

## Ictiocoria: estado da arte em ambientes tropicais

*Filipe Azevedo de Noronha<sup>1</sup>, Veridiana Vizoni Scudeller<sup>2</sup>, Hélio Beltrão dos Anjos<sup>3</sup>, Sara de Castro Loebens<sup>4</sup>, Markus Leal<sup>5</sup>, Daniel Oletino<sup>6</sup>, Kedma Cristine Yamamoto<sup>7</sup>*

### Resumo

A frugivoria é uma interação planta-animal que contribui para a manutenção de sistemas biológicos e diversidade em comunidades de plantas tropicais e temperadas, dentro desta atividade existe a dispersão por peixes que é o mecanismo em que os peixes ingerem as sementes, e dispersam as mesmas ao longo do leito do rio, e essas sementes ainda conseguem germinar, processo no qual aumenta o potencial germinativo das sementes ingeridas, sendo assim importante para a manutenção das florestas alagadas. Na elaboração desta revisão, foi realizado um levantamento bibliográfico utilizando-se as seguintes palavras-chave: Ictiocoria, dispersão de sementes, interação peixe-planta, florestas inundadas, Seed dispersal, frugivory, germination, ichthyochory. Foram encontradas 254 publicações, do período de 1984 a 2017, das quais 84 foram usadas como referência bibliográfica para compor este artigo de revisão. Os peixes dispersores de sementes de alta qualidade na América do Sul, principalmente characideos e bagres, e que a interação está sujeita a variação conforme a espécie, tamanho, dentição, consumo de semente e disponibilidade das mesmas, que os peixes são responsáveis pela dispersão de uma grande diversidade de plantas, e que a sobrepeca interfere drasticamente na relação peixe e planta, prejudicando a evolução e variabilidade das espécies. Embora o estudo da ictiocoria tenha evoluído há várias lacunas de informações incompletas e outras totalmente inexistentes, levando apenas ao conhecimento inicial sobre as interações, e quanto as interferências nessa relação podem trazer consequências ecológicas prejudiciais.

**Palavras-chave:** dispersão de sementes; frugivoria; ictiocoria; germinação

<sup>1</sup> Mestre/CIPET/UFAM, [sp2\\_filipearagornt@hotmail.com](mailto:sp2_filipearagornt@hotmail.com)

<sup>2</sup> Profa associada Depto de Ciências Biológicas, UFAM, [scudellerveridiana@hotmail.com](mailto:scudellerveridiana@hotmail.com)

<sup>3</sup> Mestre, bolsista CNPq, [heliodosanjos@gmail.com](mailto:heliodosanjos@gmail.com)

<sup>4</sup> Mestre, bolsista CNPq, [sara.loebens2@gmail.com](mailto:sara.loebens2@gmail.com)

<sup>5</sup> Graduando em Engenharia de pesca, UFAM, [markusleal2@gmail.com](mailto:markusleal2@gmail.com)

<sup>6</sup> Graduando em Engenharia de pesca, UFAM, [daniel.oletino@gmail.com](mailto:daniel.oletino@gmail.com)

<sup>7</sup> Prof adjunto, doutora, Depto engenharia de pesca, FCA, UFAM, [kcyamamoto@gmail.com](mailto:kcyamamoto@gmail.com)

**Ichthyochory: state of the art in climatic environments.** The frugivory is a plant-animal interaction that contributes to the maintenance of biological systems and diversity in communities of tropical and temperate plants, within this activity there is dispersion by fish which is the mechanism in which the fish ingest the seeds, and disperse the same along the river bed, and these seeds still germinate, a process in which the germination potential of the seeds ingested increases and is therefore important for the maintenance of flooded forests. In the preparation of this review, a bibliographic survey was carried out using the following keywords: Ictiocoria, seed dispersal, fish-plant interaction, flooded forests, dispersed Seed, frugivory, germination, ichthyochory. We found 254 publications, from 1984 to 2017, of which 84 were used as bibliographical references to compose this review article. High quality seed dispersal fishes in South America, mainly characidees and catfish, and that the interaction is subject to variation according to species, size, dentition, seed consumption and availability of the same, other information is that the fish disperse the long distances of the mother plants potentiating the speed of germination of the seeds and that the fish are responsible for the dispersion of a great diversity of plants and that overfishing interferes drastically in the relationship between fish and plant, damaging the evolution and variability of the species. Although the study of ichthyosis has evolved, there are several gaps in incomplete and other nonexistent information, leading only to initial knowledge about the interactions, and how much interference in this relationship can have harmful ecological consequences.

**Keywords:** Seed dispersal, frugivory, germination, ichthyochory

## 1. Introdução

As interações entre planta-animal indicam que a frugivoria é um processo que contribui para a manutenção de sistemas biológicos e diversidade em comunidades de plantas tropicais e temperadas, e que através de seus papéis como dispersores de sementes e predadores, vertebrados frugívoros influenciam na dinâmica de recrutamento das plantas e nos padrões de distribuição e variabilidade genética (RUSSO & AUGSPURGER, 2004; SEIDLER & PLOTKIN, 2006; STEVENSON,

2011; ASLAN et al., 2013; HARRISON et al., 2013).

Muitos animais como peixes, aves e mamíferos são importantes dispersores em florestas tropicais. Entre esses vetores bióticos da dispersão, os peixes exercem um importante papel, ingerindo frutos e sementes de diversas espécies vegetais das matas inundadas de várzea ou igapó (AYRES, 1995). Destaca-se assim a ictiocoria, que é o mecanismo em que os peixes ingerem as sementes mantendo as viáveis, e posteriormente dispersam as mesmas ao

longo do leito do rio, igapó, várzea, etc. Essas sementes não só conseguem germinar, como também essa atividade aumenta o potencial germinativo das sementes ingeridas (STEVENSON, 2011).

A dispersão de plantas realizada pelos peixes, resulta no deslocamento dos propágulos vegetais para longe da planta mãe, pois, à medida que as sementes se afastam, aumentam-se as chances de sobrevivência das plântulas (MUNIZ et al., 2014). Por sua vez, as plantas necessitam de seres dispersores eficientes que garantam a sobrevivência e o desenvolvimento de suas sementes, deslocando-as para ambientes com condições adequadas para germinarem e se estabelecerem (FENNER, 1985; DEMICINIS, 2009).

O processo de dispersão de sementes é fundamental para a manutenção, diversidade e regeneração das florestas tropicais alagadas (GOTTSBERGER, 1978). Por mais que sementes de algumas espécies vegetais sejam disseminadas através da água (hidrocoria), os peixes podem prover um transporte rio acima, que não é naturalmente possível (BAWA, HADLEY, 1990).

O índice elevado de frugivoria dos peixes e a defecação de sementes intactas para longe da planta-mãe, os tornam potenciais dispersores nas florestas inundáveis da Amazônia (GOULDING, 1988; KUBITZKI; ZIBURSKI, 1994; PIRES, 1997). Na cheia, os peixes adentram às matas à procura de ali-

mento, consumindo elevadas quantidades e variedades de frutos e sementes amadurecidos que caem na água (GOTTSBERGER, 1978; SAINT-PAUL et al., 2000). Nesta época a disponibilidade dos frutos é maior, sugerindo que as plantas possuem adaptações temporais para maximizar a dispersão de suas sementes (SOUZA-STEVAUX et al., 1994; PIRES, 1997). Sugere que os peixes frugívoros sejam os dispersores de sementes de espécies de plantas bióticas dominantes em 300.000 km<sup>2</sup> de floresta de várzea, igapós e savanas ao longo do rio Amazonas, Orinoco e seus afluentes (GOULDING 1980; KUBITZKI E ZIBURSKI 1994; SAINT-PAUL et al., 2000; EVA et al., 2004). Neste sentido, os estudos sobre a ictiocoria são de extrema importância no sentido de revelar padrões evolutivos, dinâmicos e suas implicações para a conservação, tanto das plantas como dos peixes.

## 2. Material e métodos

Para a elaboração do presente artigo de revisão, foi realizado um levantamento bibliográfico nos portais de busca Periódicos CAPES, Sciverse Scopus, Scirus e Google acadêmico, utilizando-se as seguintes palavras-chave: Ictiocoria, dispersão de sementes, interação peixe-planta, Florestas inundadas, Seed dispersal, frugivory, germination, ichthyochory. Foram encontradas 254 publicações sobre ictiocoria nos diversos ecossistemas no período de 1984 a 2018, das quais 84 trabalhos realizados em ambiente tropical foram usados

como referência bibliográfica para compor este artigo de revisão.

