UNIVERSIDADE ESTADUAL DE GOIÁS
PRÓ REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
CAMPUS DE CIÊNCIAS EXATAS E TECNOLÓGICAS
Programa de Pós-Graduação *Stricto Sensu* em Recursos Naturais do Cerrado

RONNY JOSÉ DE MORAIS

CICLAGEM DE NUTRIENTES POR PEIXES EM RIACHOS NEOTROPICAIS

Anápolis
2020

RONNY JOSÉ DE MORAIS

CICLAGEM DE NUTRIENTES POR PEIXES EM RIACHOS NEOTROPICAIS

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação *Stricto Sensu* em Recursos Naturais do Cerrado da Universidade Estadual de Goiás para a obtenção do título de Doutor em Recursos Naturais do Cerrado.

Orientador: Fabrício Barreto Teresa

Co-orientadora: Samantha Salomão Caramori

Anápolis

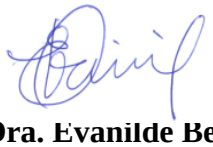
2020

RONNY JOSÉ DE MORAIS

CICLAGEM DE NUTRIENTES POR PEIXES EM RIACHOS NEOTROPICAIS

Tese defendida no Programa de Pós-Graduação *Stricto Sensu* em Recursos Naturais do Cerrado da Universidade Estadual de Goiás,
para a obtenção do grau de doutor(a), aprovada em 28 de Agosto de 2020, pela Banca Examinadora constituída pelos seguintes professores:

Prof. Dr. Fabrício Barreto Teresa
Presidente da banca
Universidade Estadual de Goiás



Prof. Dra. Evanilde Benedito
Universidade Estadual de Maringá

Prof. Dr. Luciano Fogaça de Assis Montag
Universidade Federal do Pará

Prof. Dra. Solange Xavier dos Santos
Universidade Estadual de Goiás

Prof. Dra. Fernanda Melo Carneiro
Universidade Estadual de Goiás

Dedico esta tese aos meus pais, José Duarte e Maria Célia, e ao Francisco Pereira pelo apoio irrestrito e por serem incentivadores do meu crescimento pessoal e profissional.

AGRADECIMENTOS

Antes de deixar aqui meus sinceros agradecimentos às pessoas que generosamente contribuíram de forma direta e indireta com minha jornada, gostaria de mencionar que esta tese é fruto da educação pública brasileira. Esse ciclo que hoje se encerra, iniciou-se muito antes do meu ingresso na pós-graduação. Este processo tem sido construído e se consolidado ao longo da minha jornada acadêmica, considerando que toda a minha formação educacional foi realizada no sistema público de ensino.

Se considerarmos a formação acadêmica como o início deste ciclo que culmina com a pós-graduação, tenho muito a agradecer a esta instituição, Universidade Estadual de Goiás, que sempre me acolheu de braços abertos. Concluí minha graduação em Ciências Biológicas nesta instituição e em seguida, ingressei no mestrado na Universidade Federal de Goiás. Agora retorno à UEG para a conclusão do doutorado, fechando o ciclo da minha educação formal. Assim, deixo aqui minha eterna gratidão a todos aqueles (professores, colegas e servidores) que contribuíram com minha formação pessoal e profissional. Gratidão a todos os trabalhadores que por meio de seus impostos contribuem para o investimento na educação pública. Em tempos em que a educação pública não tem sido valorizada, reitero meus agradecimentos por acreditar que o ensino público contribui para transformação da sociedade, por meio da ciência. Portanto, espero que esta tese possa contribuir para elevar o status da ciência, e, retribuir à sociedade todo esse investimento.

Não poderia deixar de mencionar o quanto me sinto honrado em fazer parte da primeira turma de doutorado do PPG Recursos Naturais do Cerrado - RENAC. Tive a oportunidade de conhecer e trocar experiências com colegas muito especiais. Muito obrigado, Filipe Arruda, Werther Ramalho, Tatiel Gonçalves, Flávia Melo, Thâmara Machado, Leciana Zago e Rafael Ferreira. Minha eterna gratidão ao corpo docente do RENAC por contribuírem para o meu crescimento intelectual e pessoal. Agradeço aos professores, Fabrício Teresa, Samantha Caramori, João Nabout, Vitor Hugo, Rodrigo Carvalho, Murilo Mendonça, Patrick Thomaz, Sandro Dutra, Elisa Bailão, Luciane Madureira, Fernanda Carneiro, Joana Bardella, Priscila Carvalho e Hélida Cunha. Um agradecimento especial à Solange Xavier, docente deste programa e à Daniela Silva (UFG), por serem grandes incentivadoras do meu ingresso neste programa. Gratidão à nossa querida Arminda Campos (secretária do RENAC), carinhosamente conhecida como Nina, por sua amizade, paciência e conselhos tão preciosos.

Um agradecimento especial ao meu orientador, Fabrício Barreto Teresa, por confiar a mim a responsabilidade de desenvolver um trabalho tão desafiador e instigante. Agradeço por depositar tamanha confiança no meu trabalho e por me incentivar a seguir em frente em meio aos desafios. Gratidão pela compreensão nos momentos em que as adversidades ou compromissos profissionais se impunham. Sou grato por me incentivar a desenvolver um trabalho em uma nova linha de pesquisa, pois me permitiu crescer profissionalmente. Nunca imaginei que algum dia iria estudar o xixi dos peixes. Foi extremamente desafiador e uma imensa responsabilidade desenvolver um trabalho fruto de um desejo antigo seu. Espero ter correspondido às expectativas.

Agradeço à Fundação de Amparo à Pesquisa de Goiás (FAPEG), pela concessão da bolsa de pesquisa. Agradeço também à Pró-Reitoria de Pesquisa e Pós-Graduação da UEG (PrP/UEG) pelo financiamento da pesquisa por meio do Edital Pró/Projetos/Pesquisa (N.029/2016).

À Secretaria de Educação do Estado de Goiás pela concessão da licença de aprimoramento profissional. Os três anos de licença concedidos foram fundamentais para o desenvolvimento desta pesquisa. Aproveito para agradecer aos colegas de trabalho do Colégio Claretiano Coração de Maria pelo apoio e incentivo. Um agradecimento especial à diretora, Anália Conceição e à secretária Cleonice Maria pela amizade e por não medirem esforços para me auxiliar durante o período em que a licença não havia sido concedida.

Agradeço ainda, aos colegas da Vigilância Sanitária de Anápolis, em nome do diretor de vigilância em saúde, Júlio César, pela compreensão e adequação das demandas de trabalho em função das atividades do doutorado durante os dois primeiros anos do curso. Em especial, às amigas Luciene Gomes, Luciana Consolação e Solimar Borges pelo incentivo e apoio incondicionais. E, finalmente à Prefeitura Municipal de Anápolis pela concessão da licença por interesse particular durante os anos finais do curso.

Agradeço ao ICMBIO, em nome do Renato César Miranda, chefe da Floresta Nacional de Silvânia (Flona), por não medir esforços para viabilizar a realização do projeto piloto nesta unidade. Obrigado pelo apoio e incentivo.

Agradeço imensamente aos colegas do Laboratório de Biogeografia e Ecologia Aquática da UEG (Bioecol) pelo auxílio em várias etapas da tese. Agradeço à Karine Peixoto, Rafaela Carvalho, Pedro Borges, Ruan Faquim, Werther Ramalho, Geiziane Tessarolo e Micael Pereira. A amizade e o companheirismo de vocês foram fundamentais para o desenvolvimento deste trabalho. Agradeço à professora Luciana Ondei pelas palavras de incentivo e pelo carinho.

Agradeço aos colegas e docentes do Laboratório de Biotecnologia da UEG (Labiotec) em especial, à professora Samantha Salomão Caramori, minha co-orientadora, pela colaboração no estabelecimento dos protocolos para realização das análises laboratoriais. Agradeço por estar sempre acessível e disposta a me auxiliar. Estendo meus agradecimentos aos técnicos do laboratório de Química e Farmácia da UEG, José Fernando e Luís Carlos, pelo empréstimo de materiais e reagentes.

Às professoras, Samantha Caramori e Priscila Carvalho pelas sugestões nos relatórios de acompanhamento da tese. Agradeço também aos professores João Nabout e Renato Dala-Corte pelas valiosas contribuições em minha qualificação. Ao Renato Dala-Corte e Lucas Jardim pela imensa contribuição nas análises estatísticas e pelas discussões enriquecedoras sobre as análises filogenéticas. Agradeço pela generosidade em compartilhar seus conhecimentos. Ao professor Vitor Hugo e Francisco Tejerina pelas sugestões nas etapas iniciais do delineamento desta pesquisa.

Aos colegas Filipe Arruda e Karine Peixoto pelo auxílio nas análises estatísticas para o exame de qualificação. Agradeço ao Werther Ramalho, pelo apoio quando o software R insistia em não atender meus comandos. Às amigas Juliana Simião, Geiziane Tessarolo e Karine Peixoto pelas preciosas contribuições sobre a redação do texto. Agradeço especialmente à Karine Peixoto pela amizade, incentivo e disponibilidade no atendimento das minhas solicitações para revisão do texto. Não tenho palavras para agradecê-la.

Agradeço aos professores Evanilde Benedito, Luciano F. A. Montag, Fernanda M. Carneiro e Solange S. Xavier por aceitarem participar da minha defesa. Agradeço também aos professores Renato B. Dala-Corte e Vitor Hugo M. Prado por serem suplentes.

Agradeço às colegas do RENAC, Daniela de Lima e Denise Carvalho pelas conversas, companhia e pelo compartilhamento de conhecimento que me proporcionaram. Agradeço especialmente à Daniela de Lima pelo incentivo, pelos momentos de descontração e pela valiosa amizade.

À Dra Rana El-Sabaawi (University of Victoria - UVic) pelas contribuições no delineamento desta pesquisa no período em que cursei sua disciplina, ministrada na Universidade Estadual do Rio de Janeiro. Agradeço imensamente pela leitura crítica do primeiro capítulo da tese e pela generosidade em compartilhar seus conhecimentos. Ao Dr. Gaston Small (Universtity of St. Thomas) pelo auxílio e pelas valiosas contribuições desde a concepção do projeto de pesquisa. Agradeço pela receptividade e pela atenção dispensada ao meu trabalho. Agradeço pela leitura crítica do segundo capítulo da tese e pelas valiosas

contribuições. O seu trabalho de pesquisa foi uma fonte de inspiração para o desenvolvimento desta tese.

Por apresentar diferentes etapas e áreas específicas do conhecimento gostaria de agradecer imensamente aos colegas que contribuíram em cada uma delas. Agradeço à Rafaela Carvalho pelo auxílio nas análises de dieta das espécies. Gratidão pelas horas dedicadas a este trabalho tão minucioso e por transformar sua casa num mini laboratório no período em que a UEG estava em greve. Agradeço à professora Rosana Mazzoni (UERJ) e à Luísa Manna (UERJ) por compartilharem o software usado para determinar o tamanho populacional. Agradeço ao professor Patrick Thomaz e Hugo Barbosa pelo auxílio nas análises da paisagem e na confecção dos mapas. Ao Hugo Barbosa pelo auxílio na triagem e identificação das espécies. Agradeço ao taxonomista Fernando Carvalho (UFMS), pois com seu auxílio na identificação, constatamos que entre os espécimes coletados, havia uma espécie ainda não catalogada, *Astyanax* sp. n. Um motivo de muita satisfação para toda equipe.

Aos amigos e parceiros, Cleber Costa, Edivaldo Gomide, Zilmar Fiori, Hudson Lucas, Adivania Cardoso, Hugo Barbosa, Pedro Borges, Rafaela Carvalho, Cristiano Costa e ao meu cunhado Josué Borges por me auxiliaram durante os trabalhos de campo. Agradeço imensamente ao Cristiano Costa, guia de turismo da região, pelo auxílio no reconhecimento das áreas de coleta. A contribuição de vocês foi fundamental para a realização desta pesquisa. Agradeço pelo apoio, incentivo e pelos momentos de descontração. Obrigado por embarcarem nesta aventura. Aos designers, Thiago Bastos e Renato Galhardo, pela colaboração na concepção das estratégias e ilustrações do jogo.

À toda minha família e à família Pereira pela compreensão durante minhas ausências e por terem me proporcionado momentos inesquecíveis durante as calorosas confraternizações. Um agradecimento especial às minhas irmãs Regina, Regilene, Regisléia e Taís pelo apoio e incentivo. Ao meu tio, Gilmar Fernandes (*in memorian*), por ter sido um grande incentivador do meu sucesso profissional. À Lara Batista pelo apoio e por gentilmente ter me auxiliado na formatação deste trabalho. À minha amiga Lílian Cristina pela valiosa amizade e incentivo. Aos amigos Anilton Bispo e Edna Castilho pelo incentivo e pelo apoio emocional.

Um agradecimento mais do que especial aos meus pais, José Duarte de Morais e Maria Célia de Morais, pelo apoio e incentivo em todos os momentos da minha vida. Tenho muita gratidão pela dedicação dispensada a mim. Me orgulho por serem tão presentes na minha vida. Não me deixaram sozinho nem mesmo nas coletas de campo. Como exímio pescador, meu pai logo se encantou pela técnica da pesca elétrica. Se encarregou de assegurar que os equipamentos estivessem em pleno funcionamento em cada coleta. Foi realmente maravilhoso ver sua

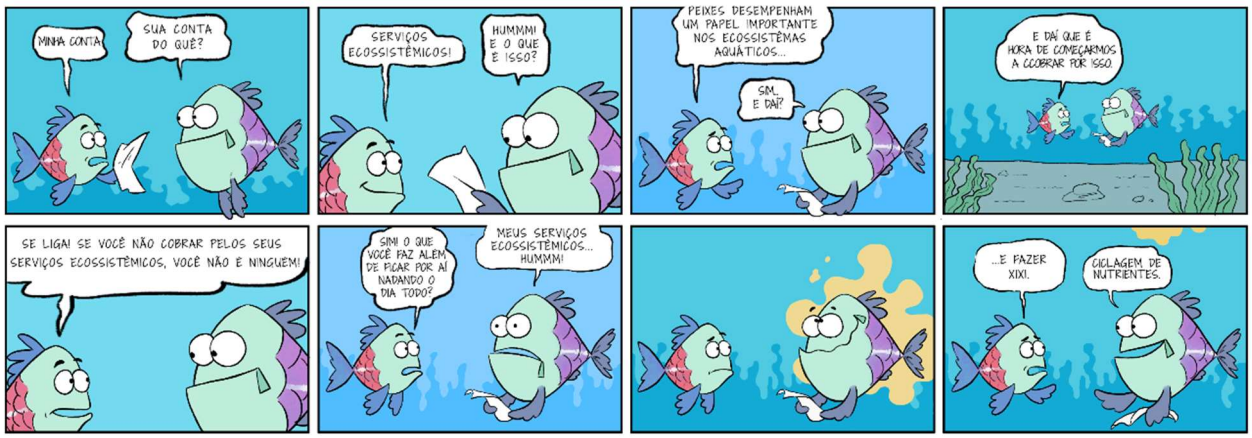
empolgação a cada peixe coletado. Agora ele tem mais histórias de pescador para contar. Minha mãe com sua sabedoria, se encarregava de me tranquilizar e preparar as deliciosas comidas que levávamos para o campo. Quem esteve nas coletas pode recordar da famosa farofa de frango. Não sei como agradecê-los. Foi realmente um privilégio contar com uma ajuda tão especial. Gratidão pelo suporte emocional que me proporcionaram.

Ao Francisco Pereira, por estar sempre ao meu lado e por ser meu maior incentivador. Não há palavras que possam expressar minha gratidão. Agradeço por me amparar e acolher nos momentos de crise pelos quais passei. Obrigado por me auxiliar em todas as etapas deste trabalho, literalmente. Agradeço por se dispor a me acompanhar nas coletas de campo e pelas horas dedicadas a me ouvir falar sobre o xixi dos peixes. Como arquiteto e completamente habituado ao meio urbano, sei que teve que se esforçar para me auxiliar nos trabalhos de campo, principalmente depois de ter sido picado por uma cobra em uma das coletas. Obrigado por não medir esforços para estar ao meu lado e superar o medo para continuar me auxiliando nas coletas. Jamais me esquecerei. Muito do que sou e grande parte do que alcancei foi graças ao seu apoio, força e incentivo.

Estendo meus agradecimentos a todos os proprietários rurais que gentilmente permitiram a realização deste trabalho em suas propriedades. Agradeço aos proprietários das fazendas Vagafogo, Vargem Grande e Bonsucesso pela confiança e respeito à esta pesquisa. Tive a oportunidade de conhecer lugares lindos. Apesar da seriedade e concentração durante o trabalho de campo, contemplar riachos íntegros num contexto ambiental que tem sofrido constantes ameaças é realmente inspirador. Aliás, é impossível passar incólume pelas belezas naturais de Pirenópolis.

A Deus, por ser meu refúgio e fortaleza. Gratidão pela oportunidade de continuar meus estudos e por colocar em meu caminho pessoas maravilhosas que me ajudaram durante todo esse processo de crescimento pessoal e profissional.

Finalizo agradecendo a você que por alguma razão se sentiu motivado a ler esta tese. Espero que o conhecimento gerado possa servir de inspiração para trabalhos futuros, e, principalmente, despertar um novo olhar para a preservação e valorização do Cerrado. Convido você a conhecer um pouco mais sobre a importância do xixi dos peixes para os ecossistemas aquáticos.



Charge elaborada por Ronny Morais e Renato Galhardo. Adaptada de Jim Toomey (2010).

SUMÁRIO

Resumo 11
Abstract 12
Lista de Tabelas 13
Lista de Figuras 14
Introdução 16
Capítulo I Efeito de Fatores Intrínsecos e Extrínsecos na Ciclagem de Nutrientes Realizada por Peixes em Riachos Neotropicais 28
Resumo 28
1. Introdução 29
2. Metodologia 32
2.1. Área de estudo e caracterização ambiental 32
2.2. Amostragem da ictiofauna 35
2.3. Quantificação das taxas de ciclagem de nutrientes pelos peixes 36
2.3.1. *Cálculo da taxa de excreção dos peixes* 36
2.4. Análise da dieta 37
2.5. Filogenia 38
2.6. Análise dos dados 39
3. Resultados 41
3.1. Ictiofauna 41
3.2. Excreção dos peixes 41
Taxas de excreção per capita 41
Taxa de excreção por massa específica 41
3.3. Relação dos fatores intrínsecos e extrínsecos nas taxas de excreção 42
4. Discussão 46
5. Conclusão 47
Referências 48
Material Suplementar 53
Referências 65
Capítulo II Qual a Contribuição dos Peixes para a Ciclagem de Nutrientes em Riachos Neotropicais? 66

Resumo 66
1. Introdução 67
2. Metodologia 70
2.1. Área de estudo e caracterização ambiental *70*
2.2. Amostragem da ictiofauna *74*
2.2.1 Determinação do tamanho populacional 75
2.3 Quantificação das taxas de ciclagem de nutrientes pelos peixes *75*
2.3.1 Cálculo da taxa de excreção dos peixes 76
2.4 Análise da dieta e Determinação das guildas tróficas 79
2.5 Demanda de nutrientes nos riachos *77*
2.6 Análise de dados *78*
3. Resultados 79
4. Discussão 86
5. Conclusão 88
Referências 89
Material Suplementar 93
Referências 113
Capítulo III Peixixi 115
1. Introdução 115
2. Descrição do Jogo 118
Referências 121
Considerações Finais 123
Referências 124
Apêndice: Manual do jogo 125

RESUMO

Neste estudo avaliamos a importância dos peixes para a ciclagem de nutrientes em riachos neotropicais buscando identificar os principais fatores determinantes das taxas de excreção. Abordamos a ciclagem de nutrientes numa escala individual e ecossistêmica em capítulos distintos da tese e a eles acrescentamos um capítulo em formato de jogo numa linguagem acessível e lúdica para evidenciar a importância dos peixes na ciclagem de nutrientes em riachos. Conduzimos o estudo em riachos neotropicais localizados na Área de Proteção Ambiental da Serra dos Pireneus e em seu entorno, uma área inserida no Bioma Cerrado. Assim, estruturamos a Tese em três capítulos. No CAPÍTULO I, testamos se os fatores intrínsecos (características dos indivíduos) e extrínsecos (características ambientais) podem explicar a variação na excreção de peixes em riachos. Modelamos a excreção de nutrientes (per capita e massa específica) em função dos fatores intrínsecos, como peso, dieta de invertebrados alóctones e parentesco filogenético, e extrínsecos como concentração de nutrientes no ambiente (N e P), Índice de Integridade Físico do Hábitat, Índice de Qualidade da Água e percentual de vegetação natural e antrópica. Nossos resultados evidenciaram que a excreção dos peixes pode ser particularmente influenciada por suas características intrínsecas, especialmente pelo peso das espécies e pelo parentesco filogenético. No CAPÍTULO II, avaliamos a contribuição dos peixes para a ciclagem de nutrientes levando em consideração a demanda de nutrientes dos riachos. Mostramos que os peixes contribuem de forma expressiva para a ciclagem de nutrientes dos riachos do Cerrado. Essa contribuição é ainda mais importante em riachos mais conservados e oligotróficos, onde os peixes excedem a demanda por nutrientes do ambiente. Os pequenos lambaris (tetras), insetívoros alóctones são dominantes nesses riachos e são responsáveis pela maior parte dos nutrientes excretados pela comunidade. No CAPÍTULO III, elaboramos um jogo, Peixixi, com o intuito de promover a divulgação científica por meio da síntese dos principais resultados obtidos nos capítulos anteriores. Relacionamos diferentes conceitos ecológicos por meio de uma linguagem lúdica e acessível aos distintos públicos.

Palavras-chave: ictiofauna, parentesco filogenético, excreção, demanda de nutrientes, divulgação científica, jogo de tabuleiro

ABSTRACT

In this study, we evaluated the importance of fish for nutrient cycling in neotropical streams, seeking to identify the main factors determining excretion rates. We approach the cycling of nutrients on an individual and ecosystem scale in different chapters of the thesis and to them we add a chapter in game format in an accessible and playful language to highlight the importance of fish in the cycling of nutrients in streams. We conducted the study in neotropical streams located in and around the Serra dos Pireneus Environmental Protection Area. Thus, we structured the Thesis in three chapters. In CHAPTER I, we tested whether intrinsic (characteristics of individuals) and extrinsic (environmental characteristics) factors can explain the variation in the excretion of fish in streams. We model the excretion of nutrients (*per capita* and specific mass) in function of intrinsic factors, such as mass, diet of allochthonous invertebrates and phylogenetic kinship, and extrinsic as concentration of nutrients in the environment (N and P), Habitat Physical Integrity Index, Water Quality Index and percentage of natural and anthropic vegetation. Our results showed that the excretion of fish can be particularly influenced by its intrinsic characteristics, especially by the mass of the species and the phylogenetic kinship. In CHAPTER II, we evaluate the contribution of fish to nutrient cycling taking into account the nutrient demand of streams. We have shown that fish contribute significantly to the nutrient cycling of Cerrado streams. This contribution is even more important in more conserved and oligotrophic streams, where fish exceed the demand for nutrients in the environment. Small lambaris (tetras), allochthonous insectivores are dominant in these streams and are responsible for most of the nutrients excreted by the community. In CHAPTER III, we created a game, Peixixi, in order to promote scientific divulgation through the synthesis of the main results obtained in the previous chapters. We relate different ecological concepts through a playful language and accessible to different audiences.

Keywords: ichthyofauna, phylogenetic kinship, excretion, nutrient demand, scientific divulgation, gameboard

LISTA DE TABELAS

Capítulo I -

Efeito de Fatores Intrínsecos e Extrínsecos na Ciclagem de Nutrientes Realizada por Peixes em Riachos Neotropicais

Tabela 1: Parâmetros estruturais e físico-químicos dos riachos (P1 a P9). …….34

Tabela 2: Modelos de regressão linear gerados para variáveis resposta massa específica (µg[Nutriente] g-1 h-1). As variáveis preditoras correspondem ao peso (g) das espécies, a dieta baseada em insetos alóctones e o percentual de vegetação nativa. A natureza do modelo representa os fatores intrínsecos (I) e extrínsecos (E). ……..…….....……43

Tabela 3: Modelos de regressão linear gerados para a variável resposta excreção per capita (µg[Nutriente] peixe-1 h-1). As variáveis preditoras correspondem ao peso (g) das espécies, a dieta baseada em insetos alóctones e o percentual de vegetação nativa. A natureza do modelo representa os fatores intrínsecos (I) e extrínsecos (E). …….44

Capítulo II -

Qual a Contribuição dos Peixes para a Ciclagem de Nutrientes em Riachos Neotropicais?

Tabela 1: Parâmetros estruturais e físico-químicos dos riachos (P1 a P9). …….73

Tabela 2: Resultados das regressões lineares entre as variáveis excreção areal, demanda de nutrientes e contribuição relativa (N e P) e a biomassa da comunidade e % de vegetação nativa…… 80

LISTA DE FIGURAS

Capítulo I -

Efeito de Fatores Intrínsecos e Extrínsecos na Ciclagem de Nutrientes Realizada por Peixes em Riachos Neotropicais

Figura 1: Área de estudo com destaque para os pontos amostrais localizados na Área de Proteção Ambiental (APA) da Serra dos Pirineus e em seu entorno. …….…….32

Figura 2: Relações filogenéticas entre as 29 espécies de peixes. A escala representa o tempo, estimado em milhões de anos. ……...……...39

Figura 3: Mapeando os autovetores da filogenia de 29 espécies de peixes para a excreção por massa específica e per capita do nitrogênio (N-NH4) e fósforo (P-PO4). Valores positivos e negativos são representados pelos símbolos em preto e branco, respectivamente. O tamanho dos símbolos é proporcional ao valor absoluto. …….....……45

Capítulo II -

Qual a Contribuição dos Peixes para a Ciclagem de Nutrientes em Riachos Neotropicais?

Figura 1: Área de Estudo. Riachos localizados na Área de Proteçao Ambiental da Serra dos Pireneus e no seu entorno. …….……...…….....……70

Figura 2: Fotos dos trechos dos riachos amostrados. Créditos: RJM e FJP. …….……...71

Figura 3: Relação entre a Excreção Areal de nutrientes, demanda de nutrientes e a distância de turnover entre os riachos. Em A (N) e B (P). Os riachos foram ordenados de acordo com o seu estado de conservação. O uso do solo antrópico está em preto no diagrama. O eixo y do diagrama representa a porcentagem de vegetação. …….……..……...81

Figura 4: Relação entre biomassa (primeira coluna de cada ponto amostral) e excreção areal (segunda coluna de cada ponto amostral) dos grupos tróficos em seus respectivos riachos. Em A (N) e B (P). Os riachos foram ordenados de acordo com o seu estado de conservação. O uso do solo antrópico está em preto no diagrama. O eixo y do diagrama representa a porcentagem de vegetação.. …….…….…….83

Figura 5: Excreção Areal de N para as espécies presentes nos riachos e suas respectivas guildas tróficas (representadas pelas cores). O tamanho de cada círculo representa a biomassa de cada nos respectivos riachos. Riachos degradados são representados pelo símbolo (*). Transformamos o eixo Y em log10 para melhorar a dispersão os dados. O nome das espécies e os seus respectivos acrônimos estão descritos na Tabela S3 e na Prancha 1 (Material Suplementar). …….…….…….84

Figura 6: Excreção Areal de P para as espécies presentes nos riachos e suas respectivas guildas tróficas (representadas pelas cores). O tamanho de cada círculo representa a biomassa de cada nos respectivos riachos. Riachos degradados são representados pelo símbolo (*). Transformamos o eixo Y em log10 para melhorar a dispersão os dados. O nome das espécies e os seus respectivos acrônimos estão descritos na Tabela S3 e na Prancha 1 (Material Suplementar). ..…….……...…….……85

Capítulo III -

Figura 1: Imagem ilustrativa do jogo. Créditos: TBM e RGN. .....……118
Figura 2: Fotos do protótipo do jogo. Créditos: RJM e FJP.....……119

INTRODUÇÃO

Ciclagem de nutrientes

As interações entre a biodiversidade e os serviços ecossistêmicos têm ganhado destaque na literatura científica, principalmente, devido às mudanças globais e às alterações antrópicas ao meio ambiente. Esses efeitos podem desencadear redução na biodiversidade, provocar alterações funcionais e reduzir a provisão dos serviços ecossistêmicos (BELLWOOD et al., 2014; HARRISON et al., 2014; TOUSSAINT et al., 2016). Entretanto, o desafio é compreender quais componentes da biodiversidade são mais relevantes para a realização dos serviços ecossistêmicos, quais mecanismos explicam suas interações, quais as respostas das comunidades frente às perturbações e quais implicações para o funcionamento do ecossistema (DÍAZ et al., 2006; CARDINALE et al., 2012; BOMMARCO; KLEIJN; POTTS, 2013).

Nos ecossistemas aquáticos a ciclagem de nutrientes representa um importante processo ecossistêmico (CAPPS; FLECKER, 2013; GRIFFITHS; HILL, 2014a; CHILDRESS; MCINTYRE, 2015) e os peixes atuam como agentes determinantes neste processo. Ao disponibilizarem nutrientes ebssenciais, como nitrogênio (N) e fósforo (P), para os produtores primários, os peixes contribuem para a manutenção desses ecossistemas, especialmente em ambientes oligotróficos (ATKINSON; VAUGHN, 2015; ELSER et al., 2007; SMALL et al., 2011; VANNI, 2002). Esses nutrientes podem interferir no crescimento da população de produtores e consumidores, criar condições favoráveis para coexistência de espécies além de favorecer a diversidade biológica (HALL et al., 2007; MCINTYRE et al., 2008; BENSTEAD et al., 2014;). Além dos efeitos diretos, os peixes podem contribuir indiretamente com a regulação do ciclo de nutrientes através do transporte de nutrientes (horizontal ou vertical) e do seu efeito *top-down* sobre as teias tróficas, modificando a abundância, e, portanto, a absorção de nutrientes pelos produtores (VANNI, 2002).

Por serem organismos móveis, os peixes podem disponibilizar nutrientes periodicamente nos ambientes por meio da excreção (CHILDRESS; ALLAN; MCINTYRE, 2014; CHILDRESS; MCINTYRE, 2015) e transportá-los entre diferentes hábitats de um mesmo ecossistema (e.g., hábitats bentônicos e pelágicos) (GLAHOLT; VANNI, 2005; VANNI; BOROS; MCINTYRE, 2013). Além disso, os peixes podem transportar grandes quantidades de nutrientes entre ecossistemas por meio da migração (WHEELER; MILLER;

CROWL, 2015). Quando isso acontece os peixes podem atuar como sequestradores (*sinks*) ao armazenarem nutrientes em seus tecidos ou mineralizadores (*sources*) ao disponibilizarem nutrientes para o meio (VANNI; BOROS; MCINTYRE, 2013). A distribuição desses organismos também pode influenciar a heterogeneidade espacial e temporal dos processos biogeoquímicos aquáticos. Agregações de peixes tem o potencial de criar *hotspots* biogeoquímicos em riachos. Isso pode alterar a concentração de nutrientes que limita a produtividade primária e influencia a abundância e as interações das espécies (MCINTYRE et al., 2008; CAPPS; FLECKER, 2013; ATKINSON; VAUGHN, 2015; ATKINSON et al., 2016).

Assim como ocorre em todos os animais, ao consumirem o alimento, os peixes incorporam frações desses nutrientes em seus tecidos cuja fração armazenada é proporcional à demanda pelos processos fisiológicos, como crescimento, manutenção e reprodução (STERNER; ELSER; HESSEN, 1992). As frações não assimiladas são eliminadas como fezes (pelo processo conhecido como egestão) (SCHINDLER; EBY, 1997; VANNI, 2002) ou liberadas como resíduos metabólicos, através das brânquias e rins (excreção), principalmente nas formas inorgânicas (N como amônio e P como fósforo reativo solúvel), embora as formas orgânicas (N como ureia) também possam ser representativas (VANNI et al., 2002; MCINTYRE et al., 2007). Os nutrientes egestados são liberados em forma de particulados e são menos biodisponíveis para os produtores primários, embora possam ser mineralizados por bactérias tornando-se disponíveis para absorção (MEYER; SCHULTZ, 1985).

As diferenças nas taxas de excreção de nutrientes pelos peixes dependem da combinação fatores intrínsecos e extrínsecos (VANNI et al., 2002; HALL et al., 2007; MCINTYRE et al., 2008; BENSTEAD et al., 2010). Os fatores intrínsecos incluem aqueles relativos às características das espécies como a composição da dieta e de nutrientes do corpo, massa corporal e parentesco filogenético (SEREDA; HUDSON, 2011; SMALL et al., 2011; CAPPS; FLECKER, 2013; ALLGEIER, LAYMAN, MUMBY, 2014; ALLGEIER et al., 2015; FRITSCHIE; OLDEN, 2016). Os fatores extrínsecos envolvem aspectos ambientais, como quantidade de nutrientes no ambiente aquático, temperatura, cobertura da vegetação ripária e fluxo de água (e.g., hidrodinâmica, vazão) (HALL et al., 2007; MCINTYRE et al., 2008 BENSTEAD et al., 2010).

Teoria Estequiométrica Ecológica (TEE) e Teoria Metabólica da Ecologia (TME)

De modo geral, a quantidade de nutrientes ingeridos e liberados pelos peixes segue os fundamentos da Teoria Estequiométrica Ecológica (TEE) (STERNER; ELSER, 2002) que prediz que os animais são homeostáticos, pois não variam a composição do corpo em função da dieta (MCINTYRE; FLECKER, 2010; PERSSON et al., 2010). Portanto, as taxas pelas quais os animais reciclam os nutrientes refletem o desequilíbrio de nutrientes na composição do corpo, na sua dieta e na sua demanda por meio de um balanço de massa (Excreção = Dieta – Assimilação – Egestão) (STERNER; GEORGE, 2000; ALLGEIER et al., 2015; BARNECHE; ALLEN, 2015). Então, os peixes podem apresentar uma taxa de excreção proporcional à quantidade de nutrientes presentes na sua dieta. No entanto, espécies com altas demandas (e.g. para reprodução e crescimento) para um dado nutriente podem excretar uma quantidade menor desse nutriente. Por exemplo, peixes da família Loricariidae por apresentarem alta demanda de P para constituição de sua estrutura óssea, excretam baixos níveis deste nutriente (VANNI et al., 2002; CAPPS; ATKINSON; RUGENSKI, 2015; EL-SABAAWI et al., 2016a;). Por outro lado, peixes com dietas de origem animal apresentam teores elevados de P quando comparados àqueles com dietas com predominância de algas e plantas (GREEN; HARDY; BRANNON, 2002), e, portanto, as taxas de excreção devem ser proporcionais à composição elementar da dieta (TORRES; VANNI, 2007; SMALL et al., 2011).

A Teoria Metabólica da Ecologia (TME) fornece a base a compreensão dos mecanismos subjacentes às relações entre o tamanho do corpo e o funcionamento dos ecossistemas (ALLEN; GILLOOLY, 2009; SÉGUIN et al., 2014; ALLGEIER et al., 2015). Em tese, de acordo com essa teoria, as taxas de excreção de nutrientes pelos peixes apresentam uma relação alométrica com o tamanho corporal dos indivíduos, o que indica que indivíduos menores excretam mais nutrientes por massa que indivíduos maiores (HALL et al., 2007; ALLGEIER et al., 2015). Essa abordagem pode ser descrita pela relação da excreção (E) com a massa do corpo (M) como, $E=aM^b$ em que a representa a constante de normalização e b o coeficiente alométrico. Para a maioria dos consumidores aquáticos, o coeficiente b é menor que 1, tratando-se, portanto, de uma relação alométrica e não isométrica (1:1). Portanto, espera-se um coeficiente de escala alométrico [isto é, o *slope* do log (massa do corpo) *versus* log (taxa de excreção) na regressão] na ordem de ¾ (~ 0,75) para as espécies (BROWN et al., 2004; ALLGEIER et al., 2015; BARNECHE; ALLEN, 2015). Essa relação desproporcional entre o tamanho do corpo e a taxa de excreção de nutrientes está relacionada ao metabolismo que é determinado por um fator (b) de ¾ do tamanho corporal (BROWN et al., 2004). Assim, quanto menor é o indivíduo, mais

acelerado será seu metabolismo refletindo no aumento da taxa de excreção por unidade de massa do organismo. Essa relação alométrica representa um importante mecanismo que permite investigar a influência de traços de história de vida sobre o fluxo de energia e nutrientes nos ecossistemas (ALLEN; GILLOOLY, 2009; BARNECHE et al., 2014).

Embora a integração entre essas duas teorias seja importante para compreender os mecanismos da ciclagem de nutrientes pelos consumidores, uma análise de um ecossistema subtropical marinho mostrou que o peso do corpo foi o principal preditor para as taxas de excreção das espécies (invertebrados e peixes). A composição estequiométrica e a posição trófica (que reflete a amplitude da dieta) explicaram uma pequena parte dessa variação (ALLGEIER et al., 2015). Mas o fato de um preditor da TME ter apresentado maior poder preditivo que as variáveis da TEE sugere a necessidade de ampliar os estudos envolvendo os preditores de ambas teorias, em separado ou em conjunto, para prever as taxas de ciclagem de nutrientes na natureza (BARNECHE; ALLEN, 2015), sobretudo em ambientes neotropicais, dada a escassez de estudos.

Vale a pena notar que os mecanismos envolvidos na excreção de nutrientes podem ser conservados ao longo da história evolutiva. Dessa forma, a variação na ciclagem de nutrientes mediada pelos peixes pode apresentar sinal filogenético (MCINTYRE et al., 2008; BENSTEAD et al., 2010; CAPPS; ATKINSON; RUGENSKI, 2015; ALLGEIER et al., 2015). De fato, além dos fatores ecológicos, os estudos têm demonstrado que os fatores históricos como o parentesco filogenético podem influenciar nessa relação, uma vez que espécies que compartilham características similares (tamanho, dieta e fisiologia) podem apresentar taxas de excreção de nutrientes semelhantes (HENDRIXSON; STERNER; KAY, 2007). Porém, processos de divergência evolutiva podem resultar em ausência de sinal filogenético nas taxas de excreção (VILLÉGER et al., 2012), ou seja, espécies filogeneticamente próximas podem divergir na excreção de nutrientes. No entanto, a influência do parentesco filogenético sobre as taxas de excreção ainda permanece como uma questão desafiadora (MCINTYRE; FLECKER, 2010; ATKINSON et al., 2016).

Contribuição dos peixes para a ciclagem de nutrientes

Conforme predito pela Teoria de Meta-ecossistemas, os ambientes aquáticos e terrestres estão interligados por meio de um fluxo de energia, matéria e organismos, o que permite uma interação entre as comunidades e os processos ecossistêmicos (GRAVEL et al., 2011; ALLGEIER; BURKEPILE; LAYMAN, 2017; MASSOL et al., 2017). Desta forma, o papel que os peixes desempenham na ciclagem de nutrientes não é definido apenas por suas características intrínsecas, mas também depende do contexto ambiental em que estão inseridos (VANNI, 2002). Neste sentido, a mata ripária possui papel fundamental na manutenção, funcionamento e equilíbrio dos sistemas lóticos, por controlar os fluxos de entrada de matéria e energia por meio do material alóctone e a luminosidade (MCFEETERS et al., 2011; PARRON; BUSTAMANTE; MARKEWITZ, 2011; ZHANG; RICHARDSON, 2011). Riachos localizados em áreas com alta cobertura vegetal tendem a apresentar uma menor quantidade de sólidos suspensos, baixa concentração de nutrientes e um suprimento expressivo de recursos de origem alóctone. Entretanto, esses ambientes estão constantemente ameaçados e a perda dessa vegetação devido ao desenvolvimento das atividades agropastoris pode alterar as funções do ecossistema e os serviços ecossistêmicos aquáticos, como a ciclagem de nutrientes na comunidade (SWEENEY et al., 2004; FOLEY et al., 2007; FELD, 2013). Isso ocorre, principalmente, devido à elevada carga de nutrientes oriundos destas atividades e da redução do sombreamento, o que intensifica a eutrofização e aumenta a produtividade primária (DAVIS et al., 2010; FOLEY et al., 2011; CARDINALE et al., 2012).

