



Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA

Programa de Pós-graduação em Biologia de Água Doce e Pesca Interior – BADPI

Indo ao fundo: variação espaço-temporal e estrutura trófica das assembleias de peixes bentônicos no baixo rio Purus, AM, Brasil

Cleber Duarte

Manaus, Amazonas

Novembro/2015

Cleber Duarte

Indo ao fundo: variação espaço-temporal e estrutura trófica das assembleias de peixes bentônicos no baixo rio Purus, AM, Brasil

Orientadora: Cláudia Pereira de Deus

Coorientador: Jansen A. S. Zuanon

Tese apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas (Biologia de Água Doce e Pesca Interior).

Manaus, Amazonas

Novembro/2015

XXXX Duarte, Cleber

Indo ao fundo: variação espaço-temporal e estrutura trófica das assembleias de peixes bentônicos no baixo rio Purus, AM, Brasil/Cleber Duarte. --- Manaus: [s.n.], 2015.

xv, XX f. : il. color

Tese (doutorado) --- INPA, Manaus, 2015

Orientadora: Cláudia Pereira de Deus

Área de concentração: Biologia de Água Doce e Pesca Interior

1. Sazonalidade. 2. Dieta. 3. Disponibilidade de recursos alimentares. I. Título.

CDD XXXXX

Sinopse:

Através de coletas com arrastos bentônicos, este estudo analisou a variação espaço-temporal e estrutura trófica das assembleias de peixes bentônicos no baixo rio Purus. Foi mostrado que a distribuição de abundância das espécies e a composição das assembleias variaram sazonalmente; que a profundidade influenciou a distribuição de algumas espécies de peixes bentônicos. Também foi evidenciada a importância de recursos autóctones na dieta dos peixes bentônicos, especialmente insetos aquáticos, assim como a plasticidade trófica e a dieta onívora de muitas espécies, possivelmente em resposta à disponibilidade sazonal dos itens alimentares. É discutida a importância de ambientes sazonalmente alagados para a manutenção da diversidade de comunidades de peixes bentônicos.

Palavras-chave: sazonalidade, diversidade, dieta, disponibilidade de recursos, Amazônia

Dedico este trabalho ao meu eterno amigo Rodrigo Neves dos Santos, e à pesquisadora Rosemary Lowe-McConnell, por me mostrarem que não importa o tempo, mas que a vida vale a pena quando trabalhamos com aquilo que amamos.



Agradecimentos

Gostaria de agradecer inicialmente às instituições que forneceram recursos financeiros e/ou suporte logístico para a realização desse trabalho. Ao CNPq pela bolsa de doutorado, PDSE e à CAPES pela bolsa de doutorado sanduíche no exterior. FAPEAM e CNPq pelo financiamento do Projeto Peixes Bentônicos. Ao INPA, por toda a infraestrutura disponível. Ao IPI (Instituto Piagaçu) pelo apoio financeiro e logístico, através do Projeto Peixes da Floresta.

Agradeço a contribuição com críticas e sugestões para este trabalho, aos revisores do projeto de doutorado, Drs. Francisco Gerson Araújo, Francisco Leonardo Tejerina Garro e Luciano Fogaça de Assis Montag; e aos membros da banca de qualificação, Dra. Cristina Buhrnheim e Drs Efreim Ferreira e Fabricio Bacarro.

À família BADPI, em especial a todos os coordenadores com os quais eu pude contar durante o meu doutorado, Dras. Angela Varella e Sidineia Amadio, e ao atual coordenador Edinaldo Nelson. À Dra. Lúcia Rapp (Lady Lu) por todo o carinho, aprendizado e acolhida na sua sala. Aos amigos Fabiane Almeida (Fabulosa), Christiana Röpke (Chris), Wellington Pedroza, Felipe Rossoni, Janaina Brito (Jana), Bianca Terra (Bibi), Rodrigo Dias e Eurizângela Dary (Eurieti). Às “minhas meninas”, que foram de fundamental importância com sua ajuda no campo e no laboratório, Camila dos Anjos, Thatyla Farago, Natasha Rabelo e Lindaura Maués. Ao querido Carlito (Carlos Sotero), com sua experiência e paciência de pescador, meu muito obrigado por toda a ajuda e ensinamento no campo. A todos os ajudantes de campo e cozinheiras, que infelizmente não teria como listar aqui, mas que tornaram o trabalho de campo menos cansativo e ainda mais prazeroso.

Aos amigos que fiz na Escócia, em especial a Dra. Anne E. Magurran, que com sua imensa experiência e humildade, me ensinou um pouco mais sobre ecologia de comunidades. A Alessandra Kortz, meu muito obrigado por toda ajuda e carinho durante a minha estadia em St. Andrews, em especial por ter me apresentado a pessoas maravilhosas da querida “máfia portuguesa”: Laura Antão, Nuno Beatriz, Inês Órfão, Miguel Neves, Sara Tavares, Maria João, Esme Guerrero, Sônia Pascoal e Miguel Pinheiro.

Agradeço aos meus pais, pelo apoio incondicional. A família que eu construí em Manaus, meu companheiro Álvaro Jardel (Del), muito obrigado por tudo, especialmente pela paciência e companheirismo; aos nossos “filhotes”, Stella, Cartola e Pixinguinha, que com suas lambidas e ronronados deixam tudo mais tranquilo.

Por fim, gostaria de agradecer imensamente aos meus queridos orientadores e amigos, Cláudia Pereira de Deus (Cródia) e Jansen Zuanon, meu muitíssimo obrigado por todo o ensinamento, principalmente pela simplicidade que vocês têm e que eu pretendo sempre me espelhar.

O que eu sou,

Eu sou em par.

Não cheguei sozinho aqui.

(Lenine, Castanho)

Resumo

Assembleias de peixes bentônicos que habitam o fundo de canal dos rios, especialmente nos grandes rios tropicais, ainda são pouco conhecidas, assim como a influência da variação sazonal sobre a estrutura dessas assembleias. Nesta tese, procuramos verificar a variação espaço-temporal e estrutura trófica das assembleias de peixes bentônicos no baixo rio Purus, Estado do Amazonas, Brasil. Através de coletas com arrastos bentônicos, obtivemos informações sobre variação espacial e temporal na composição, abundância, riqueza e diversidade dessas assembleias. Além disso, mensuramos variáveis ambientais (profundidade, velocidade da correnteza, temperatura, oxigênio dissolvido, condutividade e pH) do canal principal e verificamos possíveis respostas dos peixes às mudanças ambientais sazonais. Amostramos, ainda, dados de disponibilidade sazonal de recursos alimentares e relacionamos aos estudos de dieta e estrutura trófica de peixes bentônicos. Nossos resultados mostraram que a distribuição de abundância das espécies e a composição das assembleias variaram sazonalmente, o que em parte pode ser explicado por diferenças espaciais no uso do habitat durante os períodos de vazante e enchente, mantendo, portanto, níveis elevados de diversidade. Durante a enchente, muitos peixes podem realizar migração lateral em direção às áreas inundadas, onde encontram melhores condições de forrageamento, assim como refúgio contra predadores; enquanto que na vazante, quando o nível da água diminui, os peixes acompanham essa movimentação de volta ao canal principal. Entre as variáveis ambientais analisadas, a profundidade influenciou a distribuição de algumas espécies de peixes bentônicos. Por fim, dados de dieta revelaram a importância de recursos autóctones na alimentação dos peixes bentônicos, especialmente insetos aquáticos. Da mesma forma, foi observada uma elevada plasticidade trófica e dieta predominantemente onívora das espécies, possivelmente em resposta à disponibilidade sazonal dos itens alimentares. Esse conjunto de resultados indica a importância de ambientes sazonalmente alagados (várzeas) para várias espécies que habitam o fundo de canal de rios, com um importante papel na manutenção da diversidade de comunidades bentônicas, uma vez que o input de recursos para o canal principal, caracterizado pela baixa produtividade primária autóctone, pode ocorrer através do pulso de inundação ou mesmo ao longo do contínuo fluvial.

Going deep: spatial and temporal distribution and trophic structure of benthic fish of the lower Purus River, Amazonas, Brazil

Abstract

The benthic fish assemblages as well as the influence of seasonal variation on the structure of these assemblages are still little known, especially in large tropical rivers. In this study, we evaluated the spatial and temporal variation and trophic structure of benthic fish of the lower Purus River, Amazonas State, Brazil. Through sampling with benthic trawls, we obtained information on spatial and temporal variation on the composition, abundance, richness and diversity of these assemblages. In addition, we measured environmental variables (depth, current velocity, temperature, dissolved oxygen, conductivity and pH) of river channel and we evaluated the responses of the fish to seasonal changes in the environment. Food availability was also sampled and we relate to dietary studies and trophic structure of benthic fishes. Our results show that species abundance distributions and species composition vary seasonally. These results suggest these differences may arise in part because of the asymmetrical use of the spatial habitat during the seasons when the water is rising and receding, hence maintaining higher levels of diversity. During the rising, when marginal areas are inundated, many fishes can migrate laterally from the channel toward these areas where they supposedly find better conditions for foraging, as well as refuge from predators. In the receding, fishes follow the water level movement back to the river channels. Among the environmental variables, the depth influenced the distribution of some species of benthic fish. Finally, diet data revealed the importance of autochthonous food resources to diet of fish benthic, especially aquatic insects, as well as trophic plasticity and omnivorous diet of species in response to seasonal availability of food items. The combination of these results indicates that the seasonal aquatic environment (*várzeas*) comprises an important habitat for several species of benthic fishes of main channel with an important role in maintaining benthic community diversity, once the input of resources to the channel, characterized by low autochthonous primary productivity can occur through the flood pulse or even along a river continues.

SUMÁRIO

Introdução geral.....	1
Objetivos.....	4
Organização da tese.....	5
Capítulo 1. Tropical river seasonality affects fish community structure.....	6
Abstract.....	7
Background.....	8
Results.....	10
Discussion.....	15
Conclusions.....	16
Methods.....	17
Site description.....	17
Sampling.....	17
Analysis.....	18
Acknowledgments.....	19
References.....	19
Capítulo 2. Influência das variações temporais e espaciais sobre as assembleias de peixes bentônicos.....	29
Resumo.....	30
Introdução	31
Material e Métodos.....	33
Área de estudo.....	33
Metodologia de coleta.....	33
Características ambientais dos locais de amostragem.....	35
Análise dos dados.....	36
Resultados.....	37
Discussão.....	46
Agradecimentos	49
Referências.....	49
Capítulo 3. Ecologia trófica de assembleias de peixes bentônicos em um rio de planície da Amazônia Brasileira.....	67

Resumo.....	68
Introdução	70
Métodos.....	71
Amostragem da ictiofauna.....	71
Recursos alimentares e estrutura trófica das assembleias de peixes.....	72
Disponibilidade dos recursos.....	73
Resposta trófica das espécies e sobreposição de nicho.....	74
Resultados.....	76
Recursos alimentares e estrutura trófica das assembleias de peixes.....	76
Disponibilidade dos recursos.....	81
Resposta trófica das espécies e sobreposição de nicho.....	83
Discussão	86
Conclusões	90
Agradecimentos	91
Referências.....	91
Síntese.....	109
Referencias	111

Lista de tabelas e apêndices

Capítulo 1. Tropical river seasonality affects fish community structure

Table 1. Model fitting results to SADs, number of species and individuals (N) per season.

Additional file 1. Species list with number of collected individuals per season. Number of individuals (N) and species per season are shown on the bottom of table.

Capítulo 2. Influência das variações temporais e espaciais sobre as assembleias de peixes

bentônicos

Tabela 1. Valores médios (desvio padrão, DP) de dissimilaridade para composição de espécies de peixes bentônicos entre os pontos amostrais, dentro de cada período sazonal de vazante (VAZ) e de enchente (ENC). Em **negrito**, valores encontrados entre os períodos sazonais no rio Purus no período de 2012 a 2014.

Tabela 2. Valores médios (desvio padrão, DP), mínimos e máximos das variáveis ambientais mensuradas por período sazonal no rio Purus no período de 2012 a 2014.

Apêndice 1. Número de exemplares por espécie e períodos sazonais de vazantes (VAZ I e VAZ II) e enchentes (ENC I e ENC II) no Rio Purus. Em **negrito** apenas as espécies utilizadas na análise de CCA, com a sua respectiva sigla. Abundância total (N) e número de espécies (S) por período apresentados no final da tabela.

Apêndice 2.1. Valores de profundidade média (m), velocidade da correnteza (m/s), temperatura ($^{\circ}\text{C}$), oxigênio dissolvido (mg/l), pH e condutividade ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$) por ponto amostral e arrasto no período de **Vazante I** do rio Purus.

Apêndice 2.2. Valores de profundidade média (m), velocidade da correnteza (m/s), temperatura ($^{\circ}\text{C}$), oxigênio dissolvido (mg/l), pH e condutividade ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$) por ponto amostral e arrasto no período de **Enchente I** do rio Purus.

Apêndice 2.3. Valores de profundidade média (m), velocidade da correnteza (m/s), temperatura ($^{\circ}\text{C}$), oxigênio dissolvido (mg/l), pH e condutividade ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$) por ponto amostral e arrasto no período de **Vazante II** do rio Purus.

Apêndice 2.4. Valores de profundidade média (m), velocidade da correnteza (m/s), temperatura ($^{\circ}\text{C}$), oxigênio dissolvido (mg/l), pH e condutividade ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$) por ponto amostral e arrasto no período de **Enchente II** do rio Purus.

Capítulo 3. Ecologia trófica de assembleias de peixes bentônicos em um rio de planície da Amazônia Brasileira

Tabela 1. Resultado da análise de sobreposição de nicho entre as espécies por período. Eag = *Exallodontus aguanai*; Sca = *Sternarchella calhamazon*; Pbl = *Pimelodus blochii*; Hmo = *Hemidoras morrissi*; Dco = *Distocyclus conirostris*.

Tabela S1. Número de exemplares com estômagos analisados (N), seguido pelo número de estômagos vazios (entre parênteses); e variação no comprimento padrão (cm) das 28 espécies de peixes bentônicas analisadas por período sazonal no rio Purus.

Tabela S2. Valores de Índice alimentar (IA_i) por espécie (legenda das espécies, Tabela S1) e período sazonal. Em **negrito**, os maiores valores de IA_i utilizados para categorização trófica.

Legenda das categorias tróficas: onívora (ONI), herbívora (HER), insetívora (INS),

zooplânctívora (ZOO), detritívora (DET), piscívora (PIS) e invertívora (INV). Legenda dos itens alimentares: DI = Díptera; EP= Ephemeroptera; TR= Trichoptera; OIA= Outros insetos aquáticos; ISA= Insetos semiaquáticos; IT= Insetos terrestres; OS= Ostracoda; CO= Conchostraca; CB= Cladocera bentônico; OMB= Outros microcrustáceos bentônicos; CA= camarão; ZO= Zooplâncton; MV= Material vegetal; AP= Algas perifíticas; DE= Detrito; PE= Peixe; OIN= Outros invertebrados.

Tabela S3. Resultado das análises de correlação utilizando os valores de IA_i para cada item consumido por espécie e período e o seu respectivo valor de disponibilidade (D) pelo método indireto (% dos itens presentes na dieta das assembleias de peixes).

Tabela S4. Resultado das análises de correlação utilizando os valores de IA_i para cada item consumido por espécie e período e o seu respectivo item disponível nas amostras planctônicas (P) e bentônicas (B).

Lista de figuras

Capítulo 1. Tropical river seasonality affects fish community structure

Figure 1. Receding (a, b) and rising (c, d) seasons SADs with abundance plotted on a log₂ scale; the best-fit curves for logseries (full line), PLN1 (bold line) and PLN2 (dashed line) are shown.

Figure 2. Plot of the groups (seasons) and distances (Bray-curtis) to centroids on the first two PCoA axes. PERMIDISP2 multivariate analysis determines the degree of dispersion among sites (+ x o Δ) of each group (season) around their centroid (red dot).

Capítulo 2. Influência das variações temporais e espaciais sobre as assembleias de peixes bentônicos

Figura 1. (a) Mapa da área de estudo no trecho inferior do rio Purus, com os respectivos pontos de coleta das assembleias de peixes bentônicos. (b) Variação mensal (em metros) do nível do rio Purus, medido diariamente na estação Paricatuba (ANA: 13980000) entre o segundo semestre de 2012 e o primeiro semestre de 2014. Linha cheia representa os valores médios no nível da água; linhas pontilhadas representam os valores máximo e mínimo observados no respectivo mês; setas indicam os períodos de amostragem na vazante (agosto de 2012 e setembro de 2013) e na enchente/cheia (maio de 2013 e abril de 2014).

Figura 2. Riqueza observada (linhas grossas) e estimada (linhas finas) para os períodos de vazantes (VAZ I e II) e enchentes (ENC I e II) do rio Purus, com base no período com maior número de indivíduos coletados, vazante I (linha vermelha, VAZ I, N= 17.251). A linha pontilhada mostra a curva de rarefação utilizando todos os períodos agrupados.

Figura 3. Relação entre similaridade na composição das amostras de peixes bentônicos (Índice de Chao-Sorensen, C-S) e a distância geográfica (km) entre os pontos de amostragem no baixo rio Purus, por período sazonal, testada por meio de regressões lineares simples. Valores apresentados de significância das correlações de Pearson (r) e valor de P do teste de Mantel.

Fig. 4. Análise de dissimilaridade de Raup-Crick para composição de espécies de peixes bentônicos coletadas nos 16 pontos amostrais no baixo rio Purus, em diferentes períodos sazonais (enchentes e vazantes) entre os anos de 2012 e 2014. Correlograma vermelho representa menor dissimilaridade (-1) na composição de espécies entre os pontos amostrais, enquanto que correlograma azul representa maior dissimilaridade (+1).

Figura 5. Resultados da Análise de Correspondência Canônica (CCA) entre a composição das amostras de peixes bentônicos (Y, em vermelho) e as variáveis ambientais (X, em azul) nos períodos de vazante II e enchente II.

Capítulo 3. Ecologia trófica de assembleias de peixes bentônicos em um rio de planície da Amazônia Brasileira

Figura 1. Número de espécies (em cima) e peso total (embaixo) por categoria trófica e período sazonal, para peixes bentônicos coletados no rio Purus entre os anos de 2012 e 2014.

Figura 2. Valores de Índice de Importância Alimentar (IA_i , %) para as espécies de peixes bentônicos que ocorreram em pelo menos três períodos de amostragem no rio Purus, entre 2012 e 2014 (Para informações sobre as demais espécies, vide Material Suplementar, Tabela S2).

Figura 3. Disponibilidade dos itens alimentares (%) por período sazonal, com base nas amostras de dieta das assembleias de peixes (método indireto), e nas amostras planctônicas e bentônicas (método direto).

Figura 4. Índice de Eletividade (E) nas dietas de *E. aguanai* (acima) e *S. calhamazon* (embaixo) por tipo de alimento e período sazonal, calculado a partir dos valores de Índice Alimentar (IA_i , calculado para os itens agrupados) e respectivos valores de disponibilidade (D). Esse índice varia de -1 a +1, onde valores > 0 indicam preferência pelo item, ausência de seletividade quando o valor é zero, e valores negativos indicam consumo menor do que a disponibilidade no ambiente.

Figura 5. Sobreposição de nicho entre *E. aguanai* (Eag) e *S. calhamazon* (Sca) na vazante II.

Histograma em azul representa os resultados da análise a partir de dados de Frequência de Ocorrência dos itens alimentares por espécie (média simulada a partir de 1000 randomizações). Linha vertical vermelha representa o valor observado de sobreposição de nicho (ver Tabela 1). Linhas verticais tracejadas e pontilhadas representam os intervalos de confiança ($IC= 95\%$) dos valores mínimo e máximo de sobreposição estimada por meio das randomizações. A área de cada semicírculo é proporcional aos valores observados (vermelho) ou simulados (azul) de utilização dos recursos por cada espécie. Recursos alimentares: IAQ = Insetos aquáticos; MIB= Microcrustáceos bentônicos; ISA= Insetos semiaquáticos; ZO= Zooplâncton; IT= Insetos terrestres; OIN= Outros invertebrados; MV=Material vegetal; AP=Algas perifíticas; DE= Detrito; PE= Peixe.

Figura S1. Análise de ordenação (DCA) com base nos valores de IA_i para os itens alimentares consumidos pelas espécies de peixes bentônicos do rio Purus nos períodos de vazante 1 (verde) e 2 (azul). (Legenda para as espécies na Tabela S1, e para os itens alimentares na Tabela S2).

Figura S2. Análise de agrupamento utilizando o método indireto para composição da dieta e disponibilidade de alimento por período sazonal para *E. aguanai* (em cima) e *S. calhamazon* (embaixo). Legendas: IAI = valores de Índice alimentar dos itens consumidos por essas espécies; D = itens disponíveis com base na dieta das assembleias de peixes; e os respectivos períodos de vazante (VAZ I e VAZ II) e enchente (ENC I e ENC II).

Figura S3. Análise de agrupamento utilizando o método direto para composição da dieta e disponibilidade de alimento por período sazonal para *E. aguanai* (em cima) e *S. calhamazon* (embaixo). Legendas: IAI = Índice alimentar dos itens consumidos por essas espécies; P = itens disponíveis nas amostras planctônicas; B= itens disponíveis nas amostras bentônicas; e os respectivos períodos de vazante (VAZ I e VAZ II) e enchente (ENC I e ENC II).

Figura S4. Análise de sobreposição de nicho utilizando as espécies que ocorreram em pelo menos três períodos amostrais: 1. *S. calhamazon*; 2. *E. aguanai*; 3. *H. morrissi*; 4. *D. conirostris* e 5. *P. blochii*. Legenda dos recursos alimentares: IAQ = Insetos aquáticos; MIB= Microcrustaceos bentônicos; ISA= Insetos semiaquáticos; ZO= Zooplâncton; IT= Insetos terrestres; OIN= Outros invertebrados; MV=Material vegetal; AP=Algas perifíticas; DE= Detrito; PE= Peixe; CA= Camarão.

Introdução geral

Apesar da alta riqueza de espécies de peixes descritas na Amazônia [estima-se em 2.400 espécies (Reis *et al.*, 2003; Buckup *et al.*, 2007)], a maior parte dos estudos está concentrada em rios, especialmente nas espécies nectônicas de médio e grande porte e de interesse da pesca comercial (Ferreira *et al.*, 1998; Sabino e Zuanon, 1998; Santos e Ferreira, 1999). Entretanto, estudos sobre peixes bentônicos (peixes associados ao fundo ou que vivem próximo a ele, segundo Helfman *et al.*, 1997) do canal de rios passaram a ser relatados na literatura, demonstrando que muitas espécies consideradas raras em águas rasas são abundantes nesses ambientes mais profundos (Lopez-Rojas *et al.*, 1984; Mago-Leccia *et al.*, 1985; Stewart *et al.*, 1987; Cox-Fernandes *et al.*, 2004; Thomé-Souza e Chao, 2004; Ferreira *et al.*, 2007; Rapp Py-Daniel *et al.*, 2007). A ictiofauna nesses ambientes é composta principalmente por peixes de hábitos noturnos das ordens Siluriformes e Gymnotiformes (Cox-Fernandes, 1999; Lowe-McConnel, 1999; Albert, 2001; Stewart *et al.*, 2002; Arrington e Winemiller, 2003; Rapp Py-Daniel *et al.*, 2007).

Estudos sobre assembleias de peixes também têm mostrado que o canal principal dos rios serve como rota para locais de crescimento, alimentação e desova (Junk *et al.*, 1989; Barthem *et al.*, 1991; Barthem e Goulding, 1997; Cox-Fernandes, 1997), como observado por Leite e Araújo-Lima (2002) para larvas de peixes de diversos grupos taxonômicos (*e. g.* Characiformes, Clupeiformes, Tetraodontiformes) que são conduzidas à deriva pelo canal principal, incluindo o fundo dos rios, até atingirem as planícies de inundação. Peixes Siluriformes, como algumas espécies de grandes bagres migradores do gênero *Brachyplatystoma* (Pimelodidae), têm seus ovos carregados pelo canal e desenvolvem as fases larvais antes de alcançar o estuário do rio

Amazonas, que serve como área de berçário e local de crescimento (Barthem *et al.*, 1991; Barthem e Goulding, 1997; Araújo-Lima e Oliveira, 1998; Leite *et al.*, 2006; 2007).

Variações sazonais no nível da água podem causar mudanças temporais nas assembleias de peixes bentônicos do canal dos grandes rios amazônicos (Thomé-Souza e Chao, 2004; Rapp Py-Daniel *et al.*, 2007). Durante a enchente e cheia, quando as áreas marginais são inundadas, muitos peixes migram lateralmente em direção a essas áreas, onde supostamente encontram melhores condições de forrageamento e de refúgio contra predadores (Junk *et al.*, 1989; Cox-Fernandes, 1997; Winemiller e Jepsen, 1998; Santos e Ferreira, 1999). Já na vazante, quando o nível da água baixa, os peixes acompanham esse movimento de volta ao canal dos rios, havendo, assim, grande concentração de peixes no canal principal, o que explica as maiores capturas nessa fase do ciclo hidrológico. Entretanto, há uma parcela significativa da ictiofauna que habita exclusivamente o canal profundo dos grandes rios amazônicos, e não apresenta esse padrão sazonal de ocupação de habitats diferenciados.

Em ambientes tropicais como a Amazônia, a riqueza e biomassa da ictiofauna bentônica têm sido positivamente relacionadas com a condutividade elétrica e a concentração de nutrientes na água (Ibarra e Stewart, 1989; Taylor *et al.*, 1993; Galacatos *et al.*, 1996; Saint-Paul *et al.*, 2000; Arbeláez *et al.*, 2008); com a concentração de oxigênio dissolvido (Henderson e Walker, 1990); e com o pH, concentração de silicato e com a área da bacia de drenagem, como observado por Cox-Fernandes (1999) para os principais tributários de água branca do Sistema Solimões-Amazonas, os rios Purus, Madeira e Japurá.

Fatores como profundidade parecem influenciar a abundância e riqueza de espécies de peixes bentônicos no canal de grandes rios amazônicos, sendo os maiores valores encontrados nos 10 primeiros metros, diminuindo à medida que a profundidade aumenta (Barletta, 1995; Cox-

Fernandes, 1995; Thomé-Souza e Chao, 2004). Entretanto, Lopez-Rojas *et al.* (1984), em estudos no rio Orinoco, observaram uma alta incidência de Gymnotiformes em águas com até 20 metros de profundidade. Cox-Fernandes (1999), no entanto, observou que os esternopigídeos tenderam a ocorrer em águas mais rasas, quando comparados aos apteronotídeos, indicando a existência de preferências ecológicas diferenciadas entre os Gymnotiformes que habitam o canal dos grandes rios amazônicos.

As assembleias de peixes bentônicos que habitam o fundo de canal dos rios, especialmente nos grandes rios tropicais, ainda são pouco conhecidas, muitas vezes devido à dificuldade na obtenção de amostras nesse biótopo (Lundberg *et al.*, 1996; Stewart *et al.*, 2002). Até o momento, nenhum outro trabalho tinha sido amplamente desenvolvido no canal principal do baixo rio Purus, desde o primeiro impulso no estudo da ictiofauna desse rio, com o Projeto CALHAMAZON (1992-1997), quando foi realizada uma ampla amostragem das espécies de peixes da calha dos principais rios da bacia amazônica brasileira, através do uso de redes de arrasto bentônico. Desta forma, a realização de estudos que busquem verificar a composição de espécies que habitam determinado ambiente e as diferentes formas de interação dos organismos, assim como os fatores que influenciam na sua dinâmica, torna-se fundamental para futuros programas de uso, manejo e conservação desses ambientes e seus recursos naturais (Magurran e Dornelas, 2010; Magurran e Henderson, 2010, 2012; Dornelas *et al.*, 2013).

Estrutura trófica da ictiofauna bentônica de grandes rios amazônicos

O canal principal dos rios apresenta baixa produtividade biológica autóctone (Fisher, 1979; Vannote *et al.*, 1980; Lundberg *et al.*, 1987) quando comparado aos tributários menores e às planícies de inundação (Junk *et al.*, 1989; Bayley e Petreere, 1989; Bayley, 1989). Essa menor

produtividade se deve, entre outros fatores, à correnteza acentuada e à baixa luminosidade na coluna d'água do canal dos rios. Apesar da pouca informação sobre a complexidade das cadeias alimentares e colonização de organismos bentônicos nos grandes rios da Amazônia (q.v. Junk *et al.*, 1989), esses ambientes apresentam uma ictiofauna adaptada a essas condições (Lundberg *et al.*, 1987; Barthem e Goulding, 1997), como os grandes bagres pimelodídeos. Estes grandes peixes podem ser considerados como os principais predadores nos canais dos rios de água branca da Amazônia Central (Zuanon, 1990; Barthem e Goulding, 1997). No entanto, a compreensão da organização e estrutura trófica de um ecossistema depende do conhecimento da disponibilidade de recursos alimentares, da dieta dos organismos, e dos mecanismos de interação entre as espécies durante a utilização destes recursos (Uieda e Motta, 2007).

Estudos dos padrões alimentares e da estrutura trófica dos ecossistemas também constituem uma importante ferramenta para o entendimento da estrutura, composição e estabilidade temporal das comunidades (Winemiller, 1996, Hoeninghaus *et al.*, 2006). Entretanto, ainda há pouca informação sobre a complexidade das cadeias alimentares e sobre os padrões de colonização de organismos bentônicos nos grandes rios da Amazônia (Junk *et al.*, 1989), especialmente nos rios de água branca, que são considerados sistemas ricos em nutrientes e invertebrados (zooplâncton, larvas de insetos, etc.) que constituem a base da alimentação dos peixes bentônicos (Lundberg, *et al.* 1987; Lowe-McConnel, 1999).

Objetivos

O objetivo principal da tese foi verificar a variação espaço-temporal e a estrutura trófica das assembleias de peixes bentônicos no baixo rio Purus. Especificamente foram investigadas:

- 1) As diferenças espaço-temporais na composição, abundância, riqueza e diversidade das assembleias de peixes bentônicos no trecho inferior do rio Purus;
- 2) A existência de relações entre a composição das assembleias de peixes bentônicos e variáveis ambientais locais (profundidade, velocidade da correnteza, temperatura, oxigênio dissolvido, condutividade e pH) no trecho estudado;
- 3) A dieta das espécies de peixes bentônicos, visando identificar os principais itens alimentares utilizados neste ambiente;
- 4) As relações entre a disponibilidade sazonal dos recursos alimentares e a estrutura trófica das assembleias de peixes bentônicos.

Organização da tese

Essa tese está composta por três capítulos, formatados como artigos científicos. No capítulo 1, avaliamos as diferenças espaço-temporais na composição, abundância e diversidade das assembleias de peixes bentônicos. No capítulo 2, procuramos avaliar diferenças espaço-temporais na riqueza de espécies e as possíveis relações entre a composição das assembleias e variáveis ambientais locais. Nesse capítulo, parâmetros da comunidade, como composição, abundância e diversidade serão abordados utilizando métodos analíticos distintos do capítulo anterior (capítulo 1). No capítulo 3, enfocamos o estudo da dieta das espécies de peixes bentônicos, incluindo informações sobre a disponibilidade de recursos alimentares, para verificar possíveis mudanças sazonais na estrutura trófica dessas assembleias. Ao final, encerramos com uma síntese dos principais resultados obtidos e considerações finais sobre o tema da tese.

Capítulo 1

Duarte C., Magurran A. E., Antão L. H., Deus C. P. Tropical river seasonality affects fish community structure. Manuscrito submetido a *BMC Ecology*.

1 **Tropical river seasonality affects fish community structure**

2 Cleber Duarte ¹, Anne E. Magurran ², Laura Henriques Antão ^{2*} and Cláudia
3 Pereira de Deus ³

4

5 ¹ Programa de Pós-graduação em Biologia de Água Doce e Pesca Interior, Instituto Nacional de
6 Pesquisas da Amazônia, Av. André Araújo, 2936, Petrópolis, 69011-830 Manaus, AM, Brazil.

7 ² Centre for Biological Diversity, School of Biology, University of St Andrews, St Andrews, Fife
8 KY16 9TH, UK.

9 ³ Coordenação de Biodiversidade, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Av. André
10 Araújo, 2936, Petrópolis, 69011-830 Manaus, AM, Brazil.

11

12 duarte@inpa.gov.br

13 aem1@st-andrews.ac.uk

14 liha@st-andrews.ac.uk - * Correspondence author

15 claudias@inpa.gov.br

16

17 **Abstract**

18 **Background:** The role played by seasonality in structuring the diversity of tropical assemblages
19 is not yet fully understood. The seasonality of tropical rivers, induced mainly by water level
20 changes, shapes many interrelated aspects of ecological communities and the populations they
21 contain, including animal movements, feeding, growth and reproductive activity. We examined
22 the relationship between the seasonality of a tropical river and community structure, using data
23 from Amazonian benthic fish assemblages collected during two consecutive receding and two

24 rising water seasons. We used species abundance distributions (SADs) to examine seasonal
25 changes in community structure and a multivariate dispersion test to quantify seasonal shifts in
26 community composition.

27 **Results:** We found that many benthic fish species were rare in terms of numerical abundance.
28 Rarity was most pronounced in the rising seasons with a higher proportion of singletons.
29 Regarding the SADs results, for both the receding and one of the rising samples logseries was the
30 best-fit model, according to both AIC_c (Akaike's information criterion corrected for small sample
31 size) and BIC (Bayesian information criterion). For the rising 2 sample a lognormal was the
32 model selected. We detected marked variation in species composition between receding and
33 rising seasons. The rising seasons are distinct from one another in terms of species composition,
34 as well as from the receding seasons.

35 **Conclusions:** We show that species abundance distributions and species composition vary
36 seasonally. Such differences might be explained by the asymmetrical use of the spatial habitat
37 during the seasons when the water is rising and receding, hence maintaining higher levels of
38 diversity.

39 **Keywords:** diversity, species abundance distributions, composition, benthic fish assemblages,
40 asynchrony.

41

42 **Background**

43 An increase in the number of species with decreasing latitude is one of the most conspicuous
44 ecological patterns of global biodiversity [1,2]. Global estimates of freshwater fish species
45 diversity within the Neotropical region are about 4500 species, with *c.*2000 species in Amazonian

46 region alone [3]. This high diversity in the tropical region has been attributed to many factors,
47 including the diverse niches found in floodplain habitats [4].

48 The seasonality of tropical rivers is mainly induced by water level changes [4]. This
49 seasonality shapes many interconnected aspects of the ecological communities, as well as the
50 populations they contain [4], including animal movements, feeding, growth and reproductive
51 activity [5,6]. Tropical rivers experience four seasons: rising water; high water (when water
52 levels reach up to 12m above their lowest point); receding water; and low water [7]. During the
53 receding and low water seasons fish are confined to lakes and main river channels, where they are
54 exposed to high levels of predation [8]. In contrast, during the rising and high water seasons
55 many fish move upriver to spawning sites, into tributaries and highly productive feeding sites, in
56 the inundated forests and floodplains [8].

