas complexas da celulose e outros componentes; em função disso, são dependentes de fungos e bactérias presentes na decomposição da madeira que são capazes digerir esse material (German e Bittong 2009). Essa especialidade também é observada em espécies de *Hypostomus* do grupo *Cochliodon*, que compartilham a presença de

dentes robustos em forma de colher e o consumo de partículas de madeira com as espécies de *Panaque* (Schaefer e Stewart 1993, Nelson et al. 1999).

Dentre as subfamílias analisadas neste estudo, a presença de rastros branquiais bem desenvolvidos, placas faríngeas robustas com presença de dentes, e intestino relativamente curto, foi observada apenas entre os Loricariinae. Diferente dos rastros branquiais ossificados observados em outros teleósteos, os loricariídeos apresentam rastros branquiais modificados (Schaefer e Lauder 1986). Essa estrutura não é presente em todos os loricariídeos, tendo sido observado apenas em espécies de Loricariinae (Rapp Py-Daniel, 1997) e corroborado no presente trabalho. Os rastros branquiais em *Limatulichthys griseus, Pseudoloricaria laeviuscula, Loricaria birindellii* e *Spatuloricaria tuira* formam projeções curtas, cartilaginosas, espaçadas entre si e localizadas anteriormente nos arcos branquiais. Essas estruturas parecem ser responsáveis pela retenção dos principais itens identificados na análise do conteúdo digestório destas espécies, como microcrustáceos e larvas e pupas de insetos aquáticos de diferentes famílias, pertencentes às ordens mais abundantes nas corredeiras do médio rio Xingu, Diptera, Ephemeroptera e Trichoptera (Camargo e Ghilardi-Júnior 2009, Costa et al. 2011).

O formato, número, dimensão e espaçamento dos rastros branquiais apresentam estreita relação com a dieta dos peixes (Wootton 1990, Gerking 1994). A presença de rastros branquiais modificados e o consumo de itens de origem animal também foram documentados para outras espécies de loricariídeos como *Loricaria lentiginosa* Isbrücker, 1979 (Salvador-Jr et al. 2009) no reservatório de Porto Colômbia no sistema de drenagem do alto rio Paraná, onde essa espécie apresentou dieta baseada em bivalves, matéria orgânica particulada, gastrópodes e larvas de insetos. Esta relação também foi registrada por Angelescu e Gneri (1949) que em um trabalho pioneiro, associaram a morfologia do sistema digestório com a dieta de *Loricaria vetula* e *Loricaria anus* (atualmente, *Paraloricaria vetula* (Valenciennes 1835) e *Loricariichthys anus* (Valenciennes 1835)), onde descrevem dentes faríngeos desenvolvidos, estômago pouco desenvolvido e comprimento intestinal relativamente curto associados à dietas compostas de moluscos e crustáceos, similarmente aos resultados obtidos no presente estudo.

Entre as espécies de Loricariidae analisadas neste estudo foi observada uma ampla variação na forma das placas faríngeas, bem como a presença de dentes de diferentes tamanhos e formatos que se distribuem de forma variável. As placas

faríngeas atuam na separação e manipulação de presas e no processamento dos alimentos, triturando-os ou esmagando-os (Liem 1973, Zavala-Camin 1996, Wainwright 2005). A relação entre forma e função das placas faríngeas e os hábitos alimentares de loricariídeos é pouco documentada (Delariva e Agostinho 2001; Salvador *et al*., 2008), mas bem estabelecida para ciclídeos (Hulsey 2005, Wainwright 2005, Burress 2016), como por exemplo, dentes molariformes associados à durofagia e dentes papiliformes associados à presas que requerem menos força para serem processadas (Hulsey 2005). Apesar de pertencerem a grupos taxonômicos distintos, essas associações foram observadas nos loricariídeos analisados, onde a presença de dentes faríngeos molariformes desenvolvidos na base de grandes placas faríngeas superiores (*S. tuira* e *L. birindellii*) indicam o provável uso dessas estruturas no processamento dos invertebrados aquáticos consumidos por essas espécies.

