



INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA - INPA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO ECOLOGIA

Influência da alteração do pulso de inundação sobre as comunidades arbóreas e
as cadeias alimentares ictíicas na área da hidrelétrica de Balbina, Amazônia
Central

BIANCA WEISS ALBUQUERQUE

Manaus, Amazonas

Junho, 2023



INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA - INPA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO ECOLOGIA

**INFLUÊNCIA DA ALTERAÇÃO DO PULSO DE INUNDAÇÃO SOBRE AS
COMUNIDADES ARBÓREAS E AS CADEIAS ALIMENTARES ICTÍICAS NA
ÁREA DA HIDRELÉTRICA DE BALBINA, AMAZÔNIA CENTRAL**

Orientadora: Dr^a. Maria Teresa Fernandez Piedade
Coorientador: Dr. Jansen Alfredo Sampaio Zuanon

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Biologia (Ecologia).

Manaus, Amazonas

Junho, 2023

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

ATA DA DEFESA PÚBLICA DA TESE DE DOUTORADO DO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DO
INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA.

Aos 02 dias do mês de Junho do ano de 2023, às 09h00min, via videoconferência, reuniu-se a Comissão Examinadora de Defesa Pública, composta pelos seguintes membros: a Dr^a. **Lucélia Nobre Carvalho**, da Universidade Federal do Mato Grosso – UFMT, a Dr^a. **Christine Marie Lucas**, da Universidad de la República de Uruguay – Udelar, a Dr^a. **Caroline Chaves Arantes**, da West Virginia University – WVU, a Dr^a. **Kedma Cristine Yamamoto**, da Universidade Federal do Amazonas – UFAM e a Dr^a. **Joisiane Karoline Mendes Araújo**, do Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia em Áreas Úmidas – INAU/INCT, tendo como suplentes a Dr^a. Sidineia Aparecida Amadio e a Dra. Cláudia Pereira de Deus, ambas do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, sob a presidência da orientadora, a fim de proceder a arguição pública do trabalho de **TESE DE DOUTORADO** de **BIANCA WEISS ALBUQUERQUE**, intitulado: “**INFLUÊNCIA DA ALTERAÇÃO DO PULSO DE INUNDAÇÃO SOBRE AS COMUNIDADES ARBÓREAS E AS CADEIAS ALIMENTARES ÍCTICAS NA ÁREA DA HIDRELÉTRICA DE BALBINA, AMAZÔNIA CENTRAL**”, orientada pela Dr^a. Maria Teresa Fernandez Piedade e coorientada pelo Dr. Jansen Alfredo Sampaio Zuanon, ambos do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA.

Após a exposição, a discente foi arguido oralmente pelos membros da Comissão Examinadora, tendo recebido o conceito final:

APROVADO (A) REPROVADO (A)
 POR UNANIMIDADE POR MAIORIA

Nada mais havendo, a presente ata foi lida, lavrada e assinada pelos membros da Comissão Examinadora.

DR^a. LUCÉLIA NOBRE CARVALHO



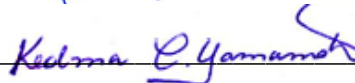
DR^a. CHRISTINE MARIE LUCAS



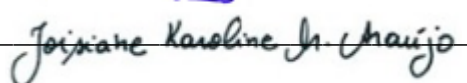
DR^a. CAROLINE CHAVES ARANTES



DR^a. KEDMA CRISTINE YAMAMOTO



DR^a. JOISIANE KAROLINE MENDES ARAÚJO




DR^a. SIDINEIA APARECIDA AMADIO

DR^a. CLÁUDIA PEREIRA DE DEUS



(Coordenação PPG-ECO/INPA)

FICHA CATALOGRÁFICA

A345i Albuquerque, Bianca Weiss 

Influência da alteração do pulso de inundação sobre as comunidades arbóreas e as cadeias alimentares ictíicas na área da hidrelétrica de Balbina, Amazônia Central / Bianca Weiss Albuquerque; orientadora Maria Teresa Fernandez Piedade; coorientador Jansen Alfredo Sampaio Zuanon. - Manaus: [s. l.], 2023.

3.0 MB

118 p. : il. color.

Tese (Doutorado - Programa de Pós-Graduação em Ecologia – Ppg-Eco) - Coordenação do Programa de Pós-Graduação, INPA, 2023.

1. Interações peixes-plantas. 2. Florestas alagáveis. I. Piedade, Maria Teresa Fernandez . II. Tuomisto, Hanna. III. Título

CDD 570.811 3

Sinopse:

A presente Tese investigou as interações ecológicas envolvendo a comunidade de peixes e os recursos alimentares em florestas sazonalmente alagáveis de igapós na bacia do rio Uatumã, na Amazônia Central brasileira. Foram feitas análises das interações peixes-recursos alimentares para avaliar como os recursos disponíveis na floresta alagável e peso, tamanho e abundância dos indivíduos das diferentes espécies de peixes, afetam a topologia da rede ecológica. Foram identificadas as principais espécies responsáveis pela estrutura da rede trófica e também as espécies de peixes mais efetivas na dispersão das sementes consumidas. Considerações sobre a complexidade das relações ecológicas e as ameaças aos ecossistemas de florestas alagáveis na Amazônia são apresentadas.

Palavras-chave: Rede alimentar; Floresta de igapó; Especialização; Efetividade de Dispersão de Sementes; Ictiocoria; Águas pretas.

“Dedico aos povos que habitam as margens dos rios amazônicos, estes que me ensinam sobre “viver e respeitar o fluxo das águas”.

AGRADECIMENTOS

Esta tese é resultado de um esforço em conjunto que envolve a participação de muitas pessoas, na forma de colaborações, conversas, pesquisas e financiamentos de instituições diferentes. Sem este coletivo imensurável, eu jamais conseguiria ter terminado este doutorado.

Agradeço à minha orientadora, carinhosamente chamada de **Maitê Piedade** pelo apoio em minha formação profissional e humana. Inúmeras e incansáveis revisões, “pitacos”, e discussões sempre muito produtivas! Obrigada pela amizade, confiança, olhar atento e grande carinho durante a minha jornada na Pós-graduação do INPA. Agradeço ao **Jansen Zuanon** pela amizade, confiança e pelas contribuições valiosas durante os anos de coorientação. Todas as palavras de tranquilidade, carinho, apoio e motivação foram fundamentais ao longo dessa jornada. Agradeço as colaborações de **Flávia Santana, Fernanda Costa e Geangelo Calvi**. Obrigada pelo conhecimento compartilhado, pela paciência em ajudar nas análises, na escrita e por todo o apoio. A todos os **Professores, colegas e amigos** que proporcionaram bons e enriquecedores momentos no Programa de Pós-graduação em Ecologia (**PPG ECO**).

Agradeço àqueles que me ajudaram no projeto e profissionalmente com financiamentos. Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia e ao programa de Pós-graduação em Ecologia (**PPG ECO**) pela oportunidade e conhecimentos adquiridos, e à **FAPEAM** pela bolsa de estudos concedida. Agradeço também às demais fontes de financiamento que apoiaram a realização deste estudo em termos de estrutura e logística: **Grupo de Ecologia Monitoramento e Uso Sustentável de Áreas Úmidas (MAUA), Projeto Áreas Alagáveis, Cooperação INPA/Max-Planck, Projeto Ecológico de Longa Duração (PELD/MAUA II e III; CNPq/FAPEAM), German-Brazilian ATTO Project (BMBF/CNPq), Programa de Uso Sustentável do Instituto Humanize, Rede Ripária (CNPq) e INCT ADAPTA, Adaptações da Biota Aquática da Amazônia (CNPq/FAPEAM).**

À minha mãe **Maria Clara Weiss** que me encorajou a voar para longe do ninho. À minha segunda mãe e grande amiga incentivadora **Vera Nör**. À minha avó **Nice Weiss** agradeço a compreensão durante os anos de ausência. Às minhas irmãs **Caroline W. A.** e **Adriana W. A.**, por todo apoio, cuidado e afeto. Ao meu irmão **Pedro Rocha**, minha mais linda surpresa da vida. À minha prima **Thais Pinheiro** pelo total incentivo. Ao meu companheiro **Daniel Ubiali** pelo incentivo, amor, cuidado e paciência. A **Lis Ubiali** pelo sorriso leve e compreensão pelos dias ausentes das brincadeiras durante suas férias em nossa casa. Ao meu querido **Asheley Henrique**, por tanto bom humor!

Ao **Celso Rabelo** e à **Elizabeth Rebouças**, pela amizade e determinação na organização de toda logística necessária para a execução do trabalho. Ao **Gilvan Costa** pela companhia e importante auxílio durante as coletas nos rios Uatumã e Abacate, e aos colegas barqueiros e técnicos **Agenor** (feliz lembrança), **Mário, Jackson, Valdeney e Cleuton**, sem os quais o trabalho não seria possível. Ao **José Ramos** (Seu Zezinho) pela identificação das sementes, conhecimento trocado e total confiança em campo. Meu muito obrigada!

As amigas especiais do grupo MAUA **Viviane Klein, Flávia Durgante, Aline Lopes, Luciana Crema, Gisele Biem, Maira Rocha, Lúcia Costa** e aos amigos **Guilherme Lobo, Layon Oreste, Kelvin Uchoa, Adriano Quesma, Gildo Feitoza,**

Angélica Resende e Yuri Feitosa e aos supervisores **Florian Wittmann e Jochen Schöngart**. Fazer ciência com vocês é demais!

Às acolhedoras amigas dos diferentes lares Amazônicos **Sabrina García, Marina Carmona, Luiza Costa, Eliane Alves, Laynara Lugli e Janaixa Quixabeira**.

Às acolhedoras amigas do lar da grande comunidade de Piracanga na Bahia, **Livia, Eleni, Agustina, Tulan, Julia, Keu, Zaida, Mara, Maha Shiva, Rodrigo, Lala, Sascha e Sérgio**.

Às amigas que Seropédica me trouxe: **Guilherme e Lena**, e ao time todo do forró secreto.

À **Karina Clark, Fred Behrends, Livia Ferreira, Marina Negri, Carol Marum** por toda gentileza, orientação, aprendizagem e oportunidade de levar até o universo infantil o fantástico mundo da Ecologia. Vocês são inspiração!

Aos moradores do rio Uatumã, em especial ao seu **Domingos, Vera e Débora** pela hospitalidade e felicidade com que sempre me receberam, e aos funcionários do ATTO pelo apoio logístico durante as coletas no rio Uatumã, entre eles **Nagibe, André, Antônio e Careca**. À família do rio Abacate, especialmente ao **Zeca, Diana e Cristiano**, que me acolheram em suas casas e nunca mediram esforços para que pudéssemos finalizar o dia com êxito e alegria.

Meu profundo e sincero agradecimento!

“Se você tem uma educação sólida, de qualidade, ninguém vai chegar à idade adulta achando que a Terra é plana”.

(Sidarta Ribeiro, 2022)

RESUMO

A produtividade dos ecossistemas de florestas alagáveis e os serviços que prestam dependem, em grande parte, de interações complexas das espécies com o ambiente e das espécies entre si. As relações entre as espécies de peixes e o uso de recursos oriundos da floresta alagável estão inseridos em uma rede diversificada de interações tróficas, a qual é dependente de uma cascata de eventos sazonais, em particular a magnitude do pulso de inundação, e a consequente disponibilidade de variados recursos alóctones, entre os quais, frutos e sementes de florestas alagáveis que, durante as águas altas, são muito abundantes. No **Capítulo 1** investigamos como o consumo de recursos molda a estrutura de uma rede trófica de peixes. Hipotetizamos que o elemento mais importante que contribui para a estruturação das cadeias tróficas nas áreas de igapó é a oferta de itens alóctones pela floresta. Também avaliamos quais são as espécies de peixes centrais da rede, uma vez que suas atividades, em parte, determinam a estrutura da comunidade. Nossos resultados mostram que a estrutura da rede trófica é fortemente moldada pelo número de indivíduos, o tamanho dos peixes e a composição de espécies arbóreas da floresta alagável. No **Capítulo 2** avaliamos o consumo e a dispersão de sementes por peixes através de dois Componentes Quantitativos (CQ), utilizando o enfoque da Eficácia da Dispersão de Sementes (SDE). Descobrimos que os peixes mais especializados no consumo de frutos e sementes apresentam maior eficácia na dispersão de sementes quando comparados a peixes considerados generalistas tróficos. Em síntese, os resultados deste estudo permitem concluir que eventuais alterações na estrutura trófica das redes, ocasionadas, entre outros, pelas crescentes intervenções antrópicas na paisagem, podem levar à perda de características funcionais críticas nas interações entre a comunidade de peixes e a floresta alagável. Isto pode afetar os serviços ambientais prestados por ambos os grupos de organismos e colocar em risco a funcionalidade de ecossistemas de rios oligotróficos.

ABSTRACT

The productivity of floodplain forest ecosystems and the services they provide depend largely on the complex interactions of species with the environment and between species. The relationships between fish species and the use of resources from the flooded forest are embedded in a diverse network of trophic interactions, which is dependent on a cascade of seasonal events, such as the magnitude of the flood pulse, and the consequent availability of various allochthonous resources, including fruits and seeds from flooded forests, which are abundant during the flood period. In **Chapter 1** we investigated how resource consumption shapes the structure of a fish food web. We hypothesize that the most important element that contributes to the structuring of food chains in igapó areas is the supply of allochthonous items through the flooded forest itself. We also assess which are the core fish species of the network, since their activities, in part, determine the structure of the community. Our results show that the structure of the food web is strongly shaped by the number of individuals, the size of the fish and the species composition of the flooded forest. In **Chapter 2** we evaluated the consumption and dispersal of seeds by fish through two Quantitative Components (QC), using the Dispersion Effectiveness (SDE) approach. We found that fish that are more specialized in the consumption of fruits and seeds are more effective in seed dispersal when compared to fish that are considered trophic generalists. In summary, the results of this study indicate that possible changes in the trophic structure of the networks caused by increasing anthropic interventions in the landscape can lead to the loss of certain functional characteristics in relation to the fish community and the floodable forest, thus being able to affect the environmental services provided by both groups and jeopardize the functionality of the ecosystem of oligotrophic rivers.

SUMÁRIO

RESUMO	8
ABSTRACT	10
LISTA DE TABELAS	15
1. INTRODUÇÃO	17
1.1 Áreas úmidas e florestas alagáveis amazônicas: o pulso de inundação.	17
1.2 Recursos alimentares disponíveis para os peixes dentro das florestas alagáveis amazônicas.	19
1.3 A frugivoria e a ictiocoria em florestas alagáveis amazônicas.....	24
2. ÁREA DE ESTUDO	27
2.1 Reserva de Desenvolvimento Sustentável Uatumã (RDS Uatumã).	27
2.2. Diversidade florestal dos sítios de estudo (rio Uatumã e rio Abacate).	30
2.3. Escolha da abordagem utilizada neste trabalho.....	32
3. OBJETIVO GERAL	34
4. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	34
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	35
CAPÍTULO 1	45
RESUMO	46
INTRODUÇÃO	48
MATERIAL E MÉTODOS	52
RESULTADOS	60
DISCUSSÃO	64
MATERIAL SUPLEMENTAR	70
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	72
CAPÍTULO 2	82
ABSTRACT	83
INTRODUCTION	84
METHODS	88
RESULTS	93
DISCUSSION	98
REFERENCES	105
SUPPLEMENTARY MATERIAL	112
6. SÍNTESE	116

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. A) Mapa do estado do Amazonas com destaque para a Reserva de Desenvolvimento Sustentável Uatumã (RDS Uatumã) e áreas de estudo (marcadas com estrelas): floresta de igapó a jusante da barragem da Usina Hidrelétrica de Balbina no rio Uatumã (B), e floresta de igapó às margens do rio Abacate (C), Amazônia Central, Brasil.

Capítulo 1

Figura 1. A) Mapa do estado do Amazonas com destaque para a Reserva de Desenvolvimento Sustentável Uatumã (RDS Uatumã) e áreas de estudo (marcadas com estrelas): floresta de igapó a jusante da barragem da Usina Hidrelétrica de Balbina no rio Uatumã (B), e floresta de igapó às margens do rio Abacate (C), Amazônia Central, Brasil.

Figura 2. Figura 2. Rede multicamadas evidenciando diferentes tipos de interações entre a comunidade de peixes e os recursos disponíveis em florestas alagáveis de igapó da bacia do rio Uatumã, Amazônia Central. A espessura da linha é proporcional a frequência de interações. Cada camada corresponde a uma guilda trófica que é identificada por uma cor diferente (preto = invertívoros; verde = onívoros, azul = piscívoros, vermelho = herbívoros e amarelo = frugívoros). Círculos em cinza com ícones ilustrativos representam os recursos alimentares (1 = sementes; 2 = polpa de frutos; 3 = detritos vegetais; 4 = flores; 5 = folhas; 6 = invertebrados terrestres e aquáticos, 7 = detritos animais e 8 = peixes). Os losangos brancos representam as espécies de peixes e seus respectivos códigos. As 10 espécies centrais estão destacadas. A lista completa com o código e a descrição de todas as espécies pode ser encontrada no Material Suplementar (Tabela S1).

Figura 3. Matriz de interação peixes – recursos alimentares da bacia do rio Uatumã, Amazônia central. A matriz mostra a formação de quatro módulos que estão compostos por diferentes itens alimentares (A; invertebrados terrestres e aquáticos, 7%, B; detritos animais e peixes, 22%, C; detritos vegetais e folhas, 41% e D; sementes, polpa de frutos e flores, 30%) mais comum através de 240 execuções, usando o algoritmo QuanBiMo. A intensidade do sombreamento cinza representa a frequência de interação com cada item alimentar e os valores dentro dos quadrados o Índice alimentar atribuído IA_i (%) a cada categoria de recurso alimentar. A lista completa com o código e descrição de todas as espécies pode ser encontrada no Material Suplementar (Tabela S1).

Figura 4. Modelo Linear Generalizado (GLM) indicando a influência positiva do número de indivíduos de peixes nas métricas de centralidade: (A) grau ($F= 4.54$, $P= 0.05$), (B) intermediação ($F= 13.95$ e $P= 0.05$) e (C) proximidade ($F= 7.3$, $P= 0.01$) e (D) indicando a influência do comprimento médio padrão em centímetros (D) na especialização a nível de espécie (d').

Capítulo 2

Figure 1. Location of the study areas in blackwater floodplain forests (Site 1; Uatumã River approximately 105 km downstream of the Balbina dam, and Site 2; Abacate River) located in the Uatumã Sustainable Development Reserve, in the area downstream of the Balbina's reservoir, Central Amazon, Brazil.

Figure 2. Landscape of the quantitative component of seed dispersal effectiveness (SDE), where the circles of different colours represent each fish species positioned on the isoline corresponding to its mean value (QC). The quantitative subcomponent QC_1 (X axis) represents: (volume of intact seeds + volume of crushed seeds)/total volume of digestive tract * fish population frequency, while QC_2 (Y axis) represents: (viable seeds tested with

tetrazolium test/total number of seeds tested with tetrazolium test) * Proportion of gut volume with intact seeds.

Figure 3. Variation of the quantitative component (QC) of the seed dispersal effectiveness (SDE) of different plant species consumed by two specialist fish species, (a) *Brycon amazonicus* and (b) *Myloplus asterias*. Number of total individuals captured (N), mean values and standard deviation of Standard Length in centimetres (SL) and weight in grams (W).

Figure 4. Variation of the Quantitative Component (QC) of the seed dispersal effectiveness of different plant species consumed by two generalist fish species, (a) *Serrasalmus rhombeus* and (b) *Hemiodus immaculatus*. Number of total individuals captured (N), mean values and standard deviation of Standard Length in centimetres (SL) and weight in grams (W).

LISTA DE TABELAS

Capítulo 1 - MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela S1. Identificação das famílias e espécies de peixes coletadas na bacia do rio Uatumã, Amazônia Central. Código gerado para cada espécie, número de indivíduos (n) e valores médios \pm desvio padrão de peso (g) e Comprimento Padrão (CP).

Tabela S2. Espécies de peixes coletadas na bacia do rio Uatumã, Amazônia Central e as respectivas classificações quanto à guilda trófica, posição da espécie (central ou periférica) na rede, valores de métricas complementares de centralidade (intermediação, proximidade e grau) e especialização (d').

Tabela S3. Resultados de modelos lineares generalizados de efeitos mistos (GLMM) usados para testar a influência do Comprimento médio padrão, peso e número de indivíduos, respectivamente nas métricas de centralidade e especialização.

Capítulo 2

Table 1. Sum of volumes related to categories of food items found in the stomach and intestines (TV), fish population frequency (FPF), relative volume of viable seeds (VS), relative volume of seeds tested (TS). The quantitative component (QC₁ and QC₂) of Seed Dispersal Effectiveness (SDE) was calculated considering all fish specimens that consumed seeds.

Table S1: Total species captured in the Uatumã River and the Abacate River that consumed whole, broken seeds, pulp and other food items (animals and/or vegetables)

and their respective values of relative volume (ml) and percentage (%). Uatumã Sustainable Development Reserve (USDR Uatumã), Central Amazon, Brazil.

Table S2. Fish species that consumed seeds (Area¹ = Uatumã river and Area² = Abacate river). Plant species consumed and total number of seeds removed from the digestive tract of each fish species in parentheses. Uatumã Sustainable Development Reserve (USDR Uatumã), Central Amazon, Brazil.

Table S3. Plant species, seed size category small (< 5), medium (between 5 to 20 mm) and large (>20 mm) dispersion unit (seed or fruit) and the total number of seeds removed from the digestive tract (Total seeds). Other studies show the consumption of plant species by fish. Total viable (viable) and non-viable (not viable) seeds, and total number of seeds that were not submitted to the Tetrazolium test (unfilled seeds) because there was no embryo. Species with inconclusive information on seed viability (*).

Table S4. Plant species (arranged according to the botanic family in alphabetical order) consumed by fishes with the cotyledon tissues description after cut, cotyledon and hypocotyl-root staining color by tetrazolium test (TZ) and indication of the Figure S1 (A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K and L) and S2 (A, B, C, D, E and F) where the seeds are shown.

1. INTRODUÇÃO

1.1 Áreas úmidas e florestas alagáveis amazônicas: o pulso de inundação.

As Áreas Úmidas (AUs) são regiões que abrigam grande parte da biodiversidade do planeta, e constituem importantes fontes de regulação da hidrologia e dos ciclos biogeoquímicos (Junk, 2013). São ecossistemas altamente produtivos que desempenham importantes serviços à humanidade. Especialmente nos países em desenvolvimento, diversas comunidades tradicionais utilizam as AUs para moradia, obtenção de fontes de sustento e manutenção da cultura (Santos et al., 2009; Narayanan & Chourey, 2011; Gopal, 2013). No entanto, a despeito disso, estão entre as regiões mais ameaçadas do planeta (Junk, et al., 2011). Nos últimos anos, uma compreensão mais profunda da intrínseca conexão entre os ecossistemas terrestres e aquáticos vem contribuindo para o aumento de estudos destes ambientes (Finlayson et al., 2018). Apesar de um maior entendimento das funções e valores (ou bens e serviços) desses ecossistemas (ver em MEA, 2005), pouco parece ter sido realizado para protegê-los para o futuro. Utilizando imagens de satélite, Reis et al. (2017) revelaram que aproximadamente 89% das AUs distribuídas no globo terrestre se encontram desprotegidas, e na América do Sul somente 18% possuem algum grau de proteção.

Na bacia amazônica as AUs cobrem mais de 2 milhões de quilômetros quadrados, distribuídos em várias tipologias (Junk et al., 2011). Quando ocorrem ao longo dos grandes rios constituem as chamadas áreas alagáveis, que cobrem aproximadamente 750.000 km² (~11%) do território da bacia (Wittmann & Junk, 2016) e são, em sua maioria, florestadas (Wittmann et al., 2022). Essas áreas alagáveis são sujeitas a pulsos de inundação anuais de grande importância ecológica para a biota desses ecossistemas e foram designadas por Junk e colaboradores (1989) como “ATTZ” (*aquatic / terrestrial*

transition zone), dada a alternância anual entre uma fase aquática e outra fase terrestre. Para áreas alagáveis na Amazônia Central o pulso de inundação é descrito como monomodal, previsível e de alta amplitude e pode chegar até 12 metros (Junk et al., 2010).

As florestas alagáveis amazônicas ocorrem nas áreas adjacentes aos grandes rios da bacia, componentes da rede de drenagem do rio Amazonas. Conforme a geologia e morfologia das áreas de origem e captação dos rios desta bacia, as propriedades físico-químicas e coloração de suas águas diferem, sendo divididos em rios de águas brancas (barrentas), pretas ou claras (Sioli, 1984; Prance, 1979). As planícies de inundação de rios de águas brancas, conhecidas como áreas de várzea, como as do rio Solimões, se originam nas regiões Andina e Pré-Andina de formação geológica relativamente recente, com processos de erosão intensos que depositam sedimentos e sais minerais nas águas (Starllad & Edmond; 1983). As planícies alagáveis associadas aos rios de águas pretas, como as do rio Negro, têm origem principalmente no Escudo das Guianas, enquanto as de águas claras como a do rio Tapajós, se originam no Escudo do Brasil Central, ambas as regiões são de formações geológicas antigas e bastante lixiviadas e apresentam pouco material em suspensão (Fittkau, 1973; Kubitzki, 1989). As florestas alagáveis associadas a rios de águas pretas e claras são conhecidas regionalmente como igapós.

As áreas alagáveis são ricas em espécies arbóreas, as várzeas, com cerca de 1.000 espécies, são as florestas alagáveis com maior riqueza de espécies em nível mundial (Wittmann et al., 2006), enquanto as florestas de igapós abrigam cerca de 600 espécies (Wittmann et al., 2010). Apesar disso, em comparação com as florestas de terra firme, e a despeito de suas peculiaridades, as florestas alagáveis em geral e em particular as de igapó ainda são pouco estudadas. Sendo submetidas aos regimes de cheias e vazantes dos rios, as árvores das florestas alagáveis podem permanecer por mais de 200 dias ao ano sob diferentes níveis e períodos de inundação, em áreas com distintas perturbações

hidrogeomórficas, cargas sedimentares e de nutrientes (Wittmann et al., 2011). Como resultado, ao longo das planícies alagáveis ocorrem estágios sucessionais distintos da vegetação, que diferem na estrutura, diversidade e composição de espécies (Wittmann et al., 2004). Para lidar com as mudanças sazonais impostas por esses ambientes, as espécies arbóreas utilizam estratégias como a queda parcial ou completa das folhas (que ocorre no início da fase de alagamento), a formação de raízes adventícias, o aumento da biomassa radicular (durante o alagamento), a formação de lenticelas hipertróficas nos caules e no aerênquima radicular, a produção de níveis elevados de compostos antioxidantes, entre outras (Junk & Piedade, 1997; Worbes, 1997; Parolin, 2002; Adis & Junk, 2002). Além disso, a produção de frutos e sementes da maioria das árvores das áreas alagáveis é sincronizada com os níveis altos das águas (Waldhoff et al., 1996; Schöngart et al., 2002; Ferreira et al., 2010), favorecendo dois importantes mecanismos de dispersão, pela água (hidrocoria) (Parolin & Wittmann, 2010) e por peixes (ictiocoria) (Kubitzki & Ziburski, 1994).

1.2 Recursos alimentares disponíveis para os peixes dentro das florestas alagáveis amazônicas.

A mobilidade dos peixes pode ter grande relevância para a manutenção das florestas alagáveis, pois permite que as sementes consumidas por estes animais possam ser levadas a locais a jusante do rio, assim como ocorre pelo transporte hidrocórico, mas também a montante da área de ocorrência da planta-mãe, destacando a importância dos peixes como importantes vetores de dispersão de sementes em áreas alagáveis (Gottsberger, 1978). Esse cenário é especialmente importante, uma vez que a maior diversidade de peixes de água doce do planeta é reportada para a bacia amazônica, com mais de 2.700 espécies válidas, das quais cerca de 1.700 são endêmicas (Dagosta & de

Pinna, 2019). As ordens Characiformes e Siluriformes são as mais representativas (Tonella et al., 2023), sendo também as mais representadas entre os peixes que consomem frutos e sementes (Goulding, 1980).

Em ecossistemas aquáticos oligotróficos tropicais submetidos a pulsos de inundação, os recursos alóctones são particularmente importantes para as cadeias e redes alimentares que sustentam a biodiversidade (Peterson et al., 2017). O pulso de inundação proporciona uma maior diversidade e abundância de itens alóctones durante o período de cheia, e recursos limitados no período de seca (Lowe-McConnell, 1987; Junk et al., 1989). A expansão dos ambientes aquáticos aumenta a conectividade entre os habitats, proporciona heterogeneidade no ambiente e suporta as populações de peixes porque fornece abrigo, áreas de reprodução e de berçário, e alimento dentro das áreas alagáveis (Goulding, 1980). Especialmente em rios com pulsos sazonais de inundação, a mudança na dieta experimentada por grande parte dos peixes é marcante (Santos & Ferreira, 1999), acompanhando as alterações na abundância relativa dos recursos alimentares disponíveis (Wootton, 1999). É preciso considerar que a dieta atribuída à comunidade de peixes resulta da combinação entre a preferência alimentar e a disponibilidade e acessibilidade do alimento (Meróna et al., 2003). Em síntese, as espécies compartilham três tipos de recursos: alimento, espaço e período de atividade, e a separação trófica tem sido apontada como o mecanismo mais importante de partição de recursos em assembleias de peixes (Araújo Lima et al., 2018).

De fato, o número de espécies nas comunidades de peixes em águas tropicais está relacionado com a complexidade do ambiente (Lowe-McConnell, 1987). Habitats mais complexos e heterogêneos oferecem maior diversidade de nichos, permitindo assim a partição de recursos e a coexistência de um grande número de espécies (Grenouillet & Pont, 2002). Por exemplo, a contribuição de invertebrados terrestres, como insetos,

aracnídeos e anelídeos à biomassa de peixes em rios oligotróficos é dependente de interações entre estes animais e a conexão com áreas de floresta alagável (Lowe-McConnell, 1969). Esses recursos são extremamente importantes para os peixes, especialmente em sistemas de águas pretas, onde a produtividade primária aquática é limitada (Ferreira, 1993). A conectividade proporcionada pelo pulso de inundação permite ainda a conexão entre redes alimentares de diferentes tipos de ambientes alagáveis, como as várzeas, ricas em nutrientes, e os igapós, que são ambientes fortemente oligotróficos, pois os peixes podem se deslocar transportando biomassa entre esses diferentes sistemas aquáticos (Goulding, 1980; Araujo-Lima & Goulding, 1997; Claro-Jr. et al., 2003).