57 Disturbance (*e. g.* water level changes) may be an important predictor of species richness in
58 tropical rivers [8]. Classical studies of the role of nonequilibrium processes on community
59 structure [9-11] indicate that systems with perturbations of intermediate magnitude and frequency
60 may exhibit higher levels of diversity than systems closer to equilibrium - where interspecific
61 interactions such as predation and competition determine diversity - or systems with more intense
62 or frequent perturbations. Given that seasonality in tropical rivers induce major changes in water
63 levels such changes can be assimilated to perturbations and may have the potential to promote
64 species coexistence and therefore high species richness. This seasonality has the potential to
65 promote species coexistence [8,12]. In theory, assemblages can persist if species use shared
66 resources at different times, thereby minimizing interspecific competition [13,14], or where the
67 resources are unlimited [4].

68 However, the effect of seasonal alterations on the benthic fish that compose the river
69 communities has been poorly studied, mainly due to the difficulty of obtaining samples from
70 bottom rivers habitats. The few studies made in this environment have shown that alpha diversity
71 is very high, reflected by a small number of very abundant species and many rare species [8],
72 including taxa new to science [15-17]. Using data from a benthic fish assemblage in a major
73 tributary of the Amazon basin, we tested the hypothesis that there are marked seasonal
74 differences in community structure taking the form of both high temporal alpha and high beta
75 diversity. We use species abundance distributions to examine seasonal changes in community
76 structure and a multivariate dispersion test to quantify seasonal shifts in community composition.

77

78 **Results**

79 Sampling yielded over 20 000 individual fish from 126 species, 20 families and 7 orders (see
80 Additional file 1). More species and more individuals were captured in the receding samples
81 (Table 1). Overall, sampling revealed that many of benthic fish species are rare in terms of
82 numerical abundance. Rarity was most pronounced in the rising seasons as singletons represented
83 50% and 37% of the species respectively (Figure 1c,d); the equivalent figures for the receding
84 seasons were 12% and 18% (Figure 1a,b).

85 Regarding the SADs results, for both the receding and one of the rising samples logseries was
86 the best-fit model, according to both AIC_c and BIC. For the rising 2 sample a single PLN was the
87 model selected (Figure 1, Table 1).

88 We detected marked variation in species composition (beta diversity) between receding and
89 rising seasons (PERMDISP2: $F = 6.18$, $P < 0.001$; Figure 2). The rising seasons were distinct

90 from one another in terms of species composition, as well as from the receding seasons, which do
91 not differ from one another (Figure 2).

92

93

94 **Table 1.** Model fitting results to SADs, number of species and individuals (N) per season.

	RECEDING 1			RECEDING 2			RISING 1			RISING 2		
	LSeries	PLN1	PLN2	LSeries	PLN1	PLN2	LSeries	PLN1	PLN2	LSeries	PLN1	PLN2
MLL	496,572	497,062	493,496	315,782	317,789	312,945	83,3997	82,984	80,140	98,9515	94,3529	92,549
AIC _c	995,186	998,25	997,644	633,626	639,769	636,889	168,911	170,31	172,156	200,024	193,081	197,168
BIC	997,729	1003,294	1009,917	635,753	643,957	646,837	170,437	173,242	178,469	201,458	195,817	202,876
Species	98			66			38			35		
N	17251			8269			181			510		

95 Comparison of the fit of a logseries distribution (LSeries) and mixtures of 1 and 2 Poisson lognormals (PLN1 and PLN2 respectively) to the data
96 for each season. Maximum log-likelihood estimate (MLL), AIC_c and BIC values are shown; the best model is the one with the lowest AIC_c/BIC (in
97 bold).

98

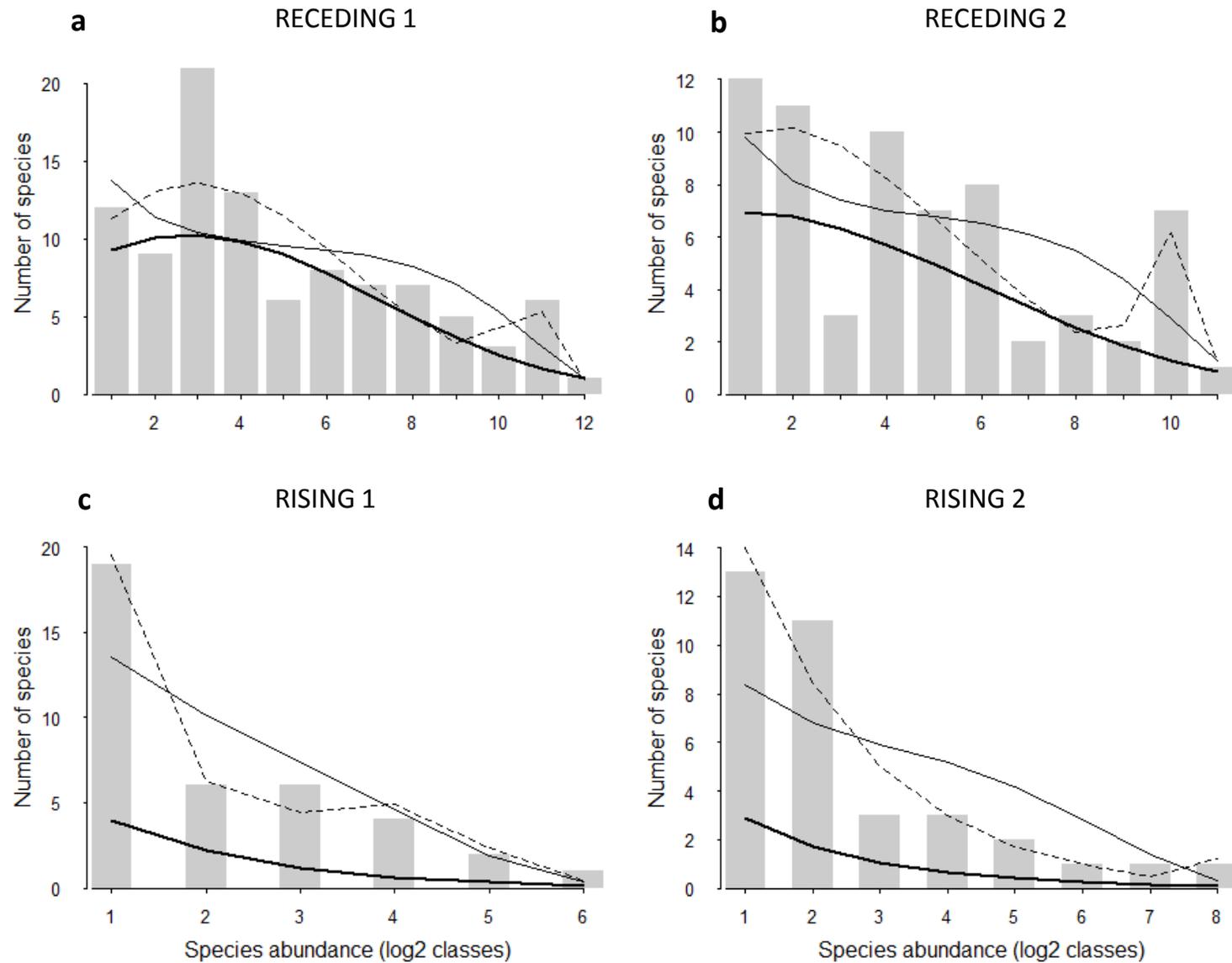
99

100

101

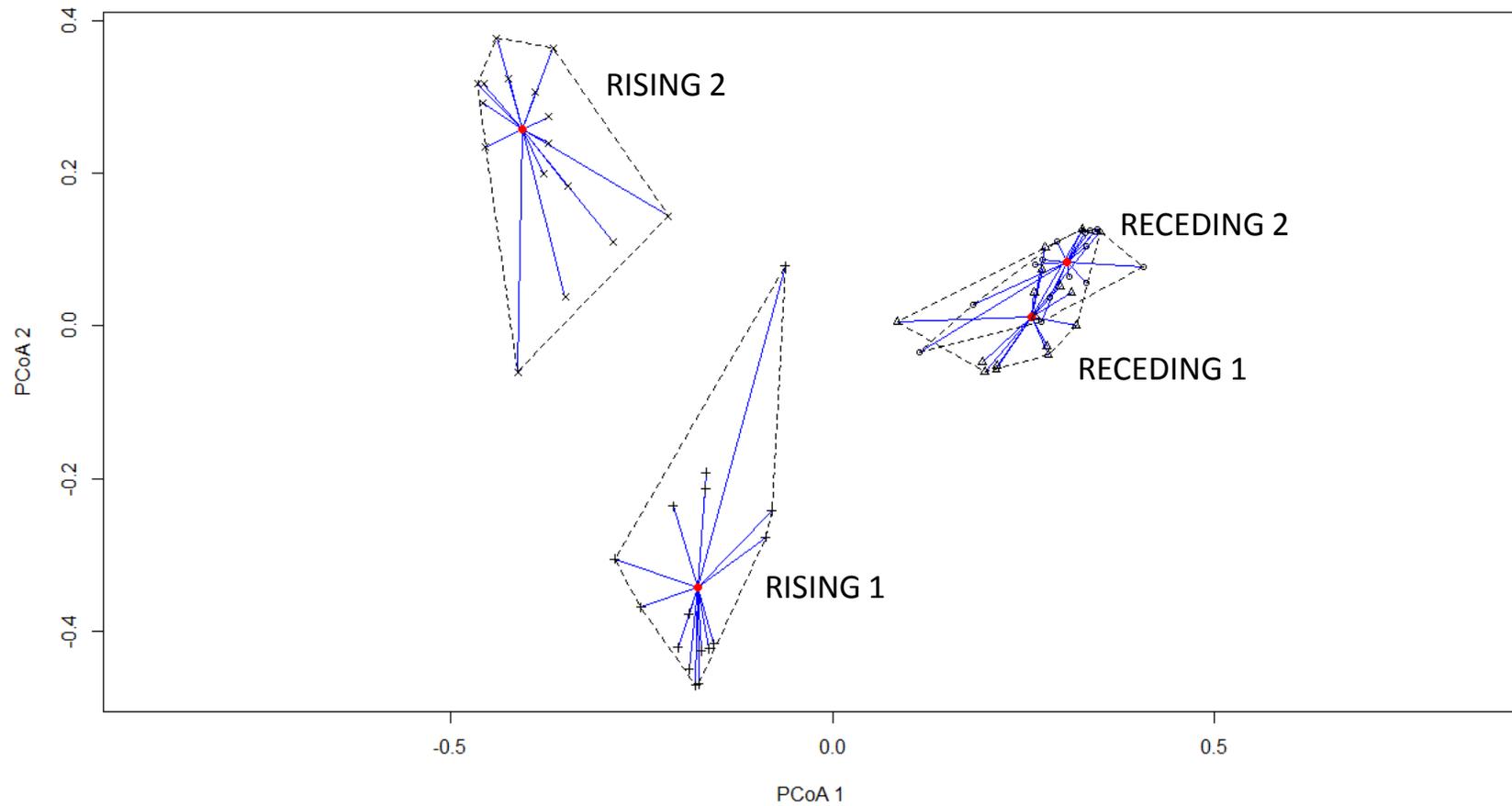
102

103



118

119 **Figure 1.** Receding (a, b) and rising (c, d) seasons SADs with abundance plotted on a log2 scale; the best-fit curves for logseries (full
 120 line), PLN1 (bold line) and PLN2 (dashed line) are shown.



121

122 **Figure 2.** Plot of the groups (seasons) and distances (Bray-curtis) to centroids on the first two PCoA axes. PERMIDISP2 multivariate

123 analysis determines the degree of dispersion among sites (+ x o Δ) of each group (season) around their centroid (red dot).

124 Discussion

125 Our results revealed that there is substantial seasonal variation in species composition and
126 community structure in Amazonian benthic fish assemblages even though benthic fish
127 assemblages are considered more temporally stable than those occupying other parts of the
128 water column [18].

129 Seasonal fluctuations in abundance help explain how many species can coexist by
130 avoiding being simultaneously abundant [19,20]. For instance, Hercos *et al.* [21] found that
131 fish species in a series of lakes in the Amazonian floodplain vary in their temporal abundance.
132 Of particular interest is the idea that populations fluctuate asynchronously, because
133 asynchronicity can stabilize community properties [14]. A striking result in our study was the
134 strong seasonal difference in beta diversity as captured by the analysis of multivariate
135 dispersions (Figure 2). The movement of fishes in the rising season is certainly higher when
136 compared to the receding season due to expansion of the river to the floodplain, leading to a
137 mixture of species from different habitats (*e. g.* channel of river and floodplain) [5].

138 While the majority of published SADs follow a unimodal distribution, it has become
139 increasingly apparent that many empirical abundance distributions exhibit multiple modes
140 [22]. Magurran and Henderson [19] showed that a mixture of species associated with different
141 habitats led to a multimodal distribution of abundances of a 30-year estuarine fish sample: a
142 lognormal distribution provided a better fit to the abundant ('core') species, whereas the
143 'occasional' group of rare species followed a logseries distribution. Dornelas and Connolly
144 [23] suggested that multimodality may be a common feature of large samples. Although on
145 visual inspection the receding SADs could suggest multimodality (Figure 1a,b), both model
146 selection criteria selected either logseries or a single PLN as best model for all the samples.
147 This can in fact indicate that the Purus river benthic fish assemblage is largely dominated by
148 rare species, and hence a logseries provides a better description of the structure of the

149 community. However, and because the rising samples comprised fewer species and
150 individuals, it is possible that only with increased sampling the underlying abundance
151 distribution might be further revealed [24].

152 Neutral theory asserts that species abundances result from a combination of dispersal,
153 speciation, and stochastic variation in birth and death rates (ecological drift) [22]. We
154 observed that the abundance was not uniform across species; for instance, the catfish
155 *Hemiodoras stenopeltis* ranked 9th and second in abundance in the two receding water seasons,
156 but was rare (singletons) in the rising water seasons. This difference may arise in part because
157 of its use of the spatial habitat. During the rising and high water seasons, when marginal areas
158 are inundated, many fishes migrate laterally from the channel toward these areas where they
159 supposedly find better conditions for foraging, as well as refuge from predators. In the
160 receding and low water seasons, fishes accompany the water level movement back to the river
161 channels. Thus a great concentration of fishes in the main channel is found, which explains
162 their higher captures during the receding seasons, both in terms of number of species and
163 number of individuals, as well as the greater similarity between these assemblages [4,5].
164 These continual disassembly and reassembly cycles (due to dispersal) of local communities
165 across a spatially heterogeneous landscape are responsible for this high fish diversity in
166 Amazonian floodplains [25].

167

168 **Conclusions**

169 We show that species abundance distributions (SADs) and species composition (beta
170 diversity) of benthic fish assemblages in Amazonian floodplains vary seasonally. Despite the
171 few studies about the organization and maintenance of fish diversity in tropical floodplain
172 rivers [16, 26], our results point to the role of seasonal water level fluctuations associated with
173 the annual flood pulse and the spatial heterogeneity in maintaining diversity in the Amazonian

174 benthic fish assemblages. Our results show that by undergoing disassembly and reassembly
175 cycles, induced by the seasonal changes in water level, the local communities can expand and
176 contract across a spatially heterogeneous landscape, thus sustaining a higher fish diversity.

177

178 **Methods**

179 Site description

180 This study was carried out in the lower Purus River, about 500 km from its mouth, in a
181 section located in the Piagaçu-Purus Sustainable Development Reserve and Abufari
182 Biological Reserve in Brazil's Central Amazon floodplain. The Purus river is the sixth largest
183 tributary (in terms of drainage area) in the Amazon basin and its catchment covers
184 approximately 375 000 km² [7].

185 The Purus River is a typical turbid-water (or "white"-water) river originated from Andean
186 erosion zones, and consequently, rich in suspended sediment and nutrients [7]. The bottom
187 river habitats of turbid-water rivers are devoid of light and are swept by rapid currents, and
188 yet host specialized faunas of species of deep-channel fishes, comprising mostly gymnotiform
189 electric fishes and also catfishes [26]. Sampling activities in Purus River were conducted
190 under ICMBIO/IBAMA collecting permits 22121-1 and 37632-2.

191

192 Sampling

193 We established 16 sampling sites along the river course, separated by ~30 km. Sampling
194 took place during two consecutive receding (August 2012 and September 2013) and two
195 rising water seasons (May 2013 and April 2014). Fish were sampled using a *bottom trawl net*
196 with an external mesh size of 4 cm and an internal net in the form of a "funnel" (0.5 m height,
197 3m long and 3m wide; 5 mm mesh size). Three parallel trawls were performed at each
198 sampling site, following the flow direction with 5-10 minutes total time per trawl. All

199 individuals were identified and counted; whenever possible, fish were identified in the field
200 and returned alive to the river.

201

202 Analysis

203 Species abundance distribution (SADs) characterize patterns in the commonness and
204 rarity of all species within an ecological assemblage [27, 28]. Two recurrent distributions used
205 to describe SADs are the logseries [27] and the lognormal [24]. These two distributions differ
206 mainly in the proportion of rare species: high in the former, low in the latter. To assess which
207 distribution better described the SADs and to additionally test if the SADs were characterized
208 by more than one modal class of abundance (*e. g.* [19]), we fitted a logseries distribution and
209 mixtures of 2 and 1 Poisson lognormal distributions (PLN). The log-likelihood ‘zero-
210 truncated’ functions were derived from Dornelas and Connolly [23], using package *poilog*
211 [29] and the negative log-likelihood was the MLE (Maximum Likelihood Estimation) to be
212 minimized. The R function *nlminb* was used to perform numerical optimization and parameter
213 searches were initialized from multiple starting points [23,30]. All the fitting routines were
214 run on non-binned data. We compared the fit of the three models using Akaike’s information
215 criterion corrected for small sample size (AIC_c) [31] and Bayesian information criterion (BIC)
216 [32]. SADs were plotted with bins representing true doubling classes of abundance on a log2
217 scale, following Gray *et al.* [33], where the first bar represents species with abundance 1, the
218 second one species with abundances 2-3, then 4-7, 8-15, etc. (Figure 1).

219 We further examined if one or more seasons were more variable than the others, in terms
220 of species composition. Here we used a multivariate analysis – an analogue of Levene’s test
221 for homogeneity of variances – to determine whether the dispersions (degree of variability
222 among sites) of each group (season) around their group centroid were significantly different
223 from one another. Thus, this method provides a measure of the beta diversity of groups and

224 was implemented using the betadisper call in vegan [34]. All analyses were conducted in R (R
225 Development Core Team 2014).

226

227 **Availability of supporting data**

228 The data set supporting the results of this article will be available in a Dryad repository and
229 Additional file.

230

231 **Competing interests**

232 The authors declare that they have no competing interests.

233

234 **Authors' contributions**

235 C.D. collected the field data. C.D. and L.H.A. analyzed the data. All authors drafted the
236 manuscript and gave final approval for publication.

237

238 **Acknowledgments**

239 C.D. acknowledges support from the program Ciência Sem Fronteiras (Science without
240 Borders) by fellowship from CAPES. A.E.M. acknowledges support from the ERC (BioTIME
241 250189) and the Royal Society. L.H.A. acknowledges support from Fundação para a Ciência
242 e Tecnologia (POPH/FSE SFRH/BD/90469/2012). C.P.D acknowledges support from CNPq
243 (Universal 474421/2011-2) and FAPEAM (Universal Amazonas 021/2011).

244

245 **References**

- 246 1. Araújo MS, Costa-Pereira R. Latitudinal gradients in intraspecific ecological diversity.
247 Biol. Lett. 2013; doi:10.1098/rsbl.2013.0778.
- 248 2. Gaston KJ. Global patterns in biodiversity. Nature 2000; doi:10.1038/35012228.

- 249 3. Reis RE, Kullander SO, Ferraris Jr. CJ. Check list of the freshwater fishes of South and
250 Central America. EDIPUCRS; 2003.
- 251 4. Lowe-McConnell RH. Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge
252 University Press; 1987.
- 253 5. Cox-Fernandes C. Lateral migration of fishes in Amazon floodplains. Ecol. Freshw. Fish.
254 1997; doi: 10.1111/j.1600-0633.1997.tb00140.x.
- 255 6. Winemiller KO, Jepsen DB. Effects of seasonality and fish movement on tropical river
256 food webs. J. Fish Biol. 1998; doi: 0022-1112/98/53A267+30.
- 257 7. Goulding M, Barthem R, Ferreira E. The Smithsonian atlas of the Amazon. Smithsonian
258 Books, Washington; 2003.
- 259 8. Albert JS, Reis RE. Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes. Berkeley:
260 University of California Press; 2011.
- 261 9. Connell JH. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science 1978. 199:1302–
262 1310.
- 263 10. Connell JH. Intermediate disturbance hypothesis. Science 1979. 204:1345–1345.
- 264 11. Diamond J, Case TJ. Community Ecology. New York: Harper and Row; 1986.
- 265 12. Henderson PA, Hamilton W D, Crampton WGR. Evolution and diversity in Amazonian
266 floodplain communities. In: Newbery DM, Prins HHT, Brown ND, editors. Dynamics of
267 tropical communities: 37th Symp. Brit. Ecol. Soc. Cambridge: Cambridge University;
268 1998. p. 385-419.
- 269 13. Chesson P. Mechanisms of maintenance of species diversity. Annu Rev Ecol Systemat
270 2000, 31:343–358.
- 271 14. Shimadzu *et al.* Diversity is maintained by seasonal variation in species abundance. BMC
272 Biology 2013; doi: 10.1186/1741-7007-11-98.
- 273 15. de Santana CD, Vari RP. New species of *Adontosternarchus* (Gymnotiformes:

- 274 Apterontidae) from the Rio Purus basin, Brazil. *Copeia* 2012; doi: 10.1643/CI-11-135.
- 275 16. Lundberg JG, Cox Fernandes C, Campos-Da-Paz R, Sullivan JP. *Sternarchella*
276 *calhamazon* n.sp., the Amazon's most abundant species of apteronotid electric fish, with a
277 note on the taxonomic status of *Sternarchus capanemae* Steindachner, 1868
278 (Gymnotiformes, Apterontidae). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 2013; doi:
279 10.1635/053.162.0110.
- 280 17. Walsh SJ, Ribeiro FRV, Rapp Py-Daniel LH. Revision of *Tympanopleura* Eigenmann
281 (Siluriformes: Auchenipteridae) with description of two new species. *Neotrop. Ichthyol.*
282 2015; doi:10.1590/1982-0224-20130220.
- 283 18. Matthews W J. Patterns in freshwater fish ecology. New York: Chapman & Hall; 1998.
- 284 19. Magurran AE, Henderson PA. Explaining the excess of rare species in natural species
285 abundance distributions. *Nature* 2003; doi:10.1038/nature01547.
- 286 20. Henderson PA, Magurran AE. Direct evidence that density-dependent regulation
287 underpins the temporal stability of abundant species in a diverse animal community. *Proc.*
288 *R. Soc. B.* 2014; doi:10.1098/rspb.2014.1336.
- 289 21. Hercos AP, Sobansky M, Queiroz HL, Magurran AE. Local and regional rarity in a
290 diversity tropical fish assemblage. *Proc. R. Soc. B.* 2013; doi:10.1098/rspb.2012.2076.
- 291 22. Matthews TJ, Whittaker RJ. Neutral theory and the species abundance distribution: recent
292 developments and prospects for unifying niche and neutral perspectives. *Ecol. Evol.* 2014;
293 doi: 10.1002/ece3.1092.
- 294 23. Dornelas M, Connolly SR. Multiple modes in a coral species abundance distribution.
295 *Ecol. Lett.* 2008; doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01208.x.
- 296 24. Preston FW. The commonness and rarity of species. *Ecology* 1948; doi:10.2307/1930989)

- 297 25. Arrington DA, Winemiller KO. Organization and maintenance of fish diversity in shallow
298 waters of tropical floodplain rivers. In: RL Welcomme RL, Petr, T, editors. Proc. 2nd Int.
299 Symp. Management of Large Rivers. Bangkok, FAO; 2004. p. 25-36.
- 300 26. Crampton WGR. Diversity and adaptation in deep channel Neotropical electric fishes. In
301 Sebert P, Onyango DW, Kapoor BG, editors. Fish Life in Special Environments. Enfield,
302 NH: Science Publishers; 2007. p. 283–339.
- 303 27. Fisher R, Corbet A, Williams C. The relation between the number of species and the
304 number of individuals in a random sample of an animal population. *The Journal of*
305 *Animal Ecology* 1943, 12(1), pp.42–58.
- 306 28. McGill BJ. *et al.* Species abundance distributions: moving beyond single prediction
307 theories to integration within an ecological framework. *Ecol. Lett.* 2007; doi:
308 10.1111/j.1461-0248.2007.01094.x.
- 309 29. Grøtan V, Engen S. 2008 Poilog: Poisson lognormal and bivariate Poisson lognormal
310 distribution. R package version 0.4.
- 311 30. Connolly SR, Dornelas M. Fitting and empirical evaluation of species abundance models.
312 In: Magurran AE, McGill BJ, editors. *Biological Diversity: Frontiers in measurement and*
313 *assessment*. Oxford: Oxford University Press; 2011. p. 123–140.
- 314 31. Burnham, K.P. & Anderson, D.R., 2002. *Model selection and multimodel inference: a*
315 *practical information-theoretic approach* 2nd ed., New York: Springer.
- 316 32. Schwarz, G., 1978. Estimating the dimension of a model. *The Annals of Statistics*, 6(2),
317 pp.461–464.
- 318 33. Gray JS, Bjørgesæt A, Ugland KI. On plotting species abundance distributions. *J. Anim.*
319 *Ecol.* 2006; doi:10.1111/j.1365-2656.2006.01095.x.
- 320 34. Anderson MJ, Ellingsen KE, McArdle BH. Multivariate dispersion as a measure of beta
321 diversity. *Ecol. Lett.* 2006; doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00926.x.

322 Additional file 1. Species list with number of collected individuals per season. Number of
323 individuals (N) and species per season are shown on the bottom of table.

	RECEDING I	RISING I	RECEDING II	RISING II	Total
SILURIFORMES					
LORICARIIDAE					
<i>Apistoloricaria</i> aff. <i>laani</i>	-	-	-	2	2
<i>Crossoloricaria</i> sp.	-	1	-	-	1
<i>Farlowella</i> sp.	44	2	-	-	46
<i>Planiloricaria cryptodon</i>	2	-	1	1	4
<i>Loricaria cataphracta</i>	43	-	-	-	43
<i>Loricariichthys nudirostris</i>	1	-	-	-	1
<i>Lamontichthys filamentosus</i>	2	-	-	-	2
<i>Pseudohemiodon</i> sp.1	1	-	-	1	2
<i>Pseudohemiodon</i> sp.2	9	-	-	-	9
<i>Pseudoloricaria</i> sp.	1	-	-	-	1
<i>Hypoptopoma</i> aff. <i>gulare</i>	1	-	-	-	1
<i>Rineloricaria lanceolata</i>	5	-	-	-	5
<i>Rineloricaria phoxocephala</i>	10	-	-	-	10
<i>Hemiodontichthys acipenserinus</i>	1	-	-	-	1
<i>Nannoptopoma sternoptychum</i>	4	-	-	-	4
<i>Sturisoma</i> sp.	6	-	-	-	6
PIMELODIDAE					
<i>Brachyplatystoma capapretum</i>	4	1	1	-	6
<i>Brachyplatystoma juruense</i>	7	-	-	-	7
<i>Brachyplatystoma platynema</i>	-	-	1	2	3
<i>Pimelodidae</i> sp.	2	-	-	23	25
<i>Calophysus macropterus</i>	13	19	1	102	135
<i>Cheirocerus goeldii</i>	7	-	-	-	7
<i>Duopalatinus peruanus</i>	20	1	-	-	21
<i>Pimelodina flavipinnis</i>	158	1	38	-	197
<i>Pimelodus blochii</i>	2574	5	623	215	3417
<i>Pimelodus</i> sp.	105	-	47	2	154
<i>Pinirampus pirinampu</i>	-	4	-	-	4
<i>Platysilurus mucosus</i>	71	-	11	-	82
<i>Platystomatichthys sturio</i>	7	-	-	-	7

<i>Propimelodus</i> sp.	31	-	-	-	31
<i>Pseudoplatystoma punctifer</i>	5	-	-	-	5
<i>Exallodontus aguanai</i>	70	13	48	61	192
<i>Hypophthalmus</i> cf. <i>marginatus</i>	422	-	268	1	691
<i>Hypophthalmus edentatus</i>	1	-	-	-	1
<i>Hypophthalmus fimbriatus</i>	5	-	-	-	5
HEPTAPTERIDAE					
<i>Mastiglanis asopos</i>	43	1	11	4	59
<i>Pimelodella</i> cf. <i>cristata</i>	8	-	1	-	9
DORADIDAE					
<i>Astrodoras</i> sp.	13	-	1	-	14
<i>Doras fimbriatus</i>	35	-	12	-	47
<i>Hemiodoras morrisi</i>	1611	9	712	-	2332
<i>Hemiodoras stenopeltis</i>	794	1	1002	1	1798
<i>Leptodoras juruensis</i>	29	5	-	6	40
<i>Leptodoras</i> cf. <i>cataniai</i>	-	7	-	-	7
<i>Megalodoras</i> sp.	1	-	-	-	1
<i>Megalodoras uronoscopus</i>	20	-	1	-	21
<i>Nemadoras elongatus</i>	5	-	2	-	7
<i>Nemadoras humeralis</i>	-	-	10	-	10
<i>Nemadoras</i> sp.	59	-	-	-	59
<i>Tenellus ternetzi</i>	6	-	-	-	6
<i>Platydoras armatulus</i>	5	-	-	-	5
<i>Trachydoras nattereri</i>	114	1	26	-	141
<i>Trachydoras</i> sp.	1087	-	524	-	1611
<i>Trachydoras steindachneri</i>	83	-	99	-	182
<i>Pterodoras granulatus</i>	1086	2	33	2	1123
<i>Rhinodoras boehlkei</i>	3	-	-	2	5
<i>Rhynchodoras woodsi</i>	-	2	-	-	2
<i>Ossancora asterophysa</i>	-	1	-	-	1
<i>Oxydoras niger</i>	-	-	1	-	1
AUCHENIPTERIDAE					
<i>Ageneiosus</i> sp.1	14	-	2	1	17
<i>Ageneiosus</i> sp.2	38	-	-	-	38
<i>Ageneiosus</i> sp.3	7	-	12	-	19
<i>Ageneiosus</i> sp.4	-	-	13	-	13

<i>Ageneiosus</i> sp.5	-	-	5	-	5
<i>Ageneiosus ucayalensis</i>	5	-	3	9	17
<i>Ageneiosus uranophthalmus</i>	-	6	-	1	7
<i>Auchenipterichthys</i> sp.	2	-	-	1	3
<i>Auchenipterus</i> aff. <i>britskii</i>	-	-	-	2	2
<i>Auchenipterus nuchalis</i>	-	-	-	1	1
<i>Auchenipterus</i> sp.	-	9	-	-	9
<i>Centromochlus</i> sp.	-	7	-	6	13
<i>Tympanopleura atronasmus</i>	19	-	9	-	28
<i>Tympanopleura brevis</i>	155	-	43	2	200
TRICHOMYCTERIDAE					
<i>Vandellia</i> sp.	3	-	1	1	5
CETOPSIDAE					
<i>Cetopsis coecutiens</i>	-	23	-	14	37
ASPREDINIDAE					
<i>Bunocephalus</i> sp.1	5	-	-	-	5
<i>Bunocephalus</i> sp.2	2	-	-	-	2
<i>Pterobunocephalus</i> sp.	5	-	-	-	5
GYMNOTIFORMES					
APTERONOTIDAE					
<i>Apteronotus albifrons</i>	4	-	-	-	4
<i>Apteronotus bonapartii</i>	219	1	13	-	233
<i>Apteronotus</i> sp.	12	-	2	-	14
<i>Adontosternarchus balaenops</i>	162	1	30	2	195
<i>Adontosternarchus clarkae</i>	1275	-	886	-	2161
<i>Adontosternarchus duartei</i>	646	-	166	-	812
<i>Adontosternarchus nebulosus</i>	33	-	14	-	47
<i>Magosternarchus duccis</i>	10	-	3	-	13
<i>Magosternarchus raptor</i>	12	-	4	-	16
<i>Sternarchella calhamazon</i>	1460	35	1271	20	2786
<i>Sternarchella schotti</i>	267	-	51	-	318
<i>Sternarchella sima</i>	-	1	-	-	1
<i>Sternarchella</i> sp.	1	-	-	13	14
<i>Sternarchella terminalis</i>	-	1	-	-	1
<i>Sternachogiton nattereri</i>	805	2	160	1	968
<i>Sternachogiton preto</i>	28	1	4	-	33

<i>Compsaraia cf. compsa</i>	499	2	56	-	557
<i>Sternarchorhamphus muelleri</i>	33	1	22	-	56
<i>Sternarchorhynchus goeldii</i>	128	-	-	-	128
<i>Sternarchorhynchus mormyrus</i>	4	-	-	-	4
<i>Sternarchorhynchus sp.</i>	-	-	16	-	16
<i>Orthosternarchus tamandua</i>	7	1	3	3	14
<i>Pariosternarchus amazonensis</i>	7	-	2	-	9
<i>Platyurosternarchus macrostomus</i>	14	-	1	-	15
<i>Porotergus gimbeli</i>	11	-	25	-	36
STERNOPYGIDAE					
<i>Distocylus conirostris</i>	109	8	41	1	159
<i>Eigenmannia macrops</i>	1440	-	546	-	1986
<i>Eigenmannia sp.</i>	-	-	2	-	2
<i>Rhabdolichops cf. caviceps</i>	148	-	31	-	179
<i>Rhabdolichops cf. eastwardi</i>	100	-	431	1	532
<i>Rhabdolichops electrogrammus</i>	208	1	65	-	274
<i>Rhabdolichops troscheli</i>	-	-	2	-	2
<i>Sternopygus sp.</i>	2	-	-	-	2
<i>Sternopygus branco</i>	5	-	-	-	5
<i>Sternopygus macrurus</i>	13	-	-	-	13
RHAMPHICHTHYIDAE					
<i>Rhamphichthys marmoratus</i>	11	-	30	-	41
<i>Gymnorhamphichthys rondoni</i>	1	-	-	-	1
HIPOPOMIDAE					
<i>Steatogenys elegans</i>	379	2	176	-	557
CHARACIFORMES					
ANOSTOMIDAE					
<i>Leporinus fasciatus</i>	1	-	-	-	1
CURIMATIDAE					
<i>Potamorhina latior</i>	-	1	-	2	3
<i>Psectrogaster rutiloides</i>	-	-	-	1	1
CHARACIDAE					
<i>Serrasalmus cf. eigenmanni</i>	2	1	3	-	6
HEMIODONTIDAE					
<i>Anodus elongatus</i>	-	1	-	3	4
CLUPEIFORMES					

PRISTIGASTERIDAE					
<i>Ilisha amazonica</i>	1	-	12	-	13
<i>Pristigaster whiteheadi</i>	-	-	3	-	3
PLEURONECTIFORMES					
ACHIRIDAE					
<i>Apionichthys seripierriae</i>	-	-	1	-	1
<i>Hypoclinemus mentalis</i>	1	-	-	-	1
PERCIFORMES					
SCIAENIDAE					
<i>Plagioscion squamosissimus</i>	304	-	634	-	938
TETRAODONTIFORMES					
TETRAODONTIDAE					
<i>Colomesus asellus</i>	-	-	1	-	1
N	17251	181	8269	510	26211
Species	98	38	66	35	-

Capítulo 2

Duarte C., Deus C. P., Zuanon J., Rapp Py-Daniel L.H. Influência das variações temporais e espaciais sobre as assembleias de peixes bentônicos. Manuscrito em preparação para a *Neotropical Ichthyology*.