O aumento na abundância dos produtores pode intensificar o consumo pelos peixes herbívoros e como resultado, aumentar a sua biomassa. Um aumento expressivo na biomassa pode alterar as taxas de excreção e a ciclagem de nutrientes (MCINTYRE et al., 2007; MOSLEMI et al., 2012; EL-SABAAWI et al., 2016a), já que espécies mais abundantes podem apresentar maior contribuição para a ciclagem de nutrientes nos ecossistemas (BENSTEAD et al., 2010). No entanto, características intrínsecas das espécies podem refletir em contribuições desproporcionais em termos de biomassa, fazendo com que espécies pouco abundantes possam contribuir significativamente com a demanda de nutrientes do sistema, atuando como espécies-chave na ciclagem de nutrientes (EVANS-WHITE; LAMBERTI, 2005; MCINTYRE et al., 2007; SMALL et al., 2011). Em um estudo realizado com 12 espécies de peixes em um riacho limitado por P, *Astyanax aeneus*, mesmo apresentando menor biomassa (18%) em relação à comunidade, foi responsável por 90% do P excretado e atendeu 90% da demanda de P do ecossistema (SMALL et al., 2011).

Em riachos, a excreção de nutrientes pelos peixes pode suprir a demanda do ecossistema e, consequentemente, apresentar um grande impacto no seu funcionamento. Isso parece ser especialmente importante em ambientes oligotróficos (SMALL et al., 2011; WILSON; XENOPOULOS, 2011). Então, a importância dos peixes pode variar entre populações e ecossistemas, como resultado da variação dos traços funcionais das espécies, da biomassa da população e de comunidades, da biomassa dos produtores primários e das singularidades de cada ecossistema (e.g., vazão do riacho, metabolismo do ecossistema, profundidade) (MCINTYRE et al., 2008; WHEELER; MILLER; CROWL, 2015). Em ambientes tropicais, a ciclagem de nutrientes pode ser particularmente importante, principalmente porque esses ambientes requerem uma alta taxa de *turnover* de nutrientes para sustentar a produtividade primária (KILHAM, PETER & KILHAM, 1990). Dessa forma, a demanda de nutrientes pode ser altamente variável, temporal e espacialmente e em muitos riachos pode apresentar uma relação positiva com a concentração de nutrientes (VON SCHILLER et al., 2007, 2008; ATKINSON et al., 2013; CAPPS; FLECKER, 2013).

A maior parte dos estudos sobre o papel funcional dos peixes para a ciclagem de nutrientes tem sido desenvolvida em regiões temperadas (ATKINSON et al., 2016). Portanto, apesar da alta diversidade de peixes da região neotropical os padrões de ciclagem de nutrientes ainda são incipientes e merecem maior destaque dado ao aumento de pressões antrópicas. As mudanças na paisagem decorrentes das atividades humanas alteram a estrutura das comunidades de peixes e os seus impactos sobre a ciclagem de nutrientes mediada pelos organismos aquáticos ainda é pouco compreendida. Visando contribuir para reduzir essa lacuna, o objetivo geral desta tese é avaliar a importância dos peixes para a ciclagem de nutrientes em riachos neotropicais buscando identificar os principais fatores determinantes das taxas de excreção de indivíduos às comunidades (Figura 1). A partir desses estudos, desenvolvemos também um jogo numa linguagem acessível e lúdica para evidenciar a importância dos peixes na ciclagem de nutrientes em riachos. Assim, estruturamos a *tese* em três capítulos:

No primeiro capítulo, intitulado *Efeito de fatores intrínsecos e extrínsecos na ciclagem de nutrientes realizada por peixes em riachos Neotropicais* testamos se os fatores intrínsecos (características dos indivíduos) e extrínsecos (características ambientais) podem explicar a variação na excreção de peixes em riachos. Modelamos a excreção de nutrientes (*per capita* e massa específica) em função dos fatores intrínsecos, como peso, dieta de invertebrados alóctones e do parentesco filogenético, e extrínsecos como concentração de nutrientes no

ambiente (N e P), Índice de Integridade Físico do Hábitat (IIFH), Índice de Qualidade da Água e Percentual de vegetação natural e antrópica.

No segundo capítulo, intitulado *Qual a contribuição dos peixes para a ciclagem de nutrientes em riachos Neotropicais?* avaliamos a contribuição dos peixes para a ciclagem de nutrientes levando em consideração a demanda de nutrientes dos riachos.

Para o terceiro capítulo, elaboramos um jogo, *Peixixi*, com o intuito de promover a divulgação científica por meio da síntese dos principais resultados obtidos nos capítulos anteriores. A ideia é abordar o tema por meio de uma linguagem lúdica e acessível aos distintos públicos e contribuir para a divulgação científica.

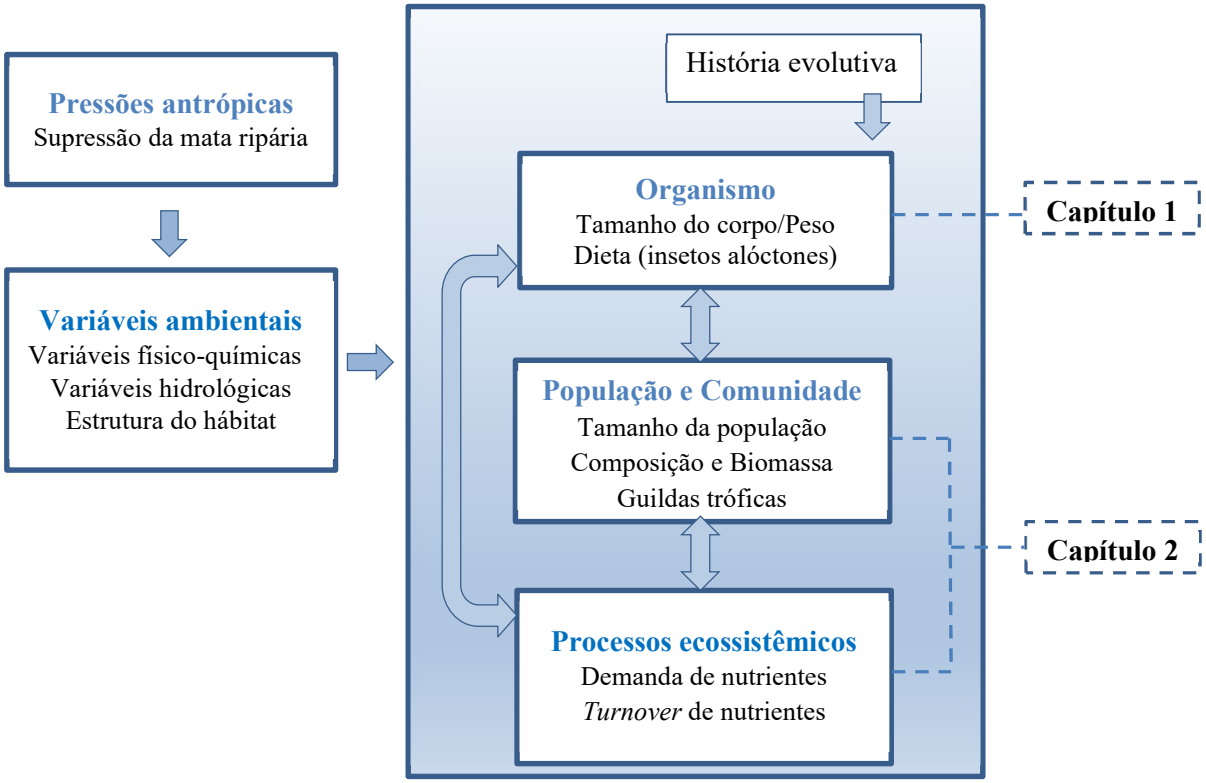


Figura 1. Estrutura organizacional da tese. Adaptado de Atkinson et al., (2016) e Villéger et al., (2017).

Referências

ALLEN, A. P.; GILLOOLY, J. F. Towards an integration of ecological stoichiometry and the metabolic theory of ecology to better understand nutrient cycling. **Ecology Letters**, v. 12, n. 5, p. 369–384, 2009.

ALLGEIER, J. E. et al. Metabolic theory and taxonomic identity predict nutrient recycling in a diverse food web. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 20, p. E2640–E2647, 2015.

ALLGEIER, J. E.; BURKEPILE, D. E.; LAYMAN, C. A. Animal pee in the sea: consumer-mediated nutrient dynamics in the world's changing oceans. **Global Change Biology**, v. 23, n. 6, p. 2166–2178, 2017.

ALLGEIER JE, LAYMAN CA, MUMBY PJ, R. A. Consistent nutrient storage and supply mediated by diverse fish communities in coral reef ecosystems. **Global Change Biology Change Biol**, v. 20, n. 8, p. 2459–2472, 2014.

ATKINSON, C. L. et al. Aggregated filter-feeding consumers alter nutrient limitation: Consequences for ecosystem and community dynamics. **Ecology**, v. 94, n. 6, p. 1359–1369, 2013.

ATKINSON, C. L. et al. Consumer-driven nutrient dynamics in freshwater ecosystems: from individuals to ecosystems. **Biological Reviews**, v. 92, n. 4, p. 2003–2023, 2016.

ATKINSON, C. L.; VAUGHN, C. C. Biogeochemical hotspots: Temporal and spatial scaling of the impact of freshwater mussels on ecosystem function. **Freshwater Biology**, v. 60, n. 3, p. 563–574, 2015.

BARNECHE, D. R. et al. Scaling metabolism from individuals to reef-fish communities at broad spatial scales. **Ecology Letters**, v. 17, n. 9, p. 1067–1076, 2014.

BARNECHE, D. R.; ALLEN, A. P. Embracing general theory and taxon-level idiosyncrasies to explain nutrient recycling. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 20, p. 6248–6249, 2015.

BELLWOOD, D. R. et al. Fifty million years of herbivory on coral reefs: fossils, fish and functional innovations. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 281, n. 1781, p. 20133046–20133046, 26 fev. 2014.

BENSTEAD, J. P. et al. Biotic and abiotic controls on the ecosystem significance of consumer excretion in two contrasting tropical streams. **Freshwater Biology**, v. 55, n. 10, p. 2047–2061, 2010.

BENSTEAD, J. P. et al. Coupling of dietary phosphorus and growth across diverse fish taxa: a meta-analysis of experimental aquaculture studies. **Ecoloical Societey of America**, v. 95, n. 10, p. 1–35, 2014.

BOMMARCO, R.; KLEIJN, D.; POTTS, S. G. Ecological intensification: harnessing ecosystem services for food security. **Trends Ecol Evol.**, v. 28, n. 4, p. 230–238, 2013.

BROWN, J. H. . et al. Toward a metabolic theory or ecology. **Ecology**, v. 85, n. 7, p. 1771–

1789, 2004.

CAPPS, K. A.; ATKINSON, C. L.; RUGENSKI, A. T. Consumer-driven nutrient dynamics in freshwater ecosystems: An introduction. **Freshwater Biology**, v. 60, n. 3, p. 439–442, 2015.

CAPPS, K. A.; FLECKER, A. S. Invasive Fishes Generate Biogeochemical Hotspots in a Nutrient-Limited System. **PLoS ONE**, v. 8, n. 1, 2013.

CHILDRESS, E. S.; ALLAN, J. D.; MCINTYRE, P. B. Nutrient Subsidies from Iteroparous Fish Migrations Can Enhance Stream Productivity. **Ecosystems**, v. 17, n. 3, p. 522–534, 2014.

CHILDRESS, E. S.; MCINTYRE, P. B. Multiple nutrient subsidy pathways from a spawning migration of iteroparous fish. **Freshwater Biology**, v. 60, n. 3, p. 490–499, 2015.

DAVIS, J. M. et al. Long-term nutrient enrichment decouples predator and prey production. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 107, n. 1, p. 121–126, 5 jan. 2010.

DÍAZ, S. et al. Biodiversity Loss Threatens Human Well-Being. **PLoS Biology**, v. 4, n. 8, p. e277, 2006.

EL-SABAAWI, R. W. et al. Investment in boney defensive traits alters organismal stoichiometry and excretion in fish. **Oecologia**, v. 181, n. 4, p. 1209–1220, 2016a.

ELSER, J. J. et al. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. **Ecology Letters**, v. 10, n. 12, p. 1135–1142, 2007.

EVANS-WHITE, M. A.; LAMBERTI, G. A. Grazer species effects on epilithon nutrient composition. **Freshwater Biology**, v. 50, n. 11, p. 1853–1863, 2005.

FELD, C. K. Response of three lotic assemblages to riparian and catchment-scale land use: Implications for designing catchment monitoring programmes. **Freshwater Biology**, v. 58, n. 4, p. 715–729, 2013.

FOLEY, J. A. et al. Solutions for a cultivated planet. **Nature**, v. 478, n. 7369, p. 337–342, 2011.

FOLEY, J. A et al. Amazonia loss of Amazon revealed : ecosystem Basin forest goods degradation and and in the The Ecological Society. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 5, n. 1, p. 25–32, 2007.

FRITSCHIE, K. J.; OLDEN, J. D. Disentangling the influences of mean body size and size structure on ecosystem functioning: An example of nutrient recycling by a non-native crayfish. **Ecology and Evolution**, v. 6, n. 1, p. 159–169, 2016.

GLAHOLT, S. P. &; VANNI, M. J. Ecological responses to simulated benthic-derived nutrient subsidies mediated by omnivorous fish. **Freshwater Biology**, v. 50, n. 11, p. 1864–1881, 2005.

GRAVEL, D. et al. Linking community and ecosystem dynamics through spatial ecology. **Ecology Letters**, v. 14, n. 3, p. 313–323, 2011.

GREEN, J. A.; HARDY, R. W.; BRANNON, E. L. Effects of dietary phosphorus and lipid

levels on utilization and excretion of phosphorus and nitrogen by rainbow trout (Oncorhynchus mykiss). 1. Laboratory-scale study. **Aquaculture Nutrition**, v. 8, n. 4, p. 279–290, 2002.

GRIFFITHS, N. A.; HILL, W. R. Temporal Variation in the Importance of a Dominant Consumer to Stream Nutrient Cycling. **Ecosystems**, v. 17, n. 7, 2014a.

HALL, R. O. et al. How body size mediates the role of animals in nutrient cycling in aquatic ecosystems. **Body size: the structure and function of aquatic ecosystems**, p. 286–305, 2007.

HARRISON, P. A. et al. Linkages between biodiversity attributes and ecosystem services: A systematic review. **Ecosystem Services**, v. 9, p. 191–203, 2014.

HENDRIXSON, H. A.; STERNER, R. W.; KAY, A. D. Elemental stoichiometry of freshwater fishes in relation to phylogeny, allometry and ecology. **Journal of Fish Biology**, v. 70, n. 1, p. 121–140, 2007.

KILHAM, PETER & KILHAM, S. S. OPINION Endless summer: internal loading processes dominate nutrient cycling in tropical lakes. **Freshwater Biology**, v. 23, n. 2, p. 379–389, 1990.

MASSOL, F. et al. How life-history traits affect ecosystem properties: effects of dispersal in meta-ecosystems. **Oikos**, v. 126, n. 4, p. 532–546, 2017.

MCFEETERS, B. J. et al. Intraspecific mass-scaling of field metabolic rates of a freshwater crayfish varies with stream land cover. **Ecosphere**, v. 2, n. 2, p. 1–10, 2011.

MCINTYRE, P. B. et al. Fish extinctions alter nutrient recycling in tropical freshwaters. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 11, p. 4461–4466, 2007.

MCINTYRE, P. B. . et al. Fish Distributions and Nutrient Cycling in Streams: Can Fish Create Biogeochemical Hotspots. **Ecology**, v. 89, n. 8, p. 2335–2346, 2008.

MCINTYRE, P. B.; FLECKER, A. S. Ecological Stoichiometry as an Integrative Framework in Stream Fish Ecology. **American Fisheries Society Symposium**, v. 73, p. 539–558, 2010.

MEYER JL, S. E. Tissue condition and growth-rate of corals associated with schooling fish. **Limnology and Oceanography**, v. 30, p. 157–166, 1985.

MOSLEMI, J. M. et al. Impacts of an Invasive Snail (Tarebia granifera) on Nutrient Cycling in Tropical Streams: The Role of Riparian Deforestation in Trinidad, West Indies. **PLoS ONE**, v. 7, n. 6, p. e38806, 2012.

PARRON, L. M.; BUSTAMANTE, M. M. C.; MARKEWITZ, D. Fluxes of nitrogen and phosphorus in a gallery forest in the Cerrado of central Brazil. **Biogeochemistry**, v. 105, n. 1, p. 89–104, 2011.

PERSSON, J. et al. To be or not to be what you eat: Regulation of stoichiometric homeostasis among autotrophs and heterotrophs. **Oikos**, v. 119, n. 5, p. 741–751, 2010.

SCHINDLER, D.; EBY, L. Stoichiometry of fishes and their prey: Implication for nutrient recycling. **Ecology**, v. 78, n. 6, p. 1816–1831, 1997.

SÉGUIN, A. et al. Body size as a predictor of species loss effect on ecosystem functioning.

Scientific Reports, v. 4, p. 1–5, 2014.

SEREDA, J. M.; HUDSON, J. J. Empirical models for predicting the excretion of nutrients (N and P) by aquatic metazoans: Taxonomic differences in rates and element ratios. **Freshwater Biology**, v. 56, n. 2, p. 250–263, 2011.

SMALL, G. E. et al. Role of the fish *astyanax aeneus* (Characidae) as a keystone nutrient recycler in low-nutrient neotropical streams. **Ecology**, v. 92, n. 2, p. 386–397, 2011.

STERNER, R.W. & ELSER, J. J. Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere. Princeton University Press, Princeton, NJ. 2002.

STERNER, R. W.; ELSER, J. J.; HESSEN, D. O. Stoichiometric relationship among producers, consumers and nutrient cycling in pelagic ecosystems. **Biogeochemistry**, v. 17, n. 1, p. 49–67, 1992.

STERNER, R. W.; GEORGE, N. B. CARBON, NITROGEN, AND PHOSPHORUS STOICHIOMETRY OF CYPRINID FISHES. **Ecology**, v. 81, n. 1, p. 127–140, 1 jan. 2000.

SWEENEY, B. W. et al. Riparian deforestation, stream narrowing, and loss of stream ecosystem services. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 101, n. 39, p. 14132–14137, 2004.

TORRES, L. E.; VANNI, M. J. Stoichiometry of nutrient excretion by fish: Interspecific variation in a hypereutrophic lake. **Oikos**, v. 116, n. 2, p. 259–270, 2007.

TOUSSAINT, A. et al. Global functional diversity of freshwater fish is concentrated in the Neotropics while functional vulnerability is widespread. **Scientific Reports**, v. 6, n. October 2015, p. 1–9, 2016.

VANNI, M. J. Nutrient Cycling by Animals in Freshwater Ecosystems. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, n. 1, p. 341–370, 2002.

VANNI, M. J. et al. Nutrient cycling by fish supports relatively more primary production as lake productivity increases. **Ecology**, v. 87, n. 7, p. 1696–1709, 2006.

VANNI, M. J.; BOROS, G.; MCINTYRE, P. B. When are fish sources vs. sinks of nutrients in lake ecosystems? **Ecology**, v. 94, n. 10, p. 2195–2206, 2013.

VILLÉGER, S. et al. Intra- and interspecific differences in nutrient recycling by European freshwater fish. **Freshwater Biology**, v. 57, n. 11, p. 2330–2341, 2012.

VILLÉGER, S. et al. Functional ecology of fish: current approaches and future challenges. **Aquatic Sciences**, v. 79, n. 4, p. 783–801, 2017.

VON SCHILLER, D. et al. Effects of nutrients and light on periphyton biomass and nitrogen uptake in Mediterranean streams with contrasting land uses. **Freshwater Biology**, v. 52, n. 5, p. 891–906, 2007.

VON SCHILLER, D. et al. Influence of land use on stream ecosystem function in a Mediterranean catchment. **Freshwater Biology**, v. 53, n. 12, p. 2600–2612, 2008.

WHEELER, K.; MILLER, S. W.; CROWL, T. A. Migratory fish excretion as a nutrient subsidy to recipient stream ecosystems. **Freshwater Biology**, v. 60, n. 3, p. 537–550, 2015.

WILSON, H. F.; XENOPOULOS, M. A. Nutrient recycling by fish in streams along a gradient of agricultural land use. **Global Change Biology**, v. 17, n. 1, p. 130–139, 2011.

ZHANG, Y.; RICHARDSON, J. S. Contrasting effects of cross-ecosystem subsidies and predation on benthic invertebrates in two Pacific coastal streams. **Aquatic Sciences**, v. 73, n. 1, p. 53–62, 2011.

CAPÍTULO I

EFEITO DE FATORES INTRÍNSECOS E EXTRÍNSECOS NA CICLAGEM DE NUTRIENTES REALIZADA POR PEIXES EM RIACHOS NEOTROPICAIS

Resumo

Os peixes tem um papel importante na ciclagem de nutrientes nos ecossistemas aquáticos e recentes publicações tem demonstrado que as características das espécies bem como dos ambientes em que estão inseridas podem afetar a taxa de excreção desses organismos. Contudo, grande parte desses estudos examinaram o efeito apenas de alguns desses fatores sobre as taxas de excreção. Em nosso estudo, avaliamos a excreção dos peixes para testar se os fatores intrínsecos (características dos indivíduos) e extrínsecos (características ambientais) podem predizer a sua contribuição para a ciclagem de nutrientes em riachos. Modelamos a excreção de nutrientes (*per capita* e massa específica) em função dos fatores intrínsecos, como peso, dieta de invertebrados alóctones e filogenia, e extrínsecos como concentração de nutrientes no ambiente (N e P), Índice de Integridade Físico do Hábitat, Índice de Qualidade da Água e Percentual de vegetação natural e antrópica. Nosso estudo sugere que a variação nas taxas de excreção pode ser melhor explicada pelos fatores intrínsecos como peso e variáveis filogenéticas. Os fatores extrínsecos podem ter efeito sobre níveis biológicos superiores (populações e comunidades) por meio dos seus efeitos sobre o tamanho das populações e composição das comunidades. O controle intrínseco da variabilidade individual na excreção de nutrientes possibilita a extrapolação das estimativas das taxas de excreção para diferentes contextos ambientais, proporcionando suporte para o uso de dados secundários em estudos de ecologia funcional.

Palavras-chave: parentesco filogenético, excreção per capita, excreção por massa específica, ictiofauna, insetos alóctones

1. Introdução

Nas últimas décadas houve um aumento expressivo de estudos avaliando o papel das espécies no funcionamento dos ecossistemas (VIOLLE et al., 2007; VILLÉGER et al., 2017). Eles têm evidenciado que os papeis das espécies nos processos ecossistêmicos são mediados pelos seus atributos (i.e. atributos funcionais) (VILLÉGER et al., 2017). No entanto, a maior parte desses estudos é realizado com plantas (DE BELLO et al., 2010; VILLÉGER et al., 2017) e uma minoria com vertebrados (HEVIA et al., 2017). Nesse sentido, a superação desse viés é fundamental para ampliar a compreensão sobre o papel da biodiversidade nos processos ecossistêmicos.

Em ecossistemas aquáticos, os peixes são um dos grupos dominantes, apresentando alta diversidade de formas e funções (LUIZ et al., 2019). Eles podem contribuir com diferentes processos ecossistêmicos, dentre os quais a ciclagem de nutrientes (MCINTYRE et al., 2008; WINEMILLER et al., 2015; VILLÉGER et al., 2017; KELLEY et al., 2018). De fato, os peixes são agentes determinantes ao disponibilizarem nutrientes essenciais, como nitrogênio (N) e fósforo (P), para os produtores primários, por meio da excreção (SMALL et al., 2011; ATKINSON et al., 2016). A ciclagem de nutrientes realizada por esses organismos possui importantes implicações funcionais, uma vez que esses nutrientes limitam a produtividade primária nos ecossistemas de água doce (ELSER et al., 2007).

A excreção de nutrientes realizada pelos peixes pode depender de diferentes fatores intrínsecos e extrínsecos (VANNI et al., 2002; HALL et al., 2007; BENSTEAD et al., 2010; ATKINSON et al., 2016). Os fatores intrínsecos são aqueles relativos às características das espécies como o peso, composição da dieta e de nutrientes do corpo e história de vida (CAPPS; FLECKER, 2013; ALLGEIER et al., 2015; FRITSCHIE; OLDEN, 2016). Já os fatores extrínsecos referem-se às variáveis ambientais, como quantidade de nutrientes no ambiente aquático, temperatura, cobertura da vegetação ripária e fluxo de água (e.g., hidrodinâmica, vazão) (HALL et al., 2007; MCINTYRE et al., 2008; BENSTEAD et al., 2010; ATKINSON et al., 2016). Embora esses últimos tenham sido pouco abordados, há evidências de que essas variáveis possam afetar a ciclagem de nutrientes dos consumidores aquáticos (CAPPS; FLECKER, 2013; ATKINSON et al., 2016).

Recentes publicações têm evidenciado que variáveis que interferem no metabolismo, como peso e temperatura, bem como variáveis estequiométricas são elementos chave para predizer as taxas de excreção de nutrientes de organismos aquáticos (invertebrados e vertebrados) (SMALL et al., 2011; ALLGEIER et al., 2015; VANNI et al., 2017). O peso do

corpo apresenta uma relação direta com as taxas de excreção de nutrientes. Essa relação se dá por meio de uma relação alométrica em que peixes com maior tamanho corporal possuem uma maior taxa excreção *per capita* que indivíduos menores. Contudo, podemos obter uma relação inversa ao considerarmos a excreção por massa específica (excreção por unidade de massa por unidade de tempo), como predito pela Teoria Metabólica da Ecologia (BROWN et al., 2004; ALLGEIER et al., 2015; VANNI et al., 2017). Há fortes evidências apontando diferenças interespecíficas no efeito do peso sobre as taxas de excreção de peixes, pois os parâmetros da relação alométrica difere entre as espécies (SMALL et al., 2011).

As diferenças nas taxas de excreção também têm sido relacionadas às diferenças na concentração de nutrientes da dieta e na composição do corpo (SEREDA; HUDSON, 2011; SMALL et al., 2011). Peixes com dietas de origem animal apresentam teores elevados de P quando comparados àqueles com dietas com predominância de algas e plantas (GREEN; HARDY; BRANNON, 2002). Assim, peixes insetívoros alóctones tendem a excretar mais P, pois o teor de P na composição corporal dos insetos é maior. Portanto, as taxas de excreção devem ser proporcionais à composição elementar da dieta (TORRES; VANNI, 2007; SMALL et al., 2011). Adicionalmente, essa relação pode estar associada à demanda de nutrientes pelo organismo. Assim, os vertebrados por possuírem alta demanda de P, principalmente para constituição de sua estrutura óssea (e.g. Loricariideos), podem excretar baixos níveis desse elemento (VANNI et al., 2002; CAPPS; ATKINSON; RUGENSKI, 2015; EL-SABAAWI et al., 2016b).

É importante entender que as espécies não podem ser consideradas unidades estatísticas independentes. Por apresentarem ancestralidade, seus traços tendem a ser filogeneticamente autocorrelacionados, embora em diferentes extensões e em diferentes escalas de tempo. Espécies mais estreitamente relacionadas tendem a ser mais semelhantes entre si do que o esperado por acaso, criando sinal filogenético para a característica em estudo (BLOMBERG; GARLAND, 2002). Isso pode indicar a relação entre o grau de relação filogenética e similaridade ecológica (LOSOS, 2008). No entanto, a maior parte dos estudos trata apenas da relação filogenética com as variáveis estequiométricas (HENDRIXSON; STERNER; KAY, 2007). Assim, estabelecer as relações filogenéticas com a excreção potencial e efetiva das espécies pode ser um novo passo para inferir sobre a ciclagem de nutrientes nos ambientes aquáticos.

Além das características intrínsecas, a excreção dos peixes também depende do contexto ambiental em que estão inseridos (i.e, fatores extrínsecos) (VANNI, 2002). Conforme predito pela Teoria de Meta-ecossistemas, os ambientes aquáticos e terrestres estão interligados por

meio de um fluxo de energia, matéria e organismos, o que permite uma interação entre as comunidades e os processos ecossistêmicos (LOREAU; MOUQUET; HOLT, 2003; GRAVEL et al., 2011; ALLGEIER; BURKEPILE; LAYMAN, 2017). Neste sentido, a mata ripária possui papel fundamental na manutenção, funcionamento e equilíbrio dos sistemas lóticos por controlar os fluxos de entrada de matéria e energia por meio do material alóctone e da variação da luminosidade (MCFEETERS et al., 2011; PARRON; BUSTAMANTE; MARKEWITZ, 2011; ZHANG; RICHARDSON, 2011). Riachos localizados em áreas com alta cobertura vegetal tendem a apresentar uma menor quantidade de sólidos suspensos, baixa concentração de nutrientes e um suprimento expressivo de recursos de origem alóctone. Entretanto, a perda dessa vegetação devido ao desenvolvimento das atividades agropastoris pode alterar as funções do ecossistema e posteriormente os serviços ecossistêmicos aquáticos, como a ciclagem de nutrientes na comunidade (SWEENEY et al., 2004; FOLEY et al., 2007; FELD, 2013). Isso ocorre, principalmente, devido à elevada carga de nutrientes oriundos destas atividades e da redução do sombreamento, o que intensifica a eutrofização, altera os parâmetros estruturais e físico-químicos e aumenta a produtividade primária (DAVIS et al., 2010; CARDINALE, 2011; FOLEY et al., 2011).

Apesar do interesse em compreender os fatores que influenciam a excreção dos consumidores na ciclagem de nutrientes nos ecossistemas aquáticos, essa questão ainda não está clara, particularmente nos ambientes tropicais. Embora essas regiões apresentem alta diversidade biológica, a maior parte dos estudos sobre a relação entre ciclagem de nutrientes e os preditores dos serviços ecossistêmicos tem sido desenvolvida em regiões temperadas (ATKINSON et al., 2016). Neste estudo, avaliamos a excreção dos peixes para testar se os fatores intrínsecos (características dos indivíduos) e extrínsecos (características ambientais) podem predizer a sua contribuição para a ciclagem de nutrientes em riachos. Mais especificamente, testamos a importância do peso, do consumo de invertebrados alóctones e do parentesco filogenético como fatores intrínsecos e a concentração de nutrientes no ambiente (N e P), índice de integridade do hábitat, índice de qualidade da água e o grau de conservação dos riachos como fatores extrínsecos.

2. Materiais e métodos

2.1 Área de estudo e caracterização ambiental

O estudo foi conduzido durante a estação seca (agosto e setembro de 2017/2018) em nove riachos (P1 a P9), de primeira a terceira ordem, situados na Área de Proteção Ambiental da Serra dos Pirineus (entre os municípios de Corumbá de Goiás, Cocalzinho de Goiás e Pinópolis) e em seu entorno, uma área inserida no domínio Cerrado (Figura 1). O clima da região é do tipo Aw de Köppen, tropical úmido, caracterizado por duas estações bem definidas, uma seca, que corresponde ao período de outono/inverno, entre abril e outubro, e outra úmida, com chuvas torrenciais, correspondendo ao período de primavera/verão (AGÊNCIA AMBIENTAL DE GOIÁS & NATIVA, 2003).

Para caracterização dos riachos amostramos um conjunto de variáveis locais, variáveis da paisagem além de variáveis de estrutura de hábitat interno para subsidiar informações sobre os índices de integridade físico (IIFH) e de qualidade da água (IQA). Para obtenção das variáveis locais selecionamos segmentos de 100 m ao longo de cada riacho e os valores médios de cada parâmetro foram agregados pela média obtida para cada riacho. Consideramos para tanto, as variáveis hidrológicas (largura e profundidade média, velocidade da água e vazão) e físico-químicas (temperatura, pH, condutividade, turbidez, oxigênio dissolvido, nitrogênio amoniacal e fósforo reativo solúvel) (Tabela S1; Material Suplementar).

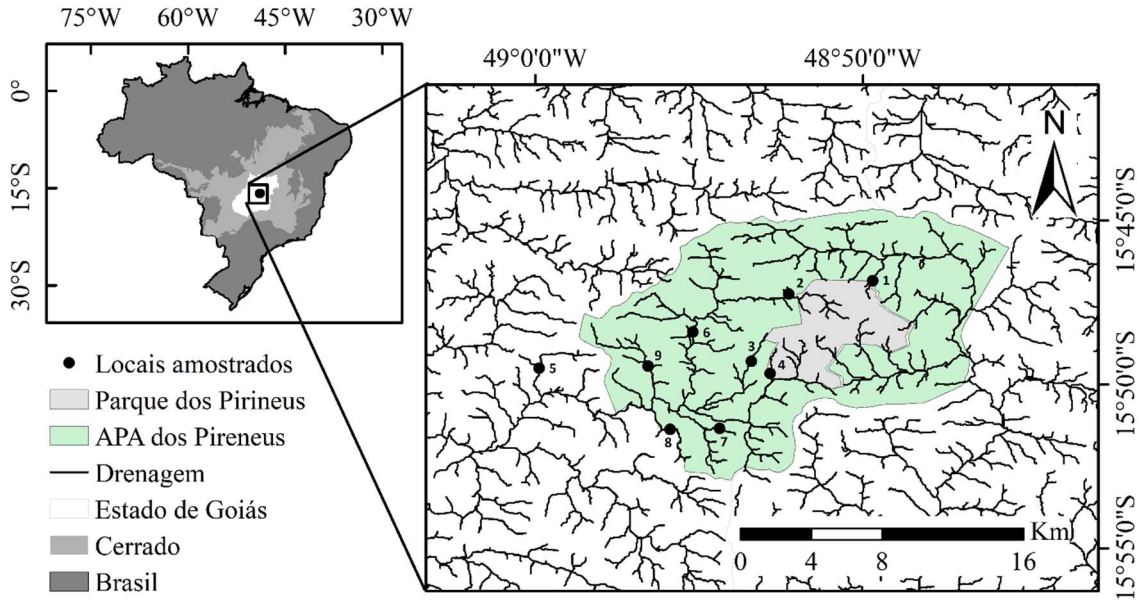


Figura 1. Área de estudo com destaque para os pontos amostrais localizados na Área de Proteção Ambiental (APA) da Serra dos Pirineus e em seu entorno.

Avaliamos o estado de conservação dos riachos por meio do índice de integridade físico do hábitat (IIFH) e do índice de qualidade da água (IQA) baseado em CASATTI et al., (2006). O IIFH representa o somatório das notas atribuídas a descritores direta ou indiretamente relacionados com a qualidade do habitat para peixes, tais como heterogeneidade de fluxo de água, proporção de substrato rígido, estabilidade dos barrancos, qualidade da vegetação marginal e largura da mata ripária (CASATTI et al., 2006). De forma similar, o IQA sintetiza descritores físico-químicos como oxigênio dissolvido, turbidez, pH, condutividade, nitrogênio amoniacal, ortofosfato, odor e presença de óleos na superfície em um único índice (CASATTI et al., 2006). Esses protocolos de avalição foram aplicados pelo mesmo pesquisador (RJM) em todos os ambientes de estudo. (Tabela S1; Material Suplementar). Também avaliamos a cobertura do solo na área de drenagem de cada trecho de riacho, visando complementar as informações sobre o estado de conservação dos riachos. Para isso, calculamos a área percentual da drenagem ocupada por vegetação nativa, a partir de classificação de uso e cobertura do solo por meio de um modelo digital de elevação (MDE) com 12,5 m de resolução espacial, presente no satélite ALOS. O MDE foi obtido a partir do portal Vertex, da Alaska Satellite Facility - ASF (https://vertex.daac.asf.alaska.edu/) (Tabela 1). Utilizamos o *software* SAGA (System for Automated Geoscientific Analyses; CONRAD et al., 2015) para delimitar as bacias, usando os pontos de coleta como exutório. Com os limites das bacias estabelecidos, realizamos a aquisição das imagens no Planet Labs (2019) com 3 m de resolução espacial, para o mapeamento do uso e cobertura do solo das bacias. Realizamos o recorte das imagens, utilizando os limites das bacias como máscara e efetuamos uma classificação supervisionada por segmentação (Material Suplementar).

Dentre os riachos estudados, sete (P1- P6 e P9) podem ser considerados conservados por apresentarem alta proporção de vegetação nativa na área de drenagem, alto IIFH (presença de vegetação ripária, substrato rochoso e barrancos estáveis) e IQA (alto oxigênio dissolvido, baixa condutividade, turbidez e concentração de nutrientes) e dois riachos (P7 e P8) possuem baixa proporção de vegetação nativa na área de drenagem e baixo IIFH e IQA.

Tabela 1. Parâmetros estruturais e físico-químicos dos riachos (P1 a P9).

	P1	**P2**	**P3**	**P4**	**P5**	**P6**	**P7**	**P8**	**P9**
Coordenadas	15°46'52,00"S 48°49'42,80"W	15°47'15,80"S 48°52'19,40"W	15°49'18,90"S 48°53'24,40"W	15°49'39,80"S 48°52'51,07'W'	15°49'29,22"S 48°59'54,84"W	15°48'43,39"S 48°55'5,88"W	15°51'27,27"S 48°54'47,44"W	15°51'22,51"S 48°55'52,52"W	15°49'33,03"S 48°56'29,41"W
Altitude (m)	1149	1119	1086	1087	764	960	830	799	797
Temperatura (°C)	20,7	20,5	19,5	20,3	18,4	20,2	20,7	21,6	20,4
pH	6,51	6,14	6,75	6,79	8,32	8,75	7,67	8,88	8,24
Oxigênio dissolvido (mg/L)	7,32	7,25	7,45	7,43	6,11	6,45	4,47	4,73	6,32
Condutividade (uS/cm)	3,1	3,2	3,1	6,2	4,5	4,6	108,3	71,9	7,91
Turbidez (NTU)	3,61	3,47	2,43	3,12	2,14	2,07	9,75	8,94	3,23
$P\text{-}PO_4$ (µg/L)	0,34	0,31	0,29	0,25	0,33	0,37	0,87	0,97	0,71
$N\text{-}NH_4$ (µg/L)	24,31	18,15	20,11	22,02	28,92	30,46	85,85	93,54	63,54
Vegetação nativa (%)	96,01	95,9	78,94	98,33	76,45	91,2	31,91	43,99	93,31
IIFH	180	180	179	177	180	180	56	63	168
IQA	32	32	32	32	32	32	24	25	32

2.2 Amostragem da ictiofauna

Para a amostragem da ictiofauna capturamos os peixes no período de estiagem (de agosto a setembro de 2017/2018) a fim de garantir uma melhor eficiência amostral devido à diminuição das áreas de refúgio. Para a coleta da ictiofauna selecionamos um trecho de 100 m em cada riacho e o bloqueamos a montante e jusante com uso de uma rede de contenção (malha de 5 mm) para evitar a fuga dos peixes. A captura dos peixes foi realizada por meio da pesca elétrica utilizando-se um gerador de corrente alternada, 220 V, 50- 60Hz, 3,4-4,1 A, 1.000 W. O procedimento para a coleta consistiu em três passadas sucessivas do eletrodo e dos puçás ao longo do trecho amostrado. Aplicamos um esforço de pesca constante (~30 min para cada remoção), e, entre cada remoção, foi realizada uma pausa (~15 min) para garantir a completa sedimentação das partículas em suspensão no trecho em estudo. As amostras contabilizaram os indivíduos capturados pelos puçás e aqueles retidos nas redes de contenção.

Para cada passagem, os peixes atordoados foram capturados e dispostos em recipientes devidamente identificados às margens do riacho, fora do campo elétrico. Os recipientes foram oxigenados com uso de aeradores para a manutenção das atividades vitais dos peixes durante o período de coleta. Os indivíduos foram medidos e contabilizados, considerando as espécies e cada remoção separadamente. Alguns indivíduos foram utilizados nos ensaios subsequentes para estimar a taxa de excreção (conforme descrito no item 2.5) e análise do conteúdo estomacal. No laboratório, todos os exemplares foram medidos (comprimento padrão; cm) e pesados (massa corporal; g) com o uso de paquímetro digital e balança digital de precisão, respectivamente. Portanto, obtivemos o comprimento e o peso por espécie e por ambiente de estudo.