Os sistemas fluviais, ao contrário dos ambientes terrestres, são particularmente suscetíveis à fragmentação espacial devido à sua configuração como redes dendríticas e hierárquicas que é responsável por toda a conectividade e estabilidade do sistema (Fagan, 2002; Grant et al., 2007). Nas últimas décadas, inúmeros projetos de novas Usinas Hidrelétricas têm sido propostos para a bacia Amazônica (Fearnside, 2016; Almeida et al., 2020; Zuanon et al., 2020), gerando preocupações sobre a interrupção a jusante de fluxos naturais e negligenciando os aspectos sociais e ambientais dos ecossistemas. Esse tipo de empreendimento energético é capaz de gerar impactos negativos sobre a biodiversidade de água doce (Lees et al., 2016) e os serviços ecossistêmicos que estes ambientes e organismos proporcionam (Pelicice & Castello, 2021). Por exemplo, as barragens regulam a velocidade do fluxo e o nível da água e modificam a entrada e saída de sedimentos e nutrientes em trechos a montante e jusante (Ayes et al., 2019), que causam perturbações incluindo o fluxo de matéria e energia em teias alimentares aquáticas e na dinâmica do pulso de inundação (Maavara et al., 2017; González-Bergonzoni et al., 2019). O surgimento de barreiras também impede ou dificulta a

migração de espécies entre os ambientes de água doce (potádromos) (Barthem et al., 1991; Duponchelle et al., 2021). Além disso, no que diz respeito a mudança na dieta de peixes, a substituição de uma dieta insetívora por uma frugívora, como observado para *Mylossoma duriventre*, após a construção do reservatório de Santo Antônio no rio Madeira, levanta uma problemática subjacente de diminuição da ictiocoria local e consequente necessidade de manutenção e restauração de áreas de várzea ao longo do tempo (Melo et al., 2019).

Uma vertente da teoria das redes alimentares propõe que as interações tróficas são de tamanho estruturado, com posições tróficas verticais positivamente correlacionadas com o tamanho do corpo do animal (Rooney et al., 2008). A descrição pioneira de cadeias e teias alimentares do tipo “quem come quem” foi feita por Charles Elton em 1927 que, ao aplicar a ideia à Ecologia, iniciou um dos seus principais capítulos com o provérbio chinês “Os peixes grandes comem os peixes pequenos, os peixinhos comem os insetos aquáticos, os insetos aquáticos comem as plantas e a lama”. Muitas das suas ideias provaram ser notavelmente procedentes, no entanto, a diversidade e a complexidade do estudo das redes alimentares também residem na modificação temporal das relações alimentares. Ao estudarem comunidades de peixes em rios tropicais Keppeler & Winemiller (2020) verificaram que as características morfológicas são fortes preditoras da dieta e da composição isotópica de peixes, e que podem servir como indicadores para a compreensão da ecologia trófica de peixes de água doce. Especialmente em sistemas sazonais tropicais é sugerido que a estrutura da assembleia de peixes pode ser altamente estocástica, com novos conjuntos de espécies sendo formados a cada ciclo sazonal (Lowe-McConnell, 1987; Goulding et al., 1988; Junk et al., 1997). Para algumas espécies de peixes, é possível também que a partição de nicho seja o principal mecanismo de

coexistência, tendo um peso maior que as variações do ciclo hidrológico (Costa & Nunes, 2022).

Em florestas alagáveis na Amazônia, fatores bióticos e abióticos influenciam a estrutura das assembleias de peixes, sendo possível observar uma largura de nicho mais ampla associada à sazonalidade das águas (Correa et al., 2008). Correa e Winemiller (2014) verificaram em um rio de água preta (Apaporis, Colômbia) que a dieta de Characiformes frugívoros mudou com as flutuações sazonais na disponibilidade de alimento. Os padrões de amplitude da dieta e sobreposição interespecífica durante o pico de inundação foram consistentes com as previsões da teoria do forrageamento ótimo, segundo a qual os indivíduos tendem a maximizar os ganhos e diminuir os custos energéticos associados ao forrageamento (MacArthur & Eric Pianka, 1966). Embora não existam dúvidas da acentuada mudança na disponibilidade de recursos alimentares para os peixes devido ao pulso de inundação, em que grau essas variações afetam a amplitude do nicho trófico dentro das comunidades permanece pouco estudado.

A identificação e quantificação dos recursos alimentares pode proporcionar um melhor entendimento de processos ecológicos, como variações na dieta relacionadas ao ciclo hidrológico (Lowe-Mcconnell, 1987) e a distúrbios ambientais (Agostinho et al., 1992; Albrecht & Caramaschi, 2003). Com o passar dos anos, diferentes perspectivas da cadeia alimentar, com novos componentes e abordagens, vêm sendo discutidas, tais como: 1) o tamanho do corpo determina características da espécie que podem afetar a estrutura e a dinâmica das redes alimentares? (Woodward et al., 2005) ou 2) as condições ambientais afetam tanto a biomassa quanto a estabilidade da comunidade? (Danet et al., 2021). Dentro da rede trófica, também é possível avaliar a posição de cada espécie e determinar quais delas desempenham papéis-chave no ecossistema (Jordán & Scheuring, 2002; Dambacher et al., 2010).

Nesse sentido, estudos empíricos mostraram que algumas espécies têm alta importância nas redes ecológicas e grande influência sobre outras espécies, ou seja, um papel altamente interativo (Díaz-Castelazo et al., 2010). Essas descobertas indicam que nem todas as espécies contribuem da mesma forma para a dinâmica ecológica e coevolutiva dessas redes de interações (Dáttilo et al., 2014) e, portanto, espera-se que algumas espécies sejam mais influentes do que outras na organização das interações dentro das assembleias. Como análise complementar na ecologia, a integração da teoria de redes multicamadas oferece grande potencial a ser explorado (Boccaletti et al., 2014). Portanto, caracterizar a estrutura dessas redes pode fornecer percepções importantes sobre como elas operam e a magnitude dos impactos provenientes da sua interrupção (Raoelinjanakolona et al., 2023).

Em uma abordagem de múltiplos aspectos que envolvem a alimentação de peixes e o funcionamento do ecossistema o **Capítulo 1** da presente Tese tem como objetivo descrever e modelar a estrutura de uma rede alimentar clássica (topologia) empregando diferentes métricas comumente utilizadas em análises de redes ecológicas. Além disso, esse estudo busca correlacionar aspectos funcionais das espécies e avaliar as espécies centrais da rede. Os efeitos dessas descobertas para a estrutura e estabilidade da comunidade de peixes, com ênfase em sistemas oligotróficos amazônicos, são discutidos nesse capítulo da Tese.

1.3 A frugivoria e a ictiocoria em florestas alagáveis amazônicas

A interação dos peixes com o meio ambiente é refletida na dieta alimentar e fornece informações que permitem entender como as espécies são capazes de coexistir e explorar seus recursos dentro de um mesmo sistema (Winemiller, 1989). A análise de 62 estudos realizados entre os anos de 1910 e 2013 em áreas dos Neotrópicos evidenciou

que frutos e sementes de pelo menos 344 espécies são consumidos por 69 espécies de peixes (Correa et al., 2015). Outro estudo, realizado no Pantanal norte do estado do Mato Grosso mostrou que quatro espécies comuns de peixes frugívoros têm preferência por cerca de 74 espécies de frutos (Araujo et al., 2020). O conhecimento de pescadores de comunidades tradicionais que vivem às margens dos rios Negro, Tapajós e Tocantins, apontou a interação entre seis espécies de peixes e 92 espécies de plantas e detectou uma maior complexidade e especialização em áreas onde existe um maior número de Unidades de Conservação (Pereyra, 2023).

A frugivoria e dispersão de sementes por algumas espécies de peixes são favorecidas pela presença de adaptações anatômicas e fisiológicas, como dentes semelhantes a molares, intestinos longos e enzimas associadas com a digestão de carboidratos (Drewe et al., 2004). As interações entre peixes e plantas e a dispersão de sementes por estes animais, constituem alguns dos aspectos mais importantes da ecologia de ambientes alagáveis, particularmente quanto à influência dos peixes na viabilidade das sementes consumidas (Boedeltje et al., 2016; Weiss et al., 2016; 2022). Além das adaptações dos peixes, alguns estudos mostraram que a eficácia da ictiocoria aumenta com o tamanho corporal, devido ao maior consumo de frutos, tempo de retenção das sementes e padrões de movimento a longas distâncias (Anderson et al., 2011; Costa-Pereira et al., 2018). Espécies migratórias podem distribuir as sementes em grandes percursos e em direção contrária ao fluxo do rio, alcançando locais onde as sementes não poderiam ser transportadas por outros meios de dispersão, como a correnteza (Van der Pijl, 1972; Gootsberger, 1978; Goulding, 1980). Isto contribui para a alta diversidade e similaridade de espécies vegetais reportadas para as florestas alagáveis amazônicas (Wittmann et al., 2006; 2010).

Avaliar as contribuições dos dispersores de sementes com diversos comportamentos não é uma tarefa trivial. Entretanto, estudos com enfoque na Eficácia de Dispersão de Sementes (SDE, na sigla em inglês), tem aportado notável contribuição, por meio da combinação de componentes quantitativos (QC) e qualitativos (QL) das sementes nos processos de dispersão (Schupp et al., 2010). A abordagem de SDE foi proposta para avaliar a importância dos agentes de dispersão (Schupp, 1993), um enfoque especialmente interessante no contexto de sistemas com múltiplas espécies dispersoras de sementes, onde é esperado que múltiplos agentes de dispersão possam diferir em sua contribuição relativa aos dois componentes (QC e QL). Tem sido notado que um certo grau de redundância funcional é comum dentro de habitats e grupos de diferentes dispersores (Camargo et al., 2019), mas para peixes nada foi investigado quanto à SDE de espécies mais especializadas ou generalistas, o que pode subestimar o efeito da dispersão de plantas arbóreas de áreas alagáveis. O **Capítulo 2** desta Tese consiste em avaliar a Eficácia de Dispersão de Sementes consumidas por várias espécies de peixes que exploram uma mesma guilda trófica. Para isso, foi conduzida uma análise quantitativa (QC) das sementes presentes em tratos digestórios de peixes, avaliando sua viabilidade através do teste de tetrazólio, com o objetivo de inferir o papel potencial dos peixes como dispersores nas formações de florestas alagáveis de rios oligotróficos. Neste sentido, o consumo de frutos e sementes por peixes pode representar uma janela de oportunidade para colonização (Gottsberger, 1978; Goulding, 1980; Schupp, 1993), sobrevivência e estabelecimento das espécies de plantas de florestas alagáveis em novos habitats (Schupp et al., 1988).

Composta por esses dois capítulos, esta Tese foi focada nas seguintes vertentes de análises: Redes Tróficas e Efetividade de Dispersão de Sementes. Ambas as abordagens acrescentam um tipo de informação quantitativa e permitem avaliar de forma conceitual

como as diferentes espécies de peixes interagem com as plantas nos ecossistemas de florestas alagáveis amazônicas por meio do consumo de diversos itens alimentares, entre os quais, frutos e sementes, fontes vitais de recursos sazonais. Foram determinadas as espécies que desempenham papéis centrais e estruturam a comunidade ictífica dentro de uma rede trófica. Na perspectiva dos múltiplos dispersores e pensando além da ideia da síndrome de dispersão, foram identificadas as espécies que atuam de fato em papéis de destaque ou de forma complementar em uma escala investigativa da eficácia de ambos para a manutenção da estrutura das florestas alagáveis amazônicas.

2. ÁREA DE ESTUDO

2.1 Reserva de Desenvolvimento Sustentável Uatumã (RDS Uatumã).

O estudo foi conduzido em duas áreas de florestas de igapó localizadas na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Uatumã (RDS Uatumã), possui extensão de 424.430 hectares e está localizada a 330 km de Manaus, entre os municípios de São Sebastião do Uatumã e Itapiranga (2°0' - 2°40'S; 58°0' - 59°20'O), Amazônia Central, Brasil. Uma área de estudo está situada às margens do rio Uatumã (Área 1: 1°57'36,95" S e 59°28'21,94" O), e outra às margens do rio Abacate, tributário menor do rio Uatumã (Área 2: 1°55'27,46" S e 58°59'12,11" O) (Figura 1).

O rio Uatumã drena uma área de 69.500 km² de formação pré-cambriana do Escudo das Guianas (Melack & Hess, 2010) e é um afluente da margem esquerda do rio Amazonas. As áreas alagáveis do rio Uatumã são inundadas por um forte pulso de inundação sazonal (amplitude: 1 – 9 m), com altos níveis de água ocorrendo de abril a junho. A água do rio Uatumã é quimicamente semelhante à do rio Negro, o que pode ser atribuído à geologia e características do solo similares nessas áreas (Ríos-Villamizar et al., 2022). A inundação dinâmica dessa região é decorrente de um efeito de remanso

ligado ao pulso de inundação do canal principal do rio Amazonas (Kasper et al., 2014). O rio escoia principalmente por florestas de terra firme e solos podzólicos de areia branca, resultando em baixas cargas de nutrientes e sedimentos, sendo classificado como um rio amazônico de águas pretas (Junk et al., 2013). Desde 1987, o rio Uatumã foi represado pela usina hidrelétrica de Balbina, que resultou na criação de um reservatório com área de 4.437 km² a montante da barragem (Benchimol & Peres, 2015). A vegetação inundada do reservatório permanece em decomposição sob condições parcialmente anóxicas e ácidas, contribuindo para a formação de gases de efeito estufa (Kemenes et al., 2011). O regime hidrológico a jusante da barragem mudou com os níveis mínimos de água aumentando em 104 centímetros e os níveis máximos de água diminuindo em 94 centímetros após a construção (Assahira et al., 2017).

A foz do rio Abacate está localizada 95 km abaixo da barragem de Balbina. Sua floresta de igapó é praticamente intocada, com apenas uma pequena comunidade ribeirinha praticante da pesca de autoconsumo vivendo naquela área, e nenhuma outra forma de exploração histórica de recursos naturais foi relatada. Como componente da RDS Uatumã, a visita ao rio Abacate ocorre apenas com autorização prévia e apenas para atividades como a pesca esportiva, turismo ecológico e pesquisas científicas. Assim como no Rio Uatumã, a bacia hidrográfica do rio Abacate é dominada por planaltos e solos de areia branca e podzólica, resultando em baixas cargas de nutrientes e sedimentos. O rio Abacate apresenta características típicas de águas pretas, sendo ácida (pH médio = 4,7) com uma baixa carga de sedimentos em suspensão e nutrientes dissolvidos (Ríos-Villamizar et al., 2022). O seu curso segue a direção norte-sul, e estudos do Grupo PELD-MAUA apontam que o regime hidrológico desse rio é regular (Ríos-Villamizar et al. 2022). As áreas adjacentes ao rio são colonizadas por florestas de igapó, flanqueadas por florestas de terra firme (Lobo et al., 2019).

No interior da RDS Uatumã residem aproximadamente 415 famílias distribuídas em 20 comunidades (FAS, 2020). Os recursos naturais são utilizados pelos moradores por meio de sistemas de baixa intensidade de exploração da fauna e flora, regidos por um zoneamento regulatório, moldado ao longo de gerações; atualmente o ecoturismo e a pesca esportiva são importantes fontes de renda para a população ribeirinha local. O clima da região tem temperatura média anual de 27 °C e precipitação média de 2.077 mm (desvio padrão de ± 438 mm, entre os anos de 1975 - 2005), com uma estação chuvosa de dezembro a maio (Carneiro & Trancoso, 2007). O pico da estação chuvosa ocorre entre março e abril, e o período seco de julho a outubro; os meses mais secos são agosto e setembro.

A implantação da usina hidrelétrica (UHE) de Balbina no Rio Uatumã, na segunda metade da década 1980, foi marcada por uma série de impactos socioambientais e equívocos técnicos entre eles a inundação de terras indígenas Waimiri-Atroari e uma capacidade geradora instalada abaixo do planejado e insuficiente para abastecer a cidade de Manaus (Fearnside, 1990). A vegetação na área onde foi formado o lago não foi retirada antes do enchimento do reservatório, o que tornou a água poluída, ácida e imprópria para o consumo. Com isso, os moradores residentes ao longo da área do reservatório e em áreas a jusante da barragem sofreram impactos socioambientais severos. Durante o enchimento do reservatório o trecho a jusante secou completamente, impossibilitando aos ribeirinhos o acesso à água e à pesca; posteriormente, a água do reservatório e água liberada pelos vertedouros e turbinas e desprovida de oxigênio provocou a mortandade e inibição de restabelecimento de populações de peixes a montante e a jusante da barragem.

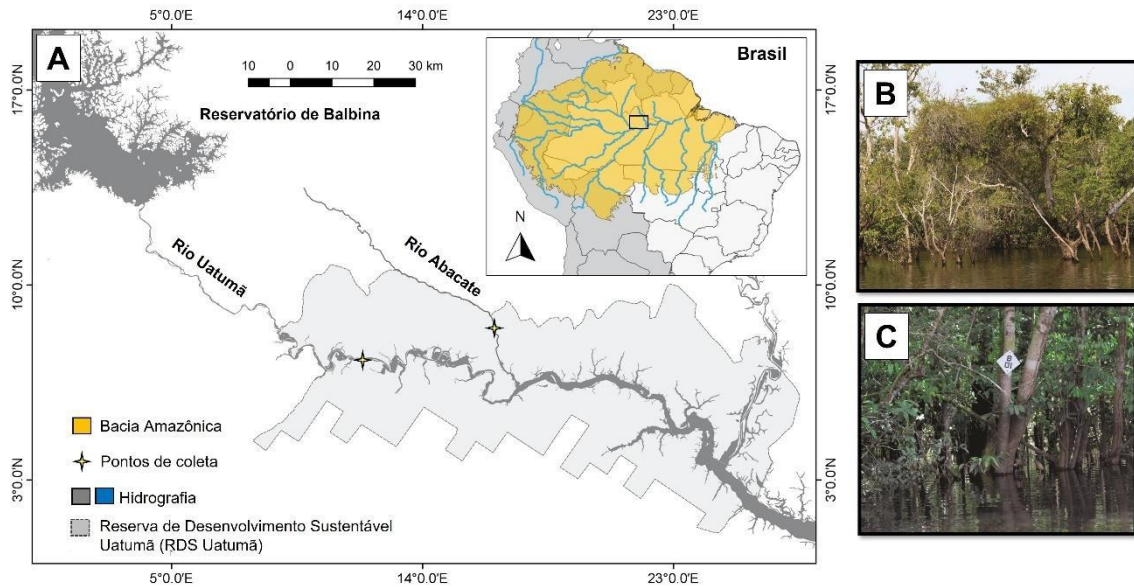


Figura 1. A) Mapa do estado do Amazonas com destaque para a Reserva de Desenvolvimento Sustentável Uatumã (RDS Uatumã) e áreas de estudo (marcadas com estrelas): floresta de igapó a jusante da barragem da Usina Hidrelétrica de Balbina no rio Uatumã (B), e floresta de igapó às margens do rio Abacate (C), Amazônia Central, Brasil.

2.2. Diversidade florestal dos sítios de estudo (rio Uatumã e rio Abacate).

A RDS Uatumã apresenta uma alta diversidade vegetal, com predominância das fisionomias de floresta densa de platô, campina/campinarana e igapó de águas pretas. No período anterior à construção da UHE Balbina, o Rio Uatumã apresentava o típico pulso de inundação monomodal, regular e previsível, com áreas ocupadas por vegetação específica compreendendo plantas lenhosas e herbáceas com uma grande tolerância ecológica a estresses sazonais de inundação e déficit hídrico (Junk et al., 2014). Após a implantação da barragem de Balbina houve alteração do ciclo hidrológico natural, o que acarretou a formação de inúmeras ilhas isoladas de floresta fragmentada de terra firme (Benchimol & Freitas, 2015) e causou mudanças na composição florística de árvores ao longo do trecho a jusante da barragem. Ao longo de mais de 10 anos o grupo PELDMAUA têm investigado a composição das florestas de igapó em parcelas estabelecidas

dentro de áreas adjacentes ao rio Uatumã e ao rio Abacate. Alguns levantamentos realizados por no âmbito desse projeto mostraram que as espécies arbóreas mais abundantes, especialmente em áreas de topografia baixa do igapó do rio Uatumã, são: *Pouteria elegans*, (Sapotaceae), *Amanoa oblongifolia* (Phyllanthaceae), *Mabea nitida* (Euphorbiaceae), *Handroanthus barbatus* (Bignoniaceae), *Leptolobium nitens* (Papilinoideae). Para as áreas de topografia baixa do igapó do rio Abacate as espécies mais comuns são: são *Pouteria pachyphylla* (Sapotaceae), *Elvasia calophyllea* (Ochnaceae), *Couratari* cf. *tenuicarpa* (Lecythidaceae), *Manilkara bidentata* (Sapotaceae) e *Swartzia laevicarp* (Fabaceae), entre outras (Schöngart et al., 2021).

Ao longo de um gradiente topográfico (igapó baixo, médio e alto), Rocha et al. (2019) verificaram que a riqueza de plântulas de espécies arbóreas é negativamente correlacionada com inundações em áreas de igapó amostradas no rio Uatumã e no rio Abacate, onde à medida que as inundações diminuem, a riqueza aumenta. Além disso, a maioria das parcelas em trechos do rio Uatumã (baixo e médio) possui baixa riqueza de espécies em comparação com as áreas do rio Abacate. Para áreas de topografias elevadas (igapó alto), onde a inundação ocorre durante período e extensão menores, muitas espécies presentes em florestas de terra firme adjacentes podem se estabelecer. Lobo e colaboradores (2019) investigaram a ocorrência de indivíduos jovens (DAP < 5 cm) dentro dessas áreas de estudo e verificaram que as enchentes na floresta de igapó baixo aumentam a dominância de algumas espécies adaptadas a longos períodos de inundação, enquanto em áreas no rio Abacate a composição da floresta exibe uma rotatividade de espécies ao longo do gradiente de inundação. Além disso, também descobriram que as florestas de igapó alto do rio Uatumã apresentam atualmente uma maior similaridade florística com a floresta de terra firme, devido à supressão das inundações sazonais às quais a área estava sujeita.

Especialmente em áreas de topografias baixas (igapó baixo) a jusante da barragem, a mortalidade de *Macrobium acaciifolium* (Fabaceae) é resultante de inundações permanentes, ultrapassando a capacidade de tolerância desta espécie às condições anóxicas e, provavelmente, de muitas outras também (Assahira et al., 2017). A lenta decomposição da biomassa morta e inundada sob condições anaeróbicas quase constantes provavelmente resultará no aumento das emissões de CO₂ e CH₄ (Resende et al., 2019). Botía et al. (2020) detectaram o aumento noturno de emissões de CH₄, que provavelmente se origina das árvores mortas em regiões de igapó. Um conjunto de impactos sociais e ambientais devido à modificação da estrutura e funcionamento ecológico das áreas adjacentes ao canal principal do rio Uatumã estão sumarizados em Schöngart e colaboradores (2021).

2.3. Escolha da abordagem utilizada neste trabalho

Estudando subpopulações do peixe piscívoro *Cichla temensis* (tucunaré) em áreas a jusante do rio Uatumã, com o pulso de inundação alterado pela hidrelétrica de Balbina, e no rio Jatapu, um afluente do rio Uatumã não afetado diretamente pela UHE Balbina, Aguiar-Santos et al. (2022) descobriram que a população de *C. temensis* do Jatapu teve uma largura de nicho menor que a de *C. temensis* do rio Uatumã e que essa alteração é atribuída à diferença na disponibilidade de fontes de presas entre esses dois rios, decorrente da fragmentação do rio Uatumã pela barragem da hidrelétrica de Balbina. Entretanto, praticamente não há estudos com uma abrangência maior, analisando as cadeias tróficas envolvendo peixes de diversas guildas tróficas comparando o rio Uatumã a tributários não afetados por essa ação antrópica. A única exceção parece ser o estudo de Costa (2021), que comparou a comunidade de peixes nos rios Uatumã e Abacate (não afetado pelo barramento) e verificou que, ao contrário do esperado, houve maior biomassa

e diversidade de peixes no rio Uatumã, no entanto, o número de espécies pertencentes às diferentes guildas tróficas nos dois rios não apresentou diferença significativa.

Em resultados prévios desta Tese, considerando as abundâncias relativamente baixas de diversas espécies de peixes nas duas áreas de estudo, bem como a conexão direta e permanente entre os dois rios, na abordagem de redes tróficas desenvolvida optou-se por agrupar os dados obtidos nas duas áreas de estudo (Uatumã e Abacate), de forma a oferecer respostas mais robustas em nível de comunidade. Neste sentido, o conjunto de análises deste estudo apresenta uma imagem instantânea da comunidade de peixes na porção da bacia do rio Uatumã a jusante da barragem da UHE Balbina.

3. OBJETIVO GERAL

Investigar o uso de recursos alimentares oriundos das florestas alagáveis para a comunidade ictíica, e avaliar as implicações ecológicas dos padrões de consumo de frutos e sementes para as espécies de peixes e plantas em um sistema oligotrófico de águas pretas.

4. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

A Tese foi dividida em 2 capítulos, onde o **Capítulo 1** enfoca a dieta da comunidade de peixes e sua relação com a sazonalidade do pulso de inundação e o consumo de recursos alimentares fornecidos pela floresta alagável. O **Capítulo 2** avalia a contribuição na dispersão de sementes pelas espécies mais representativas da assembleia de peixes que consomem este tipo de recurso.

Objetivos específicos do Capítulo 1:

1. Descrever e modelar a estrutura da rede alimentar da comunidade ictíica.
2. Identificar os parâmetros e as principais espécies de peixes que estruturam a rede trófica e avaliar as implicações dessas descobertas para a manutenção da integridade ecológica do ecossistema de igapó.

Objetivo específico do Capítulo 2:

3. Identificar as espécies mais representativas da assembleia de peixes que consomem frutos e/ou sementes e avaliar o papel dessas espécies na efetividade de dispersão de sementes em ecossistemas de igapó.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Agostinho, A. A., & Benedito-Cecilio, E. (1992). Situação atual e perspectivas da ictiologia no Brasil. Maringá: Eduem.

Araújo-Lima, C. A. R. M. & Goulding, M. (1997). So fruitful a fish: ecology, conservation and aquaculture of the Amazon's tambaqui. Columbia University Press. New York. 191 p.

Araújo-Lima, C. A. R. M., Agostinho, A. A., & Fabré, N. N. (2018). Trophic aspects of fish communities in Brazilian rivers and reservoirs.

Adis, J., & Junk, W. J. (2002). Terrestrial invertebrates inhabiting lowland river floodplains of Central Amazonia and Central Europe: a review *Freshwater Biology*, 47(4), 711-731.

Albrecht, M. P., & Caramaschi, E. P. (2003). Feeding ecology of *Leporinus friderici* (Teleostei; Anostomidae) in the upper Tocantins River, Central Brazil, before and after installation of a hydroelectric plant. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 38(1), 33-40.

Anderson, J.T, Nuttle T, Saldãna Rojas J.S., Pendergast, T.H., Flecker, A.S. (2011). Extremely long-distance seed dispersal by an overfished Amazonian frugivore. *Proc. Biol Sci* 278:3329–3335.

Assahira, C., Piedade, M. T. F., Trumbore, S. E., Wittmann, F., Cintra, B. B. L., Batista, E. S., ... & Schöngart, J. (2017). Tree mortality of a flood-adapted species in response of hydrographic changes caused by an Amazonian river dam. *Forest ecology and Management*, 396, 113-123.

Ayes Rivera, I., Armijos Cardenas, E., Espinoza-Villar, R., Espinoza, J. C., Molina-Carpio, J., Ayala, J. M., ... & Filizola, N. (2019). Decline of fine suspended sediments in the Madeira river basin (2003–2017). *Water*, 11(3), 514.

Almeida, R. M., Hamilton, S. K., Rosi, E. J., Barros, N., Doria, C. R., Flecker, A. S., ... & Roland, F. (2020). Hydropeaking operations of two run-of-river mega-dams alter downstream hydrology of the largest Amazon tributary. *Frontiers in Environmental Science*, 8, 120.

Araujo, J. M., Correa, S. B., Anderson, J., & Penha, J. (2020). Fruit preferences by fishes in a Neotropical floodplain. *Biotropica*, 52, 1131-1141. 463

Aguiar-Santos, J., DeHart, P. A., Forsberg, B. R., & Freitas, C. E. (2022). Isotopic niche alteration of a predator fish in a dammed Amazonian black water river. *Journal of Fish Biology*, 101(6), 1530-1539.

Blüthgen, N. (2010). Why network analysis is often disconnected from community ecology: a critique and an ecologist's guide. *Basic and Applied Ecology*, 11(3), 185-195.

Benchimol, M., & Peres, C. A. (2015). Widespread Forest vertebrate extinctions induced by a mega hydroelectric dam in lowland Amazonia. *PLoS One*, 10, e0129818.

Boccaletti, S., Bianconi, G., Criado, R., Del Genio, C. I., Gómez-Gardenes, J., Romance, M., ... & Zanin, M. (2014). The structure and dynamics of multilayer networks. *Physics Reports*, 544(1), 1-122.

Boedeltje, G., Jongejans, E., Spanings, T., & Verberk, W. C. (2016). Effect of gut passage in fish on the germination speed of aquatic and riparian plants. *Aquatic Botany*, 132, 12-16.

Botía, S., Gerbig, C., Marshall, J., Lavric, J. V., Walter, D., Pöhlker, C., ... & Acevedo, O. C. (2020). Understanding nighttime methane signals at the Amazon Tall Tower Observatory (ATTO). *Atmospheric Chemistry and Physics*, 20(11), 6583-6606.

Carneiro, A., & Trancoso, R. (2007). Levantamento do Meio Físico da Reserva de Desenvolvimento Sustentável da RDS do Uatumã. Manaus, Brazil: Instituto de Conservação e Desenvolvimento Sustentável do Amazonas (IDESAM).

Camargo, P. H., Rodrigues, S. B., Piratelli, A. J., Oliveira, P. S., & Christianini, A. V. (2019). Interhabitat variation in diplochory: Seed dispersal effectiveness by birds and ants differs between tropical forest and savanna. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 38, 48-57.

Claro-Jr, L. H. (2003). A influência da floresta alagada na estrutura trófica de comunidades de peixes em lagos de várzea da Amazônia Central. Dissertação de Mestrado, INPA/UFAM. Manaus, Amazonas. 61 pp.

Correa, S. B., Crampton, W. G. R., Chapman, L. J., & Albert, J. S. (2008). A comparison of flooded forest and floating meadow fish assemblages in an upper Amazon floodplain. *Journal of Fish Biology*, 72(3), 629-644.

Correa S. B., & Winemiller K. O. (2014). Niche partitioning among frugivorous fishes in response to fluctuating resources in the Amazonian floodplain forest. *Ecology* 95: 210–224.

Correa, S. B., Costa-Pereira, R., Fleming, T., Goulding, M., & Anderson, J. T. (2015). Neotropical fish–fruit interactions: eco-evolutionary dynamics and conservation. *Biological Reviews*, 90 (4), 1263-1278.

Costa-Pereira, R., Lucas, C., Crossa, M., Anderson, J. T., Albuquerque, B. W., Dary, E. P., & Correa, S. B. (2018). Defaunation shadow on mutualistic interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(12).

Costa, G. D. S. (2021). Interações entre peixes e plantas em áreas alagáveis amazônicas antropizadas. Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Biologia e Água Doce e Pesca Interior (BADPI) do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). pp. 101.

Costa, I. D. D., & Nunes, N. N. D. S. (2022). Niche partitioning of two piscivorous fish species in a river in the western Brazilian Amazon. *Iheringia. Série Zoologia*, 112.

Drewe, K. E., Horn, M. H., Dickson, K. A., Gawlicka, A. (2004). Insectivore to frugivore: ontogenetic changes in gut morphology and digestive enzyme activity in the characid fish *Brycon guatemalensis* from Costa Rican rain forest streams. *J Fish Biol.*; 64(4):890-902.