1 **Influência das variações temporais e espaciais sobre as assembleias de**
2 **peixes bentônicos**

3 Cleber Duarte¹, Cláudia P. de Deus², Jansen Zuanon² e Lúcia H. Rapp Py-
4 Daniel²

5 ¹ Programa de Pós-graduação em Biologia de Água Doce e Pesca Interior, Instituto Nacional
6 de Pesquisas da Amazônia, Av. André Araújo, 2936, Petrópolis, 69011-830 Manaus, AM,
7 Brazil. (CD) duarte@inpa.gov.br,

8 ² Coordenação de Biodiversidade, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Av. André
9 Araújo, 2936, Petrópolis, 69011-830 Manaus, AM, Brazil. (CPD) claudias@inpa.gov.br, (JZ)
10 zuanon@inpa.gov.br, (LHRP) lucia.rapp@gmail.com

11

12 **Resumo**

13 Estudos sobre assembleias de peixes têm mostrado que o canal principal dos rios apresenta
14 uma ictiofauna adaptada à esse ambiente, entretanto, ainda há pouca informação sobre a
15 influência de variações temporais e espaciais sobre essa ictiofauna. Com isso, o objetivo deste
16 trabalho foi verificar a variação espaço-temporal das assembleias de peixes bentônicos no
17 trecho inferior do rio Purus e a possível influência de fatores ambientais. Em um trecho de ~
18 500 km, foram estabelecidos 16 pontos amostrais, onde as coletas foram realizadas com rede
19 de arrasto bentônico entre 2012 e 2014, abrangendo dois períodos de vazante e dois de
20 enchente. Para comparar a riqueza de espécies entre os períodos utilizamos o método de
21 *Rarefação Extrapolada*, estimando a riqueza de espécies com base no período com maior
22 número de indivíduos coletados (N= 17.251, vazante I). Para verificar a diferença espaço-
23 temporal foram realizadas análises de regressão linear simples, utilizando os valores de
24 similaridade (composição) de espécies de Chao-Sorensen e a distância geográfica entre os
25 locais e períodos de amostragem; e análise de dissimilaridade de Raup-Crick. A relação entre

26 os fatores ambientais e as assembleias de peixes bentônicos foi verificada através de Análise
27 de Correspondência Canônica (CCA). Nossos resultados revelaram curvas ascendentes de
28 riqueza de espécies para os períodos de vazante. A similaridade foi fracamente correlacionada
29 com a distância geográfica. A análise de Raup-Crick mostrou uma maior dissimilaridade entre
30 os períodos de vazante e enchente, e entre os dois períodos de enchente entre si. A
31 profundidade influenciou a distribuição de algumas espécies de peixes bentônicos. Variações
32 temporais, associadas principalmente a alterações nos níveis da água, mostraram uma maior
33 influência na composição das assembleias bentônicas, do que variações espaciais
34 (longitudinais), o que pode estar relacionado à homogeneidade observada no ambiente de
35 fundo do canal do rio Purus. Além disso, este estudo ressalta a importância da contribuição
36 das áreas marginais alagadas para a ictiofauna bentônica que habita o canal principal do rio
37 Purus e de outros grandes rios amazônicos.

38 **Palavras-chave:** Amazônia, profundidade, riqueza de espécies, sazonalidade, similaridade.

39

40 **Introdução**

41 Assembleias de peixes que vivem no fundo do canal principal dos grandes rios tropicais
42 estão entre as menos conhecidas, devido à dificuldade em se obter amostras neste biótopo.
43 Estudos realizados nesse tipo de ambiente têm frequentemente levado à descoberta de novos
44 táxons e registros de ocorrência de espécies consideradas raras (Lundberg & Mago-Leccia,
45 1986; Lundberg & Rapp Py-Daniel, 1994; Lundberg *et al.*, 1996, Ribeiro & Rapp Py-Daniel ,
46 2010; de Santana & Vari, 2012; Lundberg *et al.*, 2013; Walsh *et al.*, 2015). Essa ictiofauna é
47 composta principalmente por peixes bentônicos (que vivem associados ao fundo ou perto
48 dele; cf. Helfman *et al.*, 1997), como Siluriformes e Gymnotiformes (Matthews, 1998; Lowe-
49 McConnell, 1999; Arrington & Winemiller, 2003), adaptados á vida em ambientes com baixa
50 luminosidade, e com turbulência e correnteza acentuadas (Crampton, 2007).

51 O canal principal dos rios tem sido considerado principalmente como rota de acesso de
52 peixes a locais de crescimento, alimentação e desova (Junk *et al.*, 1989; Barthem *et al.*, 1991;
53 Barthem & Goulding, 1997; Cox-Fernandes, 1997). Leite & Araújo-Lima (2002) verificaram
54 que larvas de peixes de diversos grupos taxonômicos (*e. g.* Characiformes, Clupeiformes,
55 Tetraodontiformes) são conduzidas à deriva pelo canal principal, incluindo o fundo dos rios,
56 até atingirem as planícies de inundação. Algumas espécies de grandes Siluriformes
57 migradores do gênero *Brachyplatystoma* (Pimelodidae) têm seus ovos carreados pelo canal e
58 desenvolvem as fases larvais antes de alcançar o estuário do rio Amazonas, que serve como
59 área de berçário e local de crescimento (Barthem *et al.*, 1991; Barthem & Goulding, 1997;
60 Araújo-Lima & Oliveira, 1998; Leite *et al.*, 2006; 2007; Cella-Ribeiro *et al.*, 2015).

61 Migrações laterais do canal para ambientes de águas mais rasas também foram
62 observadas entre as espécies bentônicas que habitam o fundo de canal dos rios (Ibarra &
63 Stewart, 1989; Cox-Fernandes, 1997; Duarte *et al.*, 2010). De acordo com Stewart *et al.*
64 (2002), este movimento lateral das espécies muitas vezes está relacionado a fatores como o
65 declive do fundo do canal em relação às margens, a velocidade da correnteza, a profundidade
66 da coluna d'água, e o período de atividade das espécies.

67 Variações sazonais também podem influenciar o deslocamento das espécies em função de
68 mudanças no ambiente (Kessler & Casper, 1995; Fernandes *et al.*, 2010). Em rios
69 amazônicos, a profundidade da coluna d'água pode sofrer flutuações de 12m ou mais
70 (Goulding *et al.*, 2003), e, conseqüentemente, o aumento no volume de água durante os
71 períodos de enchente e cheia promovem a dispersão da comunidade de peixes como um todo
72 (Junk *et al.*, 1989; Cox-Fernandes, 1997; Winemiller & Jepsen, 1998; Santos & Ferreira,
73 1999). No entanto, o efeito da variação sazonal sobre a estrutura e composição da ictiofauna
74 do canal ainda foi pouco estudado. Nesse sentido, os objetivos desse trabalho foram: 1)
75 verificar a ocorrência de variações temporais e espaciais (longitudinais) na composição da

76 ictiofauna do canal no baixo rio Purus; e 2) determinar que fatores ambientais locais poderiam
77 explicar essas variações.

78

79 **Material e Métodos**

80 **Área de estudo**

81 O estudo foi realizado no baixo rio Purus, em um trecho de aproximadamente 500 km
82 desde a sua foz até a região onde estão localizadas a Reserva de Desenvolvimento Sustentável
83 Piagaçu-Purus e a Reserva Biológica do Abufari. O rio Purus é o sexto maior tributário da
84 bacia amazônica em termos de área de drenagem (aproximadamente 375.000 km²), com um
85 período de enchente/cheia que vai de janeiro a junho, e de vazante/seca de julho a dezembro
86 (Goulding *et al.*, 2003).

87

88 **Metodologia de coleta**

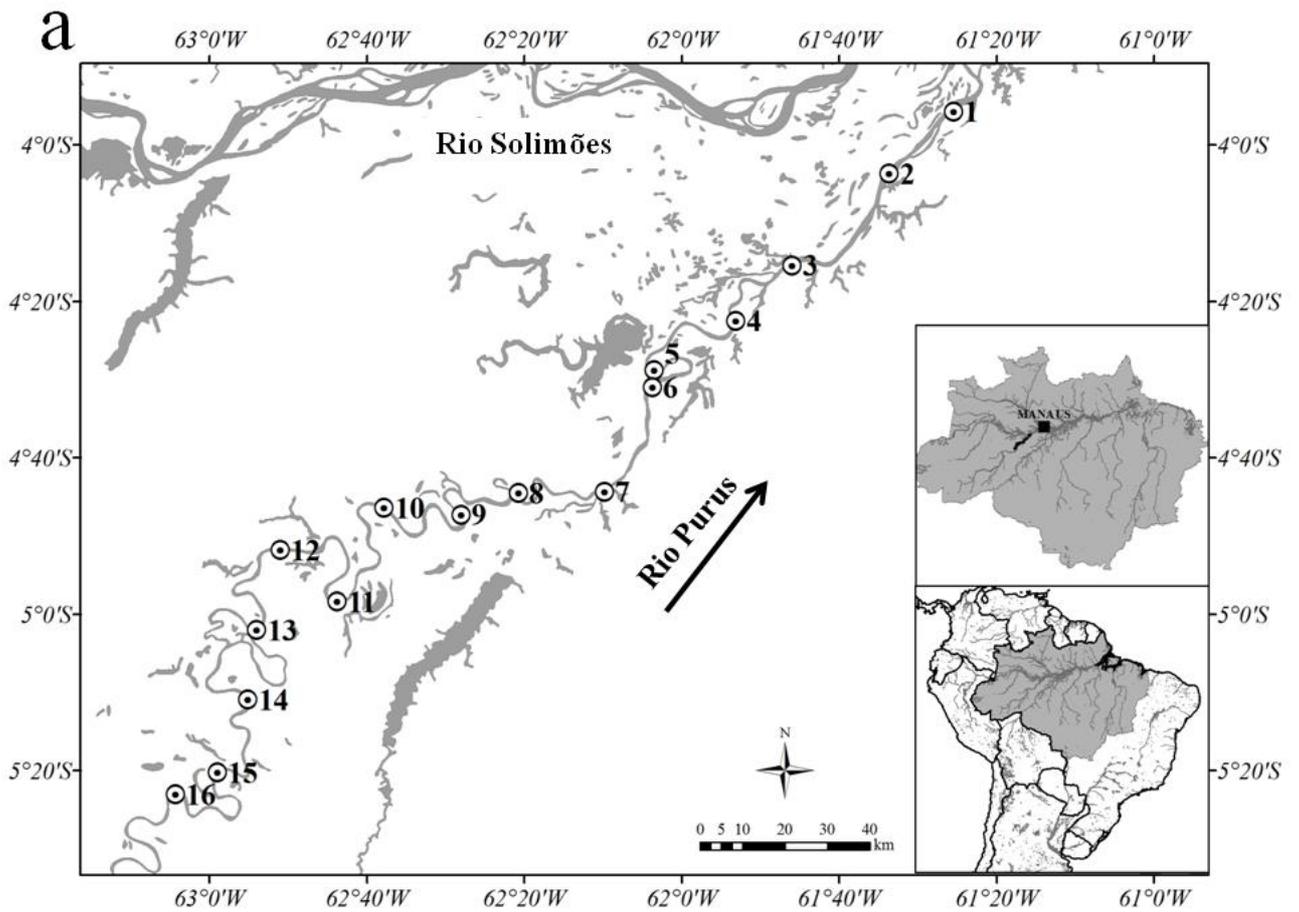
89 A amostragem da ictiofauna foi realizada em 16 pontos amostrais (distantes ~30 km entre
90 si), distribuídos no trecho inferior do rio Purus (Fig. 1a). As coletas foram realizadas em dois
91 períodos de vazante (agosto de 2012 e setembro de 2013) e enchente/cheia (maio de 2013 e
92 abril de 2014) (Fig. 1b). As amostras foram obtidas com rede de arrasto bentônico (*bottom-*
93 *trawl net*) em forma de funil (0,5m altura, 3m comprimento e 3m largura), com uma rede
94 externa com malha de 4 cm e uma interna com malha de 5mm.

95 Em cada ponto de coleta foram realizados três arrastos paralelos no sentido da correnteza.
96 A duração de cada arrasto no primeiro período amostrado (vazante I, agosto de 2012) foi de
97 10 minutos, e nos demais períodos o arrasto foi de 5 minutos. Os peixes coletados foram
98 eutanaziados em solução de Eugenol (óleo de cravo) e fixados em solução de formalina 10%.

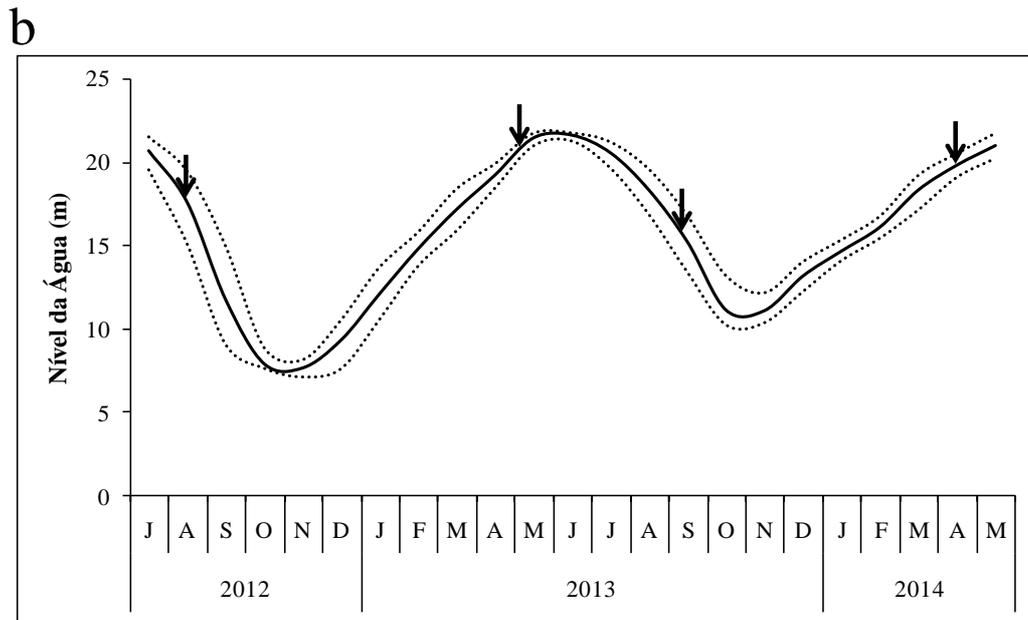
99 As coletas foram autorizadas pelo ICMBIO/IBAMA através das licenças n. 22121-1 e 37632-

100 2. Sempre que possível, após a identificação e contagem dos exemplares, os peixes eram

101 devolvidos vivos à água. No Laboratório de Sistemática e Ecologia do INPA, as amostras de
102 peixes preservados foram triadas, as espécies identificadas e os exemplares contados, sendo
103 posteriormente preservados em álcool 70%. Exemplares testemunho foram depositados na
104 Coleção de Peixes do INPA.



105



106

107 **Fig. 1.** (a) Mapa da área de estudo no trecho inferior do rio Purus, com os respectivos pontos
 108 de coleta das assembleias de peixes bentônicos. (b) Variação mensal (em metros) do nível do
 109 rio Purus, medido diariamente na estação Paricatuba (ANA: 13980000) entre o segundo
 110 semestre de 2012 e o primeiro semestre de 2014. Linha cheia representa os valores médios no
 111 nível da água; linhas pontilhadas representam os valores máximo e mínimo observados no
 112 respectivo mês; setas indicam os períodos de amostragem na vazante (agosto de 2012 e
 113 setembro de 2013) e na enchente/cheia (maio de 2013 e abril de 2014).

114

115 **Características ambientais dos locais de amostragem**

- 116 • Profundidade (m) foi monitorada ao longo de cada arrasto com auxílio de um ecobatímetro
 117 portátil, sendo medida a cada minuto para subsequente cálculo da profundidade média por
 118 arrasto;
- 119 • Velocidade da correnteza (m/s) foi verificada próximo ao fundo com auxílio de fluxômetro
 120 digital (JDC Flowatch FL-K2), com sensor acoplado a um cabo de 15 m;
- 121 • Temperatura ($^{\circ}\text{C}$), oxigênio dissolvido (mg/l), pH e condutividade ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$) foram tomadas
 122 em três medidas distribuídas ao longo do trecho percorrido em cada arrasto, sendo as mesmas

123 registradas com auxílio de aparelho multiparâmetro (Horiba U-50) a partir de amostras de
124 água coletadas próximo ao fundo, com garrafa Van Dorn horizontal (5 l).

125

126 **Análise dos dados**

127 Para comparar a riqueza de espécies entre os diferentes períodos sazonais, os dados de
128 abundância de espécies foram analisados por meio de Rarefação no software EstimateS 9.1.0
129 (Colwell, 2013), tendo como referência o período com maior número de exemplares coletados
130 (vazante I, N= 17.251 exemplares). Até à introdução desse método, desenvolvido por Colwell
131 *et al.* (2012), a comparação da riqueza de amostras era realizada com referência à amostra de
132 menor tamanho (exemplares ou unidades de amostragem), o que levava à perda de
133 informações.

134 Para verificar possíveis diferenças espaço-temporais na composição das assembleias
135 bentônicas, foram realizadas análises de regressão linear simples para cada período, utilizando
136 uma matriz de distância geográfica entre os pontos amostrais e uma matriz de similaridade de
137 Chao-Sorensen (Chao *et al.*, 2005). A significância das correlações de Pearson entre essas
138 matrizes foi verificada através do teste de Mantel (10.000 permutações) usando o pacote
139 Vegan (Oksanen *et al.*, 2007) no programa R (R Development Core Team 2014).
140 Também foi realizada análise de dissimilaridade de Raup-Crick (1979), seguida da elaboração
141 de correlogramas no programa R, pacote ‘Corrgram’ (Wright, 2015). Nessa análise, os
142 correlogramas gerados foram utilizados para comparar a dissimilaridade entre os pontos
143 amostrais (diversidade alfa), dentro de cada período e entre os períodos amostrados. Segundo
144 Chase e colaboradores (2011), a análise de dissimilaridade de Raup-Crick utiliza uma escala
145 métrica de probabilidade que varia de -1 a +1, indicando se as comunidades locais são mais
146 dissimilares (próximo de +1), tão dissimilares quanto (próximo de 0), ou menos dissimilares
147 (próximo de - 1) do que o esperado ao acaso. O valor desta métrica fornece algumas

148 indicações sobre os possíveis mecanismos subjacentes à estruturação das assembleias, em
149 particular, até que ponto os processos determinísticos na formação das assembleias se
150 diferenciariam daqueles baseados em processos estocásticos (Chase *et al.*, 2011).

151 Para verificar a possível relação entre a composição das assembleias de peixes bentônicos
152 e as variáveis ambientais (Tab. 1), foi realizada uma Análise de Correspondência Canônica
153 (CCA), utilizando dados logaritmizados ($\log_{10}(x+1)$) de abundância das espécies. Para essa
154 análise, cada arrasto foi considerado uma amostra independente. Para isso, foram selecionadas
155 espécies com $N \geq 30$ exemplares nos períodos de vazante e $N \geq 10$ nos períodos de enchente. A
156 aplicação desse critério resultou em 38 e 29 espécies selecionadas, respectivamente, nas
157 vazantes I e II; e 7 nas enchentes (ver siglas das espécies utilizadas nessa análise no Apêndice
158 1). As variáveis ambientais também foram logaritmizadas (\log_{10}) e selecionadas previamente
159 pelo método *stepwise*, utilizando testes de permutação. Para essa análise foi utilizado o
160 programa R (R Development Core Team 2014).

161

162 **Resultados**

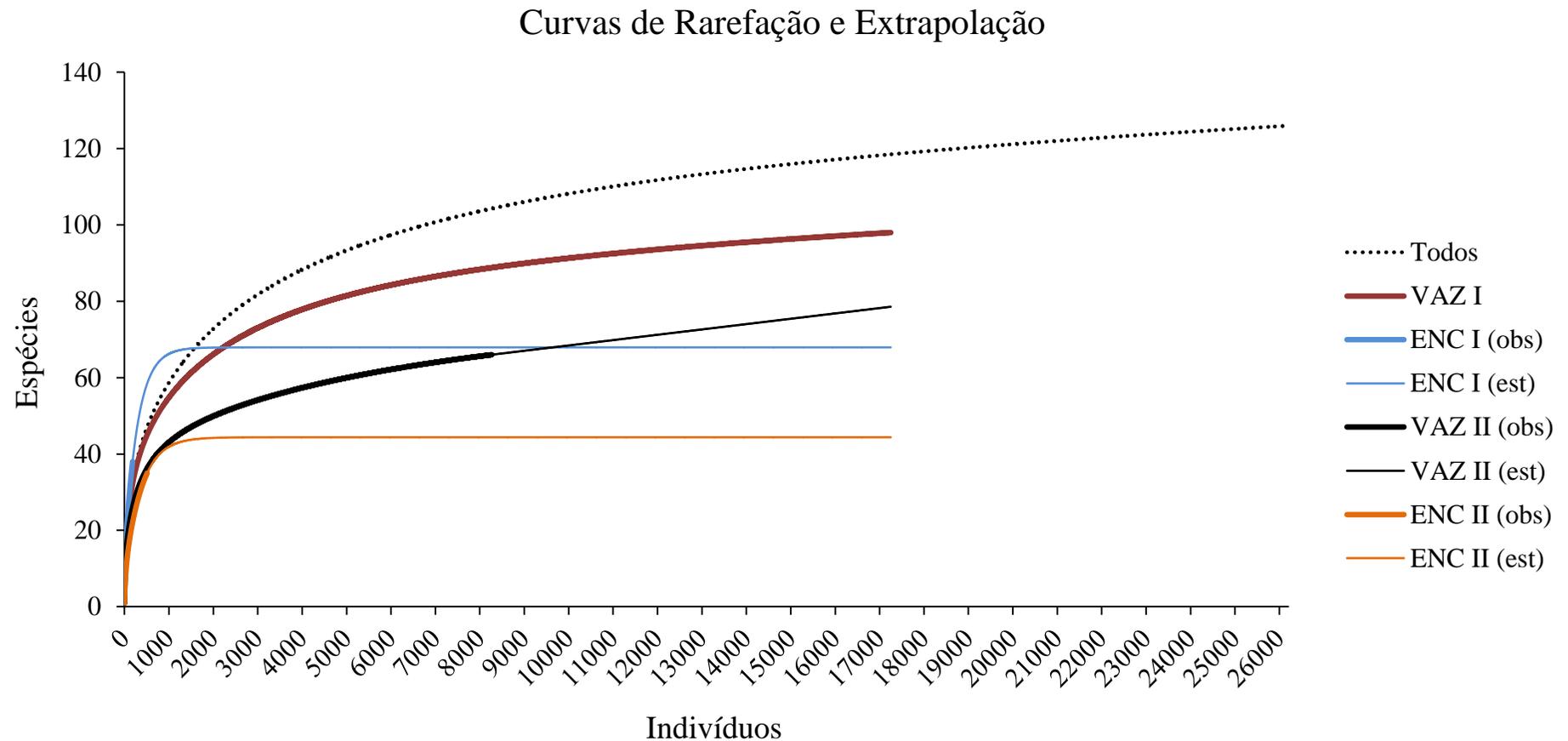
163 Foram coletados 26.211 exemplares distribuídos em sete ordens, 20 famílias e 126
164 espécies. Os maiores números de espécies foram encontrados nas ordens Siluriformes (77) e
165 Gymnotiformes (38); e nas famílias Apterontidae (25) e Doradidae (21) (Apêndice 1). Em
166 relação aos períodos sazonais, as vazantes apresentaram os maiores números de espécies e
167 exemplares coletados, com 98 espécies e 17.251 exemplares na vazante I, e 66 espécies e
168 8.269 exemplares na vazante II. A enchente I apresentou 38 espécies e 181 exemplares e a
169 enchente II, 35 espécies e 510 exemplares (Apêndice 1).

170 As curvas de rarefação e extrapolação foram construídas com base na amostra de
171 referência (vazante I, $N= 17.251$; Fig. 2), sendo representadas para cada período as riquezas
172 observadas e estimadas. Em ambos os períodos de vazante, assim como na curva de rarefação

173 agrupando todos os períodos, as curvas foram ascendentes, indicando que um maior esforço
174 amostral nesses períodos possivelmente resultaria em um aumento na riqueza de espécies
175 (Fig. 2). Já nos períodos de enchente I e II, as riquezas estimadas foram de, respectivamente,
176 68 e 44 espécies (Fig. 2).

177

178



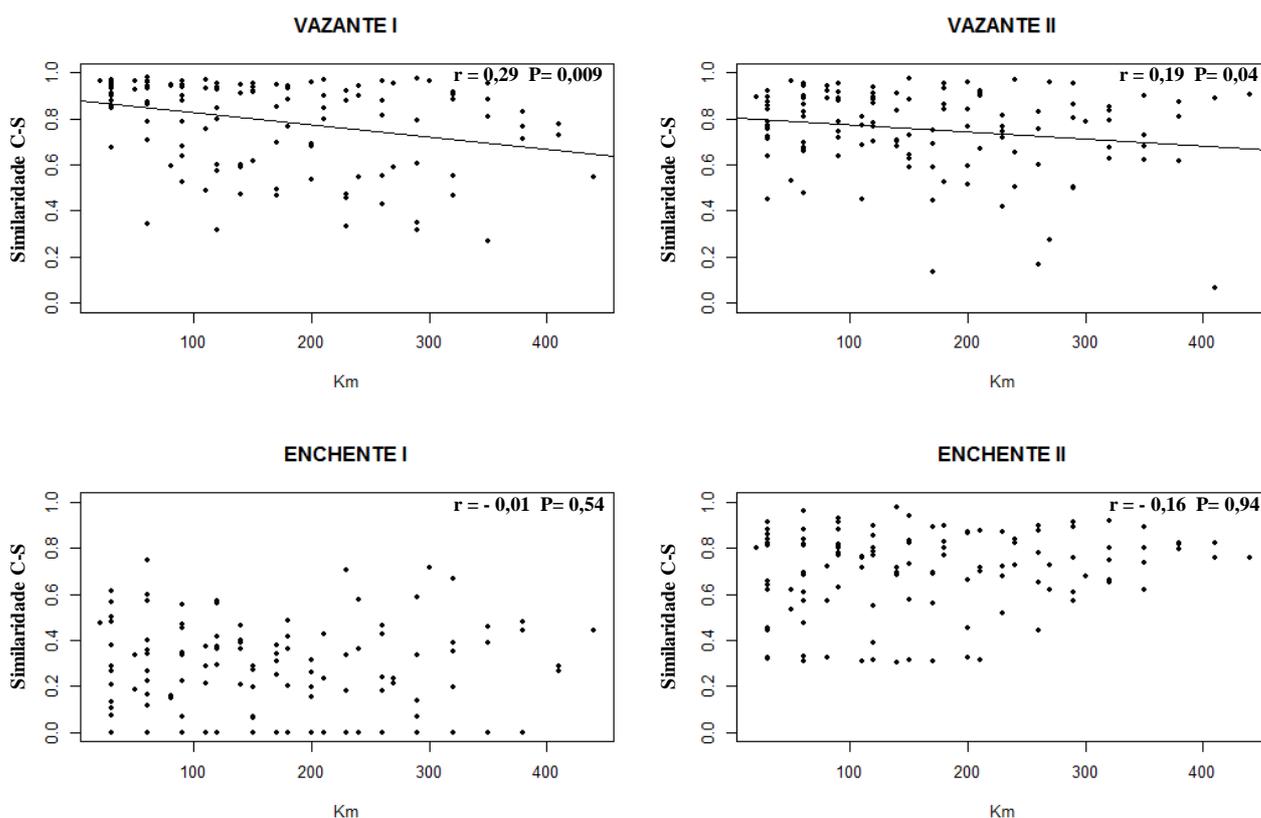
179

180 **Fig. 2.** Riqueza observada (linhas grossas) e estimada (linhas finas) para os períodos de vazantes (VAZ I e II) e enchentes (ENC I e II) do rio

181 Purus, com base no período com maior número de indivíduos coletados, vazante I (linha vermelha, VAZ I, N= 17.251). A linha pontilhada

182 mostra a curva de rarefação utilizando todos os períodos agrupados.

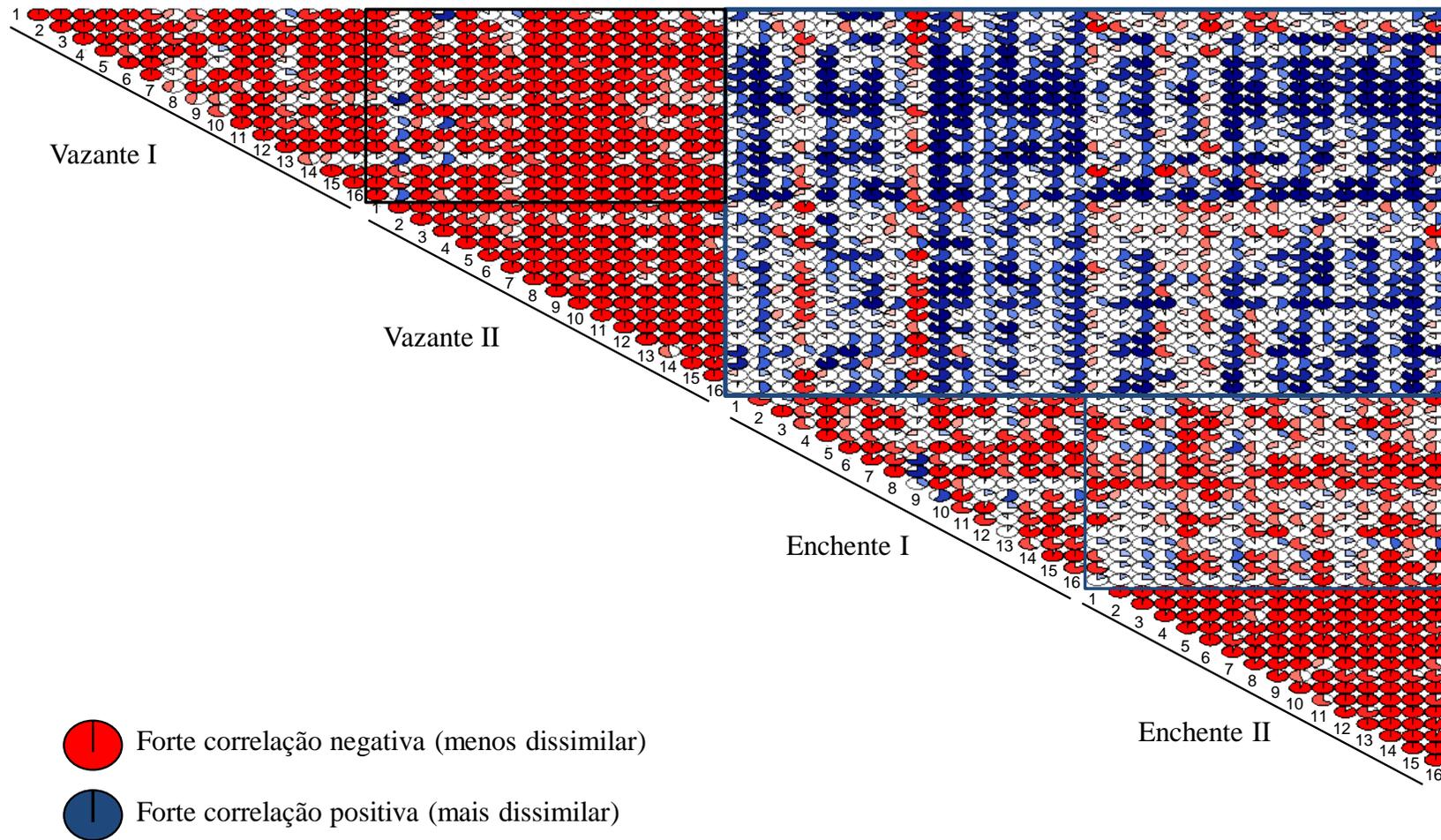
183 Houve uma relação negativa muito fraca entre a distância geográfica entre os pontos
 184 amostrais e os valores de similaridade na composição de espécies das assembleias de peixes
 185 bentônicos nos períodos de vazante I [intercepto (a)= 0,879; inclinação (b)= $-5,33 \times 10^{-3}$; $r =$
 186 0,29; $P = 0,009$] e vazante II [intercepto (a)= 0,805; inclinação (b)= $-3,08 \times 10^{-3}$; $r = 0,19$; $P =$
 187 0,04] (Fig. 3). Não houve relações significativas entre essas variáveis para as amostras
 188 coletadas durante a enchente I ($r = -0,01$; $P = 0,54$) e II ($r = -0,16$; $P = 0,94$).



189
 190 **Fig. 3.** Relação entre similaridade na composição das amostras de peixes bentônicos (Índice
 191 de Chao-Sorensen, C-S) e a distância geográfica (km) entre os pontos de amostragem no
 192 baixo rio Purus, por período sazonal, testada por meio de regressões lineares simples. Valores
 193 apresentados de significância das correlações de Pearson (r) e valor de P do teste de Mantel.

194
 195 A análise de Raup-Crick revelou uma maior dissimilaridade na composição das espécies
 196 entre os períodos de vazante e enchente (retângulo azul maior, Fig. 4; média = 0,35, Tab. 1), e
 197 entre os dois períodos de enchente entre si (retângulo azul menor, Fig. 4; média = -0,37, Tab.

- 198** 1); assim como uma menor dissimilaridade entre os pontos amostrais dos períodos de vazante
- 199** I e II (retângulo preto, Fig. 4; média = -0,77, Tab. 1).



200

201 **Fig. 4.** Análise de dissimilaridade de Raup-Crick para composição de espécies de peixes bentônicos coletadas nos 16 pontos amostrais no baixo
 202 rio Purus, em diferentes períodos sazonais (enchentes e vazantes) entre os anos de 2012 e 2014. Correlograma vermelho representa menor
 203 dissimilaridade (-1) na composição de espécies entre os pontos amostrais, enquanto que correlograma azul representa maior dissimilaridade (+1).