Spatuloricaria tuira e *L. birindellii* apresentam papilas em forma de franja nos lábios e dentes alongados, pouco numerosos (3 a 4 no pré-maxilar e no dentário) e ligeiramente curvados para dentro da cavidade oral, o que provavelmente possibilita maior eficiência na busca e apreensão de larvas de insetos aquáticos no substrato (Thomas e Sabaj Pérez 2010). *Spatuloricaria tuira* apresentou o maior consumo de larvas de insetos dentre os Loricariinae analisados e foi a única a apresentar larvas de Simuliidae e Baetidae. A espécie ocorre nas drenagens dos rios Xingu e Tapajós e habita substratos rochosos ou arenosos em áreas de fluxo rápido (Fichberg et al. 2014), ambientes compartilhados com larvas de Simuliidae que apresentam estruturas morfológicas que lhes permitem permanecer aderidas a substratos vegetais e rochosos em áreas de corredeiras (Hamada et al. 2014). *Spatuloricaria evansi* já havia sido mencionada como possível predadora de larvas e pupas de Simuliidae em outras drenagens (Rapp Py-Daniel e Py-Daniel 1984). Hábito similar também foi encontrado para *Spatuloricaria puganensis* por Lujan *et al.* (2011), que concluíram com base em análise de isótopos estáveis e nas propriedades mecânicas da mandíbula que essa espécie usa dentes fortes e alongados para a captura e ingestão de larvas de insetos aquáticos. Assim, a grande variedade de presas ingeridas por *S. tuira* e a predominância de larvas de Simuliidae podem estar relacionadas tanto às especializações morfológicas observadas no trato digestório, como pela disponibilidade dessa fonte de alimento nos ambientes de corredeiras onde essa espécie é encontrada (Camargo e Ghilardi-Júnior 2009).

Limatulichhtys griseus e *Pseudoloricaria laeviuscula* são espécies de Loricariinae morfologicamente muito similares, com dentes muito pequenos e lábios lisos ou com papilas só nas bordas. Ocorrem em ambientes com substrato de lama ou areia, sob correnteza moderada (Camargo et al. 2012), o que pode explicar a grande proporção de larvas de dípteros (Chironomidae) na dieta de *L. griseus* e de detritos e grãos de areia na dieta de *P. laeviuscula.* Os quironomídeos são insetos bentônicos e habitam uma ampla variedade de ambientes (Hamada et al 2014), dentre os invertebrados aquáticos presentes no substrato do médio rio Xingu, a família Chironomidae é classificada como a mais abundante (Camargo e Ghilardi-Júnior 2009), o que possivelmente explica a expressiva proporção de larvas de quironomídeos na dieta de *L. griseus* e nos demais Loricariinae analisados. Esses resultados sugerem que a tática alimentar empregada seria a captura de insetos no substrato arenoso, assim como observado para *Hemiodontichthys acipenserinus*, que forrageia cavando o substrato com a boca, selecionando as partículas comestíveis dentro da cavidade oral e eliminando a porção indigestível através das aberturas operculares (Brejão et al. 2013).

Assim, além da especialização trófica observada para obtenção de diferentes itens alimentares, a participação expressiva de formas imaturas de insetos aquáticos e algas como principal fonte de alimento para as espécies de Loricariidae analisadas provavelmente reflete a grande disponibilidade e a importância desses recursos nas cadeias tróficas em ambientes de corredeiras (Uieda e Gajardo 1996). Em observações diretas, Zuanon (1999) constatou que das 105 espécies observadas nas corredeiras do médio Xingu, 60% exploraram o periliton (cobertura de algas e pequenos invertebrados associados) como alimento, utilizando táticas e microhabitats variados.

Por fim, a segregação observada entre as espécies nas análises morfológicas e de dieta reflete a distância filogenética entre as espécies; no entanto, essa relação não foi testada no presente estudo. Trabalhos anteriores demonstram relações entre dieta e morfologia com base em dados não corrigidos pela proximidade filogenética das espécies de peixes estudadas (Winemiller et al. 1995, Xie et al. 2001, Pouilly et al. 2003, Ibañez et al. 2007, Teixeira e Bennemann 2007), o que corrobora com os dados do presente estudo, que confirmam a correlação significativa entre a dieta e morfologia para as 13 espécies de loricariídeos da Volta Grande do rio Xingu. Entretanto, é necessário considerar a proximidade filogenética em estudos sobre

similaridade de formas e funções em peixes, como uma forma de compreender melhor os processos evolutivos que geraram a diversidade morfológica e de hábitos alimentares em famílias tão diversas, como a família Loricariidae.

CONCLUSÕES E CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados obtidos no presente estudo corroboram a hipótese de que diferentes atributos da morfologia externa e do trato digestório dos loricariídeos refletem fortemente a dieta das espécies na região da Volta Grande do rio Xingu. Além disso, os padrões de segregação observados no espaço multidimensional das análises realizadas, refletem diferentes formas de uso do habitat e dos recursos alimentares. Acreditamos que este estudo seja um ponto de partida para novas investigações, tais como, o uso de informações istópicas associados aos dados de conteúdo estomacal; assim como uma análise de distâncias taxonômicas para testar o efeito da filogenia na correlação entre a dieta e a morfologia dessas espécies.