Dambacher, J. M., Young, J. W., Olson, R. J., Allain, V., Galván-Magaña, F., Lansdell, M. J., ... & Duffy, L. M. (2010). Analyzing pelagic food webs leading to top predators in the Pacific Ocean: a graph-theoretic approach. *Progress in Oceanography*, 86(1-2), 152-165.

Díaz-Castelazo, C., Guimaraes Jr, P. R., Jordano, P., Thompson, J. N., Marquis, R. J., & Rico-Gray, V. (2010). Changes of a mutualistic network over time: reanalysis over a 10-year period. *Ecology*, 91(3), 793-801.

Dáttilo, W., Marquitti, F. M., Guimarães Jr, P. R., & Izzo, T. J. (2014). The structure of ant-plant ecological networks: is abundance enough? *Ecology*, 95 (2), 475-485.

Dagosta, F. C., & De Pinna, M. (2019). The fishes of the Amazon: distribution and biogeographical patterns, with a comprehensive list of species. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 2019(431), 1-163.

Danet, A., Mouchet, M., Bonnaffé, W., Thébault, E., & Fontaine, C. (2021). Species richness and food-web structure jointly drive community biomass and its temporal stability in fish communities. *Ecology Letters*, 24(11), 2364-2377.

Duponchelle, F., Isaac, V. J., Rodrigues Da Costa Doria, C., Van Damme, P. A., Herrera-r, G. A., Anderson, E. P., ... & Castello, L. (2021). Conservation of migratory fishes in the Amazon basin. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 31(5), 1087-1105.

Elton, C. S. (1927). *Animal ecology*. Sidgewick and Jackson, New York. 207pp.

FAS (2017). Fazendo a Floresta valer mais em pé do que derrubada: atlas do desenvolvimento sustentável de comunidades ribeirinhas do Amazonas: 2010–2017. Manaus, Brazil: Fundação Amazonas Sustentável (FAS).

Fittkau, E. J., & Klinge, H. (1973). On biomass and trophic structure of the central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica*, 2-14.

Ferreira, E. J. G. (1993). Composição, distribuição e aspectos ecológicos da ictiofauna de um trecho do rio Trombetas, na área de influência da futura UHE Cachoeira Porteira, Estado do Pará, Brasil. *Acta Amazonica*, 23, 1-89.

Fagan, W. F. (2002). Connectivity, fragmentation, and extinction risk in dendritic metapopulations. *Ecology*, 83(12), 3243-3249.

Ferreira, L.V., Almeida, S.S., Parolin, P. (2010). Amazonian white and black water floodplain forests in Brazil: large differences on a small scale. *Ecotropica*, 16:31-41.

Fearnside, P. M. (1990). A Hidrelétrica de Balbina: O Faraonismo Irreversível Versus O Meio Ambiente Na Amazonia.

Fearnside, P. M. (2016). Greenhouse gas emissions from Brazil's Amazonian hydroelectric dams. *Environmental Research Letters*, 11(1), 011002.

Finlayson, C., Milton, G. R., Prentice, R. C., & Davidson, N. (Eds.) (2018). The Wetland Book II: Distribution, Description and Conservation. Springer.

Gottsberger, G. (1978). Seed dispersal by fish in the inundated regions of Humaitá, Amazonia. *Biotropica*, 170-183.

Goulding, M. (1980). The fishes and the forest. Explorations in Amazonian natural history. University of California Press, Berkeley, CA, USA. 280pp.

Goulding, M., Carvalho, M. L., & Ferreira, E. J. G. (1988). Rio Negro: rich life in poor water. Hague, The Netherlands.

Grenouillet, G., Pont, D., & Seip, K. L. (2002). Abundance and species richness as a function of food resources and vegetation structure: juvenile fish assemblages in rivers. *Ecography*, 25(6), 641-650.

Grant E.H.C., Lowe, W. H., Fagan, W. F. (2007). Living in the branches: population dynamics and ecological processes in dendritic networks. *Ecology Letters* 10, 165– 175.

Gopal, B. (2013) Future of wetlands in tropical and subtropical Asia, especially in the face of climate change. *Aquatic Science* 75, 39–61.

González-Bergonzoni, I., D'Anatro, A., Vidal, N., Stebniki, S., Tesitore, G., Silva, I., & Teixeira de Mello, F. (2019). Origin of fish biomass in a diverse subtropical river: An allochthonic-supported biomass increase following flood pulses. *Ecosystems*, 22(8) 1736–1753.

Junk, W. J., Bayley, P. B., & Sparks, R. E. (1989). The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, 106(1), 110-127.

Junk, W. J. & Nunes de Mello, J. A. S. (1990). Impactos ecológicos das represas hidrelétricas na bacia amazônica brasileira. *Estudos Avançados*, 8, 126–143.

Junk, W. J., & Piedade, M. T. F. (1997). Plant life in the floodplain with special reference to herbaceous plants. The Central Amazon floodplain: Ecology of a pulsing system, 147-185.

Junk, W. J. (1997). General aspects of floodplain ecology with special reference to Amazonian floodplains. Pp. 3-20. In: W. J. Junk, (Ed.). The Central Amazon Floodplain, Ecology of a Pulsing System. Berlin, Springer-Verlag, 525p.

Jordán, F., & Scheuring, I. (2002). Searching for keystones in ecological networks. *Oikos*, 99 (3), 607-612.

Johnson, P. T. J., Olden, J. D., & Zanden, M. J. V. (2008). Dam invaders: Impoundments facilitate biological invasions into freshwaters. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6, 357–363.

Junk, W. J., Piedade, M. T., Wittmann, F., Schöngart, J., & Parolin, P. (Eds.). (2010). Amazonian floodplain forests: ecophysiology, biodiversity and sustainable management (Vol. 210). Springer Science & Business Media.

Junk, W. J., Piedade, M. T. F., Schöngart, J., Cohn-Haft, M., Adeney, J. M., & Wittmann, F. (2011). A classification of major naturally-occurring Amazonian lowland wetlands. *Wetlands*, 31, 623-640.

Junk, W. J., S., Finlayson, C. M., Gopal, B., Květ, J., Mitchell, S. A., ... & Robarts, R. D. (2013). Current state of knowledge regarding the world's wetlands and their future under global climate change: a synthesis. *Aquatic Sciences*, 75, 151-167.

Kasper, D. (2014). Dinâmica sazonal de metilmercúrio em ecossistemas fluviais amazônicos. Ph. D. Thesis, INPA, Manaus, AM.

Kubitzki, K. (1989). The ecogeographical differentiation of Amazonian inundation forests. *Pl. Syst. Evol.* 162: 285 -304

Kubitzki, K., & Ziburski, A. (1994). Seed dispersal in flood plain forests of Amazonia. *Biotropica*, 30-43.

Kemenes, A., Forsberg, B. R., & Melack, J. M. (2011). CO₂ emissions from a tropical hydroelectric reservoir (Balbina, Brazil). *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 116(G3).

Keppeler, F. W., & Winemiller, K. O. (2020). Can ancestry and morphology be used as surrogates for species niche relationships? *Ecology and Evolution*, 10 (13), 6562-6578.

Lees, A. C., Peres, C. A., Fearnside, P. M., Schneider, M., & Zuanon, J. A. (2016). Hydropower and the future of Amazonian biodiversity. *Biodiversity and Conservation*, 25, 451-466.

Lowe-McConnell, R. H. (1969). Speciation in tropical freshwater fishes. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1(1-2), 51-75.

Lowe-McConnell, R. H. (1987). Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge, University Academic Press, p. 382.

Lobo, G. S., Wittmann, F., & Piedade, M. T. F. (2019). Response of black water floodplain (igapo) forests to flood pulse regulation in a dammed Amazonian river. *Forest Ecology and Management*, 434, 110–118.

MacArthur, R. H., & Pianka, E. R. (1966). On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*, 100(916), 603-609.

MEA (Millennium Ecosystem Assessment) (2005) Ecosystems and human well-being: wetlands and water synthesis. World Resources Institute, Washington, DC.

Maavara, T., Lauerwald, R., Regnier, P., & Van Cappellen, P. (2017). Global perturbation of organic carbon cycling by river damming. *Nature Communications*, 8(1), 15347.

Mérona, B. de, R. Vigouroux & V. Horeau. (2003). Changes in food resources and their utilization by fish assemblages in a large tropical reservoir in South America (Petit-Saut dam, French Guiana). *Acta Oecologica*, 24: 147-156.

Melo, T., Torrente-Vilara, G., & Röpke, C. P. (2019). Flipped reducetarianism: A vegan fish subordinated to carnivory by suppression of the flooded forest in the Amazon. *Forest Ecology and Management*, 435, 138-143.

Narayanan N. C. & Chourey, J. (2011) Governança ambiental: conceito, complexidade e uma ilustração. Em: Gunawardena, N., Gopal, B., Kotagama, H. (eds) Ecossistemas e gestão integrada de recursos hídricos no sul da Ásia. Routledge Publishers, Nova Delhi, pp 302–337.

Prance, G. T. (1979). Notes on the vegetation of Amazonia III. The terminology of Amazonian Forest subject to inundation. *Brittonia*, 31: 26-38.

Parolin, P. (2002) Submergence tolerance versus escape from submergence: Two strategies of seedling establishment in Amazonian floodplains. *Environ. Exp. Bot.* 48, 177–186.

Parolin, P. & Wittmann, F. (2010). Struggle in the flood: tree responses to flooding stress in four tropical floodplain systems. *AoB PLANTS*, Volume 2010, 2010, plq003.

Peterson, C. C., Keppeler, F. W., Saenz, D. E., Bower, L. M., & Winemiller, K. O. (2017). Seasonal variation in fish trophic networks in two clear-water streams in the Central Llanos region, Venezuela. *Neotropical Ichthyology*, 15.

Pelicice, F. M., & Castello, L. (2021). A political tsunami hits Amazon conservation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 31(5), 1221-1229.

Pereyra, P. E. R., Hallwass, G., Begossi, A., Giacomini, L. L., & Silvano, R. A. M. (2023). Fishers' Knowledge Reveals Ecological Interactions Between Fish and Plants in High Diverse Tropical Rivers. *Ecosystems*, 1-13.

Raoelinjanakolona, N. N., Ramananjato, V., Andrianarimisa, A., Andrianiaina, A. F., Nantenaina, R. H., & Razafindratsima, O. H. (2023). Fragile plant-frugivore interaction networks in tropical forest edges. *Biological Conservation*, 277, 109822.

Reis, V., Hermoso, V., Hamilton, S. K., Ward, D., Fluet-Chouinard, E., Lehner, B., & Linke, S. (2017). A global assessment of inland wetland conservation status. *Bioscience*, 67(6), 523-533.

Resende, A. F., Schöngart, J., Streher, A. S., Ferreira-Ferreira, J., Piedade, M. T. F., & Silva, T. S. F. (2019). Massive tree mortality from flood-pulse disturbances in Amazonian floodplain forests: The collateral effects of hydropower production. *Science of the Total Environment*, 659, 587–598.

Ríos-Villamizar, E. A., Lopes, A., da Silva, M. D. S. R., dos Santos, N. A. S., Oliveira, R., Calazães, R. M., ... & Junk, W. J. (2022). Water chemistry of rivers and streams from the Jaú and Uatumã basins in central Brazilian Amazon. *Sustainable Water Resources Management*, 8(4), 117.

Rooney, N., McCann, K. S., & Moore, J. C. (2008). A landscape theory for food web architecture. *Ecology Letters*, 11(8), 867-881.

Rocha, M., Assis, R. L., Piedade, M. T. F., Feitosa, Y. O., Householder, J. E., Lobo, G. S., ... Wittmann, F. (2019). Thirty years after Balbina Dam: Diversity and floristic composition of the downstream floodplain forest, Central Amazon, Brazil. *Ecohydrology*, 12, e2144.

Stallard, R. F., & Edmond, J. M. (1983). Geochemistry of the Amazon: 2. The influence of geology and weathering environment on the dissolved load. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 88 (C14), 9671-9688.

Santos, G. M., Ferreira, E. J. G. (1999). Peixes da bacia Amazônica. In: Lowe-McConnell, R. H. Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais. Tradução de Anna Emília A. M. Vazzoler; Angelo Antonio Agostinho; Patrícia T. M. Cunningham. São Paulo: EDUSP, p. 345-354. Título original: Ecological studies in tropical fish communities.

Santos, G. M., Ferreira, E., Zuanon, J. (2006) Peixes comerciais de Manaus. Manaus: IBAMA -AM, Provárzea, 144p.

Sousa, R. G., & Freitas, C. E. D. C. (2008). The influence of flood pulse on fish communities of floodplain canals in the Middle Solimões River, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 6, 249-255.

Santos, S.A., Abreu, U.G.P., Tomich, T. R., Comastri Filho, J. A. (2009). Traditional beef cattle ranching and sustainable production in the Pantanal. In: Junk, W. J.; Da Silva, C. J.; Nunes Da Cunha, C. e Wantzen, K. M. (Org.). The Pantanal: Ecology, biodiversity and sustainable management of a large neotropical seasonal wetland. Sofia-Moscou: PENSOFT Publishers.

Schupp, E.W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 107/108: 15–29.

Schupp, E. W., Jordano, P., & Gómez, J. M. (2010). Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist*, 188 (2), 333-353.

Sioli, H. (1984). The Amazon and its main affluents: Hydrography, morphology of the river courses, and river types. (Eds): H. Sioli (Ed.). The Amazon: limnology and landscape ecology of a might tropical river and its basin. Dr. W. Junk Publ., Dordrecht, The Netherlands. Cap 5. p.127-165.

Schöngart, J., Piedade, M.T.F., Ludwigshausen, S., Horna, V., Worbes, M. (2002). Phenology and stem growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests. *Journal of Tropical Ecology* 18, 581-597.

Tonella, L. H., Ruaro, R., Daga, V. S., Garcia, D. A. Z., Vitorino, O. B., Lobato-de Magalhães, T., ... & Carmassi, G. R. (2023). Neotropical Freshwater Fishes: A dataset of occurrence and abundance of freshwater fishes in the Neotropics.

Van der Pijl (1972). Principles of Dispersal in Higher Plants. Springer Verlag. Ed 2°. New York. p.162.

Waldhoff, D.; Sant-Paul, U.; Furch, B. (1996). Value of fruits and seeds from the floodplain forests of central Amazonia as food resource for fish. *Ecotropica*, 2:143-156.

Weiss, B., Zuanon, J. A., & Piedade, M. T. (2016). Viability of seeds consumed by fishes in a lowland forest in the Brazilian Central Amazon. *Tropical Conservation Science*, 9(4), 1940082916676129.

Weiss, B., Costa, G., Correa, S. B., Zuanon, J., & Piedade, M. T. F. (2022). Does the consumption of pioneer-tree seeds from flooded forests by freshwater sardines affect seed germination? *Acta Oecologica*, 117, 103850.

Weiss, B., D. Santana, F., Petene Calvi, G., Costa, G., Zuanon, J., & Piedade, M. T. F. (2023). Effectiveness of fish assemblage as seed dispersers in Amazon oligotrophic flooded forests. *Austral Ecology*.

Winemiller, K. O. (1989). Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia*, 225-241.

Wittmann, F., Junk, W. J., & Piedade, M. T. (2004). The várzea forests in Amazonia: flooding and the highly dynamic geomorphology interact with natural forest succession. *Forest ecology and Management*, 196 (2-3), 199-212.

Wittmann, F., Schöngart, J., Montero, J. C., Motzer, T., Junk, W. J., Piedade, M. T. F., Queiroz, H. L., Worbes, M. (2006) Tree species composition and diversity gradients in white-water forests across the Amazon basin. *Journal of Biogeography*, 33, 1334–1347.

Wittmann, F., Schöngart, J., & Junk, W. J. (2010). Phytogeography, species diversity, community structure and dynamics of Amazonian floodplain forests. In W. J. Junk, M. T. F. Piedade, F. Wittmann, J. Schöngart, & P. Parolin (Eds.), *Central Amazonian floodplain forests: Ecophysiology, biodiversity and sustainable management. Ecological Studies*. (Vol. 210, pp. 61–104). Dordrecht, Heidelberg, London, New York: Springer Verlag.

Wittmann, F., Householder, E., Piedade, M. T., de Assis, R. L., Schöngart, J., Parolin, P., & Junk, W. J. (2013). Habitat specificity, endemism and the neotropical distribution of Amazonian white-water floodplain trees. *Ecography*, 36(6), 690-707.

Wittmann, F., & Junk, W. J. (2016). The Amazon river basin. *The Wetland book II: Distribution, description and conservation*, 1-16.

Wittmann, F., Householder, J. E., Piedade, M. T. F., Schöngart, J., Demarchi, L. O., Quaresma, A. C., & Junk, W. J. (2022). A Review of the Ecological and Biogeographic Differences of Amazonian Floodplain Forests. *Water*, 14 (21), 3360.

Worbes, M. (1997). The forest ecosystem of the floodplains. In *The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System*. Ecological Studies 126; Junk, W.J., Ed.; Springer: Berlin/Heidelberg, Germany; pp. 223–266.

Wootton, R. J. (1999). *Ecology of teleost fishes*, 2nd edn. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Woodward, G., Ebenman, B., Emmerson, M., Montoya, J. M., Olesen, J. M., Valido, A., & Warren, P. H. (2005). Body size in ecological networks. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(7), 402-409.



Modularidade, especialização e centralidade estruturam a rede alimentar ictícia em uma bacia hidrográfica tropical oligotrófica, Amazônia Central

Bianca Weiss, Fernanda Vieira Costa, Flavia Santana, Viviane Klein, Aline Lopes, Gilvan Costa, Jochen Schöngart, Florian Wittman, Flávia Durgante, Jansen Zuanon e Maria Teresa Fernandez Piedade.

Artigo formatado segundo as normas da *Acta Amazonica*

RESUMO

Durante o período de águas altas na Bacia Amazônica, numerosas espécies de peixes adentram as florestas alagáveis em busca de abrigo, local para reprodução e recursos alimentares. As características das espécies e a oferta de alimentos dentro desses ambientes sazonais provavelmente moldam a estrutura trófica e a composição da comunidade de peixes, no entanto, raramente essa dinâmica foi estudada dentro de um contexto de redes tróficas. Aqui utilizamos um modelo de rede trófica multicamadas para testar quais são os tipos de alimentos mais importantes na estruturação da comunidade de peixes nas planícies alagáveis. Exploramos a relação entre o tamanho do corpo, o número de indivíduos, a categoria trófica e o uso de diferentes fontes de recursos alimentares pelas espécies de peixes. Para tal, avaliamos a dieta alimentar da assembleia de peixes capturados em florestas alagáveis de dois rios oligotróficos (igapós), conectados entre si (rio principal e afluente) na bacia do rio Uatumã a jusante da UHE de Balbina, Amazônia Central. Diferentemente dos estudos teóricos que sugerem que a estabilidade das comunidades ecológicas depende em grande parte da força das interações entre predadores e suas presas, nós hipotetizamos que a principal força que estrutura as cadeias tróficas nas áreas de igapó é a oferta de alimentos de origem alóctone pela floresta alagável. Nós encontramos que a topologia da rede trófica é influenciada pelo tamanho e abundância das espécies de peixes e pela composição da vegetação ribeirinha, que fornece uma ampla variedade de frutos e sementes que são consumidos diretamente pelos peixes durante a enchente. Mesmo espécies de médio a grande porte e consideradas predadoras, como as piranhas (Serrasalminae) passam a consumir predominantemente frutos e sementes nas florestas alagadas de igapó. A previsibilidade sazonal e a abundância desses recursos conferem estabilidade às redes tróficas e reforçam a importância da conectividade lateral nas zonas de transição aquáticas-terrestres das terras baixas

amazônicas. Estas informações podem servir de apoio a estratégias de gestão de recursos naturais e fornecem subsídios para ações de conservação e manejo de estoques pesqueiros e da biodiversidade de áreas alagáveis na Amazônia.

Palavras-chave: Florestas alagáveis amazônicas, peixes, plantas, interações tróficas, redes ecológicas, águas pretas, frugivoria.

INTRODUÇÃO

A Bacia Amazônica está submetida ao pulso de inundação anual, previsível, monomodal e de alta amplitude, o qual é um regime de vazão natural (Junk & Furch, 1989) que sustenta os principais processos ecológicos ao longo dos grandes rios e suas planícies alagáveis. Essa extensa trama de rios abriga a maior riqueza de espécies de peixes de água doce do mundo (Jézéquel et al., 2020), com mais de 2.700 espécies válidas, sendo cerca de 72% endêmicas (Dagosta & de Pinna, 2019). Diversas destas espécies realizam movimentos migratórios laterais, sazonais e sincronizados com o pulso de inundação entre os canais dos rios e os ambientes de florestas alagáveis (Winemiller & Jepsen, 1998; Arrington & Winemiller, 2006). O entendimento dos padrões que influenciam a presença das espécies de peixes dentro das florestas alagáveis e em suas áreas marginais é fundamental para a conservação e o manejo desses ecossistemas. Estudos relatam que a heterogeneidade e a complexidade dos habitats que se formam devido à conexão entre a floresta e os rios (Ayres et al., 1996; Junk et al., 2010) e a dinâmica do pulso de inundação (Lowe-McConnell, 1969) afetam diretamente a disponibilidade de recursos à comunidade aquática (Gottsberger, 1978), com potenciais efeitos na estruturação das redes tróficas locais.

Os habitats dentro das florestas alagáveis proporcionam alimentação, refúgio e ambientes adequados para reprodução de peixes e uma elevada diversidade de outros organismos aquáticos (McConnell e Lowe-McConnell, 1987). Arantes et al. (2018) demonstraram que os padrões espaciais da biodiversidade de peixes na planície de inundação do rio Amazonas foram fortemente associados à cobertura florestal. Entender os mecanismos que determinam a dominância ecológica das espécies dentro dos ecossistemas, ou seja, a alta capacidade de uma espécie para competir com outra devido ao seu grande tamanho, população ou produtividade, é um objetivo central na Ecologia

(DeMaynadier, 1994). Os estudos de redes alimentares representam um ponto de partida muito útil para a análise teórica da organização de comunidades. Embora complexas, as redes ecológicas, apresentam padrões bem definidos onde os mecanismos ecológicos subjacentes a elas prometem uma melhor compreensão da relação entre complexidade e estabilidade ecológica (Montoya et al., 2006; 2009), auxiliando assim, na identificação de padrões de interações entre as espécies (Bascompte et al., 2003), e na inferência sobre a dinâmica ecológica e evolutiva de um sistema (Delmas et al., 2019; Guimarães, 2020). Métodos comumente usados para descrever a organização de redes bipartidas (Dormann, 2008) permitem avaliar como a presença ou ausência de uma determinada espécie pode alterar a organização da rede como um todo (Guimarães et al., 2011). A análise de redes multicamadas (Kivelä, 2014) fornece uma visão da estrutura natural de ecossistemas complexos e permite especificamente diferenciar e modelar as “camadas” e a conectividade "intercamadas". Esta abordagem facilita a pesquisa em sistemas heterogêneos de alta dimensão na natureza (Costa et al., 2015; Piloosof et al., 2017; Coelho et al., 2022), tais como as redes alimentares que envolvem comunidades ictíicas em ambientes tropicais hiperdiversos.

As interações tróficas que ocorrem dentro de uma rede alimentar podem ser avaliadas por meio de métricas relacionadas a conceitos amplamente utilizados na Ecologia, como modularidade, conectância, aninhamento, grau e especialização (Bascompte & Jordano 2007, Blüthgen et al., 2008). Estes descritores de rede são biologicamente significativos porque, em conjunto, descrevem a similaridade de interações baseadas na disponibilidade de recursos e o grau de partição de nichos. No entanto, estes não são suficientes para fornecer informações sobre a influência relativa de cada espécie (Jordán et al., 2006). Para isso, os índices de centralidade medem a importância topológica de nós, ou seja, as espécies mais influentes dentro da rede.

Adicionalmente, uma vez que as espécies podem contribuir de forma diferente para padrões distintos de interação, o uso de diversos índices de centralidade permite determinar quais são os nós influentes de acordo com diferentes padrões de interações (Barthelem, 2004). Desse modo, caracterizar a estrutura da rede pode fornecer vislumbres importantes sobre como as espécies interagem e, conseqüentemente, a magnitude dos impactos da interação.

Diversos estudos de ecologia de peixes enfocando redes de interações têm abordado propriedades estruturais das redes, com o objetivo de investigar a organização geral das interações de espécies frugívoras e seu significado biológico. Correa e colaboradores (2016) verificaram que o pacu *Piaractus mesopotamicus* (Serrasalminidae) é uma espécie de peixe generalista e altamente conectada na rede, e que outras redes são sustentadas por espécies de peixes frugívoros de grande porte, com baixos níveis de especialização (redundância de interações) e aninhamento (partilha de recursos), e com baixa robustez (cenário de extinção), ou seja, susceptíveis à perda de frugívoros generalistas. Araujo et al. (2021), estudando relações tróficas de peixes no Pantanal, observaram que as redes careciam de modularidade (ou seja, conjuntos de espécies com maior probabilidade de interagir umas com as outras) e apresentavam aninhamento reduzido; além disso, a especialização da rede (ou seja, a redundância funcional) diminuiu com o aumento do tamanho do corpo do peixe, indicando que as espécies de peixes de grande porte têm maior amplitude de nicho do que as espécies de pequeno porte, e que as espécies funcionalmente mais importantes das redes são as mais susceptíveis à sobrepesca. A análise de redes também apontou a fragilidade de populações do peixe frugívoro de grande porte (*Piaractus mesopotamicus*, Serrasalminidae) à perda de uma pequena fração de itens alimentares oriundos de florestas alagáveis (Mateus et al., 2022). A captura

seletiva de peixes desse tipo pela pesca comercial também pode afetar significativamente a especialização da rede (Vale Nunes et al., 2023).

Além disso, entre espécies, curiosamente foram observadas interações alimentares oportunistas entre jovens de *Brycon falcatus* que roubam frutos de um indivíduo de *Leporinus friderici* (Carvalho et al., 2022). Ou ainda, algumas estratégias comportamentais inesperadas, incluindo armazenamento temporal de sementes (*Mabea fistulifera*) no estômago seguido de regurgitação e reingestão pela espécie frugívora *Brycon cephalus* (atual *B. amazonicus*) (Carvalho et al., 2021). Embora esse conjunto de descobertas tenha trazido informações importantes para a compreensão das redes ecológicas envolvendo peixes e plantas, variações na morfologia, fisiologia ou comportamento das espécies podem resultar em profundas diferenças nas interações ecológicas (Donatti et al., 2011). A conexão entre área, diversidade, tamanho do corpo e comprimento da cadeia alimentar refletem em mudanças na estrutura trófica de peixes (Arim et al., 2010). Dada a complexidade de redes alimentares que envolvem múltiplas espécies e interações (Dunne et al., 2002), as evidências para hipóteses ainda são escassas, especialmente em rios tropicais, onde a contribuição de grupos biológicos para diversidade funcional pode ser afetada pelas pressões antrópicas (Luiza - Andrade et al., 2023).

Neste estudo, hipotetizamos que nas áreas analisadas, a estruturação da rede trófica ictícia é majoritariamente dependente da oferta de itens alóctones das florestas alagáveis, de modo que e algumas espécies de peixes são mais influentes do que outras. Este prognóstico está de acordo com a teoria do forrageamento ótimo, que postula que a seleção natural age maximizando os benefícios e minimizando os custos relacionados à obtenção de alimentos (Perry & Pianka, 1997). Para investigar essa questão, e considerando que nas áreas focais de nosso estudo, envolvendo dois rios oligotróficos

conectados entre si na fase alagável, o número de espécies pertencentes às guildas tróficas não apresentou diferença significativa (Costa, 2021), analisamos conjuntamente todas as espécies de peixes capturadas, e modelamos a estrutura da rede de interação entre os peixes e todos os recursos alimentares consumidos. Avaliamos a partição de recursos e a identidade das espécies centrais da rede. Especificamente, nós avaliamos o papel das espécies de peixes na topologia da rede usando a correlação entre as medidas de análise de redes ecológicas (centralidade de grau, centralidade de proximidade, centralidade de intermediação), características funcionais das espécies (tamanho do corpo e peso corporal) e o número de indivíduos (abundância).

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

As áreas estudadas fazem parte dos sítios permanentes de pesquisa e monitoramento estabelecidos no âmbito do Projeto PELD-MAUA (Programa de Pesquisa Ecológica; grupo Ecologia, Monitoramento e Uso Sustentável de Áreas Úmidas), e estão localizadas na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Uatumã (RDS), distante aproximadamente 150 km a leste da capital do estado do Amazonas, Manaus (AM) (Fig. 1). A RDS cobre uma área de 4.244 km² e abriga cerca de 2.100 moradores, distribuídos em 20 comunidades (FAS, 2017).

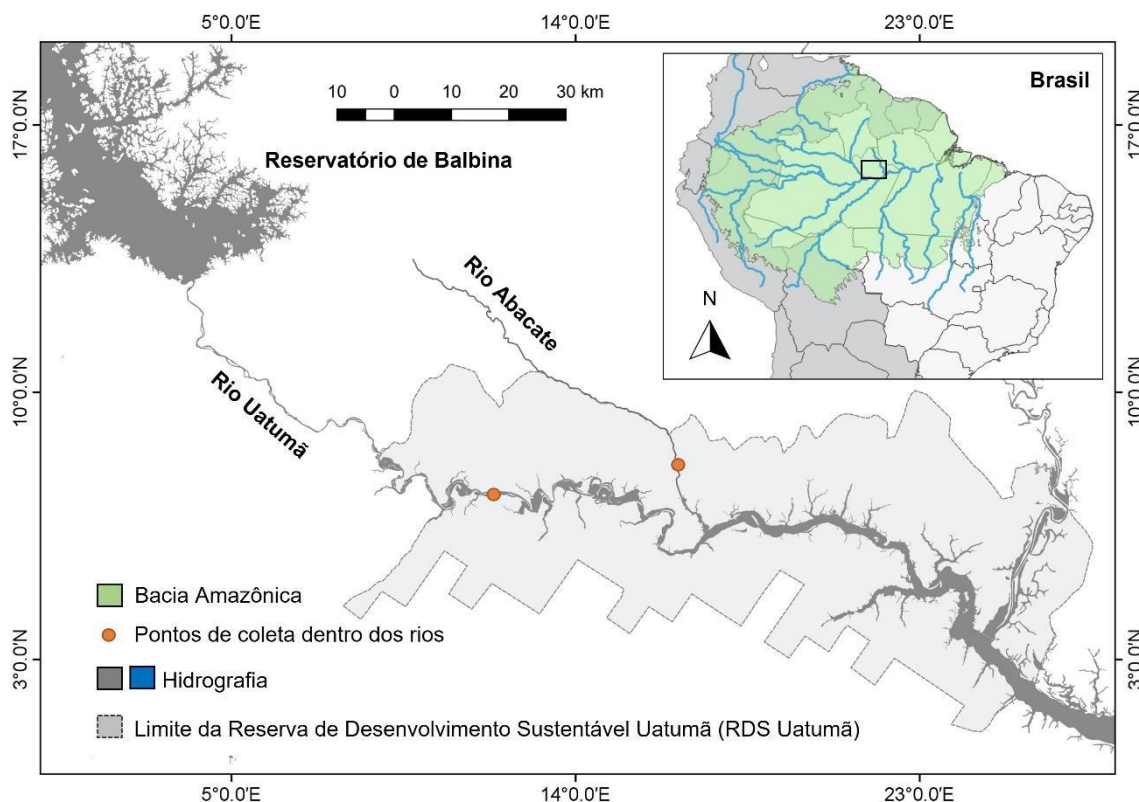


Figura 1. Localização das áreas de estudo em duas florestas de igapó de água preta localizadas na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Uatumã (RDS Uatumã), na área a jusante do lago da hidrelétrica de Balbina, Amazônia Central, Brasil.