Os espécimes utilizados em nosso estudo foram eutanasiados com o uso de óleo de cravo (eugenol, $C_{10}H_{12}O_2$) e fixados em campo com uma solução de formaldeído a 10% para posterior confirmação taxonômica. Após 48 h os exemplares foram transferidos para frascos com solução de etanol a 70% para conservação. Todos os exemplares foram encaminhados ao Laboratório de Biogeografia e Ecologia Aquática da Universidade Estadual de Goiás e identificados ao menor nível taxonômico possível (Figuras S1 e S2; Material Suplementar) com o uso de literatura especializada e auxílio de taxonomista (Dr. Fernando Rogério de Carvalho, UFMS). A amostragem dos peixes foi autorizada pela Agência Brasileira de Conservação da Biodiversidade (Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade – ICMBIO; SISBIO - Nº 56141-1) e pela Secretaria de Estado de Meio Ambiente e Desenvolvimento Sustentável – SEMAD (Nº 018/2017). Todas as etapas foram conduzidas sob as diretrizes do

Conselho Nacional de Controle de Experimentação Animal (CONCEA) e da Comissão de Ética no Uso de Animais – CEUA da Universidade Estadual de Goiás (010/2017).

2.3 Quantificação das taxas de ciclagem de nutrientes pelos peixes

Para verificação das taxas de excreção adotamos o método descrito por VANNI et al., (2002). Após a coleta os peixes foram transferidos dos recipientes dispostos às margens dos riachos e colocados individualmente em sacos plásticos com um volume de água compatível com o seu tamanho. O volume de água variou de 250 mL (para indivíduos ≤ 5 cm de comprimento) a 2000 mL. Para os ensaios, consideramos os espécimes com diferentes tamanhos a fim de garantir uma maior variabilidade na incubação. A água utilizada para os ensaios foi obtida dos próprios locais de estudo e filtradas para garantir a remoção de partículas em suspensão usando filtro de papel número 1.

Durante as incubações, os sacos foram imersos em águas rasas às margens dos riachos para manutenção da temperatura e minimizar o estresse nos animais. Após 1h, as amostras de água foram coletadas de cada saco e filtradas com filtro milipore de 0,45 μm para remoção de fezes e outras partículas. Adicionalmente, coletamos amostras de três sacos controle (incubados durante 1h, mas sem a presença de peixes) para cada medição. As amostras de água foram transportadas congeladas para o Laboratório de Biotecnologia da Universidade Estadual de Goiás para determinação do nitrogênio amoniacal (NH_4-N) e fósforo reativo solúvel (PO_4-P) (Material Suplementar).

Vale ressaltar que não houve mortalidade, sinais de hipóxia ou estresse durante a incubação dos indivíduos. Para evitar o estresse, os peixes foram aclimatados antes do início do ensaio de excreção (WHILES et al., 2009). A determinação da excreção por meio de métodos de incubação poderia causar algum viés de interpretação principalmente se os animais se comportassem de forma diferente na natureza. No entanto, alguns estudos têm demonstrado que esses ensaios de excreção são condizentes com o os modelos preditivos aplicados em bioenergética (VANNI et al., 2002; VANNI, 2002; TORRES; VANNI, 2007).

2.3.1 Cálculo da taxa de excreção dos peixes

As taxas de excreção de N e P foram calculadas como o aumento de NH_4-N e PO_4-P em relação ao controle, durante 1h de incubação. Para a determinação das taxas de excreção consideramos a taxa de excreção *per capita* (μg peixe^{-1} h^{-1}) e a taxa de excreção por massa específica (μg g^{-1} h^{-1}), por meio das seguintes equações (VANNI et al., 2002):

$$\text{Taxa de excreção } per\ capita = \frac{([N_a - N_c] \times V)}{(t \times N°_{ind})} \qquad \textit{Equação 1}$$

$$\text{Taxa de excreção } por\ massa\ específica = \frac{([N_a - N_c] \times V)}{(t \times M \times N°_{ind})} \qquad \textit{Equação 2}$$

Em que V é o volume (L) de água utilizada para a incubação, t o tempo (h) de incubação, $N°_{ind}$ o número de indivíduos usados na incubação e *M* a massa (g) corporal dos espécimes. N_a representa a concentração do nutriente (µg/L; N ou P) na amostra e N_c a concentração do nutriente (µg/L; N ou P) presente no controle.

A taxa de excreção por massa específica representa a quantidade de nutrientes excretada por grama por unidade de tempo. Ela indica, portanto, o mecanismo metabólico representado pela taxa na qual as espécies efetuam a excreção (potencial). Já a excreção *per capita* refere-se à quantidade de nutrientes excretada por um indivíduo por unidade de tempo e representa a contribuição efetiva dos indivíduos na excreção.

2.4 Análise da dieta

Para a análise da composição da dieta os estômagos de dez indivíduos de cada espécie foram removidos e conservados em formalina para análise do conteúdo estomacal. Para aquelas espécies que apresentaram abundância inferior a dez indivíduos, todos os estômagos foram analisados. O conteúdo dos tratos digestórios foi disposto em placa de Petri contendo solução de etanol de 70% e examinados com o uso de um estereomicroscópio e microscópio ótico (KNOÖPELL, 1970).

Categorizamos os itens alimentares como detritos/perifíton, insetos terrestres, insetos aquáticos, vegetais superiores e peixes com o uso de literatura especializada (HAMADA; NESSIMIAN; QUERINO, 2014). Utilizamos os percentuais de cada item alimentar para cada indivíduo separadamente, totalizando 472 estômagos analisados. Para efeito das análises estatísticas subsequentes, a matriz de dieta foi composta pelo percentual de insetos alóctones presente na dieta de cada indivíduo.

Para determinar o item dominante na dieta estimamos visualmente o percentual de cada item presente no estômago. A frequência de cada item foi combinada com a porcentagem de sua ocorrência nos estômagos de cada espécie para a obtenção do índice alimentar (*IAi*) (Adaptado de KAWAKAMI; VAZZOLER, 1980):

$$IAi = \frac{Fi\ x\ Vi}{\sum_{i=1}^{i=n}(Fi\ x\ Vi)} \qquad \textit{Equação 3}$$

Em que *Fi* é a frequência de ocorrência (%) de determinado item *i e Vi* corresponde ao volume (%) de determinado item *i*, estimado visualmente. Os valores presentes na matriz de dieta (variável *fuzzy*) correspondem aos valores de *IAi*. A partir da análise do *IAi* categorizamos as guildas tróficas como detritívoros/perifitívoros, herbívoros, insetívoros (alóctones e autóctones), onívoros e piscívoros (Tabela S3; Material Suplementar).

2.5 Filogenia

Construímos uma topologia filogenética baseado no conhecimento disponível sobre o relacionamento filogenético das 29 espécies de peixes do nosso estudo a partir de diferentes fontes [Characiformes: (MIRANDE, 2010); Gymnotiformes: (ALBERT, 2001); Loricariidae: (RODRIGUEZ; ORTEGA; COVAIN, 2011); Heptapteridae: (BOCKMANN, 1998)]. Construímos a filogenia manualmente usando o *software Mesquite 3.51*(MADDISON; MADDISON, 2018) (Figura 2). Como não há um consenso entre o período de diversificação entre as linhagens de actinopterígeos e teleósteos (NEAR et al., 2012), utilizamos as informações disponíveis no site *TIMETREE - The Timescale of Life* (http://timetree.org), para datar (milhões de anos) os nós da filogenia. Como a distância filogenética não é conhecida entre todos os clados, usamos a função *bladj* por meio do *software Phylocom* (WEBB; ACKERLY; KEMBEL, 2008) para estimar a datação dos demais nós da topologia filogenética.

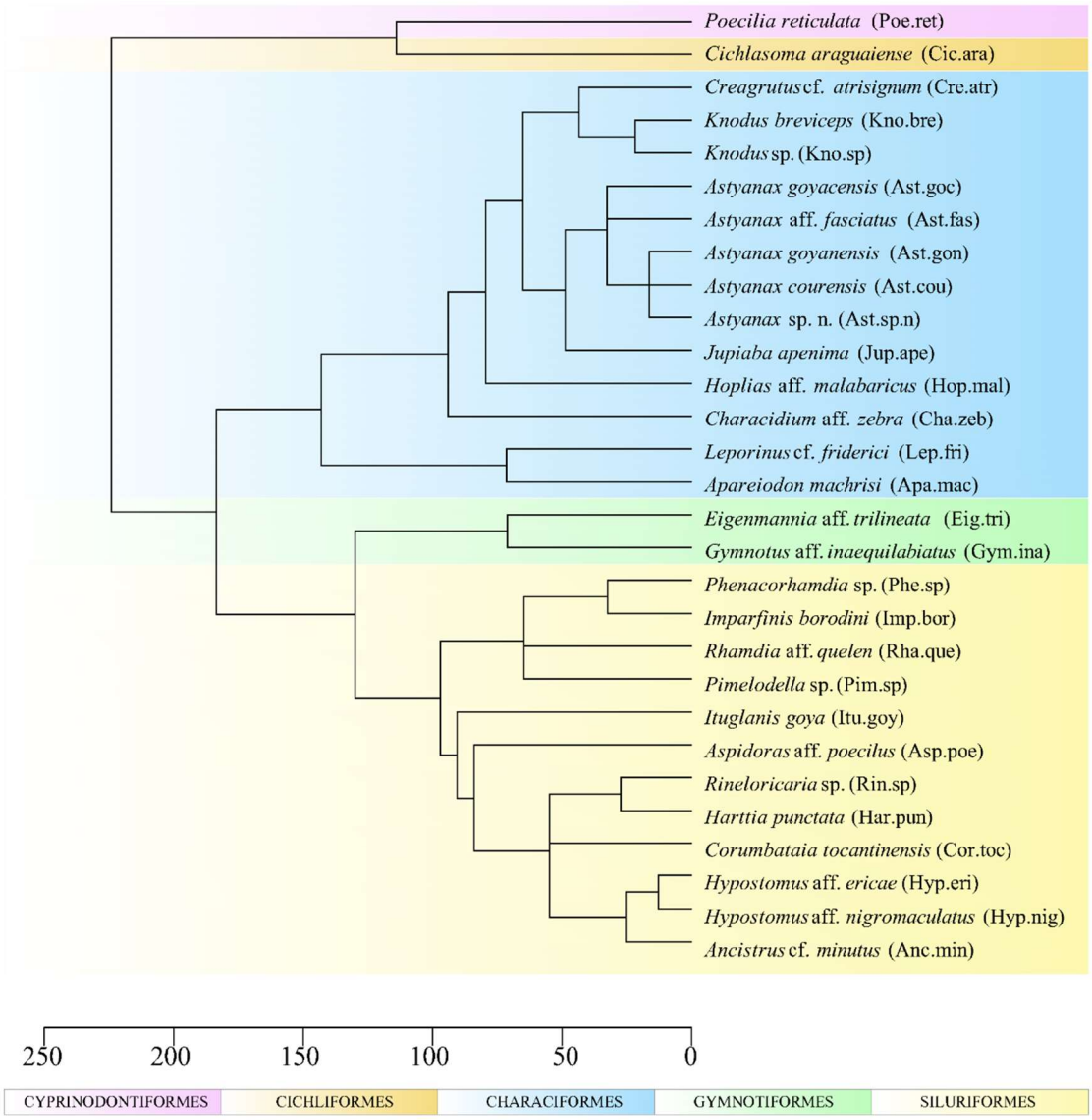


Figura 2. Relações filogenéticas entre as 29 espécies de peixes. A escala representa o tempo, estimado em milhões de anos.

2.6 Análise dos dados

Para verificar o poder de explicação das variáveis intrínsecas e extrínsecas sobre as taxas de excreção de N e P usamos diferentes modelos lineares de efeitos mistos (LMER, Linear Mixed-Effects Models) a partir da combinação de diferentes variáveis preditoras. Antes das análises, testamos a colinearidade entre as variáveis intrínsecas (peso e dieta de insetos alóctones) e extrínsecas (IQA, IIFH, Concentração de N-NH_4 e P-PO_4 ambiental, porcentagem de área com vegetação natural e área antropizada) por meio da correlação de Pearson. De fato, a porcentagem de vegetação nativa e antrópica na drenagem, IIFH, IQA e a concentração de nutrientes dos riachos foram fortemente correlacionados (Correlação de Pearson: $R > 0,70$),

razão pela qual usamos apenas a porcentagem de vegetação nativa para representar o fator extrínseco nos modelos apresentados nas análises seguintes.

A relação de parentesco filogenético foi representada por autovetores obtidos a partir de uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA) aplicada à matriz de distância filogenética derivada da filogenia. Um total de 28 autovetores foram extraídos, dos quais os primeiros 23 representam 95% da estrutura da matriz de distância filogenética. Os primeiros autovetores representam as relações filogenéticas na base da filogenia, enquanto que os últimos eixos representam as relações terminais. Os autovetores mais informativos foram selecionados usando o procedimento *forward.selection* tendo os autovetores filogenéticos como preditores e excreção de N e P (massa específica e *per capita*) como resposta. Utilizamos o R^2adj obtido com o modelo global (incluindo todos os autovetores) como critério de parada na seleção dos autovetores significativos nas análises seguintes (BLANCHET; LEGENDRE; BORCARD, 2008) (Tabela S4; Material Suplementar). Após a adoção do critério de parada, o número de eixos filogenéticos selecionados variou para cada modelo (Tabela S5; Material Suplementar).

Construímos dois conjuntos de modelos utilizando as taxas de excreção por massa específica e *per capita* como variável resposta. As variáveis preditoras (efeito fixo) foram o peso, dieta (insetos alóctones), relações filogenéticas (eixos filogenéticos) e percentual de área nativa. Usamos os pontos de coleta e a identidade das espécies como variáveis aleatórias aninhadas para controlar seu efeito sobre as demais variáveis. Transformamos as variáveis respostas por meio da função logarítmica e em seguida padronizamos os grupos de variáveis (resposta e preditoras) a fim de obtermos coeficientes padronizados. Os modelos foram ajustados utilizando função *lmer* do pacote *lme4* (BATES et al., 2015). Checamos a homogeneidade da variância dos resíduos dos modelos por meio do QQ-plot (SCHÜTZENMEISTER; PIEPHO, 2012).

Para avaliarmos o melhor ajuste dos modelos calculamos o percentual de explicação dos melhores modelos através do pseudo-R^2. Desta métrica derivam dois valores, o $R^2_{(m)}$ marginal que representa a variância explicada apenas pelos fatores fixos e o $R^2_{(c)}$ condicional que descreve a proporção da variância explicada pelos fatores fixos e aleatórios (NAKAGAWA; SCHIELZETH, 2013). Obtivemos essas estimativas por meio da função *r.squaredGLMM* do pacote *MuMIn* (BARTON, 2018). Todas as análises foram realizadas no *software* R (R CORE TEAM, 2018).

3. Resultados

3.1 Ictiofauna

Amostramos um total de 2.925 peixes compreendendo 29 espécies distribuídas em 13 famílias e cinco ordens (Tabela S3; Material Suplementar). Characiformes foi a ordem mais abundante representando 74,38% do total de indivíduos amostrados, seguida de Siluriformes (18,31%). Além de maior abundância, as ordens Characiformes e Siluriformes apresentaram a maior riqueza, compreendendo 13 (44,83%) e 12 (41,38%) espécies, respectivamente. As espécies mais abundantes foram *Astyanax* sp. n., *Knodus breviceps*, *Knodus* sp., *Astyanax* aff. *fasciatus*; *Rineloricaria* sp; *Hypostomus* aff. *nigromaculatus*, *Poecilia reticulata*, *Characidium* aff. *zebra* e Astyanax goyacensis que representaram 83,71% do total de indivíduos. A massa corporal e o comprimento padrão dos peixes variaram de 0,15 a 132,3 g e 0,23 a 20,43 cm, respectivamente (Tabela S6; Material Suplementar).

3.2 Excreção dos peixes

Mensuramos a excreção de nutrientes para um total de 362 indivíduos, compreendendo as 29 espécies distribuídas em nove riachos. Houve uma variação em relação ao número de espécies e de indivíduos entre os riachos, portanto, o número de réplicas de excreção variou de acordo com as abundâncias das espécies (Tabela S6; Material Suplementar).

Taxas de excreção per capita

Houve um efeito significativo do peso sobre as taxas de excreção para ambos os nutrientes, N e P, indicando um aumento na taxa de excreção com o aumento da massa do corpo para todas as espécies. Os coeficientes alométricos entre o peso e a taxa de excreção de N e P foram menores que 1 (0,85 ± 0,02, $p<0,001$ e 0,66 ± 0,03, $p<0,001$, respectivamente). No entanto, essa relação foi particularmente mais evidente para N que para o P (Figura S2 **a** e **b**; Material Suplementar). As taxas de excreção entre N e P foram positivamente correlacionadas ($p<0,001$) (Figura S2 **e**; Material Suplementar).

Taxa de excreção por massa específica

As análises de regressão linear indicaram uma relação negativa entre a massa do corpo e a taxa de excreção por massa específica para ambos os nutrientes, N e P, indicando que peixes

menores excretam mais nutrientes por grama que peixes maiores (Figura S2 **c** e **d**; Material Suplementar). O coeficiente alométrico entre a massa do corpo e taxa de excreção para o N e P foi de -0,15 ± 0,03 ($p<0,001$) e -0,34 ± 0,04 ($p<0,001$), respectivamente. Assim como na taxa de excreção *per capita,* as taxas de excreção entre N e P foram significativamente correlacionadas ($p<0,001$) (Figura S2 **f**; Material Suplementar).

3.3 Relação dos fatores intrínsecos e extrínsecos nas taxas de excreção

A taxa de excreção por massa específica de N foi predita pelo modelo ($R^2_{(m)}=0,52$; $R^2_{(c)}=0,92$; Tabela 2), sendo explicada pelas variáveis intrínsecas peso e duas variáveis filogenéticas (A1 e A7). A variação taxa de excreção por massa específica de P foi predita pelo peso, dieta e variáveis e filogenéticas ($R^2_{(m)}=0,77$; $R^2_{(c)}=0,96$; Tabela 2). A taxa de excreção por massa específica para ambos os nutrientes, N e P, apresentou uma relação negativa com o peso indicando que peixes menores excretam mais nutrientes por grama que peixes maiores. O consumo de insetos alóctones foi negativamente associado com a excreção por massa específica de P. Já o percentual de vegetação nativa não foi um importante preditor para explicar a excreção (Tabela 2).

A taxa de excreção de N *per capita* foi predita pelo modelo ($R^2_{(m)}=0,91$; $R^2_{(c)}=0,98$; Tabela 3), e explicada pelas variáveis intrínsecas peso e variáveis filogenéticas. O consumo de insetos e o percentual de vegetação nativa não foram importantes para explicar a excreção (Tabela 3). A taxa de excreção de P *per capita* ($R^2_{(m)}=0,87$; $R^2_{(c)}=0,97$; Tabela 3) foi predita pelo peso, dieta e pelas variáveis filogenéticas. A relação entre o peso e a excreção de N e P foi positiva indicando que peixes com maior tamanho corporal excretam mais nutrientes. O percentual de vegetação não foi um importante preditor para explicar a excreção (Tabela 3).

Tabela 2: Modelos de regressão linear gerados para variáveis resposta massa específica (µg[Nutriente] g^{-1} h^{-1}). As variáveis preditoras correspondem ao peso (g) das espécies, a dieta baseada em insetos alóctones e o percentual de vegetação nativa. A natureza do modelo representa os fatores intrínsecos (I) e extrínsecos (E). Autovetores da Filogenia (A1 ao A26).

Variável Resposta	Variável Preditora	Estimate	Std. Error	df	t	Pr(>|t|)	Natureza do modelo	R^2_m	R^2_c
$N\text{-}NH_4.g^{-1}.h^{-1}$	Intercept	-0,12	0,21	4,77	-0,57	0,60		0,52	0,92
	Peso	**-0,98**	**0,05**	**342,91**	**-19,73**	**<0,01**	**I**		
	Dieta	-0,04	0,05	318,65	-0,71	0,48	I		
	Veg. Nat.	-0,26	0,23	4,60	-1,12	0,32	E		
	A1	**-0,36**	**0,11**	**47,94**	**-3,14**	**<0,01**			
	A5	0,19	0,10	49,27	1,89	0,064			
	A7	**0,40**	**0,11**	**55,45**	**3,62**	**<0,01**	**I**		
	A9	0,08	0,15	47,15	0,53	0,60			
	A10	0,002	0,09	52,17	0,03	0,98			
	A26	0,06	0,11	51,93	0,58	0,57			
$P\text{-}PO_4.g^{-1}.h^{-1}$	Intercept	-0.09	0.11	5.46	-0.78	0.47		0,77	0,96
	Peso	**-0.50**	**0.03**	**339.66**	**-17.73**	**<0.01**	**I**		
	Dieta	**-0.07**	**0.03**	**300.88**	**-2.11**	**0.04**	**I**		
	Veg. Nat.	-0.14	0.13	5.79	-1.13	0.30	E		
	A1	**0.62**	**0.06**	**58.51**	**10.16**	**<0.01**			
	A2	-0.08	0.06	46.36	-1.44	0.16			
	A3	-0.07	0.06	47.69	-1.15	0.26			
	A4	**0.16**	**0.06**	**47.52**	**2.74**	**0.01**			
	A5	**-0.12**	**0.06**	**50.87**	**-2.02**	**0.04**			
	A6	**-0.28**	**0.07**	**50.62**	**-4.06**	**<0.01**			
	A7	**-0.32**	**0.06**	**47.45**	**-4.94**	**<0.01**	**I**		
	A9	**-0.17**	**0.05**	**49.00**	**-3.15**	**<0.01**			
	A11	**0.16**	**0.06**	**47.77**	**2.82**	**0.01**			
	A12	0.06	0.04	54.65	1.36	0.18			
	A14	**-0.21**	**0.05**	**45.25**	**-4.25**	**<0.01**			
	A19	**0.12**	**0.05**	**50.85**	**2.49**	**0.02**			
	A21	-0.02	0.06	47.26	-0.38	0.70			
	A26	0.14	0.08	48.45	1.67	0.10			

Tabela 3: Modelos de regressão linear gerados para a variável resposta excreção *per capita* (µg[Nutriente] peixe^{-1} h^{-1}). As variáveis preditoras correspondem ao peso (g) das espécies, a dieta baseada em insetos alóctones e o percentual de vegetação nativa. A natureza do modelo representa os fatores intrínsecos (I) e extrínsecos (E). Autovetores da Filogenia (A1 ao A26).

Variável Resposta	Variável Preditora	Estimate	Std. Error	df	t	Pr(>|t|)	Natureza do modelo	R^2_m	R^2_c
N-NH_4.peixe^{-1}.h^{-1}	Intercept	-0,01	0,05	3,75	-0,42	0,70		0,91	0,98
	Peso	**0,74**	**0,02**	**318,60**	**42,32**	**<0,01**	**I**		
	Dieta	0,002	0,02	345,10	0,04	0,96	I		
	Veg. Nat.	0,05	0,05	5,52	-0,30	0,78	E		
	A5	-0,001	0,03	58,15	-0,03	0,98			
	A7	**-0,09**	**0,04**	**54,26**	**-2,22**	**0,03**			
	A8	**0,11**	**0,03**	**68,23**	**4,29**	**<0,01**			
	A9	**0,06**	**0,03**	**55,74**	**2,05**	**0,04**			
	A11	**-0,09**	**0,03**	**55,27**	**-2,77**	**0,01**			
	A17	**-0,10**	**0,03**	**66,74**	**-3,65**	**<0,01**	**I**		
	A22	**-0,06**	**0,03**	**57,21**	**-2,14**	**0,04**			
	A23	**-0,07**	**0,03**	**54,12**	**-2,27**	**0,03**			
	A24	0,02	0,03	60,43	0,70	0,49			
	A27	**0,06**	**0,03**	**69,87**	**1,98**	**0,04**			
	A28	0,02	0,03	51,77	0,74	0,46			
P-PO_4.peixe^{-1}.h^{-1}	Intercept	-0,03	0,06	3,10	-0,59	0,60		0,87	0,97
	Peso	**0,83**	**0,02**	**312,90**	**40,27**	**<0,01**	**I**		
	Dieta	**-0,04**	**0,02**	**303,00**	**-1,98**	**0,05**	**I**		
	Veg. Nat.	-0,05	0,07	3,50	-0,81	0,47	E		
	A1	**0,39**	**0,05**	**58,95**	**8,49**	**<0,01**			
	A2	-0,04	0,04	48,21	-1,02	0,31			
	A3	-0,02	0,05	48,47	-0,46	0,65			
	A4	**0,13**	**0,04**	**49,47**	**3,08**	**<0,01**			
	A6	**-0,23**	**0,06**	**53,30**	**-4,13**	**<0,01**			
	A7	**-0,20**	**0,05**	**47,89**	**-4,09**	**<0,01**			
	A8	0,01	0,03	57,73	0,46	0,65			
	A9	**-0,13**	**0,04**	**47,11**	**-3,44**	**<0,01**			
	A10	0,03	0,03	48,84	1,04	0,30			
	A11	**0,10**	**0,04**	**47,69**	**2,44**	**0,02**	**I**		
	A13	-0,07	0,04	45,53	-1,82	0,08			
	A14	**-0,16**	**0,04**	**43,23**	**-4,29**	**<0,01**			
	A15	**-0,10**	**0,04**	**52,02**	**-2,16**	**0,04**			
	A17	-0,06	0,03	55,95	-1,78	0,08			
	A18	-0,003	0,04	57,24	-0,09	0,93			
	A20	-0,002	0,05	52,36	-0,05	0,96			
	A21	-0,01	0,05	47,31	-0,16	0,87			
	A23	-0,03	0,04	48,82	-0,78	0,44			
	A25	-0,10	0,05	47,26	-1,89	0,06			

A26	0,10	0,06	50,26	1,62	0,11
A27	0,06	0,04	61,59	1,51	0,14

Os autovetores da filogenia relevantes para a explicar a excreção por massa específica foram aqueles que descrevem uma maior variação nos ramos basais da filogenia. Para ambos os nutrientes, N e P, o primeiro autovetor (A1, Figura 3) foi o mais importante e representa a diferenciação de algumas ordens como Characiformes, Siluriformes e Gymnotiformes indicando que a os indivíduos da ordem Characiformes excretam mais nutrientes por massa específica que as demais. Os autovetores A7 e A9 revelam uma divergência entre as espécies *Hoplias malabaricus* e *Characidium* aff. *zebra* e entre *Poecilia reticulata* e *Cichlasoma araguaiense*, respectivamente.

Em relação à excreção *per capita,* além dos primeiros autovetores, também foram selecionados, para ambos nutrientes (N e P), autovetores que descrevem a variação nos ramos terminais da filogenia (Figura 3). Por exemplo, para a excreção de N os autovetores A15, A22, A23 e A27 representam a divergência na excreção entre espécies de clados terminais.

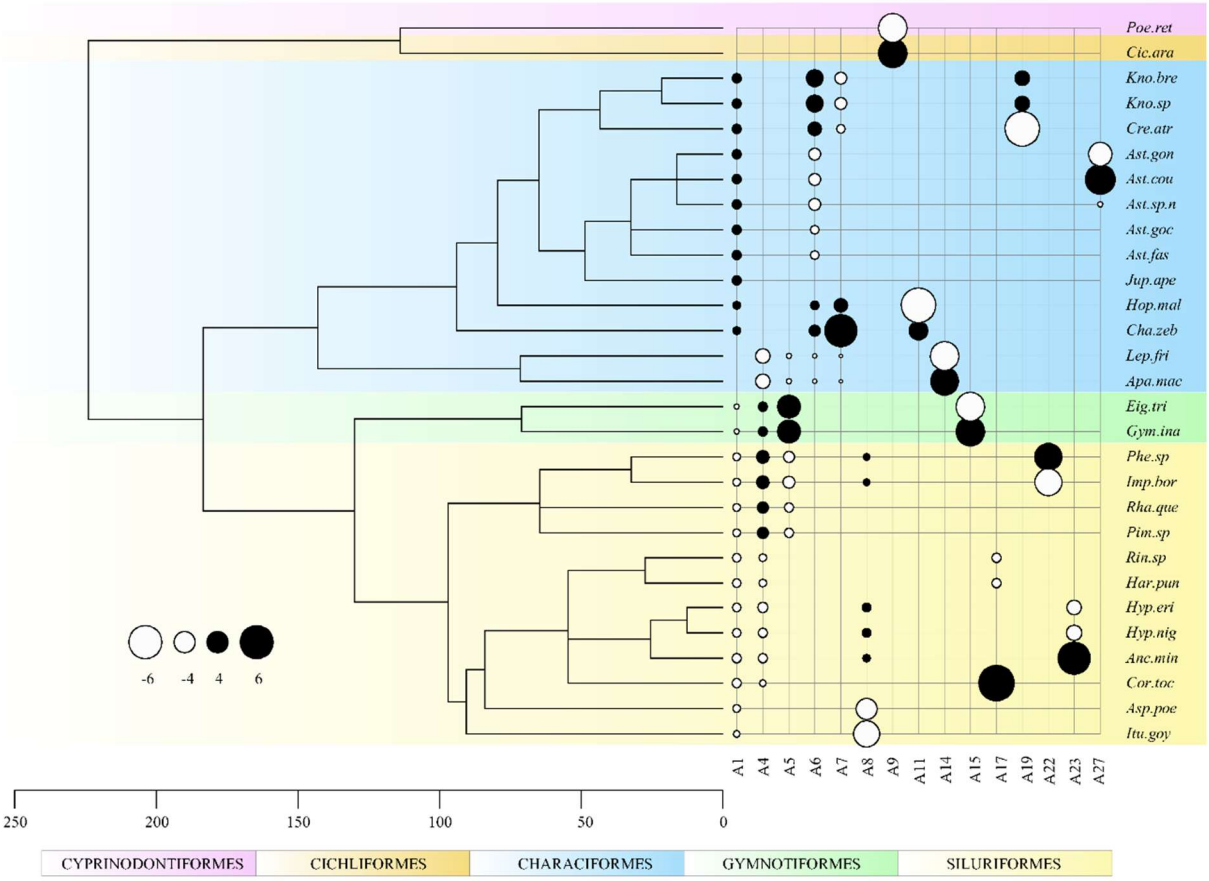


Figura 3: Mapeando os autovetores da filogenia de 29 espécies de peixes para a excreção por massa específica e *per capita* do nitrogênio ($N\text{-}NH_4$) e fósforo ($P\text{-}PO_4$). Valores positivos e

negativos são representados pelos símbolos em preto e branco, respectivamente. O tamanho dos símbolos é proporcional ao valor absoluto.

4. Discussão

Os peixes são organismos centrais nos processos ecossistêmicos ao contribuírem para a ciclagem de nutrientes nos ambientes aquáticos. Compreender os fatores que afetam a excreção pode ser importante para entendermos o papel funcional desses organismos no ecossistema. Nossos resultados evidenciaram que as características intrínsecas, especialmente o peso e a identidade filogenética dos indivíduos, foram os principais preditores da excreção dos peixes. Assim, mudanças na composição funcional (peso) e filogenética das comunidades devem explicar a maior parte da variabilidade na excreção de nutrientes.

A relação peso-excreção foi compatível com as escalas alométricas, indicando que peixes maiores possuem uma maior excreção *per capita* e que peixes menores excretam mais nutrientes por unidade de massa que peixes maiores (ALLGEIER et al., 2015; VANNI et al., 2017). Em adição ao peso, a identidade filogenética teve importante fator preditivo. Isso implica que espécies filogeneticamente próximas podem apresentar taxas de excreção semelhante (VILLÉGER et al., 2012). Ao analisarmos a excreção por massa específica, as maiores estratificações na filogenia foram observadas nos nós basais (Characiformes e Siluriformes), sugerindo que a diferença na excreção parece acumular-se cedo na história evolutiva dos clados e reforça o papel desta característica como consequência na diversificação de peixes Neotropicais. A excreção foi separada em dois grandes clados, Characiformes e Siluriformes indicando que o primeiro apresenta uma maior excreção por massa. De fato, espécies de Characiformes compartilham muitos aspectos ecológicos, morfológicos, comportamentais e fisiológicos que são associados com o aumento da excreção (e.g. dieta insetívora e menor tamanho corporal).

O consumo de insetos alóctones não foi importante para explicar a excreção de P. Geralmente essa relação é esperada, pois os insetos alóctones possuem maior teor de P em sua composição corporal, o que explicaria as altas taxas desse nutriente na excreção dos peixes (SMALL et al., 2011). No entanto, encontramos uma relação inversa provocada pelo efeito da autocorrelação entre as variáveis. Assim, apesar dos estudos apontarem uma relação com a dieta (SMALL et al., 2011), no nível individual ela é suprimida pelo efeito dominante do peso e das variáveis filogenéticas. Entretanto, em níveis biológicos superiores (população e

comunidade), a dieta pode apresentar um maior efeito sobre a excreção em função do tamanho das populações (i.e. biomassa total).

O grau de conservação dos riachos, avaliado neste estudo por meio do percentual de vegetação nativa, não apresentou relação significativa com a excreção dos peixes. Por apresentarem uma alta colinearidade, deduz-se que as demais variáveis extrínsecas como o índice de integridade físico do hábitat, o índice de qualidade da água e a concentração de nutrientes ambiental também não apresentam relação com a ciclagem de nutrientes. Esperávamos que essas variáveis pudessem afetar a excreção direta e/ou indiretamente. Os aspectos avaliados por meio desses índices, como alterações estruturais e hidrológicas no canal, aumento de sólidos suspensos, alterações nos fatores abióticos (pH, oxigênio dissolvido, temperatura e salinidade) podem elevar os processos metabólicos (níveis de estresse nos peixes) e provocar alterações na excreção dos consumidores (MCFEETERS et al., 2011; ATKINSON; VAUGHN, 2015). Ainda, a concentração de nutrientes nos ambientes aquáticos leva a um aumento na composição nutricional dos recursos basais, o que poderia resultar numa maior taxa de excreção por parte dos consumidores (BENSTEAD et al., 2010; SMALL et al., 2011; WILSON; XENOPOULOS, 2011). No entanto, essa relação não foi evidenciada em nossos modelos. A alta similaridade entre os locais de estudo, representados por áreas mais prístinas, poderia ter minimizado o efeito destas variáveis nos modelos.

5. Conclusão

Nosso estudo sugere que a variação nas taxas de excreção pode ser melhor explicada pelos fatores intrínsecos. Os fatores extrínsecos talvez tenham efeito sobre níveis biológicos superiores (populações e comunidades), por meio dos seus efeitos sobre o tamanho das populações e composição das comunidades. O controle intrínseco da variabilidade individual na excreção de nutrientes, possibilita a extrapolação das estimativas das taxas de excreção para diferentes contextos ambientais, proporcionando suporte para o uso de dados secundários em estudo de ecologia funcional.

Referências

AGÊNCIA AMBIENTAL DE GOIÁS & NATIVA. **Parque Estadual da Serra dos Pireneus. Relatório parcial: consolidação das pesquisas de campo. Goiânia**, 2003.

ALBERT, J. S. Species Diversity and Phylogenetic Systematics of American Knifefishes (Gymnotiformes, Teleostei). **Ann Arbor**, n. 190, 2001.

ALLGEIER, J. E. et al. Metabolic theory and taxonomic identity predict nutrient recycling in a diverse food web. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 20, p. E2640–E2647, 2015.

ALLGEIER, J. E.; BURKEPILE, D. E.; LAYMAN, C. A. Animal pee in the sea: consumer-mediated nutrient dynamics in the world's changing oceans. **Global Change Biology**, v. 23, n. 6, p. 2166–2178, 2017.

ATKINSON, C. L. et al. Consumer-driven nutrient dynamics in freshwater ecosystems: from individuals to ecosystems. **Biological Reviews**, v. 92, n. 4, p. 2003–2023, 2016.

ATKINSON, C. L.; VAUGHN, C. C. Biogeochemical hotspots: Temporal and spatial scaling of the impact of freshwater mussels on ecosystem function. **Freshwater Biology**, v. 60, n. 3, p. 563–574, 2015.

BARTON, K. MuMIn: Multi-model inference. R package version 1.40.4.https://cran.r-project.org/package=MuMIn. 2018.

BATES, D. et al. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. **Journal of Statistical Software**, v. 67, n. 1, p. 1–48, 2015.

BENSTEAD, J. P. et al. Biotic and abiotic controls on the ecosystem significance of consumer excretion in two contrasting tropical streams. **Freshwater Biology**, v. 55, n. 10, p. 2047–2061, 2010.

BLANCHET, G. F.; LEGENDRE, P.; BORCARD, D. Forward selection of explanatory variables. **Ecological Society of America**, v. 89, n. 9, p. 2623–2632, 2008.

BLOMBERG, S. P.; GARLAND, T. Tempo and mode in evolution: Phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 15, n. 6, p. 899–910, 2002.

BOCKMANN, F. A. **Análise filogenética da família Heptapteridae (Teleostei, Ostariophysi, Siluriformes) e redefinição de seus gêneros. Tese de Doutorado.** [s.l.] Universidade de São Paulo, 1998.

BROWN, J. H. . et al. Toward a metabolic theory or ecology. **Ecology**, v. 85, n. 7, p. 1771–1789, 2004.

CAPPS, K. A.; ATKINSON, C. L.; RUGENSKI, A. T. Consumer-driven nutrient dynamics in freshwater ecosystems: An introduction. **Freshwater Biology**, v. 60, n. 3, p. 439–442, 2015.

CAPPS, K. A.; FLECKER, A. S. Invasive Fishes Generate Biogeochemical Hotspots in a Nutrient-Limited System. **PLoS ONE**, v. 8, n. 1, 2013.

CARDINALE, B. J. Biodiversity improves water quality through niche partitioning. **Nature**, v. 472, n. 7341, p. 86–91, 2011.

CASATTI, L. et al. Stream fish, water and habitat quality in a pasture dominated basin, southeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 66, n. 2b, p. 681–696, 2006.

CONRAD, O. et al. System for Automated Geoscientific Analyses (SAGA) v. 2.1.4. **Geoscientific Model Development Discussions**, v. 8, n. 2, p. 2271–2312, 2015.

DAVIS, J. M. et al. Long-term nutrient enrichment decouples predator and prey production. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 107, n. 1, p. 121–126, 5 jan. 2010.

DE BELLO, F. et al. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. **Biodiversity and Conservation**, v. 19, n. 10, p. 2873–2893, 2010.

EL-SABAAWI, R. W. et al. Investment in boney defensive traits alters organismal stoichiometry and excretion in fish. **Oecologia**, v. 181, n. 4, p. 1209–1220, 2016a.

ELSER, J. J. et al. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. **Ecology Letters**, v. 10, n. 12, p. 1135–1142, 2007.

FELD, C. K. Response of three lotic assemblages to riparian and catchment-scale land use: Implications for designing catchment monitoring programmes. **Freshwater Biology**, v. 58, n. 4, p. 715–729, 2013.

FOLEY, J. A. et al. Solutions for a cultivated planet. **Nature**, v. 478, n. 7369, p. 337–342, 2011.

FOLEY, J. A et al. Amazonia loss of Amazon revealed : ecosystem Basin forest goods degradation and and in the The Ecological Society. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 5, n. 1, p. 25–32, 2007.

FRICKE, R., ESCHMEYER, W. N., R. VAN DER L. (EDS). **Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references**. Disponível em: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Acesso em: 5 fev. 2020.

FRITSCHIE, K. J.; OLDEN, J. D. Disentangling the influences of mean body size and size structure on ecosystem functioning: An example of nutrient recycling by a non-native crayfish. **Ecology and Evolution**, v. 6, n. 1, p. 159–169, 2016.

GRAVEL, D. et al. Linking community and ecosystem dynamics through spatial ecology. **Ecology Letters**, v. 14, n. 3, p. 313–323, 2011.