Os resultados obtidos nos levam a interpretar que a diversidade morfológica (forma do corpo e do trato digestório) e de dieta entre as espécies e linhagens de Loricariidae podem ser elementos fundamentais que permitem a coexistência da enorme riqueza de espécies de loricariídeos nas corredeiras da Volta Grande do rio Xingu. Ainda, a diversidade de itens alimentares consumidos pelos loricariídeos evidencia a importância dos ambientes de corredeira para a dinâmica trófica dessas espécies. Neste sentido, qualquer impacto ou alteração dessas áreas poderá resultar na diminuição da disponibilidade e diversidade de alimentos, colocando em risco a sobrevivência dessas e de outras espécies de peixes que habitam os ambientes de corredeiras.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abelha, M.C.F.; Agostinho, A.A.; Goulart, E. 2001. Plasticidade trófica em peixes de água doce. *Acta Scientiarum* 23: 425–434.

Adriaens, D.; Geerinckx, T.; Vlassenbroeck, J.; Van Hoorebeke, L.; Herrel, A. 2009.

Extensive jaw mobility in suckermouth armored catfishes (Loricariidae): A morphological and kinematic analysis of substrate scraping mode of feeding. *Physiological and Biochemical Zoology* 82: 51–62.

Angelescu, V.; Gneri, F.. 1949. Adaptaciones del aparato digestivo al regimen alimentício em algunos peces del Rio Uruguay del Rio de la Plata. *Rev. Inst. Invest. Mus. Argent. Cienc. Nat* 1: 161–272.

Aranha, J.M.R. 1993. Método para análise quantitativa de algas e outros itens microscópicos de alimentação de peixes. *Acta Biológica Paranaense* 2: 71–76.

Armbruster, J.W. 2003. The species of the Hypostomus cochliodon group (Siluriformes: Loricariidae). *Zootaxa* 249: 1–60.

Armbruster, J.W. 2004. Phylogenetic relationships of the suckermouth armoured catfish (Loricariidae) with emphasis on the Hypostominae and the Ancistrinae. *Zoological Journal of the Linnean Society* 141: 1–80.

Beaumord, A.C.; Petrere, M. 1994. Fish communities of Manso River, Chapada dos Guimarães, MT, Brazil. *Acta Biologica Venezuelica* 152: 21–35.

Bennemann, S.T.; Galves, W.; Capra, L.G. 2011. Recursos alimentares utilizados pelos peixes e estrutura trófica de quatro trechos no reservatório capivara (Rio paranapanema). *Biota Neotropica* 11: 63–71.

Brejão, G.L.; Gerhard, P.; Zuanon, J. 2013. Functional trophic composition of the ichthyofauna of forest streams in eastern Brazilian Amazon. *Neotropical Ichthyology* 11: 361–373.

Burress, E.D. 2016. Ecological diversification associated with the pharyngeal jaw diversity of Neotropical cichlid fishes. *Journal of Animal Ecology* 85: 302–313.

Camargo, M.; Ghilardi-Júnior, R. 2009. *Entre a Terra, as Águas e os Pescadores do Médio Rio Xingu*. ELETRONORTE, Belém, 329p.

Camargo, M.; Giarrizzo, T.; Isaac, V.J. 2004. Review of the geographic distribution of fish fauna of the Xingu River Basin, Brazil. *Ecotropia* 10: 123–147.

Camargo, M.; Júnior, H.G.; Rapp Py-Daniel, L. 2012. *Acaris Ornamentais do Médio Rio Xingu: Ornamental Plecos of the Middle Xingu river*. Belém, 177p.

Cardone, I.B.; Lima, S.E.; Goitein, R. 2006. Diet and capture of Hypostomus strigaticeps (Siluriformes, Loricariidae) in a small Brazilian stream: Relationship with limnological aspects. *Brazilian Journal of Biology* 66: 25–33.

Casatti, L.; Castro, R.M.C. 2006. Testing the ecomorphological hypothesis in a headwater riffles fish assemblage of the rio São Francisco, southeastern Brazil.

Neotropical Ichthyology 4: 203–214.

Chamon, C.C.; Sousa, L.M. 2016. A new species of the leopard pleco genus Pseudacanthicus (Siluriformes: Loricariidae) from the Rio Xingu, Brazil. *Journal of Fish Biology* 90: 356–369.

Costa, J.M.; Carriço, C.; Santos, T.C.; Pereira, S.M.; Almeida, G.L. De. 2011. Insetos aquáticos da ecorregião aquática Xingu-Tapajós. *Centro de Tecnologia Mineral*: 123–138.