Capturamos exemplares de peixes (Licença número 67848-1 SISBIO/ICMBio/MMA) em dois pontos pertencentes à bacia hidrográfica do rio Uatumã, a qual está entre as regiões mais antigas e lixiviadas da Amazônia (Ríos-Villamizar et al., 2022). Os pontos estão localizados em sítios adjacentes; na região do rio Uatumã ($2^{\circ}15'13.96''$ S e $59^{\circ}00'58.41''$ O) e em seu tributário, o rio Abacate ($2^{\circ}13'55.74''$ S e $58^{\circ}42'57.14''$ O). O clima da região tem médias anuais de temperatura de 27°C e de precipitação de 2.077 mm (desvio padrão de ± 438 mm, anos de 1975 - 2005), com estação chuvosa de dezembro a maio (Carneiro & Trancoso, 2007).

O rio Uatumã é um rio de águas pretas e está situado na formação pré-cambriana do Escudo das Guianas e possui aproximadamente 69.500 km² de área da bacia (Junk et al., 2011; Melack & Hess, 2010). Os rios de águas pretas são estruturalmente estáveis e possuem dinâmicas geomorfológicas e florísticas lentas, que podem estar associadas à presença de populações monodominantes de árvores antigas (Junk et al., 2015). A química da sua água é intimamente relacionada com a geomorfologia e caracterizada por baixos valores médios de pH (5,3), com quase nenhuma carga de sedimentos e baixa condutividade elétrica (7,8 μS cm⁻¹), sendo pobre em nutrientes, mas rica em compostos húmicos dissolvidos (Lopes et al., 2019). A porção a montante do rio foi barrada pela hidrelétrica de Balbina, onde uma área de aproximadamente 4.437 km² foi inundada (Benchimol & Peres, 2015) dando origem ao reservatório de Balbina. Desde então, em algumas áreas adjacentes a jusante, a inundação anual cessou completamente, enquanto que a duração e altura da inundação aumentaram nos níveis topográficos mais baixos, e nas elevações topográficas maiores o nível máximo de água diminuiu (Assahira et al., 2017). O perfil topográfico desde a barragem até a foz do rio Uatumã apresenta um gradiente acentuado, com os trechos mais íngremes ocorrendo até 35 km a jusante da barragem (17 m) em relação ao leito do rio, e o restante do trecho até a foz (aproximadamente 280 km) com um baixo declive (aproximadamente 5 m) e caracterizado por vastos igapós de 9.800 km² de extensão ao longo rio Uatumã e seus principais afluentes (Resende et al., 2019). A dinâmica de inundação nessa região tem um efeito de remanso ligado ao pulso anual de inundação do canal principal do rio Amazonas (Kasper et al., 2014), favorecendo a formação de lagos laterais no baixo rio Uatumã (Resende et al., 2019).

O rio Abacate é um rio prístino e não está sujeito ao efeito direto da alteração do pulso de inundação pela regulação do nível da água da UHE de Balbina. Assim como o

Uatumã, o rio Abacate é um rio de águas pretas cercado por florestas de igapó e florestas de terra firme adjacentes. Esse rio é mais encaixado, formando áreas alagáveis menores em comparação com as áreas que se formam ao longo do rio Uatumã. A vegetação arbórea entre esses dois rios guarda similaridades, mas há também espécies de ocorrência restrita entre as áreas (Rocha et al., 2020; Lobo et al., 2019).

Amostragem de peixes

Os exemplares de peixes foram capturados com armadilhas mantidas dentro da floresta alagável de igapó em áreas dentro do rio Uatumã e Abacate. A captura foi realizada mensalmente por um período de dois dias em cada local entre os meses de fevereiro a julho de 2019 (períodos de enchente, cheia e vazante). Para cada uma das duas áreas foi montado um conjunto de nove redes com malhas de 24 a 110 mm entre nós opostos, com 10 m de comprimento e 1,5 a 3,0 m de altura. Também montamos um espinhel formado por uma linha de 10 metros contendo um anzol (2,5 x 0,8 cm) a cada 25 cm, totalizando 40 anzóis. Pedacos de peixes, invertebrados e frutas foram utilizados como iscas para permitir a atração da maior diversidade possível de guildas de peixes. A checagem das armadilhas (malhadeiras e espinhel) foi realizada em intervalos de 6 horas, totalizando 3 checagens diárias. Os indivíduos encontrados vivos foram eutanasiados por redução metabólica através de contato rápido com água e gelo, e foram mantidos em baixa temperatura por, no máximo, 48 horas até serem manipulados no laboratório de campo (Weiss et al., 2016). Realizamos a identificação de espécies, mensuração do peso (g) e comprimento padrão (SL: a distância da ponta do focinho até a base da nadadeira caudal, em cm) de todos os indivíduos capturados. Com o auxílio de um bisturi, por meio de um corte longitudinal na região ventral, foram retirados o estômago e intestino dos peixes para identificação e quantificação do conteúdo alimentar. Um representante de cada espécie foi etiquetado e armazenado em caixa de isopor para posterior transporte ao

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, em Manaus para confirmação da identidade taxonômica com o auxílio de especialistas.

Análise do trato digestório e definição de guildas tróficas de peixes

O conteúdo do trato digestório (itens alimentares contidos no estômago e intestino) dos indivíduos foi analisado com o auxílio de uma lupa de aumento de 35x (10x na ocular e 3,5 x na objetiva). Em conjunto determinamos 8 categorias de recursos alimentares que correspondem aos itens identificados nos tratos digestórios dos peixes: detritos vegetais, detritos animais, sementes, polpa de frutos, flores, folhas, peixes e invertebrados (aquáticos e terrestres). O volume relativo de cada tipo de item alimentar consumido foi mensurada por meio do deslocamento da coluna d'água em uma proveta graduada (em mililitros) (Hyslop, 1980).

Para avaliar a importância relativa de cada item consumido e construir a rede trófica multicamadas envolvendo as distintas guildas alimentares, calculamos o Índice Alimentar (IA_i) de Kawakami & Vazzoler (1980), utilizando os dados do volume relativo (ml) de cada item e a Frequência de Ocorrência (Hyslop, 1980); onde, a Frequência de Ocorrência do item (FO_i %) = número de estômagos e intestinos com o item *i* / número de estômagos e intestinos com alimento x 100, combinados através da seguinte fórmula: $IA_i = F_i \times V_i / \sum (F_i \times V_i)$, onde, IA_i = índice alimentar; F_i = frequência de ocorrência do item *i*; V_i = volume relativo do item *i*, em função do conteúdo total de cada estômago e intestino. A partir dos valores do índice IA_i, determinamos categorias tróficas para cada espécie, que se basearam em itens alimentares cujos valores foram superiores a 50% do total consumido e quando nenhum item alimentar apresentou FO_i % igual ou maior que 50% a espécie foi classificada como onívora (Hyslop, 1980).

Estrutura da rede

As interações tróficas peixes-recursos foram representadas por meio de uma rede multicamadas, na qual cada camada indica a guilda trófica da espécie de peixe estudada. Esse tipo de abordagem facilita o entendimento de sistemas heterogêneos de alta dimensão na natureza (e.g., Costa et al., 2016, Coelho et al., 2022), como as teias alimentares que envolvem a comunidade ictífica. Nós desenhamos a rede usando o programa computacional Pajek 3.14 (Batagelj & Mrvar, 1998).

Utilizamos diferentes métricas de redes ecológicas para examinar e descrever a estrutura e os padrões da rede de interações entre peixes e os recursos alimentares. Para isso construímos uma matriz de adjacência ponderada, onde linhas representam as espécies de peixes, colunas representam as oito categorias de recursos alimentares identificados no trato digestório dos peixes amostrados, e as células referentes às interações são preenchidas com os valores do Índice Alimentar (IA_i). Escolhemos quatro métricas frequentemente utilizadas: conectância (C), aninhamento (WNODF), modularidade (Q) e especialização complementar (H_2') da rede.

A conectância foi utilizada para avaliar a proporção de interações realizadas dentro do conjunto de interações possíveis na rede (May, 1973; Jordano, 1987). Avaliamos o aninhamento usando a métrica WNODF, que se baseia na sobreposição e no preenchimento decrescente da matriz ponderada (Almeida-Neto & Ulrich, 2011). Consideramos valores que variam de zero (não aninhado) a 100 (aninhado perfeitamente) (Almeida - Neto et. al, 2008). Utilizamos a modularidade para avaliar se dentro da rede alguns grupos de espécies estão mais densamente conectados uns aos outros do que a outras espécies (Newman, 2006). Essa métrica é positivamente correlacionada com a especialização da rede, isso porque módulos distintos requerem um certo grau de

especialização na comunidade e, portanto, podem ser usados como indicadores (Ivens et al., 2016). Calculamos a modularidade usando o algoritmo QuanBiMo, que foi desenvolvido especificamente para redes bipartidas ponderadas (Dormann & Strauss, 2014). O nível de modularidade (Q) varia de 0 a 1 e é utilizado para medir o quanto as espécies interagem principalmente com outras espécies próximas ou com outros módulos (Lopes et al., 2020). O algoritmo é estocástico, e por isso o arranjo dos módulos pode variar entre as interações. Por esse motivo, mantivemos o valor Q ideal como sendo o valor mais alto após 1.000 iterações. Os valores padronizados (Q padronizado), considerando o número de desvios padrão acima do valor médio registrado em 1.000 iterações. Assim, valores de Q padronizados indicam valores significativos de modularidade, uma vez que representam quantos desvios padrão o valor de Q real está distante da média de 1.000 valores de Q gerados a partir de redes aleatórias usando o algoritmo QuanBiMo (Dormann & Strauss, 2014). Portanto, em vez de valores P, usamos valores Q padronizados para estimar a significância da modularidade.

A especialização complementar (H2') foi derivada do índice de Shannon que é uma informação entrópica da distribuição, usada para medir a diversidade em dados categóricos. Em estudos de redes ecológicas, utilizamos essa variável para investigar o quanto uniformemente distribuídas as interações ponderadas estão em uma rede. Este índice é muito robusto para as diferenças nos esforços de amostragem e tamanho da rede (Fründ *et al.*, 2016). Valores mais próximos a 0 indicam alta generalização ou redundância de interações, e valores mais próximos de 1 indicam alta especialização (Blüthgen et al., 2006; 2007). Para testarmos a significância das métricas no nível da rede, seus valores foram padronizados considerando o número de desvios padrões acima ou abaixo da média observada diante de 1000 randomizações. Assim, os valores das métricas padronizadas (Z-values) indicam a significância, uma vez que representam quantos desvios padrões o

valor real da métrica estudada desvia da média de valores diante de 1000 randomizações. Valores de Z acima de 2 ou abaixo de -2 são considerados significativos. Fizemos a rede e calculamos as significâncias de suas métricas com uso dos scripts Bipartite (Dormann et al., 2008) e Vegan (Oksanen et al., 2016), pacotes para o Programa Estatístico R.

Para testar se as características funcionais das espécies de peixes e a abundância de indivíduos estruturam a rede trófica estudada, utilizamos o conceito de centralidade, o qual é usado para avaliar a importância relativa de uma espécie para toda a estrutura de uma rede (Costa et al., 2016). Em especial, três métricas de centralidade são comumente utilizadas para descrever a importância das espécies em comunidades ecológicas, são elas: centralidade por grau, centralidade por proximidade e centralidade por intermédio (Mello et al., 2015). A centralidade por grau mede o número de conexões (links) feitas por cada espécie (nós) (Zhang et al., 2015) e identifica o núcleo de espécies centrais em cada camada de recurso, possibilitando testar se esse núcleo é semelhante entre as espécies. A centralidade por proximidade mede a proximidade de uma espécie com todas as outras espécies da comunidade em relação ao uso de recursos, e a centralidade por intermédio descreve a importância de uma espécie como um conector na rede (González et al., 2010). As métricas de centralidade foram calculadas tanto de forma ponderada (matriz ponderada pelos valores do IA_i) quanto de forma binária (interações indicadas por presença = 1 e ausência = 0).

Assim, para testar se os traços funcionais e a abundância das espécies influenciam a estrutura da rede (Woodward et al., 2005), investigamos a relação entre o comprimento padrão médio (CP), o peso médio e o número de indivíduos capturados (abundância) e as métricas de centralidade (grau, proximidade e intermédio) e o grau de especialização no nível da população (i.e., por espécie; d') (Blüthgen et al., 2006). O índice (d') é matematicamente derivado da entropia de Shannon e pode ser usado para analisar a

variação dentro das redes (Blüthgen et al., 2008). Dessa forma, construímos Modelos Lineares Generalizados (GLM) onde consideramos como variáveis resposta as métricas de centralidade (grau, proximidade e intermédio) e especialização (d') e como variáveis explicativas, o comprimento corporal, peso e abundância de cada espécie de peixe estudada.

RESULTADOS

Capturamos dentro das florestas alagáveis um total de 771 indivíduos pertencentes a 9 famílias, 21 gêneros e 30 espécies de peixes (Material Suplementar Tabela S1). Os peixes consumiram itens de oito categorias alimentares: detritos animais, detritos vegetais, peixes, flores, invertebrados (terrestres e aquáticos), folhas, polpas de frutos e sementes. Contabilizamos e identificamos 1.054 sementes inteiras que pertencem a 14 famílias, 16 gêneros e 16 espécies que ocorrem comumente nas áreas de estudo, e cuja identificação botânica, o respectivo número e percentual de sementes das amostras são: *Sphinctanthus striiflorus* (Rubiaceae, n=492, 46.6%), *Corynostylis pubescens* (Violaceae, n=261, 24.7%), *Connarus* sp. (Connaraceae, n=126, 11.9%), *Piper* sp. (Piperaceae; n=104, 9.8%), *Nectandra amazonum* (Lauraceae, n=24, 2.2%), *Amanoa oblongifolia* (Phyllantaceae, n=9, 0.8%), *Paspalum paniculatum* (Poaceae, n=13, 1.2%), *Faramea* sp. (Rubiaceae, n=6, 0.5%), *Astrocaryum gynacanthum* (Arecaceae, n=4, 0.3%), *Combretum* sp. (Combretaceae, n=4, 0.3%), *Licania* sp. (Chrysobalanaceae, n=3, 0.2%), *Scleria* sp. (Cyperaceae, n=2, 0.1%), *Dalbergia* sp. (Fabaceae, n=2, 0.1%), *Passiflora* sp. (Passifloraceae, n=2, 0.1%), *Psychotria* sp. (Rubiaceae, n=1, 0.09%) e *Pouteria* sp. (Sapotaceae, n=1, 0.09%).

Frente a isso, nossa rede multicamadas compreendeu 500 eventos de interação entre 30 espécies de peixes e oito categorias de recursos alimentares, e apresentou a

formação de cinco guildas tróficas: invertívoros (n=1), omnívoros (n=2), piscívoros (n=5), frugívoros (n=9) e herbívoros (n=13) (Figura 2). Dentre as 30 espécies de peixes estudadas, 10 compõem o núcleo de espécies centrais da rede e estão distribuídas entre as guildas tróficas de frugívoros (*Leporinus fasciatus*, *Serrasalmus spilopleura*, *Serrasalmus striolatus*, *Myloplus asterias* e *Argonectes longiceps*), herbívoros (*Hemiodus immaculatus* e *Leporinus agassizii*), onívoros (*Serrasalmus rhombeus* e *Osteoglossum bicirrhosum*) e piscívoros (*Cichla temensis*). Outras 20 espécies foram classificadas como periféricas da rede e estão distribuídas entre as guildas invertívoros (n=1), piscívoros (n=4), frugívoros (n=4) e herbívoros (n=11) (Material Suplementar Tabela S2).

Estruturalmente, a rede trófica apresentou modularidade mediana ($Q = 0.53$; Z-score = 108) e alta especialização ($H' = 0.67$; Z-score = 16), ambas maiores que o esperado pelo acaso. Por outro lado, a conectância ($C = 0.18$; Z-score = 2.72) e o aninhamento ($WNODF = 10.51$; Z-score = -9) foram baixos e menores do que o esperado pelo acaso. Observamos quatro módulos bem estruturados (Figura 3), onde o módulo A é composto por espécies que consomem principalmente invertebrados (aquáticos e terrestres) e corresponde a 7% do total de recursos consumidos. O módulo B é composto por espécies que consumiram em maior quantidade detritos animais e peixes, cerca de 22% do total de recursos encontrados. Em destaque, o módulo C foi formado por espécies de peixes que consumiram em sua maioria detritos vegetais e folhas e corresponde ao maior percentual de recursos consumidos, cerca de 41%. Por fim, no módulo D encontramos principalmente espécies que consumiram predominantemente sementes, polpa de frutos e flores (30%). As espécies de peixes destacadas dentro dos módulos representam aquelas com altos valores de IA_i (%), como por exemplo, dentro do módulo A (invertebrados aquáticos e terrestres), *Crenicichla lenticulata* (crelen) se destacou por

ter apresentado o valor mais alto para o IA_i (83%). Dessa forma, o número de espécies (n) e percentual de recursos alimentares consumidos variou entre os módulos, sendo: módulo A (n = 3; 10%), módulo B (n = 6; 20%), módulo C (n = 12; 40%) e módulo D (n= 10; 30%) (Figura 3).

O número de indivíduos afetou positivamente as métricas de centralidade por intermédio, proximidade e grau (Figuras 4 A, B e C). Os valores de Centralidade de intermediação foram alterados quando utilizadas métricas binárias, ou seja, considerando as interações como presença e ausência. O comprimento padrão médio das espécies afetou positivamente a especialização (d'), embora o peso não tenha afetado nenhuma das métricas (Fig. 4 A, B, C e D).

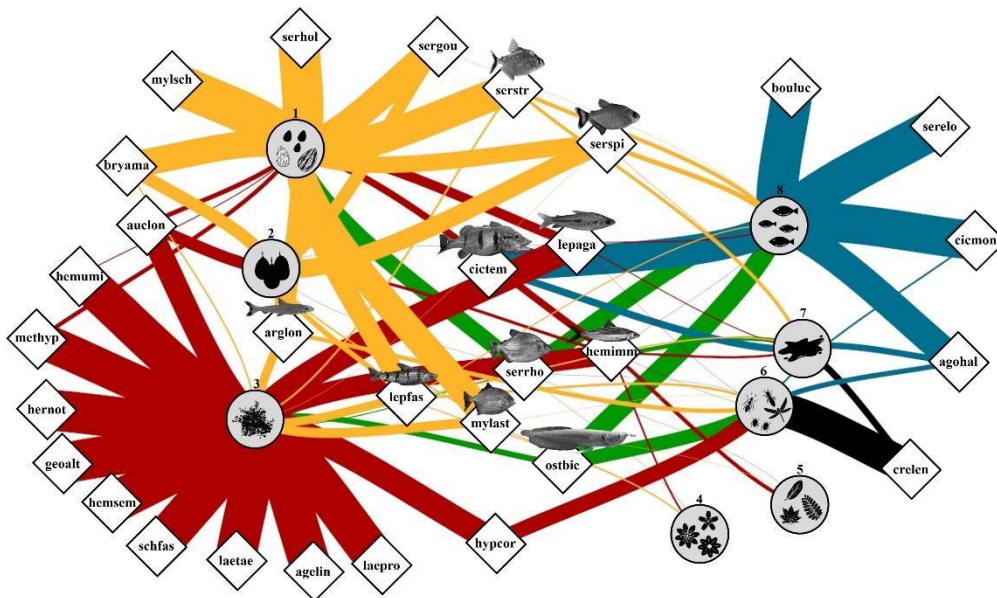


Figura 2. Rede multicamadas evidenciando diferentes tipos de interações entre a comunidade de peixes e os itens alimentares consumidos. Cada camada corresponde a uma guilda trófica que é identificada por uma cor diferente (preto = invertívoros; verde = onívoros, azul = piscívoros, vermelho = herbívoros e amarelo = frugívoros). A espessura das linhas de diferentes cores é proporcional a frequência de interações. Círculo com

ícones ilustrativos no se interior representam os itens alimentares (1 = sementes; 2 = polpa de frutos; 3 = detritos vegetais; 4 = flores; 5 = folhas; 6 = invertebrados terrestres e aquáticos, 7 = detritos animais e 8 = peixes). Os losangos representam as espécies de peixes e seus respectivos códigos escritos em seu interior. As 10 espécies centrais estão destacadas com figuras ilustrativas ao centro da rede. A lista completa com o código e a descrição de todas as espécies pode ser encontrada no Material Suplementar (Tabela S1).

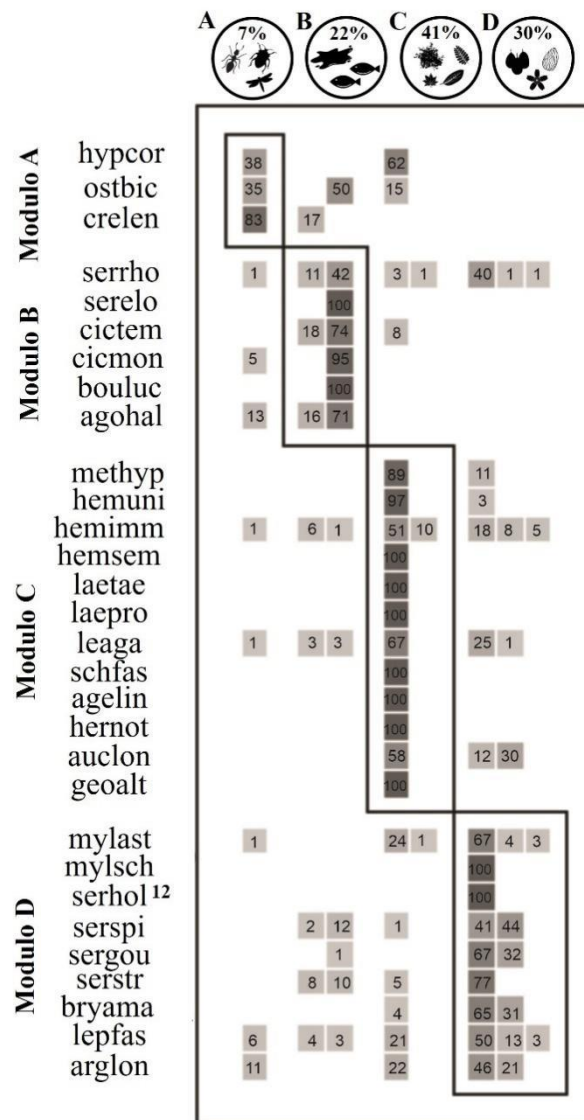


Figura 3. Matriz de interação peixes – recursos alimentares em florestas alagáveis de igapó da bacia do rio Uatumã, Amazônia Central. A matriz mostra a formação de quatro módulos que estão compostos por diferentes itens alimentares (A; invertebrados terrestres

e aquáticos, 7%, B; detritos animais e peixes, 22%, C; detritos vegetais e folhas, 41% e D; sementes, polpa de frutos e flores, 30%) mais comum através de 240 execuções, usando o algoritmo QuanBiMo. A intensidade do sombreamento cinza representa a frequência de interação com cada item alimentar e os valores dentro dos quadrados o Índice alimentar atribuído IA_i (%) a cada categoria de recurso alimentar. A lista completa com o código e descrição de todas as espécies pode ser encontrada no Material Suplementar (Tabela S1).

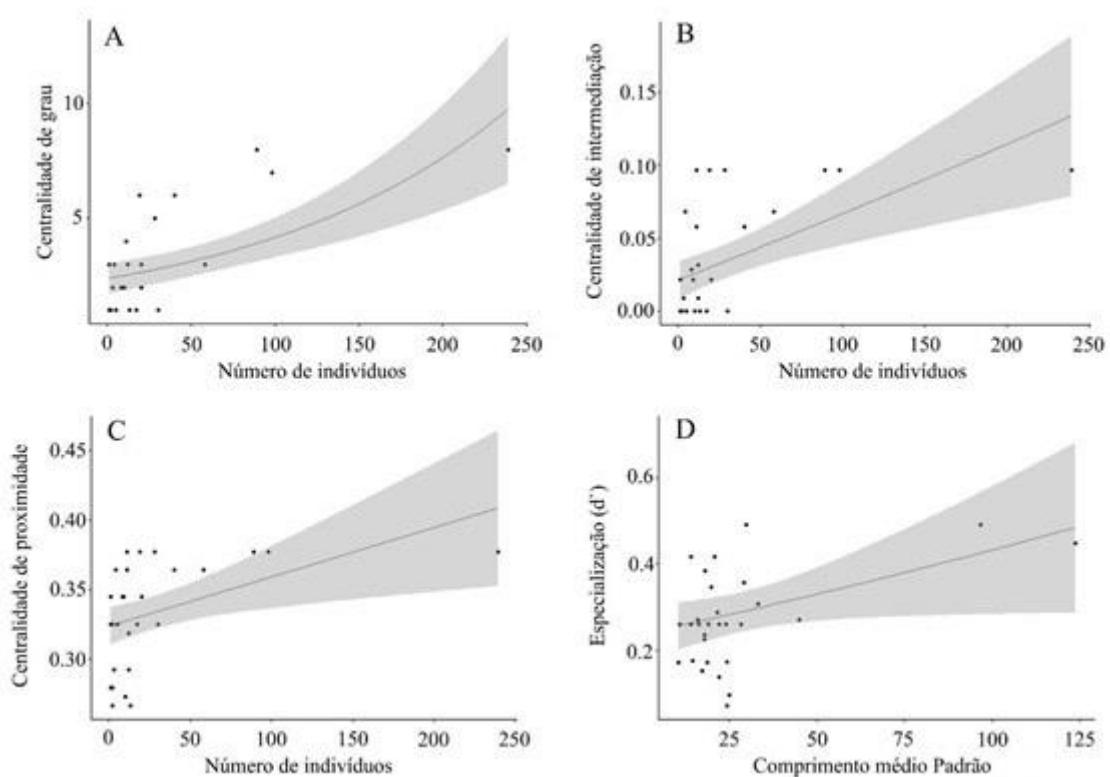


Figura 4. Modelo Linear Generalizado (GLM) indicando a influência positiva do número de indivíduos de peixes nas métricas de centralidade: (A) grau ($F = 4.54$, $P = 0.05$), (B) intermediação ($F = 13.95$ e $P = 0.05$) e (C) proximidade ($F = 7.3$, $P = 0.01$) e (D) a influência do comprimento padrão médio na especialização em nível de espécie (d').

DISCUSSÃO

Este estudo é o primeiro a delinear e avaliar uma rede ecológica formada por peixes que se alimentam de uma variedade de recursos associados a florestas alagáveis de um sistema de drenagem oligotrófico. A rede multicamadas revelou uma organização da comunidade em diferentes guildas tróficas, onde as camadas podem diferir umas das outras em termos de especialização e partição de recursos entre as espécies de peixes. A presença de um núcleo central e evidente indica que a comunidade de peixes é estruturada pela utilização de três principais fontes de recursos alóctones (detritos vegetais, sementes e frutos), os quais sustentam parte das propriedades estruturais da rede. Por outro lado, mostramos que o número de indivíduos (abundância) está positivamente correlacionado com as métricas de centralidade da rede (grau, centralidade e proximidade), e que o tamanho corporal das espécies exerce influência na especialização em nível de espécie (d'). Além disso, as espécies de peixes que ocupam posições centrais na rede pertencem em sua maioria à guilda de frugívoros. Essas evidências indicam as principais variáveis envolvidas na estruturação e estabilidade da rede e permitem inferir como as espécies de peixes podem exercer diferentes funções ecológicas dentro desse ecossistema.

Consistente com a nossa primeira expectativa, os principais tipos de recursos alimentares que estruturam a rede trófica analisada são aqueles oriundos da floresta alagável. Esse fato contribuiu para a maior representatividade de espécies herbívoras e frugívoras encontradas na rede multicamadas e demonstra a partição de recursos dentro da comunidade de peixes durante um ciclo sazonal. Nossos resultados se aproximam daqueles descritos por Mérona & Rankin-de-Mérona (2004), que a partir de estudos com dieta de diferentes espécies de peixes amazônicos, sugerem uma divisão eficiente de recursos dentro da comunidade, uma vez que a sobreposição média da dieta entre as espécies é baixa. É de se esperar que os peixes, durante a fase alagável, selecionem recursos alóctones oriundos da floresta alagável, já que os itens alimentares mais nutritivo

s de origem vegetal são derivadas predominantemente de plantas com a via metabólica C₃ (Forsberg et al., 1993). Além disso, muitas sementes oriundas de florestas alagáveis tanto de várzea quanto de igapó são ricas em proteínas, e os maiores valores energéticos são encontrados nas folhas, polpas de frutos e sementes (Parolin et al., 2010; Roubach & Saint-Paul, 1994). Adicionalmente, as florestas tropicais sazonalmente inundadas sincronizam sua floração e frutificação com o ciclo hidrológico (Wittmann & Parolin, 1999), e especialmente para as sementes que caem na água, a dispersão pela correnteza (hidrocoria) e por peixes (ictiocoria) é capaz de gerar uma janela de oportunidade para colonização, sobrevivência e estabelecimento das espécies vegetais em novos habitats (Gottsberger, 1978; Goulding, 1980; Schupp, 1993; Schupp et al., 1988).

Encontramos uma rede com alta modularidade e alta especialização, refletida em conjunto no maior percentual de espécies de peixes (70%) dentro do módulo C (detritos vegetais e folhas) e do módulo D (sementes, polpa de frutos e flores), com um total de 21 espécies compondo os dois módulos. Estes achados podem ser relacionados a estratégias de forrageamento ótimo das espécies de peixes, envolvendo o consumo seletivo de itens alimentares que permite maximizar os benefícios oriundos dos recursos abundantes da floresta alagável, e minimiza os custos relacionados à obtenção de recursos mais escassos (Kamil et al., 1987; Nogueira et al., 2023). Desse modo, dentro do esperado, nossa rede apresentou baixo aninhamento, padrão este mais comumente encontrado em conjuntos mutualísticos (Bascompte et al., 2003). Neste sentido, a baixa conectância também pode ser considerada um resultado esperado, uma vez que valores mais altos são atribuídos a redes aninhadas e não modulares (Warren, 1990).

Encontramos um núcleo central formado por 10 espécies de peixes, as quais tendem a ser mais bem conectadas e, conseqüentemente, têm maior probabilidade de participação nas cadeias alimentares da rede (Jordan, 2009). Essas espécies têm

representantes em sua maioria na guilda de frugívoros (n=5) e nenhuma representação na guilda de invertívoros. Apesar das áreas de matas alagáveis servirem de abrigo para diversos animais invertebrados, o consumo desse grupo não se refletiu como destaque dentro da rede e nem mesmo entre as espécies de peixes centrais. Algumas das espécies centrais como, por exemplo, *Leporinus fasciatus*, *L. agassizzi* (Santos, 1982) e *Argonectes longiceps* (Aguiar-Santos et al., 2022) reportadas na literatura como sendo de hábitos onívoros, ou as piranhas *Serrasalmus spilopleura*, *S. striolatus*, *S. rhombeus*, que são consideradas Characiformes carnívoros de médio e grande porte (CP 110 – 410 centímetros; Fink & Machado-Allison, 1992; Merckx et al., 2000), se apresentaram dentro das guildas tróficas de herbívoros, frugívoros e onívoros, respectivamente, o que reflete a mudança da dieta para os alimentos localmente mais disponíveis durante as fases de águas altas.