### 3. A Frugivoria

Frugivoria é a ação de comer frutos, constituindo um sistema mutualista, onde tanto as espécies animais quanto os vegetais são beneficiados, decorrente de um importante processo de coevolução entre animais e plantas (RAVEN; EVERET; EICHHORN, 2001). Estima-se que 50 a 90% das espécies de árvores encontradas em florestas tropicais produzam frutos cujas sementes são dispersas por animais (zoocoria) (HOWE & SMALLWOOD, 1982; CAZETTA, 2002). Estudos indicam que nesses ecossistemas há uma enorme interação mutualística entre as angiospermas e os vertebrados frugívoros, onde estes animais tem uma grande contribuição para a dispersão de sementes de diversas espécies de plantas (HOWE & SMALLWOOD, 1982, LEIGHTON & LEIGHTON, 1983, BASCOMPTE & JORDANO, 2008). Analises demonstram que as interações de frugivoria surgiram há cerca de 300 milhões de anos (BASCOMPTE & JORDANO, 2008). Segundo Deminicis et al. (2009), existem diferentes tipos de dispersão realizada por animais, como a mamaliocoria que é a dispersão de sementes realizada por mamíferos; antropocoria, sendo a dispersão realizada pelo homem; a ornitocoria, dispersão realizada pelas aves; saurocoria, dispersão atribuída aos rép-

teis; mimercocoria, realizada pelas formigas; e a ictiocoria, que é a realização da dispersão de sementes por peixes.

A região neotropical, têm hoje a maior riqueza e diversidade de aves e mamíferos frugívoros, distribuídos em numerosas e diversificadas guildas alimentares (SMYTHE, 1986; FLEMING *et al.*, 1987; HOWE & WESTLEY, 1988; TER-BORGH, 1992). Porém, a captura dos vertebrados frugívoros em florestas tropicais, ocasiona a redução no recrutamento de plantas, altera a composição das espécies, diminui a biodiversidade e causa numerosas mudanças indiretas e diretas nas comunidades (MARKL *et al.*, 2012; POULSEN *et al.*, 2013; CAUGHLIN *et al.*, 2015). Indicando que em locais onde há extinção de grandes aves frugívoras pode até induzir rápidas mudanças evolutivas no tamanho das sementes de plantas (GALETTI *et al.*, 2013).

A dispersão de sementes influencia profundamente na dinâmica evolutiva das espécies, estabelece a distribuição espacial inicial das plantas, determina o conjunto de vegetais interagentes, contribuindo, assim, para a estrutura e a manutenção da diversidade da fauna e flora (HOWE & SMALLWOOD, 1982, RUSSO & AUGSPURGER, 2004; SEIDLER & PLOTKIN, 2006).

#### 3.1. Dispersão de sementes por peixes

As interações tróficas e a utilização dos recursos disponíveis nos ambientes aquáticos, têm sido inferidas através de observações diretas ou de

análises do conteúdo estomacal (HONDA, 1974). Entretanto, segundo Jepsen (1999), o material ingerido pode não necessariamente representar o item assimilado, enquanto outros componentes da dieta podem estar subestimados devido a sua rápida digestibilidade. A ecologia alimentar de uma população de peixes auxilia na compreensão e na investigação do funcionamento dos ecossistemas (ROSECHI & NOUAZE, 1987).

Trabalhos sobre ecologia trófica de peixes em lagos de várzea e igapó na Amazônia têm gerado informações científicas importantes para o entendimento das complexas relações tróficas entre os ecossistemas e a biota aquática (GOULDING, 1982; SOARES et al., 1986; YAMAMOTO et al., 2004). Outros estudos abordam a importância da ictiocoria e consistem na análise da composição química dos frutos encontrados no trato digestivo dos peixes (SOUZA-STEVAUX et al., 1994; WALDHOFF et al., 1996; PIEDADE et al., 2003), e a avaliação da viabilidade das sementes ingeridas (PIRES, 1997).

A ictiocoria é um fenômeno comum nas florestas inundadas neotropicais, podendo ser crucial para a manutenção da diversidade neste ambiente. No período da cheia, os peixes se deslocam para as florestas alagáveis em busca de alimento, consumindo grandes quantidades e variedades de frutos e sementes amadurecidos durante esta época, que caem no sistema aquático

(GOTTSBERGER, 1978; KUBITZKI & ZIBURSKI, 1994; SAINT-PAUL et al., 2000; CORREA et al., 2007; GALETTI et al., 2008). A disponibilidade dos frutos é maior durante a enchente e cheia, sugerindo que as plantas possuem adaptações temporais para maximizar a dispersão de suas sementes (SOUZA-STEVAUX et al., 1994; PIRES, 1997). A interrupção das relações de mutualismo, de polinização e de dispersão de sementes, afeta diretamente o sucesso reprodutivo das plantas e ameaça a biodiversidade (ASLAN et al., 2013; DIRZO et al., 2014; VALIENTE-BANUET et al., 2015).

Howe (1982) menciona que o assunto ictiocoria contribui para o conhecimento sobre vários paradigmas tratados na ecologia. Atualmente, a importância ubíqua da colonização de distúrbios locais e a natureza, ainda não são claras quanto as relações entre plantas e agentes dispersantes, no que diz respeito a contribuição para a visão de que as comunidades existem em fluxo contínuo.

Os peixes são dispersores de sementes de alta qualidade germinativa, e em grandes quantidades de sementes para locais adequados à germinação e o estabelecimento da planta (SCHUPP 1993), e a eficácia dos peixes como dispersores de sementes aumenta através da ontogenia, porém a sobrepesca altera a relação entre as populações de peixes frugívoros e as espécies de plantas de planícies inundadas (CORREA et al., 2007; GALETTI et al., 2008). Os peixes frugívoros de grande porte são

componentes chaves das redes de dispersão de sementes em zonas úmidas tropicais devido ao seu consumo de grandes quantidades de frutos, seus longos tempos de retenção das sementes no trato digestório, padrões de movimento extensos, e a capacidade única de dispersar espécies de grandes sementes (WOODWARD et al., 2005; GALETTI et al., 2008; ANDERSON et al., 2011; KITAMURA, 2011; WOTTON & KELLY, 2012; STEVENSON et al., 2014; CORREA et al., 2015). Além disso, peixes de grande porte possuem maiores chances e habilidades para ingerir sementes intactas, entretanto peixes de pequeno porte cavidade oral menor e provavelmente não poderão engolir sementes inteiras, em função disso trituraram mais as sementes, consequentemente sementes com tamanho maior, possivelmente serão mastigadas, o que pode inviabilizar o embrião da planta e afetar a sua germinação (GALETTI et al., 2008; ANDERSON et al., 2009 e 2011; CORREA et al., 2015).

Conforme observado em um estudo realizado no Pantanal (Correa et al., 2015), os autores identificaram 42.938 sementes (pertencentes a 53 espécies de plantas) intactas nos sistemas digestivos de 229 exemplares de peixes,

revelando que peixes menores tinham uma maior probabilidade de destruir sementes do que peixes maiores em todas as três espécies de *Brycon*, presumivelmente, porque os peixes grandes são mais aptos a ingestão de frutos carnosos inteiros. Com isso, uma redução no tamanho corporal de espécies frugívoras, induzida pela sobre pesca, teria efeitos profundos no estabelecimento das plantas, considerando que peixes maiores são melhores dispersores de sementes do que peixes menores (ANDERSON et al., 2011; CORREA et al., 2015; GALETTI et al., 2008; KUBITZKI E ZIBURSKI, 1994).

A tabela 01. Mostra que há diferentes vias na área de estudo da ictiocoria, podendo ser baseado em vários vetores como características morfológicas das espécies de peixes, estruturas dos ecossistemas, investigação das espécies vegetais dispersadas, potencial dos dispersores de sementes, variação de dispersão relacionada a ontogenia dos peixes, escalas de distâncias que as espécies de peixes dispersam as sementes, avaliação do potencial germinativo em relação a origem das sementes das plantas, processos de viabilização das sementes dispersadas.