204 A CCA apresentou correlação significativa entre a composição das assembleias e as
205 variáveis ambientais nos períodos de vazante II (Pillai's trace, $F= 2,23$; $R^2= 0,53$; $P = 0,019$)
206 e enchente II (Pillai's trace, $F= 0,93$; $R^2= 0,47$; $P < 0,001$). Na vazante II, a profundidade foi
207 negativamente correlacionada com o primeiro eixo, enquanto que temperatura e pH foram
208 positivamente correlacionadas (Fig. 5). Apesar desses resultados, essas variáveis ambientais
209 não foram determinantes para a distribuição da maioria das espécies na vazante II. Exceção
210 ocorreu apenas para o efeito da profundidade na distribuição de larvas e juvenis de
211 *Hypophthalmus cf. marginatus* (Hyma; Fig. 5), coletados em profundidades superiores à
212 média observada nesse período (16,43 m; Tab. 2; Apêndice 2.3). Já na enchente II, a
213 profundidade e a condutividade foram positivamente correlacionadas com o segundo eixo
214 (Fig. 5). Nesse caso, espécies como os bagres pimelodídeos *Pimelodus blochii* (Pibl) e
215 *Calophysus macropterus* (Cama) estiveram associadas a profundidades iguais ou superiores à
216 média observada no período (21,92 m; Tab. 2; Apêndice 2.4), enquanto que o sarapó
217 apteronotídeo *Sternarchella calhamazon* (Stca) ocorreu em profundidades inferiores à média
218 (Tab. 2; Apêndice 2.4).
219

220 **Tabela 1.** Valores médios (desvio padrão, DP) de dissimilaridade para composição de espécies de peixes bentônicos entre os pontos amostrais,
 221 dentro de cada período sazonal de vazante (VAZ) e de enchente (ENC). Em **negrito**, valores encontrados entre os períodos sazonais no rio Purus
 222 no período de 2012 a 2014.

VAZ I	VAZ II	ENC I	ENC II	VAZ I x VAZ II	ENC I x ENC II	VAZ (I e II) x ENC (I e II)
-0,81 ($\pm 0,29$)	-0,90 ($\pm 0,23$)	-0,53 ($\pm 0,50$)	-0,94 ($\pm 0,10$)	-0,77 ($\pm 0,38$)	-0,37 ($\pm 0,47$)	0,35 ($\pm 0,52$)

223

224 **Tabela 2.** Valores médios (desvio padrão, DP), mínimos e máximos das variáveis ambientais mensuradas por período sazonal no rio Purus no
 225 período de 2012 a 2014.

	VAZANTE I		ENCHENTE I		VAZANTE II		ENCHENTE II	
	Média (DP)	Min-Max	Média (DP)	Min-Max	Média (DP)	Min-Max	Média (DP)	Min-Max
Profundidade (m)	16,93 ($\pm 7,54$)	4,18 – 38,90	26,12 ($\pm 11,12$)	9,38 – 61,46	16,43 ($\pm 6,63$)	4,98 – 32,12	21,92 ($\pm 7,65$)	10,3 – 41,32
Velocidade (m/s)	< 0,1	< 0,1 – 0,3	< 0,1	< 0,1 – 0,2	< 0,1	< 0,1 – 0,3	< 0,1	< 0,1 – 0,2
Temperatura ($^{\circ}$ C)	29,70 ($\pm 1,18$)	28 – 34,57	27,80 ($\pm 0,28$)	27,43 – 28,35	29,54 ($\pm 0,57$)	28,58 – 31,04	26,68 ($\pm 0,29$)	26,22 – 27,29
Oxigênio (mg/L)	5,54 ($\pm 0,90$)	3,68 – 7,50	7,81 ($\pm 0,58$)	6,64 – 9,12	5,61 ($\pm 0,91$)	3,68 – 7,73	7,77 ($\pm 0,58$)	6,64 – 9,12
pH	8,05 ($\pm 0,18$)	7,82 – 8,44	5,41 ($\pm 0,24$)	4,77 – 6,07	8,13 ($\pm 0,19$)	7,82 – 8,51	6,9 ($\pm 0,12$)	6,6 – 7,3
Condutividade (μ S.cm $^{-1}$)	34,11 ($\pm 4,43$)	27,67 – 44,90	22,17 ($\pm 1,56$)	19 – 30,67	64,89 ($\pm 6,32$)	52 – 74,33	23,94 ($\pm 1,42$)	22 – 27

229 Discussão

230 Durante esse trabalho verificamos que as variações temporais, associadas principalmente
231 à mudanças no nível d'água, influenciaram a composição das assembleias de peixes
232 bentônicos, assim como uma grande riqueza de espécies que habitam o ambiente de fundo do
233 canal do rio Purus. O trecho inferior do rio Purus é considerado uma área de alta importância
234 biológica e que abriga uma grande diversidade de espécies, especialmente uma rica ictiofauna
235 (Rapp Py-Daniel & Deus, 2003; Silva *et al.*, 2010; Rossoni *et al.*, 2010; Duarte *et al.*, 2010).
236 Nossos resultados apontam que essa diversidade também se estende para o ambiente de fundo
237 do canal principal do rio. Até o momento, nenhum outro trabalho tinha sido amplamente
238 desenvolvido no canal principal do baixo rio Purus, desde o primeiro impulso no estudo da
239 ictiofauna desse rio, com o PROJETO CALHAMAZON (1992-1997). Durante esse projeto
240 foi realizada uma ampla amostragem das espécies de peixes da calha dos principais rios da
241 bacia amazônica brasileira, através do uso de redes de arrasto bentônico. Em um dos estudos
242 realizados dentro deste projeto, Cox-Fernandes (1999) observou que rios de água branca,
243 incluindo o rio Purus, foram os que mais contribuíram para a diversidade de peixes elétricos
244 para o sistema Solimões-Amazonas.

245 Apesar das assembleias de peixes bentônicos serem consideradas mais estáveis
246 temporalmente, quando comparadas às que ocupam outros habitats aquáticos (*e. g.* as
247 planícies alagáveis; Matthews, 1998), elas também podem variar em resposta a fatores físicos
248 e biológicos. Variações sazonais no nível da água podem causar mudanças temporais nas
249 assembleias de peixes bentônicos do canal dos grandes rios amazônicos (Thomé-Souza &
250 Chao, 2004; Rapp Py-Daniel *et al.*, 2007). Durante a enchente e cheia, quando as áreas
251 marginais são inundadas, muitos peixes migram lateralmente em direção a essas áreas, onde
252 supostamente encontram melhores condições de forrageamento e de refúgio contra
253 predadores. Já na vazante, quando o nível da água baixa, os peixes acompanham esse

254 movimento de volta ao canal dos rios, havendo assim, grande concentração de peixes no canal
255 principal (Junk et al., 1989; Cox-Fernandes, 1997; Winemiller & Jepsen, 1998; Santos &
256 Ferreira, 1999), o que poderia explicar as maiores capturas nos períodos de vazante.

257 Nossos resultados também apontam que o ambiente de fundo de canal do rio Purus
258 apresenta certa “homogeneidade” no gradiente longitudinal, fato esse que poderia explicar a
259 fraca relação entre a distância geográfica dos pontos amostrais e a similaridade na composição
260 de espécies das assembleias de peixes bentônicos. Entretanto, alguns estudos indicam que a
261 relação entre a distância geográfica e a variação na composição de assembleias, está associada
262 a diferenças na forma de dispersão e movimentação entre os organismos estudados (Nekola &
263 White, 1997; Soininen *et al.*, 2007; Baselga, 2010; Wetzel *et al.*, 2012). A capacidade de
264 movimentação das espécies, seja movimentos curtos ou de longas distâncias, sempre
265 influenciaram a composição das assembleias locais. Movimentos curtos da ictiofauna também
266 têm sido reportados por diversos autores (Cox-Fernandes, 1997; Espírito-Santo, 2009;
267 Mormul *et al.*, 2012). Esses movimentos em resposta à variação sazonal incluem movimentos
268 dos peixes entre lagos de várzea e o rio (Cox-Fernandes, 1997), entre o canal de igarapés e
269 poças temporárias (Espírito-Santo, 2009), e entre pequenas lagoas e o rio (Mormul *et al.*,
270 2012). Nas regiões em que o ciclo sazonal no nível de água é um processo natural, a
271 distribuição espacial das espécies de peixes está ligada à sua capacidade de dispersão e
272 colonização de novos ambientes, bem como a sua capacidade de se adaptar às variações na
273 profundidade (Arrington *et al.*, 2005; Espírito-Santo, 2009; Fernandes *et al.*, 2010), fato esse
274 que poderia explicar a ocorrência, mesmo que em baixa abundância, de espécies típicas de
275 ambiente de várzea, nas coletas de fundo durante os períodos de vazante.

276 Estudos anteriores indicam que alterações físicas que ocorrem no ambiente aquático, em
277 função de variações sazonais, parecem influenciar a abundância e riqueza de espécies de
278 peixes bentônicos nos canais de grandes rios amazônicos (Cox-Fernandes *et al.*, 2004;

279 Thomé-Souza & Chao, 2004). Em nossos estudos, as larvas e juvenis do bagre pimelodídeo
280 *Hypophthalmus cf. marginatus* (mapará) foram coletados principalmente nas maiores
281 profundidades do canal principal. Leite e colaboradores (2007), durante um estudo de larvas
282 das principais espécies de bagres migradores da bacia amazônica, observaram que as
283 características físicas e químicas do canal dos rios amazônicos podem variar espacialmente e
284 temporalmente. Por exemplo, a largura e a profundidade do canal principal podem ter efeitos
285 importantes sobre a biologia reprodutiva de bagres que usam os canais dos rios para se
286 reproduzirem, assim como no desenvolvimento e distribuição de suas larvas. Entretanto,
287 condições consideradas ótimas para uma dada espécie podem variar entre as diferentes fases
288 do ciclo de vida (Matthews, 1998), associadas a mudanças na dieta durante a ontogenia, a
289 utilização de diferentes profundidades na coluna d' água que possam conferir uma maior
290 proteção contra predação ou disponibilidade de recursos alimentares.

291 A profundidade é tida como um dos principais fatores que influenciam a abundância e
292 riqueza de espécies de peixes elétricos do canal de grandes rios amazônicos, sendo os maiores
293 valores encontrados nos 10 primeiros metros, diminuindo à medida que a profundidade
294 aumenta (Cox-Fernandes, 1999; Thomé-Souza & Chao, 2004). Entretanto, Lopez-Rojas e
295 colaboradores (1984), em estudos no rio Orinoco, observaram uma alta incidência de peixes
296 Gymnotiformes em águas com até 20 metros de profundidade. Cox-Fernandes (1999), no
297 entanto, observou que os peixes elétricos Sternopygidae ocorriam predominantemente em
298 águas mais rasas quando comparados aos Apterontidae, indicando a existência de
299 preferências ecológicas diferenciadas entre os peixes dessas duas famílias no canal dos
300 grandes rios amazônicos. Apesar de nossas análises terem mostrado que o apteronotídeo
301 *Sternarchella calhamazon* esteve associado às menores profundidades, essa espécie ocorre em
302 profundidades que variam de ~2 a 30m, sendo, inclusive, uma das mais abundantes em coletas

303 de fundo do canal principal realizadas na bacia amazônica (Lundberg *et al.*, 2013), o que
304 também observado em nossas coletas no rio Purus.

305 Apesar de não termos observado maiores influências de outras variáveis ambientais sobre
306 as assembleias de peixes bentônicos, pode haver outras variáveis não mensuradas durante este
307 estudo, que estejam influenciando a distribuição das espécies que compõem essas
308 assembleias. Estudos realizados em ambientes aquáticos tropicais, como a Amazônia,
309 evidenciaram que a riqueza e a biomassa da ictiofauna bentônica têm sido positivamente
310 relacionadas com a condutividade elétrica e a concentração de nutrientes na água (Ibarra &
311 Stewart, 1989; Taylor *et al.*, 1993; Galacatos *et al.*, 1996; Saint-Paul *et al.*, 2000; Arbeláez *et*
312 *al.*, 2008); com a concentração de oxigênio dissolvido (Henderson & Walker, 1990); e com o
313 pH, concentração de silicato e a área da bacia de drenagem, como observado por Cox-
314 Fernandes (1999) para os principais tributários de água branca do Sistema Solimões-
315 Amazonas, como os rios Purus, Madeira e Japurá.

316

317 **Agradecimentos**

318 CD agradece ao CNPq pela bolsa de doutorado e à CAPES (PDSE) pela bolsa de doutorado
319 sanduíche no exterior. CPD agradece ao CNPq (Universal 474421 / 2011-2) e FAPEAM
320 (Universal Amazonas 021/2011) pelo financiamento do Projeto Peixes Bentônicos; e ao
321 Instituto Piagaçu (IPi) pelo apoio financeiro e logístico, através do Projeto Peixes da Floresta
322 (Programa Petrobrás Ambiental). JZ recebe bolsa de produtividade científica do CNPq
323 (processo 313183/2014-7).

324

325 **Referências**

326 Araújo-Lima, C. A. R. M. & E. C. Oliveira. 1998. Transport of larval fish in the
327 Amazon. *Journal of Fish Biology*, 53(A): 297-306.

- 328 Arbeláez F.; Duivenvoorden J. F. & Maldonado-Ocampo J. A. 2008. Geological
329 differentiation explains diversity and composition of fish communities in upland
330 streams in the southern Amazon of Colombia. *Journal of Tropical Ecology*, 24:505–
331 515.
- 332 Arrington, D. A. & K. O. Winemiller. 2003. Diel changeover in sand-beach fish
333 assemblages in a Neotropical floodplain river. *Environmental Biology of Fishes*, 63:
334 442-459.
- 335 Arrington, D. A., K. O. Winemiller & C. A. Layman. 2005. Community assembly at the
336 patch scale in a species rich tropical river. *Oecologia*, 144: 157-167
- 337 Barthem, R. B., M. C. L. B. Ribeiro & M. JR. Petreire. 1991. Life strategies of some long-
338 distance migratory catfish in relation to hydroelectric dams in the Amazon basin.
339 *Biological Conservation Essex*, 55: 339-345.
- 340 Barthem, R. B. & M. Goulding. 1997. *The catfish connection: ecology, migration and*
341 *conservation of Amazon predators*. Columbia University Press, New York, USA. 144
342 pp.
- 343 Baselga A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity.
344 *Global Ecol Biogeogr* 19: 134–143.
- 345 Chao, A., R. L. Chazdon, R. K. Colwell & T. -J. Shen. 2005. A new statistical approach
346 for assessing compositional similarity based on incidence and abundance data.
347 *Ecology Letters* 8:148-159.
- 348 Chase J. M., Kraft N. J. B., Smith K. G., Vellend M., Inouye B. D. 2011. Using null
349 models to disentangle variation in community dissimilarity from variation in α -
350 diversity. *Ecosphere* 2, 1–11
- 351 Colwell, R. K., A. Chao, N. J. Gotelli, S. -Y. Lin, C. X. Mao, R. L. Chazdon, & J. T.
352 Longino. 2012. Models and estimators linking individual-based and sample-based

- 353 rarefaction, extrapolation, and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology*
354 5:3-21
- 355 Colwell, R. K. 2013. EstimateS, Version 9.1: Statistical Estimation of Species Richness
356 and Shared Species from Samples.
- 357 Cox-Fernandes, C. 1997. Lateral migration of fishes in Amazon floodplains. *Ecology of*
358 *Freshwater Fish*, 6: 36-44.
- 359 Cox-Fernandes, C. 1999. Detrended Canonical Correspondence Analysis (DCCA) of
360 electric fish assemblages in the Amazon. Pp. 21-39. In: Val, A. L. & Almeida-Val, V.
361 M. F. (Eds.). *Biology of Tropical Fishes*. Instituto Nacional de Pesquisas da
362 Amazônia, Manaus. 460 pp.
- 363 Cox-Fernandes, C., J. Podos & J. G. Lundberg. 2004. Amazonian Ecology: Tributaries
364 Enhance the Diversity of Electric Fishes. *Science*, 305:1960-1962.
- 365 Crampton, W.G.R. 2007. Diversity and adaptation in deep channel Neotropical electric
366 fishes. In: Sebert, P.; Onyango, D.W.; Kapoor, B.G. (Eds.). *Fish Life in Special*
367 *Environments*. Enfield, NH: Science Publishers. Pp. 283–339.
- 368 de Santana, C. D. & R. P. Vari. 2012 . New species of *Adontosternarchus*
369 (Gymnotiformes: Apterodontidae) from the Rio Purus basin, Brazil. *Copeia* (3):535-
370 540.
- 371 Duarte, C., L. H. Rapp Py-Daniel & C. P. Deus. 2010. Fish assemblages in two sandy
372 beaches in lower Purus River, Amazonas, Brazil. *Iheringia, Série Zoologia*,
373 100(4):319-328.
- 374 Espírito-Santo H.M.V., Magnusson W.E., Zuanon J., Mendonça F.P. & Landeiro V.L.
375 2009. Seasonal variation in the composition of fish assemblages in small Amazonian
376 forest streams: evidence for predictable changes. *Freshwater Biology*, 54:536–548.

- 377 Fernandes, I. M., F. A. Machado & J. Penha. 2010. Spatial pattern of a fish assemblage in
378 a seasonal tropical wetland: effects of habitat, herbaceous plant biomass, water depth,
379 and distance from species sources. *Neotropical Ichthyology*, 8: 289-298.
- 380 Galacatos, K.; Stewart, D. J. & Ibarra, M. 1996. Fish community patterns of lagoons and
381 associated tributaries in the Ecuadorian Amazon. *Copeia* 4:875–894.
- 382 Goulding, M., R. Barthem & E. Ferreira. 2003. *The Smithsonian atlas of the Amazon*.
383 Smithsonian Books, Washington. 253 pp.
- 384 Helfman, G. S., B. B. Collette & D. E. Facey. 1997. *The diversity of fishes*. Blackwell
385 Science, Oxford. 528 pp.
- 386 Henderson, P. A. & Walker, I. 1990. Spatial organization population density of the fish
387 community of the litter banks within a central Amazonian blackwater stream. *Journal*
388 *of Fish Biology*, 37: 401-411.
- 389 Ibarra, M. & J. D. Stewart. 1989. Longitudinal zonation of sandy beach fishes in the Napo
390 river basin, eastern Ecuador. *Copeia*, 364–381.
- 391 Junk, W. J., P. B. Bayley & R. E. Sparks. 1989. The flood pulse concept in river-
392 floodplain systems. In: Dodge, D. P. (Ed.). *Proceedings of the International Large*
393 *River Symposium*. Canadian special publication of fisheries and aquatic sciences, 106:
394 110-127.
- 395 Kessler, R. K. & A. F. Casper. 1995. Temporal variation in microhabitat use and spatial
396 relations in the benthic fish community of a stream. *The American Midland Naturalist*,
397 134: 361-370.
- 398 Leite, R. G. & C. A. R. M. Araujo-Lima. 2002. Feeding of the *Brycon cephalus*,
399 *Triportheus elongatus* and *Semaprochilodus insignis* (Osteichthyes: Characiformes)
400 Larvae in Solimões/Amazonas river and Floodplain Areas. *Acta Amazonica*, 32(3):
401 499-519.

- 402 Leite, R. G., J. V. V. Silva & C. E. Freitas. 2006. Abundância e distribuição das larvas de
403 peixes no lago Catalão e no encontro dos rios Negro e Solimões, Amazonas, Brasil.
404 *Acta Amazonica* ,36(4): 557-562.
- 405 Leite, R. G., C.Cañas, B. Forsberg, R. Barthem & M. Goulding. 2007. Larvas dos grandes
406 bagres migradores. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) and
407 Asociación para la Conservación de la Cuenca Amazónica (ACCA). 127 pp.
- 408 Lopez-Rojas, H., J. G. Lundberg & E. Marsh. 1984. Design and operation of a small
409 trawling apparatus for use with dugout canoes. *North American Journal of*
410 *Fisheries Management*, 4: 331-334.
- 411 Lowe-McConnell, R. H. 1999. Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais.
412 EDUSP, São Paulo. 535 pp.
- 413 Lundberg, J. G. & F. Mago-Leccia. 1986. A review of *Rhabdolichops* (Gymnotiformes:
414 Sternopygidae), a genus of South American freshwater fishes, with descriptions of
415 four new species. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences*, 138:53-85.
- 416 Lundberg, J.G. & L. H. Rapp Py-Daniel. 1994. *Bathycetopsis oliveirai*, Gen. et Sp. Nov.,
417 a blind and depigmented catfish (Siluriformes: Cetopsidae) from the Brazilian
418 Amazon. *Copeia*: 381-390.
- 419 Lundberg, J.G., C. Cox Fernandes, J. S. Albert & M. Garcia. 1996. *Magosternarchus*, a
420 new genus with two new species of electric fishes (Gymnotiformes: Apterontidae)
421 from the Amazon River Basin, South America. *Copeia*: 657-670.
- 422 Lundberg, J.G., C. Cox Fernandes, R. Campos-Da-Paz & J.P. Sullivan. 2013.
423 *Sternarchella calhamazon* n.sp., the Amazon's most abundant species of apteronotid
424 electric fish, with a note on the taxonomic status of *Sternarchus capanemae*
425 Steindachner, 1868 (Gymnotiformes, Apterontidae). *Proceedings of the Academy of*
426 *Natural Sciences of Philadelphia* 162: 157-173.

- 427 Matthews, W. J. 1998. Patterns in freshwater fish ecology. New York: Chapman & Hall.
428 756 pp.
- 429 Mormul, R.P.; Thomaz, S.M.; Agostinho, A.A.; Bonecker, C.C. & Mazzeo, N. 2012.
430 Migratory benthic fishes may induce regime shifts in a tropical floodplain pond.
431 Freshwater Biology. 57, 1592–1602.
- 432 Nekola, J. C. & P.S. White. 1997. The distance decay of similarity in biogeography and
433 ecology. Journal of Biogeography. 26: 867–878.
- 434 Oksanen, J., Kindt, R., Legendre, P. & O’Hara, B. 2007. Vegan: community ecology
435 package. R package version 1.8-5.
- 436 Rapp Py-Daniel, L. H.; Deus, C. P. 2003. Avaliação preliminar da ictiofauna e
437 comentários sobre a pesca no baixo rio Purus. In: Deus, C. P.; da Silveira, R.; Rapp
438 Py-Daniel, L.H. (Eds). Piagaçu-Purus: Bases científicas para criação de uma reserva
439 de desenvolvimento sustentável. Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá,
440 Manaus. p. 31-47.
- 441 Rapp Py-Daniel, L.H., C. P. Deus, O. M. Ribeiro & L. M. Sousa. 2007. Capítulo 8:
442 Peixes. Pp. 89-125. In: Rapp Py-Daniel, L.H., C. P. Deus, A. L. Henriques, D. M.
443 Pimpão & O. M. Ribeiro (Orgs.). Biodiversidade do Médio Madeira: bases científicas
444 para propostas de conservação. INPA, Manaus.
- 445 Raup, D. M. & R. E. Crick. 1979. Measurement of faunal similarity in paleontology.
446 Journal of Paleontology 53:1213–1227.
- 447 Ribeiro, F.R.V. & L.H. Rapp Py-Daniel. 2010. *Ageneiosus uranophthalmus*, a new
448 species of auchenipterid catfish (Osteichthyes: Siluriformes) from river channels from
449 the Central Amazon basin, Brazil. Neotropical Ichthyology, 8 (1): 97-104.
- 450 Rossoni, F.; Amadio, S.; Ferreira, E. & Zuanon, J. 2010. Reproductive and population
451 parameters of discus fish *Symphysodon aequifasciatus* Pellegrin, 1904 (Perciformes:

- 452 Cichlidae) from Piagaçu-Purus Sustainable Development Reserve (RDS-PP), lower
453 Purus River, Amazonas, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 8(2):379-383.
- 454 Saint-Paul, U.; Zuanon, J.; Correa, M. A. V.; Garcia, M.; Fabre, N. N.; Berger, U. & Junk,
455 W. J. 2000. Fish communities in central Amazonian white-and blackwater floodplains.
456 *Environmental Biology of Fishes*, 57:235–250.
- 457 Santos, G. M. & E. J. Ferreira. 1999. Peixes da bacia amazônica. Pp. 349-354. In: Lowe-
458 McConnell, R. H. *Estudos ecológicos em comunidades de peixes tropicais*. EDUSP.
459 São Paulo.
- 460 Silva, F. R.; Ferreira, E. J. G. & Deus, C. P. 2010. Structure and dynamics of stream fish
461 communities in the flood zone of the lower Purus River, Amazonas State, Brazil.
462 *Hydrobiologia*, 651:279-289.
- 463 Soininen, J., R. McDonald & H. Hillebrand. 2007. The distance decay of similarity in
464 ecological communities. *Ecography* 30: 3–12.
- 465 Stewart, J. D., M. Ibarra & R. Barriga-Salazar. 2002. Comparison of deep-river and sand-
466 beach fish assemblages in the Napo river basin, eastern Ecuador. *Copeia*, (2): 333-343.
- 467 Taylor, C. M.; Winston, M. R. & Matthews, W. J. 1993. Fish species-environment and
468 abundance relationships in a Great Plain river system. *Ecography*, 16: 16-23.
- 469 Thomé-Souza, M. J. F. & N. L. Chao. 2004. Spatial and temporal variation of benthic
470 fish assemblages during the extreme drought of 1997-98 (El Niño) in the middle
471 rio Negro, Amazônia, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 2(3): 127-136.
- 472 Walsh, S. J., F. R.V. Ribeiro & L. H. Rapp Py-Daniel. 2015. Revision of *Tympanopleura*
473 *Eigenmann* (Siluriformes: Auchenipteridae) with description of two new species.
474 *Neotropical Ichthyology*, 13(1): 1-46.

- 475 Wetzel, C.E., D.d.C. Bicudo, L. Ector, E.A. Lobo, J. Soininen, et al. 2012. Distance
 476 Decay of Similarity in Neotropical Diatom Communities. PLoS ONE 7(9): e45071.
 477 doi:10.1371/journal.pone.0045071
- 478 Winemiller, K. O. & D. B. Jepsen. 1998. Effects of seasonality and fish movement on
 479 tropical river food webs. Journal of Fish Biology, 53: 267-296.
- 480 Wright, K. 2015. Plot a Correlogram. R package version 1.8.

481

- 482 **Apêndice 1.** Número de exemplares por espécie e períodos sazonais de vazantes (VAZ I e
 483 VAZ II) e enchentes (ENC I e ENC II) no Rio Purus. Em **negrito** apenas as espécies
 484 utilizadas na análise de CCA, com a sua respectiva sigla. Abundância total (N) e número de
 485 espécies (S) por período apresentados no final da tabela.

	VAZ I	ENC I	VAZ II	ENC II	TOTAL
SILURIFORMES					
LORICARIIDAE					
<i>Apistoloricaria</i> aff. <i>laani</i>	-	-	-	2	2
<i>Crossoloricaria</i> sp.	-	1	-	-	1
<i>Farlowella</i> sp. (Fasp)	44	2	-	-	46
<i>Planiloricaria cryptodon</i>	2	-	1	1	4
<i>Loricaria cataphracta</i> (Loca)	43	-	-	-	43
<i>Loricariichthys nudirostris</i>	1	-	-	-	1
<i>Lamontichthys filamentosus</i>	2	-	-	-	2
<i>Pseudohemiodon</i> sp.1	1	-	-	1	2
<i>Pseudohemiodon</i> sp.2	9	-	-	-	9
<i>Pseudoloricaria</i> sp.	1	-	-	-	1
<i>Hypoptopoma</i> aff. <i>gulare</i>	1	-	-	-	1
<i>Rineloricaria lanceolata</i>	5	-	-	-	5
<i>Rineloricaria phoxocephala</i>	10	-	-	-	10
<i>Hemiodontichthys acipenserinus</i>	1	-	-	-	1
<i>Nannoptopoma sternoptychum</i>	4	-	-	-	4
<i>Sturisoma</i> sp.	6	-	-	-	6
PIMELODIDADE					

<i>Brachyplatystoma capapretum</i>	4	1	1	-	6
<i>Brachyplatystoma juruense</i>	7	-	-	-	7
<i>Brachyplatystoma platynema</i>	-	-	1	2	3
Pimelodidae sp. (Basp)	2	-	-	23	25
<i>Calophysus macropterus</i> (Cama)	13	19	1	102	135
<i>Cheirocerus goeldii</i>	7	-	-	-	7
<i>Duopalatinus peruanus</i>	20	1	-	-	21
<i>Pimelodina flavipinnis</i> (Pifl)	158	1	38	-	197
<i>Pimelodus blochii</i> (Pibl)	2574	5	623	215	3417
<i>Pimelodus</i> sp. (Pisp)	105	-	47	2	154
<i>Pinirampus pirinampu</i>	-	4	-	-	4
<i>Platysilurus mucosus</i> (Plmu)	71	-	11	-	82
<i>Platystomatichthys sturio</i>	7	-	-	-	7
<i>Propimelodus</i> sp. (Prsp)	31	-	-	-	31
<i>Pseudoplatystoma punctifer</i>	5	-	-	-	5
<i>Exallodontus aguanai</i> (Exag)	70	13	48	61	192
<i>Hypophthalmus</i> cf. <i>marginatus</i> (Hyma)	422	-	268	1	691
<i>Hypophthalmus edentatus</i>	1	-	-	-	1
<i>Hypophthalmus fimbriatus</i>	5	-	-	-	5
HEPTAPTERIDAE					
<i>Mastiglanis asopos</i> (Maas)	43	1	11	4	59
<i>Pimelodella</i> cf. <i>crisitata</i>	8	-	1	-	9
DORADIDAE					
<i>Astrodoras</i> sp.	13	-	1	-	14
<i>Doras fimbriatus</i> (Dofi)	35	-	12	-	47
<i>Hemidoras morrиси</i> (Hemo)	1611	9	712	-	2332
<i>Hemidoras stenopeltis</i> (Hest)	794	1	1002	1	1798
<i>Leptodoras juruensis</i>	29	5	-	6	40
<i>Leptodoras</i> cf. <i>cataniai</i>	-	7	-	-	7
<i>Megalodoras</i> sp.	1	-	-	-	1
<i>Megalodoras uronoscopus</i>	20	-	1	-	21
<i>Nemadoras elongatus</i>	5	-	2	-	7
<i>Nemadoras humeralis</i>	-	-	10	-	10
<i>Nemadoras</i> sp. (Nesp)	59	-	-	-	59
<i>Tenellus ternetzi</i>	6	-	-	-	6
<i>Platyodoras armatulus</i>	5	-	-	-	5

<i>Trachydoras nattereri</i> (Trna)	114	1	26	-	141
<i>Trachydoras</i> sp. (Trsp)	1087	-	524	-	1611
<i>Trachydoras steindachneri</i> (Trst)	83	-	99	-	182
<i>Pterodoras granulosus</i> (Ptgr)	1086	2	33	2	1123
<i>Rhinodoras boehlkei</i>	3	-	-	2	5
<i>Rhynchodoras woodsi</i>	-	2	-	-	2
<i>Ossancora asterophysa</i>	-	1	-	-	1
<i>Oxydoras niger</i>	-	-	1	-	1
AUCHENIPTERIDAE					
<i>Ageneiosus</i> sp.1	14	-	2	1	17
<i>Ageneiosus</i> sp.2 (Agsp)	38	-	-	-	38
<i>Ageneiosus</i> sp.3	7	-	12	-	19
<i>Ageneiosus</i> sp.4	-	-	13	-	13
<i>Ageneiosus</i> sp.5	-	-	5	-	5
<i>Ageneiosus ucayalensis</i>	5	-	3	9	17
<i>Ageneiosus uranophthalmus</i>	-	6	-	1	7
<i>Auchenipterichthys</i> sp.	2	-	-	1	3
<i>Auchenipterus</i> aff. <i>britskii</i>	-	-	-	2	2
<i>Auchenipterus nuchalis</i>	-	-	-	1	1
<i>Auchenipterus</i> sp.	-	9	-	-	9
<i>Centromochlus</i> sp.	-	7	-	6	13
<i>Tympanopleura atronasus</i>	19	-	9	-	28
<i>Tympanopleura brevis</i> (Tybr)	155	-	43	2	200
TRICHOMYCTERIDAE					
<i>Vandellia</i> sp.	3	-	1	1	5
CETOPSIDAE					
<i>Cetopsis coecutiens</i> (Ceco)	-	23	-	14	37
ASPRENINIDAE					
<i>Bunocephalus</i> sp.1	5	-	-	-	5
<i>Bunocephalus</i> sp.2	2	-	-	-	2
<i>Pterobunocephalus</i> sp.	5	-	-	-	5
GYMNOTIFORMES					
APTERONOTIDAE					
<i>Apteronotus albifrons</i>	4	-	-	-	4
<i>Apteronotus bonapartii</i> (Apbo)	219	1	13	-	233
<i>Apteronotus</i> sp.	12	-	2	-	14

<i>Adontosternarchus balaenops</i> (Adba)	162	1	30	2	195
<i>Adontosternarchus clarkae</i> (Adcl)	1275	-	886	-	2161
<i>Adontosternarchus duartei</i> (Addu)	646	-	166	-	812
<i>Adontosternarchus nebulosus</i> (Adne)	33	-	14	-	47
<i>Magosternarchus duccis</i>	10	-	3	-	13
<i>Magosternarchus raptor</i>	12	-	4	-	16
<i>Sternarchella calhamazon</i> (Stca)	1460	35	1271	20	2786
<i>Sternarchella schotti</i> (Stsc)	267	-	51	-	318
<i>Sternarchella sima</i>	-	1	-	-	1
<i>Sternarchella</i> sp. (Stesp)	1	-	-	13	14
<i>Sternarchella terminalis</i>	-	1	-	-	1
<i>Sternachogiton nattereri</i> (Stna)	805	2	160	1	968
<i>Sternachogiton preto</i>	28	1	4	-	33
<i>Compsaraia</i> cf. <i>compsa</i> (Coco)	499	2	56	-	557
<i>Sternarchorhamphus muelleri</i> (Stmu)	33	1	22	-	56
<i>Sternarchorhynchus goeldii</i> (Stgo)	128	-	-	-	128
<i>Sternarchorhynchus mormyrus</i>	4	-	-	-	4
<i>Sternarchorhynchus</i> sp.	-	-	16	-	16
<i>Orthosternarchus tamandua</i>	7	1	3	3	14
<i>Pariosternarchus amazonensis</i>	7	-	2	-	9
<i>Platyurosternarchus macrostomus</i>	14	-	1	-	15
<i>Porotergus gimbeli</i> (Pogi)	11	-	25	-	36
STERNOPYGIDAE					
<i>Distocyclus conirostris</i> (Dico)	109	8	41	1	159
<i>Eigenmannia macrops</i> (Eima)	1440	-	546	-	1986
<i>Eigenmannia</i> sp.	-	-	2	-	2
<i>Rhabdolichops</i> cf. <i>caviceps</i> (Rhca)	148	-	31	-	179
<i>Rhabdolichops</i> cf. <i>eastwardi</i> (Rhea)	100	-	431	1	532
<i>Rhabdolichops electrogrammus</i> (Rhel)	208	1	65	-	274
<i>Rhabdolichops troscheli</i>	-	-	2	-	2
<i>Sternopygus</i> sp.	2	-	-	-	2
<i>Sternopygus branco</i>	5	-	-	-	5
<i>Sternopygus macrurus</i>	13	-	-	-	13
RHAMPHICHTHYIDAE					
<i>Rhamphichthys marmoratus</i> (Rhma)	11	-	30	-	41
<i>Gymnorhamphichthys rondoni</i>	1	-	-	-	1

HIPOPOMIDAE					
<i>Steatogenys elegans</i> (Stel)	379	2	176	-	557
CHARACIFORMES					
ANOSTOMIDAE					
<i>Leporinus fasciatus</i>	1	-	-	-	1
CURIMATIDAE					
<i>Potamorhina latior</i>	-	1	-	2	3
<i>Psectrogaster rutiloides</i>	-	-	-	1	1
CHARACIDAE					
<i>Serrasalmus cf. eigenmanni</i>	2	1	3	-	6
HEMIODONTIDAE					
<i>Anodus elongatus</i>	-	1	-	3	4
CLUPEIFORMES					
PRISTIGASTERIDAE					
<i>Ilisha amazonica</i>	1	-	12	-	13
<i>Pristigaster whiteheadi</i>	-	-	3	-	3
PLEURONECTIFORMES					
ACHIRIDAE					
<i>Apionichthys seripierriae</i>	-	-	1	-	1
<i>Hypoclinemus mentalis</i>	1	-	-	-	1
PERCIFORMES					
SCIAENIDAE					
<i>Plagioscion squamosissimus</i> (Plsq)	304	-	634	-	938
TETRAODONTIFORMES					
TETRAODONTIDAE					
<i>Colomesus asellus</i>	-	-	1	-	1
N	17251	181	8269	510	26211
S	98	38	66	35	-

486

487

488

489

490

491

492 **Apêndice 2.1.** Valores de profundidade média (m), velocidade da correnteza (m/s),
 493 temperatura ($^{\circ}\text{C}$), oxigênio dissolvido (mg/l), pH e condutividade ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$) por ponto
 494 amostral e arrasto no período de **Vazante I** do rio Purus.