Para outras espécies como o pacu-branco *Myloplus asterias* (frugívoro; Correa et al., 2014), a orana *Hemiodus immaculatus* (herbívoro; Aguiar-Santos et al., 2022), e a aruanã *Osteoglossum bicirrhosum* (onívoro; Santos et al., 2006), e o tucunaré *Cichla temensis* (piscívoro; Aguiar-Santos et al., 2022), os resultados obtidos sobre a dieta alimentar encontrados no presente estudo corroboram as informações disponíveis na literatura. Para espécies de hábito onívoro, ou mesmo espécies de peixes frugívoras generalistas (Correa et al., 2016), o período de águas altas é mais uma oportunidade de consumo dos itens mais abundantes; já para as piranhas, como algumas das espécies encontradas neste estudo (*Serrasalmus rhombeus*, *S. spilopleura*, *S. gouldingi*, *S. elongatus* e *S. striolatus*), a mudança na dieta durante a fase alagável é um padrão encontrado para outras espécies da ordem Characiformes (Nico, 1991), com ancestrais onívoros que provavelmente incluíam frutos, sementes e insetos na dieta (Correa et al., 2007). Algumas espécies de piranhas (*Serrasalmus* spp.) maximizam o proveito de

recursos sazonais e altamente nutritivos, como frutos e sementes (Howe, 1993) e isso justifica a mudança de categoria trófica encontrada no presente estudo. Assim, os períodos de seca e cheia funcionam como fatores reguladores da abundância de peixes de determinadas categorias tróficas (Costa & Freitas, 2013) e sugerem o papel de carnívoros com alta plasticidade trófica (Abelha et al., 2001) como reguladores da estrutura da comunidade (Tejerina-Garro et al., 1998), por meio da relação presa - predador (Krebs, 1985). Suportamos a ideia de que a floresta alagável proporciona recursos chave para a ictiofauna, visto que a maioria das espécies frugívoras que compõem as espécies centrais da rede conduzem a estrutura da comunidade de peixes. Por outro lado, a presença de outras espécies centrais, pertencentes a diferentes guildas tróficas, reforçam a complexidade das interações ecológicas em ecossistemas tão heterogêneos e temporalmente dinâmicos como as florestas alagáveis (Araujo-Lima, 1986; Rejas, 2018).

Algumas das espécies centrais, como por exemplo, *Hemiodus immaculatus*, *Leporinus fasciatus* e *Serrasalmus rhombeus* foram abundantes e apresentaram os valores mais altos dentro das métricas de centralidade (intermediação, proximidade e grau), ou seja, observamos que a centralidade das espécies é dependente de sua abundância no ambiente, indicando que quanto mais abundante, maior é a participação e importância da espécie na rede trófica aquática. Nossos resultados corroboram outros estudos que também reportaram a alta abundância de *H. immaculatus* (Loebens et al., 2016) e *S. rhombeus* (Freitas & Siqueira-Souza, 2009) em assembleias de peixes em florestas alagáveis, as quais têm alta biomassa em águas pretas. Já as relações positivas entre a especialização em nível de espécie (d') e o comprimento médio corporal dos peixes, assim como a rede modular e especializada (H_2') sugerem que as espécies maiores são troficamente mais especializadas e selecionam os recursos alimentares mais do que o esperado com base em seu tamanho e no uso por outras espécies.

Ao considerar toda a comunidade, diferenças na dieta das espécies são comumente relacionadas à ontogenia (Merigoux & Ponton, 1998), e, portanto, variações intraespecíficas devem ser consideradas (Rudolf & Rasmussen, 2013), uma vez que essas características influenciam a funcionalidade do ecossistema. Notadamente para espécies de peixes frugívoras ou que em alguma fase da vida consomem frutos e sementes, a remoção de indivíduos maiores em decorrência da mudanças no habitat e/ou como resultado de sobrepesca, limitam o consumo de uma maior variedade de sementes quando comparadas a indivíduos menores (Correa et al., 2015, 2016; Costa - Pereira & Galetti, 2015). Isso ocorre porque, embora espécies de menor porte também possam ser ativas dispersoras de sementes, elas são limitadas ao consumo de sementes menores (Silveira & Weiss, 2014; Yule et al., 2016; Weiss et al., 2022).

Nossos resultados mostram que a estrutura de rede encontrada para a comunidade ictíica de florestas de igapó pode refletir, ao menos em parte, o caminho histórico de mudanças na paisagem ao longo da bacia do rio Uatumã, incluindo as modificações no pulso de inundação em decorrência da barragem localizada a montante das áreas de estudo no rio Uatumã e a redução na cobertura florestal dentro das áreas de igapó ao longo desse rio (Assahira et al., 2017; Resende et al., 2019; Schöngart et al., 2021). Especialmente para o rio Uatumã, é possível que a modificação no pulso de inundação e a provável redução na disponibilidade de recursos alóctones em função da crescente perda de florestas alagáveis, sejam parcialmente compensadas devido à conectividade entre os rios Uatumã e Abacate durante a fase de águas altas e o efeito de remanso ligado ao pulso anual de inundação do rio Amazonas (Kasper et al., 2014), as quais permitem a migração sazonal dos peixes entre as florestas alagáveis da região.

Em conclusão, sugerimos que os padrões estruturais descritos para as redes compostas por peixes e seus recursos alimentares nas florestas alagáveis de igapó da bacia

do rio Uatumã são consistentes com as hipóteses elaboradas a respeito das interações ecológicas envolvendo múltiplas espécies e categorias de recursos. As dietas das espécies de peixes revelam a complexidade das interações peixes-plantas nas florestas de igapó e parecem estar envolvidas em uma diversidade de funções ecossistêmicas e serviços ambientais. É prudente destacar que o conjunto de análises deste estudo foi focado em uma análise de escala temporal curta, e indica a necessidade de expandir esse tipo de análise tanto temporalmente (mais ciclos sazonais) quanto espacialmente (outras florestas alagáveis de sistemas aquáticos oligotróficos). Nossos resultados chamam atenção para a necessidade de avaliar o potencial de serviços ecossistêmicos prestados pela comunidade ictífica e fornecem suporte para investigações futuras em ambientes hiperdiversos e pouco estudados, como os rios amazônicos de águas pretas.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela S1. Identificação das famílias e espécies de peixes coletadas na bacia do rio Uatumã, Amazônia Central. Código gerado para cada espécie, número de indivíduos (n) e valores médios \pm desvio padrão de peso em gramas (g) e Comprimento Padrão em centímetros (CP).

Família	Espécies de peixes	Código	n	Peso (g)	CP (cm)
---------	--------------------	--------	---	----------	---------

Serrasalminidae	<i>Myloplus asterias</i>	mylast	40	14 ± 2.2	17 ± 2.7
	<i>Myloplus schomburgkii</i>	mylach	2	54.8 ± 1.6	20 ± 0.0
	<i>Metynnis hypsauchen</i>	methyp	9	168.18 ± 3.4	14.4 ± 0.6
	<i>Serrasalmus hollandi</i>	serhol	1	27 ± 0	14 ± 0
	<i>Serrasalmus rhombeus</i>	serrho	89	168.3 ± 2.2	26.4 ± 3.4
	<i>Serrasalmus spilopleura</i>	serspi	28	768.6 ± 1.4	21.5 ± 3.2
	<i>Serrasalmus gouldingi</i>	sergou	12	476 ± 3.7	19.8 ± 1.7
	<i>Serrasalmus elongatus</i>	serelo	2	238.2 ± 10.5	96.7 ± 10.6
	<i>Serrasalmus striolatus</i>	serstr	11	101.2 ± 2.2	17.9 ± 2.3
Cichlidae	<i>Cichla temensis</i>	cictem	58	204.56 ± 8.2	29.2 ± 10.91
	<i>Cichla monoculus</i>	cicmon	3	90.7 ± 2.3	123.6 ± 3.9
	<i>Crenicichla lenticulata</i>	crelen	10	100.8 ± 2.9	18.6 ± 3.4
	<i>Heros notatus</i>	hernot	1	78 ± 0	14 ± 0
	<i>Geophagus altifrons</i>	geol	30	116 ± 2.2	19 ± 4.9
	<i>Hypselecara coryphaenoides</i>	hypcor	8	166.5 ± 1.3	15.9 ± 1.7
Anostomidae	<i>Laemolyta taeniata</i>	laetae	5	256.2 ± 3.7	22.1 ± 2.5
	<i>Laemolyta proxima</i>	laepro	5	143.8 ± 1.9	24.0 ± 1.0
	<i>Leporinus fasciatus</i>	lepfas	98	317.4 ± 2.8	27 ± 6.5
	<i>Leporinus agassizii</i>	leopag	19	281 ± 4.1	24 ± 6.4
	<i>Schizodon fasciatus</i>	schfas	2	146.12 ± 3.2	28.3 ± 0.9
Bryconidae	<i>Brycon amazonicus</i>	bryama	20	323.7 ± 2.7	35 ± 11.8
Hemiodontidae	<i>Hemiodus unimaculatus</i>	hemuni	20	389 ± 5.6	18 ± 3.4
	<i>Hemiodus immaculatus</i>	hemimm	239	572.8 ± 6.3	17.3 ± 1.4
	<i>Hemiodus semitaeniatus</i>	hemsem	17	232.36 ± 3.1	16.3 ± 1.8
	<i>Argonectes longiceps</i>	arglon	11	100.5 ± 2.4	22.1 ± 3.1
Osteoglossidae	<i>Osteoglossum bicirrhosum</i>	ostbic	4	271.83 ± 2.2	44.9 ± 6.5
Auchenipteridae	<i>Auchenipterichthys longimanus</i>	auchlon	1	94 ± 0	10 ± 0
	<i>Ageneiosus lineatus</i>	agelin	1	431.09 ± 0	10.8 ± 0
Ctenoluciidae	<i>Boulengerella lucius</i>	bouluc	13	352.9 ± 2.9	28.8 ± 2.9
Triportheidae	<i>Agoniates halecinus</i>	agohal	12	416 ± 6.3	18.1 ± 1.2
Total			771		

Tabela S2. Espécies de peixes coletadas na bacia do rio Uatumã, Amazônia Central e as respectivas classificações quanto à guilda trófica, posição da espécie (central ou periférica) na rede, valores de métricas complementares de centralidade (intermediação, proximidade e grau) e especialização (d').

Espécies de peixes	Guilda Trófica	Classificação	Intermediação	Proximidade	Grau	d'
<i>Hemiodus immaculatus</i>	Herbívoro	central	0.097	0.037	8	0.261
<i>Serrasalmus rhombeus</i>	Omnívoro	central	0.097	0.037	8	0.384

<i>Leporinus fasciatus</i>	Frugívoro	central	0.097	0.037	7	0.138
<i>Leporinus agassizii</i>	Herbívoro	central	0.097	0.037	6	0.172
<i>Serrasalmus spilopleura</i>	Frugívoro	central	0.097	0.037	5	0.491
<i>Serrasalmus striolatus</i>	Frugívoro	central	0.097	0.037	4	0.308
<i>Cichla temensis</i>	Piscívoro	central	0.068	0.036	3	0.448
<i>Osteoglossum bicirrhosum</i>	Omnívoro	central	0.068	0.036	3	0.357
<i>Myloplus asterias</i>	Frugívoro	central	0.058	0.036	6	0.710
<i>Argonectes longiceps</i>	Frugívoro	central	0.058	0.036	4	0.261
<i>Hypseleacara coryphaenoides</i>	Herbívoro	periférica	0.028	0.034	2	0.261
<i>Auchenipterichthys longimanus</i>	Herbívoro	periférica	0.026	0.034	3	0.226
<i>Brycon amazonicus</i>	Frugívoro	periférica	0.021	0.034	3	0.153
<i>Hemiodus unimaculatus</i>	Herbívoro	periférica	0.021	0.034	2	0.261
<i>Metynnis hypsauchen</i>	Herbívoro	periférica	0.021	0.034	2	0.271
<i>Ageneiosus lineatus</i>	Herbívoro	periférica	0	0.032	1	0.261
<i>Geophagus altifrons</i>	Herbívoro	periférica	0	0.032	1	0.261
<i>Hemiodus semitaeniatus</i>	Herbívoro	periférica	0	0.032	1	0.071
<i>Heros notatus</i>	Herbívoro	periférica	0	0.032	1	0.097
<i>Laemolyta proxima</i>	Herbívoro	periférica	0	0.032	1	0.176
<i>Laemolyta taeniata</i>	Herbívoro	periférica	0	0.032	1	0.172
<i>Schizodon fasciatus</i>	Herbívoro	periférica	0	0.032	1	0.417
<i>Serrasalmus gouldingi</i>	Frugívoro	periférica	0.031	0.031	3	0.271
<i>Agoniatas halecinus</i>	Piscívoro	periférica	0.008	0.029	3	0.236
<i>Cichla monoculus</i>	Piscívoro	periférica	0.008	0.029	2	0.261
<i>Myloplus schomburgkii</i>	Frugívoro	periférica	0	0.027	1	0.491
<i>Serrasalmus hollandi</i>	Frugívoro	periférica	0	0.027	1	0.346
<i>Crenicichla lenticulata</i>	Invertívoro	periférica	0	0.027	2	0.417
<i>Boulengerella lucius</i>	Piscívoro	periférica	0	0.026	1	0.173
<i>Serrasalmus elongatus</i>	Piscívoro	periférica	0	0.026	1	0.288

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Ayres, J. M., Lima-Ayres, D. M., Albernaz, A., Alves, A., Moura, E., Queiroz, H. L., Santos, P.; Barthem, R.B.; Silveira, R. (1996). Mamirauá: um novo modelo de estação ecológica. *Ciência Hoje*, 20 (118): 24-33.

Adis, J. (1997). Terrestrial invertebrates: survival strategies, group spectrum, dominance and activity patterns. The central Amazon floodplain: ecology of a pulsing system, 299-317.

Araujo-Lima, C. A., Forsberg, B. R., Victoria, R., & Martinelli, L. (1986). Energy sources for detritivorous fishes in the Amazon. *Science*, 234 (4781), 1256-1258.

Araujo-Lima, C. A. R. M., Goulding, M., Forsberg, B., Victoria, R., & Martinelli, L. (1998). The economic value of the Amazonian flooded forest from a fisheries perspective. *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen*, 26 (5), 2177-2179.

Arrington, D. A., & Winemiller, K. O. (2006). Habitat affinity, the seasonal flood pulse, and community assembly in the littoral zone of a Neotropical floodplain river. *Journal of the North American Benthological Society*, 25 (1), 126-141.

Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães Jr., P. R., Loyola, R. D., & Ulrich, W. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117(8), 1227-1239.

Arim, M., Abades, S. R., Laufer, G., Loureiro, M., & Marquet, P. A. (2010). Food web structure and body size: trophic position and resource acquisition. *Oikos*, 119 (1), 147-153.

Almeida-Neto, M., & Ulrich, W. (2011). A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environmental Modelling & Software*, 26 (2), 173-178.

Assahira, C., Piedade, M. T. F., Trumbore, S. E., Wittmann, F., Cintra, B. B. L., Batista, E. S., ... & Schöngart, J. (2017). Tree mortality of a flood-adapted species in response of hydrographic changes caused by an Amazonian /river dam. *Forest ecology and management*, 396, 113-123.

Arantes, C. C., Winemiller, K. O., Petreire, M., Castello, L., Hess, L. L., & Freitas, C. E. (2018). Relationships between forest cover and fish diversity in the Amazon River floodplain. *Journal of applied ecology*, 55(1), 386-395.

Araujo, J. M., Correa, S. B., Penha, J., Anderson, J., & Traveset, A. (2021). Implications of overfishing of frugivorous fishes for cryptic function loss in a Neotropical floodplain. *Journal of Applied Ecology*, 58 (7), 1499-1510

Aguiar-Santos, J., DeHart, P. A., Forsberg, B. R., & Freitas, C. E. (2022). Isotopic niche alteration of a predator fish in a dammed Amazonian black water river. *Journal of Fish Biology*.

Batagelj V. & Mrvar A. (1998). Pajek a program for large network analysis. *Connections*. 21: 47-57.

Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J., & Olesen, J. M. (2003). The nested assembly of plant - animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(16), 9383-9387.

Barthelemy, M. (2004). Betweenness centrality in large complex networks. *The European physical journal B*, 38(2), 163-168.

Blüthgen, N., Menzel, F., & Blüthgen, N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. *BMC ecology*, 6(1), 1-12.

Bascompte, J., & Jordano, P. (2007). Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 38, 567-593.

Blüthgen, N., Menzel, F., Hovestadt, T., Fiala, B., & Blüthgen, N. (2007). Specialization, constraints, and conflicting interests in mutualistic networks. *Current biology*, 17(4), 341-346.

Blüthgen, N., Fründ, J., Vázquez, D. P., & Menzel, F. (2008). What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits. *Ecology*, 89 (12), 3387-3399.

Bascompte, J., & Jordano, P. (2013). *Mutualistic networks*. Princeton University Press.

Benchimol, M., & Peres, C. A. (2015). Widespread forest vertebrate extinctions induced by a mega hydroelectric dam in lowland Amazonia. *PloS one*, 10 (7), e0129818.

Carneiro, A., & Trancoso, R. (2007). Levantamento do Meio Físico da Reserva de Desenvolvimento Sustentável da RDS do Uatumã. Manaus, Brasil: Instituto de Conservação e Desenvolvimento Sustentável do Amazonas (IDESAM).

Carvalho, L. N., dos Santos Júnior, J. B., & Correa, S. B. (2021). Uncovering mechanisms of seed predation by fish.

Carvalho, L. N., dos Santos Júnior, J. B., & Correa, S. B. (2022). Fish thieves: An alternative tactic of food capture in a Neotropical frugivorous species (*Brycon falcatus*). *Austral Ecology*, 47(5), 1140-1143.

Correa, S. B., Winemiller, K. O., Lopez-Fernandez, H., & Galetti, M. (2007). Evolutionary perspectives on seed consumption and dispersal by fishes. *Bioscience*, 57(9), 748-756.

Correa, S. B., & Winemiller, K. O. (2014). Niche partitioning among frugivorous fishes in response to fluctuating resources in the Amazonian floodplain. *Forest. Ecology*, 95 (1): 210-224.

Correa, S. B.; Araujo, J. K.; Penha, J. M. F.; Cunha, C. N.; Stevenson, P. R.; Anderson, J. T. (2015). Overfishing disrupts an ancient mutualism between frugivorous fishes and plants in Neotropical wetlands. *Biological Conservation*, 191: 159-167.

Costa-Pereira, R., & Galetti, M. (2015). Frugivore downsizing and the collapse of seed dispersal by fish. *Biological Conservation*, 809-811.

Correa, S. B., Araujo, J. K., Penha, J., Nunes da Cunha, C., Bobier, K. E., & Anderson, J. T. (2016). Stability and generalization in seed dispersal networks: a case study of frugivorous fish in Neotropical wetlands. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1837), 20161267.

Costa, F. V., Mello, M. A., Bronstein, J. L., Guerra, T. J., Muylaert, R. L., Leite, A. C., & Neves, F. S. (2016). Few ant species play a central role linking different plant resources in a network in rupestrian grasslands. *PloS One*, 11(12), e0167161.

Costa, G. D. S. (2021). Interações entre peixes e plantas em áreas alagáveis amazônicas antropizadas. Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Biologia e Água Doce e Pesca Interior (BADPI) do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). pp. 101.

Coelho, P. G. L., Antonini, Y., & da Costa, F. V. (2022). Soil disturbance impacts on ant-diaspore multilayer networks in a tropical savanna. *Ecological Entomology*.

Dagosta, F. C., & De Pinna, M. (2019). The fishes of the Amazon: distribution and biogeographical patterns, with a comprehensive list of species. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 2019(431), 1-163.

DeMaynadier, P., Hunter, M. L. (1994). Keystone support. *BioScience* 1994, 44, 2.

Dormann, C. F., Gruber, B., & Fründ, J. (2008). Introducing the bipartite package: analysing ecological networks. *interaction*, 1(0.2413793), 8-11.

Dormann, C. F., & Strauss, R. (2014). A method for detecting modules in quantitative bipartite networks. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(1), 90-98.

de Castro Loebens, S., Farias, E. U., & Yamamoto, K. C. (2016). Diversidade de assembleias de peixes em floresta alagada de águas pretas da Amazônia Central. *Scientia Amazonia*, v. 5, n.1, 37-44.

Delmas, E., Besson, M., Brice, M. H., Burkle, L. A., Dalla Riva, G. V., Fortin, M. J., ... & Poisot, T. (2019). Analysing ecological networks of species interactions. *Biological Reviews*, 94(1), 16-36.

Donatti, C. I., Guimarães, P. R., Galetti, M., Pizo, M. A., Marquitti, F. M., & Dirzo, R. (2011). Analysis of a hyper-diverse seed dispersal network: modularity and underlying mechanisms. *Ecology letters*, 14 (8), 773-781.

Dunne, J. A., Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2002). Food-web structure and network theory: the role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 99: 12917– 12922.

FAS (2017). Fazendo a Floresta valer mais em pé do que derrubada: atlas do desenvolvimento sustentável de comunidades ribeirinhas do Amazonas: 2010–2017. Manaus, Brazil: Fundação Amazonas Sustentável (FAS).

Fink, W. L., & Machado-Allison, A. (1992). Three new species of piranhas from Brazil and Venezuela (Teleostei: Characiformes). *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 3(1), 55-71.

Forsberg, B. R., Araújo-Lima, C. A. R. M., Martinelli, L. A., Victória, R. L., & Bonassi, J. A. (1993). Autotrophic carbon sources for fish of the central Amazon. *Ecology*, 74(3), 643-652.

Freitas, C. E. C., & Siqueira-Souza, F. K. (2009). O uso de peixes como bioindicador ambiental em áreas de várzea da bacia amazônica. *Revista Agrogeoambiental*, 1(2).

Furch, K., Junk, W. J., & Campos, Z. E. (1989). Nutrient dynamics of decomposing leaves from Amazonian floodplain forest species in water. *Amazoniana: Limnologia et Oecologia Regionalis Systematis Fluminis Amazonas*, 11(1), 91-116.

Fründ, J., McCann, K. S., & Williams, N. M. (2016). Sampling bias is a challenge for quantifying specialization and network structure: lessons from a quantitative niche model. *Oikos*, 125(4), 502-513.

Gottsberger, G. (1978). Seed dispersal by fish in the inundated regions of Humaitá, Amazonia. *Biotropica*, 170-183.

Goulding, M. (1980). The fishes and the forest. Explorations in Amazonian natural history. University of California Press, Berkeley, CA, USA. 280pp.

Goulding, M., M. L. Carvalho & E. G. Ferreira. (1988). Rio Negro. Rich life in poor water. The Hague, SPB Academic Publishing bv, 200 p.

González, A. M. M., Dalsgaard, B., & Olesen, J. M. (2010). Centrality measures and the importance of generalist species in pollination networks. *Ecological complexity*, 7(1), 36-43.

Guimarães Jr, P. R. (2020). The structure of ecological networks across levels of organization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 51, 433-460.

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

Howe, H. F. (1993). Specialized and generalized dispersal systems: where does 'the paradigm' stand? *Vegetatio*, 107, 3-13.

Ivens, A. B., von Beeren, C., Blüthgen, N., & Kronauer, D. J. (2016). Studying the complex communities of ants and their symbionts using ecological network analysis. *Annual Review of Entomology*, 61, 353-371.

Jordano, P. (1987). Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *The American Naturalist*, 129(5), 657-677.

Jézéquel, C., Tedesco, P. A., Darwall, W., Dias, M. S., Frederico, R. G., Hidalgo, M., ... & Oberdorff, T. (2020). Freshwater fish diversity hotspots for conservation priorities in the Amazon Basin. *Conservation biology*, 34(4), 956-965.

Junk, W. J., Piedade, M. T., Wittmann, F., Schöngart, J., & Parolin, P. (Eds.). (2010). Amazonian floodplain forests: ecophysiology, biodiversity and sustainable management (Vol. 210). Springer Science & Business Media.

Junk, W. J., Piedade, M. T. F., Schöngart, J., Cohn-Haft, M., Adeney, J. M., & Wittmann, F. (2011). A classification of major naturally-occurring Amazonian lowland wetlands. *Wetlands*, 31, 623-640.

Junk, W. J., Wittmann, F., Schöngart, J., & Piedade, M. T. (2015). A classification of the major habitats of Amazonian black-water river floodplains and a comparison with their white-water counterparts. *Wetlands Ecology and Management*, 23, 677-693.

Jordán, F., Liu, W. C., & Davis, A. J. (2006). Topological keystone species: measures of positional importance in food webs. *Oikos*, 112(3), 535-546.

Jordán, F., Liu, W. C., & Mike, Á. (2009). Trophic field overlap: a new approach to quantify keystone species. *Ecological Modelling*, 220(21), 2899-2907.

Kawakami, E.; Vazzoler, G. (1980). Método gráfico e estimativa de índice alimentar aplicado no estudo de alimentação de peixes. *Bol. Inst. Oceanogr.*, 29 (2): 205-207.

Kamil, A. C., J. R. Krebs, and H. R. Pulliam, eds. (1987). *Foraging Behavior*. Plenum Press, New York.

Kasper, D., Forsberg, B. R., Amaral, J. H., Leitão, R. P., Py-Daniel, S. S., Bastos, W. R., & Malm, O. (2014). Reservoir stratification affects methylmercury levels in river water, plankton, and fish downstream from Balbina hydroelectric dam, Amazonas, Brazil. *Environmental Science & Technology*, 48(2), 1032-1040.

Kivelä, M., Arenas, A., Barthelemy, M., Gleeson, J. P., Moreno, Y., & Porter, M. A. (2014). Multilayer networks. *Journal of complex networks*, 2(3), 203-271.

Lee, F., Simon, K. S., & Perry, G. L. (2022). Network topology mediates freshwater fish metacommunity response to loss of connectivity. *Ecosphere*, 13(11), e4286.

Luiza-Andrade, A., da Silva, R. R., & Juen, L. (2023). Contribution of rare genera of aquatic insects to functional diversity in streams with multiple land use in the Amazon. *Hydrobiologia*, 850(1), 21-38.

Lobo, G. S., Wittmann, F., & Piedade, M. T. F. (2019). Response of black-water floodplain (igapo) forests to flood pulse regulation in a dammed Amazonian river. *Forest Ecology and Management*, 434, 110–118.

Lopes, A., Crema, L. C., Demarchi, L. O., Ferreira, A. B., Santiago, I. N., Ríos-Villamizar, E. A., & Piedade, M. T. F. (2019). Herbáceas aquáticas em igapós de água preta dentro e fora de Unidades de Conservação no Estado do Amazonas. *Biodiversidade Brasileira*, (2), 45-62.

Lowe-McConnell, R. H. (1969). Speciation in tropical freshwater fishes. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1(1-2), 51-75

McConnell, R., & Lowe-McConnell, R. H. (1987). *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge University Press. Loebens, S., Farias, E. U., de Carvalho Freitas, C. E., & Yamamoto, K. C. (2019). Influence of hydrological cycle on the composition and structure of fish assemblages in an Igapó Forest, Amazonas, Brazil. *Boletim do Instituto de Pesca*, 45(1).

Lopes, V. L., Costa, F. V., Rodrigues, R. A., Braga, É. M., Pichorim, M., & Moreira, P. D. A. (2020). High fidelity defines the temporal consistency of host-parasite interactions in a tropical coastal ecosystem. *Scientific Reports*, 10 (1), 16839.

Pilosof, S., Porter, M. A., Pascual, M., & Kéfi, S. (2017). The multilayer nature of ecological networks. *Nature Ecology & Evolution*, 1(4), 0101.

Thébault, E., & Fontaine, C. (2010). Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science*, 329(5993), 853-856.

May, R. M. (1973). *Stability and complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton.

Mérigoux, S., & Ponton, D. (1998). Body shape, diet and ontogenetic diet shifts in young fish of the Sinnamary River, French Guiana, South America. *Journal of Fish Biology*, 52(3), 556-569.

Mérona, B. D., & Rankin-de-Mérona, J. (2004). Food resource partitioning in a fish community of the central Amazon floodplain. *Neotropical Ichthyology*, 2, 75-84.

Merckx, A., M. Jégu, and G. M. Santos. (2000). Une nouvelle espèce de *Serrasalmus* (Teleostei: Characidae: Serrasalminae), *S. altispinis* n. sp., décrite du rio Uatumã (Amazonas, Brésil) avec une description complémentaire de *S. rhombeus* (Linnaeus, 1766) du plateau Guyanais. *Cybio* 24:81–201

Mateus, L., Rodrigues Costa, R. M., & Penha, J. M. F. (2022). Spatiotemporal diet shifting in a neotropical fish species: the role of riparian vegetation and seasonal inundation. *Frontiers in Environmental Science*, 1901.

Melack, J. M., & Hess, L. L. (2011). Remote sensing of the distribution and extent of wetlands in the Amazon basin. *Amazonian floodplain forests: ecophysiology, biodiversity and sustainable management*, 43-59.

Mello, M. A. R., Rodrigues, F. A., Costa, L. D. F., Kissling, W. D., Şekercioğlu, Ç. H., Marquitti, F. M. D., & Kalko, E. K. V. (2015). Keystone species in seed dispersal networks are mainly determined by dietary specialization. *Oikos*, 124(8), 1031-1039.

Montoya, J. M., Pimm, S. L., & Solé, R. V. (2006). Ecological networks and their fragility. *Nature*, 442 (7100), 259-264.

Mérigoux, S., & Ponton, D. (1998). Body shape, diet and ontogenetic diet shifts in young fish of the Sinnamary River, French Guiana, South America. *Journal of Fish Biology*, 52(3), 556-569.

Nico, L. G. (1991). Trophic ecology of piranhas (Characidae: Serrasalminae) from savanna and forest regions in the Orinoco River basin of Venezuela (Doctoral dissertation, University of Florida).

Newman, M. E. (2006). Modularity and community structure in networks. *Proceedings of the national academy of sciences*, 103(23), 8577-8582.

Nogueira, D. G., Valente-Neto, F., Coyich, A. P. et al. Riparian fruit input partially affects the distribution of stream fishes. *Hydrobiologia* 850, 3161-3172 (2023).

Nunes, A. V., Chiaravalloti, R. M., de Oliveira Roque, F., Fischer, E., Angelini, R., Ceron, K., ... & Penha, J. (2023). Increasing social risk and markets demand lead to a more selective fishing across the Pantanal wetland. *Ecological Economics*, 208, 107791.

Oksanen J, F. Guillaume Blanchet RK, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, et al. *vegan: Community Ecology Package* [Internet]. 2016. <https://cran.r-project.org/package=vegan>

Ong, L., Campos-Arceiz, A., Loke, V. P., Pura, P. B., Tunil, C. M. T. B., Din, H. S. A. L., ... & McConkey, K. R. (2021). Building ecological networks with local ecological knowledge in hyper-diverse and logistically challenging ecosystems. *Methods in Ecology and Evolution*, 12(10), 2042-2053.