GREEN, J. A.; HARDY, R. W.; BRANNON, E. L. Effects of dietary phosphorus and lipid levels on utilization and excretion of phosphorus and nitrogen by rainbow trout (Oncorhynchus mykiss). 1. Laboratory-scale study. **Aquaculture Nutrition**, v. 8, n. 4, p. 279–290, 2002.

HALL, R. O. et al. How body size mediates the role of animals in nutrient cycling in aquatic ecosystems. **Body size: the structure and function of aquatic ecosystems**, p. 286–305, 2007.

HAMADA, N.; NESSIMIAN, J. L. & QUERINO, R. B. Insetos aquáticos naAmazônia Brasileira: taxonomia, biologia e ecologia. Manaus, INPA. p. 724p, 2014.

HENDRIXSON, H. A.; STERNER, R. W.; KAY, A. D. Elemental stoichiometry of freshwater fishes in relation to phylogeny, allometry and ecology. **Journal of Fish Biology**, v. 70, n. 1, p. 121–140, 2007.

HEVIA, V. et al. Trait-based approaches to analyze links between the drivers of change and ecosystem services: Synthesizing existing evidence and future challenges. **Ecology and Evolution**, v. 7, n. 3, p. 831–844, 2017.

KAWAKAMI, E.; VAZZOLER, G. Método gráfico e estimativa de índice alimentar aplicado no estudo de alimentação de peixes. **Boletim do Instituto Oceanográfico**, v. 29, n. 2, p. 205-207, 1980.

KELLEY, J. L. et al. Habitat disruption and the identification and management of functional trait changes. **Fish and Fisheries**, n. 00 February, p. 1–13, 2018.

KNOÖPELL H.A. Food of Central Amazonian fishes: contribution to the nutrient ecology Amazonian rain forest streams. **Amazoniana**, v. 2, n. 3, p. 257–352, 1970.

LOREAU, M.; MOUQUET, N.; HOLT, R. D. Meta-ecosystems: A theoretical framework for a spatial ecosystem ecology. **Ecology Letters**, v. 6, n. 8, p. 673–679, 2003.

LOSOS, J. B. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. **Ecology Letters**, v. 11, n. 10, p. 995–1003, 2008.

LUIZ, O. J. et al. Trait-based ecology of fishes: A quantitative assessment of literature trends and knowledge gaps using topic modelling. **Fish and Fisheries**, v. 20, n. 6, p. 1100–1110, 2019.

MADDISON, W. P.; MADDISON, D. R. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.51 http://www.mesquiteproject.org. 2018.

MCFEETERS, B. J. et al. Intraspecific mass-scaling of field metabolic rates of a freshwater crayfish varies with stream land cover. **Ecosphere**, v. 2, n. 2, p. 1–10, 2011.

MCINTYRE, P. B. . et al. Fish Distributions and Nutrient Cycling in Streams: Can Fish Create Biogeochemical Hotspots. **Ecology**, v. 89, n. 8, p. 2335–2346, 2008.

MIRANDE, J. M. Phylogeny of the family characidae (teleostei: Characiformes): From characters to taxonomy. **Neotropical Ichthyology**, v. 8, n. 3, p. 385–568, 2010.

NAKAGAWA, S., SCHIELZETH, H. A general and simple method for obtaining R2 from generalized linear mixed-effects models. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 4, n. 2, p. 133–142, 2013.

NEAR, T. J. et al. Resolution of ray-finned fish phylogeny and timing of diversification. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 109, p. 13698–13703, 2012.

PARRON, L. M.; BUSTAMANTE, M. M. C.; MARKEWITZ, D. Fluxes of nitrogen and

phosphorus in a gallery forest in the Cerrado of central Brazil. **Biogeochemistry**, v. 105, n. 1, p. 89–104, 2011.

PLANET LABS. **Planet Imagery and Archive [online]**.

RODRIGUEZ, M. S.; ORTEGA, H.; COVAIN, R. Intergeneric phylogenetic relationships in catfishes of the Loricariinae (Siluriformes: Loricariidae), with the description of Fonchiiloricaria nanodon: a new genus and species from Peru. **Journal of Fish Biology**, v. 79, n. 4, p. 875–895, 2011.

SCHÜTZENMEISTER, A.; PIEPHO, H. P. Residual analysis of linear mixed models using a simulation approach. **Computational Statistics and Data Analysis**, v. 56, n. 6, p. 1405–1416, 2012.

SEREDA, J. M.; HUDSON, J. J. Empirical models for predicting the excretion of nutrients (N and P) by aquatic metazoans: Taxonomic differences in rates and element ratios. **Freshwater Biology**, v. 56, n. 2, p. 250–263, 2011.

SMALL, G. E. et al. Role of the fish astyanax aeneus (Characidae) as a keystone nutrient recycler in low-nutrient neotropical streams. **Ecology**, v. 92, n. 2, p. 386–397, 2011.

SWEENEY, B. W. et al. Riparian deforestation, stream narrowing, and loss of stream ecosystem services. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 101, n. 39, p. 14132–14137, 2004.

TEAM, R. D. C. R: A language and Evnironment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2018.

TORRES, L. E.; VANNI, M. J. Stoichiometry of nutrient excretion by fish: Interspecific variation in a hypereutrophic lake. **Oikos**, v. 116, n. 2, p. 259–270, 2007.

VANNI, M. J. Nutrient Cycling by Animals in Freshwater Ecosystems. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, n. 1, p. 341–370, 2002.

VANNI, M. J. et al. A global database of nitrogen and phosphorus excretion rates of aquatic animals. **Ecology**, v. 98, n. 5, p. 1475, 2017.

VANNI, M. J. . et al. Stoichiometry of nutrient recycling by vertebrates in a tropical stream: Linking biodiversity and ecosystem function. **Ecology Letters**, v. 5, p. 285–293, 2002.

VILLÉGER, S. et al. Intra- and interspecific differences in nutrient recycling by European freshwater fish. **Freshwater Biology**, v. 57, n. 11, p. 2330–2341, 2012.

VILLÉGER, S. et al. Functional ecology of fish: current approaches and future challenges. **Aquatic Sciences**, v. 79, n. 4, p. 783–801, 2017.

VIOLLE, C. et al. Let the concept of trait be functional! **Oikos**, v. 116, n. 5, p. 882–892, 2007.

WEBB, C. O.; ACKERLY, D. D.; KEMBEL, S. W. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. **Bioinformatics**, v. 24, p. 2098–2100, 2008.

WHILES, M. R. et al. Influence of handling stress and fasting on estimates of ammonium excretion by tadpoles and fish: recommendations for designing excretion experiments. **Limnology and Oceanography: Methods**, v. 7, n. 1, p. 1–7, 2009.

WILSON, H. F.; XENOPOULOS, M. A. Nutrient recycling by fish in streams along a gradient of agricultural land use. **Global Change Biology**, v. 17, n. 1, p. 130–139, 2011.

WINEMILLER, K. O. et al. Functional traits, convergent evolution, and periodic tables of niches. **Ecology Letters**, v. 18, n. 8, p. 737–751, 2015.

ZHANG, Y.; RICHARDSON, J. S. Contrasting effects of cross-ecosystem subsidies and predation on benthic invertebrates in two Pacific coastal streams. **Aquatic Sciences**, v. 73, n. 1, p. 53–62, 2011.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Detalhamento metodológico da caracterização dos riachos

Variáveis locais

As variáveis hidrológicas, a profundidade média (m), mensurada com uma régua graduada, foi determinada através de cinco medidas equidistantes ao longo do eixo transversal do riacho. A largura do canal (m) foi tomada ao longo do mesmo eixo transversal em que a profundidade foi estimada, sendo determinada como a média aritmética de cinco observações para cada unidade amostral. A velocidade do fluxo (m/s), medida com o auxílio de um fluxômetro mecânico (General Oceanics), foi determinada como a média aritmética de cinco observações no ponto médio trecho. Para o cálculo da vazão (m^3/s) consideramos os valores médios obtidos para largura (m), profundidade (m) e velocidade da água (fluxo; m/s).

As variáveis físico-químicas, temperatura da água (ºC), pH, condutividade (µS/cm), oxigênio dissolvido (mg/l) e potencial de oxirredução (mV) foram obtidas por meio da sonda multiparâmetros (*YSI Plus*). A turbidez, analisada pelo aparelho Turbidímetro Plus microprocessado, foi obtida pela média aritmética de três alíquotas nos cinco segmentos para cada unidade amostral.

As amostras de água para as análises dos nutrientes, N e P, foram filtradas (filtro de membrana 0,45µm) e acondicionadas em frascos de polietileno e mantidas sob refrigeração em caixas térmicas até serem encaminhadas ao laboratório para análise. Para estas análises consideramos três frascos (250 ml) para cada segmento totalizando 15 frascos por riacho. No laboratório as amostras foram congeladas até o momento da análise. O nitrogênio amoniacal ($N\text{-}NH_4$) e o fósforo reativo solúvel ($P\text{-}PO_4$) foram quantificados pelos métodos do fenol hipoclorito (WEATHERBUM, 1967; SOLORZANO, 1969) e pelo método do ácido ascórbico (MURPHY & RILEY, 1962) respectivamente. Os procedimentos analíticos foram realizados no Laboratório de Biotecnologia da Universidade Estadual de Goiás.

Variáveis da paisagem

Para delimitar as bacias utilizamos um Modelo Digital de Elevação (MDE) do sensor radar PALSAR, com 12,5 m de resolução espacial, presente no satélite ALOS. Processamos o MDE em um Sistema de Informações Geográficas, o *software* SAGA (System for Automated Geoscientific Analyses) (CONRAD et al., 2015), utilizando o algoritmo proposto por WANG,

L. & LIU, (2006) para remoção de possíveis depressões espúrias (*sinks*). O MDE foi obtido a partir do portal Vertex, da Alaska Satellite Facility (https://vertex.daac.asf.alaska.edu/).

A partir do MDE pré-processado identificamos a rede de drenagem (*channel network*). Baseado na rede de drenagem e considerando os pontos de coleta como exutórios delimitamos as bacias automaticamente com o uso do módulo *upslope area – interactive* e do método *Deterministic 8* (O'CALLAGHAN; M.MARK, 1984), presente no SAGA. Os limites das bacias serviram de referência espacial à aquisição das imagens utilizadas ao mapeamento do uso e cobertura da terra. Para tal, utilizamos duas imagens do *site Planet Imagery and Archive* (https://www.planet.com/products/planet-imagery/), com 3 m de resolução espacial e sem cobertura de nuvem (Tabela S2; Material Suplementar).

Realçamos as imagens obtidas por meio de uma aplicação de contraste linear e composição colorida falsa cor R4G3B2. Recortamos as imagens utilizando os limites das bacias como máscara e as segmentamos (BÖHNER, J., MCCLOY, K.R., STROBL, 2006). Por fim, por meio do método da mínima distância classificamos as imagens em duas classes, antrópica e natural, que representam respectivamente a porcentagem de área antropizada (pastagem, agricultura e silvicultura) e a porcentagem de vegetação nativa da bacia.

Índice de integridade físico do hábitat e Índice de qualidade da água

Para determinação do IIFH avaliamos oito descritores relacionados ao hábitat interno considerando um trecho de 100 m ao longo dos riachos: estabilidade do substrato, variabilidade da velocidade e profundidade, estabilidade do fluxo, deposição de sedimentos, combinação de diferentes fluxos (piscinas/corredeiras/corredores), alteração no canal, cobertura da zona ripária, estabilidade da vegetação marginal e estabilidade das margens. Todos os descritores foram analisados considerando uma escala que variou de 0 a 20 para cada trecho amostrado. A soma dos escores representou quatro categorias (Bom:180-136; Razoável:135-91; Pobre:90-46; Muito pobre:45-0) para o índice de integridade.

Para a determinação do IQA avaliamos seis descritores físico-químicos: oxigênio dissolvido, condutividade, pH, turbidez, ortofostato (fósforo reativo solúvel) e nitrogênio amoniacal. Adicionalmente registramos o odor da água e a presença de óleos, por serem considerados possíveis indicadores de atividades antrópicas. Os escores variaram de 1 a 4 baseado no valor de referência apresentado por CASATTI et al., (2006). A soma dos escores permitiu a classificação em quatro categorias (Bom: 36-30; Razoável: 29-23; Pobre: 22-16; Muito pobre:15-9).

Tabela S1: Parâmetros do Modelo Digital de Elevação (MDE) do sensor radar PALSAR no satélite ALOS.

Data do imageamento	13/02/2011
Polarização	HH
Frequência	1270 MHz (Banda L)
Sistema de referência de coordenadas	WGS 84/UTM zona 22S

Tabela S2: Principais características das imagens utilizadas no mapeamento do uso e cobertura da terra.

Data do imageamento	17/08/17 e 21/08/2018
Bandas	2, 3 e 4
Nível de processamento	3B (ortorretificada)
Sistema de referência de coordenadas	WGS 84/UTM zona 22S
Satélite ID	0f4f, 104a e 0f28

Tabela S3: Lista das espécies e suas respectivas identidades taxonômicas e as guildas tróficas. A classificação seguiu FRICKE; ESCHMEYER; VAN DER LAAN (2020).

ORDEM, Família, Espécies	Acrônimo	Nome comum	Guilda
CHARACIFORMES			
Anostomidae			
Leporinus cf. *friderici* (Bloch 1794)	Lep.fri	piau-três-pintas, piau	Onívoro
Characidae			
Astyanax aff. *fasciatus* (Cuvier 1819)	Ast.fas	lambari-do-rabo-vermelho	Insetívoro alóctone
Astyanax courensis Bertaco, Carvalho & Jerep 2010	Ast.cou	lambari	Insetívoro alóctone
Astyanax goyacensis Eigenmann 1908	Ast.goc	Lambari-do-rabo-amarelo	Insetívoro alóctone
Astyanax goyanensis (Miranda Ribeiro 1944)	Ast.gon	lambari	Insetívoro alóctone
Astyanax sp. n.	Ast.sp.n.	lambari	Insetívoro alóctone
Creagrutus cf. *atrisignum* Myers 1927	Cre.atr	lambari	Insetívoro autóctone
Jupiaba apenima Zanata 1997	Jup.ape	lambari	Insetívoro alóctone
Knodus breviceps (Eigenman, 1908)	Kno.bre	lambari, lambarizinho	Insetívoro alóctone
Knodus sp.	Kno.sp	lambari, lambarizinho	Insetívoro alóctone
Crenuchidae			
Characidium aff. *zebra* Eigenmann 1909	Cha.zeb	Charutinho, mocinha	Insetívoro autóctone
Erythrinidae			
Hoplias aff. *malabaricus* (Bloch 1794)	Hop.mal	traíra	Piscívoro
Parodontidae			
Apareiodon machrisi Travassos 1957	Apa.mac	canivete, durinho	Detritívoro/Perifitívoro
CICHLIFORMES			
Cichlidae			
Cichlasoma araguaiense Kullander 1983	Cic.ara	cará	Onívoro
CYPRINODONTIFORMES			
Poeciliidae			
Poecilia reticulata Peters 1859	Poe.ret	Barrigudinho, pecília, guppy	Detritívoro/Perifitívoro
GYMNOTIFORMES			
Sternopygidae			

Eigenmannia aff. *trilineata* López & Castello 1966	Eig.tri	tuvira	Insetívoro autóctone
Gymnotidae			
Gymnotus aff. *inaequilabiatus* (Valenciennes 1839)	Gym.ina	tuvirão, tuvira	Insetívoro autóctone
SILURIFORMES			
Caliichhthyidae			
Aspidoras aff. poecilus Nijssen & Isbrücker 1976	Asp.poe	cascudinho	Insetívoro autóctone
Heptapteridae			
Imparfinis borodini Mees & Cala 1989	Imp.bor	chorãozinho, bagrinho	Insetívoro autóctone
Phenacorhamdia sp.	Phen.sp	bagrinho	Insetívoro autóctone
Pimelodella sp.	Pim.sp	mandi-chorão, bagre	Insetívoro autóctone
Rhamdia aff. *quelen* (Quoy & Gaimard 1824)	Rha.que	jundiá, bagre	Piscívoro
Loricariidae			
Ancistrus cf. *minutus* Fisch-Muller, Mazzoni & Weber 2001	Anc.min	cascudo	Detritívoro/Perifitívoro
Corumbataia tocantinensis Britski 1997	Cor.toc	cascudinho	Detritívoro/Perifitívoro
Harttia punctata Rapp Py-Daniel & Oliveira 2001	Hart.pun	bituva, cascudo	Detritívoro/Perifitívoro
Hypostomus aff. *ericae* Hollanda Carvalho & Weber 2005	Hyp.eri	cascudo	Detritívoro/Perifitívoro
Hypostomus aff. *nigromaculatus* (Schubart 1964)	Hyp.nig	cascudo	Detritívoro/Perifitívoro
Rineloricaria sp.	Rin.sp	cascudo-viola, violinha	Detritívoro/Perifitívoro
Trichomycteridae			
Ituglanis goya Datovo, Aquino & Langeani 2016	Itu.goy	cambeva, bagrinho	Insetívoro autóctone

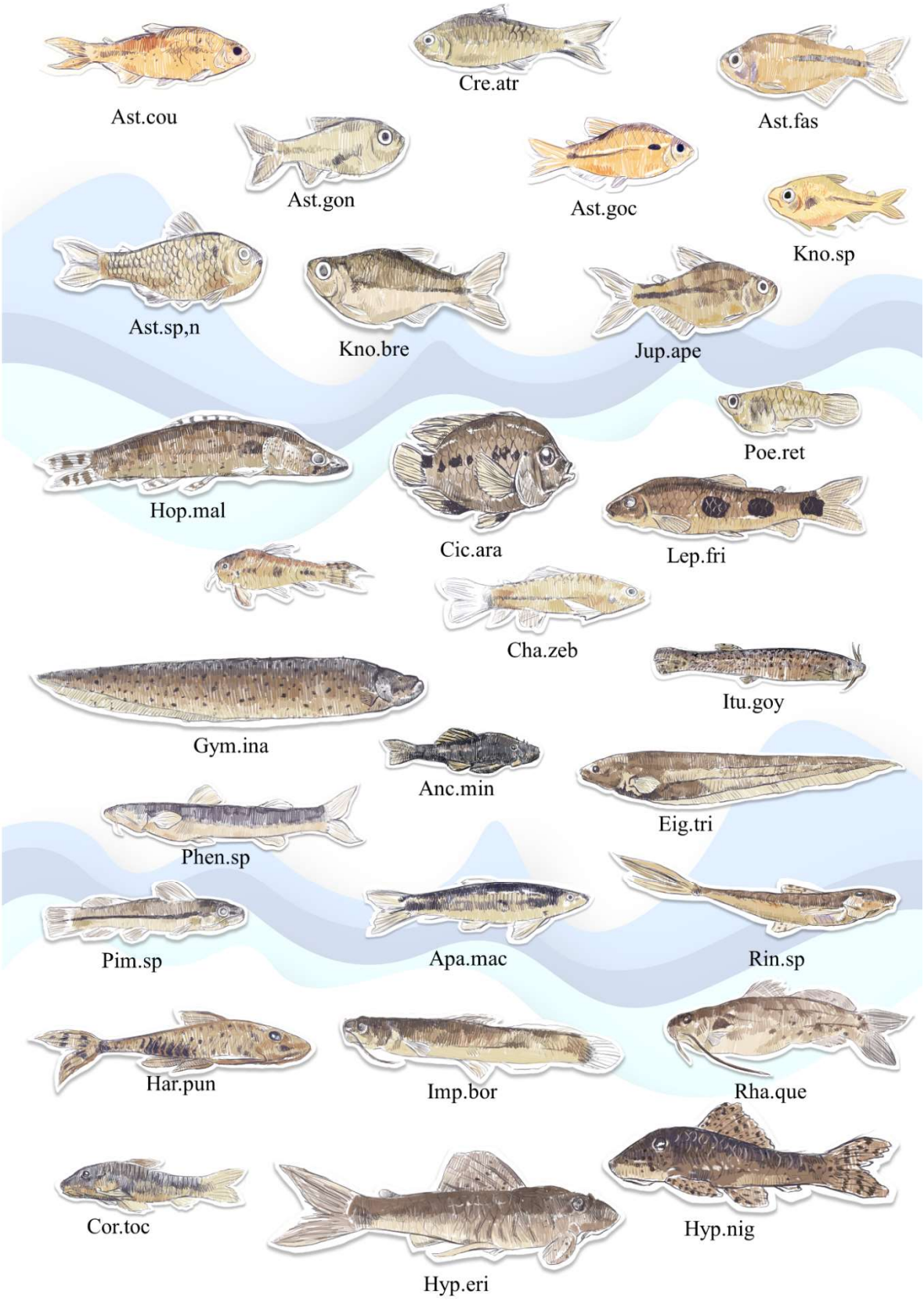


Figura S1: Ilustrações das espécies presentes neste estudo.

Tabela S4: Valores obtidos a partir da regressão global entre as variáveis resposta (Excreção de nutrientes por massa específica e *per capita*) e os preditores filogenéticos por meio do *forward.selection*.

	Massa específica		*Per capita*	
	µg NH_4-N. $g^{-1}.h^{-1}$	µg PO_4-P. $g^{-1}.h^{-1}$	µg NH_4-N. $peixe^{-1}.h^{-1}$	µg PO_4-P. $peixe^{-1}.h^{-1}$
Residual standard error	10,03	0,074	170,2	0,684
Degrees of freedom	333	333	333	333
R^2 multiple	0,4058	0,7502	0,5615	0,603
R^2adjusted	0,352	0,7291	0,5246	0,5701
F-statistic	7,938	35,71	15,23	18,10
p-value	< 0,01	< 0,01	< 0,01	< 0,01

Tabela S5: Eixos (autovetores) selecionados para as respectivas variáveis respostas (Excreção por massa específica e *per capita*) após a adoção do critério de parada proposto por (BLANCHET, LEGENDRE & BORCARD, 2008).

Variável resposta	Eixos	R2	R^2Adj	F	P value
µg NH_4-N. $g^{-1}.h^{-1}$	A7	0,084	0,082	33,098	0,001
	A9	0,163	0,158	33,869	0,001
	A1	0,228	0,221	29,971	0,001
	A26	0,297	0,289	35,329	0,001
	A10	0,324	0,314	13,835	0,001
	A5	0,348	0,337	13,513	0,002
µg PO_4-P. $g^{-1}.h^{-1}$	A1	0,233	0,231	109,409	0,001
	A9	0,453	0,450	144,088	0,001
	A7	0,532	0,529	61,061	0,001
	A2	0,570	0,565	31,385	0,001
	A3	0,595	0,589	21,861	0,001
	A26	0,624	0,618	27,594	0,001
	A6	0,642	0,635	17,674	0,001
	A19	0,666	0,658	24,645	0,001
	A11	0,681	0,673	17,543	0,001
	A21	0,697	0,688	17,482	0,001
	A14	0,710	0,701	16,457	0,001
	A5	0,724	0,715	18,104	0,001
	A12	0,731	0,721	9,011	0,003
	A4	0,738	0,727	8,403	0,008
µg NH_4-N. $peixe^{-1}.h^{-1}$	A11	0,247	0,245	118,339	0,001
	A8	0,324	0,321	40,911	0,001
	A23	0,370	0,365	26,183	0,001
	A9	0,407	0,400	22,096	0,003
	A7	0,440	0,432	20,804	0,001

	A27	0,462	0,453	14,850	0,004
	A17	0,482	0,472	13,389	0,003
	A24	0,497	0,485	10,432	0,011
	A28	0,511	0,499	10,368	0,005
	A22	0,523	0,509	8,310	0,012
	A5	0,530	0,515	5,259	0,020
	A14	0,142	0,139	59,491	0,001
	A1	0,183	0,178	18,051	0,001
	A27	0,238	0,231	25,801	0,001
	A6	0,331	0,324	49,930	0,001
	A7	0,363	0,354	17,674	0,001
	A3	0,397	0,387	19,999	0,001
	A23	0,429	0,418	19,760	0,001
	A8	0,453	0,440	15,428	0,001
	A4	0,475	0,461	14,786	0,001
	A26	0,493	0,479	12,613	0,002
$\mu g\ PO_4\text{-}P.\ peixe^{-1}.h^{-1}$	A25	0,506	0,490	8,859	0,008
	A11	0,517	0,500	8,054	0,006
	A21	0,528	0,510	8,157	0,010
	A13	0,537	0,518	6,954	0,010
	A20	0,546	0,526	6,634	0,011
	A18	0,557	0,536	8,682	0,009
	A2	0,566	0,544	7,163	0,010
	A17	0,574	0,552	6,847	0,018
	A9	0,580	0,557	4,678	0,029
	A15	0,586	0,561	4,603	0,031
	A10	0,591	0,566	4,678	0,033

Tabela S6: Peso, comprimento e Excreção de nutrientes (por massa específica e *per capita*) das espécies nos respectivos riachos.

Ponto	Espécies	Peso médio	Comprimento médio	Excreção por massa específica		Excreção *per capita*	
		g	cm	µg NH_4-N. $g^{-1}.h^{-1}$	µg PO4-P. g-1.h-1	µg NH_4-N. $peixe^{-1}.h^{-1}$	µg PO_4-P. $peixe^{-1}.h^{-1}$
P1	Ast.sp.n.	7,14	8,02	21,54	0,09	128,04	0,71
	Cor.toc	0,83	5,04	19,53	0,07	15,67	0,06
P2	Kno.bre	0,78	4,63	23,56	0,2	18,46	0,15
	Gym.ina	18,02	18,29	12,86	0,03	224,73	0,51
	Ast.goc	11,05	10,78	21,51	0,18	228,76	1,94
P3	Ast.sp.n.	9,52	8,43	12,18	0,16	104,88	1,45
	Gym.ina	27,33	17,96	9,65	0,04	141,42	0,6
P4	Ast.sp.n	3,92	7,08	15,96	0,24	69,94	0,88
P5	Itu.goy	3,57	9,07	16,95	0,06	66,19	0,23
	Cha.zeb	2,31	6,12	11,87	0,07	28,79	0,15
	Pim.sp	9,11	10,50	25,22	0,07	267,68	0,72
	Kno.bre	4,65	6,88	35,86	0,23	147,03	0,91
	Ast.goc	3,21	6,12	31,95	0,24	118,15	0,83
	Gym.ina	6,67	13,40	20,62	0,02	136,49	0,35
	Jup.ape	9,37	9,30	26,44	0,13	247,7	1,26
	Rin.sp	0,35	4,43	22,7	0,07	8,46	0,03
	Anc.min	2,02	6,95	13,47	0,07	35,6	0,17
	Phe.sp	2,93	6,40	23,1	0,17	73,89	0,54
	Rha.que	15,88	11,61	21,16	0,1	315,78	1,55
	Hyp.nig	28,61	13,40	20,33	0,1	512,68	2,38
	Imp.bor	8,71	13,70	20,32	0,06	176,99	0,51
	Cor.toc	0,22	0,23	22,04	0,08	4,79	0,02
	Cre.atr	3,17	3,24	25,85	0,11	81,95	0,36
P6	Ast.sp.n	8,65	6,71	21,23	0,23	99,82	0,98

	Ast.gon	0,84	0,99	26,71	0,39	22,87	0,36
	Cha.zeb	2,85	6,42	16,66	0,08	35,41	0,17
	Asp.poe	0,89	4,24	13,36	0,08	11,49	0,07
	Itu.goy	2,1	7,40	10,97	0,03	28,03	0,17
P7	Poe.ret	0,45	3,23	37,59	0,54	5,36	0,13
	Cha.zeb	2,41	6,92	17,79	0,09	49,92	0,25
	Cre.atr	2,55	6,40	30,86	0,11	90,51	0,31
	Hop.mal	132,3	20,43	19,98	0,02	1561,71	1,73
	Cic.ara	32,19	11,33	22,63	0,03	707,8	1,02
	Gym.ina	21,21	23,20	14,02	0,03	506,51	1,05
	Ast.goc	10,72	8,78	31,76	0,24	325,05	2,91
	Ast.fas	9,54	9,26	35,84	0,3	307,36	2,58
	Hyp.nig	23,52	12,40	19,82	0,03	478,33	0,75
	Kno.sp	1,42	5,06	36,68	0,25	49,71	0,33
	Hyp.eri	54,02	19,00	13,59	0,03	672,88	1,51
	Rin.sp	5,35	11,24	28,31	0,07	138,53	0,38
	Cor.toc	0,78	3,98	23,69	0,12	17,43	0,09
	Asp.poe	1,08	4,24	18,94	0,12	21,05	0,13
	Pim.sp	5,92	10,00	23,89	0,09	155,93	0,62
	Phe.sp	1,29	5,38	17,29	0,07	19,27	0,06
	Kno.bre	6,65	7,98	35,08	0,28	211,77	1,74
	Itu.goy	2,28	7,70	17,87	0,09	40,76	0,21
P8	Gym.ina	13,1	16,32	24,39	0,11	304,77	1,31
	Ast.fas	0,36	4,81	26,29	0,4	35,48	0,62
	Poe.ret	0,15	2,36	54,67	0,6	7,66	0,09
	Cic.ara	26,64	9,64	14,11	0,03	249,43	0,7
	Gym.ina	4,07	10,60	22,81	0,09	92,85	0,38

	Hyp.ina	17,79	12,05	14,24	0,03	310,66	0,61
	Rin.sp	4,73	10,24	29,88	0,08	92,38	0,33
	Asp.poe	0,85	3,68	15,01	0,19	11,34	0,15
	Hop.mal	46,75	13,64	25,04	0,07	686,87	1,34
	Cha.zeb	3,88	7,06	15,41	0,09	57,49	0,32
	Hyp.eri	39,45	15,33	15,73	0,05	508,63	1,57
P9	Anc.min	3,12	5,82	18,53	0,06	57,31	0,17
	Imp.bor	14,81	14,78	24,96	0,08	310,19	0,99
	Har.pun	29,67	15,00	14,59	0,02	418,85	0,49
	Apa.mac	5,08	7,48	33,20	0,04	122,30	0,16
	Jup.ape	5,97	8,22	35,44	0,21	210,23	1,24
	Ast.goc	11,18	9,43	35,47	0,38	259,78	2,81
	Hyp.nig	24,10	11,94	13,64	0,06	297,77	1,34
	Ast.cou	21,06	11,90	30,22	0,36	636,54	7,48
	Pim.sp	10,67	10,79	25,92	0,14	251,09	1,38
	Kno.bre	5,78	7,47	45,77	0,47	205,17	2,14
	Lep.fri	25,46	11,98	23,04	0,25	341,54	5,58
	Cha.zeb	2,33	6,13	15,58	0,11	38,49	0,27
	Cre.atr	3,28	6,67	29,08	0,17	87,56	0,52
	Itu.goy	3,76	8,60	15,65	0,08	58,85	0,31
	Asp.poe	0,98	4,10	20,60	20,60	20,19	0,10
	Cor.toc	0,78	3,90	20,96	20,96	16,35	0,03
	Gym.ina	36,13	20,18	17,21	0,07	484,71	1,61
	Eig.tri	15,82	19,15	21,99	0,09	372,69	1,29
	Rin.sp	10,19	10,19	27,59	0,10	281,15	1,01

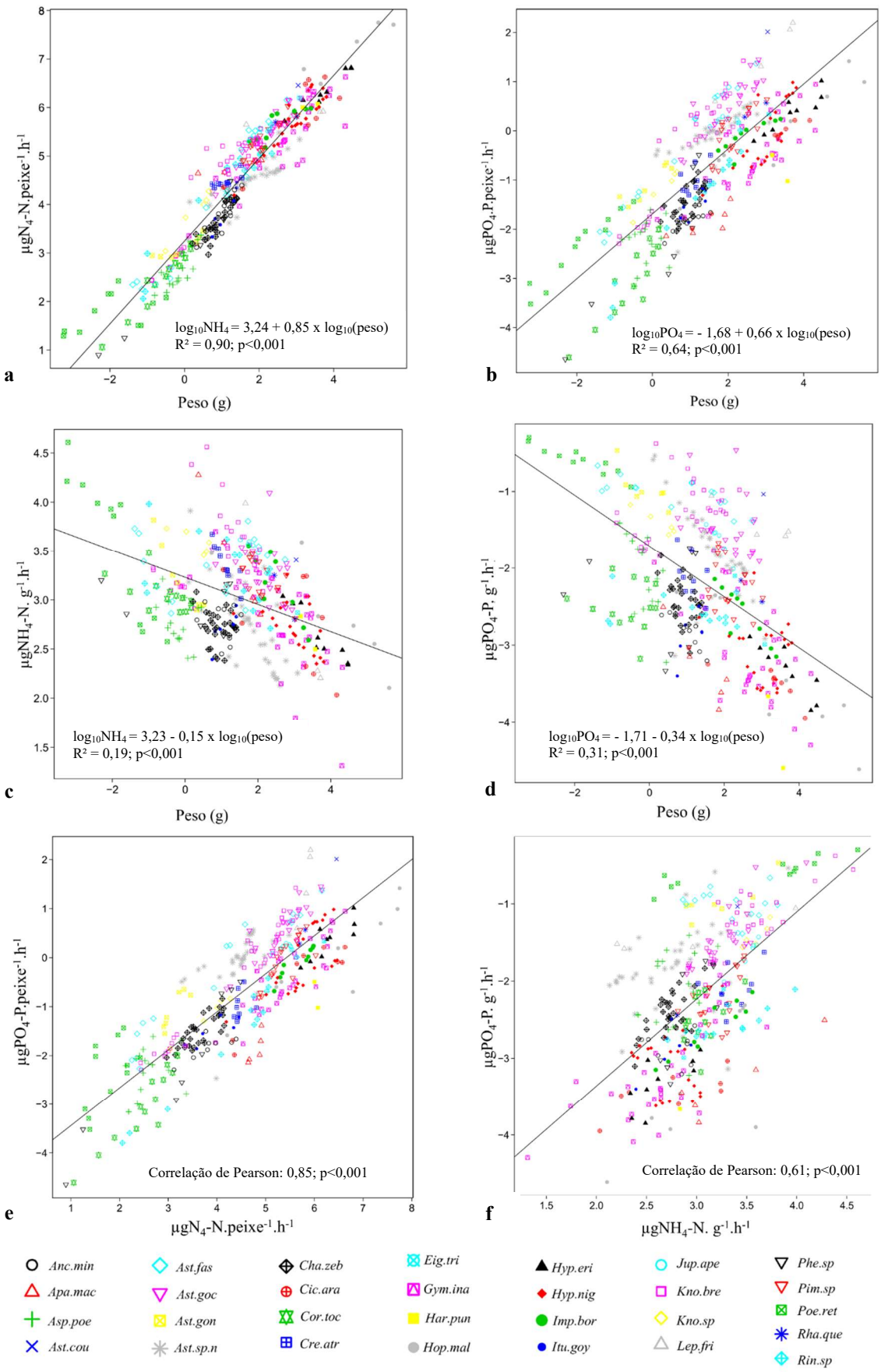


Figura S2: Taxas de excreção de N-NH_4 e P-PO_4 em função do peso das espécies. Variabilidade *per capita* (µg [Nutriente] peixe^{-1} h^{-1}; **a** e **b**) e por massa específica (µg [Nutriente] g^{-1} h^{-1}; **c** e **d**). Relação entre N x P (**e** e **f**).

Referências

BÖHNER, J., MCCLOY, K.R., STROBL, J. [EDS. . SAGA – Analysis and Modelling Applications. **Göttinger Geographische Abhandlungen**, v. 115, p. 130 pp, 2006.

CASATTI, L. et al. Stream fish, water and habitat quality in a pasture dominated basin, southeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 66, n. 2b, p. 681–696, 2006.

CONRAD, O. et al. System for Automated Geoscientific Analyses (SAGA) v. 2.1.4. **Geoscientific Model Development Discussions**, v. 8, n. 2, p. 2271–2312, 2015.

F.O'CALLAGHAN, J.; M.MARK, D. The extraction of drainage networks from digital elevation data. **Computer Vision, Graphics and Image Processing**, v. 28, p. 323–344, 1984.

FRICKE, R., ESCHMEYER, W. N., R. VAN DER L. (EDS). **Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references**. Disponível em: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Acesso em: 5 fev. 2020.

MURPHY, J. & RILEY, J. A modified single solution method for determination of phosphate in natural waters. **Analytica Chimica Acta**, v. 27, p. 31–36, 1962.

SOLORZANO, L. Determination of ammonia in natural waters by the phenol-hypoclorite method. **Limnology & Oceanography**, v. 14, n. 5, p. 799–801, 1969.

WANG, L. & LIU, H. An efficient method for identifying and filling surface depressions in digital elevation models for hydrologic analysis and modelling. **International Journal of Geographical Information Science**, v. 20, n. 2, p. 193–213, 2006.

WEATHERBUM, M. W. Phenol-hypoclorite reaction for determination of ammonia. **Analytical Chemistry**, v. 39, n. 8, 1967.

CAPÍTULO II

QUAL A CONTRIBUIÇÃO DOS PEIXES PARA A CICLAGEM DE NUTRIENTES EM RIACHOS NEOTROPICAIS?

Resumo

A ciclagem de nutrientes realizada pelos peixes é muito importante para a manutenção dos ecossistemas aquáticos. No entanto, poucos estudos têm examinado como a contribuição desses organismos varia ao longo de um gradiente de qualidade ambiental. Neste estudo, examinamos a contribuição de diferentes espécies para a ciclagem de nutrientes em oito riachos neotropicais com diferentes graus de conservação. Verificamos que os peixes são importantes cicladores de nutrientes nestas áreas e essa contribuição é ainda mais importante em riachos mais conservados e oligotróficos, onde os peixes excedem a demanda por nutrientes do ambiente. Nesses locais, peixes insetívoros alóctones são dominantes e, portanto, são responsáveis pela maior parte dos nutrientes excretados pela comunidade. É importante destacar que, mesmo com biomassa pouco expressiva, a excreção de insetívoros alóctones nos riachos degradados apresenta importante contribuição. Uma única espécie de insetívoro alóctone, *Astyanax* aff. *fasciatus* contribuiu com 57,72% do P excretado em um dos riachos degradados, mesmo apresentando biomassa de 3,47% em relação à comunidade. Esses resultados, enfatizam a importância dos peixes como moduladores da ciclagem de nutrientes e destaca o protagonismo de algumas espécies-chave como catalizadores da mineralização dos nutrientes do ecossistema terrestre para o ecossistema aquático.

Palavras-chave: ictiofauna, demanda de nutrientes, *turnover*, guildas tróficas, excreção areal

1. Introdução

Nos ecossistemas naturais, a disponibilidade de nutrientes é importante para a manutenção das funções ecossistêmicas e para a estruturação das teias tróficas (DAVIS et al., 2010). A disponibilidade de nutrientes no ambiente aquático varia em função das características da paisagem terrestre do entorno devido à entrada de material alóctone ou pelas próprias características geológicas do local e em função de fatores operantes no próprio ecossistema aquático (VANNI et al., 2006; ATKINSON et al., 2016). A ciclagem de nutrientes realizada pelos consumidores pode suprir grande parte da demanda de nutrientes nos ecossistemas aquáticos (VANNI et al., 2006; ATKINSON et al., 2016). Como os ecossistemas de água doce são frequentemente limitados por nitrogênio (N) e fósforo (P), as taxas e proporções desses nutrientes liberadas pelos consumidores aquáticos podem ser importantes na determinação da estrutura e função ecológica (STERNER; ELSER, 2002) e no suprimento da demanda de nutrientes (CHILDRESS; ALLAN; MCINTYRE, 2014). Nesses ambientes, os peixes constituem-se em um grupo importante para a ciclagem de nutrientes, dada a sua elevada abundância. Ao se alimentarem, parte dos nutrientes ficam armazenados em seus tecidos enquanto outra fração pode ser liberada por meio da excreção (MCINTYRE; ALEXANDER, 2010; VANNI, BOROS, MCINTYRE, 2013). Os nutrientes excretados são biodisponíveis e podem ser assimilados diretamente pelos produtores primários, atuando de forma efetiva no controle *bottom-up* desses ecossistemas (SMALL et al., 2011).