**Tabela 1. Lista em ordem cronológica de estudos sobre a ictiocoria de 1978 a 2018.**

Autores	Ano	Objetivo	Local do estudo
GOTTSBERGER	1978	Terminar as sementes dispersas por peixes em um lago de várzea	Rio Madeira, Humaitá, Amazonas, Brasil
ERICSON	1979	Ver os processos de dispersão de sementes por peixes	Artigo de revisão

SCHUPP	1993	Descrever os fatores que afetam a sobrevivência de sementes pós-dispersão em uma floresta tropical	Artigo de revisão
HOWE & SMALLWOOD	1982	ver os processos ecológicos da dispersão de sementes	Artigo de revisão
KUBITZKI & ZIBURSKI	1994	Investigar a dispersão de sementes em floresta de várzea e floresta de igapó	Amazônia Central, Brasil
SOUZA-STEVAUX	1994	Avaliar a dispersão de sementes pelo peixe <i>s granulosus</i> na Bacia do Rio Paraná	Bacia do Rio Paraná, Brasil
BEVILACQUA	1995	avaliar o desempenho germinativo de sementes de <i>Cecropia sp.</i> do trato digestório de <i>Auchenipterichthys longimanus</i>	Lago Batata, Rio Trombetas, Pará
WALDHOFF et al.,	1996	Descrever a composição química de 19 frutos consumidos por peixes coletados em dois ambientes	Floresta de várzea e floresta de igapó, Amazônia Central, Brasil
HORN	1997	Avaliar o papel potencial de um peixe neotropical <i>Brycon guatemalensis</i> na dispersão de sementes de uma árvore <i>Ficus glabra</i> da floresta tropical.	Estação Biológica La Selva na Costa Rica
HORN	2011	Descrever a dispersão de sementes por peixes em águas doces tropicais e temperadas	Artigo de revisão
PIRES	1997	: os frutos e sementes de várzeas que são dispersos	Médio rio Solimões, Amazônas, Brasil
PILATI et al.,	1999	Avaliar o desempenho germinativo de sementes de <i>Cecropia pachystachya</i> recuperadas do trato digestório de <i>Pterodoras granulosus</i>	ície de inundação do alto rio Paraná, Paraná, Brasil
PIEDADE	2003	Estabelecer a dinâmica de produção sazonal e biomassa de frutos de <i>Astrocaryum jauari</i> em relação aos níveis de inundação de sua área de ocorrência e ; implicações em termos da dispersão e distribuição local da palmeira.	sta de igapó, Rio Negro, Amazônas, Brasil
NNHEIMER et al.,	2003	Avaliar a viabilidade das sementes presentes no trato digestório da espécie de bagre <i>Auchenipterichthys longimanus</i>	Batata, Rio Trombetas, Pará, Brasil
SANTOS & MAIA	2004	Avaliar a germinação de sementes de <i>Vitex cymosa</i> recuperadas do trato digestório de <i>Triporellus angulatus</i>	rio Camaleão, Manaus, Amazônas, Brasil
SANTOS et al.,	2004	Avaliar a germinação de sementes de <i>Cecropia latiloba</i> recuperadas do trato digestório de <i>Brycon cephalus</i>	rio Camaleão, Manaus, Amazônas, Brasil

SOUZA	2005	Determinar a dieta dos principais peixes frugívoros do igapó e investigar a viabilidade das sementes recuperadas	Igapó da Reserva de Desenvolvimento Sustentável Ianã (médio Solimões), Amazônia, Brasil
MAIA et al.,	2007	Investigar a germinação de sementes de <i>Bothriospora corymbosa</i> (Rubiaceae) recuperadas do trato digestório de <i>Triportheus angulatus</i> (sardinha)	Reserva Camaleão, Manaus, Amazônia, Brasil
CORREA et al.,	2007	Descrever as perspectivas evolutivas, consumo de sementes e dispersão por peixes	Artigo de revisão
ADAMS et al.,	2007	Avaliar os papéis de potenciais dispersores da semente <i>Forestiera acuminata</i> entre pássaros e água no Privet do Pântano	Ferguson, Washington, EUA
GALETTI et al.,	2008	Análise de Sementes ( <i>Forestiera acuminata</i> )	Fazenda Rio Negro, Pantanal Brasileiro
SILVA-PEREIRA et al.,	2011	Avaliar a comunidades de peixes dispersora da espécie de planta <i>Banana arguta</i>	Rio Miranda, Mato Grosso do Sul, Brasil
ANDERSON et al.,	2009	Investigar a abundância e diversidade de sementes dispersas pelas espécies <i>Colossoma macropomum</i> e <i>Piaractus brachypomus</i> , avaliar a viabilidade de sementes consumidas e determinar se a eficácia da dispersão das sementes aumenta com o tamanho e a idade dos peixes.	Reserva Nacional Pacaya-Samiria, Peru
ANDERSON et al.,	2011	Identificar padrões de movimento em escala e uso de habitat de <i>Colossoma macropomum</i> da natureza, e a viabilidade de sementes no trato digestivo de indivíduos em cativeiro	Reserva Nacional Pacaya-Samiria, Peru
CORREA et al.,	2015	Examinar a origem evolutiva das interações peixe-fruta, descrever as características dos frutos associadas à dispersão de sementes e a predação de sementes e avaliar a influência do tamanho dos peixes na eficácia da dispersão de sementes por peixes	Artigo de revisão
BARBOSA et al.,	2015	Investigar a ecologia alimentar do bacalhau <i>Lithodoras dorsalis</i> em furos próximos no delta do estuário Amazônico	Confluência do rio Tocantins e rio Pará, Abaetetuba, Pará, Brasil
WEISS et al.,	2016	Avaliar a viabilidade de sementes intactas retiradas do estômago e intestino de peixes capturados durante o período de cheia.	Igo Catalão, Iranduba, Amazônia, Brasil
CORREA et al.,	2017	Determinar que os frutos são mais abundantes em áreas úmidas do que as florestas de terra firme	Região do Pantanal do Norte, Mato Grosso, Brasil

Gottsberger (1978) estudou a dispersão de sementes por peixes na floresta de várzea do Rio Madeira, onde, em geral, as sementes foram ingeridas sem serem quebradas pelos dentes, passando pelo tubo digestivo sem serem destruídas, principalmente plantas das famílias: Annonaceae, Myristicaceae, Moraceae, cf. Elaeocarpaceae, Sapotaceae, Chrysobalanaceae, Burseraceae, Simaroubaceae e Arecaceae. Fato importante destacado no estudo, foi que as sementes dispersas pelos peixes pertencem ao grupo das Angiospermas Basais, ou seja, plantas consideradas

ancestrais, enquanto que aquelas que são destruídas pelos dentes dos peixes são mais derivadas, confirmado que a ictiocoria é uma atividade arcaica e se mantém nas regiões tropicais inundadas (GOTTSBERGER, 1978). Estudos evolutivos no consumo de sementes e dispersão revelam que os peixes, provavelmente, foram os primeiros dispersores de sementes dentre os vertebrados, onde se destaca a grande disponibilidade dos frutos em ambientes de florestas inundadas (CORREA et al., 2007) (Tabela 1).

#### Relativa frequência de ocorrência

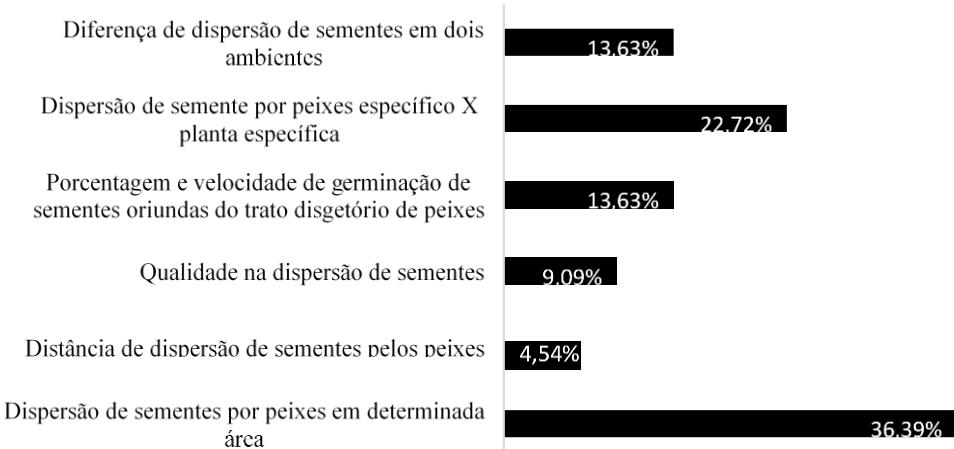


Figura 1. Frequência relativa de ocorrência de objetivos em artigos publicados (84) sobre o estudo da ictiocoria em áreas tropicais entre 1978 e 2018.

Entre as espécies de peixes dispersoras o conhecimento está mais completo para os representantes da família Serrasalmidae, particularmente o pacu/pirapitinga (*Piaractus*

*mesopotamicus*, *Piaractus brachypomus*) e o tambaqui (*Colossoma macropomum*). Essas espécies podem atingir até 1,3m (ARAUJO-LIMA & GOULDING, 1997) e podem oscilar em sua eficácia como dispersores de

sementes devido às diferenças no consumo de frutas, abundância e tipo de dentição. Esses peixes possuem dentes molariformes, que usam para esmagar sementes (ARA-UJO-LIMA e GOULDING, 1997; CORREA et al., 2007). Já algumas espécies de bagres, em contraste, engolem frutas e sementes inteiras, e têm uma menor probabilidade de destruir as sementes (MANNHEIMER et al., 2003; CORREA et al., 2007) (Figura 1).

No estudo de Anderson et al. (2009), realizada na Reserva Nacional Pacaya-Samiria (Peru), com as espécies tambaqui (*C. macropomum*) e pirapitinga (*Piaractus brachypomus*), constataram que os peixes adultos são dispersores de sementes muito mais eficientes do que os peixes juvenis (Tabela 1). Em toda Amazônia, a sobrepesca dizimou populações de peixes que comem frutas, especialmente os grandes Characidae, como o *C. macropomum* (ISAAC & RUFINO, 1996; GOULDING, 1980). Durante longas inundações anuais, os peixes frugívoros entram nas várzeas amazônicas, consomem grandes quantidades de frutas caídas e sementes viáveis. Muitas árvores e espécies de lianas são claramente especializadas para a dispersão de sementes pelos peixes, sendo crucial para a manutenção das florestas de zonas úmidas da Amazônia. Ao contrário dos mamíferos e pássaros frugívoros, pouco se sabe sobre a eficácia da dispersão de sementes de peixes

(GOULDING M. 1980; ANDERSON et al., 2009).