Delariva, R.L.; Agostinho, A.A. 2001. Relationship between morphology and diets of six neotropical loricariids. *Journal of Fish Biology* 58: 832–847.

Eletrobras. 2009. *Estudo de Impacto Ambiental – Aproveitamento Hidrelétrico Belo Monte*. Brasília, 100p.

Fichberg, I.; Oyakawa, O.T.; de Pinna, M. 2014. The End of an Almost 70-Year Wait: A New Species of *Spatuloricaria* (Siluriformes: Loricariidae) from the Rio Xingu and Rio Tapajós Basins. *Copeia* 2014: 317–324.

Fitzgerald, D.B.; Sabaj Perez, M.H.; Sousa, L.M.; Gonçalves, A.P.; Rapp Py-Daniel, L.; Lujan, N.K.; et al. 2018. Diversity and community structure of rapids-dwelling fishes of the Xingu River: Implications for conservation amid large-scale hydroelectric development. *Biological Conservation* 222: 104–112.

Fricke, R.; William, E.; Fong Jon David. 2020. *CAS - Eschmeyer's Catalog of Fishes - Species by Family*. (http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp). Accessed on 03 fev. 2020.

Fugi, R.; Agostinho, A.A.; Hahn, N.S. 2001. Trophic morphology of five benthic-feeding fish species of a tropical floodplain. *Revista Brasileira de Biologia* 61: 27–33.

Gatz, A.J. 1979. Ecological morphology of freshwater stream fishes. *Tulane Studies in Zoology and Botany* 21: 91–124.

Geerinckx, T.; Huysseune, A.; Boone, M.; Claeys, M.; Couvreur, M.; De Kegel, B.; et al. 2012. Soft Dentin Results in Unique Flexible Teeth in Scraping Catfishes. *Physiological and Biochemical Zoology* 85: 481–490.

Gerking, S.D. 1994. *Feeding ecology of fishes*. Academic Press, San Diego, 416p.

German, D.P.; Bittong, R.A. 2009. Digestive enzyme activities and gastrointestinal fermentation in wood-eating catfishes. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology* 179: 1025–1042.

Gonçalves, A.P. 2019. *Estrutura da ictiofauna reofílica do rio Xingu, Amazônia Brasileira: Efeitos ambientais, espaciais e temporais no padrão de distribuição das espécies.* Tese de Doutorado.

Gotelli, N.J.; Colwell, R.K. 2001. Quantifying biodiversity: Procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4: 379–391.

Gower, J.C. 1971. A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics* 27: 857–871.

Griffen, B.D.; Mosblack, H. 2011. Predicting diet and consumption rate differences between and within species using gut ecomorphology. : 854–863.

Hamada, N.; Nessimian, J.L.; Querino, R.B. 2014. *Insetos Aquáticos na Amazônia brasileira: taxonomia, biologia e ecologia*. 724p.

Hugueny, B.; Pouilly, M. 1999. Morphological correlates of diet in an assemblage of West African freshwater fishes. *Journal of Fish Biology* 54: 1310–1325.

Hulsey, C.D. 2005. Function of a key morphological innovation: fusion of the cichlid pharyngeal jaw. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273: 669–675.

Hyslop, E.J. 1980. Stomach contents analysis-a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* 17: 411–429.

Ibañez, C.; Tedesco, P.A.; Bigorne, R.; Hugueny, B.; Pouilly, M.; Zepita, C.; et al. 2007. Dietary-morphological relationships in fish assemblages of small forested streams in the Bolivian Amazon. *Aquatic Living Resources* 20: 131–142.

Isbrücker, I.J.H. 1980. Classification and catalogue of the mailed Loricariidae (Pisces, Siluriformes). *Verslagen en Technische Gegevens* 22: 1–181.

Karachle, P.K.; Stergiou, K.I. 2010. Intestine morphometrics of fishes: A compilation and analysis of bibliographic data. *Acta Ichthyologica et Piscatoria* 40: 45–54.

Kawakami, E.; Vazzoler, G. 1980. Método gráfico e estimativa de índice alimentar aplicado no estudo de alimentação de peixes. *Boletim do Instituto Paulista de Oceanografia* 29: 205–207.

Kramer, D.L.; Bryant, M.J. 1995. Intestine length in the fishes of a tropical stream: 2. Relationships to diet-the long and short of a convoluted issue. *Environmental Biology of Fishes* 42: 129–141.

Liem, K.F. 1973. Evolutionary strategies and morphological innovations: Cichlid pharyngeal jaws. *Systematic Zoology* 22: 425–441.