Ponto	N. Arrasto	Profundidade	Velocidade	Temperatura	Oxigênio	pH	Condutividade
1	1	22,50	0,2	29,67	5,53	7,93	44,90
	2	11,13	0,2	29,30	3,68	7,90	37,90
	3	16,10	0,1	34,57	4,60	7,83	43,33
2	1	19,20	< 0,1	28,23	4,55	7,82	40,17
	2	16,90	< 0,1	28,00	5,27	7,88	32,80
	3	15,33	0,1	28,33	5,61	7,90	43,33
3	1	22,20	< 0,1	29,43	6,71	7,99	28,77
	2	17,70	0,2	29,70	7,16	7,95	27,87
	3	14,50	0,2	30,53	5,66	7,89	27,67
4	1	30,50	0,1	28,37	3,91	7,86	28,17
	2	13,90	0,1	28,50	4,89	7,92	28,40
	3	10,49	< 0,1	28,53	5,15	7,93	28,10
5	1	38,90	< 0,1	29,53	5,42	8,05	29,00
	2	13,60	0,1	29,17	5,81	7,98	28,73
	3	8,77	0,1	29,07	5,94	7,98	28,97
6	1	19,75	< 0,1	28,57	5,53	7,93	28,93
	2	13,30	< 0,1	28,53	3,68	7,90	29,30
	3	9,60	< 0,1	28,37	4,60	7,83	29,67
7	1	24,50	0,1	29,93	4,89	7,99	31,67
	2	18,20	< 0,1	30,23	6,90	7,95	30,30
	3	10,77	< 0,1	29,27	5,86	7,89	28,70
8	1	37,50	0,1	29,27	4,73	8,16	32,83
	2	15,86	< 0,1	28,70	5,92	8,12	32,73
	3	9,84	0,3	28,70	6,93	8,24	32,83
9	1	28,10	< 0,1	29,53	4,55	8,17	33,53
	2	15,70	< 0,1	30,00	5,27	8,16	33,77
	3	6,38	< 0,1	30,73	5,61	8,20	34,03
10	1	23,10	< 0,1	31,13	6,69	8,14	33,50
	2	10,90	< 0,1	29,20	5,64	8,22	34,00
11	1	25,90	< 0,1	30,63	5,14	7,99	34,63
	2	12,50	< 0,1	30,23	5,67	7,95	34,57

	3	7,62	0,2	32,20	5,04	7,89	36,60
12	1	21,30	< 0,1	30,53	5,22	8,23	35,40
	2	17,70	0,1	29,67	5,58	8,25	35,30
	3	13,30	< 0,1	29,27	6,03	8,27	34,43
13	1	23,30	0,2	29,53	6,30	8,37	36,80
	2	17,50	0,1	29,70	4,55	8,33	36,07
	3	7,26	< 0,1	29,93	4,98	8,32	36,30
14	1	22,20	0,1	29,47	5,42	7,99	37,07
	2	13,20	0,2	29,10	7,50	7,95	37,17
	3	4,18	< 0,1	29,30	6,60	7,89	36,93
15	1	22,90	< 0,1	31,83	5,34	7,99	37,43
	2	15,40	0,1	30,70	5,59	7,95	37,93
	3	8,60	< 0,1	30,77	5,03	7,89	37,87
16	1	21,90	0,2	29,63	5,42	8,37	38,50
	2	16,50	< 0,1	30,30	7,50	8,44	38,07
	3	9,12	< 0,1	30,03	6,60	8,44	38,03

495

496 **Apêndice 2.2.** Valores de profundidade média (m), velocidade da correnteza (m/s),497 temperatura ($^{\circ}\text{C}$), oxigênio dissolvido (mg/l), pH e condutividade ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$) por ponto498 amostral e arrasto no período de **Enchente I** do rio Purus.

Ponto	N. Arrasto	Profundidade	Velocidade	Temperatura	Oxigênio	pH	Condutividade
1	1	25,70	< 0,1	28,26	7,03	6,07	30,67
	2	13,78	< 0,1	28,15	7,13	5,87	22,00
	3	18,28	< 0,1	28,11	6,94	5,63	21,00
2	1	29,58	< 0,1	28,05	7,71	5,37	22,00
	2	25,72	< 0,1	28,19	7,37	5,60	21,33
	3	22,00	0,1	28,27	7,23	5,47	22,00
3	1	27,24	0,1	28,21	7,73	5,10	20,00
	2	21,72	< 0,1	28,23	7,48	5,17	20,67
	3	19,74	< 0,1	28,16	6,79	5,20	22,00
4	1	57,86	0,1	28,17	7,72	4,90	19,00
	2	30,20	0,2	27,97	7,67	5,13	20,67
	3	15,44	0,1	28,14	7,54	5,27	22,33
5	1	61,46	0,1	28,10	9,05	5,40	21,67

	2	31,24	0,1	28,02	7,89	5,40	20,67
	3	14,30	0,1	28,35	7,32	5,17	21,00
6	1	36,26	< 0,1	27,80	7,86	5,23	21,67
	2	18,86	< 0,1	27,95	7,98	5,07	21,00
	3	17,98	< 0,1	28,04	7,66	5,27	21,33
7	1	31,74	< 0,1	27,80	8,88	5,47	22,00
	2	39,98	< 0,1	27,81	8,20	5,37	21,33
	3	27,40	< 0,1	27,85	7,54	5,33	20,33
8	1	53,40	0,2	27,54	9,05	5,63	22,00
	2	45,34	0,1	27,52	7,89	5,60	22,00
	3	20,16	0,1	27,55	7,32	5,60	22,00
9	1	31,98	< 0,1	27,77	8,30	5,57	22,00
	2	29,66	< 0,1	27,59	8,37	5,40	22,00
	3	11,80	< 0,1	27,63	8,08	5,40	22,00
10	1	28,02	0,1	27,75	7,96	5,33	22,00
	2	28,02	< 0,1	27,69	9,12	5,30	22,00
	3	22,48	< 0,1	28,05	8,20	5,27	22,33
11	1	29,22	< 0,1	27,52	7,42	5,80	22,67
	2	24,70	< 0,1	27,54	6,64	5,63	22,67
	3	13,38	< 0,1	27,45	7,43	5,73	22,67
12	1	22,88	< 0,1	27,53	8,39	5,33	22,67
	2	26,72	< 0,1	27,50	7,49	5,23	22,67
	3	23,32	< 0,1	27,50	7,75	4,77	23,00
13	1	33,04	0,1	27,70	7,83	5,40	23,00
	2	23,76	0,2	27,60	7,54	5,37	23,00
	3	20,12	< 0,1	27,69	7,92	5,40	22,67
14	1	26,68	< 0,1	27,72	7,43	5,43	23,00
	2	16,10	< 0,1	27,56	8,18	5,47	23,00
	3	9,66	< 0,1	27,53	7,42	5,43	23,00
15	1	27,82	< 0,1	27,49	8,39	5,53	23,00
	2	24,28	< 0,1	27,56	7,49	5,53	23,00
	3	16,80	< 0,1	27,63	7,75	5,53	22,67
16	1	29,62	< 0,1	27,43	8,99	5,53	23,67
	2	19,00	< 0,1	27,46	7,84	5,60	23,00
	3	9,38	< 0,1	27,44	8,07	5,57	22,00

499 **Apêndice 2.3.** Valores de profundidade média (m), velocidade da correnteza (m/s),
 500 temperatura ($^{\circ}\text{C}$), oxigênio dissolvido (mg/l), pH e condutividade ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$) por ponto
 501 amostral e arrasto no período de **Vazante II** do rio Purus.

Ponto	N. Arrasto	Profundidade	Velocidade	Temperatura	Oxigênio	pH	Condutividade
1	1	19,62	0,2	28,72	5,23	7,93	66,00
	2	11,70	0,2	28,58	4,52	7,90	66,33
	3	12,42	0,1	28,67	5,50	7,83	71,33
2	1	16,52	< 0,1	29,02	4,22	7,82	58,00
	2	12,94	< 0,1	28,91	6,59	7,88	59,67
	3	14,60	0,1	29,67	7,73	7,90	68,67
3	1	21,42	< 0,1	28,78	6,71	7,99	59,33
	2	14,00	0,2	28,88	7,16	7,95	52,67
	3	13,28	0,2	29,06	5,66	7,89	53,00
4	1	27,18	0,1	29,42	3,91	7,86	53,67
	2	17,62	0,1	29,30	4,89	7,92	52,00
	3	8,40	< 0,1	29,73	5,15	7,93	58,00
5	1	29,84	< 0,1	30,28	5,42	8,05	60,67
	2	10,45	0,1	29,92	5,81	7,98	55,33
	3	6,58	0,1	29,66	5,94	7,98	55,00
6	1	23,64	< 0,1	28,76	5,53	8,02	62,00
	2	12,22	< 0,1	28,94	3,68	8,03	58,67
	3	8,10	< 0,1	29,05	4,60	7,96	55,67
7	1	29,50	0,1	29,96	4,89	8,13	63,00
	2	24,52	< 0,1	29,88	6,90	8,10	65,67
	3	10,24	< 0,1	30,49	5,86	8,06	62,67
8	1	26,28	0,1	29,63	4,73	8,16	62,33
	2	32,12	< 0,1	29,59	5,92	8,12	62,33
	3	12,14	0,3	29,73	6,93	8,24	64,67
9	1	28,58	< 0,1	29,13	4,55	8,17	64,00
	2	18,32	< 0,1	28,89	5,27	8,16	66,33
	3	12,88	< 0,1	28,81	5,61	8,20	68,00
10	1	21,58	< 0,1	29,59	6,69	8,14	66,67
	2	18,16	< 0,1	29,76	5,64	8,22	67,00
	3	14,20	< 0,1	29,71	6,58	8,23	68,67
11	1	21,34	< 0,1	30,48	5,14	8,28	73,00

	2	17,18	< 0,1	30,13	5,67	8,19	67,33
	3	6,40	0,2	31,04	5,04	8,27	67,67
12	1	19,10	< 0,1	29,40	5,22	8,23	70,00
	2	16,54	0,1	29,38	5,58	8,25	70,33
	3	13,90	< 0,1	29,13	6,03	8,27	71,33
13	1	19,10	0,2	29,54	6,30	8,37	69,67
	2	12,92	0,1	29,49	4,55	8,33	70,00
	3	13,70	< 0,1	29,48	4,98	8,32	69,67
14	1	18,90	0,1	30,08	5,42	8,36	69,33
	2	12,50	0,2	30,05	7,50	8,36	69,00
	3	4,98	< 0,1	30,59	6,60	8,51	72,00
15	1	18,56	< 0,1	29,94	5,34	8,34	71,00
	2	13,60	0,1	29,99	5,59	8,30	71,33
	3	7,06	< 0,1	30,14	5,03	8,43	73,00
16	1	16,74	0,2	29,51	6,44	8,37	73,67
	2	10,64	< 0,1	29,35	5,35	8,44	74,33

502

503 **Apêndice 2.4.** Valores de profundidade média (m), velocidade da correnteza (m/s),504 temperatura ($^{\circ}\text{C}$), oxigênio dissolvido (mg/l), pH e condutividade ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$) por ponto505 amostral e arrasto no período de **Enchente II** do rio Purus.

Ponto	N. Arrasto	Profundidade	Velocidade	Temperatura	Oxigênio	pH	Condutividade
1	1	21,94	< 0,1	27,29	7,03	6,61	27,00
	2	11,12	< 0,1	26,95	7,13	6,60	22,33
	3	16,16	< 0,1	26,82	6,94	6,63	22,00
2	1	20,48	< 0,1	26,25	7,71	6,82	22,67
	2	17,52	< 0,1	26,42	7,37	6,86	23,00
	3	15,76	< 0,1	26,53	7,23	6,84	22,67
3	1	22,90	0,2	27,01	7,73	6,85	23,00
	2	18,74	0,1	26,76	7,48	6,81	22,00
	3	18,20	0,1	26,73	6,79	6,79	22,00
4	1	34,10	< 0,1	27,10	7,72	6,83	23,00
	2	15,14	0,1	26,84	7,67	6,78	22,00
	3	11,62	< 0,1	26,79	7,54	6,83	22,00
5	1	38,00	< 0,1	26,37	9,05	6,91	25,00

	2	14,60	< 0,1	26,37	7,89	6,88	22,67
	3	10,72	< 0,1	26,47	7,32	6,85	22,00
6	1	26,58	< 0,1	26,75	7,86	6,87	23,00
	2	15,24	< 0,1	26,73	7,98	6,87	22,33
	3	11,10	< 0,1	26,72	7,66	6,86	23,00
7	1	22,42	< 0,1	27,27	8,88	6,97	24,00
	2	30,88	0,1	26,76	8,20	6,79	23,00
	3	22,42	0,1	26,70	7,54	6,74	22,00
8	1	41,32	< 0,1	26,72	7,55	6,83	23,00
	2	33,20	0,1	26,81	7,19	6,87	23,00
	3	13,76	< 0,1	27,22	8,92	6,99	24,67
9	1	32,47	< 0,1	26,35	8,30	6,96	25,00
	2	26,42	< 0,1	26,36	8,37	6,94	24,00
	3	18,86	0,1	26,43	8,08	6,95	24,00
10	1	24,46	< 0,1	26,48	7,96	6,95	24,00
	2	28,34	< 0,1	26,34	9,12	6,94	24,00
	3	21,18	0,2	26,36	8,20	6,95	24,33
11	1	29,82	< 0,1	26,76	7,42	6,88	24,00
	2	23,66	< 0,1	26,83	6,64	6,96	25,00
	3	14,02	0,1	27,06	7,43	6,99	25,33
12	1	25,58	0,1	26,24	8,39	7,02	26,33
	2	25,90	< 0,1	26,22	7,49	6,98	24,00
	3	23,14	0,1	26,31	7,75	6,96	25,00
13	1	27,62	0,2	26,64	7,83	6,95	24,33
	2	19,52	0,2	26,63	7,54	7,01	24,33
	3	19,80	< 0,1	26,57	7,92	7,30	25,33
14	1	30,48	< 0,1	27,26	7,43	6,97	26,33
	2	13,78	< 0,1	26,90	8,18	6,95	25,00
	3	10,30	0,1	26,81	7,42	6,95	25,00
15	1	28,16	0,1	26,62	7,34	6,98	25,33
	2	24,42	0,1	26,69	7,20	6,97	25,00
	3	15,82	< 0,1	26,90	8,07	7,03	25,67
16	1	29,78	< 0,1	26,39	8,99	7,06	25,67
	2	13,00	< 0,1	26,35	7,84	7,05	26,67

506

507

Capítulo 3

Duarte C., Deus C. P., Zuanon J., Magurran A. E. Ecologia trófica de assembleias de peixes bentônicos em um rio de planície da Amazônia Brasileira. Manuscrito em preparação para a *BMC Ecology*.

1 **Ecologia trófica de assembleias de peixes bentônicos em um rio de planície**
2 **da Amazônia Brasileira**

3 Cleber Duarte¹, Cláudia Pereira de Deus², Jansen Zuanon² e Anne E. Magurran^{3*}

4

5 ¹ Programa de Pós-graduação em Biologia de Água Doce e Pesca Interior, Instituto Nacional
6 de Pesquisas da Amazônia, Av. André Araújo, 2936, Petrópolis, 69011-830 Manaus, AM,
7 Brazil.

8 ² Coordenação de Biodiversidade, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Av. André
9 Araújo, 2936, Petrópolis, 69011-830 Manaus, AM, Brazil.

10 ³ Centre for Biological Diversity, School of Biology, University of St Andrews, St Andrews,
11 Fife KY16 9TH, UK.

12

13 duarte@inpa.gov.br

14 claudias@inpa.gov.br

15 zuanon@inpa.gov.br

16 aem1@st-andrews.ac.uk - * Autor para correspondência

17

18 **Resumo**

19 **Introdução:** Estudos de ecologia trófica de peixes têm revelado uma considerável
20 plasticidade alimentar para a maioria da ictiofauna de rios tropicais, em função das variações
21 sazonais na abundância de recursos alimentares em uso, indicando que a dieta reflete a
22 disponibilidade de alimento no ambiente. Entretanto, ainda há pouca informação sobre a
23 complexidade das cadeias alimentares e a colonização de organismos bentônicos que vivem
24 no canal profundo de grandes rios tropicais. Neste estudo buscamos verificar: 1) a variação
25 sazonal na dieta e estrutura trófica das assembleias de peixes bentônicos que habitam o canal

26 principal de um grande rio de planície da Amazônia Brasileira; 2) as mudanças sazonais na
27 disponibilidade dos recursos alimentares; 3) a resposta trófica das espécies bentônicas em
28 relação à disponibilidade variável de alimento; e 4) a sobreposição de nicho entre espécies
29 bentônicas.

30 **Resultados:** Foi analisado o conteúdo estomacal de 1077 exemplares de 28 espécies de
31 peixes. Um total de 62 itens alimentares foram identificados nos conteúdos estomacais, sendo
32 posteriormente agrupados em 11 grandes grupos. Insetos aquáticos, material vegetal e detrito
33 foram os itens predominantes. Espécies insetívoras estiveram presentes em todos os períodos
34 e com grande número de espécies e peso total. A maioria das espécies (18 espécies; 64,3%)
35 mudou de dieta entre os períodos sazonais. Os itens alimentares com maior disponibilidade
36 não apresentaram grandes variações entre os períodos sazonais. As dietas de *Exallodontus*
37 *aguanai* e *Sternarchella calhamazon* foram estudadas em detalhe e mostraram uma correlação
38 positiva com a disponibilidade de alimento (*D*). A seletividade alimentar (*E*) variou entre os
39 períodos sazonais para essas duas espécies; entretanto, valores negativos elevados ocorreram
40 tanto para itens com alta ou baixa disponibilidade no ambiente. Foi observada sobreposição
41 de nicho entre essas duas espécies apenas em um dos períodos de vazante.

42 **Conclusão:** Nossos resultados revelaram a importância de insetos aquáticos para a dieta das
43 assembleias de peixes bentônicos, assim como a plasticidade trófica e a dieta
44 predominantemente onívora das espécies, possivelmente em função da disponibilidade
45 sazonal dos itens alimentares. Além disso, a entrada de matéria orgânica, proveniente das
46 áreas alagadas (várzeas), para o sistema aquático é de grande importância para os peixes
47 bentônicos, uma vez que esse ambiente é caracterizado pela baixa produtividade primária
48 autóctone.

49 **Palavras-chave:** Ecologia trófica, sazonalidade, disponibilidade, sobreposição de nicho.

50

51 **Introdução**

52 A sazonalidade em rios tropicais é um dos principais fatores que influenciam a mudança
53 da dieta da ictiofauna, uma vez que provoca alterações qualitativas e quantitativas na
54 disponibilidade de alimentos nos ecossistemas aquáticos [1,2]. Durante o período de enchente,
55 a maioria das espécies de peixes se desloca para as planícies inundadas, onde há grande oferta
56 de alimentos [3]. Poucas espécies parecem utilizar exclusivamente o canal principal dos
57 grandes rios como local de alimentação, embora este ambiente seja utilizado por várias
58 espécies como rota para locais de crescimento, alimentação, desova, ou como refúgio durante
59 os períodos de vazante e seca [3-7].

60 O canal principal dos grandes rios é caracterizado pela baixa produtividade biológica
61 autóctone [8,9], quando comparado a tributários menores, às áreas marginais e à planície de
62 inundação [2,10]. Essa menor produtividade se deve, entre outros fatores, à correnteza
63 acentuada, maior turbulência e baixa luminosidade [2]. Entretanto, esse ambiente apresenta
64 uma ictiofauna típica, adaptada a essas condições, e formada principalmente por peixes
65 Siluriformes e Gymnotiformes [11-14]. Entre essas adaptações, destacam-se a presença de
66 barbilhões nos Siluriformes [15] e a capacidade de produzir e captar sinais elétricos nos
67 Gymnotiformes [16]. Isso possibilita a esses peixes viverem em locais com elevada
68 profundidade e ausência de luz, onde são capazes de detectar presas e encontrar outros tipos
69 de alimentos.

70 A compreensão da organização e estrutura trófica de um ecossistema depende do
71 conhecimento sobre a disponibilidade de recursos alimentares, a dieta dos organismos, e os
72 possíveis mecanismos de interação entre as espécies [17]. Além disso, estudos dos padrões
73 alimentares e das características tróficas dos ecossistemas constituem uma importante
74 ferramenta para o entendimento da estrutura e estabilidade das comunidades bióticas [18,19].

75 Estudos de ecologia trófica em sistemas aquáticos tropicais têm revelado um predomínio
76 de espécies generalistas e oportunistas, particularmente em função da forte dinâmica sazonal
77 na disponibilidade de recursos alimentares [3, 20], com destaque para os invertebrados
78 aquáticos, que constituem um importante item alimentar para os peixes bentônicos [9, 21].
79 Entretanto, ainda há pouca informação sobre a complexidade das cadeias alimentares e sobre
80 a colonização de organismos bentônicos no canal dos grandes rios tropicais [2]. Considerando
81 a baixa produtividade primária autóctone dos canais de grandes rios amazônicos, espera-se
82 que a ictiofauna bentônica dependa fortemente de alimentos produzidos nas planícies
83 alagáveis. Da mesma forma, a incerteza quanto à quantidade e qualidade dos alimentos
84 carregados para o canal dos grandes rios deve resultar em uma predominância de hábitos
85 alimentares oportunistas e generalistas pelos peixes. Com isso, este estudo buscou verificar:
86 1) a variação sazonal na dieta e estrutura trófica das assembleias de peixes bentônicos que
87 habitam o canal principal de um grande rio da Amazônia Brasileira; 2) as mudanças sazonais
88 na disponibilidade dos recursos alimentares; 3) a resposta trófica das espécies bentônicas em
89 relação à disponibilidade dos recursos; 4) a sobreposição de nicho entre espécies bentônicas.

90

91 **Métodos**

92 **Amostragem da ictiofauna**

93 A amostragem da ictiofauna foi realizada no trecho inferior do rio Purus, em 16 pontos
94 distantes entre si por ~30 km. As amostras foram obtidas em dois períodos consecutivos de
95 vazante (agosto de 2012 e setembro de 2013) e dois de enchente/cheia (maio de 2013 e abril
96 de 2014). As coletas foram realizadas com rede de arrasto bentônico (*bottom trawl net*),
97 formada por uma rede externa com malha de 4 cm e uma interna em forma de funil (0,5m
98 altura, 3m comprimento e 3m largura; malha interna de 5mm entre nós opostos). Em cada
99 ponto de coleta foram realizados três arrastos paralelos no sentido da correnteza, com

100 velocidade constante e com tempo de arrasto variando de 5 a 10 minutos cada. Após os
101 arrastos os peixes foram eutanaziados em solução de eugenol e fixados em solução formalina
102 10%, sendo posteriormente conservados em álcool 70%. As coletas foram autorizadas pelo
103 ICMBIO/IBAMA através das licenças n. 22121-1 e 37632-2. Sempre que possível, após a
104 identificação e contagem em campo, exemplares das espécies mais abundantes eram
105 devolvidos vivos à água.

106

107 **Recursos alimentares e estrutura trófica das assembleias de peixes**

108 Para a análise de conteúdo estomacal os métodos de Frequência de Ocorrência e Volume
109 Relativo de cada item alimentar foram utilizados. Devido aos diferentes graus de
110 preenchimento dos estômagos, os valores de Volume Relativo de cada item foram corrigidos
111 pelo grau de repleção (GR) estomacal, determinado a partir da avaliação visual de cada
112 estômago. Foram atribuídos valores percentuais com base no espaço preenchido pelo alimento
113 no estômago: 0% (estômago vazio), 10%, 25%, 50%, 75% e 100% (estômago totalmente
114 cheio) [22]. Esses métodos foram combinados no Índice Alimentar (IA_i), proposto por
115 Kawakami e Vazzoler [23]:

$$116 \quad IA_i = \frac{FiVi}{\sum (FiVi)}$$

117

118 IA_i = Índice Alimentar;

119 Fi = Frequência de ocorrência do item i ;

120 Vi = Volume relativo do item i (corrigido pelo Grau de Repleção estomacal).

121

122 Os valores de IA_i foram calculados para cada espécie e período de amostragem. Uma vez
123 identificado o alimento predominante nos estômagos ($IA_i \geq 50\%$), as espécies foram

124 agrupadas em categorias tróficas, determinando-se, posteriormente, o número de espécies e o
125 peso total por categoria trófica e período.

126 Mudanças sazonais na dieta das assembleias foram verificadas comparando-se os valores
127 de IA_i dos itens predominantes e sua respectiva categoria trófica. A ocorrência de variação
128 sazonal na dieta das espécies foi avaliada considerando apenas os períodos de vazante,
129 quando houve disponibilidade de amostras para comparação. Para isso foi realizado
130 inicialmente uma ordenação da matriz de dados (espécies/períodos como objetos e itens
131 alimentares como atributos), empregando-se Análise de Correspondência Destendenciada
132 (com remoção do possível efeito de arco; “*Detrended Correspondence Analysis*” - DCA). Os
133 escores dos dois primeiros eixos foram comparados com um teste t pareado para verificar
134 possíveis mudanças na dieta das espécies entre os períodos de vazante. Essas análises foram
135 realizadas no programa estatístico R (R Development Core Team 2014).

136

137 **Disponibilidade dos recursos**

138 Para verificar a disponibilidade dos recursos alimentares foram empregados dois
139 métodos:

140 1. *Método direto*, a partir de amostras de invertebrados bentônicos e planctônicos
141 coletadas ao longo do trecho percorrido em cada arrasto. Os invertebrados bentônicos foram
142 coletadas com draga tipo Petersen ($0,033 \text{ m}^2$), enquanto que os invertebrados planctônicos
143 foram coletados com garrafa Van Dorn horizontal ($0,015 \text{ m}^3$). Imediatamente após as coletas,
144 as amostras de plancton foram filtradas em peneira ($68 \mu\text{m}$) e acondicionadas em frascos de
145 polietileno e fixadas em formol a 6%.

146 No laboratório de Plâncton do INPA, as amostras bentônicas e planctônicas foram triadas
147 sob estereomicroscópio e os itens identificados até o nível taxonômico mais preciso possível,
148 determinado-se a densidade dos invertebrados bentônicos e planctônicos por área e volume

149 respectivamente [24]. Posteriormente esses valores foram convertidos em abundância relativa
 150 (%) por período amostrado.

151 2. *Método indireto*, a partir do Volume Relativo dos itens presentes nos conteúdos
 152 estomacais de todas as espécies analisadas (28 espécies; Material suplementar, Tabela S1).
 153 Esse método foi proposto por Sale [25] e posteriormente empregado em outros estudos [26-
 154 29]. Winemiller e Kelso-Winemiller [27] pressupõem que o conjunto de espécies que ocupa
 155 determinado habitat explora todos (ou a maioria dos) recursos disponíveis no ambiente. Como
 156 nem todos os estômagos tiveram seus conteúdos analisados, e o número daqueles analisados
 157 para cada espécie não foi proporcional à participação destas na amostra, os volumes foram
 158 corrigidos conforme a equação proposta por Gaspar da Luz [28]:

$$159 \quad D = \sum_{n=1}^s (Vi.ni / N)$$

160

161 *D* = disponibilidade do item;

162 *Vi* = volume do item na espécie *i*;

163 *ni* = número de indivíduos da espécie *i*, com conteúdo gástrico;

164 *N* = número total de indivíduos com conteúdo gástrico na amostra;

165 *s* = número de espécies.

166

167 Em ambos os métodos, os itens alimentares disponíveis foram categorizados em 11

168 grandes grupos (ver resultados)

169

170 **Resposta trófica das assembleias e sobreposição de nicho entre espécies**

171 Para verificar a relação entre a dieta e a disponibilidade dos recursos alimentares, foram

172 analisados somente dados das espécies que ocorreram nos quatro períodos amostrados e com

173 $N \geq 10$ exemplares/período. A aplicação desse critério resultou em duas espécies selecionadas:
174 *Exallodontus aguanai* (Siluriformes, Pimelodidae) e *Sternarchella calhamazon*
175 (Gymnotiformes, Apterotonidae). Os dados foram analisados a partir de análises de correlação
176 e análises de agrupamento (UPGMA, índice de dissimilaridade de Bray-Curtis). Nessas
177 análises foram utilizados os valores de IA_i para cada item consumido por espécie/período e
178 seus respectivos valores de disponibilidade obtidos pelos métodos direto (% dos itens nas
179 amostras bentônicas e planctônicas, separadamente) e indireto (% dos itens presentes na dieta
180 das assembleias de peixes).

181 A seletividade dos itens alimentares para essas espécies também foi verificada em relação
182 aos itens disponíveis por período, utilizando o Índice de Eletividade de Ivlev [30]:

$$183 \quad E = \frac{(ri - Pi)}{(ri + Pi)}$$

184

185 ri = porcentagem de cada item no conteúdo estomacal;

186 Pi = porcentagem de cada item no ambiente.

187

188 Esse índice varia de -1 a +1, onde valores > 0 indicam preferência pelo item, ausência de
189 seletividade quando o valor é zero, e valores negativos indicam consumo menor do que a
190 disponibilidade no ambiente.

191 Para verificar se houve sobreposição de nicho trófico entre as espécies, foi realizada uma
192 análise de EcoSimR, para cada período de amostragem. De acordo com Gotelli e Ellison [31],
193 essa análise se baseia em um modelo nulo e revela se a sobreposição média do nicho,
194 calculada entre todos os pares de espécies, é maior ou menor do que seria esperado ao acaso
195 Para essa análise foram utilizados os valores de Frequência de Ocorrência (%) dos itens
196 alimentares por espécie/período, calculados inicialmente para as espécies que ocorreram nos
197 quatro períodos de amostragem (*S. calhamazon* e *E. aguanai*), e posteriormente para outras

198 três espécies que ocorreram em pelo menos três períodos: *Pimelodus blochii* (Pimelodidae),
199 *Hemidoras morrиси* (Doradidae) e *Distocyclus conirostris* (Sternopygidae). Essas análises
200 foram realizadas no programa estatístico R, pacote EcoSimR 1.0 (R Development Core Team
201 2014).

202

203 **Resultados**

204 **Recursos alimentares e estrutura trófica das assembleias de peixes**

205 As assembleias de peixes bentônicos foram compostas principalmente por jovens e
206 adultos de espécies de porte médio de Gymnotiformes e Siluriformes. Foi coletado um total
207 de 126 espécies e aproximadamente 26000 exemplares em todos os períodos amostrados.
208 Entretanto, foi analisado apenas espécies com $N \geq 3$ exemplares por período, resultando em 28
209 espécies e 1077 exemplares (Material suplementar, Tabela S1). Deste total analisado, 94,2%
210 ($N=1014$) continham alimento e apenas 5,8% estavam vazios ($N= 63$) (Material suplementar,
211 Tabela S1).

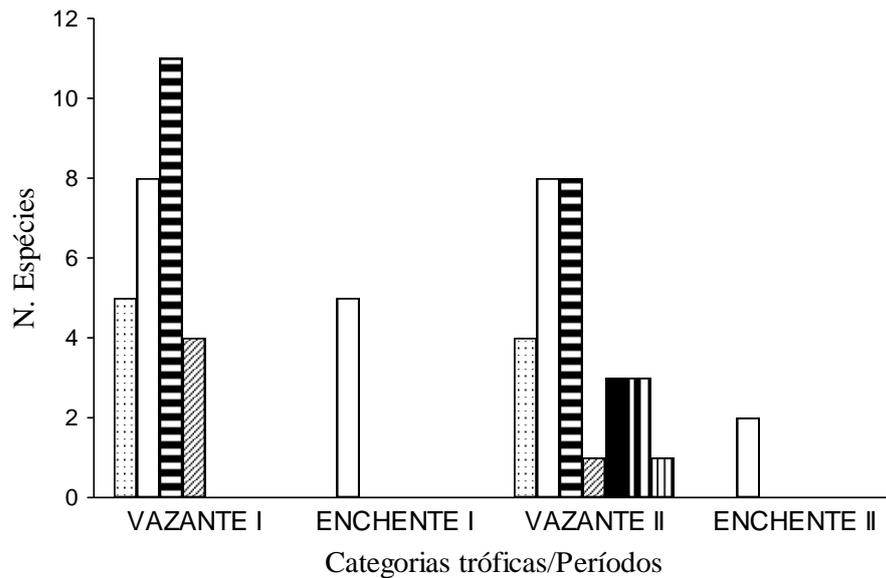
212 Um total de 62 itens alimentares foi identificado nos conteúdos estomacais, sendo
213 reunidos em 11 grandes grupos:

- 214 1. Insetos aquáticos (**IAQ**): indivíduos imaturos das ordens Diptera (**DI**) (Chironomidae,
215 Ceratopogonidae, Chaoboridae, Simuliidae, Culicidae e Empididae); Ephemeroptera (**EP**);
216 Trichoptera (**TR**) (Hydroptilidae e Leptoceridae); e outros insetos aquáticos (**OIA**), como
217 Odonata, Plecoptera, Coleoptera (Gyrinidae) e Megaloptera.
- 218 2. Insetos semiaquáticos (**ISA**): insetos adultos das ordens Hemiptera (Corixidae) e
219 Coleoptera (Dryopidae).
- 220 3. Insetos terrestres (**IT**): incluindo insetos adultos e formas aladas de Hymenoptera
221 (Formicidae e Vespidae), Coleoptera (Curculionidae) e Thysanoptera.