Parolin, P., Wittmann, F.; Schöngart, J. (2010). Tree phenology in Amazonian floodplain forests. In: Junk, W. J.; Piedade, M. T. F.; Wittmann, F.; Schöngart, J.; Parolin, P. 2010. Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management. *Ecological Studies*. Springer, vol. 210.

Perry, G., & Pianka E. (1997). Animal foraging: past, present and future. *Trends Ecol Evol*. 12:22 360–64.

Pereyra, P. E. R., Hallwass, G., Begossi, A., Giacomini, L. L., & Silvano, R. A. M. (2023). Fishers' Knowledge Reveals Ecological Interactions Between Fish and Plants in High Diverse Tropical Rivers. *Ecosystems*, 1-13.

Resende, A. F., Schöngart, J., Streher, A. S., Ferreira-Ferreira, J., Piedade, M. T. F., & Silva, T. S. F. (2019). Massive tree mortality from flood-pulse disturbances in Amazonian floodplain forests: The collateral effects of hydropower production. *Science of the Total Environment*, 659, 587–598.

Ríos-Villamizar, E. A., Lopes, A., da Silva, M. D. S. R., dos Santos, N. A. S., Oliveira, R., Calazães, R. M., ... & Junk, W. J. (2022). Water chemistry of rivers and streams from the Jaú and Uatumã basins in central Brazilian Amazon. *Sustainable Water Resources Management*, 8(4), 117.

Rocha, M., Feitosa, Y. O., Wittmann, F., Piedade, M. T. F., Resende, A. F., & Assis, R. L. (2020). River damming affects the seedling communities of a floodplain forest in the Central Amazon. *Acta Botânica Brasílica*, 34, 192–203.

Rudolf, V. H., & Rasmussen, N. L. (2013). Population structure determines functional differences among species and ecosystem processes. *Nature Communications*, 4(1), 2318.

Schupp, E. W. (1993). Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio*, 107, 15-29.

Schupp, E. W. (1988). Factors affecting post-dispersal seed survival in a tropical forest. *Oecologia*, 76, 525-530.

Schöngart, J., Wittmann, F., Faria de Resende, A., Assahira, C., de Sousa Lobo, G., Rocha Duarte Neves, J., ... & Piedade, M. T. F. (2021). The shadow of the Balbina dam: A synthesis of over 35 years of downstream impacts on floodplain forests in Central Amazonia. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 31(5), 1117-1135.

Schöngart, J., Wittmann, F., Faria de Resende, A., Assahira, C., de Sousa Lobo, G., Rocha Duarte Neves, J., ... & Piedade, M. T. F. (2021). The shadow of the Balbina dam: A synthesis of over 35 years of downstream impacts on floodplain forests in Central Amazonia. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 31(5), 1117-1135.

Rejas, D. (2018). Trophic structure of a floodplain fish assemblage in the upper Amazon basin, Bolivia. *Revista de biologia tropical*, 66(3), 1258-1271.

Roubach, R., & Saint-Paul, U. (1994). Use of fruits and seeds from Amazonian inundated forests in feeding trials with *Colossoma macropomum* (Cuvier, 1818) (Pisces, Characidae). *Journal of Applied Ichthyology*, 10 (2-3), 134-140.

Santos, G. M. D., & Jégu, M. (1996). Inventário Taxonômico Dos Anostomídeos (Pisces, Anostomidae) Da Bacia Do Rio Uatumã-Am, Brasil, Com Descrição De Duas Espécies Novas. *Acta Amazonica*, 26, 151-184.

Santos, G. M., Ferreira, E., Zuanon, J. (2006) Peixes comerciais de Manaus. Manaus: IBAMA -AM, Provárzea, 144p.

Silveira, R. M. L., & Weiss, B. (2014). Evidence for herbaceous seed dispersal by small-bodied fishes in a Pantanal seasonal wetland. *Brazilian Journal of Biology*, 74, 588-596.

Tejerina-Garro, F. L., Fortin, R., & Rodríguez, M. A. (1998). Fish community structure in relation to environmental variation in floodplain lakes of the Araguaia River, Amazon Basin. *Environmental Biology of Fishes*, 51, 399-410.

Nunes, A. V., Chiaravalloti, R. M., de Oliveira Roque, F., Fischer, E., Angelini, R., Ceron, K., ... & Penha, J. (2023). Increasing social risk and markets demand lead to a more selective fishing across the Pantanal wetland. *Ecological Economics*, 208, 107791.

Warren, P. H. (1990). Variation in food-web structure: the determinants of connectance. *The American Naturalist*, 136(5), 689-700.

Winemiller, K. O., & Jepsen, D. B. (1998). Effects of seasonality and fish movement on tropical river food webs. *Journal of fish Biology*, 53, 267-296.

Wittmann, F., & Parolin, P. (1999). Phenology of six tree species from Central Amazonian várzea. *Ecotropica*, 5(1), 51-57.

Woodward, G., Ebenman, B., Emmerson, M., Montoya, J. M., Olesen, J. M., Valido, A., & Warren, P. H. (2005). Body size in ecological networks. *Trends in ecology & evolution*, 20(7), 402-409.

Weiss, B., Zuanon, J. A., & Piedade, M. T. (2016). Viability of seeds consumed by fishes in a lowland forest in the Brazilian Central Amazon. *Tropical Conservation Science*, 9(4), 1940082916676129.

Weiss, B., Costa, G., Correa, S. B., Zuanon, J., & Piedade, M. T. F. (2022). Does the consumption of pioneer-tree seeds from flooded forests by freshwater sardines affect seed germination? *Acta Oecologica*, 117, 103850.

Yule, T. S., Severo-Neto, F., Tinti-Pereira, A. P., & Baptista de Lima Corrêa da Costa, L. (2016). Freshwater sardines of the Pantanal delay seed germination in a floodplain tree species. *Wetlands*, 36, 195-199.

Zhang X, Martin T, Newman MEJ. Identification of core-periphery structure in networks. *Phys Rev E*. 2015; 91: 32803



Effectiveness of fish assemblage as seed dispersers in Amazon oligotrophic flooded forests

Bianca Weiss | Flávia D. Santana | Geângelo Petene Calvi | Gilvan Costa |

Jansen Zuanon | Maria Teresa Fernandez Piedade.

(Artigo publicado no periódico *Austral Ecology*: DOI: 10.1111/aec.13330)

ABSTRACT

In tropical and highly diverse systems, Seed Dispersal Effectiveness (SDE) is a very useful approach to investigating the role of seed dispersers in one of the most important and complex phases of plants by analysing the quantitative (QC) and qualitative (QL) components of the seed dispersal process. Although fishes are recognized as an important guild of frugivores in flooded environments, we still know very little about the dispersal effectiveness performed by this group. Our study evaluated two quantitative subcomponents of effectiveness, where we used: (a) the volume of intact and crushed seeds found in the stomach and intestine of fish (QC₁), and (b) the total number of tested and viable seeds (QC₂). From these subcomponents, a two-dimensional landscape of effectiveness was generated and a fish species was ranked according to the quantitative component of the SDE. Eight species of fish consumed 1054 seeds belonging to 16 plant species. *Sphinctanthus striiflorus*, *Corynostylis pubescens*, *Connarus* sp. and *Piper* sp., were the most abundant plant species in fish's diets, totalling 95% (N = 983) of the seeds consumed. We used a tetrazolium viability test protocol and about 678 (85%) of the 797 seeds tested were viable and 119 (14.7%) were unviable; the viability test was inconclusive for less than 1% of the seeds. Our findings showed that, as seen in other effectiveness studies with terrestrial vertebrate dispersers, fish species also have different degrees of effectiveness. Additionally, we pointed out that the fish species more specialized in the consumption of fruits and seeds were quantitatively more effective dispersers, while species with lower SDE corresponded to generalists that just occasionally consume seeds. We suggest that high-diversity fish assemblages allow for greater complementarity in the seed dispersal interaction, which can potentially favour the recruitment of plant species via ichthyochory.

KEY WORDS: black water, flooded forests, frugivory, plant- fish interaction, seed dispersal components

INTRODUCTION

The plant life cycle involves multiple ecological processes, with pollination and seed dispersal being essential for the maintenance of biodiversity and the functioning of forests (Neuschulz et al., 2016). Pollination and seed dispersal support more than 87.5% of angiosperms (Ollerton et al., 2011). Without the help of animals as seed dispersal vectors, about 75% of tropical tree species could not survive in their natural state since they evolved by investing in these plant–animal interactions (Howe & Smallwood, 1982). These processes are spatially structured, and the results of interactions with dispersion vectors are closely linked to landscape characteristics (Jordano, 2017). Especially for angiosperms, seed dispersal is the main way of establishment in new environments (Ronce, 2007) and also allows recruits to be less susceptible to negative density-dependent processes such as intraspecific competition, pathogens or herbivory attacks (Janzen, 1970). Seed dispersal and seed recruitment at new locations also help to enhance the recovery of natural systems subjected to environmental disturbances and the colonization of new areas (Eriksson & Ehrlén, 2008; Wang & Smith, 2002).

In recent decades, studies mainly in tropical forests have shown that plant species are dispersed by several frugivorous species, while non obligate frugivorous animals also depend on many plant species as a food source. Moreover, a large percentage of woody species is adapted to endozoochorous seed dispersal by vertebrates, and a high fleshy fruit production per unit area is found in tropical rainforests (Jordano, 2000). This process is complex and may involve one or more sequential phases and several seed dispersal agents (Vander Wall & Longland, 2004). Therefore, in tropical environments, the dispersion of

fleshy fruits by terrestrial vertebrates has received greater attention due to their anatomical, physiological and behavioural characteristics (Chapman & Russo, 2006). Primates that inhabit flooded forests also ingest a wide variety of fruits and defecate, regurgitate or spit out numerous seeds on the landscape (Bravo, 2009). Seed dispersal by Neotropical birds profoundly impacts patterns of ecological and genetic diversity in many plant species (Karubian et al., 2012). Some trophic specialist bats consume the fruits of thousands of plant species, and their populations can be influenced by the availability of this type of resource (Stevens & Amarilla- Stevens, 2012). Conversely, we need to improve our understanding of the ecological role of frugivorous vertebrates such as fish species in aquatic ecosystems.

In seasonally flooded tropical forests, most plant species synchronize their flowering and fruiting with the hydrological cycle and release their fruits and seeds during the flood period (Wittmann & Parolin, 1999). In complex landscapes, such as the Amazonian flooded forests, small and large fruit-eating fish enter the forest in search of this kind of food (Gottsberger, 1978). Thus, plant species in the flooded forest rely mostly on seed dispersal by water (hydrochory) and fishes (ichthyochory) for population maintenance and colonization of new habitats (Kubitzki & Ziburski, 1994). Contrary to the unidirectional movement of the seed dispersal provided by water currents, the broad mobility of fishes can result in multidirectional, long-distance seed dispersal across aquatic systems (Anderson et al., 2011). So, fish movements (migration, dispersal) between different habitats and phases of the hydrological cycle play an important role in the ecosystem processes of tropical rivers, such as seed dispersal, nutrient cycling and energy transfer between rivers and even between different basins (Winemiller & Jepsen, 1998).

The orders Cypriniformes, Siluriformes and Characiformes contain more than 60% of the known frugivorous fishes in freshwaters (Horn et al., 2011), most of them consuming propagules at some point in the life cycle or according to the river seasonality (Beaune et al., 2013). For example, in the dry season, species of Characidae experience an omnivorous diet composed of zooplankton, algae and herbaceous aquatic plants, while in the flooding phase, they present a diet mostly based on fruits (Silva et al., 2000). For those species, the proportion of viable and broken seeds found in the digestory tract can vary considerably (Araujo-Lima & Goulding, 1997; Goulding, 1980). Therefore, the role of fishes as seed dispersers or seed predators (mutualists or antagonists) may vary with seed size and format, fish size and mouth opening dimensions, as well as food preferences (Pollux, 2011). However, the effects of such variable characteristics of fishes have been poorly explored in the context of seed dispersal effectiveness.

The evolution of the fish- plant interactions and current population recruitment factors can be better understood from responses regarding the effectiveness of individual interactions of the dispersers involved (Schupp et al., 2017). Schupp (1993) proposed an approach to quantify Seed Dispersion Effectiveness (SDE), where the effectiveness of the interaction between dispersing plants and animal vectors is analysed through two components related to dispersion: a quantitative component (QC), which considers the numerical aspects related to the pre- dispersion phases and dispersion limitations; and a qualitative component (QL) related to the post- dispersion phases and recruitment limitations. Seed Dispersal Effectiveness translates into distinct contributions of each consumer species to plant recruitment, and some variations in the interactions can show the dispersed species as redundant or complementary (Carlo & Yang, 2011). Complementary species generally provide distinct ecological functions when adding new seed dispersers in the community, and a positive response in the seed dispersal function

could be expected (Schleuning et al., 2015), whereas additional redundant species do not contribute to new ecological functions but could play an important role to the ecosystem resilience (Correa et al., 2016). Therefore, complementarity among seed dispersing groups within the dispersal assemblage and with different degrees of contribution to the process will likely affect the local SDE (Manzaneda & Rey, 2009). Especially for fish species, our understanding is still limited as to how variation in the quantity and quality components of SDE translates into species equivalence or complementarity, and to what extent impacts in the fish assemblage would reflect on changes in the flooded forests dynamics and structure (Rother et al., 2016). In part, this is because it is a major challenge in seed dispersal ecology to investigate when combinations of seed disperser activity, seed travel distances and seed environments will provide appropriate recruitment opportunities (Beckman & Rogers, 2013).

Through information obtained from fieldwork, the amount of seeds observed in the digestory tract of fish varies from a few to numerous seeds, and experimental field trials with fish feeding are able to individually quantify aspects of the process, such as (a) chances of ingesting the seeds, (b) ingestion or regurgitation, (c) seed retention time, (d) propagule survival, (e) germination probability and (f) germination rate after passage through the fish digestory tract (Pollux, 2011). Information obtained from field trials provides a broader aspect regarding the diversity of fish and plants that interact within a given system, although they still represent images of the process. Amazon river systems are home to an enormous diversity of fish species that exhibit a wide variety of migratory behaviors related to the seasonal changes in river level (Duponchelle et al., 2021). This natural complexity difficult an accurate view of the contribution of the qualitative components of SDE, such as retention time and seed displacement (Pollux, 2011), which comprehension keeps highly dependent on manipulative experimental studies. The

quantitative component provides valuable information regarding the complex recruitment of plants (Herrera et al., 1994) based on information on seed survival after ingestion (Pollux, 2011). Given the diversity of Amazonian fishes together with their complex life cycles and increasing human pressures, there is a great need to accurately evaluate the process of seed dispersal in aquatic environments as a way to foresee the odds of conserving these crucial fish- plant interactions and other ecosystem services.

In this study, we combined different aspects of the quantitative component (QC) of SDE to better assess how the different fish species contribute to seed dispersal in Amazonian oligotrophic blackwater floodplain forests. Specifically, we aim to evaluate how complementary or redundant patterns in terms of the QC determine the variation in seed dispersal effectiveness in highly diverse tropical assemblages, with the potential to influence forest dynamics through recruitment effects. To do so, we address the following questions: (a) Does passage through the digestory tract of fish affect the viability of seeds consumed? (b) Which fish species potentially contribute most effectively to the dispersal of ingested seeds?

METHODS

Floodplain forests cover ca. 300.000 km² of the Amazon region (Wittmann & Junk, 2016). The present study was conducted in two areas of black-water flooded forest (regionally known igapós) within the Uatumã Sustainable Development Reserve (USDR), Central Amazon, Brazil (Figure 1). Blackwaters are characterized by its high acidity and are nutritionally poor (igapó sensu Sioli, 1984). The USDR has an area of approximately 4244 km² and is cut by the Uatumã River and its tributaries the Abacate and Jatapu Rivers (FAS, 2017). The studied sites are part of the permanent research and monitoring sites established under the PELD- MAUA/Max- Planck Project (Long- Term

Ecological Research Program; Ecology, Monitoring and Sustainable Use of Wetlands group). Site 1 is located on the Uatumã River, just downstream of the Balbina Hydroelectric Power Plant ($1^{\circ}57'36.95''$ S and $59^{\circ}28'21.94''$ W), whose construction significantly altered the flooding pattern of this river (Assahira et al., 2017). Site 2 is located on a pristine tributary river, the Abacate ($1^{\circ}55'27.46''$ S and $58^{\circ}59'12.11''$ W), approximately 161 km below the UHE Balbina dam. This tributary of the Uatumã River is supposedly not affected (or less affected) by the change in the flood pulse of the Balbina Hydroelectric Power Plant. Despite the purported differences between the two sites, a prior study conducted by one of us (G. Costa) did not find significant differences in the main characteristics (species richness and composition) of the frugivorous fish trophic guilds (Costa, 2021). In light of these results, we pooled the data from the two sites in order to achieve a better sample size and higher analytical robustness for our study.

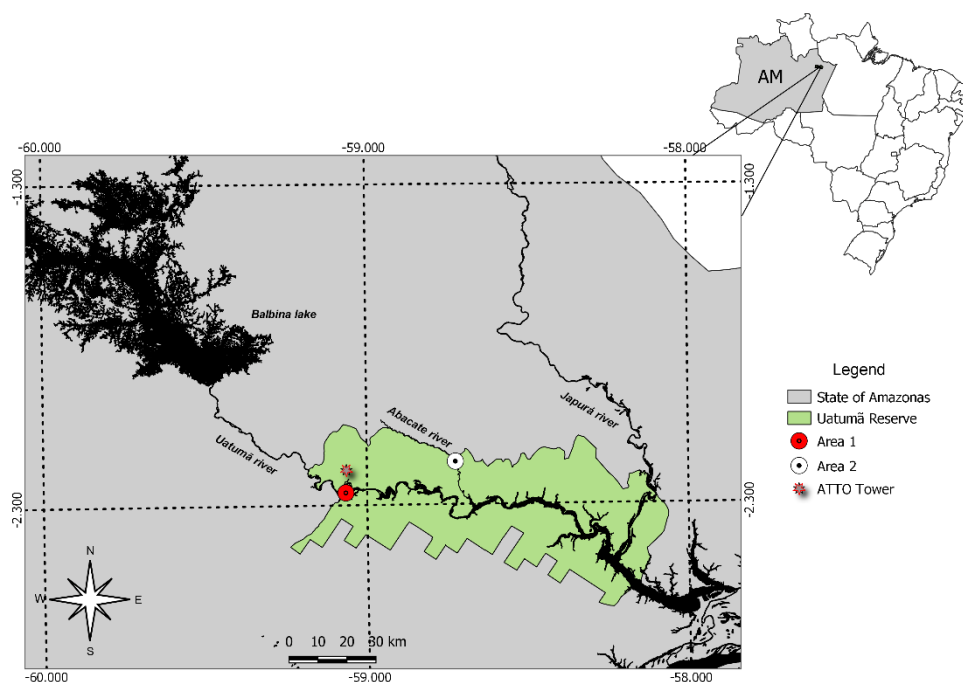


FIGURE 1 Location of the study areas in blackwater floodplain forests (Site 1; Uatumã River approximately 105 km downstream of the Balbina dam, and Site 2; Abacate River) located in the Uatumã Sustainable Development Reserve, in the area downstream of the Balbina's reservoir, Central Amazon, Brazil.

Fish specimens were sampled monthly between February and July 2019, which includes the rising water, high water and beginning of the falling water periods in Central Amazon. Each site was sampled during two consecutive days per month, from dawn/early morning (05:00 h) to dusk/early night (19:00 h). We did not sample along the night because of the extensive damage to the fishing gear by caimans, which are very abundant locally. We installed and monitored a battery of nine nets (mesh size 24 to 110 mm between opposite nodes) 10 m long and 1.5 to 3.0 m high per site, complemented by a longline of 10- m long containing 40 hooks (2.5×0.8 cm) spaced 25 cm of each other. Pieces of fish, invertebrates (crickets and grasshoppers) and locally available fruits were used as baits, aiming to sample the highest possible diversity of fish guilds. Checking of the nets and longline was carried out at intervals of 6 h, totaling three daily checks. Fishes found alive in the nets and longline were euthanized by metabolic reduction through rapid contact with ice and were kept at a low temperature for a maximum of 48 h until they were sorted, measured (standard length, in cm) and weighted (in grams) in a field laboratory (Weiss et al., 2016). One specimen of each species was labelled and stored on ice for later confirmation of the taxonomic identity by a specialist from the National Institute for Amazonian Research (INPA, Manaus, Amazonas State). With the aid of a scalpel, a longitudinal cut was made at the ventral region of the specimens, the digestive tract was removed, and the food content of the stomach and intestines was analysed in order to identify and quantify the food items. The following categories for the food items found were used: intact seeds (that could be identified), crushed seeds (that were very difficult or impossible to identify) and other items such as plant fragments and animal remains (fruit pulp, flowers, leaves, pieces of fish and invertebrates). The volume of the different food items found in the stomachs and intestines was measured by the displacement of the water column in a beaker marked in millimeters (Hyslop, 1980).

Then, we calculated the relative volume (in percentage) of the food items such as whole seeds, broken seeds, pulp and other items that correspond to plant and/or animal material. The values of Standard Length and Weight presented in the Results for each species correspond to the mean and standard deviation, respectively.

To evaluate the viability of the seeds we performed tetrazolium tests, using only the intact seeds found in the digestive tract (stomach and intestine) of the sampled fish. The seeds were quantified, stored in plastic bags and transported to the National Institute of Amazonian Research (INPA) to be identified and compared with the material deposited in the INPA herbarium. When necessary, the propagules were pulped to obtain the seeds. After this step, all seeds were washed in running water for the complete removal of organic matter belonging to other food items found in the digestory tract. The seeds were then superficially dried on absorbent paper and stored (maximum 10 days) in sealed plastic bags (zip- lock type) until the experimental phase was conducted in the physiology laboratory of the MAUA/Max- Planck group at INPA. Since the seeds had already gone through a period of humidification due to contact with the fish's gastric fluids, pre-soaking in water before the test was not performed. For the best exposure of the embryo to the tetrazolium solution, a longitudinal cut in the seeds was performed using a scalpel and/or knives. One of the halves was fully immersed in the tetrazolium solution, and the other was discarded. In this study, the solution of 2,3,5 triphenyl tetrazolium chloride diluted in 1% distilled water was the standard (Brasil, 2009). The halved seeds, with the tissues of the embryos exposed, were placed individually in dark glass pots, closed and maintained for a period of 24 h in ovens with a controlled temperature of 30°C.

Two main structures of seed anatomy were considered for viability assessment: (a) the hypocotyl- radicle axis and (b) the cotyledonary tissue. The colour differentiation of the two structures was observed according to the criteria determined by Moore (1973),

by which seeds were considered viable when they had rigid and preserved tissues of a bright pink, bright red or carmine red colour. Seeds with the cotyledonary tissue area that was stained above 50% in bright pink, bright red or carmine red were considered viable. Tissues with soft parts and of black or dark brown colour were considered to be in the process of deterioration or already dead, as well as embryos that were partially stained or without color. Seeds with the cotyledonary tissue area stained below 50% in pink, light red or bright intense red coloration were considered unviable. To evaluate the entire seed structure, photographic documentation and measurement of seed size were done with the aid of a stereoscopic microscope (Leica M205 C) with an HD camera (Leica MC 190). Seed size (its larger dimension) was categorized in the following groups: small (<5 mm), medium (between 5 to 20 mm) and large (>20 mm).

The quantitative component (QC) of seed dispersal effectiveness (SDE) was estimated considering all fish specimens collected that had intact or crushed seeds in the digestory tract (stomach and intestine), thus composing the assemblage of seed-consuming fish. The food consumption by the different fish species was represented by the sum of the relative volume of all food categories found in the stomach and intestines of a given species (TV); the relative volume of tested seeds (TS), which was calculated in relation to the total volume of food categories consumed by that species; and the relative volume of viable seeds (VS), which was calculated in relation to the volume of tested seeds. The fish populational frequency (FPS) was calculated by dividing the number of collected individuals of a given species by the total number of fishes collected. To compose the QC landscape, we defined two quantitative subcomponents, QC₁ and QC₂. The QC₁ represents the proportion of intact seeds consumed and was calculated as the (volume of whole seeds + volume of crushed seeds)/total volume of digestive tract contents. The absolute number of viable seeds that were tested with the tetrazolium test

and the total number of seeds tested were used for the QC_2 calculations. Mean values of QC_1 and QC_2 were weighted by the abundance of each fish species. The graphical visualization of these variables was performed using a two dimensional landscape graph of Quantitative Component of Seed Dispersal Effectiveness, where the X axis was represented by QC_1 and the Y axis by QC_2 . The ranking of fish species was based on the average value of dispersion effectiveness, calculated as $QC = QC_1 \times QC_2$.

RESULTS

We collected 491 fish specimens (Table S1), of which 41 (8%) contained seeds (Table S2). Out of the eight species of seed consumers, one belongs to the order Siluriformes; *Auchenipterichthys longimanus* (N = 1; SL = 10 cm and W = 27 g), while the rest of the species are Characiformes; *Myloplus asterias* (N = 40; SL = 17 ± 4.9 cm and W = 263 ± 131.5 g), *Brycon amazonicus* (N = 20; SL = 35 ± 11.8 cm and W = 824 ± 380 g), *Serrasalmus rhombeus* (N = 89; SL = 25 ± 23 cm and W = 466 ± 216 g), *Hemiodus immaculatus* (N = 239; SL = 18 ± 3.4 cm and W = 80 ± 27.6 g), *Leporinus agassizii* (N = 19; SL = 24 ± 6.4 cm and W = 297 ± 93.1 g), *Leporinus fasciatus* (N = 81; SL = 27 ± 6.5 cm and W = 310 ± 118 g) and *Myloplus schomburgkii* (N = 40; SL = 20 ± 0.07 cm and W = 389 ± 1.4 g). Overall, these fish consumed 1054 seeds belonging to 16 plant species, which are distributed into 14 families, of which taxonomic identification at the species level was possible for six: *Amanoa oblongifolia*, *Sphinctanthus striiflorus*, *Corynostylis pubescens*, *Nectandra amazonum*, *Astrocaryum gynacanthum* and *Paspalum paniculatum*. The other seeds were identified only at the genus level; *Scleria* sp., *Piper* sp., *Dalbergia* sp., *Combretum* sp., *Connarus* sp., *Passiflora* sp., *Psychotria* sp., *Faramea* sp., *Pouteria* sp. and *Licania* sp. (Table S2). *Brycon amazonicus* and *M. asterias* consumed the largest number of plant species, seven in all, while *A. longimanus* and *L. agassizii* consumed the smallest number, only one plant species each (Table S3).

After cutting the seeds as a preparation for the Tetrazolium test, we observed that 246 seeds (23.3%) did not contain an embryo and were considered unviable. The Tetrazolium test (Table S4 and figures S1 and S2) was performed on the remaining 797 (75.6%) seeds. A total of 678 seeds (85%) were considered viable and 119 (14.9%) were unviable. Inconclusive results were obtained for *Psychotria* sp. (N = 1), *Faramea* sp. (N = 6), *Pouteria* sp. (N = 2) and *Licania* sp. (N = 2) seeds, which correspond to approximately 1% of the samples; for this reason, these species were excluded from the later analyses.

The QC landscape (Figure 2) allowed to classify the studied fishes into specialist frugivorous species (*B. amazonicus*, QC = 0.603, and *M. asterias*, QC = 0.303), observed in the upper right side of the landscape and generalist species (*S. rhombeus*, QC = 0.084; *H. immaculatus*, QC = 0.079; *M. schomburgkii*, QC = 0.041; *L. fasciatus*, QC = 0.012; *A. longimanus*, QC = 0.002; and *L. agassizii*, QC = 0.001), observed in the lower left side of the landscape (Figure 2 and Table 1). Among the two main groups of species that composed the SDE landscape are the frugivorous specialists *B. amazonicus* (Figure 3a) and *M. asterias* (Figure 3b) and the generalists *S. rhombeus* (Figure 4a) and *H. immaculatus* (Figure 4b). There was a variation of the dispersion efficiency of different plant species consumed by fish species composed the SDE landscape are the frugivorous specialists *B. amazonicus* (Figure 3a) and *M. asterias* (Figure 3b) and the generalists *S. rhombeus* (Figure 4a) and *H. immaculatus* (Figure 4b). There was a variation of the dispersion efficiency of different plant species consumed by fish species.

FIGURE 2 Landscape of the quantitative component of seed dispersal effectiveness (SDE), where the circles of different colours represent each fish species positioned on the isoline corresponding to its mean value (QC). The quantitative subcomponent QC₁ (X axis) represents: (volume of intact seeds + volume of crushed seeds)/total volume of digestive tract * fish population frequency, while QC₂ (Y axis) represents: (viable seeds

tested with tetrazolium test/total number of seeds tested with tetrazolium test) *
 Proportion of gut volume with intact seeds.

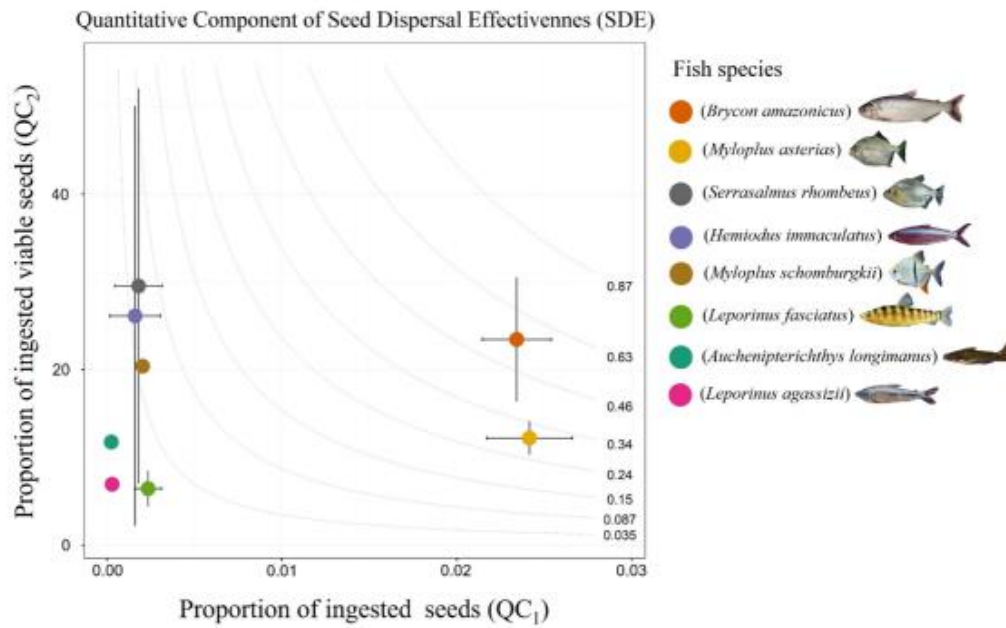


TABLE 1 Sum of volumes related to categories of food items found in the stomach and intestines (TV), fish population frequency (FPF), relative volume of viable seeds (VS), relative volume of seeds tested (TS). The quantitative component (QC₁ and QC₂) of Seed Dispersal Effectiveness (SDE) was calculated considering all fish specimens that consumed seeds.