Em geral, a biomassa de peixes frequentemente constitui um grande *pool* de nutrientes numa escala ecossistêmica (VANNI, BOROS, MCINTYRE, 2013) e pode ser o maior direcionador da ciclagem de nutrientes em ecossistemas de água doce (SCHINDLER; EBY, 1997). Alguns trabalhos demostraram que a contribuição da comunidade para ciclagem de nutrientes pode ser significativa quando sua biomassa é alta (MCINTYRE et al., 2008; SMALL et al., 2011). No entanto, é possível encontrar espécies contribuindo desproporcionalmente em relação à sua biomassa, podendo ser consideradas espécies-chaves nesses ambientes (POWER et al., 1996). Um estudo realizado por SMALL et al., (2011), mostrou que uma espécie com dieta insetívora alóctone foi responsável por 90% do P reciclado e atendeu a aproximadamente 90% da demanda de P do ecossistema, atuando como uma espécie-chave na ciclagem de nutrientes. Portanto, variações na biomassa e na dieta das espécies, podem resultar numa ampla variação na contribuição *per capita* para a ciclagem de N e P, principalmente devido à composição de grupos tróficos da comunidade. Por serem abundantes e diversos, os peixes

apresentam uma grande amplitude alimentar, o que lhes permite acessar uma grande proporção de nutrientes nos ecossistemas (WINEMILLER, 1990). Assim, a composição funcional da comunidade e não apenas a biomassa pode ser determinante na contribuição para a ciclagem de nutrientes nos ecossistemas.

Os ecossistemas aquáticos e terrestres estão conectados por meio do fluxo de matéria, energia e organismos, formando complexas redes de interações (SOININEN et al., 2015; MASSOL et al., 2017). Assim, importância dos consumidores aquáticos para a ciclagem de nutrientes no contexto ecossistêmico não é definida apenas por suas características, mas pelo ambiente em que estão inseridos (VANNI, 2002). A estrutura dos riachos e, consequentemente, os processos ecossistêmicos aquáticos estão intimamente relacionados com a estrutura da mata ripária. Além de fornecer importantes recursos alóctones para a manutenção das teias tróficas aquáticas, a mata ripária é responsável pela manutenção das estruturas de habitat interno do riacho e pelo controle da luminosidade (ZHANG; RICHARDSON, 2011). Riachos localizados em áreas com alta cobertura vegetal podem apresentar um maior suprimento de recursos alóctones (e.g., insetos alóctones), maior estabilidade na estrutura de habitat interno e uma menor concentração de nutrientes. Por serem oligotróficos, grande parte dos nutrientes que é disponibilizada por meio da excreção pode ter origem alóctone. No entanto, esses ambientes estão sob constantes ameaças antrópicas, sendo que a supressão da mata ripária é uma das mais importantes para ambientes de pequeno porte como riachos (LO et al., 2020). Essas alterações podem reduzir a entrada de recursos alóctones, aumentar a carga de nutrientes oriunda das áreas adjacentes, aumentar a luminosidade e aumentar a produtividade primária (FOLEY et al., 2011; CARDINALE et al., 2012). Essas alterações podem afetar a disponibilidade de nutrientes no ambiente diretamente, assim como indiretamente, por meio das mudanças na composição funcional das comunidades. No entanto, pouco se conhece sobre esses efeitos (ATKINSON et al., 2016).

Uma forma de avaliar a contribuição dos peixes para a ciclagem de nutrientes é levar em consideração a demanda (consumo) de nutrientes do ecossistema. A demanda de nutrientes dos riachos varia em função do seu estado de conservação e por esta razão a contribuição dos peixes pode ser bastante variável entre ecossistemas (MCINTYRE et al., 2008; WHEELER; MILLER; CROWL, 2015). Em riachos degradados, a demanda de nutrientes tende a ser maior em função do aumento da biomassa de produtores primários, e como resultado, a contribuição dos peixes pode ser menor (ATKINSON et al., 2013; GRIFFITHS; HILL, 2014b). Nos riachos conservados, a relação pode ser inversa, com peixes apresentado uma maior contribuição para a ciclagem de nutrientes (VON SCHILLER et al., 2008; ATKINSON et al., 2013; CAPPS;

FLECKER, 2013). Assim, a degradação da paisagem pode afetar a contribuição dos peixes para a ciclagem de nutrientes via excreção, por meio da mudança na estrutura das comunidades, assim como via demanda, modulando os processos ecossistêmicos envolvidos no consumo e disponibilidade de nutrientes.

Comunidades que vivem em ambientes com baixa demanda por nutrientes, como os riachos prístino e oligotróficos, poderia excretar nutrientes excedentes para serem exportados para outros ecossistemas a jusante. Por outro lado, um riacho degradado, cuja comunidade não consegue suprir a demanda de nutrientes, atuaria como dreno, pois os nutrientes excretados pela comunidade seriam completamente consumidos pelos produtores primários. Dessa forma, o estado de conservação dos riachos poderia definir se as comunidades atuariam como fontes ou drenos de nutrientes afetando ecossistemas em um contexto de meta-ecossistema (GRAVEL et al., 2010).

Apesar do aumento no número de trabalhos sobre o papel funcional dos peixes para ciclagem de nutrientes, a maior parte tem sido desenvolvida em ambientes temperados (ATKINSON et al., 2016). Além disso, na maioria das vezes, a demanda de nutrientes pelo ecossistema aquático não é considerada. Trabalhos com essa abordagem em regiões neotropicais ainda são incipientes. Muitos estudos tem considerado o papel funcional de uma única espécie em vez de considerar a comunidade de consumidores; o que é surpreendente dado o interesse em compreender a contribuição dos consumidores e a demanda no contexto do ecossistema (ATKINSON et al., 2016; VANNI; MCINTYRE, 2016).

Visando contribuir para a redução dessas lacunas, avaliamos a contribuição dos peixes para a ciclagem de nutrientes em riachos neotropicais em diferentes níveis de degradação ambiental. Mais especificamente, procuramos responder às seguintes questões: (1) Como o suprimento de nutrientes (N e P) por meio da excreção dos peixes muda ao longo do gradiente? (2) Como a demanda de nutrientes muda ao longo do gradiente? (3) Como a importância relativa da ciclagem de nutrientes pelos peixes muda ao longo do gradiente? (4) Quais guildas tróficas/espécies apresentam maior contribuição? Esperamos que a contribuição das comunidades para a ciclagem de nutrientes em riachos conservados seja maior em função da menor demanda de nutrientes nestas áreas (1, 2). Dessa forma, esperamos que a contribuição relativa das comunidades para a ciclagem de nutrientes apresente relação positiva com o grau de conservação dos riachos (3). Esperamos que insetívoros alóctones mantenham altas taxas de excreção em riachos conservados e desempenhem um papel desproporcionalmente importante na ciclagem de nutrientes (especialmente P) nos riachos desmatados (4).

2. Metodologia

2.1. Área de estudo e caracterização ambiental

O estudo foi conduzido durante a estação seca (agosto e setembro de 2017/2018) em oito riachos (P1 a P8), de primeira a terceira ordem, situados na Área de Proteção Ambiental da Serra dos Pireneus (entre os municípios de Corumbá de Goiás, Cocalzinho de Goiás e Pirenópolis) e em seu entorno, uma área inserida no domínio Cerrado (Figura 1 e 2). O clima da região é do tipo Aw de Köppen, tropical úmido, caracterizado por duas estações bem definidas, uma seca, que corresponde ao período de outono/inverno, entre os meses de abril e outubro, e outra úmida, com chuvas torrenciais, correspondendo ao período de primavera/verão (AGÊNCIA AMBIENTAL DE GOIÁS & NATIVA, 2003).

Para caracterização dos riachos amostramos um conjunto de variáveis locais, variáveis da paisagem além de variáveis de estrutura de hábitat interno para subsidiar informações sobre os índices de integridade físico e de qualidade da água. Para obtenção das variáveis locais selecionamos segmentos de 100 m ao longo de cada riacho e os valores médios de cada parâmetro foram agregados pela média obtida para cada riacho. Consideramos para tanto, as variáveis hidrológicas (largura e profundidade média, velocidade da água e vazão) e físico-químicas (temperatura, pH, condutividade, turbidez, oxigênio dissolvido; orp; nitrogênio amoniacal e fósforo reativo solúvel) (Tabela S1; Material Suplementar).

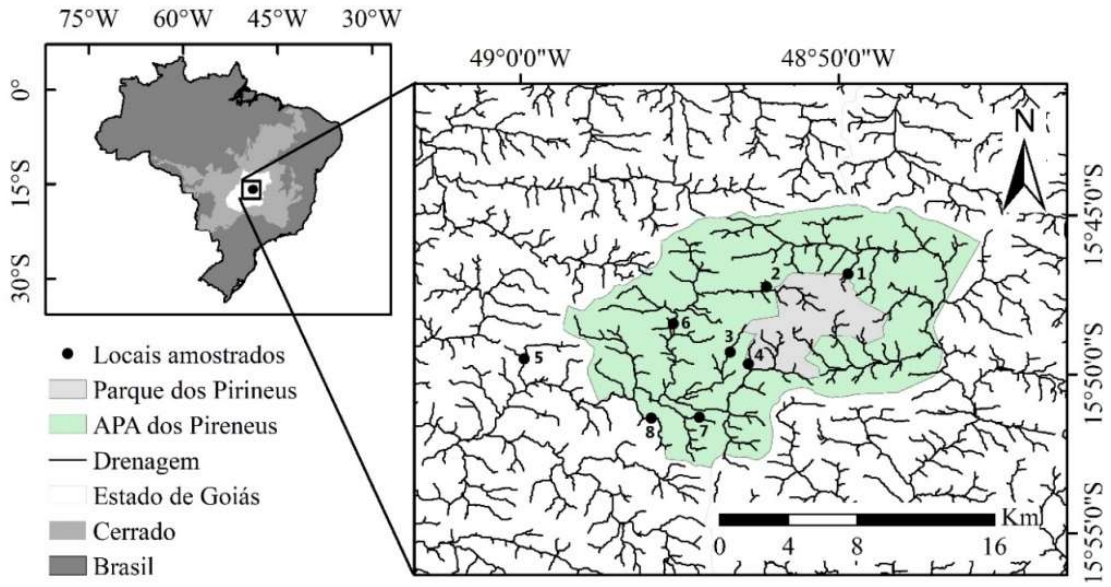


Figura 1. Área de Estudo. Riachos localizados na Área de Proteção Ambiental da Serra dos Pireneus (Goiás – Brasil) e no seu entorno.

Figura 2. Fotos dos trechos dos riachos amostrados. Créditos: RJM e FJP.

Avaliamos o estado de conservação dos riachos por meio do índice de integridade físico do hábitat (IIFH) e do índice de qualidade da água (IQA) baseado em CASATTI et al., (2006). O IIFH representa o somatório das notas atribuídas a descritores direta ou indiretamente relacionados com a qualidade do habitat para peixes, tais como heterogeneidade de fluxo de água, proporção de substrato rígido, estabilidade dos barrancos, qualidade da vegetação marginal e largura da mata ripária (CASATTI et al., 2006). De forma similar, o IQA sintetiza descritores físico-químicos como oxigênio dissolvido, turbidez, pH, condutividade, nitrogênio amoniacal, ortofosfato, odor e presença de óleos na superfície em um único índice (CASATTI et al., 2006). Esses protocolos de avalição foram aplicados pelo mesmo pesquisador (RJM) em todos os ambientes de estudo (Tabela 1). Também avaliamos a cobertura do solo na área de drenagem de cada trecho de riacho, visando complementar as informações sobre o estado de conservação dos riachos. Para isso, calculamos a área percentual da drenagem ocupada por vegetação nativa, a partir de classificação de uso e cobertura do solo por meio de um modelo digital de elevação (MDE) com 12,5 m de resolução espacial, presente no satélite ALOS. O MDE foi obtido a partir do portal Vertex, da Alaska Satellite Facility - ASF (https://vertex.daac.asf.alaska.edu/) (Tabela 1). Utilizamos o *software* SAGA (System for Automated Geoscientific Analyses) (CONRAD et al., 2015) para delimitar as bacias, usando os pontos de coleta como exutório. Com os limites das bacias estabelecidos, realizamos a aquisição das imagens no Planet Labs (2019) com 3 m de resolução espacial, para o mapeamento do uso e cobertura do solo das bacias. Realizamos o recorte das imagens, utilizando os limites das bacias como máscara e efetuamos uma classificação supervisionada por segmentação (Material Suplementar).

Dentre os riachos estudados, seis (P1 ao P6; Figura 2) podem ser considerados conservados por apresentarem alta proporção de vegetação nativa na área de drenagem, alto IIFH (presença de vegetação ripária, substrato rochoso e barrancos estáveis) e IQA (alto oxigênio dissolvido, baixa condutividade, turbidez e concentração de nutrientes) e dois riachos (P7 e P8; Figura 2) possuem baixa proporção de vegetação nativa na área de drenagem e baixo IIFH e IQA. De fato, essas variáveis foram fortemente correlacionadas (Correlação de Pearson: $R > 0,95$), razão pela qual representamos o gradiente ambiental nas análises seguintes somente pela porcentagem de vegetação nativa.

Tabela 1. Parâmetros estruturais e físico-químicos dos riachos (P1 a P8).

	P1	**P2**	**P3**	**P4**	**P5**	**P6**	**P7**	**P8**
Coordenadas	15°46'52,00"S 48°49'42,80"W	15°47'15,80"S 48°52'19,40"W	15°49'18,90"S 48°53'24,40"W	15°49'39,80"S 48°52'51,07"W'	15°49'29,22"S 48°59'54,84"W	15°48'43,39"S 48°55'5,88"W	15°51'27,27"S 48°54'47,44"W	15°51'22,51"S 48°55'52,52"W
Altitude (m)	1149	1119	1086	1087	764	960	830	799
Profundidade (m)	0,18	0,19	0,17	0,11	0,12	0,27	0,16	0,3
Vazão (m^3/s)	0,033	0,042	0,072	0,028	0,048	0,138	0,058	0,092
Temperatura (°C)	20,7	20,5	19,5	20,3	18,4	20,2	20,7	21,6
pH	6,51	6,14	6,75	6,79	8,32	8,75	7,67	8,88
Oxigênio dissolvido (mg/L)	7,32	7,25	7,45	7,43	6,11	6,45	4,47	4,73
Condutividade (uS/cm)	3,1	3,2	3,1	6,2	4,5	4,6	108,3	71,9
Turbidez (NTU)	3,61	3,47	2,43	3,12	2,14	2,07	9,75	8,94
P-PO4 (µg/L)	0,34	0,31	0,29	0,25	0,33	0,37	0,87	0,97
N-NH4 (µg/L)	24,31	18,15	20,11	22,02	28,92	30,46	85,85	93,54
Vegetação nativa (%)	96,01	95,9	78,94	98,33	76,45	91,2	31,91	43,99
IIFH	180	180	179	177	180	180	56	63
IQA	32	32	32	32	32	32	24	25

2.2. Amostragem da ictiofauna

Para a amostragem da ictiofauna capturamos os peixes no período de estiagem (de agosto a setembro de 2017/2018) a fim de garantir uma melhor eficiência amostral devido à diminuição das áreas de refúgio. Para a coleta da ictiofauna selecionamos um trecho de 100 m em cada riacho e o bloqueamos a montante e jusante com uso de uma rede de contenção (malha de 5 mm) para evitar a fuga dos peixes. A captura dos peixes foi realizada por meio da pesca elétrica utilizando-se um gerador de corrente alternada, 220 V, 50- 60Hz, 3,4-4,1 A, 1.000 W. O procedimento para a coleta consistiu em três passadas sucessivas do eletrodo e dos puçás ao longo do trecho amostrado. Aplicamos um esforço de pesca constante (~30 min para cada remoção), e, entre cada remoção, foi realizada uma pausa (~15 min) para garantir a completa sedimentação das partículas em suspensão no trecho em estudo. As amostras contabilizaram os indivíduos capturados pelos puçás e aqueles retidos nas redes de contenção.

Para cada passada os peixes atordoados foram capturados e dispostos em recipientes devidamente identificados às margens do riacho, fora do campo elétrico. Os recipientes foram oxigenados com uso de aeradores para a manutenção das atividades vitais dos peixes durante o período de coleta. Os indivíduos foram medidos e contabilizados, considerando as espécies e cada remoção separadamente. No laboratório, todos os exemplares foram medidos (comprimento padrão; cm) e pesados (massa corporal; g) com o auxílio de paquímetro digital e balança digital de precisão, respectivamente. Portanto, obtivemos o comprimento e o peso médio por espécie e por ambiente de estudo. Esses dados subsidiaram as informações sobre a biomassa das espécies.

Os espécimes utilizados em nosso estudo foram eutanasiados com o uso de uma solução de óleo de cravo (eugenol, $C_{10}H_{12}O_2$) e fixados em campo com uma solução de formaldeído a 10% para posterior confirmação taxonômica. Após 48 h os exemplares foram transferidos para frascos com solução de etanol a 70% para conservação. Todos os exemplares foram encaminhados ao Laboratório de Biogeografia e Ecologia Aquática da Universidade Estadual de Goiás e identificados ao menor nível taxonômico possível (Tabela S3; Material Suplementar) com o uso de literatura especializada e auxílio de taxonomista (Dr. Fernando Rogério de Carvalho, UFMS). A amostragem dos peixes foi autorizada pela Agência Brasileira de Conservação da Biodiversidade (Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade – ICMBIO; SISBIO - Nº 56141-1) e pela Secretaria de Estado de Meio Ambiente e Desenvolvimento Sustentável – SEMAD (Nº 018/2017). Todas as etapas foram conduzidas sob

as diretrizes do Conselho Nacional de Controle de Experimentação Animal (CONCEA) e da Comissão de Ética no Uso de Animais – CEUA da Universidade Estadual de Goiás (010/2017).

2.2.1 Determinação do tamanho populacional

Para estimar o *tamanho populacional* (η) adotamos o método de depleção de múltiplas passagens proposto por ZIPPIN, (1958) com base nas capturas sucessivas (três passagens de pesca elétrica ao longo do trecho amostral; Material Suplementar). Este método é comumente usado para estimar a abundância de espécies a partir da probabilidade de captura e foi considerado um dos métodos mais robustos para estimativa do tamanho populacional (HEDGER et al., 2013).

As equações utilizadas pelo método foram desenvolvidas com o uso do programa BASIC, apresentado em (LOBÓN-CERVIÀ, 1991). Convertemos os dados de abundância de cada população em densidade populacional (número de indivíduos/m^2) a partir dos valores da área calculados com base nos dados batimétricos obtidos em cada riacho.

2.3 Quantificação das taxas de ciclagem de nutrientes pelos peixes

Para verificação das taxas de excreção adotamos o método descrito por (VANNI et al., 2002). Logo após a coleta os peixes foram transferidos dos recipientes dispostos às margens dos riachos e colocados individualmente em sacos plásticos com um volume de água compatível com o seu tamanho. O volume de água variou de 250 mL (para indivíduos ≤ 5 cm de comprimento) a 2000 mL. Para os ensaios consideramos os espécimes com diferentes tamanhos a fim de garantir uma maior variabilidade na incubação. A água utilizada para os ensaios foi obtida dos próprios locais de estudo e filtrada para garantir a remoção de partículas em suspensão usando filtro de papel número 1.

Durante as incubações os sacos foram imersos em águas rasas às margens dos riachos para manutenção da temperatura e minimizar o estresse nos animais. Após 1h, as amostras de água foram coletadas de cada saco e filtradas com filtro milipore de 0,45 μm para garantir a remoção de fezes e outras partículas. Adicionalmente, coletamos amostras de três sacos controle (incubados durante 1h, mas sem a presença de peixes) para cada medição. As amostras de água foram transportadas congeladas para o Laboratório de Biotecnologia da Universidade Estadual de Goiás para determinação do nitrogênio amoniacal (NH4-N) e fósforo reativo solúvel (PO4-P) (Material Suplementar).

Vale ressaltar que não houve mortalidade, sinais de hipóxia ou estresse durante a incubação dos indivíduos. Para evitar o estresse, os peixes foram aclimatados antes do início do ensaio de excreção (WHILES et al., 2009). A determinação da excreção por meio de métodos de incubação poderia causar algum viés de interpretação principalmente se os animais se comportassem de forma diferente na natureza. No entanto, alguns estudos têm demonstrado que esses ensaios de excreção são condizentes com o os modelos preditivos aplicados em bioenergética (VANNI et al., 2002; VANNI, 2002; TORRES; VANNI, 2007).

2.3.1 Cálculo da taxa de excreção dos peixes

As taxas de excreção de N e P foram calculadas como o aumento de NH_4-N e PO_4-P em relação ao controle, durante 1h de incubação. Para a determinação das taxas de excreção consideramos a taxa de excreção *per capita* (µg peixe^{-1} h^{-1}), que se refere à quantidade de nutrientes excretada por um indivíduo por unidade de tempo e representa a contribuição efetiva dos indivíduos na excreção. Obtivemos esta taxa por meio da seguinte equação (VANNI et al., 2002):

$$\text{Taxa de excreção } per\ capita = \frac{([N_a - N_c] \times V)}{(t \times N°_{ind})} \qquad \textit{Equação 1}$$

Em que V é o volume (L) de água utilizada para a incubação, t o tempo (h) de incubação, $N°_{ind}$ o número de indivíduos usados na incubação e M a massa (g) corporal dos espécimes. N_a representa a concentração do nutriente (µg/L; N ou P) na amostra e N_c a concentração do nutriente (µg/L; N ou P) presente no controle.

Determinamos a excreção areal *per capita* (E_A; µg [nutriente].m^{-2}.h^{-1}) da comunidade como resultado do produto da excreção média *per capita* (µg [peixe].$^{-1}$.h^{-1}) de cada espécie por sua densidade populacional (ηº ind/m²). Esses dados subsidiaram informações sobre a contribuição da comunidade para a ciclagem de nutrientes nos riachos.

2.4 Análise da dieta e determinação das guildas tróficas

Para a análise da composição da dieta removemos os estômagos de dez indivíduos de cada espécie e os conservamos em formalina para análise do conteúdo estomacal. Para aquelas espécies que apresentaram abundância inferior a dez indivíduos, todos os estômagos foram analisados. Dispomos o conteúdo dos tratos digestórios em placa de Petri contendo solução de

etanol de 70% e o examinamos com o auxílio de um estereomicroscópio e microscópio ótico (KNOÖPELL, 1970).

Categorizamos os itens alimentares como detritos/perifíton, insetos terrestres, insetos aquáticos, vegetais superiores e peixes com o auxílio de literatura especializada (HAMADA; NESSIMIAN; QUERINO, 2014). Utilizamos os percentuais de cada item alimentar para cada indivíduo separadamente, totalizando 377 estômagos analisados. Para determinar o item dominante na dieta estimamos visualmente o percentual de cada item presente no estômago. A frequência de cada item foi combinada com a porcentagem de sua ocorrência nos estômagos de cada espécie para a obtenção do índice alimentar (*IAi*) (Adaptado de KAWAKAMI; VAZZOLER, 1980):

$$IAi = \frac{Fi\ x\ Vi}{\sum_{i=1}^{i=n}(Fi\ x\ Vi)} \qquad \textit{Equação 4}$$

Em que *Fi* é a frequência de ocorrência (%) de determinado item *i e Vi* corresponde ao volume (%) de determinado item *i*, estimado visualmente. Os valores presentes na matriz de dieta (variável *fuzzy*) correspondem aos valores de *IAi*. A partir da análise do *IAi* categorizamos as guildas tróficas como detritívoros/perifitívoros, herbívoros, insetívoros (alóctones e autóctones), onívoros e piscívoros (Tabela S3; Material Suplementar).

2.5 Demanda de nutrientes nos riachos

Estimamos a demanda de nutrientes (N e P) dos riachos, entre agosto e setembro de 2017/2018, por meio do método de adição de fluxo contínuo (STREAM SOLUTE WORKSHOP, 1990; VON SCHILLER et al., 2008;) (Material Suplementar). Para conduzir o ensaio selecionamos um trecho de 100 m ao longo de cada riacho e estabelecemos cinco estações amostrais equidistantes (20, 40, 60, 80 e 100 m). Antes de iniciar o ensaio coletamos previamente amostras de água em cada estação para estimarmos a concentração basal de nutrientes (N e P). Mensuramos ainda os parâmetros estruturais (largura e profundidade) e hidrológicos (velocidade do fluxo e vazão) em cada riacho para determinar a quantidade de nutrientes a ser adicionada.

Conduzimos o ensaio de adição por um período de 3 h para verificar a concentração do platô em cada uma das estações amostrais. Para o ensaio, usamos a adição de cloreto de amônio (NH_4Cl; NH_4^+) e fosfato de sódio monohidratado ($NaH_2PO_4 \cdot 2H_2O$) juntamente com um traçador hidrológico, cloreto de sódio (NaCl; Cl^-), para compor a solução de diluição em cada riacho (Tabela S4; Material Suplementar). Usamos a diferença entre a condutividade e a

concentração de nutrientes nas condições basal e platô para plotar uma regressão linear para calcularmos a taxa de absorção areal, e/ou simplesmente demanda de nutrientes (*U;* $\mu g.m^{-2}.h^{-1}$) dos riachos (Material Suplementar). Calculamos a demanda com intervalo de confiança de 95% por meio da análise da regressão.

Para compreender a importância relativa da assembleia para a excreção de nutrientes comparamos as taxas de excreção com as concentrações de nutrientes no ambiente. Para isso, convertemos a taxa de excreção areal da comunidade (E_A; µg [Nutriente]/m².h) em uma taxa de excreção volumétrica (E_V; µg [Nutriente]/L). Usamos essa métrica para obter a distância de excreção para *turnover* (MCINTYRE et al., 2008; BENSTEAD et al., 2010; SMALL et al., 2011; ATKINSON; VAUGHN, 2015) por meio da seguinte relação:

$$E_V = \frac{E_A \, X \, A}{Q} \qquad \textit{Equação 3}$$

Em que A é corresponde à área do estudo (m²) e Q à vazão do riacho (L/h).

A E_V expressa a adição média de nutrientes dissolvidos (µg Nutriente/L) oriundos da excreção dos peixes por uma unidade volumétrica de acordo com o fluxo da água do riacho, assumindo que houve uma mistura completa de nutrientes ao longo do percurso e que não houve absorção pela comunidade biótica (*uptake*). A distância de excreção para *turnover* (m) corresponde à distância necessária para devolver o *pool* total de nutrientes ao ambiente e foi obtida dividindo a concentração de nutrientes do riacho por E_V e multiplicando pelo comprimento (m) do trecho do riacho para o qual E_V foi calculada (BENSTEAD et al., 2010; ATKINSON; VAUGHN, 2015). Ambas, E_V e distância de excreção de *turnover* foram obtidas considerando um trecho de 100 m ao longo dos riachos. Os ensaios da demanda de nutrientes bem como as métricas para obtenção de E_V e da distância de excreção de *turnover* foram obtidos para oito riachos (P1 a P8).

Verificamos a contribuição relativa das comunidades para a ciclagem de nutrientes por meio da relação entre excreção areal da comunidade e a demanda de nutrientes dos riachos. Valores > 1 indicam que as comunidades suprem a demanda de nutrientes nesses locais (Tabela S5; Material Suplementar).

2.6 Análise de dados

Testamos se a excreção areal de N e P pelos peixes, a demanda de nutrientes pelos riachos e a contribuição relativa dos peixes para a ciclagem de nutrientes varia de acordo com o grau de conservação dos riachos, inferido pela porcentagem de vegetação nativa na drenagem. Para isso, foram utilizados modelos lineares simples. Como a biomassa é um importante fator preditor das taxas de excreção, descrevemos as comunidades também em termos de biomassa. Testamos a associação da excreção da comunidade com sua biomassa total e dos grupos tróficos utilizando regressão linear simples e teste de Mantel (999 permutações). Para atender aos pressupostos de normalidade dos modelos lineares, as variáveis foram transformadas (logaritmo) quando necessário. As análises foram realizadas no *software* R (R CORE TEAM, 2018).

3. Resultados

Amostramos um total de 2.845 peixes compreendendo 24 espécies distribuídas em 10 famílias e cinco ordens (Tabela S3; Material Suplementar). Characiformes foi a ordem mais abundante representando 76,31% do total de indivíduos amostrados, seguida de Siluriformes (15,89%). Além de maior abundância, as ordens Characiformes e Siluriformes apresentaram a maior riqueza, compreendendo 10 (41,67%) e 11 (45,83%) espécies, respectivamente (Figura 2, a e b; Material Suplementar). As espécies mais abundantes foram *Astyanax* sp. n., *Knodus breviceps*, *Knodus* sp., *Astyanax* aff. *fasciatus*; *Rineloricaria* sp., *Poecilia reticulata*, *Hypostomus* aff. *nigromaculatus*, Astyanax goyacensis e *Characidium* aff. *zebra* que representaram 83,43% do total de indivíduos. O comprimento padrão dos peixes variou de 0,23 cm a 23,20 cm, respectivamente (Material Suplementar).

A densidade da população variou de 0,001 a 4,52 indivíduos/m². A massa corporal média dos indivíduos variou de 0,15 a 132,34 g e a biomassa total estimada da comunidade variou de 0,003 a 20,87 g/m² (Tabelas S6 e S7; Material Suplementar). A excreção média *per capita* apresentou uma variação entre as espécies e locais de estudo. A excreção per capita N e P variou de 4,79 a 1561,71 ($\mu g\ NH_4\text{-}N.peixe^{-1}.h^{-1}$) e 0,02 a 2,91 ($\mu gPO_4\text{-}P.peixe^{-1}.h^{-1}$), respectivamente (Tabela S7; Material Suplementar).

A excreção de nutrientes das comunidades teve forte relação com a biomassa total (N: R^2=0,91; p=0,0002; e (P: R^2=0,88; p=0,0005). Em contrapartida a excreção de nutrientes das comunidades não apresentou relação significativa com o grau de conservação dos riachos (Tabela 2). A demanda de nutrientes apresentou uma relação negativa com a porcentagem de

vegetação nativa (N: R^2=0,62; p=0,021 e P: R^2=0,84; p=0,001; Tabela 2), ou seja, a demanda de nutrientes foi maior nos riachos mais degradados (Figura 3). A excreção areal das assembleias dos riachos excedeu a demanda de nutrientes somente nos riachos mais conservados (P1 a P6) (Figura 3). Por isso, a contribuição relativa das comunidades apresentou relação positiva com o grau de conservação dos riachos (Tabela 2).

Tabela 2. Resultados das regressões lineares entre as variáveis excreção areal, demanda de nutrientes e contribuição relativa (N e P) e a biomassa da comunidade e % de vegetação nativa.

Variável Resposta	Variável Preditora	intercept	R^2	F	p-value
Excreção areal (N)	Biomassa da comunidade	0,94	0,91	57,08	<0,001
Excreção areal (N)	% vegetação nativa	-1,25	0,32	2,80	0,14
Demanda de nutrientes (N)	% vegetação nativa	-2,01	0,62	9,85	0,02
Contribuição relativa	% vegetação nativa	2,04	0,52	6,60	0,04
Excreção areal (P)	Biomassa da comunidade	0,89	0,88	45,45	<0,001
Excreção areal (P)	% vegetação nativa	-0,47	0,05	0,30	0,61
Demanda de nutrientes (P)	% vegetação nativa	-9,28	0,84	31,70	<0,01
Contribuição relativa	% vegetação nativa	1,32	0,56	7,71	0,032

Baseado na excreção volumétrica, a distância de turnover requerida para as assembleias devolver o *pool* de N e P ao ambiente variou entre os locais de estudo de 5,82 a 96,96 km e de 5,25 a 169,58 km, respectivamente (Tabela S5; Material Suplementar). A variabilidade na distância de turnover deve-se às variações na vazão e na concentração de nutrientes dos riachos. De modo geral, os riachos que apresentaram maior biomassa e consequentemente maiores valores para a E_A (Excreção areal da comunidade) são aqueles com menores distâncias de turnover, como os riachos P4, P7 e P2, respectivamente (Figuras 3 e 4).

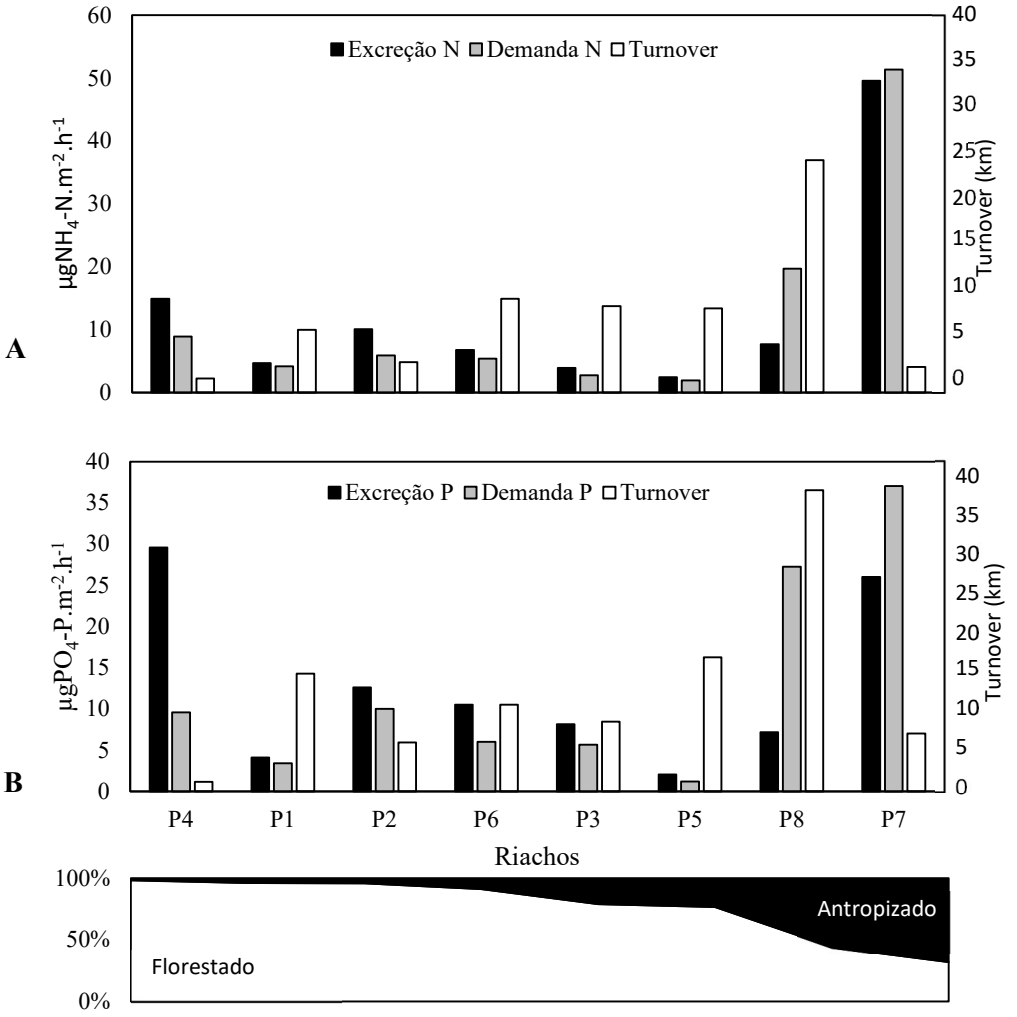


Figura 3. Relação entre a Excreção Areal de nutrientes, demanda de nutrientes e a distância de *turnover* entre os riachos. Em **A** (N) e **B** (P). Os riachos foram ordenados de acordo com o seu estado de conservação. O uso do solo antrópico está em preto no diagrama. O eixo y do diagrama representa a porcentagem de vegetação.

A excreção areal por parte das guildas tróficas foi diretamente relacionada com a biomassa das guildas para ambos nutrientes (P, R^2=0,78; p=0,001 e N, R^2=0,98; p=0,001). Portanto, grupos tróficos com maior biomassa apresentam maior contribuição para a ciclagem de nutrientes (Figura 4). Nos riachos mais conservados os peixes insetívoros alóctones foram dominantes, em termos de biomassa, do que em riachos mais conservados (P1 a P6) e também contribuíram mais para a excreção de nutrientes nesses riachos. Nos riachos mais degradados (P7 e P8), outras guildas como insetívoros autóctones, detritívoros/perifitívoros, onívoros e piscívoros tiveram maior biomassa e apresentaram contribuição expressiva para a excreção de nutrientes. Porém, vale a pena destacar que, nesses riachos mais degradados, apesar de possuírem uma baixa biomassa, os insetívoros alóctones contribuíram desproporcionalmente

para a ciclagem de nutrientes (entre 19,61 e 21,37 % do N e entre 50,59 e 57,95 % do P excretado pela comunidade) (Figura 4 e Tabela S6 – Material Suplementar).

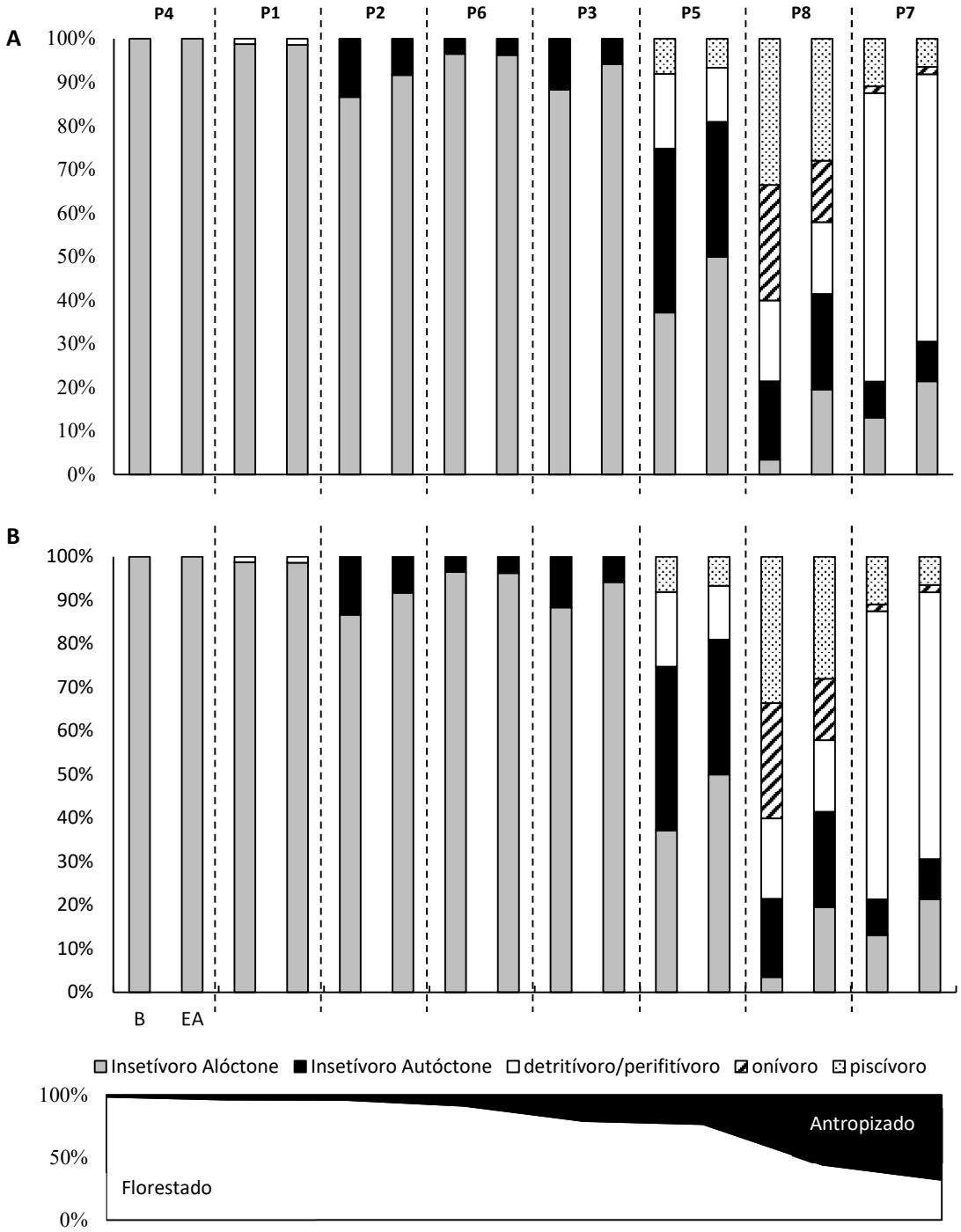


Figura 4. Relação entre biomassa (primeira coluna de cada ponto amostral) e excreção areal (segunda coluna de cada ponto amostral) dos grupos tróficos em seus respectivos riachos. Em **A** (N) e **B** (P). Os riachos foram ordenados de acordo com o seu estado de conservação. O uso do solo antrópico está em preto no diagrama. O eixo y do diagrama representa a porcentagem de vegetação.