O tambaqui dispersa sementes a longas distâncias para habitats favoráveis, distâncias que em médias de 337-552 metros e máximas de 5.495 metros, estando essas entre as mais longas já relatadas (ANDERSON et al., 2011). Espera-se que pelo menos 5% das sementes se dispersem entre 1700-2110 metros, mais distante do que a dispersão por quase todos os outros frugívoros relatados na literatura. Além disso, as distâncias de dispersão das sementes aumentam com o tamanho dos peixes, porém, a sobre-pesca tem diminuído o plantel de peixes maiores. Assim, a sobre-exploração provavelmente interrompe uma antiga relação coevolucionária entre *C. macropomum* e plantas amazônicas (ANDERSON et al., 2011). As espécies de peixes podem desempenhar um papel importante na ecologia das florestas de várzea dispersando as sementes, contribuindo para a colonização de novas áreas e permitindo o fluxo genético entre subpopulações distribuídas ao longo dos rios (Weiss et al., 2016).

Considerando-se que os peixes espécies e indivíduos de maior porte são os principais alvo das operações comerciais de pesca Allan et al., (2005) observaram que a sobre-exploração de grandes peixes frugívoros, provavelmente, tem profundas implicações para o recrutamento de

espécies e a manutenção da diversidade nas florestas das zonas úmidas. A sobrepesca poderia mudar a natureza das relações fruta-peixe, principalmente a mutualista, com consequências negativas para a estrutura e diversidade da comunidade vegetal, sendo recomendado assim a proteção não só dos habitats, mas das interações que ocorrem nessas áreas sobre-exploradas (CORREA et al., 2015) (Tabela 1).

Em um estudo realizado por Weiss et al., (2016) sobre a viabilidade de sementes consumidas na planície inundável do lago Catalão, na Amazônia Central Brasileira, foi observado que de 1.915 espécimes inspecionados 148 espécimes pertencentes a 14 espécies continham sementes no trato digestivo. Destas 14 espécies algumas são comercialmente importantes na região é com hábito migratório, como por exemplo o tambaqui (*C. macropomum*), matrinchã (*Brycon* sp.) e as sardinhas (*Triportheus* spp.). Das 18 espécies de plantas encontradas no trato digestivo dos peixes *Cecropia* spp., *Ficus insipida* e *Laetia corymbulosa* foram as plantas que apresentaram a maior frequência de ocorrência de consumo.

O tempo de passagem das sementes pelo trato digestivo dos peixes também pode afetar a germinação de sementes. Horn (1997) na Estação Biológica La Selva, na Costa

Rica informa que as sementes de *Ficus glabrata*, requerem aproximadamente entre 18-36 h para passar pelo trato digestivo de *Brycon guatemalensis*, as sementes ainda eram viáveis depois de passar pelo intestino do peixe, mas germinaram um pouco mais lentamente, do que as sementes que haviam deixado expostas ao ar ou as que flutuavam em água. Ao contrário de Anderson et al. (2009), que encontraram que as sementes processadas por peixes tiveram germinação com altas taxas nas espécies *Annona muricata*, *Cecropia* spp. e *Cayaponia cruegeri*, ou seja, os peixes aumentaram a germinação das sementes, apenas um número limitado para *Crataeva tapia*, os peixes inibiram o sucesso de germinação das sementes, e que a passagem da semente pelo intestino dos peixes, pode aumentar a velocidade de germinação de sementes, que é provavelmente vital para que as mudas sobrevivam às inundações subsequentes.

No estudo sobre dispersão alimentar realizado por Mannheimer et al., (2003) com o cangati *Auchenipterichthys longimanus* capturado no lago Batata, localizado no rio Trombetas, foram evidenciadas diferenças significativas na germinação de sementes retiradas do estômago e do intestino dessa espécie. As três espécies de plantas, com sementes encontradas no trato digestivo de *A. longimanus*, diferiram em suas respostas de germinação uma vez que: a

*Cecropia* sp. germinaram igualmente independentemente de estarem no estômago ou intestino, *Psychotria* sp. apresentou porcentagem de germinação significativamente maior para as sementes retiradas dos intestinos (14 dias) quando comparadas aquelas retiradas dos estômagos (16 dias) e, *Alchornea schomburgkiana* não mostrou protrusão radicular em 120 dias, concluindo assim que essa espécie de peixe é um potencial dispersor de sementes florestais com padrões distintos de germinação e dormência 267 (MANNHEIMER et al., 2003).

### **3.2. Diversidade de peixes frugívoros**

Na América do Sul a relação de dispersão de sementes pelos peixes parece ter surgido a 70 milhões de anos, isso representa um período anterior à evolução da maior parte das aves e mamíferos conhecidos como frugívoros neste continente (HORN et al., 2011). A relação mutualista dispersiva entre peixes-plantas das planícies de inundação parece ter evoluído independentemente uma vez que diversas linhagens não relacionadas possuem espécies frugívoras dispersoras (CORREA et al., 2007; HORN et al., 2011). Para a região Neotropical Horn et al (2011) levantaram um total de 149 – 151 espécies de

peixes em 75 gêneros que são reportados como consumidores de frutos. No entanto, entre essas espécies quais efetivamente são dispersoras em relação a quais são predadoras de sementes ainda é desconhecido, de qualquer forma, esse montante está distribuído em cerca de 17 famílias de peixes.

Os peixes dispersores de sementes na América do Sul são principalmente characideos (Characidae e Anostomidae) e bagres (Pimelodidae, Doradidae e Auchenipteridae) peixes de interesse pela pesca comercial. (ARAUJOLIMA E GOULDING 1998; MANNHEIMER ET AL., 2003). Correa et al. (2015), em uma revisão sobre ictiocoria, identificaram que em 62 estudos (1990 – 2013) os frutos e sementes foram consumidos por 344 espécies de árvores foram consumidas por 69 espécies de peixes, indicando que o conhecimento sobre a ictiocoria ainda é fragmentado e derivado principalmente de estudos em áreas Neotropical de águas brancas. O estudo menciona que em áreas da Amazônia as espécies *Piaractus brachypomus*, *Brycon* sp., *Colossoma macropomum*, *Myleus* sp., *Metynnus* sp., *Mylossoma* sp., *Pygocentrus nattereri*, *Serrasalmus* sp., *Pristobrycon* sp., *Catoprion mento*, *Chalceus macrolepidotus*, são dispersoras de sementes.

Tabela 2. Lista de espécies de peixes com potencial dispersores de sementes analisados por diferentes estudos principalmente na América do Sul.

Ordem/Família/Espécie	No. de espécies de frutos e sementes intactos e/ou observados no trato digestivo	Referências principais
<b>OSTEOGLOSSIFORMES</b>		
Osteoglossidae		
<i>Osteoglossum bicirrhosum</i>	Presente no conteúdo estomacal	Mérona & Rankin-de-Mérona, (2004)
<b>CHARACIFORMES</b>		
Anostomidae		
<i>Leporinus affinis</i>	Presente no conteúdo estomacal	Melo & Ropke, (2004)
<i>Leporinus agassizi</i>	Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos	Goulding et al., (1988)
<i>Leporinus brunneus</i>	Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos	Goulding et al., (1988)
<i>Leporinus fasciatus</i>	Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos	Goulding et al., (1988)
<i>Leporinus friderici</i>	1	Goulding, (1980)
<i>Leporinus petiti</i>	Presente no conteúdo estomacal	Melo & Ropke, (2004)
<i>Leporinus piau</i>	Presente no conteúdo estomacal	Montenegro et al., (2010)
<i>Leporinus sp. N.</i>	Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos	Goulding et al., (1988)
<i>Leporinus teaniata</i>	Presente no conteúdo estomacal	Melo & Ropke, (2004)
<i>Leporinus taeniofasciatus</i>	Presente no conteúdo estomacal	Albrecht & Pellegrini-Caramaschi, (2003)
<i>Leporinus trifasciatus</i>	Presente no conteúdo estomacal	Melo & Ropke, (2004)
<i>Rhytidodus argenteofuscus</i>	Presente no conteúdo estomacal	Mérona & Rankin-de-Mérona, (2004)
<i>Rhytidodus microlepis</i>	Presente no conteúdo estomacal	Mérona & Rankin-de-Mérona, (2004)
<i>Schizodon fasciatus</i>	Sementes mastigadas	Goulding, (1980); Mérona & Rankin-de-Mérona, (2004)
<i>Schizodon vittatum</i>	Presente no conteúdo estomacal	Melo & Ropke, (2004)
Bryconidae		