Fish species	TV	FPF	VS	TS	QC ₁	QC ₂	QC
<i>Brycon amazonicus</i>	22.573	0.028	12.066	14.333	0.023	23.447	0.603
<i>Myloplus asterias</i>	19.225	0.032	15.214	19.321	0.024	12.224	0.303
<i>Serrasalmus rhombeus</i>	6.900	0.006	1.000	1.000	0.001	29.540	0.084
<i>Hemiodus immaculatus</i>	2.300	0.006	4.500	4.500	0.001	23.135	0.076
<i>Myloplus schomburgkii</i>	24.500	0.002	4.000	4.000	0.002	20.410	0.041
<i>Leporinus fasciatus</i>	11.866	0.004	15.000	27.333	0.002	6.458	0.012
<i>Auchenipterichthys longimanus</i>	1.700	0.002	1.000	1.000	0.000	11.760	0.002
<i>Leporinus agassizii</i>	7.200	0.004	4.500	4.500	0.000	6.950	0.001

Note: The quantitative components (QC₁ and QC₂) of Seed Dispersal Effectiveness (SDE) were calculated considering all fish specimens that consumed seeds.

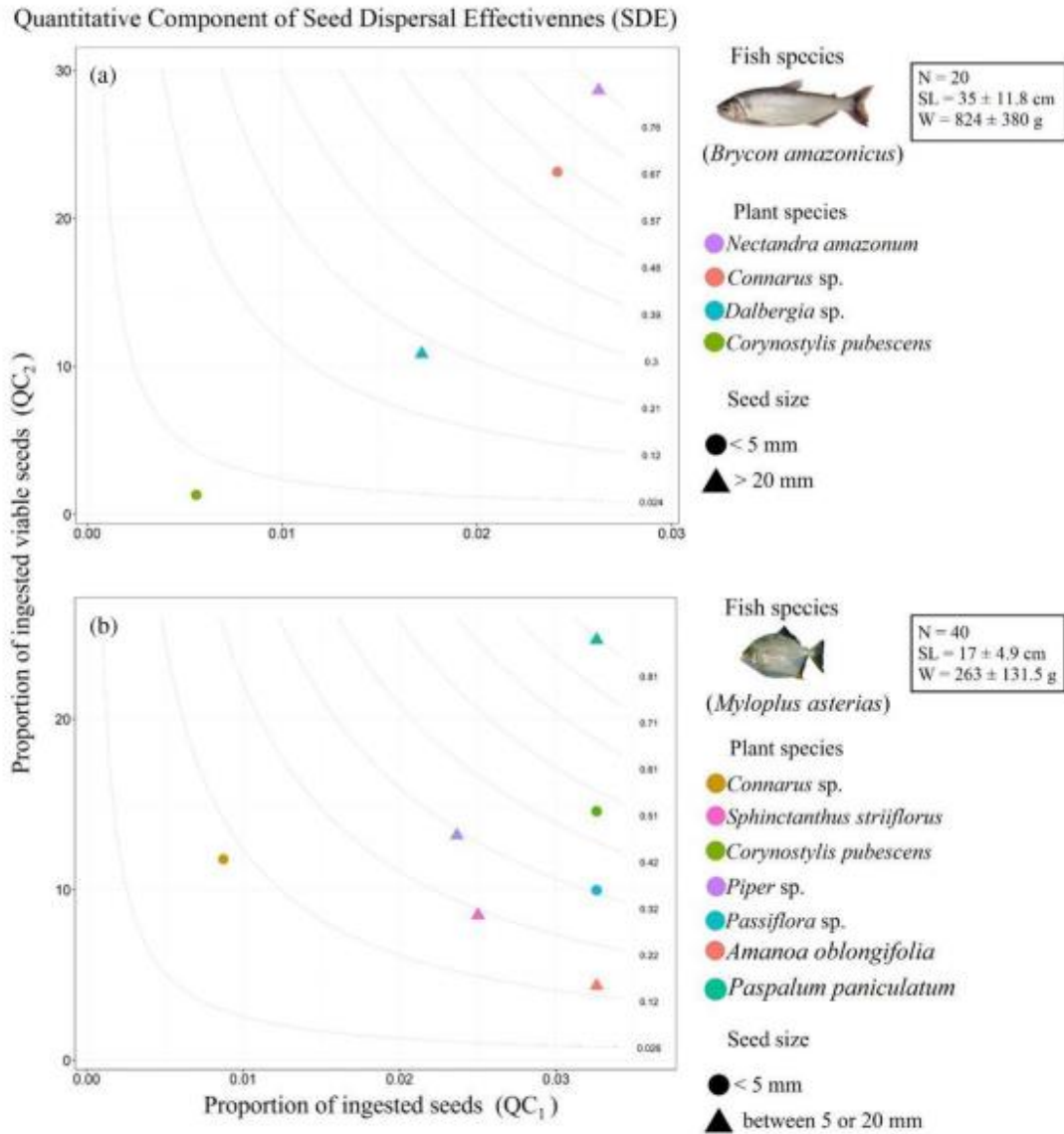


FIGURE 3 Variation of the quantitative component (QC) of the seed dispersal effectiveness (SDE) of different plant species consumed by two specialist fish species, (a) *Brycon amazonicus* and (b) *Myloplus asterias*. Number of total individuals captured (N), mean values and standard deviation of Standard Length in centimetres (SL) and weight in grams (W).

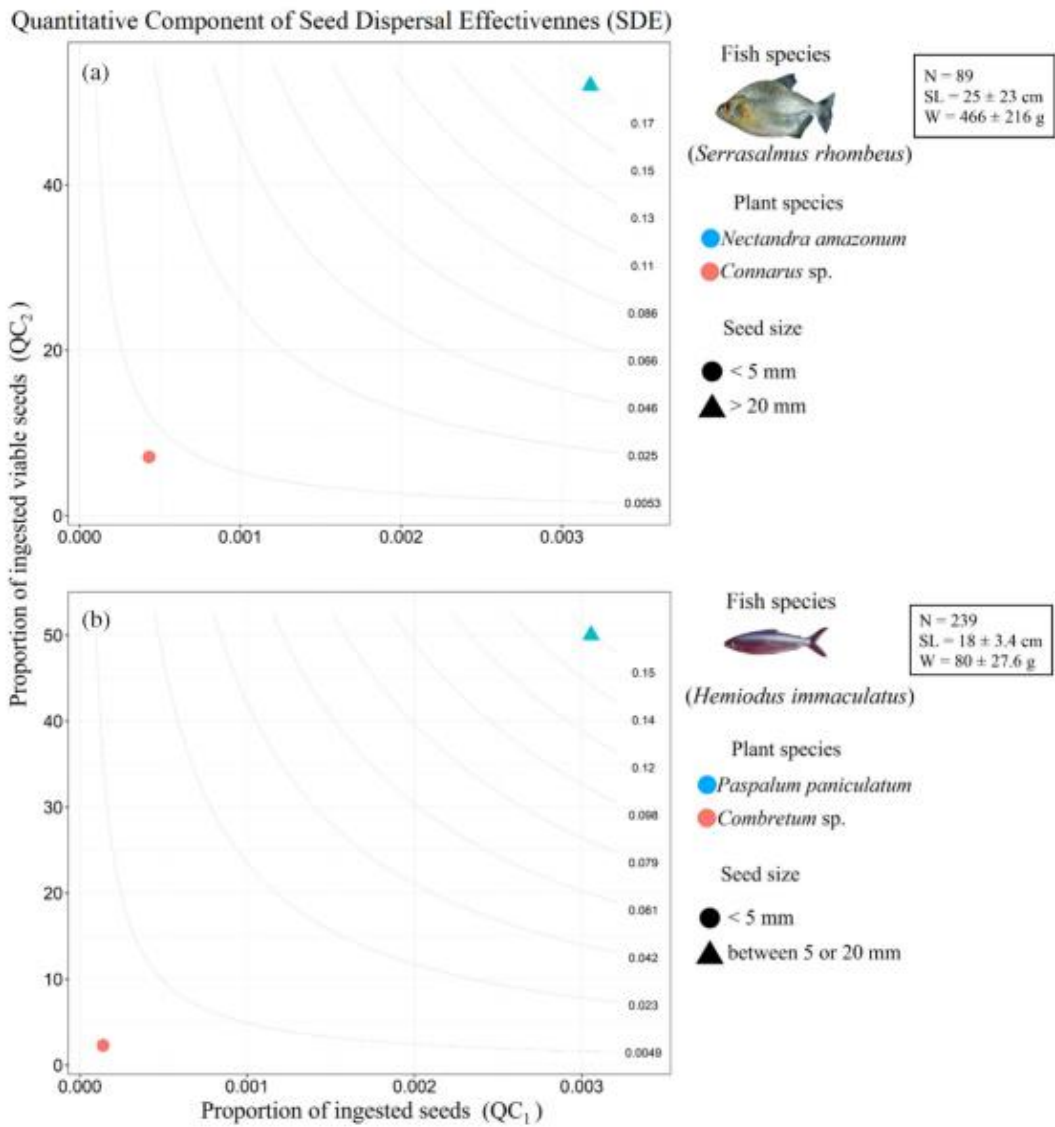


FIGURE 4 Variation of the Quantitative Component (QC) of the seed dispersal effectiveness of different plant species consumed by two generalist fish species, (a) *Serrasalmus rhombeus* and (b) *Hemiodus immaculatus*. Number of total individuals captured (N), mean values and standard deviation of Standard Length in centimetres (SL) and weight in grams (W).

DISCUSSION

Studies of fish- plant interactions have gained greater prominence in tropical flooded forests only in the last four decades when at least 276 species of fish were recognized as potential seed dispersers (Horn et al., 2011). Knowledge about ichthyocory is still scarce and concentrated mainly in areas of Neotropical floodplains (Anderson et al., 2009, 2011; Gottsberger, 1978; Valencia, 2012; Weiss et al., 2016), with few studies carried out in igapó blackwater forests (Correa & Winemiller, 2014; Goulding et al., 1988; Piedade et al., 2006), which may underestimate the role of several fish species as seed dispersers. Both seed and fish traits influence the quality of the interaction and the probability of effective seed dispersal (Boedeltje et al., 2019; Correa, Costa- Pereira, et al., 2015; Weiss et al., 2022). Some manipulative feeding trials have addressed individual differences in the quality of seed dispersal by fish (e.g. Pollux, 2017), while other studies presented recommendations on quantitative and qualitative aspects of this kind of fish-plant interaction that should be explored (e.g. Costa- Pereira, 2017). To our knowledge, this study is the first one to address the effectiveness of seed dispersal by fish at the assemblage level in tropical blackwater floodplains, showing that this broad guild of fishes, many of which also act as seed predators, provide crucial ecological services in these amphibious environments.

In general, seed germination tests involving Amazonian floodplain forest species have been performed by subjecting propagules to submersion or unsaturated soils, which are environmental conditions that are similar to those imposed by seasonally flooded habitats (Da Silva et al., 2022; Lucas et al., 2012; Parolin, 2001). In this type of amphibious environment, dispersal, germination and seedling establishment are under strong selective pressure, which is caused by dramatic seasonal changes in water levels that can surpass 12 m in amplitude (Junk et al., 1989). Despite its unquestionable

scientific value, this kind of study may hide more accurate results regarding the viability of the tested seeds (e.g. if the seeds contained fully formed embryos). The seeds of *Piper* sp. (55%), *Sphinctanthus striiflorus* (35%), *Amanoa oblongifolia* (22%) and *Corynostylis pubescens* (5%) presented the absence of an embryo, totalling 25% of the total seeds consumed. According to Carvalho and Nakagawa (2000), in the natural environment, the water regime is a factor that can affect the quality of the seed produced, which can include seeds with malformed or even absent embryos. This type of information is relevant because it rules out the negative effect on the viability of seeds that have passed through the digestive tract of fish and supports the answer to our first question; thus, in our study, only seeds containing an embryo were subjected to the tetrazolium test. Although the Tetrazolium method has already been used in other studies of fish- plant interactions (Boedeltje et al., 2015; Correa et al., 2017; Kubitzki & Ziburski, 1994; Mannheimer et al., 2003; Oliveira et al., 2019), here we provide information aiming to guide future studies on the subject (see Figures S1 and S2 and Table S4). In addition, the present study contains the first record of the consumption of seeds of *C. pubescens*, *Astrocaryum gynacanthum*, *Scleria* sp. and *Passiflora* sp. by fish (Table S2), as well as the use of the Tetrazolium methodology to test the viability of these seed species after its passage through the digestory tract of fishes.

The reduced number of seeds (N = 11) of four species (*Psychotria* sp., *Faramea* sp., *Pouteria* sp. and *Licania* sp.), which had inconclusive results regarding its viability, prevented the repetition of the tests in search of more accurate results. Unfortunately, studies regarding the standardization of Tetrazolium testing for various forest species are still ongoing and have been focusing mostly on agricultural and forest species (Brasil, 2009), which impairs comparisons with published literature. In this sense, this study provides information and recommends that the parameters used here should be

replicated for a greater number of sample repetitions. In addition, the results of the Tetrazolium tests were inserted as a novelty in the quantitative component QC₂, which made it possible to assess how the different fish species contribute to seed dispersal in the igapós of the lower Uatumã River basin.

The high variability of the quantitative subcomponents QC₁ and QC₂ led to the segregation of the fish assemblage into specialist frugivores (*Brycon amazonicus* and *Myloplus asterias*) and species considered as trophic generalists that occasionally/seasonally consume fruits and seeds (*Serrasalmus rhombeus*, *Hemiodus immaculatus*, *Myloplus schomburgkii*, *Leporinus fasciatus*, *Auchenipterichthys longimanus* and *Leporinus agassizii*). These species mostly consume invertebrates that fall from the forest canopy and also exploit different species of plants (Goulding, 1980; Junk et al., 1997). Although the results presented here for the catfish *A. longimanus* must be taken with caution, due to the extremely low sample size obtained in our study site (only one specimen of fish examined), the potential role of the species as a seed disperser is well supported by other studies. The high proportion of fruits and seeds consumed by this species in the Eastern Amazon during the flood season is pointed out by Freitas et al. (2011), while Mannheimer et al. (2003) also demonstrated a high consumption of fruits and seeds, as well as high proportions of germination and seed viability (verified by tetrazolium tests) after passing through the digestive tract of the catfish. Thus, the potential role of *A. longimanus* as a seed disperser in the Uatumã River basin cannot be ruled out, despite our small sample size.

Our results have implications for the resilience of the fish- plant inter-actions and seed dispersal effectiveness, in the function of the high level of complementarity observed in our study area, contrary to the high redundancy observed by Schupp et al. (2010). In other words, if the dispersal effectiveness of some fish species is highly affected by

changes in the local ecological characteristics and/or processes, in the short term, it can cause a reduction in the floodplain forest regeneration (Pérez- Méndez et al., 2016), while in the long run, it may affect plant recruitment success and lead to long- lasting changes in the communities (Kurten, 2013).

All fish species analysed in the present study consumed small and/or medium-sized seeds with fleshy pulps that increase buoyancy and facilitate hydrochory and ichthyochory (Correa et al., 2017). Some fish species of larger body size, such as *B. amazonicus*, *S. rhombeus* and *M. schomburgkii*, are able to ingest large seeds (>20 mm), which, with the exception of the palm *A. gynacanthum*, come from fleshy fruits. The percentage of viability was higher for large seeds (N = 24; 68%) than for small ones (N = 653; 63%). The catfish *A. longimanus* was the only one that did not triturate the ingested seeds (Table S1). The species belongs to the order Siluriformes, which has animals with large mouths and viliform or no teeth, which makes it possible for them to swallow and later excrete intact seeds (Correa et al., 2007; Mannheimer et al., 2003). Conversely, the lack of more extensive nocturnal samplings in our study may have subestimate the participation of catfishes in the fish- plant interactions and seed dispersal by fishes in the lower Uatumã River basin, which should be investigated. The majority of fish species included in this study observed with intact and crushed seeds in the digestive tract, belong to the order Characiformes which is known for the presence of strong (including molariform) teeth that easily triturate seeds and other hard- shelled food items (Goulding, 1980).

The reduction in the size of frugivorous fish as a result of overfishing can cause the loss of important and irreplaceable ecological functions with regard to the recruitment of large seeds (Costa- Pereira & Galetti, 2015; Costa- Pereira et al., 2018). In waterlogged environments, larger seeds belonging to the families Arecaceae (Piedade et al., 2006) and

Sapotaceae, for example, may not float and rely exclusively on larger fish for dispersal (Correa, Costa- Pereira, et al., 2015). So, the loss of such fish- plant interactions can ultimately result in long- lasting changes in the dynamics, structure and composition of floodplain forests.

Within the seed consumers' specialist group, *B. amazonicus* showed the highest SDE value, which points out to the need for greater attention to this species in terms of its conservation and ecosystem services within floodable forests. In addition, several reports state that species of *Brycon* excrete viable seeds of many plant species (Horn, 1997; Piedade et al., 2006; Reys et al., 2009; Weiss et al., 2016) and even 'steals' seeds from other fish species when subjected to scarcity (Carvalho et al., 2022). Larger individuals also remove the seed coat/pulp more quickly than smaller ones (Carvalho et al., 2021), which can also increase its effectiveness as seed dispersers. In addition, its long- distance migratory habits (Lima, 2017) also contribute to the dispersion both upstream and downstream in the aquatic system. In our study, only adult specimens of *B. amazonicus* (SL = 35 ± 11.8 cm; Lima, 2017) were captured, and are considered predominantly frugivorous (Drewe et al., 2004). It is possible that the analysis of adult individuals in this study partially explains the recovery of a large amount of intact seeds in the digestive tract of this species, as Correa, Araujo et al. (2015) demonstrated that each 1 cm increase in the standard length (SL) of *B. amazonicus* increases the probability of seed dispersal by 58%.

Myloplus asterias, the other specialist species identified in the present study, showed a high percentage of crushed seeds in the digestive tract (54%), but also consumed more than half (N = 701; 65%) of all the seeds analyzed in this study. Together with *B. amazonicus*, these two species were responsible for the consumption of the greatest number of plant species.

The piranha- preta *S. rhombeus* was more prominent among the group of seed consumer generalists and showed a greater proportion of fruits and seeds in the diet than species such as the pacu- cadete *M. schomburgkii*, which was reported as being frugivorous/granivorous habits (Correa et al., 2007). Here, *M. schomburgkii* showed the highest percentage (89%) of crushed seeds, which raises important questions regarding the role of both species in seed dispersal. It is important to note that frugivory and granivory (seed consumption) among the Serrasalminae (the family that harbours pacus and piranhas) are feeding habits that apparently have derived from omnivorous ancestors (Correa et al., 2007). While piranhas are generally known as piscivores, many individuals may rely on seed consumption during the high water season, when animal preys may become scarce or difficult to catch. *Serrasalmus gouldingi*, for example, may present a smaller trophic niche amplitude during the flood period, attributed to the high consumption of fruits and seeds, but presenting an overall omnivorous diet with a high tendency to piscivory (Prudente et al., 2016). This “niche variation”, in which each individual uses a different subset of the population's resource base, is a widespread phenomenon in many animal taxa and may also explain the seed consumption by the herbivore/detritivore *H. immaculatus* (Silva et al., 2008) and the omnivores *L. fasciatus*, *L. agassizii* (Blanco- Parra & Bejarano- Rodriguez, 2006) and *A. longimanus* (Ferraris Jr. et al., 2005).

In floodplain forests, the fruiting and availability of propagules are subject to variation along the flood gradient (Ferreira et al., 2010; Schöngart et al., 2002). This can influence the accessibility of the fish assemblage to the fruits and seeds and should be reflected in the composition and food diversity in the diet of fishes with a preference for certain plant species (Araujo et al., 2020) and of generalist frugivorous fishes (Lucas, 2008). Our study showed that the ecological contribution of some fish species

known to be piscivorous, herbivorous/detritivorous and omnivorous for the fish- plant interactions and seed dispersal may have been underestimated since these trophic groups are able to disperse viable seeds in flooded forests. Individual differences in dispersal quality and effectiveness among free-living individuals may have potential ecological importance and evolutionary and conservation implications for both the animal vector as well as the dispersed plant species.

CONCLUSIONS

When comparing the effectiveness of seed dispersal among fish species in blackwater flooded forests, it was observed that the most effective and specialist species contributed to the consumption of seeds from a greater diversity of plant species, with a high percentage of viable seeds. While specialist species play a significant role in dispersing the seeds of many plants in riparian forests, generalist fish species can also contribute to the dispersal of plants with large seeds, as is the case of *S. rhombeus* and *M. schomburgkii*. Finally, the landscape of dispersal effectiveness showed a clear pattern of complementarity in a diverse assemblage of fish, which indicates that the impact of ichthyochory on the dispersal process of tree plants in flooded environments has possibly been underestimated.

REFERENCES

- Anderson, J. T., Saldaña Rojas, J., Flecker, A. S. (2009). High-quality seed dispersal by fruit-eating fishes in Amazonian floodplain habitats. *Oecologia*, 161 (2): 279-290. Doi: 10.1007/s00442-009-1371-4
- Anderson, J. T. Nuttle, T., Saldana Rojas, J. S., Pendergast, T. H., Flecker, A. S. (2011). Extremely long-distance seed dispersal by an overfished Amazonian frugivore. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278 (1723): 3329-3335. Doi: 10.1098/rspb.2011.0155
- Araujo-Lima, C., Goulding, M. (1997). So fruitful a fish. Ecology, conservation, and aquaculture of the Amazon's tambaqui. New York: Columbia University Press, 191p.
- Araujo, J. M., Correa, S. B., Anderson, J., Penha, J. (2020). Fruit preferences by fishes in a Neotropical floodplain. *Biotropica*, 00: 1-11. Doi: 10.1111/btp.12790
- Assahira, C., Piedade, M. T. F., Trumbore, S. E., Wittmann, F., Cintra, B. B. L., Batista, E. S., Resende, A. F., Schöngart, J. J. (2017). Tree mortality of a floodadapted species in response of hydrographic changes caused by an Amazonian river dam. *Forest Ecology and Management*, 396: 113-123. Doi: 10.1016/j.foreco.2017.04.016
- Beaune, D., Bretagnolle, F., Bollache, L., Hohmann, G., Surbeck, M., Fruth, B. (2013). Seed dispersal strategies and the threat of defaunation in a Congo forest. *Biodiversity and Conservation*, 22: 225-238. Doi: 10.1007/s10531-012-0416-x
- Beckman, N. G., Rogers, H. S. (2013). Consequences of seed dispersal for plant recruitment in tropical forests: Interactions within the seedscape. *Biotropica*, 45 (6): 666-681. Doi: 10.1111/btp.12071
- Boedeltje, G., Spanings, T., Flik, G., Pollux, B. J. A., Sibbing, F. A., Verberk, W. C. E. P. (2015). Effects of seed traits on the potential for seed dispersal by fish with contrasting modes of feeding. *Freshwater Biology*, 60 (5): 944-959. Doi: 10.1111/fwb.12550
- Boedeltje, G., Klutman, B., Schaap, M., Sollman, P., de Vos, M., Lenssen, J. P. M., Verberk, W. C. E. P. (2019). Plant dispersal in a temperate stream by fish species with contrasting feeding habits: The role of plant traits, fish diet, season, and propagule availability. *Front. Ecol. Evol.*, 7 (54): 1-15. Doi: 10.3389/fevo.2019.00054
- Blanco-Parra, M. d. P., Bejarano-Rodriguez, I. (2006). Diet and reproduction of the main fish species from the Mesay river (Colombian Amazon region) during the flooding season. *Rev. Biol. Trop.*, 54 (3): 853-859. Doi: 10.15517/rbt.v54i3.13682
- Brasil (2009). Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. Regras para análise de sementes (Rules for seed evaluation). Secretaria de Defesa Agropecuária. Brasília: MAPA/ACS. 395p.
- Braga, T. P., & Rebêlo, G. H. (2014). Conhecimento tradicional dos pescadores do baixo rio Juruá: aspectos relacionados aos hábitos alimentares dos peixes da região. *Interciência*. Volume 39, Pags. 659-665.

- Carlo, T. A., Yang, S. (2011). Network models of frugivory and seed dispersal: challenges and opportunities. *Acta Oecologica*, 37 (6): 619-624. Doi: 10.1016/j.actao.2011.08.001
- Carvalho, N. M., Nakagawa, J. (2000). Sementes: ciência, tecnologia e produção. 4ª ed. Campinas: Fundação Cargill, 429 p.
- Carvalho, L. N., Santos Júnior, J. B., Correa, S. B. (2022). Fish thieves: An alternative tactic of food capture in a Neotropical frugivorous species (*Brycon falcatus*) *Austral Ecology* 47 (5): 1140-1143. Doi: [10.1111/aec.13201](https://doi.org/10.1111/aec.13201)
- Carvalho, L. N., Santos Júnior, J. B., Correa, S. B. (2021). Uncovering mechanisms of seed predation by fish. *Biotropica*, 53 (6): 1460-1464. Doi: 10.1111/btp.13022
- Correa, S. B., Winemiller, K. O., López-Fernández, H., Galetti, M. (2007). Evolutionary perspectives on seed consumption and dispersal by fishes. *BioScience*, 57 (9): 748-756. Doi: doi.org/10.1641/B570907
- Correa, S. B. (2012). Trophic ecology of frugivorous fishes in floodplain forests of the Colombian Amazon. (Thesis). Texas A&M University, 167 p.
- Correa, S. B., Winemiller, K. O. (2014). Niche partitioning among frugivorous fishes in response to fluctuating resources in the Amazonian floodplain forest. *Ecology*, 95 (1): 210-224. Doi: 10.1890/13-0393.1
- Correa, S. B., Costa-Pereira, R., Fleming, T., Goulding, M., Anderson, J. T. (2015a). Neotropical fish-fruit interactions: Eco-evolutionary dynamics and conservation. *Biological Reviews*, 90 (4): 1263-1278. Doi: 10.1111/brv.12153
- Correa, S. B., Araujo, J. K., Penha, J. M. F., da Cunha, C. N., Stevenson, P. R., Anderson, J. T. (2015b). Overfishing disrupts an ancient mutualism between frugivorous fishes and plants in Neotropical wetlands. *Biological Conservation*, 191: 159-167. Doi: 10.1016/j.biocon.2015.06.019
- Correa, S. B., Araujo, J. K., Penha, J., Nunes da Cunha, C., Bobier, K. E., & Anderson, J. T. (2016). Stability and generalization in seed dispersal networks: a case study of frugivorous fish in Neotropical wetlands. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1837), 20161267. Doi: [10.1098/rspb.2016.1267](https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1267)
- Correa, S. B., de Oliveira, P. C., Nunes da Cunha, C., Penha, J., Anderson, J. T. (2017). Water and fish select for fleshy fruits in tropical wetland forests. *Biotropica*, 50 (2): 312-318. Doi: 10.1111/btp.12524
- Costa-Pereira, R., Galetti, M. (2015). Frugivore downsizing and the collapse of seed dispersal by fish. *Biological Conservation*, 191: 809-811. Doi: 10.1016/J.BIOCON.2015.07.011
- Costa-Pereira, R. (2017). An overview on the effects of fish consumption on seed germination: Pitfalls, challenges, and directions. *Aquatic Botany*, 140: 34-37. Doi: 10.1016/j.aquabot.2017.01.005
- Costa-Pereira, R., Lucas, C., Crossa, M., Anderson, J. T., Weiss, B. A., Dary, E. P., Piedade, M. T. F., Demarchi, L. O., Rebouças, E. R., Costa, G. S., Galetti, M., Correa, S. B. (2018). Defaunation shadow on mutualistic interactions. *Proceedings of the National*

Academy of Sciences of the United States of America, 115 (12), E2673-E2675. Doi: 10.1073/pnas.1801106115

Costa, G. D. S. (2021). Interações entre peixes e plantas em áreas alagáveis amazônicas antropizadas. 101 pags. Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Biologia de Água Doce e Pesca Interior. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Manaus.

Chapman, C. A., S. E. Russo. (2006). Primate Seed Dispersal: Linking Behavioral Ecology with Forest Community Structure. In: Campbell, J., Fuentes, A. F., MacKinnon, K. C., Panger, M. and Bearder, S. (eds.). *Primates in Perspective*. Oxford University Press. Oxford, USA. pp. 510-525.

Drewe, K. E., Horn, M. H., Dickson, K. A., Gawlicka, A. (2004). Insectivore to frugivore: ontogenetic changes in gut morphology and digestive enzyme activity in the characid fish *Brycon guatemalensis* from Costa Rican rain forest streams. *Journal of Fish Biology*, 64 (4): 890-902. Doi: 10.1111/j.1095-8649.2004.0357.x.

Duponchelle, F., Isaac, V. J., Doria, C. R. da C., Damme, P. A. Van, Herrera-R, G. A., Anderson, E. P., et al. (2021). Conservation of migratory fishes in the Amazon basin. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 31, 1087–1105. Doi: 10.1002/aqc.3550.

Eriksson & Johan Ehrlén (2015). Seedling recruitment and population ecology. In: Leck, A. M., Parker, V. T., Simpson, R. L. (eds.). *Seedling Ecology and Evolution*. Cambridge University Press, pp. 239-254. Doi: 10.1017/CBO9780511815133.013

FAS. (2017). *Fazendo a Floresta valer mais em pé do que derrubada: atlas do desenvolvimento sustentável de comunidades ribeirinhas do Amazonas: 2010-2017*. Manaus, Brazil: Fundação Amazonas Sustentável (FAS).

Ferraris Jr., C. J., Vari, R. P., Raredon, S. J. (2005). Catfishes of the genus *Auchenipterichthys* (Osteichthyes: Siluriformes: Auchenipteridae): a revisionary study. *Neotropical Ichthyology*, 3 (1): 89-106. Doi: 10.1590/S1679-62252005000100005

Ferreira, C. S., Piedade, M. T. F., Oliveira-Wittmann, A. D., Franco, A. C. (2010). Plant reproduction in the Central Amazonian floodplains: challenges and adaptations. *AoB Plants*, plq009. Doi: 10.1093/aobpla/plq009

Freitas, T. M. D. S., Almeida, V. H. D. C., Valente, R. D. M., & Montag, L. F. D. A. (2011). Feeding ecology of *Auchenipterichthys longimanus* (Siluriformes: Auchenipteridae) in a riparian flooded forest of Eastern Amazonia, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 9, 629-636. Doi: [10.1590/S1679-62252011005000032](https://doi.org/10.1590/S1679-62252011005000032)

Goulding, M. (1980). *The fishes and the forest. Explorations in Amazonian natural history*. Berkeley, CA: University of California Press. 280p.