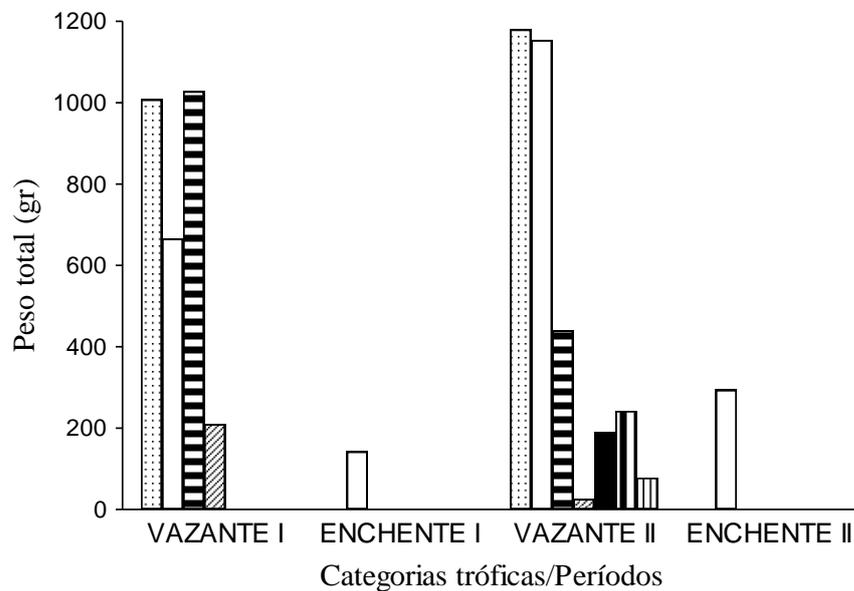
- 222 4. Microcrustaceos bentônicos (**MIB**): principalmente Ostracoda (**OS**); Conchostraca (**CO**);
223 Cladocera (**CB**) (Chydoridae e Macrothricidae); além de outros microcrustáceos
224 bentônicos (**OMB**), como Copepoda (Harpacticoida) e ovos de resistência.
- 225 5. Macrocrustáceos: Decapoda (camarões) (**CA**).
- 226 6. Zooplâncton (**ZO**): Copepoda (Cyclopoida e Calanoida) e Cladocera (Bosminidae,
227 Daphniidae, Sididae e Moinidae).
- 228 7. Material vegetal (**MV**) de origem autóctone e alóctone, tais como pedaços de herbáceas
229 aquáticas, folhas, raízes, galhos, sementes e frutos não identificados.
- 230 8. Algas perifíticas (**AP**): algas filamentosas (Zygnemataceae, Desmidiaceae e
231 Zygnemaphyceae).
- 232 9. Detrito (**DE**): matéria orgânica em decomposição, de origem vegetal e/ou animal.
- 233 10. Peixe (**PE**): Pedacos de músculos e/ou nadadeiras, escamas e larvas de peixes das ordens
234 Gymnotiformes (*Compsaraia cf. compsa*), Characiformes e Siluriformes (ambos não
235 identificados).
- 236 11. Outros invertebrados (**OIN**): Porifera (espículas), Bryozoa, Protista (Diflugidae,
237 Thecamoebina), Gastropoda, Bivalvia, Arachnida, Nematoda, Hydracarina, ovos de
238 invertebrados não identificados e estágios imaturos de insetos autóctones (aquáticos) em
239 estágio avançado de digestão, impossibilitando a sua identificação.
- 240 Insetos aquáticos (principalmente larvas de Diptera), material vegetal e detrito
241 constituíram os itens predominantes na dieta da maioria das espécies de peixes bentônicos
242 (Material suplementar, Tabela S2).

243 As 28 espécies de peixes analisadas foram agrupadas em sete categorias tróficas: onívora
244 (**ONI**), herbívora (**HER**), insetívora (**INS**), zooplantívora (**ZOO**), detritívora (**DET**),
245 piscívora (**PIS**) e invertívora - sem predominância por nenhum grupo específico de
246 invertebrados (**INV**) (Material suplementar, Tabela S2). Onívoros e insetívoros foram

247 representados por um maior número de espécies, principalmente no período de vazante I (11 e
 248 8 espécies, respectivamente; Figura 1), enquanto que herbívoros e insetívoros apresentaram
 249 maiores valores de peso total, principalmente no período de vazante II (1180,32 e 1154
 250 gramas, respectivamente; Figura 1).



251



252

253 Herbívora Insetívora Onívora Zooplancívora Detritívora

254 Invertívora Piscívora

255 **Figura 1.** Número de espécies (em cima) e peso total (embaixo) por categoria trófica e
 256 período sazonal, para peixes bentônicos coletados no rio Purus entre os anos de 2012 e 2014.

257

258 As espécies insetívoras estiveram presentes em todos os períodos (Figura 1), o que
259 confirma a importância dos insetos aquáticos na estrutura trófica das assembleias bentônicas.
260 As espécies insetívoras foram representadas principalmente por Gymnotiformes, como *S.*
261 *calhamazon*, *Apteronotus bonapartii*, *Distocyclus conirostris* e *Sternarchorhamphus muelleri*.
262 Já as espécies herbívoras e onívoras foram representadas principalmente por Siluriformes,
263 como *Doras fimbriatus*, *Hemidoras stenopeltis*, *Pimelodus* sp., *Pterodoras granulosus* e
264 *Pimelodina flavipinnis* (Material suplementar, Tabela S2).

265 Em relação à variação sazonal na dieta, das 28 espécies analisadas, 18 espécies (64,3%)
266 mudaram de dieta entre os períodos amostrados; enquanto que 10 (35,7%) não apresentaram
267 variação marcante; destas, *D. conirostris* e *S. muelleri* foram consideradas estenofágicas (IAi
268 $> 70\%$) e consumiram predominantemente larvas de Diptera (Material suplementar, Tabela
269 S2). *Hemidoras morrisi*, *P. blochii*, *D. conirostris*, *E. aguanai* e *S. calhamazon* consumiram
270 predominantemente insetos aquáticos nos períodos de enchente e vazante, mas apresentaram
271 um aumento na diversidade de itens alimentares no período de águas baixas (Figura 2).

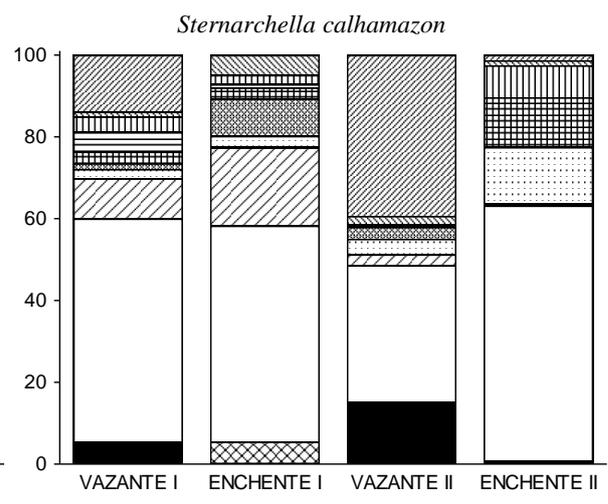
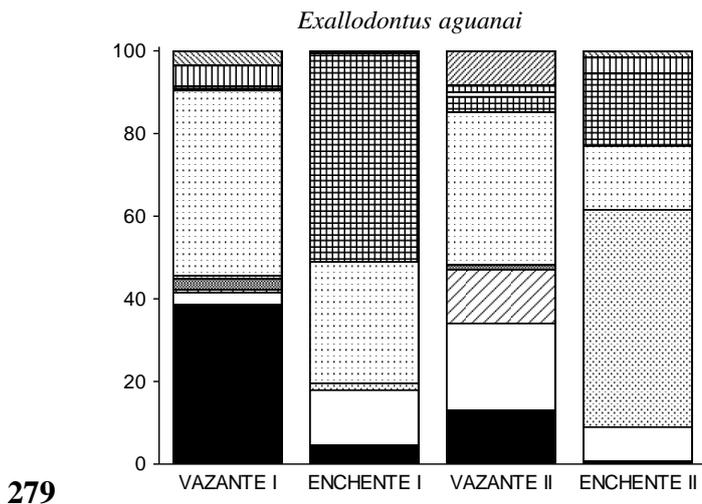
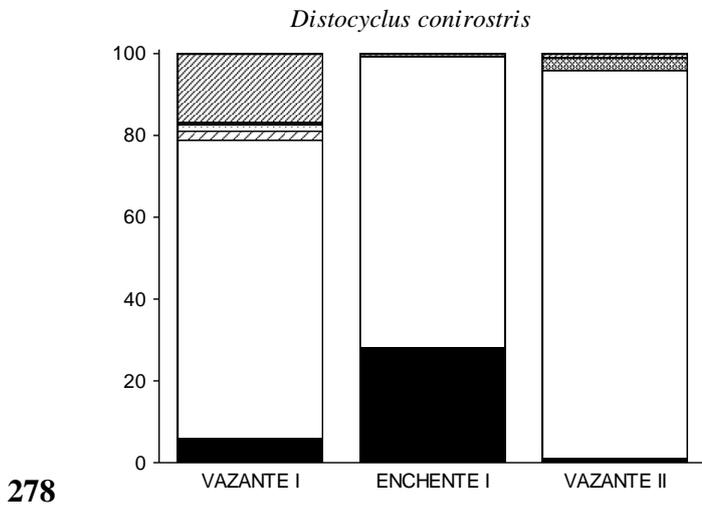
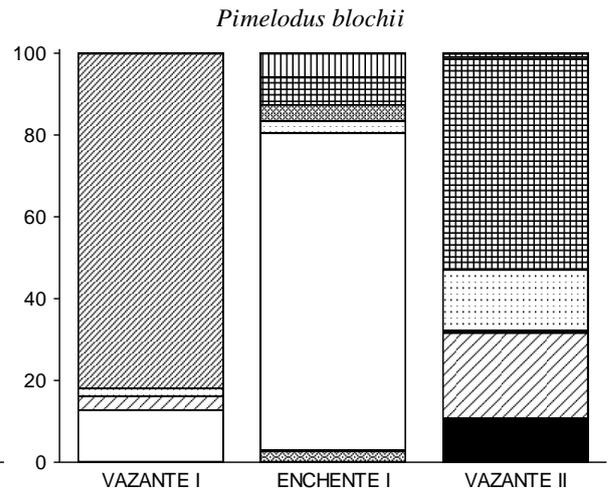
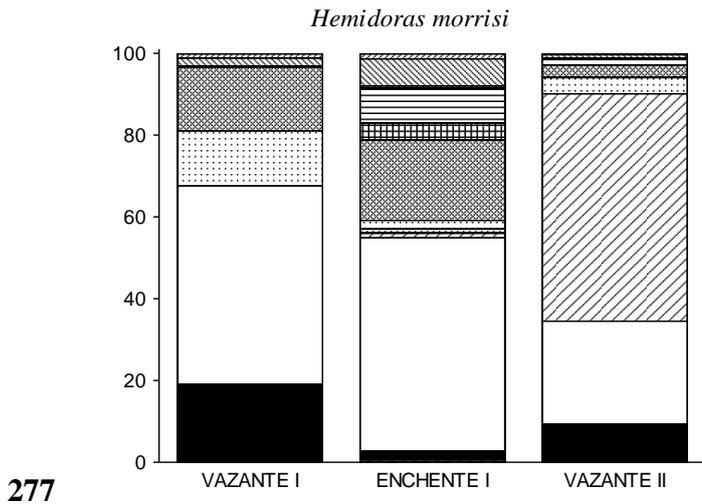
272

273

274

275

276



- 280 □ Díptera; ▨ Ephemeroptera; ▩ Trichoptera; ▧ Outros insetos aquáticos;
- 281 ▤ Insetos semiaquáticos; ▨ Insetos terrestres; ▩ Ostracoda; ▧ Conchostraca;
- 282 ▧ Cladocera bentônico; ▨ Camarão; ▩ Zooplâncton; ▨ Material vegetal;
- 283 ▧ Alga perifítica; ■ Detrito; ▨ Peixe; ▨ Outros invertebrados.

284 **Figura 2.** Valores de Índice de Importância Alimentar (IA_i , %) para as espécies de peixes
285 bentônicos que ocorreram em pelo menos três períodos de amostragem no rio Purus, entre
286 2012 e 2014 (Para informações sobre as demais espécies, vide Material Suplementar, Tabela
287 S2).

288

289 Não houve diferença significativa na dieta das espécies quando comparados os dois
290 períodos de vazante (com base nos escores do primeiro eixo da DCA, com $\lambda = 0,47$; Teste t
291 pareado, $P = 0,88$; Material suplementar, Figura S1). A dieta da maioria das espécies (53,6%)
292 apresentou características generalistas, com a onivoria predominando em pelo menos um dos
293 períodos de vazante (Material suplementar, Tabela S2).

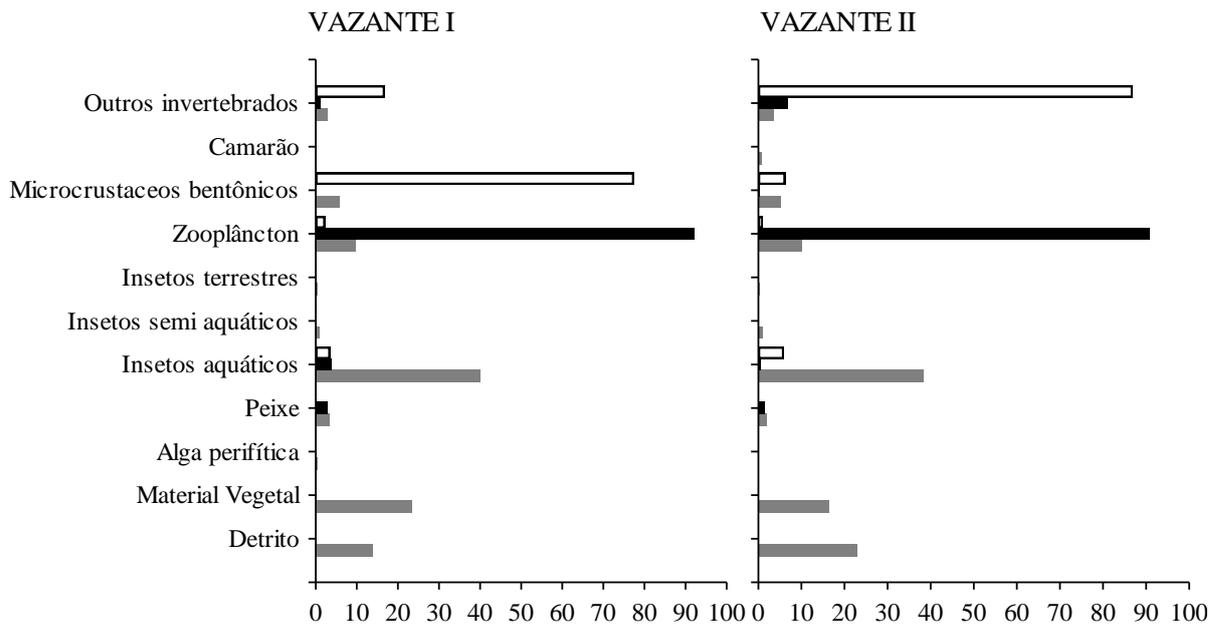
294

295 **Disponibilidade dos recursos**

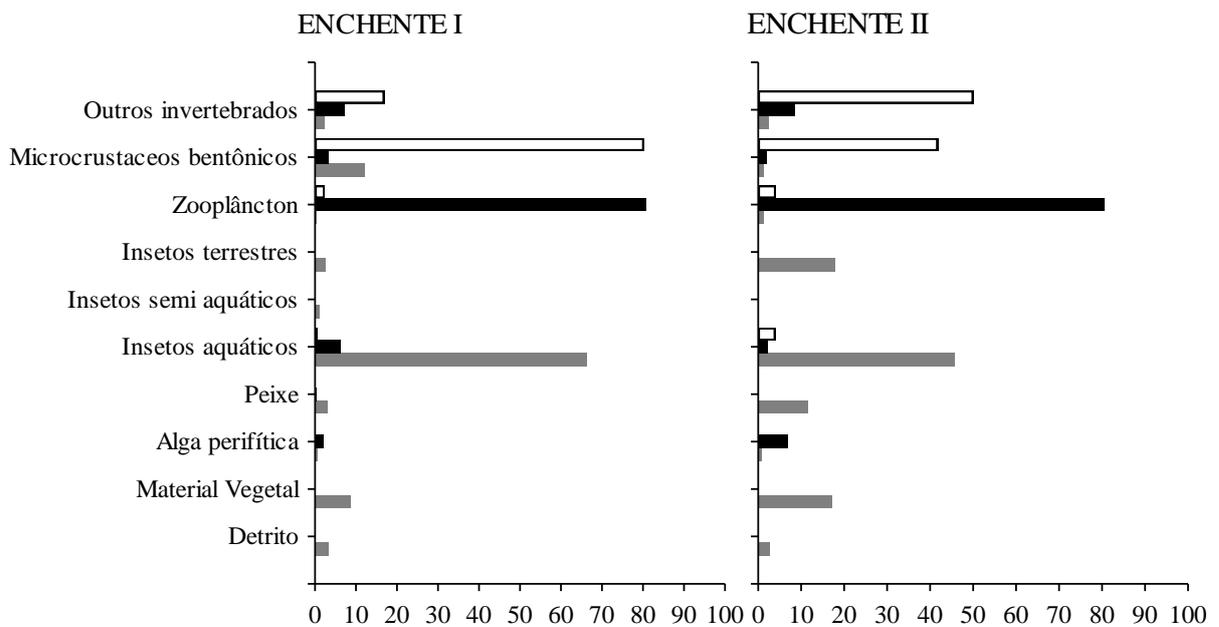
296 O item alimentar predominante nas amostras planctônicas foi zooplâncton, sendo os
297 maiores valores observados nas vazantes (92% na vazante I e 90,8% na vazante II) (Figura 3).
298 Nas amostras bentônicas houve uma predominância de “outros invertebrados” e
299 microcrustáceos bentônicos em todos os períodos, sendo os maiores valores encontrados na
300 vazante II (“outros invertebrados” com 86,8%) e enchente I (microcrustáceos bentônicos com
301 80%). No método indireto, baseado na dieta das espécies de peixes bentônicos, insetos
302 aquáticos compuseram o item com maior disponibilidade em todos os períodos,
303 principalmente nos períodos de enchente (66,3% na enchente I e 45,6% na enchente II)
304 (Figura 3).

305

306



307



308 ■ Estômagos (método indireto); ■ Amostras Planctônicas; □ Amostras Bentônicas

309 **Figura 3.** Disponibilidade dos itens alimentares (%) por período sazonal, com base nas
 310 amostras de dieta das assembleias de peixes (método indireto), e nas amostras planctônicas e
 311 bentônicas (método direto).

312

313 Os itens com maior disponibilidade dentro de cada um dos métodos (direto/indireto) não

314 apresentaram grandes variações entre os períodos, com exceção apenas no método indireto,

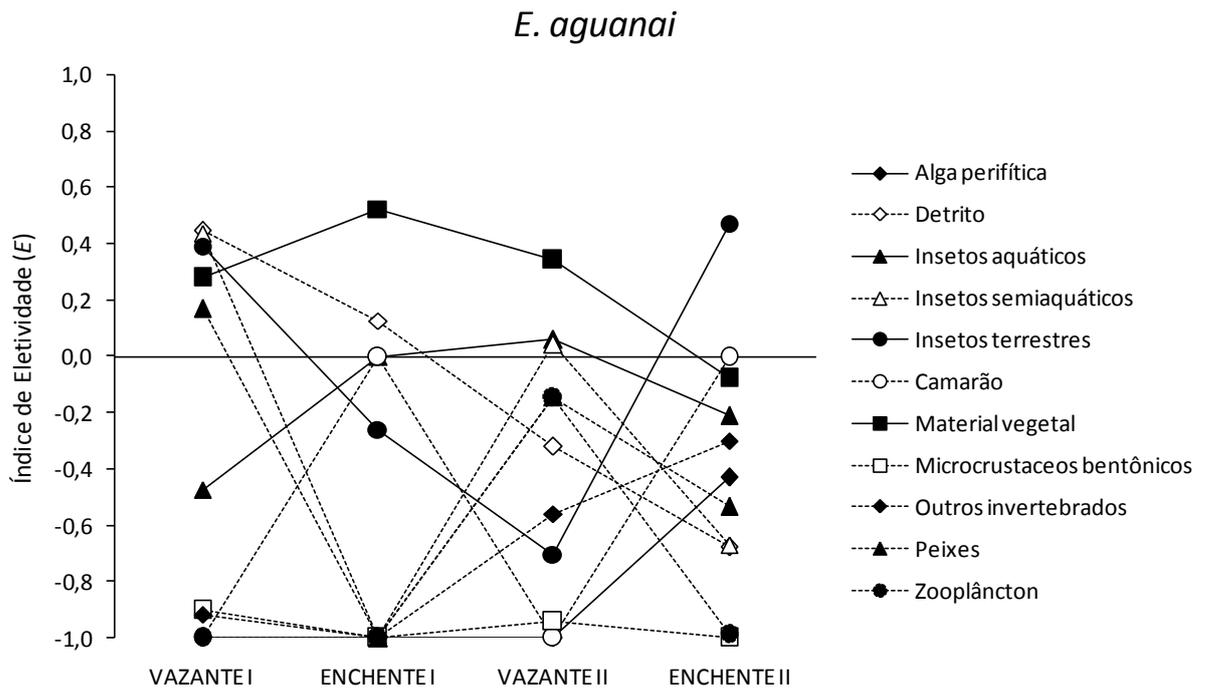
315 para os itens insetos terrestres, onde apresentaram um aumento na disponibilidade nos
316 períodos de enchente (2,5% na enchente I e 17,8% na enchente II), e detrito nos períodos de
317 vazante (13,7% na vazante I e 23% na vazante II) (Figura 3).

318

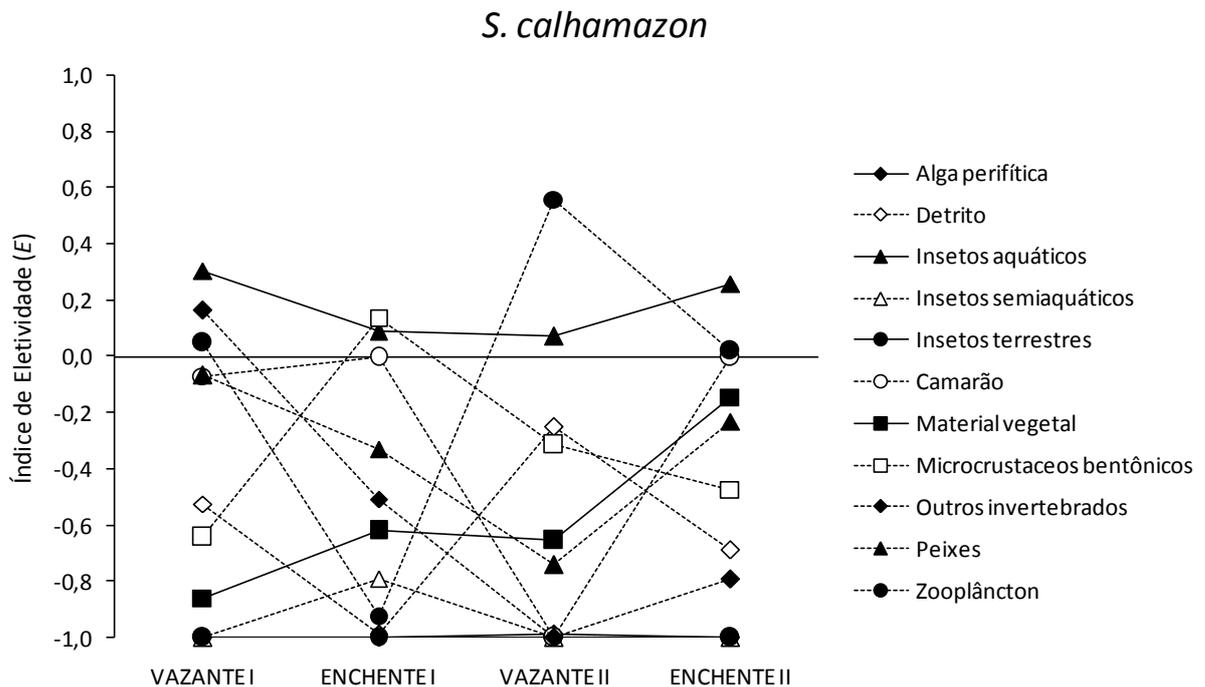
319 **Resposta trófica das espécies e sobreposição de nicho**

320 As dietas de *E. aguanai* e *S. calhamazon* foram positivamente ($P < 0,05$) correlacionadas
321 com a disponibilidade (D) dos itens alimentares, com base nos resultados do método indireto
322 (Material suplementar, Tabela S3 e Figura S2). No entanto, o mesmo não foi observado para o
323 método direto, tanto nas análises de correlação ($P > 0,05$; Material suplementar, Tabela S4),
324 quanto na análise de agrupamento (Material suplementar, Figura S3).

325 A seletividade dos itens (E) (calculada com base nos dados de disponibilidade obtidos
326 pelo método indireto) variou temporalmente para as duas espécies (Figura 4). Diversos itens
327 alimentares, tanto com alta ou baixa disponibilidade (Figura 3), foram consumidos com baixa
328 frequência ($E < 0$). Valores elevados de preferência ($E > 0$) foram pouco frequentes e
329 variaram entre os itens e períodos analisados (Figura 4). *Exallodontus aguanai* mostrou
330 preferência por material vegetal em todos os períodos, com exceção apenas da enchente II
331 ($E = -0,1$), quando houve preferência maior por insetos terrestres ($E = 0,5$), que constituíram o
332 único item consumido em proporção maior do que a disponibilidade nesse período (Figura 4).
333 Já *Sternarchella calhamazon* mostrou preferência por insetos aquáticos em todos os períodos
334 e por zooplâncton na vazante II ($E = 0,6$) (Figura 4).



335



336

337 **Figura 4.** Índice de Eletividade (E) nas dietas de *E. aguanai* (acima) e *S. calhamazon*

338 (embaixo) por tipo de alimento e período sazonal, calculado a partir dos valores de Índice

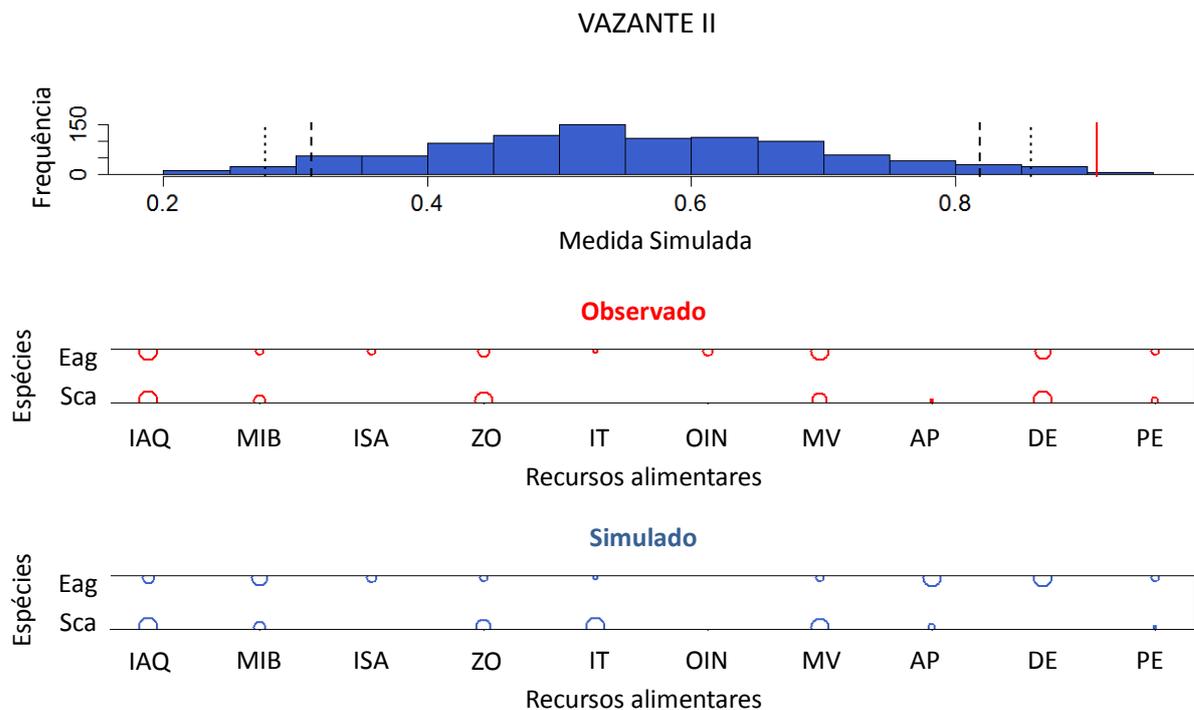
339 Alimentar (IA_i , calculado para os itens agrupados) e respectivos valores de disponibilidade340 (D). Esse índice varia de -1 a +1, onde valores > 0 indicam preferência pelo item, ausência de

341 seletividade quando o valor é zero, e valores negativos indicam consumo menor do que a

342 disponibilidade no ambiente.

343

344 Sobreposição de nicho trófico entre *E. aguanai* e *S. calhamazon* foi observada apenas na
 345 vazante II (Figura 5, Tabela 1). Nesse período, os itens alimentares consumidos em comum
 346 por essas espécies e com maior frequência foram insetos aquáticos (IAQ), zooplâncton (ZO),
 347 material vegetal (MV) e detrito (DE) (Figura 5). Adicionalmente, houve sobreposição de
 348 nicho em relação a *Pimelodus blochii*, *Hemidoras morrissi* e *Distocylus conirostris*, que
 349 ocorreram em pelo menos três períodos de amostragem (Tabela 1). Insetos aquáticos,
 350 zooplâncton, material vegetal e detrito foram os itens alimentares consumidos em comum e
 351 com maior frequência por essas espécies (Material suplementar, Figura S4).



352

353 **Figura 5.** Sobreposição de nicho entre *E. aguanai* (Eag) e *S. calhamazon* (Sca) na vazante II.
 354 Histograma em azul representa os resultados da análise a partir de dados de Frequência de
 355 Ocorrência dos itens alimentares por espécie (média simulada a partir de 1000
 356 randomizações). Linha vertical vermelha representa o valor observado de sobreposição de
 357 nicho (ver Tabela 1). Linhas verticais tracejadas e pontilhadas representam os intervalos de
 358 confiança (IC= 95%) dos valores mínimo e máximo de sobreposição estimada por meio das
 359 randomizações. A área de cada semicírculo é proporcional aos valores observados (vermelho)

360 ou simulados (azul) de utilização dos recursos por cada espécie. Recursos alimentares: IAQ =
 361 Insetos aquáticos; MIB= Microcrustáceos bentônicos; ISA= Insetos semiaquáticos; ZO=
 362 Zooplâncton; IT= Insetos terrestres; OIN= Outros invertebrados; MV=Material vegetal;
 363 AP=Algas perifíticas; DE= Detrito; PE= Peixe.

364

365 **Tabela 1.** Resultado da análise de sobreposição de nicho entre as espécies por período. Eag =
 366 *Exallodontus aguanai*; Sca = *Sternarchella calhamazon*; Pbl = *Pimelodus blochii*; Hmo =
 367 *Hemidoras morrissi*; Dco = *Distocyclus conirostris*.

	Eag x Sca		Eag x Sca x Pbl x Hmo x Dco	
	Índice observado	SES	Índice observado	SES
Vazante I	0,71	1,01	0,74	5,80
Enchente I	0,69	1,40	0,75	5,50
Vazante II	0,91	2,37	0,88	7,58
Enchente II	0,73	1,36	-	-

368 Índice observado e SES (*Standardized Effect Size*), que é uma conversão do valor de *P* em
 369 desvio padronizado; valores significativos em **negrito** (Obs.: valores não significativos
 370 situam-se entre -2,0 e +2,0).

371

372 **Discussão**

373 Insetos aquáticos compuseram o item alimentar mais consumido pelas espécies de peixes
 374 bentônicos presentes no canal do rio Purus, representados principalmente por larvas de
 375 Diptera. Resultados semelhantes têm sido observados em estudos com ictiofauna bentônica de
 376 outros ambientes tropicais [9,32]. Em um estudo realizado sobre a alimentação de três
 377 espécies de peixes elétricos do canal nos rios Apuré e Orinoco, também foi verificada elevada
 378 participação de larvas de insetos aquáticos na dieta desses peixes [21]. Canais de rios também
 379 são explorados principalmente por peixes carnívoros de grande porte, que utilizam esses
 380 ambientes principalmente como vias para deslocamentos migratórios [2]. Porém, muitas
 381 outras espécies de peixes bentônicos ou nectobentônicos, de menor porte, apresentam
 382 comportamento mais sedentário, vivendo exclusivamente nesse ambiente e tendo como

383 principal fonte alimentar pequenos invertebrados. O consumo de invertebrados aquáticos
384 também pode ocorrer durante migrações noturnas dos peixes, que se deslocariam da zona
385 profunda do canal do rio para áreas marginais mais rasas [5,6], ou mesmo nos próprios canais,
386 com o transporte de invertebrados provenientes das áreas inundadas [9]. Diferentemente de
387 ambientes de riachos, onde a maioria das espécies também possui dieta invertívora, a elevada
388 profundidade nos canais dos rios poderia ser um fator limitante para o desenvolvimento
389 desses pequenos organismos. Porém, vários estudos mostram que os insetos aquáticos
390 constituem um dos itens mais frequentes na alimentação dos peixes, uma vez que apresentam
391 grande diversidade e estão presentes em todos os ambientes, além de serem fontes de proteína
392 de alta qualidade [1, 3, 9].

393 Apesar do predomínio de insetívoros tanto em número de espécies quanto em biomassa,
394 um dos aspectos mais relevantes observados durante este estudo foi a diversidade de itens
395 consumidos. Peixes amazônicos apresentam uma alta flexibilidade alimentar e uma dieta de
396 amplo espectro, que provavelmente decorre da grande variação espacial e temporal na
397 disponibilidade de recursos alimentares [20, 33]. Em nosso estudo, a heterogeneidade no
398 consumo de alimentos, associada às mudanças sazonais na dieta da maioria das espécies
399 (64,3%) e ao grande número de espécies onívoras (53,6%), indicam elevada plasticidade
400 trófica nas assembleias bentônicas estudadas. Onívoros e insetívoros exibem uma vasta gama
401 de recursos alimentares utilizados, indicando um comportamento alimentar oportunista.
402 Mesmo entre as espécies que não mudaram sazonalmente de categoria trófica (35,7%)
403 observou-se certo oportunismo, principalmente entre as insetívoras, que apresentaram vários
404 tipos de alimentos em seus conteúdos estomacais. Esta é uma característica da maioria dos
405 peixes da bacia amazônica, onde a produção dos recursos alimentares é modulada pelo ciclo
406 hidrológico e pelas características locais de paisagem, tais como tamanho de área inundável,
407 cobertura vegetal, etc. [33, 34]. Como exemplo, *Distocyclus conirostris* exibiu uma

408 predominância de larvas de Diptera na dieta, mas também consumiu detrito e zooplâncton, e
409 tanto os itens quanto suas proporções nos estômagos variaram entre os períodos amostrados.
410 Estudos anteriores indicam que populações dessa espécie, que habitam desde o fundo de canal
411 dos grandes rios até áreas marginais alagáveis [35], apresentam uma dieta bentofágica
412 bastante diversificada [36].