<i>Brycon amazonicum</i>	Presente no conteúdo estomacal	Souza, (2005); Mérona & Rankin-de-Mérona, (2004)
<i>Brycon melanopterus</i>	3	Goulding, (1980); Souza, (2005); Mérona & Rankin-de-Mérona, (2004)
<i>Brycon sp.</i>	8	Goulding, (1980)
Chalceidae		
<i>Chalceus macrolepidotus</i>	Presente no conteúdo estomacal	Mérona & Rankin-de-Mérona, (2004)
Characidae		
<i>Astyanax altiparanae</i>	Presente no conteúdo estomacal	Gomiero & Braga, (2003); Bennemann et. L., (2005)
<i>Astyanax eigenmanniorum</i>	Presente no conteúdo estomacal	Bennemann et. L., (2005)
<i>Astyanax fasciatus</i>	Presente no conteúdo estomacal	Bennemann et. L., (2005)
<i>Astyanax guianensis</i>	Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos	Goulding et al., (1988)
<i>Astyanax scabripinnis</i>	Presente no conteúdo estomacal	Bennemann et. L., (2005)
<i>Creagrutus cf. caucanus</i>	Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos	Goulding et al., (1988)
<i>Hemigrammus bleheri</i>	2	Beltrão et al. (2017)
<i>Hemigrammus levii</i>	Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos	Goulding et al., (1988)
<i>Hypessobrycon sp.</i>	Presente no conteúdo estomacal	Kirovsky, (2004)
<i>Hypessobrycon sp. 2</i>	Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos	Goulding et al., (1988)
<i>Jupiaba zonata</i>	Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos	Goulding et al., (1988)
<i>Moenkhausia collettii</i>	Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos	Goulding et al., (1988)
<i>Moenkhausia grandisquamis</i>	Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos	Goulding et al., (1988)
<i>Moenkhausia lepidura</i>	Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos	Goulding et al., (1988)
<i>Moenkhausia oligolepis</i>	Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos	Goulding et al., (1988)
<i>Tetragonopterus chalceus</i>	Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos	Goulding et al., (1988)
Erythrinidae		

<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i>	Presente no conteúdo estomacal	Mérona & Rankin-de-Mérona, (2004)
<i>Hemiodontidae</i>		
<i>Argonectes longiceps</i>	Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos	Goulding et al., (1988)
<i>Hemiodus immaculatus</i>	Presente no conteúdo estomacal	Souza, (2005)
<i>Hemiodus microlepis</i>	Presente no conteúdo estomacal	Mérona & Rankin-de-Mérona, (2004)
<i>Hemiodus unimaculatus</i>	Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos	Goulding et al., (1988)
<i>Prochilodontidae</i>		
<i>Prochilodus nigricans</i>	Presente no conteúdo estomacal	Mérona & Rankin-de-Mérona, (2004)
<i>Serrasalmidae</i>		
<i>Colossoma macropomum</i>	11	Goulding, (1980); Mérona & Rankin-de-Mérona, (2004) ; Souza, (2005)
<i>Metynnис hypsauchen</i>	Presente no conteúdo estomacal	Souza, (2005)
<i>Metynnис rubripinnis</i>	Presente no conteúdo estomacal	Souza, (2005)
<i>Metynnис sp. BR</i>	Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos	Goulding et al., (1988)
<i>Metynnис sp. BS</i>	Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos	Goulding et al., (1988)
<i>Metynnис sp. CO</i>	Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos	Goulding et al., (1988)
<i>Myloplus torquatus</i>	Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos	Goulding et al., (1988)
<i>Myloplus schomburgkii</i>	Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos	Goulding et al., (1988)
<i>Myleus sp. BR</i>	Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos	Goulding et al., (1988)
<i>Myleus sp. IR</i>	Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos	Goulding et al., (1988)
<i>Myleus sp. TH</i>	Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos	Goulding et al., (1988)
<i>Mylossoma albiscopum</i>	9	Goulding, (1980); Ferreira et al., (2004); Souza, (2005)
<i>Mylossoma aureum</i>	Presente no conteúdo estomacal	Mérona & Rankin-de-Mérona, (2004)
<i>Mylossoma sp.</i>	9	Goulding, (1980)

<i>Myleus sp. A (Myloplus asterias)</i>	2	Goulding, (1980)
<i>Myleus sp. B (Myloplus schomburgkii)</i>	1	Goulding, (1980)
<i>Piaractus brachypomus</i>	7	Goulding, (1980); Mérona & Rankin-de-Mérona, (2004)
<i>Pygocentrus nattereri</i>	Presente no conteúdo estomacal	Mérona & Rankin-de-Mérona, (2004)
<i>Serrasalmus gouldingi</i>	Presente no conteúdo estomacal	Prudente et al., (2016)
<i>Serrasalmus serrulatus</i>	Sementes mastigadas	Goulding, (1980)
<i>Serrasalmus spilopleura</i>	Presente no conteúdo estomacal	Mérona & Rankin-de-Mérona, (2004)
<i>Serrasalmus striolatus</i>	Sementes mastigadas	Goulding, (1980)
<i>Serrasalmus sp. A</i>	1	Goulding, (1980)
<i>Serrasalmus sp. B</i>	1	Goulding, (1980)
<i>Serrasalmidae sp. BU</i>	Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos	Goulding et al., (1988)
<i>Serrasalmidae sp. CH</i>	Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos	Goulding et al., (1988)
<i>Serrasalmidae sp. FU</i>	Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos	Goulding et al., (1988)
<i>Serrasalmidae sp. CH</i>	Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos	Goulding et al., (1988)
<i>Serrasalmidae sp. FU</i>	Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos	Goulding et al., (1988)
<i>Serrasalmidae sp. PA</i>	Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos	Goulding et al., (1988)
<i>Serrasalmidae sp. RH</i>	Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos	Goulding et al., (1988)
<i>Serrasalmus rhombeus</i>	2	Goulding, (1980)
<i>Triportheidae</i>		
<i>Triportheus auritus</i>	14	Goulding, (1980); Ferreira et al., (2004); Mérona & Rankin-de-Mérona, (2004); Souza, (2005)
<i>Triportheus angulatus</i>	6	Goulding, (1980); Yamamoto et. al., (2004); Mérona & Rankin-de-Mérona, (2004)
<i>Triportheus sp.1</i>	Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos	Goulding et al., (1988)
<b>SILURIFORMES</b>		
<b>Auchenipteridae</b>		

<i>Ageneiosus</i> sp. 2	Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos	Goulding et al., (1988)
<i>Auchenipterichthys</i> sp. 1	Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos	Goulding et al., (1988)
<i>Parauchenipterus</i> sp.2	Presente no conteúdo estomacal	Mérona & Rankin-de-Mérona, (2004)
<i>Trachelyopterus galeatus</i>	Presente no conteúdo estomacal	Ferreira et al., (2004); Mérona & Rankin-de-Mérona, (2004)
<i>Trachycorystes</i> sp. 1	Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos	Goulding et al., (1988)
<i>Trachycorystes trachycorystes</i>	2	Goulding, (1980)
<b>Doradidae</b>		
<i>Anadoras weddellii</i>	Presente no conteúdo estomacal	Mérona & Rankin-de-Mérona, (2004)
<i>Lithodoras dorsalis</i>	1	Goulding, (1980); Barbosa & Montag, (2017)
<i>Megalodoras irwini</i>	2	Goulding, (1980)
<i>Platydoras costatus</i>	Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos	Goulding et al., (1988)
<i>Pseudodoras niger</i>	Presente no conteúdo estomacal	Mérona & Rankin-de-Mérona, (2004)
<i>Pterodoras granulosus</i>	Presente no conteúdo estomacal	Mérona & Rankin-de-Mérona, (2004)
<b>Loricariidae</b>		
<i>Loricariichthys acutus</i>	Presente no conteúdo estomacal	Mérona & Rankin-de-Mérona, (2004)
<b>Pimelodidae</b>		
<i>Calophysus macropterus</i>	3	Goulding, (1980); Mérona & Rankin-de-Mérona, (2004)
<i>Phractocephalus hemiolioterus</i>	Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos	Goulding et al., (1988)
<i>Pimelodus blochi</i>	2	Goulding, (1980); Mérona & Rankin-de-Mérona, (2004)
<i>Pimelodus maculatus</i>	Presente no conteúdo estomacal	Andrade & Braga, (2005)
<i>Pimelodidae</i> sp. 2	Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos	Goulding et al., (1988)

**GYMNOTIFORMES**

## Sternopygidae

*Sternopygus macrurus*

Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos Goulding et al., (1988)

**CICHLIFORMES**

## Cichlidae

*Aequidens pallidus*

Presente no conteúdo estomacal Kyrovsky, (2004)

*Apistogramma pertensis*

2 Ituassu & Chao, (2006)

*Astronotus ocellatus*

Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos Goulding et al., (1988); Mérona & Rankin-de-Mérona, (2004)