López-Fernández; Winemiller, K.O.; Montan, C.; Honeycutt, R.L. 2012. Diet-Morphology Correlations in the Radiation of South American Geophagine Cichlids (Perciformes : Cichlidae : Cichlinae). *PLoS ONE* 7.

Lowe-McConnell, R.H. 1999. *Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais*. EDUSP ed Editora da Universidade de São Paulo, 535p.

Lujan, N.K.; Armbruster, J.W. 2011. Morphological and functional diversity of the mandible in suckermouth armored catfishes (Siluriformes: Loricariidae). *Journal of Morphology* 273: 24–39.

Lujan, N.K.; Winemiller, K.O.; Armbruster, J.W. 2012. Trophic diversity in the evolution and community assembly of loricariid catfishes. *BMC Evolutionary Biology* 12: 1.

Mantel, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research* 27: 1183–1185.

Mazzoni, R.; Rezende, C.F.; Manna, L.R. 2010. Feeding ecology of Hypostomus punctatus Valenciennes, 1840 (Osteichthyes, Loricariidae) in a costal stream from Southeast Brazil. *Brazilian journal of biology = Revista brasleira de biologia* 70: 569–574.

Melo, C.E. de; Machado, F. de A.; Pinto-Silva, V. 2004. Feeding habits of fish from a stream in the savanna of Central Brazil, Araguaia Basin. *Neotropical Ichthyology* 2: 37–44.

Mérona, B.; Hugueny, B.; Tejerina-Garro, F.L.; Gautheret, E. 2008. Diet-morphology relationship in a fish assemblage from a medium-sized river of French Guiana: the effect of species taxonomic proximity. *Aquatic Living Resources* 21: 171–184.

Motta, P.J.; Norton, S.F.; Luczkovich, J.J. 1995. Perspectives on the ecomorphology of bony fishes. *Environmental Biology of Fishes* 44: 11–20.

Nelson, J.A.; Wubah, D.A.; Whitmer, M.E.; Johnson, E.A.; Stewart, D.J. 1999. Wood-eating catfishes of the genus Panaque: Gut microflora and cellulolytic enzyme activities. *Journal of Fish Biology* 54: 1069–1082.

Nelson, J.S.; Grande, T.C.; Wilson, M.V.H. 2016. *Fishes of the World.* 5th ed John Wiley & Sons, New Jersey, 752p.

Norton, S.F.; Luczkovich, J.L.; Motta, P.J. 1995. The role of ecomorpholgical studies in the comparative biology of fishes. *Environmental Biology Fishes* 44: 287–304.

de Oliveira, R.R.; Py-Daniel, L.R.; Zuanon, J.; Rocha, M.S. 2012. A New Species of

the Ornamental Catfish Genus Peckoltia (Siluriformes: Loricariidae) from Rio Xingu Basin, Brazilian Amazon. *Copeia* 2012: 547–553.

Pessanha, A.L.M.; Araújo, F.G.; Oliveira, R.E.M.C.C.; da Silva, A.F.; Sales, N.S. 2015. Ecomorphology and resource use by dominant species of tropical estuarine juvenile fishes. *Neotropical Ichthyology* 13: 401–412.

Podani, J.; Schmera, D. 2006. On dendrogram-based measures of functional diversity. *Oikos* 1: 179–185.

Pouilly, M.; Lino, F.; Bretenoux, J.G.; Rosales, C. 2003. Dietary-morphological relationships in a fish assemblage of the Bolivian Amazonian floodplain. *Journal of Fish Biology* 62: 1137–1158.

Prado, A.V.R.; Goulart, E.; Pagotto, J.P.A. 2016. Ecomorphology and use of food resources: Inter- and intraspecific relationships of fish fauna associated with macrophyte stands. *Neotropical Ichthyology* 14: 1–12.

R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL https://www.R-project.org/.

Ramírez, F.; Davenport, T.L.; Mojica, J.I. 2015. Dietary-morphological relationships of nineteen fish species from an Amazonian terra firme blackwater stream in Colombia. *Limnologica* 52: 89–102.

Rapp Py-Daniel, L. 1997. *Phylogeny of the neotropical armored catfishes of the subfamily Loricariinae (Siluriformes: Loricariidae)*. University of Arizona, 280p.

Rapp Py-Daniel, L.; Py-Daniel, V. 1984. Observações sobre Spatuloricaria evansi (Boulenger, 1892) (Osteichthyes; Loricariidae) e a sua predação em Simuliidae (Diptera;Culicomorpha). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi* 1: 207–218.