Ao analisarmos a importância das espécies individualmente para a excreção é possível notar que os lambaris (*Astyanax* sp. n., *Astyanax goyacensis*, *Astyanax* aff. *fasciatus, Knodus breviceps e Knodus* sp.) apresentaram uma importante contribuição para a ciclagem de nutrientes, particularmente nos riachos mais conservados e oligotróficos (Figura 5 e 6). Nos quatro riachos mais conservados (P1, P3, P4 e P6) uma única espécie, *Astyanax* sp. n., excedeu a demanda de N (entre 133 a 202,61 % da demanda dos riachos) e P (entre 110 a 286 % da demanda dos riachos) (Tabela S7; Material Suplementar). Essa espécie foi reconhecida como nova e se encontra em fase de descrição. Nos riachos mais degradados, outras espécies são dominantes, como os cascudos (*Hypostomus* aff. *nigromacualatus e Hypostomus ericae*) e contribuem significativamente para a excreção de nutrientes (Figura 5 e 6). No entanto, mesmo apresentando menor biomassa, os insetívoros alóctones (e.g. *Astyanax* aff. *fasciatus; Astyanax goyacensis; Knodus* cf. *breviceps e Knodus sp*) contribuem com 50,59% da excreção de P no riacho S7. O mesmo é observado no riacho S8, em que apesar de uma menor biomassa, a espécie *Astyanax* aff. *fasciatus* contribui com cerca de 57,71% do P excretado pela comunidade (Tabela S7; Material Suplementar).

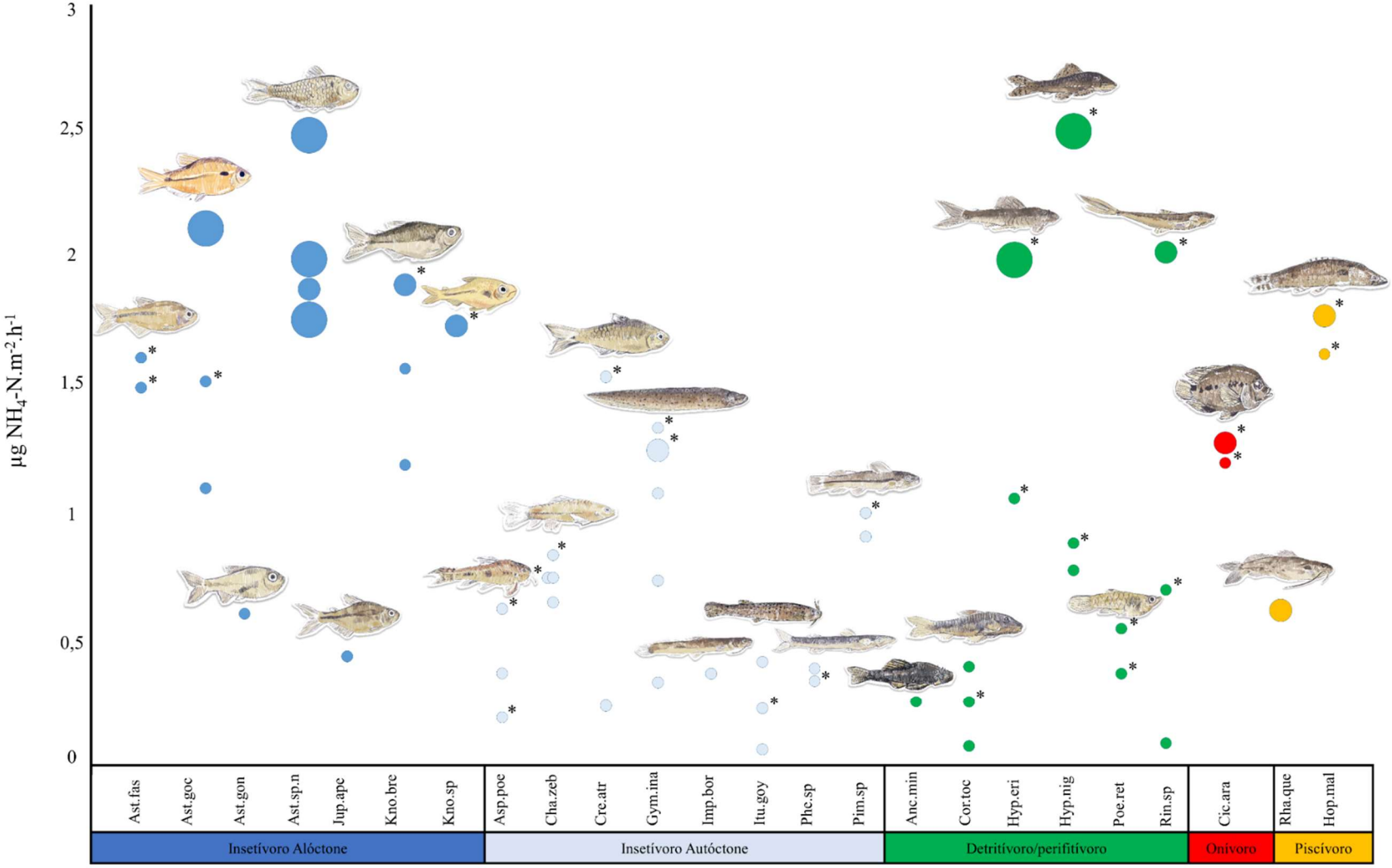


Figura 5. Excreção Areal de N para as espécies presentes nos riachos e suas respectivas guildas tróficas (representadas pelas cores). O tamanho de cada círculo representa a biomassa de cada nos respectivos riachos. Riachos degradados são representados pelo símbolo (*). Transformamos o eixo Y em log10 para melhorar a dispersão os dados. O nome das espécies e os seus respectivos acrônimos estão descritos na Tabela S3 e na Figura S1 (Material Suplementar).

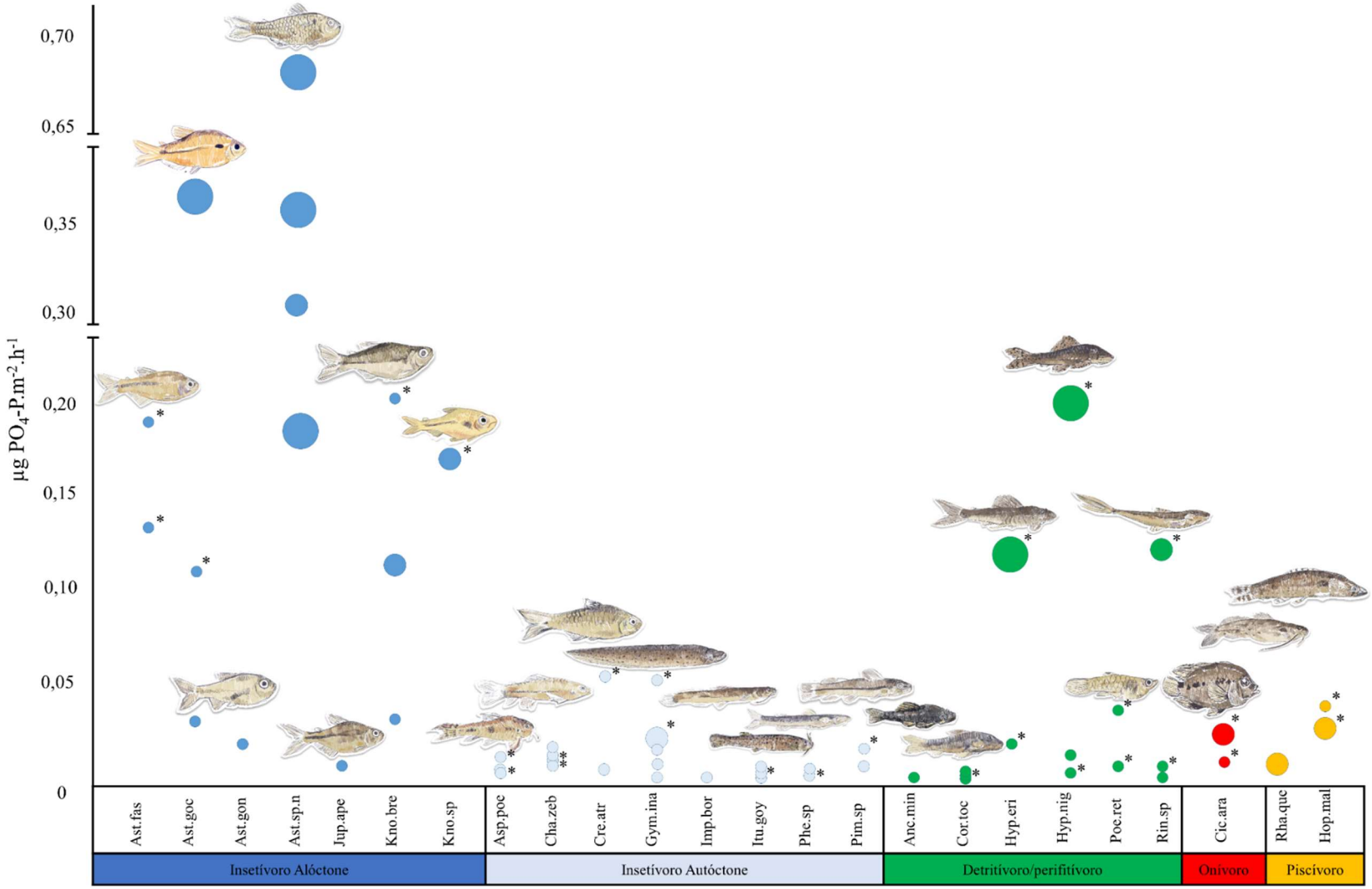


Figura 6. Excreção Areal de P para as espécies presentes nos riachos e suas respectivas guildas tróficas (representadas pelas cores). O tamanho de cada círculo representa a biomassa de cada nos respectivos riachos. Riachos degradados são representados pelo símbolo (*). Transformamos o eixo Y em log10 para melhorar a dispersão os dados. O nome das espécies e os seus respectivos acrônimos estão descritos na Tabela S3 e na Figura S1 (Material Suplementar).

4. Discussão

Nossos resultados sugerem que os peixes contribuem de forma expressiva para a ciclagem de nutrientes dos riachos do Cerrado. Essa contribuição é ainda mais importante em riachos mais conservados e oligotróficos, onde os peixes excedem a demanda por nutrientes do ambiente. Os pequenos lambaris (tetras), dominantes nesses riachos, são responsáveis pela maior parte dos nutrientes excretados pela comunidade. Em alguns casos, uma única espécie supre mais do que a demanda do riacho. Entretanto, o aumento da demanda de nutrientes nos riachos mais degradados não é suprido pela comunidade de peixes, cuja contribuição dos insetívoros alóctones é complementada por outros grupos tróficos. Esses resultados suportam a ideia de que as comunidades de riachos de cabeceira conservados atuam como fonte de nutrientes para os ecossistemas a jusante.

O atendimento da demanda por nutrientes dos riachos possibilita que o ecossistema mantenha o grau de resiliência para a manutenção de suas interações tróficas. A contribuição das comunidades para a ciclagem de nutrientes é maior nos riachos mais conservados, pois a demanda é menor nessas áreas. Nos riachos localizados nas áreas impactadas a demanda de nutrientes foi mais alta e não foi suprida pela assembleia de peixes. A alta demanda associada a esses ambientes antropizados pode ser explicada pela maior incidência de radiação solar nesses ambientes como consequência da remoção da vegetação ripária. Isso contribui para o desenvolvimento de produtores primários e da microbiota responsável pelo aumento das taxas de absorção (*uptake*) de nutrientes (MCINTYRE et al., 2008; WILSON; XENOPOULOS, 2011; SPOONER et al., 2013). Essa demanda tende a ser suplementada pela entrada de nutrientes das áreas adjacentes por meio da lixiviação que, por sua vez, é aumentada em riachos com menor cobertura florestal no seu entorno (WILSON; XENOPOULOS, 2011; SPOONER et al., 2013).

Além da demanda de nutrientes avaliamos a distância necessária para que a excreção dos peixes devolva o *pool* de nutrientes ao ambiente. Normalmente essa métrica é influenciada pela taxa de excreção da comunidade, pela concentração de nutrientes ambiental (basal), pela profundidade do riacho e pela velocidade da água (BENSTEAD et al., 2010). Assim, pequenos riachos e com biomassa de peixes relativamente altas refletem uma menor distância de *turnover* (SMALL et al., 2011). Isso implica que os nutrientes percorrem uma menor distância ao longo do riacho após serem excretados e são rapidamente biodisponibilizados para o ambiente. De

fato, essa relação foi observada nos riachos que apresentaram maior excreção areal da comunidade.

A contribuição dos peixes para a excreção de nutrientes possui relação direta com a sua biomassa nos riachos. Entretanto, as espécies que compõe essa biomassa mudaram ao longo do gradiente ambiental. Nos riachos conservados e oligotróficos houve dominância de peixes insetívoros alóctones, contrastando com o aumento da importância de outros grupos tróficos (e.g. detritívoros/perifitívoros, insetívoros autóctones e piscívoros) nos riachos mais degradados. O dossel de riachos florestados bloqueia os raios solares, reduzindo a produtividade primária autóctone. Ao mesmo tempo essa vegetação serve de fonte de insetos terrestres que caem no riacho, constituindo a principal fonte de recursos alimentares para os peixes nesses ambientes (CARDOSO; COUCEIRO, 2017). Essas condições favorecem a dominância dos pequenos lambaris, bons nadadores de coluna d'água que capturam com eficiência itens alimentares à deriva, incluindo aqueles que caem da vegetação ripária (FERREIRA et al., 2012).

A remoção da mata ripária nos riachos degradados favorece a produtividade primária e o desenvolvimento de perifíton (NIYOGI et al., 2007), viabilizando a ocorrência de detritívoros/perifitívoros (e.g., *Hypostomus nigromaculatus*, *Hypostomus ericae*). Além disso, as gramíneas nas margens se expandem para dentro dos riachos, reduzindo a velocidade da água, possibilitando a retenção de detritos e insetos aquáticos e criando micro hábitats favoráveis para espécies detritívoras e insetívoras autóctones (e.g., *Poecilia reticulata* e *Gymnotus inaquilabiatus*) (ROCHA et al., 2009). O ambiente mais lêntico favorece a ocorrência de espécies mais sedentárias como a piscívora *Hoplias malabaricus* e o onívoro *Cichlasoma araguaiense.* Nesses riachos houve maiores concentrações basais de nutrientes, o que pode resultar em uma maior quantidade de nutrientes assimilada pelos itens alimentares de toda a teia trófica. Assim, algas, detritos e alguns taxa de invertebrados podem aumentar a concentração de P em seus tecidos (ELSER et al., 2005). Então, peixes ao consumirem esses recursos tendem a excretar altos níveis por meio da assembleia. Esse enriquecimento dos itens alimentares em termos de nutrientes, associado à alta biomassa das populações pode explicar a alta contribuição para a excreção de detritívoros/perifitívoros (*Hypostomus nigromaculatus* e *Hypostomus ericae*) nos riachos degradados.

É importante destacar que, mesmo com biomassa pouco expressiva nos riachos degradados, a excreção de algumas espécies, notadamente os insetívoros alóctones, apresentou uma importante contribuição quando comparada com os demais grupos tróficos. Por exemplo, uma única espécie, *Astyanax* aff. *fasciatus* contribuiu com 57,72% do P excretado em um dos

riachos degradados, mesmo apresentando biomassa de 3,47% em relação à comunidade. Esse efeito desproporcional na excreção pode estar relacionado com a qualidade da dieta desses peixes. A dieta de insetos terrestres desses peixes é rica em nutrientes, especialmente P e isso associado ao fato de que esses peixes não possuem uma demanda nutricional rica em P, tendem a resultar em altas taxas de excreção (SCHINDLER; EBY, 1997). Assim, além de protagonistas na excreção de nutrientes em riachos mais conservados, os insetívoros alóctones também desempenham papel chave na excreção em ambientes degradados, a despeito da sua baixa biomassa nesses ambientes.

Foi surpreendente que na maior parte dos riachos não perturbados uma única espécie foi responsável pela maioria dos nutrientes excretados. Nesse contexto, merece destaque *Astyanax* sp. n., uma espécie reconhecida como nova a partir das coletas desse estudo, o que sugere que seja endêmica dos riachos de cabeceira da região. Essa espécie contribuiu em média com 146,68 % e 131,71 % da demanda de N e P nos riachos onde ocorreu, respectivamente, tendo sido a única espécie presente em um dos riachos localizados dentro da área protegida, Parque Estadual dos Pireneus. Essa espécie, assim como os outros tetras insetívoros alóctones que vivem nos riachos florestados desempenham papel fundamental na ciclagem de nutrientes garantindo a entrada, como também contribuem para a exportação de nutrientes à jusante. Essas espécies são dependentes da integridade da mata ripária, o que reforça a importância da preservação das zonas ripárias para a manutenção dos processos de ciclagem de nutrientes ao longo da malha hidrográfica.

5. Conclusão

Quantificamos a importância dos peixes na ciclagem de nutrientes numa escala ecossistêmica, ilustrando como uma espécie ou guildas tróficas podem desempenhar um papel desproporcionalmente importante no ecossistema em relação à sua biomassa total. Nossos resultados enfatizam a importância dos peixes como moduladores da ciclagem de nutrientes e destaca o protagonismo das comunidades em ambientes conservados como catalisadores da mineralização dos nutrientes do ecossistema terrestre para o ecossistema aquático. Esses cicladores são peças chave para a manutenção dos ecossistemas e caso sejam removidos, poderiam ocorrer mudanças importantes na disponibilidade de nutrientes não somente localmente, mas com repercussões ao longo da malha hídrica. À medida em que aumentamos nossa compreensão sobre a inter-relação entre ecossistemas terrestre e aquático, avançamos

também em direção a uma compreensão mais profunda das consequências das alterações antrópicas no funcionamento desses ecossistemas.

Referências

AGÊNCIA AMBIENTAL DE GOIÁS & NATIVA. **Parque Estadual da Serra dos Pireneus. Relatório parcial: consolidação das pesquisas de campo. Goiânia**, 2003.

ATKINSON, C. L. et al. Aggregated filter-feeding consumers alter nutrient limitation: Consequences for ecosystem and community dynamics. **Ecology**, v. 94, n. 6, p. 1359–1369, 2013.

ATKINSON, C. L. et al. Consumer-driven nutrient dynamics in freshwater ecosystems: from individuals to ecosystems. **Biological Reviews**, v. 92, n. 4, p. 2003–2023, 2016.

ATKINSON, C. L.; VAUGHN, C. C. Biogeochemical hotspots: Temporal and spatial scaling of the impact of freshwater mussels on ecosystem function. **Freshwater Biology**, v. 60, n. 3, p. 563–574, 2015.

BENNEMANN, S. T.; CASATTI, L.; OLIVEIRA, D. C. DE. Alimentação de peixes.metodologias.pdf. **Biota Neotropica**, v. 6, n. 2, p. 1–8, 2006.

BENSTEAD, J. P. et al. Biotic and abiotic controls on the ecosystem significance of consumer excretion in two contrasting tropical streams. **Freshwater Biology**, v. 55, n. 10, p. 2047–2061, 2010.

CAPPS, K. A.; FLECKER, A. S. Invasive Fishes Generate Biogeochemical Hotspots in a Nutrient-Limited System. **PLoS ONE**, v. 8, n. 1, 2013.

CARDINALE, B. J. et al. Biodiversity loss and its impact on humanity. **Nature**, v. 486, n. 7401, p. 59–67, 2012.

CARDOSO, A. C.; COUCEIRO, S. R. M. Insects in the diet of fish from Amazonian streams, in western Pará, Brazil. **Marine and Freshwater Research**, v. 68, n. 11, p. 2052–2060, 2017.

CASATTI, L. et al. Stream fish, water and habitat quality in a pasture dominated basin, southeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 66, n. 2b, p. 681–696, 2006.

CHILDRESS, E. S.; ALLAN, J. D.; MCINTYRE, P. B. Nutrient Subsidies from Iteroparous Fish Migrations Can Enhance Stream Productivity. **Ecosystems**, v. 17, n. 3, p. 522–534, 2014.

CONRAD, O. et al. System for Automated Geoscientific Analyses (SAGA) v. 2.1.4. **Geoscientific Model Development Discussions**, v. 8, n. 2, p. 2271–2312, 2015.

DAVIS, J. M. et al. Long-term nutrient enrichment decouples predator and prey production. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 107, n. 1, p. 121–126, 5 jan. 2010.

ELSER, J. J. et al. Response of grazing snails to phosphorus enrichment of modern stromatolitic microbial communities. **Freshwater Biology**, v. 50, n. 11, p. 1826–1835, 2005.

FERREIRA, A. et al. Riparian coverage affects diets of characids in neotropical streams. **Ecology of Freshwater Fish**, v. 21, n. 1, p. 12–22, 2012.

FOLEY, J. A. et al. Solutions for a cultivated planet. **Nature**, v. 478, n. 7369, p. 337–342, 2011.

GRAVEL, D. et al. Source and sink dynamics in meta-ecosystems. **Ecology**, v. 91, n. 7, p. 2172–2184, 2010.

GRIFFITHS, N. A.; HILL, W. R. Temporal Variation in the Importance of a Dominant Consumer to Stream Nutrient Cycling. **Ecosystems**, v. 17, n. 7, 2014.

HAMADA, N.; NESSIMIAN, J. L. & QUERINO, R. B. Insetos aquáticos naAmazônia Brasileira: taxonomia, biologia e ecologia. Manaus, INPA. p. 724p, 2014.

HEDGER, R. D. et al. Improving abundance estimates from electrofishing removal sampling. **Fisheries Research**, v. 137, p. 104–115, 2013.

KAWAKAMI, E.; VAZZOLER, G. Método gráfico e estimativa de índice alimentar aplicado no estudo de alimentação de peixes. **Boletim do Instituto Oceanográfico**, v. 29, n. 2, p. 205-207, 1980.

KNOÖPELL H.A. Food of Central Amazonian fishes: contribution to the nutrient ecology Amazonian rain forest streams. **Amazoniana**, v. 2, n. 3, p. 257–352, 1970.

LO, M. et al. The Influence of Forests on Freshwater Fish in the Tropics: A Systematic Review. **BioScience**, v. 70, n. 5, p. 404–414, 2020.

LOBÓN-CERVIÀ, J. Dinamica de poblaciones de peces en rios: pesca eléctrica y métodos de capturas sucessivas en la estima de abundancias. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, 156 p. (Monografia). 1991.

MASSOL, F. et al. How life-history traits affect ecosystem properties: effects of dispersal in meta-ecosystems. **Oikos**, v. 126, n. 4, p. 532–546, 2017.

MCINTYRE, P. B. . et al. Fish Distributions and Nutrient Cycling in Streams: Can Fish Create Biogeochemical Hotspots. **Ecology**, v. 89, n. 8, p. 2335–2346, 2008.

MCINTYRE, P. B.; FLECKER, A. S. Ecological Stoichiometry as an Integrative Framework in Stream Fish Ecology. **American Fisheries Society Symposium**, v. 73, p. 539–558, 2010.

NIYOGI, D. K. et al. Stream communities along a catchment land-use gradient: Subsidy-stress responses to pastoral development. **Environmental Management**, v. 39, n. 2, p. 213–225, 2007.

PLANET LABS. **Planet Imagery and Archive [online]**.

POWER, M. E. et al. Challenges in the quest for Keystones. **BioScience**, v. 46, p. 609–620, 1996.

ROCHA, F. C. et al. Fish assemblages in stream stretches occupied by cattail (Typhaceae, Angiospermae) stands in Southeast Brazil. **Neotropical Ichthyology**, v. 7, n. 2, p. 241–250, 2009.

SCHINDLER, D.; EBY, L. Stoichiometry of fishes and their prey: Implication for nutrient recycling. **Ecology**, v. 78, n. 6, p. 1816–1831, 1997.

SMALL, G. E. et al. Role of the fish astyanax aeneus (Characidae) as a keystone nutrient recycler in low-nutrient neotropical streams. **Ecology**, v. 92, n. 2, p. 386–397, 2011.

SOININEN, J. et al. Toward more integrated ecosystem research in aquatic and terrestrial environments. **BioScience**, v. 65, n. 2, p. 174–182, 2015.

SPOONER, D. E. et al. Nutrient loading associated with agriculture land use dampens the importance of consumer-mediated niche construction. **Ecology Letters**, v. 16, n. 9, p. 1115–1125, 2013.

STERNER, R.W. & ELSER, J. J. Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere. Princeton University Press, Princeton, NJ. 2002.

TEAM, R. D. C. R: A language and Evnironment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2018.

TORRES, L. E.; VANNI, M. J. Stoichiometry of nutrient excretion by fish: Interspecific variation in a hypereutrophic lake. **Oikos**, v. 116, n. 2, p. 259–270, 2007.

VANNI, M. J. Nutrient Cycling by Animals in Freshwater Ecosystems. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, n. 1, p. 341–370, 2002.

VANNI, M. J. et al. Nutrient cycling by fish supports relatively more primary production as lake productivity increases. **Ecology**, v. 87, n. 7, p. 1696–1709, 2006.

VANNI, M. J. . et al. Stoichiometry of nutrient recycling by vertebrates in a tropical stream: Linking biodiversity and ecosystem function. **Ecology Letters**, v. 5, p. 285–293, 2002.

VANNI, M. J.; BOROS, G.; MCINTYRE, P. B. When are fish sources vs. sinks of nutrients in lake ecosystems? **Ecology**, v. 94, n. 10, p. 2195–2206, 2013.

VANNI, M. J.; MCINTYRE, P. B. Predicting nutrient excretion of aquatic animals with metabolic ecology and ecological stoichiometry: A global synthesis. **Ecology**, v. 97, n. 12, p. 3460–3471, 2016.

VON SCHILLER, D. et al. Influence of land use on stream ecosystem function in a Mediterranean catchment. **Freshwater Biology**, v. 53, n. 12, p. 2600–2612, 2008.

WHEELER, K.; MILLER, S. W.; CROWL, T. A. Migratory fish excretion as a nutrient subsidy to recipient stream ecosystems. **Freshwater Biology**, v. 60, n. 3, p. 537–550, 2015.

WHILES, M. R. et al. Influence of handling stress and fasting on estimates of ammonium excretion by tadpoles and fish: recommendations for designing excretion experiments. **Limnology and Oceanography: Methods**, v. 7, n. 1, p. 1–7, 2009.

WILSON, H. F.; XENOPOULOS, M. A. Nutrient recycling by fish in streams along a gradient of agricultural land use. **Global Change Biology**, v. 17, n. 1, p. 130–139, 2011.

WINEMILLER, K. O. Spatial and Temporal Variation in Tropical Fish Trophic Networks

Author (s): Kirk O . Winemiller Reviewed work (s): Published by : Ecological Society of America Stable URL : http://www.jstor.org/stable/1943061 . SPATIAL AND TEMPORAL VARIATION IN TROPI. v. 60, n. 3, p. 331–367, 1990.

WINEMILLER, K. O. et al. Functional traits, convergent evolution, and periodic tables of niches. **Ecology Letters**, v. 18, n. 8, p. 737–751, 2015.

WORKSHOP, S. S. Concepts and Methods for Assessing Solute Dynamics in Stream Ecosystems. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 9, n. 2, p. 95–119, 1990.

ZHANG, Y.; RICHARDSON, J. S. Contrasting effects of cross-ecosystem subsidies and predation on benthic invertebrates in two Pacific coastal streams. **Aquatic Sciences**, v. 73, n. 1, p. 53–62, 2011.

ZIPPIN, C. The removal method of population estimation. **Journal of Wildlife Management**, v. 2, n. 1, p. 82–90, 1958.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Detalhamento metodológico da caracterização dos riachos

Variáveis locais

Quanto às variáveis hidrológicas, a profundidade média (m), mensurada com uma régua graduada, foi determinada através de cinco medidas equidistantes ao longo do eixo transversal do riacho. A largura do canal (m) foi tomada ao longo do mesmo eixo transversal em que a profundidade foi estimada, sendo determinada como a média aritmética de cinco observações para cada unidade amostral. A velocidade do fluxo (m/s), medida com o auxílio de um fluxômetro mecânico (General Oceanics), foi determinada como a média aritmética de cinco observações no ponto médio trecho. Para o cálculo da vazão (m^3/s) consideramos os valores médios obtidos para largura (m), profundidade (m) e velocidade da água (fluxo; m/s).

As variáveis físico-químicas, temperatura da água (ºC), pH, condutividade (µS/cm), oxigênio dissolvido (mg/l) e potencial de oxirredução (mV) foram obtidas por meio da sonda multiparâmetros (*YSI Plus*). A turbidez, analisada pelo aparelho Turbidímetro Plus microprocessado, foi obtida pela média aritmética de três alíquotas nos cinco segmentos para cada unidade amostral.

As amostras de água para as análises dos nutrientes, N e P, foram filtradas (filtro de membrana 0,45µm) e acondicionadas em frascos de polietileno e mantidas sob refrigeração em caixas térmicas até serem encaminhadas ao laboratório para análise. Para estas análises consideramos três frascos (250 ml) para cada segmento totalizando 15 frascos por riacho. No laboratório as amostras foram congeladas até o momento da análise. O nitrogênio amoniacal ($N\text{-}NH_4$) e o fósforo reativo solúvel ($P\text{-}PO_4$) foram quantificados pelos métodos do fenol hipoclorito (WEATHERBUM, 1967; SOLORZANO, 1969) e pelo método do ácido ascórbico (MURPHY; RILEY, 1962), respectivamente. Os procedimentos analíticos foram realizados no Laboratório de Biotecnologia da Universidade Estadual de Goiás.

Variáveis da paisagem

Para delimitar as bacias utilizamos um Modelo Digital de Elevação (MDE) do sensor radar PALSAR, com 12,5 m de resolução espacial, presente no satélite ALOS. Processamos o MDE em um Sistema de Informações Geográficas, o *software* SAGA (System for Automated Geoscientific Analyses) (CONRAD et al., 2015), utilizando o algoritmo proposto por (WANG,

L. & LIU, 2006) para remoção de possíveis depressões espúrias (*sinks*) (Tabela S1; Material Suplementar). O MDE foi obtido a partir do portal Vertex, da Alaska Satellite Facility (https://vertex.daac.asf.alaska.edu/).

A partir do MDE pré-processado identificamos a rede de drenagem (*channel network*). Baseado na rede de drenagem e considerando os pontos de coleta como exutórios delimitamos as bacias automaticamente com o uso do módulo *upslope area – interactive* e do método *Deterministic 8* (O'CALLAGHAN; MARK, 1984), presente no SAGA. Os limites das bacias serviram de referência espacial à aquisição das imagens utilizadas ao mapeamento do uso e cobertura da terra. Para tal, utilizamos duas imagens do *site Planet Imagery and Archive* (https://www.planet.com/products/planet-imagery/), com 3 m de resolução espacial e sem cobertura de nuvem (Tabela S2; Material Suplementar).

Realçamos as imagens obtidas por meio de uma aplicação de contraste linear e composição colorida falsa cor R4G3B2. Recortamos as imagens utilizando os limites das bacias como máscara e as segmentamos (BÖHNER; SELIGE; RINGELER, 2006). Por fim, por meio do método da mínima distância classificamos as imagens em duas classes, antrópica e natural, que representam respectivamente a porcentagem de área antropizada (pastagem, agricultura e silvicultura) e a porcentagem de vegetação nativa da bacia.

Tabela S1. Parâmetros do Modelo Digital de Elevação (MDE) do sensor radar PALSAR no satélite ALOS.

Data do imageamento	13/02/2011
Polarização	HH
Frequência	1270 MHz (Banda L)
Sistema de referência de coordenadas	WGS 84/UTM zona 22S

Tabela S2. Principais características das imagens utilizadas no mapeamento do uso e cobertura do solo.

Data do imageamento	17/08/17 e 21/08/2018
Bandas	2, 3 e 4
Nível de processamento	3B (ortorretificada)
Sistema de referência de coordenadas	WGS 84/UTM zona 22S
Satélite ID	0f4f, 104a e 0f28

Índice de integridade físico do hábitat e Índice de qualidade da água

Para determinação do IIFH avaliamos oito descritores relacionados ao hábitat interno considerando um trecho de 100 m ao longo dos riachos: estabilidade do substrato, variabilidade da velocidade e profundidade, estabilidade do fluxo, deposição de sedimentos, combinação de diferentes fluxos (piscinas/corredeiras/corredores), alteração no canal, cobertura da zona ripária, estabilidade da vegetação marginal e estabilidade das margens. Todos os descritores foram analisados considerando uma escala que variou de 0 a 20 para cada trecho amostrado. A soma dos escores representou quatro categorias (Bom:180-136; Razoável:135-91; Pobre:90-46; Muito pobre:45-0) para o índice de integridade.

Para a determinação do IQA avaliamos seis descritores físico-químicos: oxigênio dissolvido, condutividade, pH, turbidez, ortofostato (fósforo reativo solúvel) e nitrogênio amoniacal. Adicionalmente registramos o odor da água e a presença de óleos, por serem considerados possíveis indicadores de atividades antrópicas. Os escores variaram de 1 a 4 baseado no valor de referência apresentado por CASATTI et al., (2006). A soma dos escores permitiu a classificação em quatro categorias (Bom: 36-30; Razoável: 29-23; Pobre: 22-16; Muito pobre:15-9).

Tabela S3. Lista das espécies e suas respectivas identidades taxonômicas e as guildas tróficas. A classificação seguiu FRICKE; ESCHMEYER; VAN DER LAAN, (2020).

ORDEM, Família, Espécies	Acrônimo	Nome comum	Guilda trófica
CHARACIFORMES			
Characidae			
Astyanax aff. *fasciatus* (Cuvier 1819)	Ast.fas	lambari-do-rabo-vermelho	Insetívoro alóctone
Astyanax goyacensis Eigenmann 1908	Ast.goc	lambari-do-rabo-amarelo	Insetívoro alóctone
Astyanax goyanensis (Miranda Ribeiro 1944)	Ast.gon	lambari	Insetívoro alóctone
Astyanax sp.n.	Ast.sp	lambari	Insetívoro alóctone
Creagrutus cf. *atrisignum* Myers 1927	Cre.atr	lambari	Insetívoro autóctone
Jupiaba apenima Zanata 1997	Jup.ape	lambari	Insetívoro alóctone
Knodus breviceps (Eigenman, 1908)	Kno.bre	lambari, lambarizinho	Insetívoro alóctone
Knodus sp.	Kno.sp	lambari, lambarizinho	Insetívoro alóctone
Crenuchidae			
Characidium aff. *zebra* Eigenmann 1909	Cha.zeb	Charutinho, mocinha	Insetívoro autóctone
Erythrinidae			
Hoplias aff. *malabaricus* (Bloch 1794)	Hop.mal	traíra	Piscívoro
CICHLIFORMES			
Cichlidae			
Cichlasoma araguaiense Kullander 1983	Cic.ara	cará	Onívoro
CYPRINODONTIFORMES			
Poeciliidae			
Poecilia reticulata Peters 1859	Poe.ret	barrigudinho, pecília, guppy	Detritívoro/Perifitívoro
GYMNOTIFORMES			
Gymnotidae			
Gymnotus aff. *inaequilabiatus* (Valenciennes 1839)	Gym.ina	tuvirão, tuvira	Insetívoro autóctone
SILURIFORMES			
Caliichhthyidae			

Aspidoras aff. poecilus Nijssen & Isbrücker 1976	Asp.poe	cascudinho	Insetívoro autóctone
Heptapteridae			
Imparfinis borodini Mees & Cala 1989	Imp.bor	chorãozinho, bagrinho	Insetívoro autóctone
Phenacorhamdia sp.	Phe.sp	bagrinho	Insetívoro autóctone
Pimelodella sp.	Pim.sp	mandi-chorão, bagre	Insetívoro autóctone
Rhamdia aff. *quelen* (Quoy & Gaimard 1824)	Rha.que	Jundiá, bagre	Piscívoro
Loricariidae			
Ancistrus cf. *minutus* Fisch-Muller, Mazzoni & Weber 2001	Anc.min	cascudo	Detritívoro/Perifitívoro
Corumbataia tocantinensis Britski 1997	Cor.toc	cascudinho	Detritívoro/Perifitívoro
Hypostomus aff. *ericae* Hollanda Carvalho & Weber 2005	Hyp.eri	cascudo	Detritívoro/Perifitívoro
Hypostomus aff. *nigromaculatus* (Schubart 1964)	Hyp.nig	cascudo	Detritívoro/Perifitívoro
Rineloricaria sp.	Rin.sp	cascudo-viola, violinha	Detritívoro/Perifitívoro
Trichomycteridae			
Ituglanis goya Datovo, Aquino & Langeani 2016	Itu.goy	cambeva, bagrinho	Insetívoro autóctone

Determinação do tamanho populacional

Equações do método de depleção de múltiplas passagens (ZIPPIN, 1958)

O método proposto por ZIPPIN (1958) parte do pressuposto que um número adequado de peixes pode ser removido em cada passagem, de modo que, uma quantidade menor estará disponível para a captura e remoção em uma passagem subsequente. O uso deste método baseia-se nos pressupostos: (i) a população estudada é fechada, ou seja, nenhum indivíduo entra ou sai durante o experimento (emigração e imigração devem ser insignificantes); (ii) o esforço de coleta e as condições que afetam a eficiência da coleta, como a transparência da água devem ser constantes; (iii) a capturabilidade é constante, ou seja, a probabilidade de captura é a mesma para cada um dos indivíduos na população ($p_1 = p_2 = p_3 = ... p_s = p$); (iv) todos os peixes dentro de um grupo amostral devem ser igualmente vulneráveis à captura durante uma passagem. Assim, pode ser expresso por meio das seguintes equações:

$$(x) = (\frac{\eta!}{(\eta - Ct)!} * \sum_{i=1}^{s} C_i) * p^{Ct} * q^{s*\eta} * \sum_{i=1}^{s+1} * Ki \qquad \textit{Equação 1}$$

$$N = \frac{Ct}{1 - q^s}$$

$$\frac{q}{p} - s * q^s/(1 - q^s) = \sum_{i=1}^{s} (i - 1) * \frac{Ci}{Ct} = R \qquad \textit{Equação 2}$$

Em que:
η = número de indivíduos estimados;
Ct = número de indivíduos capturados;
Ci = número de indivíduos capturados na ocasião i;
p = probabilidade de que um indivíduo esteja na unidade amostral;
q = complemento de p;
K = capturabilidade.

Para o modelo, testamos a constância das capturabilidades por meio dos valores de T_1 (SEBER, 1982), que assume uma distribuição binomial, considerando-se três ocasiões consecutivas de pesca e esforço constante. As estimativas que não apresentam T_1 significativo em $p < 0,05$ são consideradas como estimativas não significativas e, portanto, apresentam variâncias muito elevadas.

Para verificar se os dados atendem aos pressupostos do modelo verificamos a condição de falha (CF), que consiste em observar se o número de indivíduos capturados decresce a cada

ocasião de pesca. Caso contrário verifica-se a CF e, portanto, não procede estimar a abundância da população em questão. A condição de falha é obtida da seguinte forma:

$$[\sum (s + 1 - 2i)\ Ci] < 0 \qquad \textit{Equação 3}$$

Em que:
s = número de ocasiões de pesca;
i = ocasião de pesca (neste caso 1, 2 ou 3);
Ci = número de exemplares capturados na ocasião de pesca i.

As equações (1 a 3) foram desenvolvidas com auxílio do programa BASIC, para microcomputadores (LOBÓN-CERVIÀ, 1991).