Goulding, M., Carvalho, M. L., Ferreira, E. (1988). *Rio Negro, Rich Life in Poor Water: Amazonian Diversity and Food Chain Ecology as Seen through Fish Communities*. SPB academic Publishing. The Hague, The Netherlands, 200p. Doi: [10.1016/0169-5347\(89\)90067-0](https://doi.org/10.1016/0169-5347(89)90067-0)

- Gottsberger, G. (1978). Seed dispersal by fish in the inundated regions of Humaitá Amazonia. *Biotropica*, 10 (3): 170-183. Doi: 10.2307/2387903
- Herrera, C. M., Jordano, P., Lopez-Soria, L., Amat, J. A. (1994). Recruitment of a mast-fruited, bird-dispersed tree: bridging frugivory activity and seedling establishment. *Ecological Monographs*, 64 (3): 315-344. Doi: 10.2307/2937165
- Horn, M. (1997). Evidence for dispersal of fig seeds by the fruit-eating characid fish *Brycon guatemalensis* Regan in a Costa Rican tropical rain forest. *Oecologia*, 109 (2): 259-264. Doi: 10.1007/s004420050081
- Horn, M. H., Correa, S. B., Parolin, P., Pollux, B. J. A., Anderson, J. T., Lucas, C., Widmann, P., Tjiu, A., Galetti, M., Goulding, M. (2011). Seed dispersal by fishes in tropical and temperate fresh waters: The growing evidence. *Acta Oecologica*, 37: 561-577. Doi: 10.1016/j.actao.2011.06.004
- Howe, H. F. & Smallwood, J. (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual Review in Ecology and Systematics*, 13: 201-228. Doi: 10.1146/annurev.es.13.110182.001221
- Hyslop, E. J. 1980. Stomach contents analysis - a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 17 (4): 411-429. Doi: 10.1111/j.1095-8649.1980.tb02775.x.
- Janzen, D. H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, 104 (940) 501-528. Doi: 10.1086/282687
- Jordano, P. (2000). Fruits and frugivory. In: Fenner, M. (ed.). *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, 2nd edition. CABI Publ., Wallingford, UK Pages 125-166. Doi: 10.1079/9780851994321.0125
- Jordano, P. (2017). What is long-distance dispersal? And a taxonomy of dispersal events. *Journal of Ecology*, 105 (1): 75-84. Doi: 10.1111/1365-2745.12690
- Junk, W. J., Soares, M. G. M., Saint-Paul, U. (1997). The Fish. In: Junk, W. J. (ed.). *The Central Amazon Floodplain: Ecology of a pulsing system*. Springer-Verlag. Berlin, Germany. p. 385-408. Doi:
- Junk, W. J., Bayley, P. B., and Sparks, R. E. (1989). The Flood Pulse Concept in River-Floodplain Systems. In: Dodge, D. P. (ed.). *Proceedings of the International Large River Symposium*. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences, 106. Doi:
- Karubian, J., Browne, L., Bosque, C., Carlo, T., Galetti, M., Loiselle, B.A., Blake, J.G., Cabrera, D., Durães, R., Labacca, F.M., Hobbrook, K.M., Holland, R., Jetz, W., Kümmenth, F., Olivo, J., Ottewell, K., Papadakis, G., Rivas, G., Steiger, S., Voirin, B., Wikelski, M. (2012). Seed dispersal by Neotropical birds: emerging patterns and underlying processes. *Ornitologia Neotropical*, 23: 9-14.
- Kubitzki, K., Ziburski, A. (1994). Seed dispersal in flood plain forests of Amazonia. *Biotropica*, 26 (1): 30-43. Doi: 10.2307/2389108
- Kurten, E. L. (2013). Cascading effects of contemporaneous defaunation on tropical forest communities. *Biological Conservation*, 163: 22-32. Doi: 10.1016/j.biocon.2013.04.025

- Lima, F.C.T. (2017) A revision of the cis-andean species of the genus *Brycon* Müller & Troschel (Characiformes: Characidae). *Zootaxa*, 4222 (1), 1–189. [Doi:10.11646/zootaxa.4222.1.1](https://doi.org/10.11646/zootaxa.4222.1.1)
- Lucas, C. (2008). Within food season variation in fruit consumption and seed dispersal by two characin fishes of the Amazon. *Biotropica*, 40 (5): 581-589. Doi: 10.1111/j.1744-7429.2008.00415.x.
- Lucas, C. M., Mekdeç, F., Nascimento, C. M., Holanda, A-S. S., Braga, J., Dias, S., Sousa, S., Rosa, P. S., Suemitsu, C. (2012). Effects of short-term and prolonged saturation on seed germination of Amazonian floodplain forest species. *Aquatic Botany*, 99: 49-55. Doi: 10.1016/j.aquabot.2012.02.004
- Mannheimer, S., Bevilacqua, G., Caramaschi, É. P., Scarano, F. R. (2003). Evidence for seed dispersal by the catfish *Auchenipterichthys longimanus* in an Amazonian lake. *Journal of Tropical Ecology*, 19 (2): 215-218. Doi: 10.1017/S0266467403003249
- Manzaneda, A. J., Rey, P. J. (2009). Assessing ecological specialization of an ant-seed dispersal mutualism through a wide geographic range. *Ecology*, 90 (11): 3009-3022. Doi: 10.1890/08-2274.1
- Moore, R. P. (1973). Tetrazolium staining for assessing seed quality. In Heydecker, W. (Ed.). *Seed ecology*, pp. 347-366. Butter-worths, London, UK. Doi:
- Neuschulz, E. L., Mueller, T., Schleunig, M., Böhning-Gaese, K. (2016). Pollination and seed dispersal are the most threatened processes of plant regeneration. *Scientific Reports*, 6: 29839. Doi: 10.1038/srep29839
- Oliveira, P. C., Parolin, P., Borghetti, F. (2019). Can germination explain the distribution of tree species in a savanna wetland? *Austral Ecology*, 44 (8): 1373-1383. Doi: 10.1111/aec.12811
- Ollerton, J., Winfree, R., Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120 (3): 321-326. Doi: 10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x
- Parolin, P. (2001). Phenology and CO₂-assimilation of trees in Central Amazonian floodplains. *Journal of Tropical Ecology*, 16: 465-473. Doi: 10.1017/S0266467400001516
- Pérez-Méndez, N., Jordano, P., García, C., Valido, A. (2016). The signatures of Anthropocene defaunation: Cascading effects of the seed dispersal collapse. *Scientific Reports*, 6 (1): 24820. Doi: 10.1038/srep24820 (Verificar se é esse o artigo)
- Piedade, M. T. F., Parolin, P., Junk, W. J. (2006). Phenology, fruit production and seed dispersal of *Astrocaryum jauari* (Arecaceae) in Amazonian black water. *Revista de Biología Tropical*, 54 (4): 1171-1178. Doi: 10.15517/rbt.v54i4.3094
- Pollux, B. J. A., Jong, M., Steegh, A., Ouborg, N. J., Van Groenendael, J. M., Klaassen, M. (2006). The effect of seed morphology on the potential dispersal of aquatic macrophytes by the common carp (*Cyprinus carpio*). *Freshwater Biology*, 51 (11): 2063-2071. Doi: 10.1111/j.1365-2427.2006.01637.x

- Pollux, B. J. A. (2011). The experimental study of seed dispersal by fish (ichthyochory). *Freshwater Biology*, 56: 197-212. Doi: 10.1111/j.1365-2427.2010.02493.x
- Pollux, B. J. A. (2017). Consistent individual differences in seed disperser quality in a seed-eating fish. *Oecologia*, 183: 81-91. Doi: 10.1007/s00442-016-3749-4
- Prudente, B. D. S., Carneiro-Marinho, P., Valente, R. D. M., & Montag, L. F. D. A. (2016). Feeding ecology of *Serrasalmus gouldingi* (Characiformes: Serrasalminae) in the lower Anapu River region, eastern Amazon, Brazil. *Acta Amazonica*, 46, 259-270. Doi: [10.1590/1809-4392201600123](https://doi.org/10.1590/1809-4392201600123)
- Reys, P., Sabino, J., Galetti, M. (2009). Frugivory by the fish *Brycon hilarii* (Characidae) in western Brazil. *Acta Oecologica*, 35 (1), 136-141. Doi:10.1016/j.actao.2008.09.007
- Ronce, O. (2007). How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 38: 231-253. Doi: 10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095611
- Rother, D. C., Pizo, M. A., Jordano, P. (2016). Variation in seed dispersal effectiveness: the redundancy of consequences in diversified tropical frugivore assemblages. *Oikos*, 125 (3): 336-342. Doi: 10.1111/oik.02629
- Silva, J. A. M. D., Pereira-Filho, M., Oliveira-Pereira, M. I. D. (2000). Seasonal variation of nutrients and energy in tambaqui's (*Colossoma macropomum*, Cuvier 1818) natural food. *Revista Brasileira de Biologia*, 60 (4): 599-605. Doi: 10.1590/S0034 71082000000400009
- Silva, C. C., Ferreira, E. J. G., Deus, C. P. 2008. Diet of five species of Hemiodontidae (Teleostei, Characiformes) in the area of influence of the Balbina reservoir, Uatumã River, State of Amazonas, Brazil. *Iheringia, Série Zoologia*, 98 (4): 464-468. Doi: 10.1590/S0073-47212008000400008
- Da Silva, N.F., Parolin, P., Piedade, M. T. F., Lopes, A. 2022. Flooding affects plant–plant interactions in tree seedlings from fertile Amazonian floodplains, Brazil. *Hydrobiologia*. Doi:10.1007/s10750-022-04985-8
- Schöngart, J., Piedade, M. T. F., Ludwigshausen, S., Horna, V., Worbes, M. (2002) Phenology and stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests. *Journal of Tropical Ecology*, 18 (4): 581-597. Doi: 10.1017/S0266 467402002389
- Schupp, E. W. (1993). Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio*, 107: 15-29. Doi: 10.1007/BF00052209
- Schupp, E. W., Jordano, P., Gómez, J. M. (2010). Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist*, 188 (2): 333-353. Doi: 10.1111/j.1469 8137.2010.03402.x
- Schupp, E. W., Jordano, P., Gómez, J. M. (2017). A general framework for effectiveness concepts in mutualisms. *Ecology Letters*, 20 (5): 577-590. Doi: 10.1111/ele.12764
- Schleuning, M., Fründ, J., García, D. (2015). Predicting ecosystem functions from biodiversity and mutualistic networks: an extension of trait based concepts to plant-animal interactions. *Ecography*, 38: 380-392. Doi: 10.1111/ecog.00983

- Stevens, R. D., Amarilla-Stevens, H. N. (2012). Seasonal environments, episodic density compensation and dynamics of structure of chiropteran frugivore guilds in Paraguayan Atlantic forest. *Biodiversity and Conservation*, 21: 267-279. Doi: 10.1007/s10531-011-0182-1
- Vander Wall, S. B., Longland, W. S. (2004). Diplochory: Are two seed dispersers better than one? *Trends in Ecology & Evolution*, 19: 155-161. Doi: 10.1016/j.tree.2003.12.004
- Wang, B. C., Smith, T. B. (2002). Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology & Evolution*, 17 (8): 379-386. Doi: 10.1016/s0169-5347(02)02541-7
- Winemiller, K. O., Jepsen, D. B. (1998). Effects of seasonality and fish movement on tropical river food webs. *Journal of Fish Biology*, 53 (Supplement A): 267-296. Doi: 10.1111/j.1095-8649.1998.tb01032.x
- Wittmann, F., Parolin, P. (1999). Phenology of six tree species from Central Amazonia várzea. *Ecotropica*, 5 (1): 51-57. Doi:
- Wittmann, F., Junk, W. J. (2016). The Amazon River basin. In: Finlayson, C. M., Milton, G. R., Prentice, R. C., Davidson, N. C. (eds.): *The Wetland Book II: Distribution, description and conservation*. Springer, Dordrecht, 1-20. Doi: 10.1007/978-94-007-6173-5_83-2
- Weiss, B., Zuanon, J. A. S., Piedade, M. T. F. (2016). Viability of seeds consumed by fishes in a lowland forest in the Brazilian Central Amazon. *Tropical Conservation Science*, 9 (4): 1-10. Doi: 10.1177/1940082916676129
- Weiss, B. A., Costa, G. S., Correa, S. B., Zuanon, J. A. S., Piedade, M. T. F. (2022). Does the consumption of pioneer-tree seeds from flooded forests by freshwater sardines affect seed germination? *Acta Oecologica*, 117 (11): 103850. Doi: 10.1016/j.actao.2022.103850
- Zamora, R. (2000). Functional equivalence in plant-animal interactions: ecological and evolutionary consequences. *Oikos*, 88 (2): 442-447. Doi: 10.1034/j.1600-0706.2000.880222.x.

SUPPLEMENTARY MATERIAL

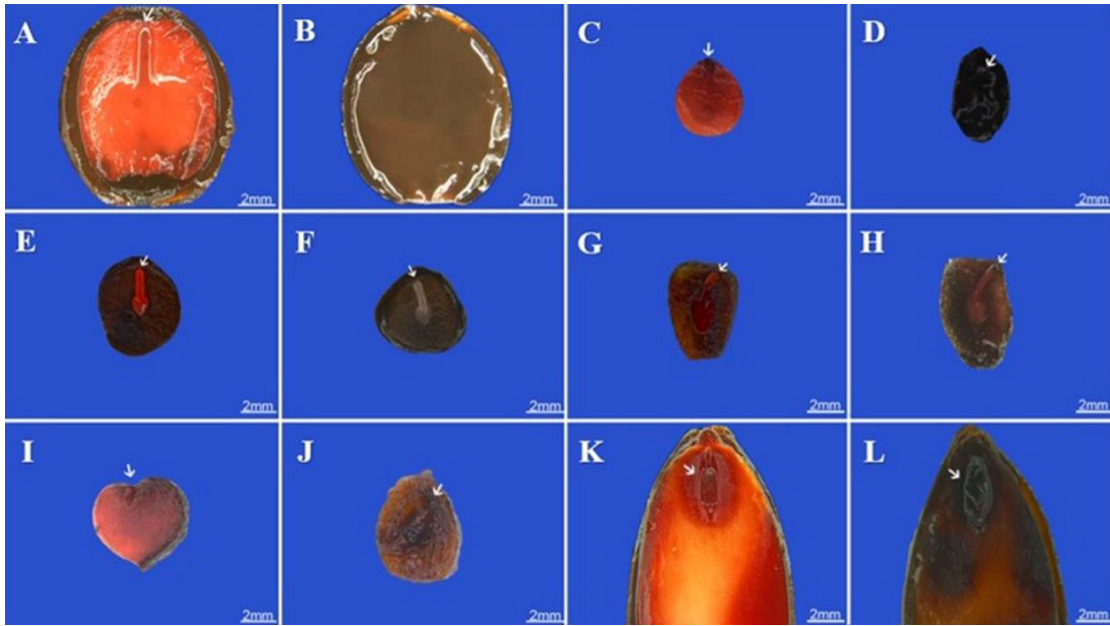


Figure S1. Seeds consumed by fish tested for viability with Tetrazolium where arrows indicate the hypocotyl radicle axis surrounded by cotyledon tissue. Seeds of *Amanoa oblogifolia* (A and B), *Scleria* sp. (C and D), *Sphinctanthus striiflorus* (E and F), *Corynostylis pubescens* (G and H), *Piper* sp. (I and J) and *Nectandra amazonum* (k e L).

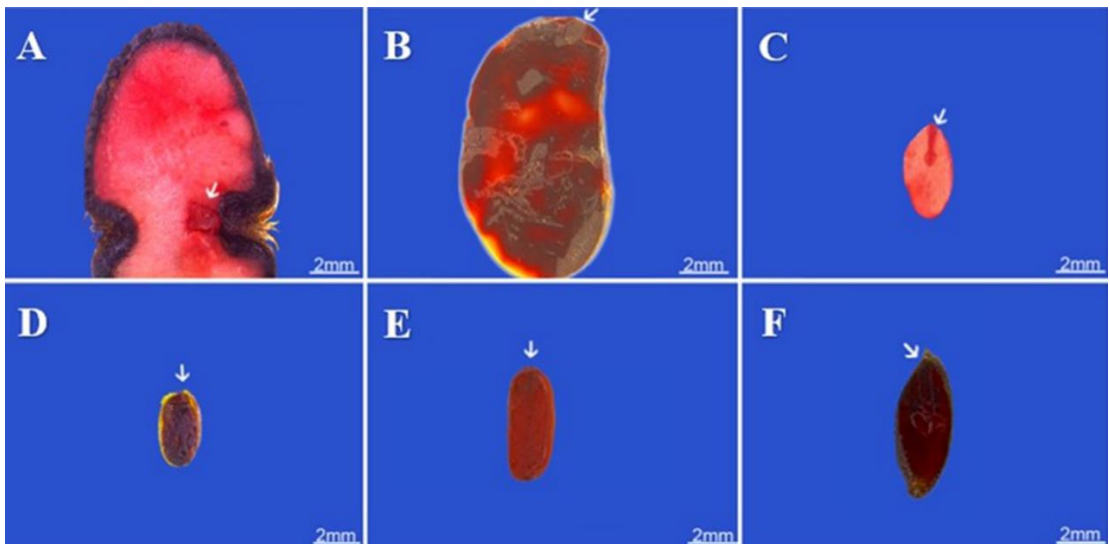


Figure S2. Seeds consumed by fish tested for viability where arrows indicate the hypocotyl radicle axis surrounded by cotyledon tissue. Seeds of *Astrocaryum ginacanthum* (A), *Dalbergia* sp. (B), *Combretum* sp. (C), *Connarus* sp. (D), *Passiflora* sp. (E) and *Paspalum paniculatum* (F).

Table S1: Total species captured in the Uatumã River and the Abacate River that consumed whole, broken seeds, pulp and other food items (animals and/or vegetables) and their respective values of relative volume (ml) and percentage (%). Uatumã Sustainable Development Reserve (USDR Uatumã), Central Amazon, Brazil.

Order	Family	Fish species	Common names	Total (N)	Relative volume (ml and %)			
					Whole seed	Broken seed	Pulp	Others
Siluriformes	Auchenipteridae	<i>Auchenipterichthys longimanus</i> (Günther, 1864)	Cangati	1	0.2 (10)	-	0.5 (30)	1(60)
		<i>Leporinus agassizii</i> (Steindachner, 1876)	Aracu-cabeça-gorda	19	1 (1)	30 (25)	2 (2)	87 (72)
	Anostomidae	<i>Leporinus fasciatus</i> (Bloch, 1794)	Piau-flamengo	81	6 (5)	79.4 (20)	79.9 (20)	219.22 (55)
Characiformes	Bryconidae	<i>Brycon amazonicus</i> (Spix & Agassiz, 1829)	Matrinxã	20	75 (23)	167 (55)	27 (9)	40 (13)
	Hemiodontidae	<i>Hemiodus immaculatus</i> (Kner, 1858)	Orana	239	1 (2)	11 (9)	3 (2)	104 (87)
		<i>Myloplus asterias</i> (Müller & Troschel, 1844)	Pacu-galo	40	39.5 (6)	269.5 (54)	31.3 (8)	160.6 (32)
	Serrasalimidae	<i>Myloplus schomburgkii</i> (Jardine, 1941)	Pacu-cadete	2	5 (11)	39.9 (89)	-	-
		<i>Serrasalmus rhombeus</i> (Linnaeus, 1766)	Piranha- preta	89	15 (3)	2 (1)	7 (2)	481 (94)

Table S2. Plant species, seed size category small (< 5), medium (between 5 to 20 mm) and large (>20 mm) dispersion unit (seed or fruit) and the total number of seeds removed from the digestive tract (Total seeds). Other studies show the consumption of plant species by fish. Total viable (viable) and non-viable (not viable) seeds, and total number of seeds that were not submitted to the Tetrazolium test (unfilled seeds) because there was no embryo. Species with inconclusive information on seed viability (*).

Family	Plant species	Size seed	Consumed by fish (literature)	Total seeds	Viable	Non viable	Unfilled seeds
Rubiaceae	<i>Sphinctanthus striiflorus</i> Hook. F.	medium	Goulding, 1988	492	231	92	169
	<i>Psychotria</i> sp. *	small	Mannheimer et al., 2003; Goulding, 1988	1	0	0	0
	<i>Faramea</i> sp. *	small	Goulding, 1988	6	0	0	0
Connaraceae	<i>Conarus</i> sp.	small	Goulding, 1988	126	126	0	0
Violaceae	<i>Corynostylis pubescens</i> S. Moore	small	-	261	226	18	17
Piperaceae	<i>Piper</i> sp.	medium	Goulding, 1988	104	45	1	58
Lauraceae	<i>Nectandra amazonum</i> Nees	large	Weiss et al., 2016	24	18	6	0
Poaceae	<i>Paspalum paniculatum</i> L.	medium	Braga & Rebêlo, 2014	13	13	0	0
Phyllantaceae	<i>Amanoa oblongifolia</i> Müll. Arg.	medium	Braga & Rebêlo, 2014	9	6	1	2
Arecaceae	<i>Astrocaryum ginacanthum</i> Mart.	large	-	4	4	0	0
Combretaceae	<i>Combretum</i> sp.	small	Goulding, 1988	4	4	0	0
Fabaceae	<i>Dalbergia</i> sp.	large	Goulding, 1988	2	2	0	0
Cyperaceae	<i>Scleria</i> sp.	medium	-	2	1	1	0
Passifloraceae	<i>Passiflora</i> sp.	small	-	2	2	0	0
Sapotaceae	<i>Pouteria</i> sp. *	large	Rebello, 2014	1	0	0	0
Chrysobalanaceae	<i>Licania</i> sp. *	large	Goulding, 1988	3	0	0	0
Total				1.054	678	119	246

Table S3. Fish species that consumed seeds (Area¹ = Uatumã river and Area² = Abacate river). Plant species consumed and total number of seeds removed from the digestive tract of each fish species in parentheses. Uatumã Sustainable Development Reserve (USDR Uatumã), Central Amazon, Brazil.

Fish species	River	Fish caught	Fish with seeds	Species
<i>Auchenipterichthys longimanus</i>	Uatumã ¹	1	1	<i>Conarus</i> sp. (N=1) ¹
<i>Leporinus agassizii</i>	Uatumã ¹	15	2	<i>Piper</i> sp. (N=9) ¹
	Abacate ²	4	0	
<i>Leporinus fasciatus</i>	Uatumã ¹	64	1	<i>Corymostylis pubescens</i> (8) ¹ <i>Scleria</i> sp. (2) ²
	Abacate ²	17	2	<i>Sphinctanthus striiflorus</i> (90) ¹
<i>Brycon amazonicus</i>	Uatumã ¹	16	12	<i>Conarus</i> sp. (N= 80) ¹ <i>Corymostylis pubescens</i> (N= 112) ¹ <i>Licania</i> sp. (N= 3) ² <i>Nectandra amazonum</i> (N= 23) ¹ <i>Psychotria</i> sp. (N= 1) ¹ <i>Dalbegia</i> sp. (N= 2) ¹ <i>Pouteria</i> sp. (N= 1) ²
	Abacate ²	4	2	
<i>Hemiodus immaculatus</i>	Uatumã ¹	122	1	<i>Paspalum paniculatum</i> (N=5) ² <i>Combretum</i> sp. (N=4) ¹
	Abacate ²	117	1	
<i>Myloplus asterias</i>	Uatumã ¹	35	15	<i>Amanoa oblongifolia</i> (N= 9) ¹ <i>Conarus</i> sp. (N= 44) ^{1,2} <i>Corymostylis pubescens</i> (N= 141) ¹ <i>Paspalum paniculatum</i> (N= 8) ^{1,2} <i>Passiflora</i> sp. (N= 2) ¹ <i>Sphinctanthus striiflorus</i> (N= 402) ¹ <i>Piper</i> sp. (N= 95) ¹
	Abacate ²	5	1	
<i>Myloplus schomburgkii</i>	Uatumã ¹	2	1	<i>Astrocaryum ginacanthum</i> (N=4) ¹
<i>Serrasalmus rhombeus</i>	Uatumã ¹	83	3	<i>Conarus</i> sp. (N= 1) ¹ <i>Nectandra amazonum</i> (N= 1) ¹
	Abacate ²	6	1	<i>Faramea</i> sp. (N= 6) ²
	Total	491	41	

Table S4. Plant species (arranged according to the taxonomic family in alphabetical order) consumed by fishes with the cotyledon tissues description after cut, cotyledon and hypocotyl-root staining color by tetrazolium test (TZ) and indication of the Figure S1 (A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K and L) and S2 (A, B, C, D, E and F) where the seeds are shown.

Family	Plant species	Cotyledon tissue	Cotyledon	Hypocotyl-radicle axis	TZ result	Figure
Arecaceae	<i>Astrocaryum ginacanthum</i>	firm	completely bright pink	completely bright pink	Viable	S2 A
Combretaceae	<i>Combretum</i> sp.	firm	completely stained in light red	completely stained in light red	Viable	S2 C
Connaraceae	<i>Connarus</i> sp.	has small, firm-looking grooves	completely stained in carmine red	completely stained in carmine red	Viable	S2 D
Cyperaceae	<i>Scleria</i> sp.	firm	complete light red color	complete light red color	Viable	S1 C
		soft	completely brown	completely black	Non-viable	S1 D
Fabaceae	<i>Dalbergia</i> sp.	firm	> 50% carmine red	completely stained in carmine red	Viable	S2 B
Lauraceae	<i>Nectandra amazomum</i>	firm	>50% bright light red	bright light red	Viable	S1 K
		soft	completely brown	completely brown	Non-viable	S1 L
Passifloraceae	<i>Passiflora</i> sp.	firm	completely stained in carmine red	completely stained in carmine red	Viable	S2 E
Phyllanthaceae	<i>Amanoa oblongifolia</i>	firm	complete light red color	complete light red color	Viable	S1 A
		soft	completely brown	completely brown	Non-viable	S1 B
Piperaceae	<i>Piper</i> sp.	firm	completely light red color	completely light red color	Viable	S1 I
		soft	completely brown	necrotic completely brown	Non-viable	S1 J
Poaceae	<i>Paspalum paniculatum</i>	firm	completely stained in carmine red	completely stained in carmine red	Viable	S2 E
Rubiaceae	<i>Sphinctanthus striiflorus</i>	rigid, thick and low porous cotyledon tissue	completely carmine red	completely bright red	Viable	S1 E
		rigid, thick and low porous cotyledon tissue	unstained	unstained	Non-viable	S1 F
Violaceae	<i>Corynostylis pubescens</i>	rigid, thick and low porous cotyledon tissue	completely carmine red	completely bright red	Viable	S1 G
		rigid, thick and low porous cotyledon tissue	unstained	unstained	Non-viable	S1 H

6. SÍNTESE

Diversos estudos a respeito da dieta de peixes amazônicos estão disponíveis na literatura. No entanto, poucos trabalhos foram realizados considerando toda a comunidade de peixes em ambientes oligotróficos como os rios amazônicos de águas pretas, indicando uma importante lacuna no conhecimento desses ecossistemas. O rio Uatumã está inserido em uma região sujeita a uma complexa dinâmica espaço-temporal, pois a cobertura vegetal das florestas alagáveis e o pulso de inundação sazonal ao longo desse rio têm sofrido severos distúrbios em decorrência da construção da Usina Hidrelétrica de Balbina. Contudo, a conectividade entre esse rio e seu tributário, o rio Abacate, provavelmente permite, durante as águas altas, o acesso de peixes aos recursos das florestas alagáveis dos dois sistemas. Corroborando essa hipótese, no **Capítulo 1** nossos resultados mostraram que existe um conjunto de importantes elementos responsáveis pela estruturação da rede trófica da comunidade de peixes que ocupam as florestas alagáveis da bacia do rio Uatumã. O consumo de itens alimentares de origem alóctone (oriundos da floresta sazonalmente alagada), o tamanho corporal e o número de indivíduos das espécies de peixes são os principais fatores que estruturam a rede peixes-recursos no ambiente oligotrófico de águas pretas. Além disso, encontramos uma rede altamente modular e especializada, indicando que a separação trófica constitui um mecanismo importante de partição de recursos entre as espécies, o que confere estabilidade à rede de relações tróficas da comunidade de peixes através do ciclo hidrológico.

A análise das relações tróficas que conectam as espécies de peixes nas florestas alagáveis da bacia do rio Uatumã evidenciou o papel central das guildas tróficas de herbívoros e frugívoros na estruturação da rede trófica local. Com base nesses resultados, no **Capítulo 2** aprofundamos as análises sobre o papel das espécies de peixes que haviam

consumido sementes na dispersão de sementes das árvores do igapó. Ao comparar a eficácia da dispersão de sementes entre as espécies de peixes, observamos que os especialistas (matrinxã, *Brycon amazonicus* e pacu-branco *Myloplus asterias*) apresentam uma maior contribuição potencial ao processo de ictiocoria, consumindo uma maior diversidade de sementes e que apresentam um alto percentual de viabilidade após a passagem pelo seu trato digestório. Por outro lado, espécies de peixes que apresentaram hábitos alimentares generalistas também podem contribuir para a dispersão de plantas, uma vez que consumiram sementes grandes, muitas das quais são viáveis, como é o caso da piranha-preta *S. rhombeus* e do pacu-cadete *M. schomburgkii*.

Nesse sentido, a análise da eficácia da paisagem de dispersão mostrou um padrão claro de complementaridade em um conjunto diversificado de peixes, ou seja, espécies de peixes especialistas e generalistas desempenham um papel significativo na dispersão das sementes de muitas plantas nas florestas alagáveis analisadas. Isso indica que, até o momento, o impacto da ictiocoria no processo de dispersão de árvores em ambientes alagados possivelmente foi subestimado. Nossos resultados apresentam uma abordagem sistêmica das relações entre a diversidade de peixes e plantas que interagem nas florestas alagáveis de rios de água preta, embora ainda representem imagens de um processo investigado em curta escala temporal. As tramas interligadas dos sistemas dos rios amazônicos abrigam uma enorme diversidade de espécies de peixes, que exibem uma grande variedade de comportamentos migratórios relacionados com a mudança sazonal no nível dos rios. Isso torna de profunda importância a manutenção da conectividade longitudinal na bacia hidrográfica, mas também a conectividade lateral sazonal entre os habitats aquáticos e terrestres.

Em florestas de crescimento lento devido à baixa carga de nutrientes, como é o caso das florestas de igapó, as perturbações decorrentes de mudanças no uso da terra

devido a ações antrópicas podem ocasionar impactos negativos nos hábitos alimentares dos peixes que sazonalmente ocupam as florestas alagáveis. Tais impactos podem alterar a estrutura das florestas alagáveis e comprometer os estoques pesqueiros e a soberania alimentar das populações humanas locais e regionais, cujo consumo de peixe é o componente principal da dieta proteica. Adicionalmente, as evidências da forte interação entre a floresta alagável e a comunidade de peixes apontam para uma interdependência ecológica entre esses dois componentes do ecossistema, denotando a ictiocoria como um dos fenômenos mais importantes para a manutenção da estrutura e diversidade das florestas alagáveis tropicais. A interrupção desse processo pode comprometer a colonização e o fluxo gênico em áreas a montante do local de origem das sementes, com impactos de longo prazo sobre a própria estrutura dessas florestas.

Os sistemas aquáticos amazônicos fornecem bens e serviços essenciais, mas esses ecossistemas estão sendo rapidamente degradados e serão perdidos se não forem adequadamente protegidos. É necessária a execução de diferentes estratégias de conservação ambiental, onde as Unidades de Conservação podem desempenhar um papel fundamental, estabelecidas, especialmente aquelas que abrangem bacias hidrográficas inteiras e que incluam em seus planos de gestão e manejo estratégias específicas para a manutenção desses importantes serviços ambientais prestados pela ictiofauna. Por fim, e considerando a conectividade dos sistemas aquáticos que compõem a grande Bacia Amazônica, é fundamental avançar na coordenação de ações de conservação transfronteiriças e no reconhecimento da importância crucial dos ecossistemas de água doce para a manutenção da integridade estrutural e funcional da bacia e do suporte à vida das populações humanas (em especial, dos povos originários) que habitam o bioma amazônico.