Rapp Py-Daniel, L.; Zuanon, J.; de Oliveira, R.R. 2011. Two new ornamental loricariid catfishes of Baryancistrus from rio Xingu drainage (Siluriformes: Hypostominae). *Neotropical Ichthyology* 9: 241–252.

Round, F..; Crawford, R..; Mann, D.. 1990. *The Diatoms. Biology and Morphology of the Genera*. Cambridge Univ. Press, 747p.

Sabaj Perez, M. 2015. Where the Xingu Bends and Will Soon Break. *American Scientist* 103: 395.

Salvador-Jr, L.F.; Salvador, G.N.; Santos, G.B. 2009. Morphology of the digestive tract and feeding habits of Loricaria lentiginosa Isbrücker , 1979 in a Brazilian reservoir. *Acta Zoologica* 109: 101–109.

Sawakuchi, A.O.; Hartmann, G.A.; Sawakuchi, H.O.; Pupim, F.N.; Bertassoli, D.J.; Parra, M.; et al. 2015. The Volta Grande do Xingu: Reconstruction of past environments and forecasting of future scenarios of a unique Amazonian fluvial landscape. *Scientific Drilling* 20: 21–32.

Schaefer, S.A.; Lauder, G. V. 1986. Historical Transformation of Functional Design: Evolutionary Morphology of Feeding Mechanisms in Loricarioid Catfishes. *Systematic Zoology* 35: 489–508.

Schaefer, S.A.; Stewart, D.J. 1993. Systematics of the Panaque dentex species group (Siluriformes: Loricariidae), wood-eating armored catfishes from tropical South America. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 4: 309–342.

Silva, G. da C.; Roxo, F.F.; Oliveira, C. 2015. Two new species of Pseudancistrus (Siluriformes, Loricariidae) from the Amazon basin, northern Brazil. *ZooKeys* 482: 21–34.

Swanson, B.O.; Gibb, A.C.; Marks, J.C.; Hendrickson, D.A. 2003. Trophic polymorphism and behavioral differences decrease intraspecific competition in a cichlid, Herichthys minckleyi. *Ecology* 84: 1441–1446.

Teixeira, I.; Bennemann, S. 2007. Ecomorfologia refletindo a dieta dos peixes em um reservatório no sul do Brasil. *Biota Neotropica* 7: 67–76.

Thomas, M.R.; Pérez, M.H.S. 2010. A New Species of Whiptail Catfish, Genus Loricaria (Siluriformes: Loricariidae), from the Rio Curuá (Xingu Basin), Brazil. *Copeia* 2010: 274–283.

Uieda, V.S.; Gajardo, I.C.S.. 1996. Macroinvertebrados perifíticos encontrados em poções e corredeiras de um riacho. *Naturalia* 21: 31–47.

Vari, R.P.; Malabarba, L.R. 1998. Neotropical Ichthyology: An Overview. *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*: 1–11.

Villares-Junior, G.A.; Cardone, I.B.; Goitein, R. 2016. Comparative feeding ecology of four syntopic Hypostomus species in a Brazilian southeastern river. *Brazilian Journal of Biology* 76: 692–699.

Wainwright, P.C. 2005. Functional Morphology of the Pharyngeal Jaw Apparatus. *Fish Physiology* 23: 77–101.

Watson, D.J.; Balon, E.K. 1984. Ecomorphological analysis of fish taxocenes in rainforest streams of northern Borneo. *Journal of Fish Biology* 25: 371–384.

Wikramanayake, E.D. 1990. Ecomorphology and Biogeography of a Tropical Stream Fish Assemblage: Evolution of Assemblage Structure. *Ecological Society of*

America 71: 1756–1764.

Winemiller, K.O. 1991. Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. *Ecological Monographs* 61: 343–365.

Winemiller, K.O. 1992. Ecomorphology of Freshwater Fishes. *National Geographic Research & Exploration* 8: 308–327.

Winemiller, K.O.; Kelso-winemiller, L.C.; Brenkert, A.L. 1995. Ecomorphological diversification and convergence in fluvial cichlid fishes. .

Winemiller, K.O.; McIntyre, P.B.; Castello, L.; Fluet-Chouinard, E.; Giarrizzo, T.; Nam, S.; et al. 2016. Balancing hydropower and biodiversity in the Amazon, Congo, and Mekong. *Science* 351: 128–129.

Wootton, R.J. 1990. *Ecology of teleost fishes*. Chapman and Hall, London-New York, 415p.

Xie, S.; Cui, Y.; Li, Z. 2001. Dietary-morphological relationships of fishes in Liangzi Lake, China. *Journal of Fish Biology* 58: 1714–1729.