413 A variação sazonal na disponibilidade de recursos alimentares foi observada apenas para
414 alguns itens, como insetos terrestres, que apresentaram um aumento na disponibilidade
415 durante a enchente, e detrito na vazante. Esse resultado já era esperado, uma vez que durante a
416 enchente e cheia muitas espécies de peixes bentônicos podem migrar lateralmente para as
417 áreas alagadas (várzea), onde há maior disponibilidade de alimentos, inclusive insetos
418 terrestres [1,32], ou mesmo o consumo ocorrer no próprio canal, com o transporte proveniente
419 dessas áreas alagadas [9]. Já durante a vazante, com a retração do nível da água, ocorre o
420 carreamento de grande quantidade de detrito para o canal principal do rio [2]. Entretanto, o
421 aumento no consumo de detrito, considerado um item de baixo valor nutricional e de difícil
422 digestão [20], pode ter ocorrido em detrimento da menor oferta de outros itens alimentares
423 com maior valor nutricional, ou mesmo, devido ao consumo indireto, através da captura de
424 outros itens alimentares presente no substrato. Além disso, na região Amazônica detrito não é
425 um recurso limitante, principalmente em grandes rios de água branca [8], como o Purus,
426 sendo também um item frequente e abundante na dieta de peixes em rios tropicais [37,38].

427 A elevada plasticidade observada na dieta da maioria das espécies de peixes bentônicos
428 estudadas também pode ser inferida pela baixa seletividade sobre os itens consumidos, em
429 relação aos alimentos disponíveis. *Exallodontus aguanai* e *Sternarchella calhamazon*
430 apresentaram um grande número de itens consumidos com baixa frequência, mesmo para
431 aqueles com alta disponibilidade, o que pode ser um indicativo de que os itens consumidos
432 por essas espécies não foram predominantemente motivados pela preferência, e sim como

433 uma consequência do total de recursos alimentares disponíveis no ambiente. Isso indica que o
434 consumo dos alimentos pelas espécies parece ser mais fortemente influenciado pela sua
435 disponibilidade momentânea, do que pela procura seletiva de um determinado tipo de
436 alimento. Além disso, as espécies também utilizam os recursos distribuídos em “manchas”
437 (*patches*), e desta maneira, aproveitam as abundâncias locais de certos itens, até que os
438 alimentos consumidos diminuam, passando então para outras manchas com recursos
439 disponíveis [39].

440 A utilização de recursos autóctones (larvas de insetos aquáticos, zooplâncton e detrito)
441 pelas espécies de peixes bentônicos poderia ser explicada através da teoria do forrageamento
442 ótimo (OFT- *Optimal foraging theory*)[39], como já empregado em estudos com aves [40]
443 mamíferos [41], peixes [42], insetos [43], entre outros organismo [44]. De acordo com a OFT,
444 como os suprimentos de alimentos variam espacialmente, temporalmente e com relação à
445 qualidade dos itens alimentares, as espécies tendem a selecionar determinado recurso
446 alimentar através de uma relação custo-benefício em termos de energia. Nesse contexto, os
447 indivíduos podem aproveitar os itens disponíveis ou abundantes no ambiente, mesmo que não
448 seja o mais vantajoso em termos qualitativos, do que gastar energia à procura de outras fontes
449 alimentares, o que também os deixariam mais susceptíveis a predação [42].

450 O fato de muitas espécies de peixes possuírem larga tolerância a diferentes tipos de
451 habitats e certa plasticidade alimentar permite que elas partilhem os recursos disponíveis no
452 ambiente [3]. Isso poderia explicar a sobreposição de nicho observada entre *E. aguanai* e *S.*
453 *calhamazon* na vazante II, assim como com as outras três espécies analisadas em detalhe (*H.*
454 *morrissi*, *D. conirostris* e *P. blochii*). Uma vez que essas espécies forrageiam sobre o mesmo
455 tipo de substrato, é de se esperar que o oportunismo faça parte de suas táticas alimentares e
456 que essas espécies acabem consumindo os itens disponíveis, mas com diferentes frequências
457 [26]. Segundo Abrams [45], a sobreposição de nicho ocorre quando duas ou mais espécies

458 utilizam um mesmo recurso disponível no ambiente. Porém, se indivíduos que coexistem em
459 um dado ambiente aparentemente exploram os mesmos recursos, supõe-se que o fazem de
460 forma diferenciada, ou que os recursos não são limitantes [46,47]. Recentemente, Montaña e
461 Winemiller [48] sugeriram que a heterogeneidade de habitats poderia mediar a coexistência
462 de espécies quando as mesmas exploram um mesmo conjunto de recursos, mas de diferentes
463 formas.

464 Finalmente, o presente estudo também demonstra que informações sobre a dieta de
465 assembleias de peixes podem constituir importante ferramenta na análise de disponibilidade
466 de recursos alimentares. Isso é especialmente importante e conveniente em situações onde não
467 é possível obter amostras representativas e comparáveis da disponibilidade de alimentos para
468 uma ampla gama de espécies, com grande amplitude de nicho trófico [26-29], como é caso do
469 ambiente de fundo de rios.

470

471 **Conclusões**

472 Estudos sobre a estrutura trófica nos ecossistemas aquáticos são necessários tanto para o
473 fornecimento de informações sobre o seu funcionamento, quanto para a posterior verificação
474 de possíveis alterações provocadas por atividades antrópicas. Dados obtidos neste estudo
475 revelaram a importância (i) da entrada de matéria orgânica, proveniente das áreas alagadas
476 (várzeas), para o canal principal do rio; (ii) dos recursos autóctones, especialmente insetos
477 aquáticos, para a dieta das assembleias de peixes bentônicos; (iii) da predominância de
478 plasticidade trófica e onivoria das espécies, em função da disponibilidade sazonal dos itens
479 alimentares. Do ponto de vista metodológico, nossos estudos também revelaram que o método
480 indireto, através da dieta das assembleias de peixes, poderá ser utilizado em estudos futuros
481 que procurem entender a estrutura e estabilidade das comunidades biológicas através da
482 relação entre a disponibilidade e a estrutura trófica, especialmente em ambientes onde há

483 dificuldade de coleta de amostras direta e de forma significativa, como é o caso de ambiente
484 de fundo de canal de grandes rios.

485

486 **Agradecimentos**

487 C.D. agradece ao CNPq pela bolsa de doutorado e à CAPES (PDSE) pela bolsa de
488 doutorado sanduíche no exterior. C.P.D. e J.Z. agradecem ao CNPq (Universal 474421 /
489 2011-2) e FAPEAM (Universal Amazonas 021/2011) pelo financiamento do Projeto Peixes
490 Bentônicos. JZ recebe bolsa de produtividade científica do CNPq (processo 313183/2014-7).
491 A.E.M. agradece o apoio do ERC (BioTime 250.189) e da Royal Society.

492

493 **Referencias**

- 494 1. Goulding M. *The fishes and the forest: explorations in Amazonian natural history*.
495 University of California Press. 1980.
- 496 2. Junk WJ, Bayley PB, Sparks RE. 1989 The flood pulse concept in river-floodplain
497 systems. In: Dodge DP. *Proceedings of the International Large River Symposium. Can.*
498 *Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 1989, 106: 110-127.
- 499 3. Lowe-McConnell RH. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge:
500 Cambridge University Press; 1987.
- 501 4. Barthem RB, Goulding M. *The catfish connection: ecology, migration and conservation of*
502 *Amazon predators*. Columbia University Press; 1997.
- 503 5. Cox-Fernandes C. Lateral migration of fishes in Amazon floodplains. *Ecology of*
504 *Freshwater Fish*. 1997. doi: 10.1111/j.1600-0633.1997.tb00140.x
- 505 6. Winemiller KO, Jepsen DB. Effects of seasonality and fish movement on tropical river
506 food webs. *Journal of Fish Biology*. 1998. doi: 0022-1112/98/53A267+30

- 507 7. Cella-Ribeiro A, Assakawa LF, Torrente-Vilara G, Zuanon J, Leite RG, Doria C,
508 Duponchelle F. Temporal and spatial distribution of young *Brachyplatystoma* spp.
509 (Siluriformes: Pimelodidae) along the rapids stretch of the Madeira River (Brazil) before
510 the construction of two hydroelectric dams. *Journal of Fish Biology*. 2015.
511 doi:10.1111/jfb.12630.
- 512 8. Vannote R, Minshall GW, Cummins KW, Sedell JR, Cushing CE. The river continuum
513 concept. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*1980. 37: 130-137.
- 514 9. Lundberg JG, Lewis WM, Saunders JF, Mago-Leccia F. A Major Food Web Component
515 in the Orinoco River Channel: Evidence from Planktivorous Electric Fishes. *Science*.
516 1987. 237: 81-83.
- 517 10. Bayley PB, Petrere M Jr. Amazon fisheries: assessment methods, currents status and
518 management options. In: Dodeg DP. editors. *Proceedings of the large rives symposium*.
519 *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*1989. 106, 385-398.
- 520 11. Cox-Fernandes C, Podos J, Lundberg JG. Amazonian ecology: tributaries enhance the
521 diversity of electric fishes. *Science*. 2004. 305: 1960-1962.
- 522 12. Albert JS. *Species diversity and phylogenetic systematic of American knifefishes*
523 (*Gymnotiformes, Teleostei*). Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University
524 of Michigan. 2001. 190: 1-127.
- 525 13. Stewart JD, Ibarra M, Barriga-Salazar RE. Comparison of deep-river and sand-beach fish
526 assemblages in the Napo river basin, eastern Ecuador. *Copeia*. 2002.(2): 333-343.
- 527 14. Arrington DA, Winemiller KO. Dial changeover in sandbank fish assemblages in a
528 neotropical floodplain river. *Journal of Fish Biology*, 2003.63: 442-459.
- 529 15. Burgess WE. 1989. *An Atlas of Freshwater and Marine Catfishes: a preliminary survey of*
530 *the Siluriformes*. T.F.H. Publications, Neptune City. 784 pp
- 531 16. Nelson JS. 1994. *Fishes of the World*. Third ed. Wiley & Sons, Inc, USA. 600pp.

- 532 17. Uieda VS, Motta RL. Trophic organization and food web structure of southeastern
533 Brazilian streams: a review. *Acta Limnol. Bras.* 2007. 19: 15-30.
- 534 18. Winemiller KO. Factors driving temporal and spatial variation in aquatic floodplain food
535 web. In: Polis GA, Winemiller KO. *Food webs: integration of patterns and dynamics.*
536 Massachusetts: Kluwer Academic Publishers. 1996. p. 298-312.
- 537 19. Hoeinghaus DJ, Winemiller KO, Birnbaum JS. Local and regional determinants of stream
538 fish assemblage structure: inference based on taxonomic vs. functional group. *Journal of*
539 *Biogeography.* 2006. 1-14.
- 540 20. Abelha MCF, Agostinho AA, Goulart E. Plasticidade trófica em peixes de água doce. *Acta*
541 *Scientiarum,* 2001. 23(2): 425-434.
- 542 21. Marrero C. Notas preliminares acerca de la historia natural de los peces del Bajo Llano. I.
543 Comparacion de los habitos alimentarios de três especies de peces gymnotiformes en el
544 Rio Apure (Edo Apure, Venezuela). *Hydrobiol. Trop.* 1987. 20:57–63.
- 545 22. Goulding, M, Carvalho ML, Ferreira EG. 1988. *Rio Negro: Rich Life in Poor Water.* SPB
546 Academic Publishing. The Hague, Netherlands. 200 pp.
- 547 23. Kawakami E, Vazzoler G.. Método gráfico e estimativa de índice alimentar aplicado no
548 estudo de alimentação de peixes. *Bol. Inst. Oceanogr.* 1980. 29 (2): 205-207.
- 549 24. Brandimarte AL, Shimizu GY, Anaya M, Kuhlmann ML. Amostragem de invertebrados
550 bentônicos. In: *Amostragem em limnologia* (eds CEM Bicudo, DC BICUDO). Rio de
551 Janeiro, 2004. pp 213-230.
- 552 25. Sale P. Overlap in resource use and interspecific competition. *Oecologia.* 1974. 17:245–
553 256
- 554 26. Winemiller KO, Pianka ER. Organization in natural assemblages of desert lizards and
555 tropical fishes. *Ecol Monogr* 1990. 60:27–55
- 556 27. Winemiller KO, Kelso-Winemiller LC. Comparative ecology of catfishes of the Upper

- 557 Zambezi River floodplain. *J Fish Biol.* 1996. 49:1043–1061
- 558 28. Gaspar da Luz KD, Abujanra F, Agostinho AA, Gomes LC. Caracterização trófica da
559 ictiofauna de três lagoas da planície aluvial do alto rio Paraná, Brasil. *Acta Sci.* 2001.
560 23(2): 401–407.
- 561 29. Röpke CP, Ferreira E, Zuanon J. Seasonal changes in the use of feeding resources by fish
562 in stands of aquatic macrophytes in an Amazonian floodplain, Brazil. *Environ. Biol. Fish*
563 2014. **97** (4): 401-414. doi:10.1007/s10641-013-0160-4
- 564 30. Lechowich M. The sampling characteristics of electivity indices. *Oecologia* 1982. 52:22–
565 30
- 566 31. Gotelli NJ, Ellison AM. 2013 EcoSimR. Version 1.00.
567 <http://www.uvm.edu/~ngotelli/EcoSim/EcoSim.html>
- 568 32. Thomé-Souza MJF, Chao NL. Spatial and temporal variation of benthic fish assemblages
569 during the extreme drought of 1997-98 (El Niño) in the middle rio Negro, Amazônia,
570 Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 2004. 2(3): 127-136.
- 571 33. Mortillaro JM, Pouilly M, Wach M, Freitas CEC, Abril G, Meziane T. Trophic
572 opportunism of central Amazon floodplain fish. *Freshw. Biol.* 2015.
573 doi:10.1111/fwb.12598
- 574 34. Claro-Jr L, Ferreira E, Zuanon J, Araujo-Lima C. O efeito da floresta alagada na
575 alimentação de três espécies de peixes onívoros em lagos de várzea da Amazônia Central,
576 Brasil. *Acta Amazonica*, 2004. 34 (1): 133 – 137.
- 577 35. Crampton WGR. Diversity and adaptation in deep- channel Neotropical electric fishes, p.
578 283–339. In: *Fish Life in Special Environments*. P. Sebert, D. W. Onyango, and B. G.
579 Kapoor (eds.). Science Publishers, Inc., Enfield, New Hampshire. 2007.
- 580 36. Barletta M, Blaber SJM. Comparison of fish assemblages and guilds in tropical habitats of
581 the Embely (Indo-West Pacific) and Caeté (western Atlantic) estuaries. *Bulletin of*

- 582 *Marine Science*, 2007. 80:647–680.
- 583 37. Bowen SH. Detritivory in neotropical fish communities. *Env. Biol. Fish*, 1984. 9: 137-
584 144.
- 585 38. Winemiller KO. The structural and functional aspects of fish diversity. *Bull. Fr. Peche*
586 *Piscic.* 1995. 337/338/339:23–45.
- 587 39. MacArthur RH, Pianka ER. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*
588 1966.100, 603-609.
- 589 40. Kacelnik A. Central place foraging in starlings (*Sturnus vulgaris*). I. Patch residence
590 time. *Journal of Animal Ecology*, 1984. 53: 283–300
- 591 41. Kie JC. Optimal foraging and risk of predation: Effects on behavior and social structure
592 in ungulates. *Journal of Mammalogy* 1999. 80, 1114-1129.
- 593 42. Gerking SD. *Feeding ecology of fish*. Academic Press. 1994. 416 p.
- 594 43. Townsend CR. Individual, Population, Community, and Ecosystem Consequences of a
595 Fish Invader in New Zealand Streams. *Conservation Biology*, 2003. 17, 38-47.
- 596 44. Sih A, Christense B. Optimal diet theory: when does it work, and when and why does it
597 fail? *Animal Behaviour*, 2001. 61, 379-390.
- 598 45. Abrams P. Some comments on measuring niche overlap. *Ecology*. 1980. 61(1): 44- 49.
- 599 46. Margalef R. *Ecologia*. 1986 Barcelona. Omega Ediciones. 951p.
- 600 47. Pianka ER. *Evolutionary ecology*. New York, Harper Collins College. 1994. 416p.
- 601 48. Montaña CG, Winemiller KO. Local-scale habitat influences morphological diversity of
602 species assemblages of cichlid fishes in a tropical floodplain river. *Ecology of Freshwater*
603 *Fish*, 2010. 19: 216 – 227.

604 Tabela S1. Número de exemplares com estômagos analisados (N), seguido pelo número de estômagos vazios (entre parênteses); e variação no comprimento padrão (cm) das 28 espécies de peixes bentônicas analisadas por período sazonal no rio Purus.

	VAZANTE I		ENCHENTE I		VAZANTE II		ENCHENTE II	
	N	CP (cm)	N	CP (cm)	N	CP (cm)	N	CP(cm)
SILURIFORMES								
PIMELODIDADE								
<i>Exallodontus aguanai</i> (Eag)	10	8,6 - 9,5	10	5 - 9,6	10	7,4-9,9	15	7,5 - 10
<i>Pimelodus blochii</i> (Pbl)	35 (10)	4,4 - 7,7	4	3,6 - 4,9	49 (18)	6,6-9,2	-	-
<i>Pimelodina flavipinnis</i> (Pfl)	10	13,5 - 16	-	-	10 (3)	16-21	-	-
<i>Pimelodus</i> sp. (Psp)	12 (1)	8,9 - 10	-	-	11 (1)	9,9-13	-	-
HEPTAPTERIDAE								
<i>Mastiglanis asopos</i> (Mas)	13 (1)	4,3 - 5,7	-	-	11 (1)	4,8-6,4	-	-
DORADIDAE								
<i>Doras fimbriatus</i> (Dfi)	10	4,9 - 5,6	-	-	8	3,9 - 6,5	-	-
<i>Hemidoras morrisi</i> (Hmo)	31 (1)	6 - 9,9	9 (1)	4,1 - 5,9	30	4,7 - 7,2	-	-
<i>Hemidoras stenopeltis</i> (Hst)	30	3,4 - 8,6	-	-	30	5,1 - 6,9	-	-
<i>Pterodoras granulosus</i> (Pgr)	30	7 - 9,5	-	-	16	5,7 - 11,6	-	-
<i>Trachydoras nattereri</i> (Tna)	10	4,1 - 4,4	-	-	10	3,4 - 4,6	-	-
<i>Trachydoras</i> sp. (Tsp)	32 (2)	5 - 6,7	-	-	30	5,4 - 6,7	-	-
<i>Trachydoras steindachneri</i> (Tst)	10	5 - 5,6	-	-	10	4,6 - 5,6	-	-

AUCHENIPTERIDAE

<i>Tympanopleura brevis</i> (Tbr)	10	5 -5,5	-	-	10	5,6 - 6,4	-	-
-----------------------------------	----	--------	---	---	----	-----------	---	---

GYMNOTIFORMES

APTERONOTIDAE

<i>Adontosternarchus balaenops</i> (Aba)	10	12,5 - 14,5	-	-	10	12,5 - 14,8	-	-
<i>Adontosternarchus clarkae</i> (Acl)	27	6,3 - 9,4	-	-	30	7,2 - 9,6	-	-
<i>Adontosternarchus duartei</i> (Adu)	30	8,6 - 10,9	-	-	30	9,2 - 11,8	-	-
<i>Adontosternarchus nebulosus</i> (Ane)	10	6 - 7,5	-	-	12 (2)	7,1 - 8,3	-	-
<i>Apteronotus bonapartii</i> (Abo)	10	12 - 16	-	-	7	23,1 - 28,7	-	-
<i>Compsaraia cf. compsa</i> (Cco)	10	8 -14	-	-	10	8,5 - 10,6	-	-
<i>Sternarchella calhamazon</i> (Sca)	27	8,1 - 12,7	28	5,5 - 8,0	30	8,3 - 12,7	19	10-13
<i>Sternarchella schotti</i> (Ssc)	10	9,5 - 14	-	-	10	12,1 - 14,4	-	-
<i>Sternarchogiton nattereri</i> (Sna)	30	10,5 - 16	-	-	30	11,9 - 17,7	-	-
<i>Sternarchorhamphus muelleri</i> (Smu)	5	17,5 - 20	-	-	8	20,1 - 23,9	-	-

STERNOPYGIDAE

<i>Distocyclus conirostris</i> (Dco)	18 (8)	10,5 - 16	8 (5)	7,5 - 12	10	11,6 - 14,7	-	-
<i>Eigenmannia macrops</i> (Ema)	30	7 - 9,5	-	-	30	8,1 - 10,8	-	-
<i>Rhabdolichops cf. eastwardi</i> (Rea)	10	7,5 - 9,5	-	-	12	9,6 - 13,1	-	-
<i>Rhabdolichops electrogrammus</i> (Rel)	10	10,5 - 13	-	-	11	10,6 - 14,2	-	-

HIPOPOMIDAE

Steatogenys elegans (Sel)

17 (7)

9,9 - 11

-

-

12 (2)

10 - 12,5

-

-

TOTAL**497 (30)****59 (6)****487 (27)****34**

606

607

608

609

610

611

612

613

614

615

616

617

618

619 Tabela S2. Valores de Índice alimentar (I_{Ai}) por espécie (legenda das espécies, Tabela S1) e período sazonal. Em **negrito**, os maiores valores de
620 I_{Ai} utilizados para categorização trófica. Legenda das categorias tróficas: onívora (ONI), herbívora (HER), insetívora (INS), zooplânctívora
621 (ZOO), detritívora (DET), piscívora (PIS) e invertívora (INV). Legenda dos itens alimentares: DI = Diptera; EP= Ephemeroptera; TR=
622 Trichoptera; OIA= Outros insetos aquáticos; ISA= Insetos semiaquáticos; IT= Insetos terrestres; OS= Ostracoda; CO= Conchostraca; CB=
623 Cladocera bentônico; OMB= Outros microcrustáceos bentônicos; CA= camarão; ZO= Zooplâncton; MV= Material vegetal; AP= Algas
624 perifíticas; DE= Detrito; PE= Peixe; OIN= Outros invertebrados.

PERÍODO	ESPÉCIES	Insetos aquáticos						Microcrustáceos bentônicos											
		DI	EP	TR	OIA	ISA	IT	OS	CO	CB	OMB	CA	ZO	MV	AP	DE	PE	OIN	
VAZI	Eag (ONI)	2,80	0,66	3,44	0,56	2,66	0,74	0,32							44,83	38,82	5,03	0,13	
	Pbl (ZOO)	12,88	3,36											81,81	1,95				
	Pfl (HER)	4,49	0,12	1,74				2,93						0,01	72,26	17,24	1,05	0,16	
	Psp (HER)	3,26	1,56	5,60	1,48	0,30		0,02						0,07	65,96	16,13	2,64	2,98	
	Mas (ONI)	28,91	10,85	13,37										21,51	0,61	21,51		3,24	
	Dfi (ONI)	1,02	3,32			0,21		1,37						5,82	41,29	0,34	46,62		
	Hmo (ONI)	48,58		2,08	0,02	0,01	0,01	15,60	0,15					1,04	13,42		18,98	0,10	
	Hst (HER)	6,16	2,02	1,41		0,49		6,82						2,24	54,06	0,06	26,47	0,01	0,26
	Pgr (HER)	1,05	4,48		0,27		0,52	0,02							73,17	0,27	16,85	3,30	0,07
	Tna (ONI)	41,32		0,47				0,11						2,81	17,49	0,15	35,55		2,11
	Tsp (ONI)	28,94	0,05	5,35		0,44		20,23						0,36	27,36	0,06	16,90	0,06	0,25
	Tst (ONI)	20,37	0,05	1,07	0,16	2,35		27,90						0,01	28,68	0,12	19,17	0,12	
	Tbr (ZOO)	25,80	4,79		0,03			0,01						53,94	0,68		0,59	2,79	11,37

	Aba (ONI)	20,34	6,13		1,65			0,16	0,06		21,74	44,62	5,30			
	Acl (ONI)	22,93		2,77	0,22	0,01	0,02	5,73			2,82	48,70	0,15	15,68	0,95	
	Adu (INS)	56,64	0,22	3,16	2,44			0,24			1,99	30,24	2,65		2,42	
	Ane (ONI)	38,61		26,99	0,35			0,07			2,24	31,75				
	Abo (INS)	27,38	45,25	9,94				0,40				4,05	0,07	0,07	12,84	
	Cco (INS)	54,80	10,02	13,68	0,02			3,15	0,14	0,07	6,77	1,07	9,99		0,29	
	Sca (INS)	54,43	9,82	1,17	2,85			1,42	0,01		0,01	13,88	2,28	5,55	3,72	4,86
	Ssc (HER)	11,09	0,10	0,32	0,96			0,16			0,22	60,10			27,05	
	Sna (ONI)	11,27	0,97	26,78	0,34			0,33	0,09		1,82	35,34	0,17	22,77	0,05	0,06
	Smu (INS)	91,30	1,99		0,11			0,17				4,89	1,55			
	Dco (INS)	73,05	2,21					0,55	0,01		16,74	1,53	5,91			
	Ema (INS)	38,88	35,33	9,15	0,11	0,30		4,14	0,02		7,68	1,13			3,25	
	Rea (ZOO)	8,24	0,70		6,34			6,60		0,04	76,44	1,64				
	Rel (ZOO)	26,72		2,59	0,32			1,89		0,13	60,61	7,68			0,06	
	Sel (INS)	54,48	2,23	5,40	2,21	0,17	0,17	0,34			1,46	18,63	14,73	0,17		
ENC I	Eag (INS)	13,39		0,48	50,47			1,64	0,01			29,36	4,64			
	Pbl (INS)	77,51			6,69			0,14	3,97			2,79	2,79	0,28	5,85	
	Hmo (INS)	52,15	1,09	6,64	4,21	0,21	0,85	19,58	0,75		1,23	2,09	2,14	0,59	8,46	
	Sca (INS)	52,81	19,09	4,88	2,76	0,16		9,07	5,45		0,02	2,67	0,02	2,04	1,01	
	Dco (INS)	71,29						0,63	0,18				27,89			
VAZ II	Eag (ONI)	20,98	12,99	0,12	3,69	1,11	0,06	0,04	0,10		8,22	36,93	13,09	1,55	1,11	
	Pbl (INS)	0,08	20,72		51,47	0,35	0,28	0,04			0,04	14,82	0,01	10,89	0,77	0,54

Pfl (HER)	0,16	0,65	10,16	0,32	0,32	2,74	0,48	0,10		0,26	64,47	20,33			
Psp (HER)	3,10	19,16	0,05	0,20	0,25	0,01	0,01	0,01		2,17	50,96	20,50	3,08	0,50	
Mas (INS)	65,96	2,77	8,79							4,65		17,84			
Dfi (HER)	7,86	0,60	7,55							0,16	65,21	0,22	18,22	0,09	0,09
Hmo (INS)	25,15	55,57	1,00	0,05			2,95			0,19	3,97	9,51	0,03	1,57	
Hst (ONI)	4,35	8,57	4,81	2,02	1,02		18,07			0,48	26,90	31,45	0,07	2,28	
Pgr (HER)	1,55	3,13	0,69	0,08	0,11					0,27	69,06	0,01	24,95	0,06	0,09
Tna (DET)	19,03	0,01	15,45				0,07			0,41	5,53	0,39	58,10	0,07	0,94
Tsp (ONI)	11,76	0,52	0,60	0,02			5,23			0,41	19,22	0,02	42,73		19,48
Tst (ONI)	0,69	0,01					12,87	1,29		1,26	23,02	49,27	0,07	11,52	
Tbr (ZOO)	4,22						0,54			94,68	0,16	0,30	0,03	0,06	
Aba (INS)	62,69	1,08					1,40			6,51	0,22	26,37	0,72	1,01	
Acl (DET)	2,94	1,25	0,39	0,03			4,30			2,52	19,25	65,54		3,79	
Adu (DET)	0,45	0,02		0,63						0,67	28,06	0,03	70,14		
Ane (ONI)	15,30	0,30	0,08							19,40	22,73	0,05	36,87	5,28	
Abo (INS)	32,88	19,40	41,81				0,45				0,95	3,38		1,13	
Cco (ONI)	40,23	3,57	6,23				8,47			15,07	6,87	19,03		0,52	
Sca (INV)	33,32	2,66	2,08	0,28			2,93			39,37	3,80	15,25	0,31		
Ssc (PIS)	29,02	4,42	0,19	3,54			0,23		6,88	0,56	2,80		52	0,37	
Sna (INS)	34,48	1,08	26,94	0,10	0,05		0,21			1,45	13,21	22,36	0,03	0,09	
Smu (INS)	81,66						1,66				16,47	0,10		0,10	
Dco (INS)	94,78			0,02			3,05			0,90		1,20	0,04		

	Ema (INV)	12,00	16,12	22,67	2,48	0,12	0,34			24,60	0,04	20,56	0,01	1,05	
	Rea (INV)	12,15	3,65			0,02	16,25	15,8		47,41		0,08	1,56	3,06	
	Rel (ONI)	10,52	0,03		0,27		1,14	0,14		49,67	7,40	30,84			
	Sel (ONI)	2,01	0,67	13,38	1,34			2,01	6,69	31,77	2,01	40,13			
ENC II	Eag (INS)	8,27		1,50	17,52	0,03	52,53			0,01	15,45	0,30	0,53	3,70	0,18
	Sca (INS)	62,35	0,48	1,23	12,09		0,08	0,33		1,31	13,81	0,51	7,79	0,03	

626 **Tabela S3.** Resultado das análises de correlação utilizando os valores de IA_i para cada item consumido por espécie e período e o seu respectivo
 627 valor de disponibilidade (D) pelo método indireto (% dos itens presentes na dieta das assembleias de peixes).

Espécies	VAZANTE I		ENCHENTE I		VAZANTE II		ENCHENTE II	
	R2	P	R2	P	R2	P	R2	P
<i>E. aguanai</i>	0,28	0,04	0,86	<0,001	0,77	<0,001	0,44	0,02
<i>S. calhamazon</i>	0,67	<0,001	0,99	<0,001	0,58	0,004	0,82	<0,001

628

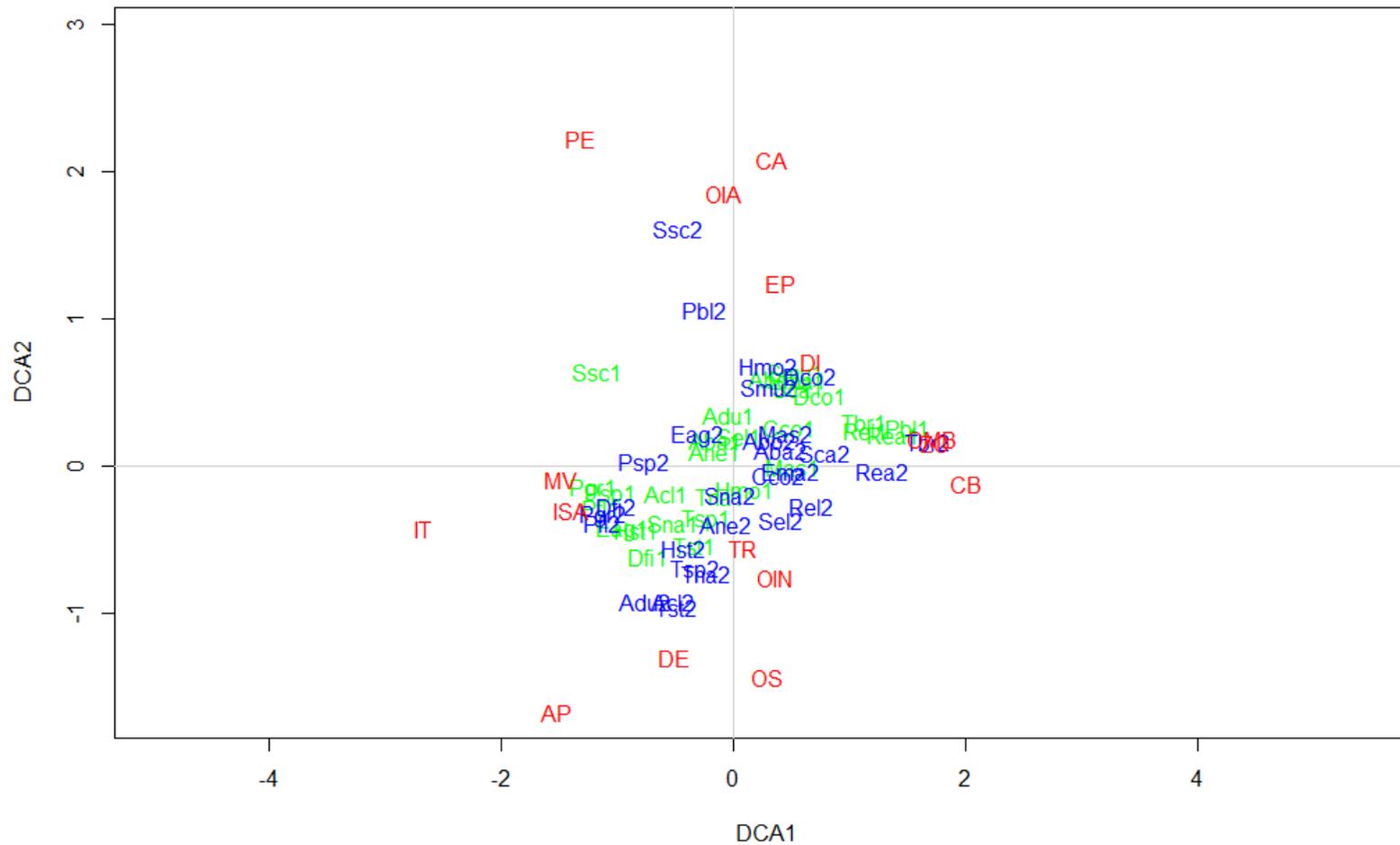
629

630 **Tabela S4.** Resultado das análises de correlação utilizando os valores de IA_i para cada item consumido por espécie e período e o seu respectivo
 631 item disponível nas amostras planctônicas (P) e bentônicas (B).