Métricas para o cálculo da Demanda de Nutrientes pelo método de adição de fluxo contínuo

Estimamos a demanda de nutrientes (N e P) dos riachos por meio do método de adição de fluxo contínuo (STREAM SOLUTE WORKSHOP, 1990; MARTÍ; SABATER, 2009). Para o cálculo da quantidade de nutrientes necessários para elevar em três vezes a concentração basal partimos do princípio que o fluxo de nutrientes resultante (F_r) deve ser igual à soma do fluxo de nutrientes presentes na água do riacho (F_a) e o fluxo adicionado mediante a adição da solução (F_s). O fluxo de nutrientes foi então definido como o produto de sua concentração (C) pela vazão (Q), com o equilíbrio de massas expressas pelas seguintes equações:

$$Fr = Fs + Fa \qquad \textit{Equação 4}$$

$$Cr(Qb + Qs) = (CsQs) + (CbQb) \qquad \textit{Equação 5}$$

Em que:
C_r: concentração resultante do riacho;
C_s: concentração da solução a ser adicionada;
C_b: concentração basal do riacho;
Q_b: vazão do riacho;
Q_s: vazão de adição da solução.

A partir destas equações, determinamos a concentração de nutrientes na solução para obter um aumento de *X* vezes da concentração basal do riacho a partir da seguinte relação:

$$Cs = \frac{[XCb(Qs + Qb)] - (CbQb)}{Qs} \qquad \textit{Equação 6}$$

A solução foi composta por um traçador hidrológico, o cloreto de sódio (NaCl; Cl^-), e por um dos solutos reativos, o cloreto de amônio (NH_4Cl; NH_4^+) e o fostato de sódio monohidratado ($NaH_2PO_4 \cdot 2H_2O$; PO_4^{3-}). Os ensaios foram realizados em dias alternados para evitar sobrecarga do sistema. Para assegurar a completa adição da solução construímos um sistema baseado no princípio da garrafa de Mariotte, que permite manter o fluxo de adição a uma pressão constante (MOORE, 2004). Para sua confecção utilizamos um garrafão de água de 20L e estimamos a vazão necessária para garantir a completa liberação da solução por um período de 3 h (tempo de duração do ensaio de adição). Para o preparo da solução utilizamos a água do riacho, que foi previamente filtrada para garantir a remoção de partículas sólidas que poderiam impedir o fluxo da solução. Antes de iniciar cada ensaio verificamos o fluxo de adição para garantir a manutenção da vazão de adição (Tabela S4; Material Suplementar).

Posicionamos o garrafão (baseado na garrafa de Mariotte) no ponto situado a montante, para a liberação da solução contendo os solutos reativos (NH_4^+ e PO_4^{3-}) juntamente com um traçador (cloreto de sódio, NaCl), em dias alternados ao longo do curso do riacho. No ponto situado a jusante (a 100 m) posicionamos uma sonda multiparâmetros (*YSI Plus*) acoplada a um *data manager* para acompanhar a variação da condutividade em tempo real (a cada 10 s) durante todo o ensaio. Conectamos o equipamento ao computador, o que nos permitiu fazer o registro e acompanhar a variação da condutividade durante todo o período do ensaio (Figura S1).

Aproximadamente uma hora após o início do ensaio (condição observada para os oito riachos amostrados), a condutividade atingiu a condição de platô (estabilidade da curva), indicando que a solução se misturou de forma homogênea ao longo do trecho (Figura S1). Nesse momento recolhemos amostras de água (três frascos de 250 ml) nas respectivas estações e registramos a condutividade, simultaneamente. As amostras de água foram congeladas e encaminhadas ao Laboratório de Biotecnologia da Universidade Estadual de Goiás. O nitrogênio amoniacal ($N\text{-}NH_4$) e o fósforo reativo solúvel ($P\text{-}PO_4$) foram quantificados pelos métodos do fenol hipoclorito (WEATHERBUM, 1967; SOLORZANO, 1969) e do ácido ascórbico (MURPHY; RILEY, 1962), respectivamente. Os procedimentos analíticos foram realizados no Laboratório de Biotecnologia da Universidade Estadual de Goiás.

Usamos a diferença entre a condutividade e a concentração de nutrientes nas condições basal e platô para plotar uma regressão linear para calcularmos a *taxa de retenção de nutrientes* (K_c) e a *distância de assimilação (Sw).* A *taxa de retenção de nutrientes* (K_c) foi obtida a partir da regressão linear entre o logaritmo neperiano da concentração de nutrientes ([N_p *ou* P_p; concentração de nutrientes platô] – [N *ou* P_b; concentração de nutrientes basal]) e a

condutividade ([C_p: condutividade na condição de platô] – [C_b: condutividade basal]) ao longo do trecho amostrado por meio da seguinte equação:

$$\left[ln\left(\frac{Cf - Co}{Cdf - Cdo}\right)\right] \qquad \textit{Equação 7}$$

A K_c corresponde ao *coeficiente angular* (*b*) da equação obtida pela regressão. A partir dessa relação determinamos os demais parâmetros como a *Distância de absorção (Sw)*, a *Velocidade de assimilaçã*o (*Vf*) e a *Taxa de absorção areal (U)*. Todas os três parâmetros foram calculados a partir da declínio das concentrações de nutrientes ao longo do trecho em estudo durante as condições do platô (STREAM SOLUTE WORKSHOP, 1990). A *distância de assimilação* (*Sw*; m) corresponde à média em que o nutriente é transportado, em sua forma inorgânica, ao longo do riacho até ser absorvido e pode ser obtida como o a inversa da *taxa de retenção (kc)*

$$Sw = \frac{-1}{kc} \qquad \textit{Equação 8}$$

Em que Kc: taxa de retenção (m^{-1}).

Usando *Sw* calculamos a *Vf (m/s),* que corresponde à velocidade com que uma molécula do nutriente se move desde a coluna d'água até o sedimento por meio da seguinte equação:

$$Vf = \frac{h.v}{Sw} \qquad \textit{Equação 9}$$

Em que h é a profundidade média do canal (m) e v a velocidade média do fluxo (m/s)

Finalmente calculamos *taxa de absorção areal (U;*$\mu g.m^{-2}.h^{-1}$*)* por meio das seguintes pequações:

$$U = \frac{Cb.Q}{Sw.w} \quad \text{ou} \quad U = Vf.Cb \qquad \textit{Equação 10}$$

Em que Cb é a concentração basal do nutriente (mg/L); Q a vazão do riacho (L/s) e w a largura média do canal (m).

A *U* indica a capacidade de retenção de nutrientes do riacho, ou simplesmente à demanda de nutrientes. A V_f e *U* permitem corrigir o efeito do fluxo de nutrientes sobre a S_w, já que, a distância da espiral depende da velocidade da corrente e da carga de nutrientes. Desta maneira, a V_f corrige o efeito da vazão sobre a retenção e a *U* corrige o efeito da carga de nutrientes basal. Assim, as duas métricas permitem comparar a retenção de nutrientes entre riachos distintos (WEBSTER; VALETT, 2006). A *Sw*, *Vf* e *U* foram calculadas por meio das curvas de regressão da concentração de nutrientes em relação à distância das estações amostrais ao ponto de injeção da solução (STREAM SOLUTE WORKSHOP, 1990). Calculamos a demanda com intervalo de confiança de 95% por meio da análise da regressão da *taxa de retenção de nutrientes*.

Realizamos o ensaio da demanda de nutrientes nos pontos de 1 a 8. Para aumentar a concentração de N e P nos riachos utilizamos os reagentes Cloreto de Amônio (NH_4Cl) e Fosfato de Sódio Monohidratado ($Na(H_2PO_4)\cdot H_2O$). Para o cálculo consideramos os parâmetros hidrológicos e a quantidade de nutrientes (N, P e Cl) basal nos riachos. A partir desta relação estimamos um aumento de X vezes a concentração desses nutrientes a fim de obter uma solução cuja concentração possa ser detectada durante o ensaio da demanda de nutrientes. Para os nutrientes (NH_4 e PO_4) aumentamos a concentração três vezes e para o cloreto (Cl^-) em duas vezes. Em calculamos as concentrações de nutrientes a serem adicionadas à solução e utilizamos o fator de correção para cada um desses reagentes a fim de obtermos a concentração efetiva do elemento químico em questão. Após inserirmos o fator de correção calculamos a quantidade efetiva de cada reagente para compor a solução de adição para cada riacho Tabela S4.

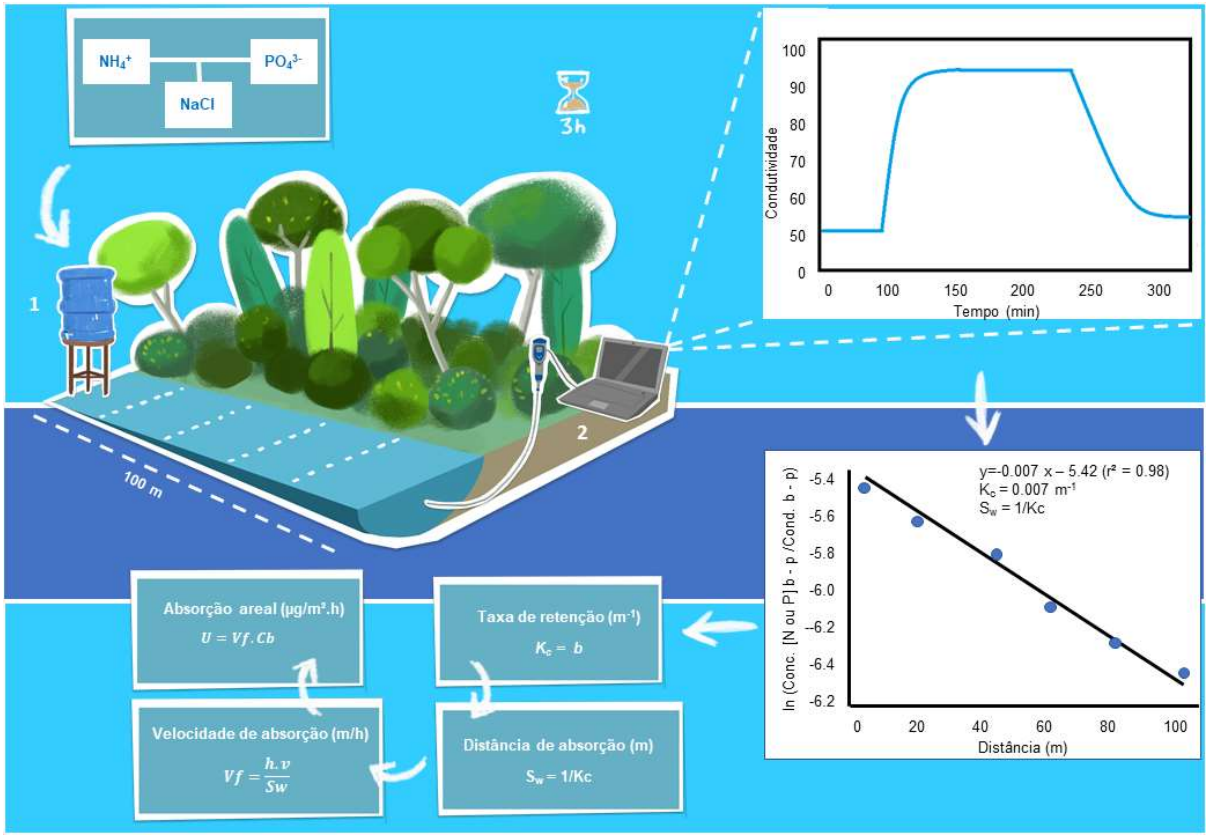


Figura S1. Esquema representativo do ensaio de adição contínua de nutrientes (NH_4^+ e PO_4^{3-}) e do traçador (NaCl) no riacho. (1) Representa o recipiente contendo a solução de adição (nutriente e traçador). (2) Representa o sistema formado pelo condutivímetro acoplado a um *dataloger* para acompanhar em tempo real a variação da condutividade durante todo o ensaio. O ensaio foi realizado em dias alternados. Os valores dos gráficos são meramente ilustrativos. Fonte: RJM.

Tabela S4: Tabela do cálculo da concentração de reagentes para o preparo da solução utilizada para o ensaio da demanda de nutrientes. Para o cálculo consideramos os parâmetros hidrológicos e a quantidade de nutrientes (N, P e Cl) basal nos riachos (A). A partir desta relação estimamos um aumento de X vezes a concentração desses nutrientes a fim de obter uma solução cuja concentração possa ser detectada durante o ensaio da demanda de nutrientes. Para os nutrientes (NH_4 e PO_4) aumentamos a concentração três vezes e para o cloreto (Cl^-) em duas vezes (B). Em (C) calculamos as concentrações de nutrientes a serem adicionadas à solução e utilizamos o fator de correção para cada um desses reagentes a fim de obtermos a concentração efetiva do elemento químico em questão. Após inserirmos o fator de correção calculamos a quantidade efetiva de cada reagente para compor a solução de adição para cada riacho (D).

Ponto	Vazão do riacho	Vazão de adição		Tempo de adição	A. Concentração basal do riacho			B. Concentração desejada			C. Concentração de nutrientes a ser adicionados à solução			D. Concentração final dos reagentes na solução		
								X 3	X 3	X 2				Cloreto de Amônio	Fosfato de Sódio Monohidratado	Cloreto de Sódio
					NH_4^+	PO_4^{3-}	Cl^-	NH_4^+	PO_4^{3-}	Cl^-	NH_4^+	PO_4^{3-}	Cl^-	NH_4Cl	$Na(H_2PO_4)\cdot H_2O$	NaCl
	(L/s)	(mL/s)	(L/h)	(h)	(mg N/L)	(mg P/L)	(mg Cl/L)	(mg N/L)	(mg P/L)	(mg Cl/L)	(mg N/L)	(mg P/L)	(mg Cl/L)	(mg N/L)	(mg P/L)	(mg Cl/L)
1	33,12	1,87	6,732	3	0,020	0,00034	1,00	0,060	0,0010	2,00	708,5	12,0	17713,2	2705,1	53,7	29191,4
2	41,87				0,024	0,00031	1,00	0,072	0,0009	2,00	1074,8	13,9	22392,4	4103,6	61,8	36902,6
3	71,07				0,020	0,00028	1,00	0,060	0,0008	2,00	1520,3	21,3	38007,3	5804,4	94,8	62636,1
4	27,31				0,022	0,00024	1,00	0,066	0,0007	2,00	642,7	7,0	14606,3	2453,7	31,2	24071,1
5	48,32				0,029	0,00033	1,00	0,087	0,0010	2,00	1498,8	17,1	25841,6	5722,4	76,0	42586,9
6	137,15				0,030	0,00037	1,00	0,090	0,0011	2,00	4400,6	54,3	73344,2	16801,6	241,8	120871,3
7	57,17				0,086	0,00087	1,37	0,258	0,0026	2,74	5258,7	53,2	41886,6	20077,6	237,0	69029,2
8	91,84				0,094	0,00097	1,41	0,282	0,0029	2,82	9233,4	95,3	69251,2	35253,1	424,5	114125,9

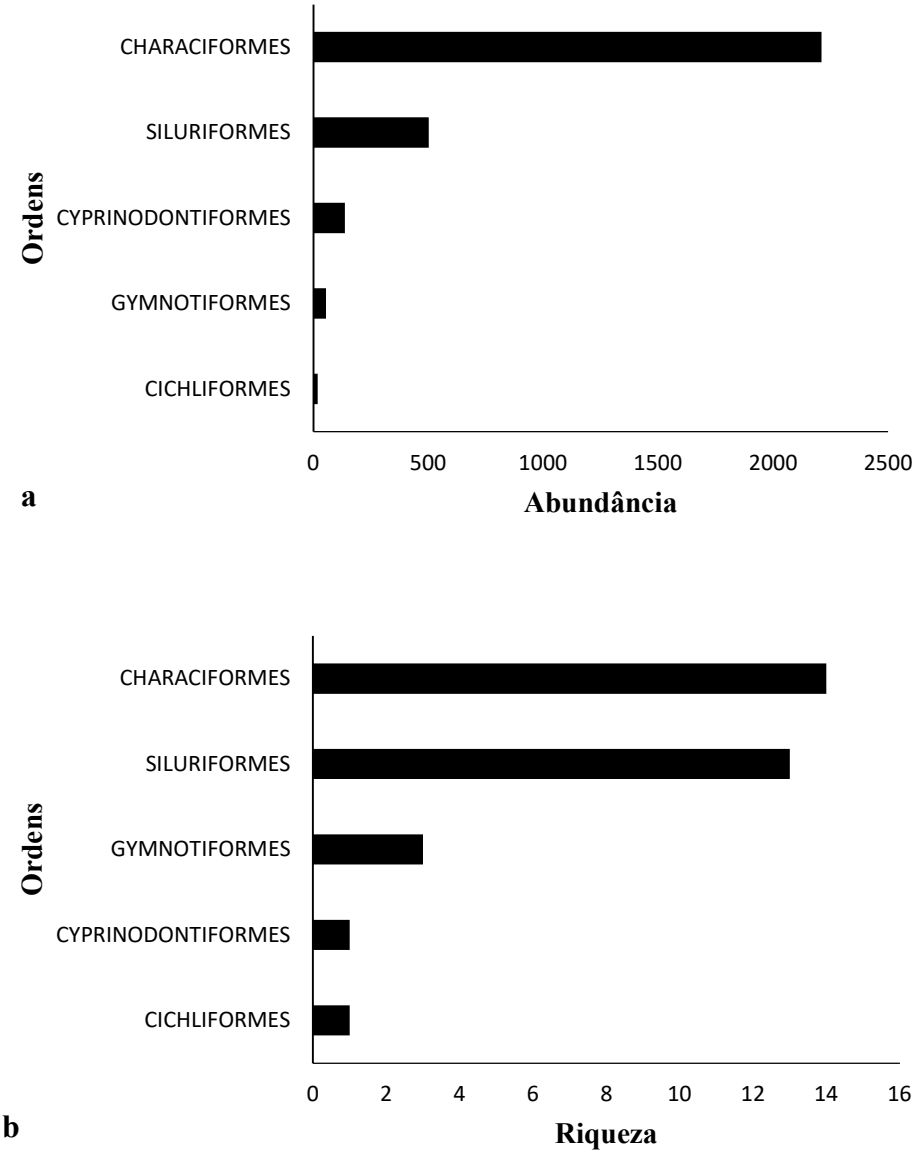


Figura S2. Abundância (**a**) e riqueza (**b**) das espécies representadas pelas ordens.

Tabela S5. Excreção Areal média das comunidades, Demanda de nutrientes, *Turnover* e Contribuição relativa para ciclagem de nutrientes para os respectivos riachos.

Riachos	**Excreção Areal (*E_A*) *per capita***		**Demanda de nutrientes (U)**		***Turnover***		***Contribuição relativa para a ciclagem de nutrientes***	
	µg NH_4-N.m^{-2}.h^{-1}	µg PO_4-P.m^{-2}.h^{-1}	µg NH4-N.m^{-2}.h^{-1}	µg PO4-P.m^{-2}.h^{-1}	N (Km)	P (Km)	N	P
P1	99,46	0,55	73,29	0,49	26,16	66,27	1,36	1,12
P2	213,63	1,69	103,41	1,45	12,73	27,49	2,07	1,17
P3	82,76	1,09	47,85	0,82	35,99	39,13	1,73	1,33
P4	315,92	3,97	155,92	1,39	5,82	5,25	2,03	2,86
P5	51,85	0,27	33,77	0,17	35,18	75,49	1,54	1,59
P6	143,76	1,41	94,42	0,87	39,13	48,69	1,52	1,62
P7	1051,47	3,49	900,29	5,37	10,66	32,57	1,17	0,65
P8	163,35	0,96	345,39	3,95	96,96	169,58	0,47	0,24

Tabela S6. Riqueza de espécies, Biomassa da comunidade e percentual da Excreção Areal para a comunidade.

Local	Espécies	Riqueza	Biomassa da comunidade	Biomassa da população	Excreção Areal média		Percentual da EA para a comunidade	
			g/m²	%	µg NH_4-N.m^{-2}.h^{-1}	µg PO_4-P.m^{-2}.h^{-1}	N (%)	P (%)
P1	Ast.sp.n	2	5,54	98,74	98,05	0,54	98,58	99,02
	Cor.toc			1,27	1,41	0,005	1,42	0,98
P2	Kno.bre	3	10,67	14,81	37,28	0,30	17,45	17,95
	Gym.ina			13,41	17,81	0,04	8,33	2,39
	Ast.goc			71,79	158,54	1,34	74,21	79,66
P3	Ast.sp.n	2	8,01	88,26	77,91	1,07	94,14	98,12
	Gym.ina			11,73	4,84	0,03	5,86	1,88
P4	Ast.sp.n	1	20,87	100	315,91	3,97	100,00	100,00
P5	Itu.gon	15	2,087	4,31	1,69	0,0056	3,26	2,15
	Cha.zeb			13,89	3,57	0,019	6,89	6,78
	Pim.p			11,02	6,83	0,019	13,19	6,71
	Kno.bre			19,64	12,87	0,079	24,84	29,07
	Ast.goc			14,37	11,21	0,0789	21,62	28,74
	Gym.ina			2,39	0,99	0,003	1,92	0,95
	Jup.ape			3,35	1,80	0,009	3,49	3,36
	Rin.sp			0,19	0,093	0,0003	0,18	0,11
	Anc.min			1,91	0,65	0,0031	1,25	1,13
	Phe.sp			1,91	1,08	0,008	2,08	2,88
	Rha.que			8,14	3,45	0,017	6,67	6,20
	Hyp.nig			14,8	5,62	0,03	10,83	9,52
	Imp.bor			2,87	1,292	0,004	2,49	1,35

	Cor.toc			0,142	0,07	0,0003	0,14	0,11
	Cre.atr			0,952	0,59	0,003	1,15	0,95
P6	Ast.sp.n	5	12,29	95,52	135,44	1,33	94,21	94,79
	Ast.gon			0,89	2,89	0,04	2,01	3,24
	Cha.zeb			2,76	4,21	0,02	2,93	1,44
	Asp.poe			0,73	1,11	0,007	0,77	0,48
	Itu.goy			0,08	0,104	0,0006	0,07	0,04
P7	Poe.ret	18	52,77	0,53	3,35	0,08	0,32	2,33
	Cha.zeb			0,54	5,92	0,03	0,56	0,85
	Cre.atr			2,08	39,03	0,13	3,71	3,83
	Hop.mal			10,97	68,32	0,07	6,50	2,17
	Cic.ara			1,51	17,69	0,03	1,68	0,73
	Gym.ina			4,51	32,90	0,07	3,60	1,99
	Ast.goc			2,02	32,50	0,29	3,09	8,33
	Ast.fas			2,48	42,26	0,36	4,02	10,16
	Hyp.nig			34,83	373,69	0,59	35,54	16,78
	Kno.sp			3,80	70,52	0,47	6,71	13,41
	Hyp.eric			21,75	142,98	0,32	13,60	9,19
	Rin.sp			9,05	123,81	0,34	11,77	9,73
	Cor.toc			0,056	0,65	0,0034	0,06	0,10
	Asp.poe			0,28	2,89	0,012	0,28	0,51
	Pim.sp			0,62	8,77	0,04	0,83	1,00
	Phe.sp			0,12	0,96	0,003	0,09	0,09
	Kno.bre			4,71	79,41	0,66	7,55	18,69
	Itu.goy			0,07	0,76	0,004	0,07	0,11
P8	Gym.ina	10	9,25	13,83	29,69	0,13	18,29	13,29
	Ast.fas			3,46	31,84	0,56	19,61	57,95

Poe.ret	0,32	1,65	0,02	1,02	2,02
Cic.ara	26,59	23,02	0,07	14,18	6,73
Hyp.nig	4,97	7,96	0,02	4,91	1,62
Rin.sp	2,37	4,26	0,02	2,63	1,58
Asp.poe	0,32	0,407	0,005	0,25	0,56
Hop.mal	33,72	45,79	0,08	28,20	9,30
Cha.zeb	3,45	4,71	0,02	2,90	2,74
Hyp.eric	10,91	13,04	0,04	8,03	4,20

Tabela S7. Contribuições estimadas para a ciclagem de nutrientes (N e P) nos riachos.

Local	Espécies	Peso médio	Densidade de população	Biomassa	Excreção *per capita*				Demanda de nutrientes dos riachos		Contribuição para a ciclagem de nutrientes	
					Excreção média		Excreção Areal média					
		g	η^oind/m²	g/m²	µg NH_4-N. peixe^{-1}.h^{-1}	µg PO_4-P. peixe^{-1}.h^{-1}	µg NH_4-N.m^{-2}.h^{-1}	µg PO_4-P.m^{-2}.h^{-1}	µg NH_4-N.m^{-2}.h^{-1}	µg PO_4-P.m^{-2}.h^{-1}	N (%)	P (%)
P1	Ast.sp.n	7,14	0,77	5,47	128,04	0,71	98,049	0,5437	73,29	0,49	133,78	110,96
	Cor.toc	0,83	0,09	0,07	15,67	0,06	1,412	0,0054			1,93	1,10
P2	Kno.bre	0,78	2,02	1,58	18,46	0,15	37,286	0,303	103,41	1,45	36,06	20,90
	Gym.ina	18,02	0,08	1,43	224,73	0,51	17,8	0,0404			17,21	2,79
	Ast.goc	11,05	0,69	7,66	228,76	1,94	158,547	1,3446			153,32	92,73
P3	Ast.sp.n	9,52	0,74	7,07	104,88	1,45	77,911	1,0771	47,85	0,82	162,82	131,35
	Gym.ina	27,33	0,03	0,94	141,42	0,6	4,849	0,0206			10,13	2,51
P4	Ast.sp.n	4,62	4,52	20,87	69,94	0,88	315,915	3,9749	155,92	1,39	202,61	285,96
P5	Itu.gon	3,57	0,03	0,09	66,19	0,23	1,691	0,0059	33,77	0,17	5,01	3,47
	Cha.zeb	2,31	0,12	0,29	28,79	0,15	3,572	0,0186			10,58	10,94
	Pim.p	9,11	0,03	0,23	267,68	0,72	6,839	0,0184			20,25	10,82
	Kno.bre	4,65	0,09	0,41	147,03	0,91	12,879	0,0797			38,14	46,88
	Ast.goc	3,21	0,09	0,3	118,15	0,83	11,211	0,0788			33,20	46,35
	Gym.ina	6,67	0,01	0,05	136,49	0,35	0,996	0,0026			2,95	1,53
	Jup.ape	9,37	0,01	0,07	247,7	1,26	1,808	0,0092			5,35	5,41
	Rin.sp	0,35	0,01	0,004	8,46	0,03	0,093	0,0003			0,28	0,18
	Anc.min	2,02	0,02	0,04	35,6	0,17	0,65	0,0031			1,92	1,82
	Phe.sp	2,93	0,01	0,04	73,89	0,54	1,079	0,0079			3,20	4,65
	Rha.que	15,88	0,01	0,17	315,78	1,55	3,457	0,017			10,24	10,00
	Hyp.nig	28,61	0,01	0,31	512,68	2,38	5,613	0,0261			16,62	15,35
	Imp.bor	8,71	0,01	0,06	176,99	0,51	1,292	0,0037			3,83	2,18

	Cor.toc	0,22	0,01	0,003	4,79	0,02	0,07	0,0003			0,21	0,18
	Cre.atr	3,17	0,01	0,02	81,95	0,36	0,598	0,0026			1,77	1,53
	Ast.sp.n	8,65	1,36	11,74	99,82	0,98	135,443	1,3297			143,45	152,84
	Ast.gon	0,84	0,13	0,11	22,87	0,36	2,891	0,0455			3,06	5,23
P6	Cha.zeb	2,85	0,12	0,34	35,41	0,17	4,212	0,0202	94,42	0,87	4,46	2,32
	Asp.poe	0,89	0,1	0,09	11,49	0,07	1,111	0,0068			1,18	0,78
	Itu.goy	2,1	0,01	0,01	28,03	0,17	0,104	0,0006			0,11	0,07
	Poe.ret	0,45	0,63	0,28	5,36	0,13	3,35	0,0813			0,37	1,51
	Cha.zeb	2,41	0,12	0,29	49,92	0,25	5,928	0,0297			0,66	0,55
	Cre.atr	2,55	0,43	1,1	90,51	0,31	39,032	0,1337			4,34	2,49
	Hop.mal	132,34	0,04	5,79	1561,71	1,73	68,325	0,0757			7,59	1,41
	Cic.ara	32,19	0,03	0,8	707,8	1,02	17,695	0,0255			1,97	0,47
	Gym.ina	21,21	0,11	2,25	267,32	0,47	28,403	0,0499			3,15	0,93
	Ast.goc	10,72	0,1	1,07	325,05	2,91	32,505	0,291			3,61	5,42
	Ast.fas	9,54	0,14	1,31	307,36	2,58	42,262	0,3548			4,69	6,61
	Hyp.nig	23,52	0,78	18,38	478,33	0,75	373,695	0,5859			41,51	10,91
P7	Gym.ina	6,7	0,02	0,13	506,51	1,05	9,497	0,0197	900,29	5,37	1,05	0,37
	Kno.sp	1,42	1,42	2,01	49,71	0,33	70,526	0,4682			7,83	8,72
	Hyp.eric	54,02	0,21	11,48	672,88	1,51	142,987	0,3209			15,88	5,98
	Rin.sp	5,35	0,89	4,78	138,53	0,38	123,811	0,3396			13,75	6,32
	Cor.toc	0,78	0,04	0,03	17,43	0,09	0,654	0,0034			0,07	0,06
	Asp.poe	1,08	0,14	0,15	21,05	0,13	2,894	0,0179			0,32	0,33
	Pim.sp	5,92	0,06	0,33	155,93	0,62	8,771	0,0349			0,97	0,65
	Phe.sp	1,29	0,05	0,06	19,27	0,06	0,964	0,003			0,11	0,06
	Kno.bre	6,65	0,38	2,49	211,77	1,74	79,414	0,6525			8,82	12,15
	Itu.goy	2,28	0,02	0,04	40,76	0,21	0,764	0,0039			0,08	0,07
P8	Gym.ina	13,1	0,1	1,28	304,77	1,31	29,696	0,1276	345,39	3,95	8,60	3,23

Ast.fas	0,36	0,9	0,32	35,48	0,62	31,841	0,5564		9,22	14,09
Poe.ret	0,15	0,22	0,03	7,66	0,09	1,65	0,0194		0,48	0,49
Cic.ara	26,64	0,09	2,46	249,43	0,7	23,024	0,0646		6,67	1,64
Hyp.nig	17,79	0,03	0,46	310,66	0,61	7,966	0,0156		2,31	0,39
Rin.sp	4,73	0,05	0,22	92,38	0,33	4,264	0,0152		1,23	0,38
Asp.poe	0,85	0,04	0,03	11,34	0,15	0,407	0,0054		0,12	0,14
Hop.mal	46,75	0,07	3,12	686,87	1,34	45,791	0,0893		13,26	2,26
Cha.zeb	3,88	0,08	0,32	57,49	0,32	4,717	0,0263		1,37	0,67
Hyp.eric	39,45	0,03	1,01	508,63	1,57	13,042	0,0403		3,78	1,02

REFERÊNCIAS

ATKINSON, C. L.; VAUGHN, C. C. Biogeochemical hotspots: Temporal and spatial scaling of the impact of freshwater mussels on ecosystem function. **Freshwater Biology**, v. 60, n. 3, p. 563–574, 2015.

BENSTEAD, J. P. et al. Biotic and abiotic controls on the ecosystem significance of consumer excretion in two contrasting tropical streams. **Freshwater Biology**, v. 55, n. 10, p. 2047–2061, 2010.

BÖHNER, J.; SELIGE, T.; RINGELER, A. Image segmentation using representativeness analysis and region growing. – In: Böhner, J.; McCloy, K.R. & J. Strobl (Eds.). **Göttinger Geographische Abhandlungen**, v. 115, p. 29–38, 2006.

CASATTI, L. et al. Stream fish, water and habitat quality in a pasture dominated basin, southeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 66, n. 2b, p. 681–696, 2006.

CONRAD, O. et al. System for Automated Geoscientific Analyses (SAGA) v. 2.1.4. **Geoscientific Model Development Discussions**, v. 8, n. 2, p. 2271–2312, 2015.

F.O'CALLAGHAN, J.; M.MARK, D. The extraction of drainage networks from digital elevation data. **Computer Vision, Graphics and Image Processing**, v. 28, p. 323–344, 1984.

FRICKE, R., ESCHMEYER, W. N., R. VAN DER L. (EDS). **Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references**. Disponível em: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Acesso em: 5 fev. 2020.

LOBÓN-CERVIÀ, J. Dinamica de poblaciones de peces en rios: pesca eléctrica y métodos de capturas sucessivas en la estima de abundancias. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, 156 p. (Monografia). 1991.

MARTÍ, E. & SABATER, F. Retención de nutrientes en ecosistemas fluviales. In: Conceptos y técnicas en ecologia fluvial. Elosegi, Arturo & Sabater, Sergi. Funcación BBVA. 2009.

MCINTYRE, P. B. . et al. Fish Distributions and Nutrient Cycling in Streams: Can Fish Create Biogeochemical Hotspots. **Ecology**, v. 89, n. 8, p. 2335–2346, 2008.

MOORE, R. D. D. Construction of a Mariotte Bottle for Constant-rate Tracer Injection into Small Streams. **Streamline: Watershed Management Bulletin**, v. 8, n. 193, p. 15–16, 2004.

MURPHY, J. & RILEY, J. A modified single solution method for determination of phosphate in natural waters. **Analytica Chimica Acta**, v. 27, p. 31–36, 1962.

SEBER, G. A. . The estimation of animal abundance and related parameters. Griffin Co., London. 1982.

SMALL, G. E. et al. Role of the fish astyanax aeneus (Characidae) as a keystone nutrient recycler in low-nutrient neotropical streams. **Ecology**, v. 92, n. 2, p. 386–397, 2011.

SOLORZANO, L. Determination of ammonia in natural waters by the phenol-hypoclorite method. **Limnology & Oceanography**, v. 14, n. 5, p. 799–801, 1969.

WANG, L. & LIU, H. An efficient method for identifying and filling surface depressions in digital elevation models for hydrologic analysis and modelling. **International Journal of Geographical Information Science**, v. 20, n. 2, p. 193–213, 2006.

WEATHERBUM, M. W. Phenol-hypoclorite reaction for determination of ammonia. **Analytical Chemistry**, v. 39, n. 8, 1967.

WEBSTER, H.M. & VALETT, J. R. Solute dynamics.En F.R. Hauer, y G.A. Lamberti, eds. Methods in stream ecology. San Diego: Academic Press. p. 169–185, 2006.

WORKSHOP, S. S. Concepts and Methods for Assessing Solute Dynamics in Stream Ecosystems. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 9, n. 2, p. 95–119, 1990.

ZIPPIN, C. The removal method of population estimation. **Journal of Wildlife Management**, v. 2, n. 1, p. 82–90, 1958.

CAPÍTULO III

PEIXIXI

Introdução

Com o intuito de contribuir para a divulgação científica, elaboramos um jogo de tabuleiro a partir do conhecimento gerado por meio desta pesquisa, buscando evidenciar a importância dos peixes de riachos para a manutenção dos ecossistemas aquáticos por meio da ciclagem de nutrientes. A ideia inicial deste projeto era transformar o conhecimento produzido de forma sistemática e científica em algo lúdico e que, portanto, pudesse atingir distintos públicos. Dessa forma, nosso maior interesse era que o produto intelectual gerado nesta tese pudesse ser levado para a sociedade e não se restringisse ao meio acadêmico, e por isso investimos nessa ferramenta de extensão. Traduzir a linguagem científica em algo acessível pode contribuir para a divulgação científica e estimular jovens e adultos a despertar o interesse pela ciência.

O conhecimento empírico adquirido ao longo de 16 anos como professor da Rede Pública na Educação Básica, demonstrou a carência da ludicidade nestes ambientes, despertando o interesse em contribuir para modificar este quadro. As formas tradicionais de ensino podem não ser a via mais apropriada para promover o conhecimento científico e gerar mudanças de comportamento. Tratar de assuntos complexos por meio de uma linguagem inspiradora e própria do público jovem pode ajudá-los a internalizar o conhecimento científico e gerar novas atitudes e comportamentos (FOSTER, 2008; VERUTES; ROSENTHAL, 2014; ZAVAL; CORNWELL, 2017).

O jogo de tabuleiro, por apresentar diversos elementos lúdicos, pode facilitar o processo de ensino-aprendizagem e tornar-se um aliado durante as aulas e/ou em momentos de descontração. Quando o professor insere em suas aulas abordagens lúdicas, a aprendizagem se torna mais fluida e simples, principalmente quando esta abordagem se aproxima de uma brincadeira e/ou diversão (ZAVAL; CORNWELL, 2017). Além de contribuir para o desenvolvimento intelectual, o jogo permite a interação social e facilita a aprendizagem por meio da contextualização das informações segundo a experiência pessoal e o conhecimento de cada indivíduo (FOSTER, 2008; ZAVAL; CORNWELL, 2017). Neste contexto, o jogo insere-

se como uma proposta pedagógica que pode ser usada dentro ou fora do ambiente escolar (FOSTER, 2008; XU et al., 2011; KAUFMAN; FLANAGAN, 2016).

Elaboramos o jogo a partir da estrutura conceitual dos jogos *Myrmes* e *Poseidon's Kingdom*. O jogo *Myrmes* foi criado pelo designer Yoann Levet e pelo artista Arnaud Demaegd e publicado em 2012 pelas editoras Asmodee, Asterion Press, Ystari Games e Rio Grande Games. Em *Myrmes*, os jogadores controlam colônias de formigas que são usadas para explorar a terra, coletar alimentos, lutar com outras formigas e realizar os pedidos da Rainha. Para isso, os jogadores utilizam um tabuleiro em que as formigas serão capazes de adquirir recursos e utilizá-los para liberar novas peças e habilidades para o formigueiro. Neste jogo existe uma pequena disputa de território representada pelo rastro de feromônios liberado ao longo do caminho. Os espaços percorridos por essas formigas bloqueiam a passagem de outro jogador e garante recursos exclusivos, o que incentiva cada jogador a ampliar o seu território. O jogo procura retratar de forma lúdica as características e funções ecológicas desempenhadas pelas formigas.

O Jogo *Poseidon's Kingdom* foi criado pelos designers Fraser Lamont e Gordon Lamont e pelos artistas Judith Lamon e Dann May e foi publicado em 2011 pela Fragor Games e Game Salute. Este jogo simula uma aventura enfrentada por um grupo de animais marinhos ao tentarem recuperar o tridente de Poseidon e encontrarem seus amigos capturados pelo Kraken. Ao se aventurarem pelas águas profundas do oceano os pequenos animais precisam se desvencilhar das constantes investidas do tubarão. Apesar de não apresentar uma ideia conceitual pautada em elementos científicos, o jogo possui uma mecânica para o lançamento de dados que simula o movimento das ondas do mar.

Na elaboração do nosso jogo, a exemplo do que foi realizado na construção do jogo *Myrmes*, trouxemos elementos conceituais ao evidenciarmos a função exercida pela comunidade de peixes em um riacho. Pensamos na possibilidade de criar um jogo que pudesse contemplar diferentes aspectos morfológicos, alimentares e comportamentais dos peixes (p. ex., diversidade funcional) inseridos em um ambiente natural, apresentando as interações entre eles. Procuramos evidenciar as interações tróficas entre as espécies, a busca por território e alimento, assim como destacar os efeitos das constantes ameaças que esses organismos sofrem no ambiente natural. Da mesma forma, nos inspiramos na mecânica utilizada no jogo *Poseidon's Kingdom* que simula o movimento da água durante o lançamento dos dados. Em nosso jogo, esse movimento ocorre em uma plataforma que simula uma cachoeira. Os dados representam o movimento dos peixes e a entrada de detritos na água. Usamos uma mecânica similar para simular a entrada de insetos terrestres e frutos no ambiente aquático, oriundos da mata ripária.