Zavala-Camin, L.. 1996. *Introdução ao estudo sobre alimentação natural de peixes*. In: EDUEM (Org.) Maringá, 129p.

Zuanon, J.A.S. 1999. *História natural da ictiofauna de corredeiras do Rio Xingu, na região de Altamira, Pará*. Campinas, São Paulo: Universidade Estadual de Campinas, 220p.

Zuluaga-Gómez, M.A.; Fitzgerald, D.B.; Giarrizzo, T.; Winemiller, K.O. 2016. Morphologic and trophic diversity of fish assemblages in rapids of the Xingu River, a major Amazon tributary and region of endemism. *Environmental Biology of Fishes* 99: 647–658.

APÊNDICE A

Tabela 1. Resultado do teste Par-a-par (*pair-wise)* em relação à diferença na composição da dieta das espécies de Loricariidae analisadas.

pairs	F.Model	R2	p.value	p.adjusted
Ancistrus ranunculus vs Baryancistrus xanthellus	14,758	0,280	0,001	0,078
Ancistrus ranunculus vs Hypoptopoma inexspectatum	14,243	0,249	0,001	0,078
Ancistrus ranunculus vs Limatulichthys griseus	21,395	0,332	0,001	0,078
Ancistrus ranunculus vs Loricaria birindelli	66,733	0,631	0,001	0,078
Ancistrus ranunculus vs Panaque armbrusteri	30,939	0,469	0,001	0,078
Ancistrus ranunculus vs Parancistrus nudiventris	29,370	0,336	0,001	0,078
Ancistrus ranunculus vs Peckoltia vittata	12,792	0,262	0,001	0,078
Ancistrus ranunculus vs Pseudancistrus asurini	20,257	0,320	0,001	0,078
Ancistrus ranunculus vs Pseudoloricaria laeviuscula	53,179	0,553	0,001	0,078
Ancistrus ranunculus vs Scobinancistrus pariolispos	31,340	0,472	0,001	0,078
Ancistrus ranunculus vs Spatuloricaria tuira	44,902	0,562	0,001	0,078
Ancistrus ranunculus vs Spectracanthicus zuanoni	22,283	0,341	0,001	0,078
Baryancistrus xanthellus vs Hypoptopoma inexspectatum	3,137	0,120	0,009	0,702
Baryancistrus xanthellus vs Limatulichthys griseus	8,871	0,278	0,001	0,078
Baryancistrus xanthellus vs Loricaria birindelli	22,762	0,545	0,001	0,078
Baryancistrus xanthellus vs Panaque armbrusteri	12,829	0,461	0,001	0,078
Baryancistrus xanthellus vs Parancistrus nudiventris	22,849	0,375	0,001	0,078
Baryancistrus xanthellus vs Peckoltia vittata	1,929	0,108	0,076	1,000
Baryancistrus xanthellus vs Pseudancistrus asurini	2,444	0,096	0,015	1,000
Baryancistrus xanthellus vs Pseudoloricaria laeviuscula	16,808	0,422	0,001	0,078
Baryancistrus xanthellus vs Scobinancistrus pariolispos	9,589	0,390	0,001	0,078
Baryancistrus xanthellus vs Spatuloricaria tuira	18,991	0,559	0,001	0,078
Baryancistrus xanthellus vs Spectracanthicus zuanoni	3,128	0,120	0,008	0,624
Hypoptopoma inexspectatum vs Limatulichthys griseus	11,026	0,283	0,001	0,078
Hypoptopoma inexspectatum vs Loricaria birindelli	25,907	0,519	0,001	0,078
Hypoptopoma inexspectatum vs Panaque armbrusteri	13,420	0,402	0,001	0,078
Hypoptopoma inexspectatum vs Parancistrus nudiventris	15,928	0,270	0,001	0,078
Hypoptopoma inexspectatum vs Peckoltia vittata	2,239	0,096	0,027	1,000
Hypoptopoma inexspectatum vs Pseudancistrus asurini	3,520	0,112	0,001	0,078
Hypoptopoma inexspectatum vs Pseudoloricaria laeviuscula	21,247	0,431	0,001	0,078
Hypoptopoma inexspectatum vs Scobinancistrus pariolispos	10,804	0,351	0,001	0,078
Hypoptopoma inexspectatum vs Spatuloricaria tuira	20,237	0,503	0,001	0,078
Hypoptopoma inexspectatum vs Spectracanthicus zuanoni	5,520	0,165	0,001	0,078
Limatulichthys griseus vs Loricaria birindelli	8,753	0,267	0,001	0,078
Limatulichthys griseus vs Panaque armbrusteri	7,342	0,269	0,001	0,078
Limatulichthys griseus vs Parancistrus nudiventris	31,743	0,425	0,001	0,078
Limatulichthys griseus vs Peckoltia vittata	5,805	0,217	0,001	0,078
Limatulichthys griseus vs Pseudancistrus asurini	11,566	0,292	0,001	0,078
Limatulichthys griseus vs Pseudoloricaria laeviuscula	6,107	0,179	0,001	0,078