*Biotodoma wavrini*

Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos Goulding et al., (1988)

*Crenicichla lenticulata*

Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos Goulding et al., (1988)

*Geophagus altifrons*

Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos Goulding et al., (1988)

*Heros severus*

Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos Kyrovsky, (2004)

*Mesonauta insignis*

Presente no conteúdo estomacal Kyrovsky, (2004)

*Satanopercajurupari*

Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos Goulding et al., (1988)

*Uaru amphiacanthoides*

Observa em pelo menos 25% do volume dos itens consumidos Goulding et al., (1988)

---

106 espécies

---

Porém, alguns estudos realizados com pequenas espécies de Characidae e Cichlidae revelam que peixes menores (< 10 cm de comprimento padrão-CP) também possuem potencial para a dispersão de sementes. Kirovsky (2004) observou a predação de sementes de *Thurnia sphaerocephala* por 4 espécies de peixes de pequeno porte (*Hypseobrycon* sp. (2-3 cm de CP); *Heros severus* (8-10 cm); *Mesonauta insignis* (7-8 cm) e *Aequidens pallidus* 10-13 cm), em diferentes subs-

tratos da coluna d'água, em um pequeno igarapé da Reserva Ducke, na Amazônia Central. Ituassu e Chao (2006) trabalhando em um igarapé do médio rio Negro, encontraram sementes nos estômagos de *Apistogramma pertensis* (um cichlidae de 2-3 cm), e Beltrão et al (2017), analisando a alimentação de *Hemigrammus bleheri* (um peixe ornamental 2-3 cm, endêmico do médio rio Negro) verificaram a presença de sementes intactas, da família Cyperaceae, no in-

testino de alguns exemplares da espécie. É possível que espécies de peixes de pequeno porte, tenham um potencial de dispersão de sementes semelhantes às espécies de maior porte, porém, somente com estudos de bioecologia podemos salientar mais firmemente essa hipótese.

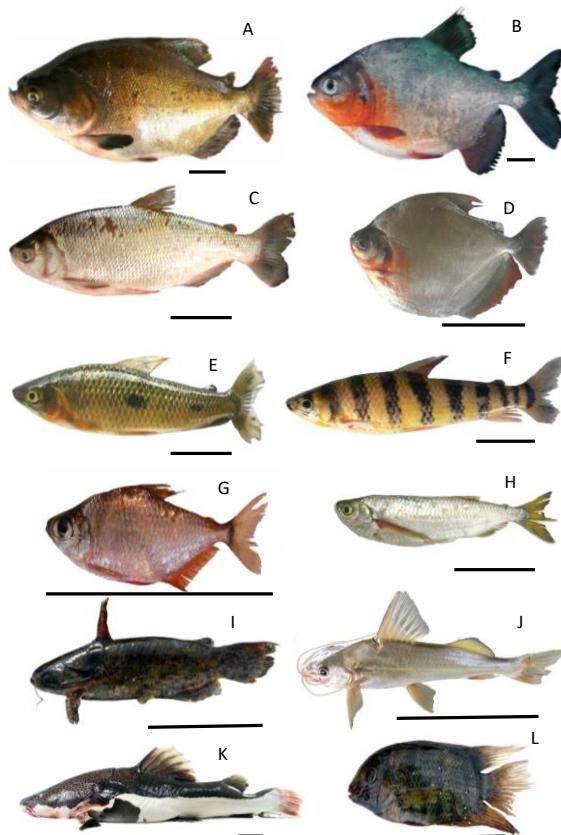


Figura 2. Representação de algumas espécies de peixes que apresentam consumo de frutos e sementes em suas dietas. (A) *Colossoma macropomum*, (B) *Piaractus brachypomus*, (C) *Brycon amazonicum*, (D) *Mylossoma albiscopum*, (E) *Leporinus friderici*, (F) *Leporinus fasciatus*, (G) *Tetragonopterus chalceus*, (H) *Triportheus auritus*, (I) *Trachelyopterus galeatus*, (J) *Pimelodus blochi*, (K) *Phractocephalus hemioliopterus* e (L) *Heros severus*. (A barra representa 10 cm).

Por exemplo, Goulding et al., (1988) trabalhando no rio Negro, extremo norte da Amazônia, analisaram a dieta de cerca de 450 espécies de peixes, e constataram que no estômago de 65 delas (a maioria de pequeno porte), haviam frutos e sementes de 95 gêneros de plantas, sendo que, 34 gêneros de sementes estavam intactas ou mastigadas parcialmente nos estômagos.

#### 4. Conclusão

O estudo da ictiocoria em regiões tropicais tem se desenvolvido nos últimos anos em várias áreas, porém ainda existem lacunas a serem preenchidas quanto a esse tema, mas este trabalho demonstrou que a dispersão de sementes realizadas pelos peixes tem um papel fundamental na região onde cada espécie de peixe está inserida, e que essa interação com as plantas é algo sistemático da natureza e fundamental para a manutenção da biota, que a sobre-exploração resultante da pesca pode alterar essa relação, uma vez que a retirada de indivíduos consumidores maiores e a predominância de indivíduos consumidores menores tendem reduzir o tamanho da semente ingerida, danificando assim as sementes na mastigação. A diversidade de peixes e plantas que participam desse processo testificam que essa interação é totalmente eficiente.

## Agradecimentos

Agradecimento pelo programa de pós-graduação Ciências Pesquisadoras nos Trópicos da Universidade Federal do Amazonas, pela bolsa de estudo da CAPES e a correções da professora e orientadora Dra. Kedma Cristine Yamamoto.

## Divulgação

Este artigo de revisão é inédito. Os autores e revisores não relataram qualquer conflito de interesse durante a sua avaliação. Logo, a revista *Scientia Amazonia* detém os direitos autorais, tem a aprovação e a permissão dos autores para divulgação, desta revisão, por meio eletrônico.

## Referências

- ALBRECHT, M.P.; PELLEGRINI-CARAMASCHI, E. 2003. Feeding ecology of *Leporinus taeniofasciatus* (Characiformes: Anostomidae) before and after installation of a hydroelectric plant in the upper river Tocantins, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 1(1):53-60.
- ANDERSON, J.T.; NUTTLE, T.; SALDAÑA, ROJAS, J.S; PENDERGAST, T.H.; Flecker, A.S. 2011. Extremely long-distance seed dispersal by an overfished Amazonian frugivore. *The Royal Society (Proc. R. Soc. B.)*.
- ANDERSON, J.T.; SALDAÑA ROJAS, J.; FLECKER, A.S. 2009. High-quality seed dispersal by fruit-eating fishes in Amazonian floodplain habitats. *Oecologia*, 161: 279-290.
- ANDRADE, P.M.; BRAGA, F.M.S. 2005. Diet and Feeding of fish from Grande River, located below the Volta Grande Reservoir, MG-SP. *Brazilian Journal of Biology*, 65(3): 377-385, 2005
- ARAUJO-LIMA, C. A.R.M.; GOULDING, M. 1998. Os frutos do tambaqui: Ecologia, conservação e cultivo na Amazônia. Sociedade Civil Mamirauá. CNPq. Manaus, Amazonas. 186 pp.
- ASLAN, C. E., ZAVALETA, E. S., TERSHY, B. & CROLL, D. 2013. Mutualism disruption threatens global plant biodiversity: a systematic review.
- AYRES, J. M. (1993). As Matas do Várzea do Mamirauá. MCT/CNPq, Sociedade Civil Mamirauá, Brasília.
- BARBOSA, T.P.; MONTAG, L.F. 2017. The role of *Lithodoras dorsalis* (Siluriformes: Doradidae) as seed disperser in Eastern Amazon. *Neotropical Ichthyology*, 15(2): e160061. DOI: 10.1590/1982-0224-20160061.
- BAWA, K. S.; HADLEY, M. 1990. Reproductive ecology of tropical forest plants. *Man and the Biosphere series*, v. 7.
- BELTRÃO, H.D.A.; YAMAMOTO, K.C.; MAGALHÃES, E.R.S. 2017. Biologia reprodutiva e hábitos alimentares do rodóstomo (*Hemigrammus bleheri*) um peixe ornamental da bacia do médio rio Negro, estado do Amazonas, Brasil. *Boletim do Instituto da Pesca, São Paulo*, 43(1): 65-77. Doi: 10.20950/1678-2305.2017v43n1p65.
- BENNEMANN, S.T.; GEALH, A.M.; ORSI, M.L.; SOUZA, L.M. 2005. Ocorrência e ecologia trófica de quatro espécies de *Astyanax* (Characidae) em diferentes rios da bacia do rio Tibagi, Paraná, Brasil. *Iheringia, Sér. Zool., Porto Alegre*, 95(3):247-254.
- BRAGA, P. I. S. 1979. Subdivisão fitogeográfica, tipos de vegetação, conservação e inventário florístico da floresta Amazônica. *Acta Amazônica*, 9(4) suplemento: 53- SO.
- CAUGHLIN, T.T., FERGUSON, J.M., LICHSTEIN, J.W., ZUIDEMA, P.A., BUNYAVEJCHEWIN, S., LEVEY, D.J., 2015. Loss of animal seed dispersal increases extinction risk in a tropical tree species due to pervasive

negative density dependence across life stages. Proc. R. Soc. Lond. Ser. B Biol. Sci. 282, 20142095.