Espécies	VAZANTE I				ENCHENTE I				VAZANTE II				ENCHENTE II			
	P		B		P		B		P		B		P		B	
	R2	P	R2	P	R2	P	R2	P	R2	P	R2	P	R2	P	R2	P
<i>E. aguanai</i>	0,02	0,47	0,04	0,65	0,04	0,64	0,04	0,66	0,001	0,32	0,03	0,61	0,02	0,5	0,03	0,53
<i>S. calhamazon</i>	0,05	0,91	0,05	0,78	0,05	0,89	0,04	0,65	0,04	0,65	0,04	0,71	0,04	0,64	0,04	0,59

632

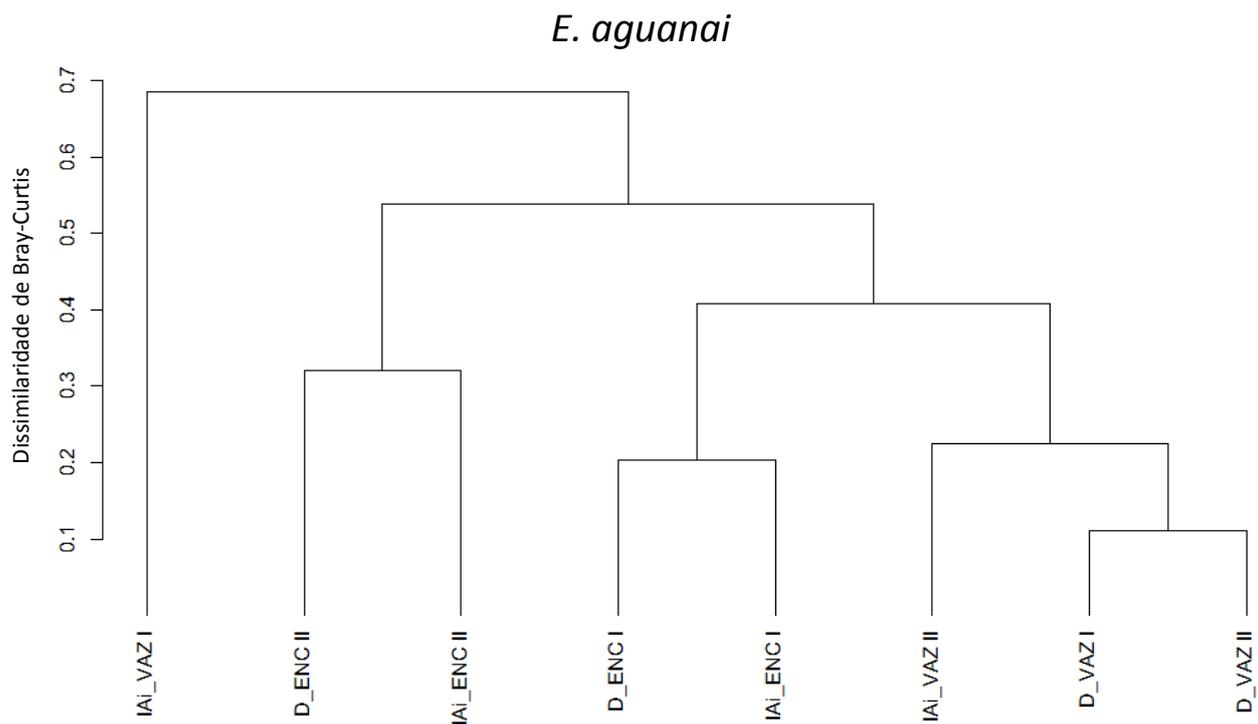
633



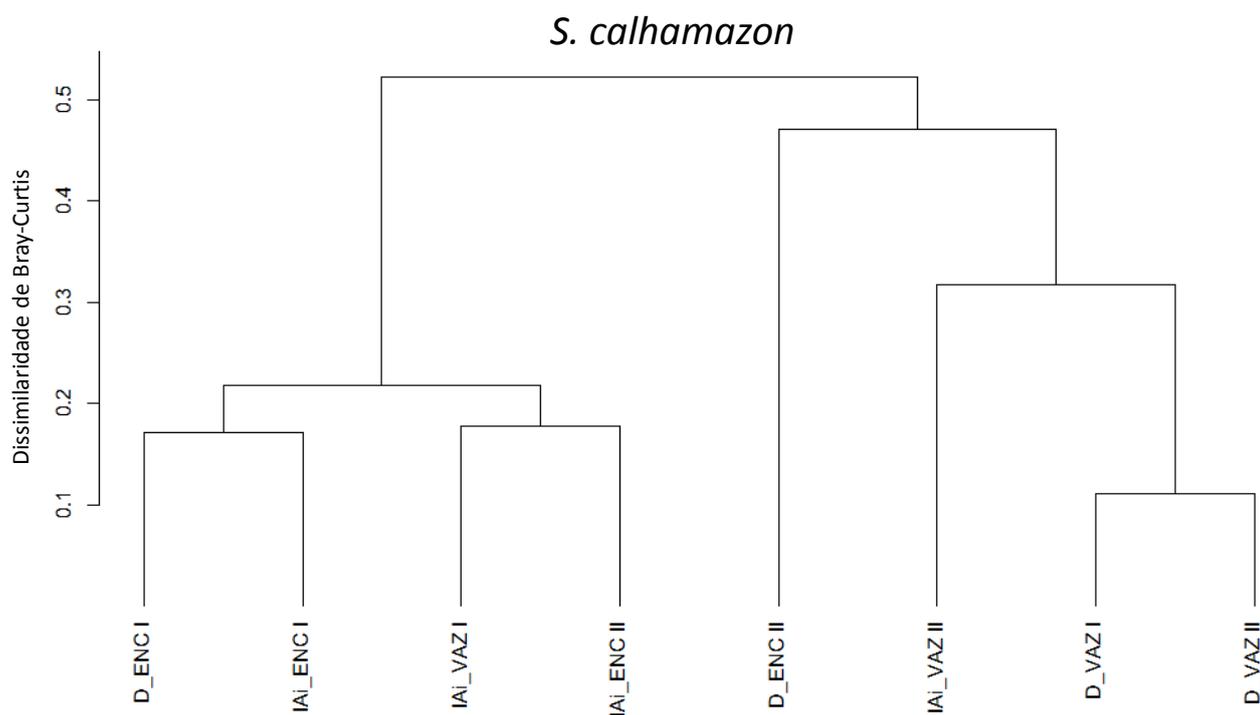
634

635 **Figura S1.** Análise de ordenação (DCA) com base nos valores de I_{Ai} para os itens alimentares consumidos pelas espécies de peixes bentônicos
 636 do rio Purus nos períodos de vazante 1 (verde) e 2 (azul). (Legenda para as espécies na Tabela S1, e para os itens alimentares na Tabela S2).

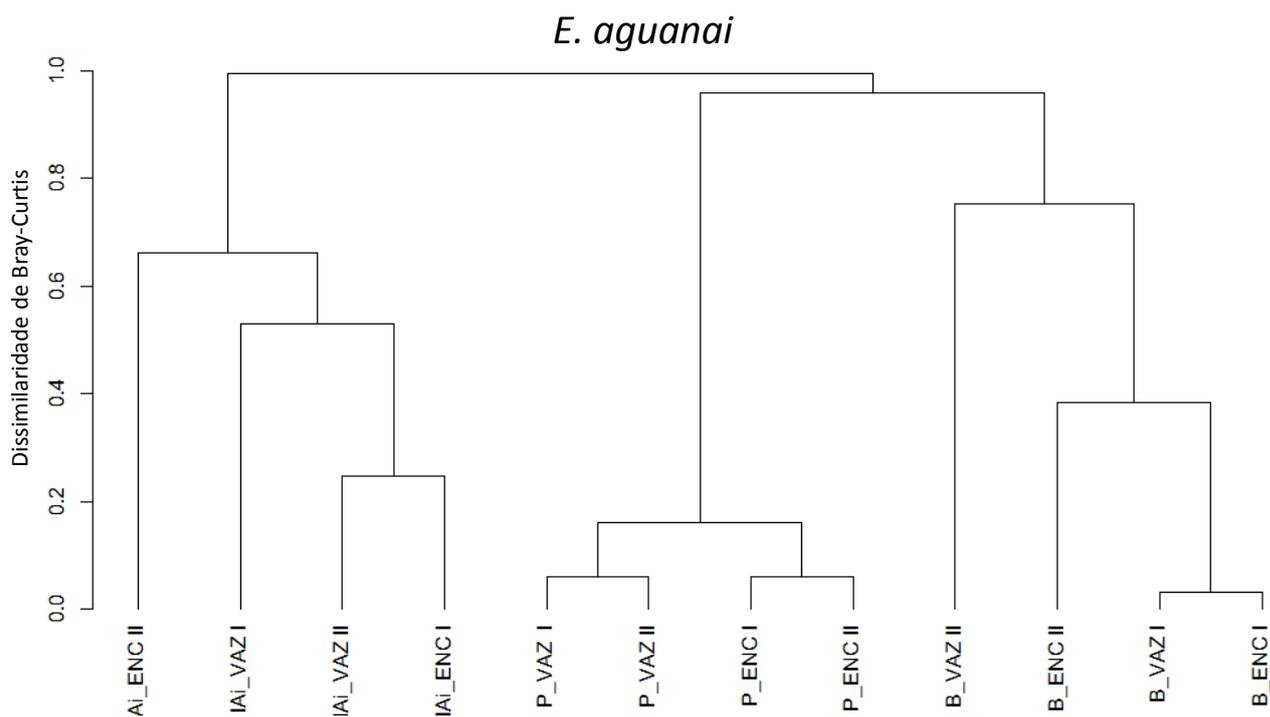
637



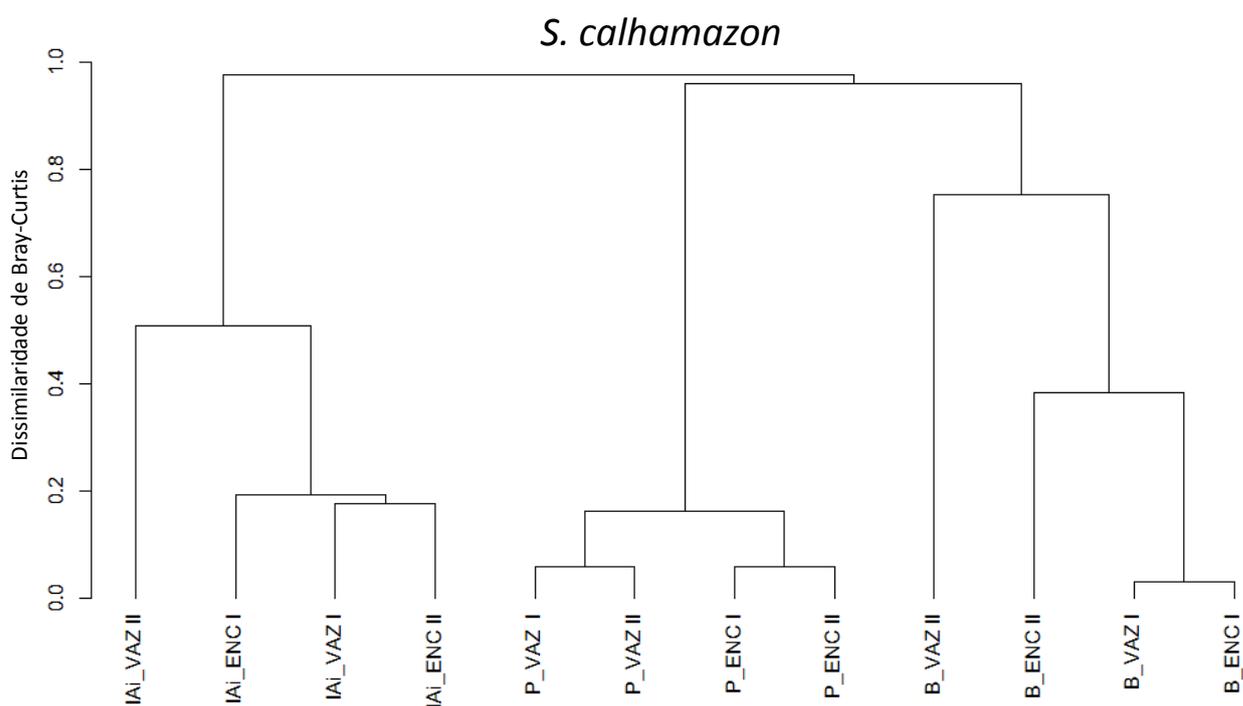
638



639 **Figura S2.** Análise de agrupamento utilizando o método indireto para composição da dieta e
 640 disponibilidade de alimento por período sazonal para *E. aguanai* (em cima) e *S. calhamazon*
 641 (embaixo). Legenda: IAI = valores de Índice alimentar dos itens consumidos por essas
 642 espécies; D = itens disponíveis com base na dieta das assembleias de peixes; e os respectivos
 643 períodos de vazante (VAZ I e VAZ II) e enchente (ENC I e ENC II).



644

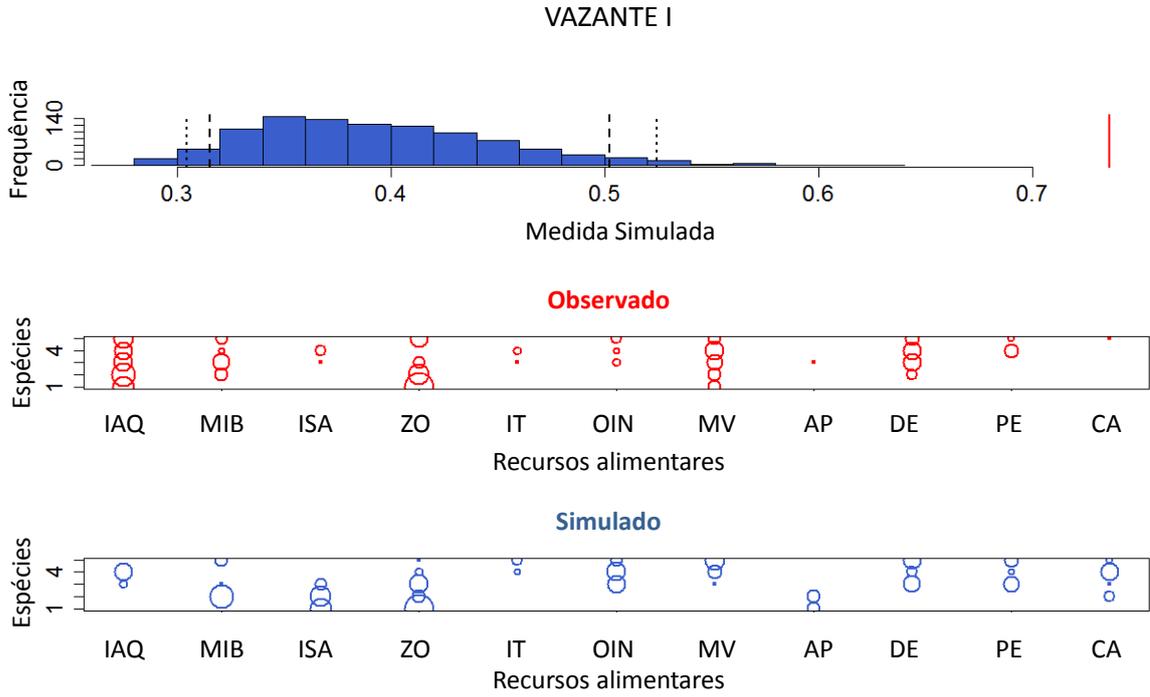


645

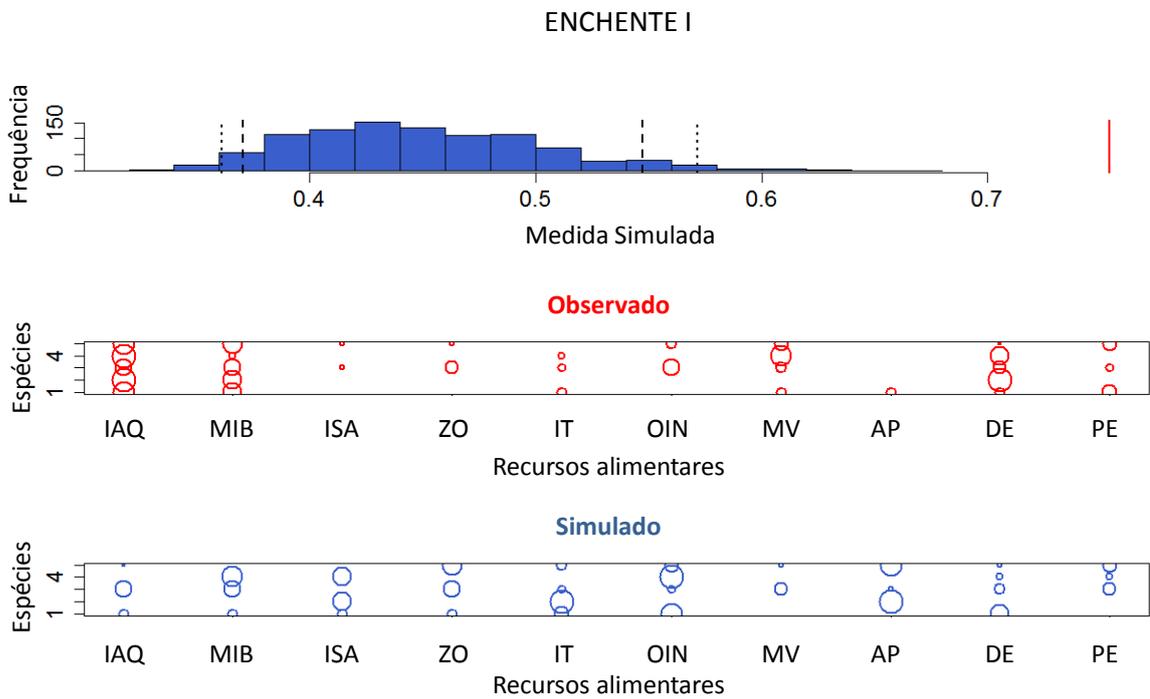
646 **Figura S3.** Análise de agrupamento utilizando o método direto para composição da dieta e
 647 disponibilidade de alimento por período sazonal para *E. aguanai* (em cima) e *S. calhamazon*
 648 (embaixo). Legendas: IAi = Índice alimentar dos itens consumidos por essas espécies; P =
 649 itens disponíveis nas amostras planctônicas; B= itens disponíveis nas amostras bentônicas; e
 650 os respectivos períodos de vazante (VAZ I e VAZ II) e enchente (ENC I e ENC II).

651

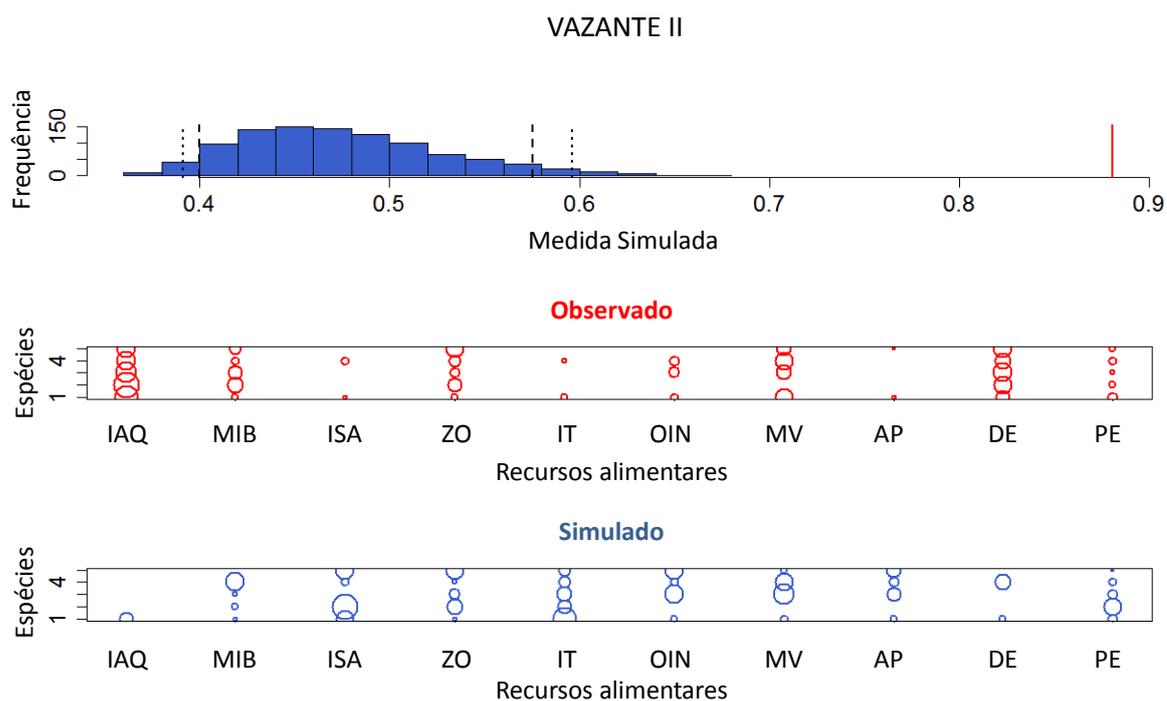
652



653



654



655

656 **Figura S4.** Análise de sobreposição de nicho utilizando as espécies que ocorreram em pelo
 657 menos três períodos amostrais: 1. *S. calhamazon*; 2. *E. aguanai*; 3. *H. morrisi*; 4. *D.*
 658 *conirostris* e 5. *P. blochii*. Legenda dos recursos alimentares: IAQ = Insetos aquáticos; MIB=
 659 Microcrustaceos bentônicos; ISA= Insetos semiaquáticos; ZO= Zooplâncton; IT= Insetos
 660 terrestres; OIN= Outros invertebrados; MV=Material vegetal; AP=Algas perifíticas; DE=
 661 Detrito; PE= Peixe; CA= Camarão.

662

Síntese

Nesta tese procurei verificar a variação espaço-temporal e estrutura trófica das assembleias de peixes bentônicos no baixo rio Purus. No capítulo 1, avaliei a diferença espaço-temporal na composição, abundância e diversidade das assembleias de peixes bentônicos. No capítulo 2, procurei avaliar também diferença espaço-temporal na riqueza de espécies e a existência de relações entre a composição dessas assembleias e as variáveis ambientais. Também foi avaliado nesse capítulo, parâmetros da comunidade, como composição, abundância e diversidade utilizando métodos analíticos distintos do capítulo 1. Por fim, no capítulo 3, enfoquei no estudo da dieta das espécies de peixes bentônicos, combinando com dados de disponibilidade de recursos alimentares, para verificar possíveis mudanças sazonais na estrutura trófica dessas assembleias.

Apesar das assembleias de peixes bentônicos serem consideradas mais estáveis temporalmente, quando comparadas às que ocupam outros habitats aquáticos (*e. g.* as planícies alagáveis; Matthews, 1998), nossos estudos no baixo rio Purus mostraram que essas assembleias sofrem uma maior influência da variação temporal do que espacial (longitudinalmente) na sua composição, abundância, riqueza e diversidade (capítulo 2). Além disso, variações sazonais na composição de espécies e na distribuição de abundância das espécies (SADs) poderiam ser explicadas, ao menos em parte, por diferenças espaciais no uso do habitat durante os períodos de vazante e enchente, mantendo, portanto, níveis elevados de diversidade (capítulo 1). Por fim, dados de dieta revelaram a importância de recursos autóctones na dieta dos peixes bentônicos, especialmente insetos aquáticos, assim como a resposta à disponibilidade sazonal dos itens alimentares através da plasticidade trófica e onivoria das espécies (capítulo 3). Esse conjunto de resultados indica a importância de ambientes sazonalmente alagados (várzeas) para várias espécies que habitam o fundo de canal de rios, com um importante papel na manutenção da diversidade de comunidades bentônicas,

uma vez que o input de recursos para o canal principal, caracterizado pela baixa produtividade primária autóctone, pode ocorrer através do pulso de inundação e/ou mesmo ao longo do contínuo fluvial.

No nosso desenho amostral, apesar de não nos possibilitar avaliar a variação espacial entre o canal e as áreas adjacentes alagadas (período de enchente), o fato de termos feito coletas em transectos paralelos à margem, em diferentes profundidades no canal principal do rio, já é um indicativo de que esse deslocamento lateral da ictiofauna bentônica parece acontecer acompanhando a subida e descida das águas. A importância de itens autóctones na dieta das espécies de peixes acaba reforçando essa relação do rio com a área lateral adjacente, uma vez que tiveram como itens principais na dieta, larvas de insetos aquáticos bentônicos, que utilizam a matéria orgânica proveniente da vegetação ripária (alóctone) como base de sua cadeia alimentar. Por isso, como perspectivas para trabalhos futuros, poderiam ser incluídos nesses estudos um delineamento amostral capaz de verificar as origens dos recursos, se é predominantemente produção local e lateral (coletas diretamente no ambiente de várzea/coletas com variação nictemeral), o que endossaria a importância das várzeas e igapós, ou se o recurso têm origens na bacia de captação e o rio servindo como um “ralo”, o que endossa a importância da espiral de nutrientes. Essas informações seriam importantes para esclarecermos algumas dúvidas que ainda ficaram nesse trabalho e entendermos mais claramente a maneira como se dá a manutenção dessas assembleias e diversidade local.

Referências bibliográficas

- Albert, J. S. 2001. *Species diversity and phylogenetic systematics of American knifefishes (Gymnotiformes, Teleostei)*. Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan, 190: 1-127.
- Araújo-Lima, C. A. R. M. & Oliveira E. C. 1998. Transport of larval fish in the Amazon. *Journal of Fish Biology*, 53(A): 297-306.
- Arbeláez F.; Duivenvoorden J. F. & Maldonado-Ocampo J. A. 2008. Geological differentiation explains diversity and composition of fish communities in upland streams in the southern Amazon of Colombia. *Journal of Tropical Ecology*, 24:505-515.
- Arrington, D. A. & Winemiller K. O. 2003. Diel changeover in sandbank fish assemblages in a neotropical floodplain river. *Journal of Fish Biology*, 63: 442-459.
- Barletta, M. 1995. Estudos da comunidade de peixes bentônicos em três áreas do canal principal, próximas à confluência dos Rios Negros e Solimões - Amazonas (Amazônia Central - Brasil). Dissertação de Mestrado, INPA/UFAM, Manaus, 112p.
- Barthem, R. B.; Ribeiro, M. C. L. B.; Petrere, M. JR. 1991. Life strategies of some long-distance migratory catfish in relation to hydroelectric dams in the Amazon basin. *Biological Conservation Essex*, 55: 339-345.
- Barthem, R. B. & Goulding, M. 1997. *The catfish connection: ecology, migration and conservation of Amazon predators*. Columbia University Press, New York, USA. 144 pp.
- Bayley, P. B. 1989. Aquatic and environments in the Amazon basin, with an analysis of carbon sources, fish production and yield. In: Dodeg D. P. (Ed.) *Proceedings of the*

large rives symposium. Canadian Especial Publication of Fisheries and Aquatic Sciences, 106, Ottawa, p. 399-408.

Bayley, P. B. & Petrere, M. Jr. 1989. Amazon fisheries: assessment methods, currents status and management options. *In: Dodeg D. P. (Ed.) Proceedings of the large rives symposium*. Canadian Especial Publication of Fisheries and Aquatic Sciences, 106, Ottawa, p. 385-398.

Buckup, P. A.; Menezes, N. A.; Ghazzi, M. S. (eds.). 2007. *Catálogo das Espécies de Peixes de Água Doce do Brasil*. Rio de Janeiro, Museu Nacional, Série Livros, 23, 195p.

Cox-Fernandes, C. 1995. Diversity, distribution and community structure of electric fishes (Gymnotiformes) in the channels of Amazon River System, Brazil. Ph.D. Theses Duke University, Durham, 394 pp.

Cox-Fernandes, C. 1997. Lateral migration of fishes in Amazon floodplains. *Ecology of Freshwater Fish*, 6: 36-44.

Cox-Fernandes, C. 1999. Detrended Canonical Correspondence Analysis (DCCA) of electric fish assemblages in the Amazon. *In: Val, A. L.; Almeida-Val, V. M. F. (Eds.) Biology of Tropical Fishes*. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. p. 21-39.

Cox-Fernandes, C.; Podos, J.; Lundberg, J.G. 2004. Amazonian ecology: tributaries enhance the diversity of electric fishes. *Science*, 305: 1960-1962.

Dornelas, M.; Magurran, A. E.; Buckland, S. T.; Chao, A.; Chazdon, R. L.; Colwell, R. K.; Curtis, T.; Gaston, K. J.; Gotelli, N. J.; Kosnik, M. A.; McGill, B.; McCune, J. L.; Morlon, H.; Mumby, P. J.; Øvreas, L.; Studeny, A. & Vellend, M. 2013. Quantifying temporal change in biodiversity: challenges and opportunities. *Proceedings of the Royal Society, Biological Science*, 280.

- Ferreira, E. J. G.; Zuanon, J. A. S.; Santos, G. M. 1998. *Peixes Comerciais do Médio Amazonas: região de Santarém, Pará*. Edições IBAMA, Brasília. 214p.
- Ferreira, E. J. G., Zuanon, J. A. S., Fosberg, B., Goulding, M.; Briglia-Ferreira, S. R. 2007. *Rio Branco. Peixes, Ecologia e Conservação de Roraima*. Amazon Conservation Association (ACA), Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Sociedade Civil Mamirauá, 201pp.
- Fisher, T. R. 1979. Plankton and primary production in aquatic systems of the central Amazon Basin. *Comp. Biochem. Physiol.* 62A: 31-38.
- Galacatos, K.; Stewart, D. J. & Ibarra, M. 1996. Fish community patterns of lagoons and associated tributaries in the Ecuadorian Amazon. *Copeia* 4:875–894.
- Goulding, M.; Barthem, R.; Ferreira, E. 2003. *The Smithsonian atlas of the Amazon*. Smithsonian Books, Washington. 253p.
- Guégan, J.-F., Lek, S. & Oberdorff, T. (1998) Energy availability and habitat heterogeneity predict global riverine fish diversity. *Nature*, 391, 382–384.
- Helfman, G. S.; Collette, B. B.; Facey, D. E. 1997. *The diversity of fishes*. Blackwell Science, Malden, Massachusetts.
- Henderson, P. A. & Walker, I. 1990. Spatial organization population density of the fish community of the litter banks within a central Amazonian blackwater stream. *Journal of Fish Biology*, 37: 401-411.
- Hoeinghaus, D. J.; Winemiller, K. O.; Birnbaum, J. S. 2006. Local and regional determinants of stream fish assemblage structure: inference based on taxonomic vs. functional group. *Journal of Biogeography*. 1-14.
- Ibarra, M. & J. D. Stewart. 1989. Longitudinal zonation of sandy beach fishes in the Napo river basin, eastern Ecuador. *Copeia*, 364–381.

- Junk, W. J.; Bayley, P. B.; 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: 110-127.
- Leite, R. G. & Araujo-Lima, C. A. R. M. 2002. Feeding of the *Brycon cephalus*, *Triportheus elongatus* and *Semaprochilodus insignis* (Osteichthyes, Characiformes) Larvae in Solimões/Amazonas river and Floodplain Areas. *Acta Amazonica*, 32(3): 499-519.
- Leite, R. G.; Silva, J. V. V.; Freitas, C. E. 2006. Abundância e distribuição das larvas de peixes no lago Catalão e no encontro dos rios Negro e Solimões, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica*, 36(4): 557-562.
- Leite, R. G.; Canas, C.; Forsberg, B. R.; Barthem, R. & Goulding, M. 2007. *Larvas dos grandes bagres balizadores*. Gráfica Biblos, Lima, 127 p.
- Lopez-Rojas, H.; Lundberg, J. G.; Marsh, E. 1984. Design and operation of a small trawling apparatus for use with dugout canoes. *North American Journal of Fisheries Management*. 4: 331-334.
- Lowe-McConnell, R. H. 1999. *Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais*. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo. 535 pp.
- Lundberg, J. G.; Lewis, W. M.; Saunders, J. F.; Mago-Leccia, F. 1987. A Major Food Web Component in the Orinoco River Channel: Evidence from Planktivorous Electric Fishes. *Science*, 237: 81-83.
- Lundberg, J. G.; Cox-Fernandes, C.; Albert, J. S.; Garcia, M. 1996. *Magosternarchus*, a new genus with two new species of electric fishes (Gymnotiformes: Apterontidae) from the Amazon River Basin, South America. *Copeia*: 657-670.

- Mago-Leccia, F.; Lundberg, J. G. & Baskin, J. N. 1985. *Systematics of the South American Freshwater Fish Genus Adontosternarchus (Gymnotiformes, Apterotonotidae)*. Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County, 359: 1-19.
- Magurran, A. E. & Dornelas, M. 2010. Biological diversity in a changing world. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 365, 3593 - 3597.
- Magurran, A. E. & Henderson, P. A. 2010. Temporal turnover and the maintenance of diversity in ecological assemblages. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 365, 3611 - 3620.
- Magurran, A. E. & Henderson, P. A. 2012. How selection structures species abundance distributions. *Proceedings of the Royal Society, Biological Science*, 279, 3722 - 3726.
- Rapp Py-Daniel, L. H.; Deus, C. P.; Henriques, A. L.; Pimpão, D.; Ribeiro, O. M. 2007. *Biodiversidade do médio Madeira: bases científicas para propostas de conservação*. INPA, Manaus. 244 pp.
- Reis, R. E.; Kullander, S. O. & Ferraris Jr., C. J. 2003. *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. EDIPUCRS. Porto Alegre, RS, Brasil. 742 pp.
- Sabino, J. & Zuanon, J. 1998. A stream fish assemblage in central Amazonia: distribution, activity patterns and feeding behavior. *Ichthyol. Explor. Freshwaters*, 8(3): 201-210.
- Santos, G. M. & Ferreira, E. J. G. 1999. Peixes da Bacia Amazônica. In: Lowe-McConnell, R. H. *Estudos ecológicos em comunidades de peixes tropicais*. EDUSP, São Paulo. p. 349-354.
- Saint-Paul, U.; Zuanon, J.; Correa, M. A. V.; Garcia, M.; Fabre, N. N.; Berger, U. & Junk, W. J. 2000. Fish communities in central Amazonian white-and blackwater floodplains. *Environmental Biology of Fishes*, 57:235–250.

- Stewart, J. D.; Barriga-Salazar R. E.; Ibarra, M. 1987. Ictiofauna de la cuenca del río Napo, Ecuador oriental: lista anotada de especies. *Politécnica, Ser. Biol.*, 1:9-63.
- Stewart, J. D.; Ibarra, M.; Barriga-Salazar, R. E. 2002. Comparison of deep-river and sand-beach fish assemblages in the Napo river basin, eastern Ecuador. *Copeia*, (2): 333-343.
- Taylor, C. M.; Winston, M. R. & Matthews, W. J. 1993. Fish species-environment and abundance relationships in a Great Plain river system. *Ecography*, 16: 16-23.
- Thomé-Souza, M. J. F. & Chao, N. L. 2004. Spatial and temporal variation of benthic fish assemblages during the extreme drought of 1997-98 (El Niño) in the middle rio Negro, Amazônia, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 2(3): 127-136.
- Uieda, V. S. & R. L. Motta. 2007. Trophic organization and food web structure of southeastern Brazilian streams: a review. *Acta Limnol. Bras.* 19: 15-30.
- Vannote, R.; Minshall, G. W.; Cummins, K. W.; Sedell, J. R.; Cushing, C. E. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37: 130-137.
- Zuanon, J. A. S. 1990. *Aspectos da biologia, ecologia e pesca de grandes bagres (Pisces: Siluriformes, Siluroidei) na área da ilha da Marchantaria – rio Solimões, AM.* Dissertação de mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia- INPA/ Universidade Federal do Amazonas-UFAM, Manaus, 186 pp.
- Winemiller, K. O. 1996. Factors driving temporal and spatial variation in aquatic floodplain food web. In: Polis, G. A.; Winemiller, K. O. *Food webs: integration of patterns and dynamics*. Massachusetts: Kluwer Academic Publishers. p. 298-312.
- 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.