Limatulichthys griseus vs Scobinancistrus pariolispos	7,123	0,263	0,001	0,078
Limatulichthys griseus vs Spatuloricaria tuira	7,480	0,272	0,001	0,078
Limatulichthys griseus vs Spectracanthicus zuanoni	15,891	0,362	0,001	0,078
Loricaria birindelli vs Panaque armbrusteri	11,730	0,423	0,001	0,078
Loricaria birindelli vs Parancistrus nudiventris	94,986	0,709	0,001	0,078
Loricaria birindelli vs Peckoltia vittata	19,555	0,535	0,001	0,078
Loricaria birindelli vs Pseudancistrus asurini	31,055	0,564	0,001	0,078
Loricaria birindelli vs Pseudoloricaria laeviuscula	6,811	0,221	0,001	0,078
Loricaria birindelli vs Scobinancistrus pariolispos	10,296	0,392	0,001	0,078
Loricaria birindelli vs Spatuloricaria tuira	5,772	0,265	0,001	0,078
Loricaria birindelli vs Spectracanthicus zuanoni	39,953	0,625	0,001	0,078
Panaque armbrusteri vs Parancistrus nudiventris	42,191	0,547	0,001	0,078
Panaque armbrusteri vs Peckoltia vittata	10,363	0,444	0,001	0,078
Panaque armbrusteri vs Pseudancistrus asurini	17,305	0,464	0,001	0,078
Panaque armbrusteri vs Pseudoloricaria laeviuscula	12,423	0,383	0,001	0,078
Panaque armbrusteri vs Scobinancistrus pariolispos	4,975	0,293	0,005	0,390
Panaque armbrusteri vs Spatuloricaria tuira	7,424	0,382	0,001	0,078
Panaque armbrusteri vs Spectracanthicus zuanoni	20,633	0,508	0,001	0,078
Parancistrus nudiventris vs Peckoltia vittata	14,244	0,283	0,001	0,078
Parancistrus nudiventris vs Pseudancistrus asurini	15,897	0,270	0,001	0,078
Parancistrus nudiventris vs Pseudoloricaria laeviuscula	79,668	0,649	0,001	0,078
Parancistrus nudiventris vs Scobinancistrus pariolispos	46,445	0,570	0,001	0,078
Parancistrus nudiventris vs Spatuloricaria tuira	62,863	0,642	0,001	0,078
Parancistrus nudiventris vs Spectracanthicus zuanoni	22,813	0,347	0,001	0,078
Peckoltia vittata vs Pseudancistrus asurini	0,915	0,042	0,511	1,000
Peckoltia vittata vs Pseudoloricaria laeviuscula	15,020	0,417	0,001	0,078
Peckoltia vittata vs Scobinancistrus pariolispos	8,221	0,387	0,001	0,078
Peckoltia vittata vs Spatuloricaria tuira	15,589	0,545	0,001	0,078
Peckoltia vittata vs Spectracanthicus zuanoni	3,364	0,138	0,004	0,312
Pseudancistrus asurini vs Pseudoloricaria laeviuscula	25,373	0,475	0,001	0,078
Pseudancistrus asurini vs Scobinancistrus pariolispos	13,232	0,398	0,001	0,078
Pseudancistrus asurini vs Spatuloricaria tuira	24,436	0,550	0,001	0,078
Pseudancistrus asurini vs Spectracanthicus zuanoni	2,370	0,078	0,027	1,000
Pseudoloricaria laeviuscula vs Scobinancistrus pariolispos	12,546	0,385	0,001	0,078
Pseudoloricaria laeviuscula vs Spatuloricaria tuira	8,844	0,307	0,001	0,078
Pseudoloricaria laeviuscula vs Spectracanthicus zuanoni	32,903	0,540	0,001	0,078
Scobinancistrus pariolispos vs Spatuloricaria tuira	9,067	0,430	0,002	0,156
Scobinancistrus pariolispos vs Spectracanthicus zuanoni	16,389	0,450	0,001	0,078
Spatuloricaria tuira vs Spectracanthicus zuanoni	30,254	0,602	0,001	0,078