CLARO-JR, L.; FERREIRA E.; ZUANON, J.; ARAUJO-LIMA, C. O efeito da floresta alagada na alimentação de três espécies de peixes onívoros em lagos de várzea da Amazônia Central, Brasil. *Acta Amazônica*. Vol. 34(1) 2004: 133 - 137

CORREA, S.B., WINEMILLER, K.O., LÓPEZ-FERNÁNDEZ, H., GALETTI, M., 2007. Evolutionary perspectives on seed consumption and dispersal by fishes. *BioScience*. 57, 748e756.

CORREA, S.B.; COSTA-PEREIRA, R.; FLEMING, T.; GOULDING, M.; ANDERSON, J.T. 2015. Neotropical fish–fruit interactions: eco-evolutionary dynamics and conservation. *Biological Reviews*.

DEMINICIS, B. B.; VIEIRA, H. D.; ARAÚJO, S. A. C.; JARDIM, J. G.; PÁDUA, F. T. CH.; CHAMBELA NETO, A. 2009. Dispersão natural de sementes: Importância, classificação e sua dinâmica nas pastagens tropicais. *Archivos Zootecnia*, v. 58 (R), p. 35-58.

DIRZO, R., YOUNG, H.S., GALETTI, M., CE-BALLOS, G., ISAAC, N.J., COLLEN, B., 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345, 401–406.

EVA HD, et al., 2002. A vegetation map of South America. European Commission, Joint Research Centre, EUR 20159 EN, p 34

FENNER, M. *Seed ecology*. London: Chapman and Hall, 1985.

GALETTI, M.; DONATTI, C.I.; PIZO, M.A.; GIACOMINI, H.C. 2008. Big Fish are the Best: Seed Dispersal of *Bactris glaucescens* by the Pacu Fish (*Piaractus mesopotamicus*) in the Pantanal, Brazil. *Biotropica*, 40 (3): 386–389.

GOMIERO, L.M.; BRAGA, F.M.S. 2003. O lambari *Astyanax altiparanae* (Characidae) pode ser um dispersor de sementes?. *Acta*

*Scientiarum. Biological Sciences*. v. 25, no. 2, p. 353-360.

GOTTSBERGER, G. *Seed dispersal by fish in the inundated regions of Humaitá, Amazonia*. *Biotropica*, 10(3):170-183. 1978.

GOULDING, M. *The fishes and the forest. Explorations in Amazonian natural history*. Univ. of California Press. Berkeley, CA, USA. 28opp. 1980.

GOULDING, M.; CARVALHO, M. L.; FERREIRA, E. G. *Rio Negro, Rich Life in Poor Water*. SPB Academic Publishing, The Hague, Netherlands. 1988.

GOULDING, M. *Flood forests of the Amazon*. *Scientific American*, 268(3):114-120. 1993.

HARRISON, R. D., TAN, S., PLOTKIN, J. B., SLIK, F., DETTO, M., BRENES, T., ITOH, A. & DAVIES, S. J. (2013). Consequences of defaunation for a tropical tree community. *Ecology Letters* 16, 687–694.

HONDA, E.M.S., 1974. Contribuição ao conhecimento da biologia de peixes do Amazonas: II. Alimentação do tambaqui, *Colosoma bidens*. *Acta Amazonica* 4, 47-53.

HORN, M. H. *Evidence for dispersal of fig seeds by the fruiteating characid fish Brycon guatemalensis Regan in a Costa Rica tropical rain forest*. *Oecologia*, v. 109, p. 259-264. 1997.

HOWE, H. F.; MIRITI, M. N. *When seed dispersal matters*. *Bioscience*, 54: 651-660. 2004.

HOWE, H. F.; SMALLWOOD, J. *Ecology of Seed Dispersal*. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 13. p. 201-228. 1982.

IRION, G.; JUNK, W. J & MELLO, A.S.N.J. 1997. The large central Amazonian river floodplains near Manaus: Geological, climatological, hydrological and geomorphological aspects. In: *The central amazon floodplain: ecology of a pulsing system*. Springer, Ecological Studies Series, v. 216, pp. 23-46.

- ISAAC, V.J., RUFFINO, M.L., 1996. Population dynamics of Tambaqui, *Colossoma macropomum* Cuvier, in the Lower Amazon, Brazil. *Fish. Manage. Ecol.* 3, 315e333.
- ITUASSU, D.R.; CHAO, N.L. 2006 Feeding habits and reproductive biology of *Apistogramma pertensis* (Haseman, 1911) from Igarapé Zamula, Rio Negro, Amazonas, Brazil. In: RÖMER, U. *Cichlid Atlas 2 - Natural History*. Melle: Mergus, 2: 352-369.
- JUNK, M. J.; SOARES, G. M.; CARVALHO, F. M. *Distribution of fish species in a lake of the Amazon river floodplain near Manaus (lago Camaleão) with special reference to extreme oxygen conditions*. *Amazoniana*, 7(4): 397-431. 1983.
- JUNK, W. J. Ecology of the varzea, floodplain of Amazonian, whitewater rivers. In SIOLI, H. (ed.). *The Amazon: limnology and landscape of a mighty tropical river and its basin*. Dordrecht, dr. W. Junk. P.215-243. 1984.
- JUNK, W. J. *Flood tolerance and tree distribution in Central Amazonian floodplains*. In: NIELSEN, L. B.; NIELSEN, I. C.; BALSLEV, H. (Eds.). *Tropical forests: Botanical dynamics, speciation and diversity*. Academic Press, London. p. 47-64. 1989.
- JUNK, W. J. *Wetlands of tropical South America*. In: WHIGHAM D. F. et al. (Eds.). *Wetlands of the World I*. Kluwer Academic Publ. Netherlands. p. 679-739. 1993.
- KIROVSKY, A.L. 2004. Ictiocoria sobre *Thurniaceae* em igarapés da Reserva Florestal Ducke. In: CINTRA, R. História Natural, Ecologia e Conservação de algumas espécies de plantas e animais da Amazônia. V. 1, n. 1, p. 173-178.
- KITAMURA, S. (2011). Frugivory and seed dispersal by hornbills (Bucerotidae) in tropical forests. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 37, 531-541.
- KUBITZKI, K.; ZIBURSKI, A. *Seed dispersal in floodplain forests of Amazonia*. *Biotropica*, v. 26, n. 1, p. 30-43, 1994.
- LEITE, R.G. 2004. A alimentação de juvenis de matrinxã, *Brycon amazonicum* (Pisces, Characidae), em áreas inundadas da Ilha de Marchantaria, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica*. Vol. 34(4): 661 – 664.
- LIMA, C. A.; GOULDING, M. Os frutos do tambaqui: ecologia, conservação e cultivo na Amazônia. Brasília, DF: CNPq, Sociedade Civil Mamirauá. 186 p. 1988.
- LOEBENS, S.C., FARIA, E. U., & YAMAMOTO, K. C. Diversidade de assembleias de peixes em floresta alagada de águas pretas da Amazônia Central. *Scientia Amazonia*, v. 5, n.1, 37-44, 2016.
- LOWE-McCONNELL, R. H. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge: Cambridge University Press, 1987. 382p.
- LOWE-MCCONNELL, R.H. 1999. Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais. Ed. Da Universidade de São Paulo. 534pp.
- MAIA, L. M. A. Influência do pulso de inundação na fisiologia, fenologia e produção de frutos de *Hevea spruceana* (Euphorbiaceae) e *Eschweilera tenuifolia* (Lecythidaceae) em área inundável de igapó da Amazônia Central. Tese de doutorado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Manaus, AM. 186pp. 1997.
- MAIA, L.M.A.; JACKSON, M.B. 2000. Morphological and growth responses of woody plant seedlings to flooding of the Central Amazon floodplain forest. *Verb. Internat. Verein. Limnol.*, 27(4):1711-1716.
- MANNHEIMER, S.G.; BEVILACQUA, E.; CARRAMASCHI, E.P.; SCARANO, F.R. 2003. Evidence for seed dispersal by the catfish

*Auchenipterichthys longimanus* in an Amazonian lake. *J. Tropical Ecology*, 19: 215–218.

MARKL, J.S., SCHLEUNING, M., FORGET, P.M., JORDANO, P., LAMBERT, J.E., TRAVESSET, A., WRIGHT, S.J. BÖHNING-GAESE, K., 2012. Meta-analysis of the effects of human disturbance on seed dispersal by animals. *Conserv. Biol.* 26, 1072-1081.

MÉRONA, B.; RANKIN-DE-MÉRONA, J. 2004. Food resource partitioning in a fish community of the central Amazon floodplain. *Neotropical Ichthyology*, 2(2):75-84.

MONTENEGRO, A.K.A.; TORELLI, J.E.R.; MARINHO, R.S.A.; CRISPIM, M.C.; HERNANDEZ, M.I.M. 2010. Aspects of the feeding and population structure of *Leporinus piau* Fowler, 1941 (Actinopterygii, Characiformes, Anostomidae) of Taperoá II Dam, semi arid region of Paraíba, Brazil. *Biotemas*, 23(2): 101-110.

NOVERAS, J.; YAMAMOTO, K. C.; FREITAS, C. E. C. Uso do igapó por assembleias de peixes nos lagos no Parque Nacional das Anavilhas (Amazonas, Brasil). *Acta Amazonica*, Amazonas, v. 42, n. 4, p. 567 – 572, 2012.

PIEDADE, M. T. F., PAROLIN, P.; JUNK, W. J. Estratégias de dispersão, produção de frutos e extrativismo da palmeira *Astrocaryum jauari* MART. nos igapós do rio Negro: implicações para a ictiofauna. *Ecologia Aplicada*, v. 2, n. 1, p. 31-40, 2003.

PIRES, A. F. Dispersão de sementes na várzea do médio Solimões, estado do Amazonas-Brasil. 1997. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Pará, Museu Paraense Emílio Goeldi, Pará, 1997

PIRES, J. M. Tipos de vegetação da Amazônia, Belém. *Brasil Florestal*, 5: 179-202. 1974.

POULSEN, J.R., CLARK, C.J., PALMER, T.M., 2013. Ecological erosion of an Afrotropical forest and potential consequences for tree recruitment and forest biomass. *Biol. Conserv.* 163, 122–130.

PRANCE, G. T. 1979. Notes on the vegetation of Amazonia III. The terminology of Amazonian forest types subject to inundation. *Brittonia* 31: 26-38.

PRANCE, G. T., MORI, S. A. 1978. Observations on the fruits and seeds of neotropical Lecythidaceae. *Brittonia* 30: 21-33.

PRUDENTE, B.S.; CARNEIRO-MARINHO, P.; VALENTE, R.M.; MONTAG, L.F.A. 2016. Feeding ecology of *Serrasalmus gouldingi* (Characiformes: Serrasalmidae) in the lower Anapu River region, Eastern Amazon, Brazil. *Acta Amazonica*, Vol. 46(3): 259-270.

ROSECCHI, E.; NOUAZE, Y. Comparaison de cinq indices alimentaires utilisés dans l'analyse des contenus stomacaux. *Rev. Trav. I'Inst. Peches Marit.*, 49, 111-123, 1987.

RUSSO S. E, AUGSPURGER C (2004) Aggregated seed dispersal by spider monkeys limits recruitment to clumped patterns in *Virola calophylla*. *Ecol Lett* 7:1058–1067

SAINT-PAUL, U.; ZUANON, J.; CORREA, M. A. V.; GARCIA, M.; FABRE, N. N.; BERGER, U.; JUNK, W. J. *Fish communities in central Amazonian white- and blackwater floodplains*. *Environmental Biology of Fishes* v. 57, p. 235-250, 2000.

SANTOS, G.M.; FERREIRA, E.F.; ZUANON, J. 2006. *Peixes comerciais de Manaus*. Ed. Ibama. ProVárzea. Amazonas.144 pp.

SANTOS, L. M.; MAIA, L. M. A. Germinação de sementes de *Vitex cymosa Bertero ex Spreng.* recuperadas do trato digestório de *Triportheus angulatus* (SPIX, 1829) sardinha no lago Camaleão - Amazônia Central. In: XIII Jornada de Iniciação Científica, PIBIC/INPA. pp 39-40. 2004.

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

SCUDELLER, V. V.; APRILE, F. M.; MELO, S.; SILVA, E. N. DOS S. 2005. Reserva de Desen-

volvimento Sustentável do Tupé: Características Gerais. pp. xi-xxi. In: Silva, E. N. dos S.; Aprile, F. M.; Scudeller, V. V.; Melo, S. Biotupé: Meio Físico, Diversidade Biológica e Sócio-cultural do Baixo Rio Negro, Amazônia Central. I NPA, Manaus.

SEIDLER, T., PLOTKIN, J.B., 2006. Seed dispersal and spatial pattern in tropical trees. Public Libr. Sci. Biol. 4, e344.

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

SOARES, M. G. M.; ALMEIDA, R. G.; JUNK, W. J. The trophic status of the fish fauna in Lago Camaleão, a macrophyte dominated floodplain lake in the middle Amazon. *Amazoniana*, v. 9, n. 4, p. 511-526, 1986.

SOARES, M. G. M.; YAMAMOTO, K. C. Diversidade e composição da ictiofauna do lago tupé. In: 'Silva, E. N. S.; Aprile, F. M., Scudeller, V. V.; Melo, S. (eds.). Biotupé Meio Físico, diversidade biológica e sociocultural do baixo rio Negro, Amazônia Central. Manaus, INPA. p. 181-197. 2005.

SOARES, M.G.M; COSTA, E.L.; SIQUEIRA, S. F.K; ANJOS, H.D.B.; YAMAMOTO, K.C.; FREITAS, C.E.C. 2008. Peixes de lagos do médio rio Solimões. 2. ed. rev.– Manaus: Instituto Ipiatam, 160 pp.

SOUZA-STEVAUX, M. C.; NEGRELLE, R. R. B.; CITADINIZANETTE, V. *Seed dispersal by the fish Pterodoras granulosus in the Paraná River Basin, Brazil.* Journal of Tropical Ecology, v. 10, p. 621-626, 1994.

SOUZA, L.L. 2005. Frugivoria e dispersão de semente por peixes na Reserva de desenvolvimento Sustentável Amanã. UAKARI, 1(1):1-8.

STEVENSON, P. R. (2011). The abundance of large Ateline monkeys is positively associated with the diversity of plants regenerating in Neotropical forests. *Biotropica* 43, 512–519.

STEVENSON, P.R., LINK, A., ONSHUUS, A., QUIROZ, A.J., VELASCO, M., 2014. Estimation of seed shadows generated by Andean woolly monkeys (*Lagothrix lagothricha lugens*). *Int. J. Primatol.* 35, 1021–1036.

VALIENTE-BANUET, A., ET al., 2015. Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Funct. Ecol.* 29, 299–307.

WALDHOFF, D., SAINT-PAUL, U.; FURCH, B. *Value of fruits and seeds from the floodplain forests of central Amazonia as food resource for fish.* *Ecotropica* v. 2, p. 143-156, 1996.

WALDHOFF, D.; MAIA L. M. A. *Production and chemical composition of fruits from trees in floodplain forests of Central Amazonia and their importance for fish production.* In: JUNK, W. J.; OHLY, J. J.; PIEDADE, M. T. F.; SOARES, M. G. (Eds.): *The Central Amazon Floodplain: Actual Use and Options for a Sustainable Management.* Backhuys Publishers, Leiden, p. 393-415. 2000.

WEISS, B., ZUANON, J. A., & PIEDADE, M. T. (2016). Viability of Seeds Consumed by Fishes in a Lowland Forest in the Brazilian Central Amazon. *Tropical Conservation Science*, 1, 10.

WITTMANN, F.; SCHÖNGART, J.; JUNK, W. J. *Phytogeography, species diversity, community structure and dynamics of central Amazonian floodplain forests.* In: JUNK W. J., PIEDADE M. T. F, WITTMANN F, SCHÖNGART J, PAROLIN P (Eds) *Central Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management. Ecological Studies, Springer Verlag, Dordrecht-Heidelberg-London-New York*, 210: 61–102. 2010.



WOODWARD, G., EBENMAN, B., EMMERSON, M., MONTOYA, J.M., OLESEN, J.M., VALIDO, A., WARREN, P.H., 2005. Body size in ecological networks. *Trends Ecol. Evol.* 20, 402–409.

WOTTON, D. M. & KELLY, D. (2012). Do larger frugivores move seeds further? Body size, seed dispersal distance, and a case study of a large, sedentary pigeon. *Journal of Biogeography* 39, 1973–1983.

YAMAMOTO, K. C. *A estrutura de comunidades de peixes em lagos manejados da Amazônia Central*. Dissertação de Mestrado, Instituto

Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Manaus, AM. 71 pp. 2004.

YAMAMOTO, K.C.; SOARES, M.G.M.; FREITAS, C.E.C. 2004 Alimentação de Triportheus angulatus (Spix & Agassiz, 1829) no lago Camaleão, Manaus, AM, Brasil. *Acta Amazônica*, 34(4): 653-660.

YAMAMOTO, K. C; FREITAS, C. E. C.; ZUANON, J.; HURD, L. E. Fish diversity and species composition in small-scale artificial reefs in Amazonian floodplain lakes: Refugia for rare species?. *Ecological Engineering*, p. 165–170, 2014.