Retratamos no jogo, o papel funcional dos peixes como cicladores de nutrientes no ambiente aquático. Os peixes desempenham esse papel principalmente a partir da excreção da urina (tratada ao longo do jogo por "xixi"). Daí surgiu o nome do jogo, ***Peixixi***! Entre os inúmeros papeis que os peixes desempenham no ambiente aquático, a excreção é uma das mais importantes, mas é dificilmente mencionada ou reconhecida pelo público não acadêmico. Aliás! Você já parou para pensar que os peixes fazem xixi? Já se perguntou porque o xixi é tão importante, particularmente nos ambientes aquáticos? Muitas vezes quando pensamos em serviços ecossistêmicos realizados pelos peixes rapidamente lembramos daquele peixe que pode ser utilizado como alimento. Mas e aquele peixinho encontrado em riachos de cabeceira? Qual a sua importância para o riacho?

Os peixes de riachos apresentam uma importante contribuição para a ciclagem de nutrientes nos ambientes aquáticos. Por meio da excreção, esses organismos liberam nutrientes essenciais, como nitrogênio (N) e fósforo (P), que são utilizados pelos produtores primários e desta forma contribuem para a manutenção das teias tróficas. A excreção dos peixes pode ser diretamente relacionada ao seu tamanho (peso) e à sua dieta. De modo geral, peixes maiores excretam mais nutrientes que peixes e, quando abundantes, podem liberar uma maior quantidade de nutrientes por área de excreção (VANNI, 2002; MCINTYRE et al., 2008; SMALL et al., 2011).

A comunidade de peixes de riachos pode apresentar características bastante variáveis. Assim, podemos encontrar espécies com diferentes guildas tróficas com variação no uso do hábitat e na morfologia. Essas espécies podem explorar o hábitat de maneira particular e consumir itens alimentares específicos, como algas, detritos/perifíton, insetos, frutos e peixes. Essa ampla variação na dieta pode refletir nas taxas de excreção. De maneira geral, peixes que consumem recursos alóctones (insetos terrestres) tendem a excretar mais nutrientes. Essa relação evidencia o importante papel da mata ripária para a manutenção dos ecossistemas aquáticos.

Além disso, o ambiente natural pode apresentar ameaças às espécies de peixes, o que pode refletir diretamente na contribuição da ciclagem de nutrientes nos riachos. Essas ameaças podem ser naturais, como a presença de predadores (peixes piscívoros, aves e serpentes) ou antrópicas, como a presença do homem e a introdução de espécies de peixes não nativas (exóticas). Ao serem removidos do ambiente, quer seja pelas ameaças naturais ou antrópicas, os peixes deixam de contribuir para a ciclagem de nutrientes. Por outro lado, as espécies exóticas (e.g. o bem conhecido lebiste, *Poecilia reticulata*) podem apresentar uma excreção desproporcional em relação às espécies nativas, interferindo na ciclagem de nutrientes.

Dessa forma, nosso objetivo foi elaborar um jogo que pudesse contemplar a importância dos peixes de riachos para a manutenção dos ecossistemas aquáticos por meio da ciclagem de nutrientes. Procuramos utilizar uma linguagem visual atrativa para que os jogadores possam se envolver com a dinâmica apresentada no jogo (Apêndice). Por meio das estratégias estabelecidas no jogo, os participantes serão capazes de reconhecer as intrínsecas relações entre cada um dos componentes ambientados no meio aquático e terrestre. E principalmente perceber que esses ambientes estão intimamente relacionados.

Além de evidenciar a diversidade de espécies de peixes existentes nos riachos, o jogo contempla importantes conceitos ecológicos. São envolvidos no jogo os conceitos como ciclagem de nutrientes, interações tróficas entre as espécies (relações entre predadores e presas), guildas tróficas e as funções ecossistêmicas realizadas pelos peixes. Retratamos ainda, a importância da mata ripária como fonte de recursos alóctones e os efeitos da introdução de espécies invasoras e da remoção de espécies por meio da pesca.

Ao correlacionar todos esses conceitos, esperamos que os participantes compreendam de forma mais ampla a importância dos peixes de riachos para o ecossistema, e, sobretudo a necessidade de preservar esses ambientes naturais. Normalmente os riachos, particularmente os de cabeceira, por abrigarem espécies de pequeno porte e de pouco interesse econômico, são negligenciados em relação às suas funções e serviços ecossistêmicos. No entanto, esses locais abrigam uma fauna diversa e abundante com uma grande diversidade funcional, o que contribui para a manutenção das teias tróficas locais e consequentemente de teias tróficas a jusante, por meio do transporte de nutrientes e da migração de espécies.

Agora, cabe aos jogadores, escolher sua comunidade de peixes, cumprir os objetivos do jogo e aumentar sua área de excreção. Para isso, terão que definir a melhor estratégia e se desvencilhar das ameaças que aparecerão pelo caminho.

Descrição do jogo

Em ***Peixixi*** os jogadores controlam uma comunidade de peixes para explorar o riacho em busca de alimentos, se desvencilhar das ameaças que surgem pelo caminho, além de ajudar o ambiente por meio da excreção. Ao explorar o ambiente... Oops! Os peixes podem fazer xixi e aumentar a sua área de excreção (deixando rastros por onde passarem). O xixi liberado pelos peixes pode contribuir para o crescimento das algas (produtores primários) e favorecer a

diversidade de espécies. Mas cuidado! Há muitas ameaças à espreita! Elas podem minar sua missão. Por isso, fique atento e desenvolva a melhor estratégia para garantir a sobrevivência e o melhor desempenho ecológico da sua comunidade! Os peixes precisam explorar os diversos ambientes para cumprir os objetivos, marcarem pontos e provar que podem contribuir para a ciclagem de nutrientes do riacho. A cada rodada, novos objetivos surgirão e isso vai testar a habilidade de cada jogador em escolher a melhor estratégia para conseguir atingi-los.

Cada peixe apresenta um conjunto de características particulares, como preferência alimentar, agilidade na locomoção e tamanho. E esta última interfere diretamente na taxa de metabolismo (o quanto ele consegue digerir) e consequentemente, na quantidade de nutrientes que consegue excretar. Essas características definirão grande parte das ações dos jogadores. Caberá ao jogador, escolher o melhor alimento para aquela espécie, acompanhar a pontuação dos dados adquiridos e definir a melhor ação a fazer no momento (nadar, alimentar ou excretar). Portanto, o jogador deverá ser perspicaz quando escolher qual espécie utilizar.

O jogo possui um tabuleiro compartilhado que simula um ecossistema natural (Figura 1 e 2) baseado na paisagem da Serra dos Pireneus, uma área de conservação situada no Brasil Central, entre os municípios de Pirenópolis, Cocalzinho de Goiás e Corumbá de Goiás. Neste projeto, procuramos evidenciar a diversidade de espécies e o papel dos peixes na ciclagem de nutrientes no ecossistema aquático. Evidenciamos algumas das maravilhas naturais mais impressionantes desta área, as cachoeiras e os riachos com águas cristalinas. O ambiente do jogo mostra a paisagem de um riacho com a presença de cachoeira, com fundo (substrato) rochoso e com presença de algas e vegetação ao longo das margens (mata ripária). O jogo simula o movimento da água nas áreas de correnteza e a entrada de alimentos de origem alóctone (terrestres), como frutos e insetos, no riacho. A cada rodada, os peixes podem se mover ao longo do riacho para explorar os recursos alimentares, afugentarem-se das ameaças (peixes piscívoros, cobra e pescador) e claro, aumentar sua área de excreção. Por isso, fique atento e se alimente bastante para liberar muitos nutrientes, ou seja, muito xixi. Vence aquele jogador que cumprir mais objetivos e acumular mais pontos ao final das rodadas!

Figura 1. Imagem ilustrativa do jogo e seus componentes. Créditos: TBM e RGN.

Figura 2. Fotos do protótipo do jogo. Créditos: RJM e FJP.

Referências

FOSTER, A. Games and motivation to learn science: Personal identity, applicability, relevance and meaningfulness. **Journal of Interactive Learning Research**, v. 19, n. 4, p. 597–614, 2008.

KAUFMAN, G. & FLANAGAN, M. Playing the System: Comparing the Efficacy and Impact of Digital and Non-Digital Versions of a Collaborative Strategy Game**. In Proceedings of 1st International Joint Conference of DiGRA and FDG. Dundee, Scotland.** 2016

MCINTYRE, P. B. . et al. Fish Distributions and Nutrient Cycling in Streams: Can Fish Create Biogeochemical Hotspots. **Ecology**, v. 89, n. 8, p. 2335–2346, 2008.

SMALL, G. E. et al. Role of the fish astyanax aeneus (Characidae) as a keystone nutrient recycler in low-nutrient neotropical streams. **Ecology**, v. 92, n. 2, p. 386–397, 2011.

VANNI, M. J. Nutrient Cycling by Animals in Freshwater Ecosystems. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, n. 1, p. 341–370, 2002.

VERUTES, G. M.; ROSENTHAL, A. Research article: Using simulation games to teach ecosystem service synergies and trade-offs. **Environmental Practice**, v. 16, n. 3, p. 194–204, 2014.

XU, Y., BARBA, E., RADU, I., GANDY, M., MACINTYRE, B. **Chores are fun: understanding social play in board games for digital tabletop game design. In Proceedings of the 2011 DiGRA International Conference: Think Design Play. Utrecht.** 2011

ZAVAL, L.; CORNWELL, J. F. M. Effective education and communication strategies to promote environmental engagement. **European Journal of Education**, v. 52, n. 4, p. 477–486, 2017.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Nessa tese avaliamos o papel dos peixes como cicladores de nutrientes em riachos neotropicais considerando duas escalas, individual (Capítulo I) e ecossistêmica (Capítulo II). No primeiro capítulo, mostramos que a variação nas taxas individuais de excreção pode ser melhor explicada pelos fatores intrínsecos, o que evidencia o papel da identidade do tamanho corporal e da identidade das espécies nos processos metabólicos. Mostramos que a excreção das espécies possui um forte componente filogenético, uma relação ainda não explorada por outros artigos. A importância do parentesco filogenético sobre a excreção pode embasar a predição das taxas de excreção de outras espécies filogeneticamente próximas ainda não estudadas. Como esperado pela Teoria Metabólica, o peso foi um importante preditor das taxas de excreção. A dieta teve um efeito marginal, provavelmente em função da grande variabilidade individual e da interação com outras variáveis (e.g. assimilação, fisiologia). Os fatores extrínsecos parecem não ter um efeito direto, quando analisado numa perspectiva individual. Dessa forma, sob esta ótica, a excreção individual pode ser menos dependente das características ambientais dos locais em que as espécies estão inseridas, o que permitiria a extrapolação das estimativas das taxas de excreção para outras comunidades.

No segundo capítulo, mostramos que os peixes contribuem de forma expressiva para a ciclagem de nutrientes dos riachos do Cerrado. Essa contribuição é ainda mais importante em riachos mais conservados e oligotróficos, onde os peixes excedem a demanda por nutrientes do ambiente. Os pequenos lambaris (tetras), insetívoros alóctones são dominantes nesses riachos e são responsáveis pela maior parte dos nutrientes excretados pela comunidade. Em alguns casos, uma única espécie supre mais do que a demanda do riacho. Entretanto, o aumento da demanda de nutrientes nos riachos mais degradados não é suprido pela comunidade de peixes, cuja contribuição dos insetívoros alóctones é complementada por outros grupos tróficos. Ao mudarmos a escala, as inter-relações e os diversos fatores que interagem no ecossistema podem afetar a contribuição das comunidades nos ecossistemas aquáticos. Neste cenário, percebemos que o contexto ambiental em que as espécies estão inseridas passa ser um importante para avaliar a contribuição das espécies. Isso demonstra que os mecanismos envolvidos no controle da excreção são dependentes da escala.

Os peixes podem contribuir não apenas localmente, mas o *pool* de nutrientes liberados por meio da excreção pode atingir áreas a jusante em função da vazão dos riachos. Assim, apesar dos riachos de cabeceira abrigarem, em sua maioria, espécies de pequeno porte, e que, portanto, não são utilizadas comercialmente, a excreção liberada por essas espécies pode

contribuir para ciclagem de nutrientes em locais que abrigam espécies de maior porte, e, portanto, de maior interesse econômico. Os nutrientes que alcançam essas áreas podem contribuir para a manutenção e favorecimento de toda a teia trófica.

Embora esse trabalho tenha sido um passo inicial para entendermos o papel dos peixes de riachos neotropicais para a ciclagem de nutrientes, acreditamos que os resultados são importantes para compreendermos e resgatar valor cultural e dos serviços e funções ecossistêmicas prestadas pelos peixes e pelos riachos de cabeceira. Nesse aspecto, consideramos importante implantar estratégias para gestão e preservação dessas áreas tendo em vista o seu importante papel ecológico. A perda de espécies, mais precisamente daquelas que desempenham uma importante função ecossistêmica pode incorrer num grande efeito sobre os processos ecossistêmicos, particularmente em ambientes oligotróficos. Dependendo do grau de antropização dos riachos, pode propiciar uma homogeneização biótica, o que pode reduzir a diversidade de espécies e os processos ecossistêmicos (LÉVÊQUE et al., 2008).

Como as espécies possuem características muito peculiares que as tornam importantes para a ciclagem de nutrientes, é improvável que as espécies restantes compensem a ciclagem de nutrientes após a remoção de uma espécie do ambiente. Assim, alterações na composição das espécies e na composição funcional da comunidade dos ambientes aquáticos, por meio de remoções ou introdução de espécies exóticas, podem alterar as taxas de ciclagem de nutrientes e afetar o funcionamento do ecossistema (MCINTYRE et al., 2007). No entanto, futuros trabalhos são necessários para elucidar ainda mais como as mudanças nas comunidades aquáticas podem afetar o fluxo de nutrientes nos ecossistemas tropicais.

Por fim, é importante destacar a relevância da Área de Proteção Ambiental dos Pirineus, utilizada como modelo nesse estudo. Essa região ainda possui muitos ambientes preservados, incluindo o registro de uma espécie nova, com alta importância no processo de excreção. Desta forma, os resultados deste estudo sugerem que muitas outras regiões de cabeceiras preservadas, mas ainda não estudadas, podem apresentar padrões semelhantes aos aqui observados. Isso destaca o papel das áreas de proteção para manutenção dos padrões de ciclagem de nutrientes e todos os serviços ecossistêmicos adjacentes a esse processo.

Referências

LÉVÊQUE, C. et al. Global diversity of fish (Pisces) in freshwater. **Hydrobiologia**, v. 595, n. 1, p. 545–567, 2008.

MCINTYRE, P. B. et al. Fish extinctions alter nutrient recycling in tropical freshwaters. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 11, p. 4461–4466, 2007.

APÊNDICE

MANUAL DO JOGO PEIXIXI

Peixixi!

Ficha de Descrição do Jogo

Número de jogadores: 2 - 4 jogadores

Duração do jogo: 45 - 80 minutos

Idade sugerida: 12+

Dificuldade: 2 dificuldades: Jogo Básico (Modo Peixe Pequeno) e Jogo Avançado (Modo Peixe Grande)

Criação original e supervisão de conteúdo: Ronny José de Morais

Game designer e Designer gráfico: Thiago Bastos - Tintreiro

Ilustrador: Renato Galhardo Neto

Playtesters: Ronny José de Morais, Francisco José Pereira e Renato Galhardo Neto

O jogo é baseado na Tese de Doutorado de Ronny José de Morais do PPG Recursos Naturais do Cerrado – UEG/Orientador: Dr. Fabrício Barreto Teresa.

"ATENÇÃO! NÃO RECOMENDÁVEL PARA CRIANÇAS MENORES DE 8 ANOS POR CONTER PEÇAS PEQUENAS"

Componentes

56 Dados D6
(16 azuis, 14 verdes, 11 vermelhos, 8 amarelos e 6 roxos)

49 Cartas
(16 espécies de peixes, 10 de ameaças e 23 de objetivos)

16 Bases
(4 marrons, 3 azuis, 3 verdes, 3 vermelhos e 3 amarelos)

13 Fichas de descanso

2 Dados D4

100 Cubos
(20 marrons, 20 azuis, 20 verdes, 20 vermelhos e 20 amarelos)

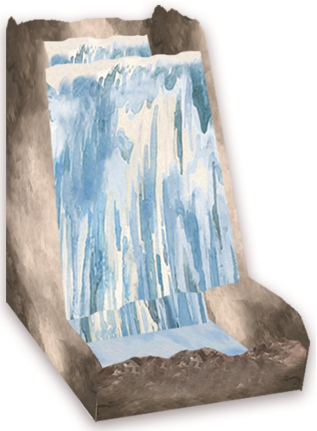
24 Fichas de personagem
(16 espécies de peixe e 8 com as ameaças)

1 Ficha para indicar o Primeiro Jogador

1 Tabuleiro

1 Sacola de tecido para armazenar os dados

01 Torre de lançamento de dados representando uma rocha (componente extra)



01 Torre de lançamento de dados representando uma cachoeira (componente extra)

02 Torres de lançamento de dados representando árvores (componentes extras)

Preparação

Preparação

1. Abra o tabuleiro e coloque-o no centro da mesa.
2. Embaralhe o deck de cartas de *Ameaças* e reserve os dados D4 próximos a ela.
3. Coloque todos os dados D6 dentro da *Sacola de tecido*.
4. Embaralhe o deck de cartas de *Objetivos* e abra 4 cartas próximas a ele.
5. Defina a sua comunidade de peixes! Para isso cada jogador deverá selecionar um grupo de 3 espécies de peixes seguindo o *Modo Peixe Pequeno* ou *Peixe Grande.*
6. Cada jogador deve escolher uma cor e selecionar os itens referentes à cor escolhida: 3 bases e todos os cubos.
7. Cada jogador deve selecionar 3 *Fichas de Descanso.*
8. Como sugestão, entregue a Ficha de Primeiro Jogador ao último jogador a visitar um riacho. Assim, ele terá a oportunidade de conhecer um pouco mais sobre a ecologia desse ambiente natural.

Preparação

Modo Peixe Pequeno

Iniciantes!

Neste modo, cada jogador poderá selecionar sua comunidade. Para isso, disponha todas as cartas de peixes sobre a mesa, separadas de acordo com o Nível (1, 2 e 3), como mostrado abaixo. Cada jogador deverá selecionar três espécies, uma de cada nível, para formar sua comunidade.
Caberá ao Primeiro Jogador iniciar a seleção das espécies, e em sentido horário, os demais jogadores farão a seleção.

Obs: Neste modo, a espécies de peixe de Nível 4 não pode ser selecionada!!!

Peixe de Nível 1

Peixe de Nível 2

Peixe de Nível 3

Modo Peixe Grande

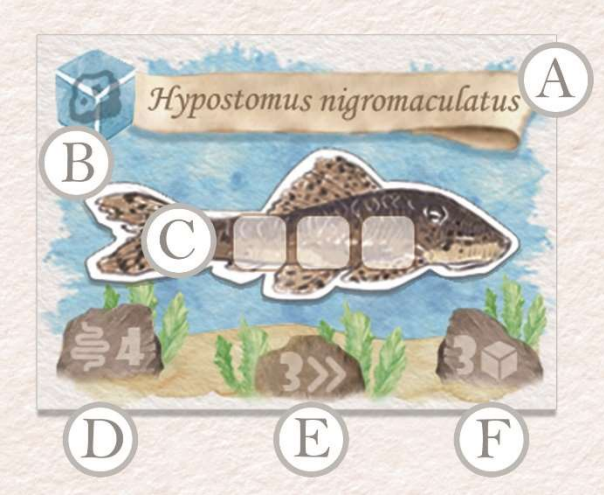
Avançado!

Neste modo, o *Primeiro Jogador* deve embaralhar todas as cartas de espécies de peixes e entregar 4 cartas fechadas para cada jogador. Em sentido horário, cada jogador deverá selecionar 1 carta de sua preferência e transferir o restante das cartas para o próximo jogador. O ciclo se repete até que todos os jogadores tenham selecionado 3 espécies de peixes, formando sua comunidade.

Peixe de nível 4

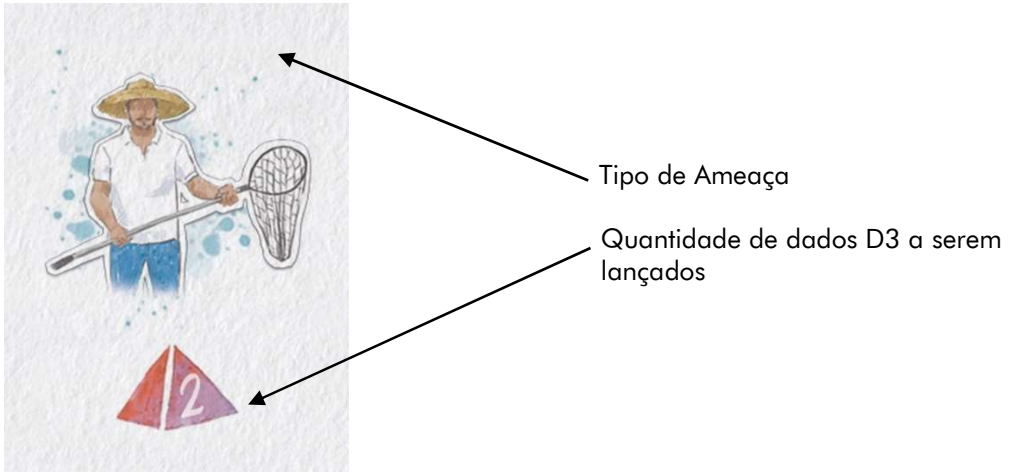
Cartas

Peixes

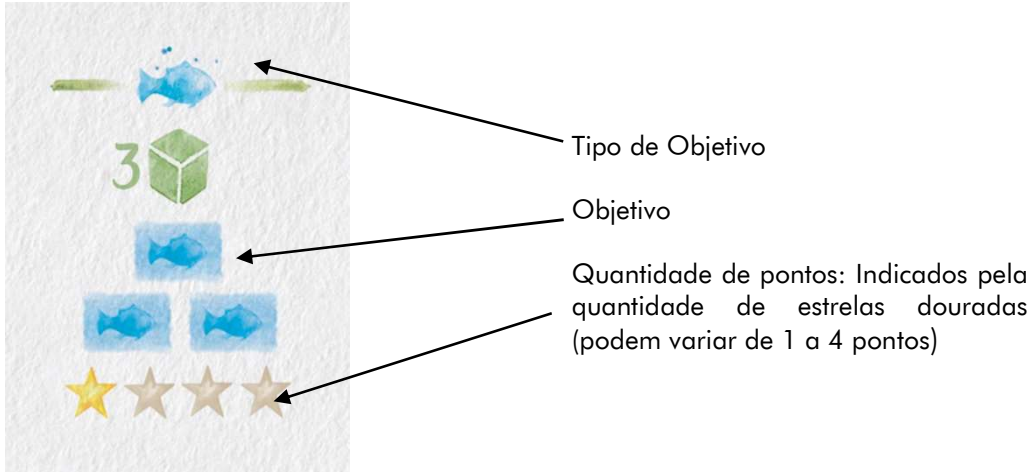


A. **Nome científico da Espécie de peixe**
B. **Dieta:** Representa o item alimentar de maior preferência pela espécie
C. **Nível do peixe:** Capacidade de alimentação dos peixes, representada pela quantidade de recursos alimentares (dados D6) que a espécie pode consumir.
D. **Nível de Assimilação:** Representa a quantidade de nutrientes assimilados após a digestão.
E. **Agilidade:** Representa a mobilidade do peixe no ambiente. O número indica a quantidade de casas que o peixe poderá se movimentar.
F. **Excreção (Xixi):** Representa a quantidade de nutrientes que a espécie pode excretar. Os nutrientes excretados são representados pelos cubos que serão dispostos no tabuleiro.

Ameaças



Objetivos



Dieta

Os recursos alimentares (dados D6) disponíveis para os peixes são representados por cinco cores:

Detritos

Algas

Insetos Terrestres

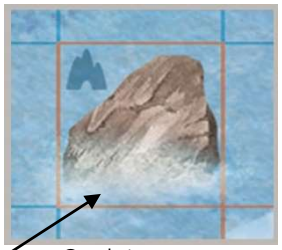
Frutas

Peixes

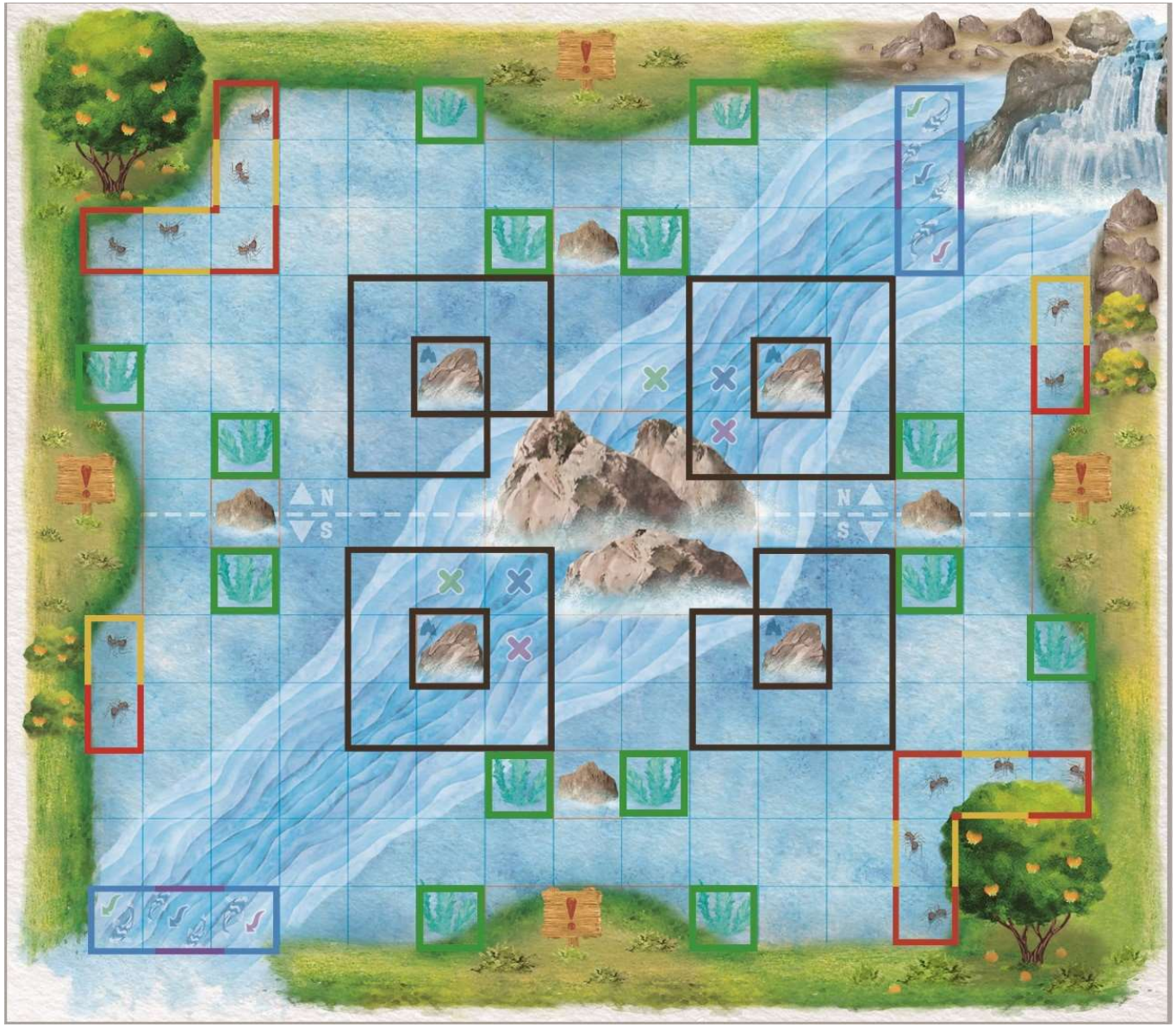
Cada dado deve ser colocado em suas respectivas opções de espaço, como demonstrado na próxima página.
Os dados correspondentes às algas devem ser inseridos nos espaços verdes representados pela imagem de uma alga.
Os dados correspondentes às frutas e insetos devem ser dispostos nos espaços definidos em amarelo e vermelho, respectivamente. Esses espaços estão localizados próximos à mata ripária (representada pelas árvores), indicando que esses itens são origem alóctone.
Os dados correspondentes aos peixes e detritos devem ser dispostos nos espaços definidos pelas cores roxa e azul, respectivamente. Percebam que esses espaços estão na área demarcada pela correnteza do riacho, indicando que os detritos podem ser levados pelo fluxo de água e ao contrário dos detritos, os peixes podem seguir em ambos os sentidos (indicado pelas setas brancas em ambos os sentidos), representando a migração natural desses organismos no ambiente aquático.

Surgimento dos Peixes

Os peixes de riachos procuram se abrigar entre rochas, troncos, raízes submersas e vegetação aquática. Esses abrigos são representados pelas rochas dispostas no centro do tabuleiro.
Assim, os peixes representados pela comunidade de cada jogador, só podem surgir nos locais (abrigos) devidamente sinalizados no tabuleiro, conforme ilustrado na próxima página.

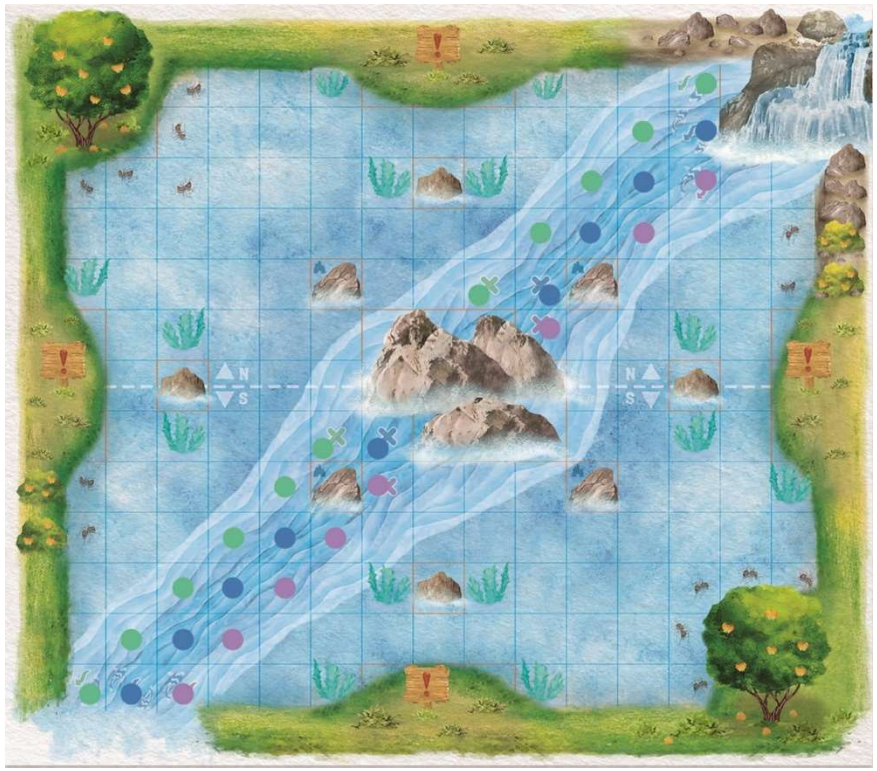

Os abrigos são representados pelo ícone localizado ao lado das rochas, no centro do tabuleiro.

Indicação do posicionamento dos dados de recursos alimentares e dos locais destinados ao surgimento dos peixes



	Dados Azuis e Roxos
	Dados Amarelos e Vermelhos
	Dados Verdes
	Surgimento dos Peixes
	Linha branca tracejada: divisão do tabuleiro em porção Norte (superior) e Sul (inferior)

Correnteza

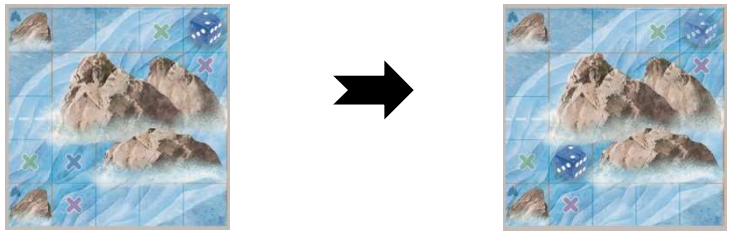


Colocação dos Dados: O jogador irá escolher um dos espaços sinalizados com peixes, que se encontram ao lado das setas de fluxo dos corredores , que esteja vazio e disponível, se possível, de acordo com a porção do tabuleiro que escolheu (Norte ou Sul), para assim posicionar os dados azuis ou roxos.

Ícone que sinaliza os espaços de locação dos dados azuis e roxos.

Espaço final da correnteza

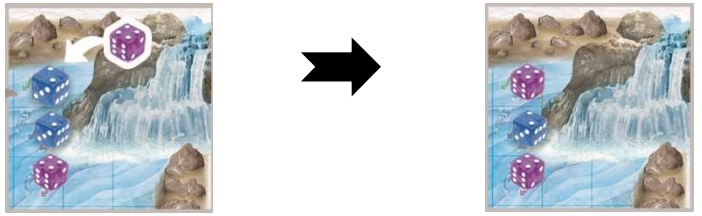
A correnteza simulará o fluxo constante dos detritos (dados azuis) e a movimentação dos peixes pelas correntezas (dados roxos).
A correnteza possui 03 corredores, o verde, o azul e o roxo, nos quais os dados poderão entrar e não haverá transição com os demais corredores, ou seja, os movimentos sempre seguirão o mesmo corredor.
Os dados irão movimentar-se por uma linha imaginária, traçada pelas setas próximas a cachoeira até o fim do tabuleiro, na ponta oposta.
Espaços Proibidos deverão ser pulados durante o movimento dos dados.
Quando um dado chegar em um espaço com um X, antes da rocha, deverá pular a rocha e continuar no mesmo corredor em que estava após a rocha, saindo no X após a rocha.



No exemplo acima vemos um dado movimentando-se a pulando a rocha

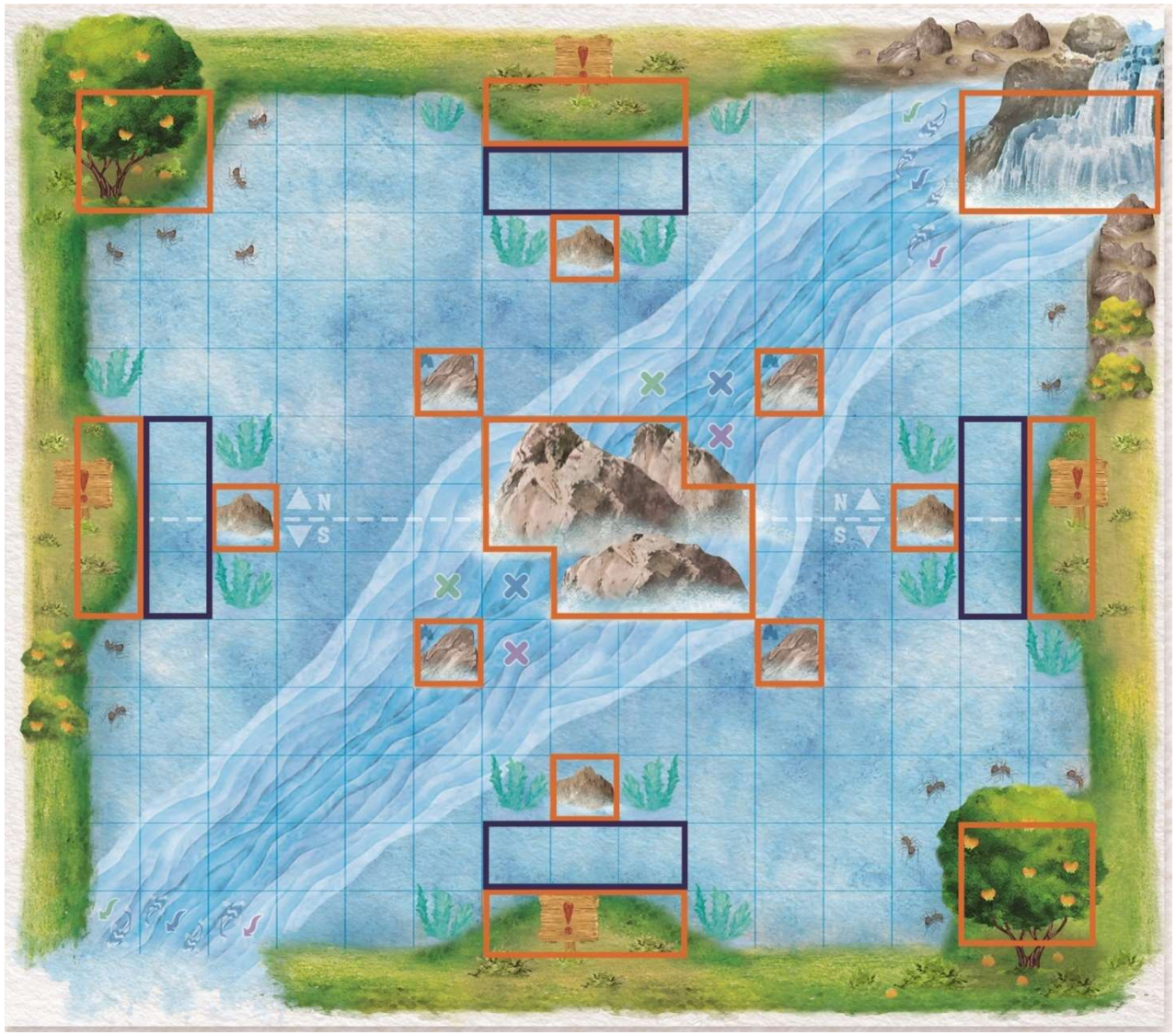
Movimento dos Dados: Se todos os espaços destinados a colocação dos dados roxos e azuis estiverem ocupados, pode-se colocar num espaço já ocupado. Nesta situação o dado que se encontra neste espaço irá movimentar-se pelo corredor em que se encontra de acordo com o número de casas indicadas na face superior do dado.
Durante a Renovação todos os dados que estiverem nos pontos de colocação desses dados irão movimentar-se de acordo com o valor indicado na face superior dos dados.
Os dados azuis (detritos) deslocam-se sempre no sentido indicado pelas setas, já os roxos (peixes) sobem ou descem de acordo com a escolha do primeiro jogador.

Dados que ultrapassam o último espaço da correnteza, são descartados.



No exemplo acima o dado roxo entrará no lugar do dado azul, portanto o dado azul movimenta 02 casas pelo corredor verde o dado roxo entra em seu lugar

Indicação dos espaços proibidos e do surgimento das ameaças



	Espaços Proibidos: Os peixes e as *ameaças* não podem transitar por esses espaços, pois essas áreas não correspondem ao ambiente úmido.
	Surgimento das Ameaças: Os locais destinados ao surgimento das *ameaças* são formados por 3 espaços. O jogador deverá escolher um deles para posicionar a ameaça escolhida, exceto a cobra, que ocupará os 03 espaços.

Atenção!
Cada espaço comportará no máximo:
01 peixe, 02 dados de recursos e 01 dado de excreção

Ações

Uma rodada é constituída por 3 turnos para cada jogador. Em cada turno, o jogador deve usar apenas 1 dos seus peixes, com o qual pode executar 3 ações.
Ao longo do manual o jogador vai perceber que haverá 7 ações possíveis: nadar, alimentar, excretar, afugentar espécies de peixes, acionar uma ameaça, surgir e completar o objetivo. No entanto, apenas as 5 primeiras ações são contabilizadas entre as 3 ações realizadas pelos peixes. As duas últimas, são ações livres e podem ser usadas a qualquer momento, desde que dentro do turno do jogador.
Ao finalizar um turno (realizar três ações) com o peixe, o jogador deverá colocar uma *Ficha de descanso* sobre ele para indicar que esta espécie já foi utilizada. Portanto, em cada turno o jogador deve utilizar um peixe diferente. Ao final dos três turnos, as três espécies devem ter sido utilizadas.
O jogador poderá repetir todas as ações durante o seu turno, exceto acionar uma ameaça. Esta ação só poderá ser utilizada uma vez por turno.

Ações dos Peixes

a) Nadar

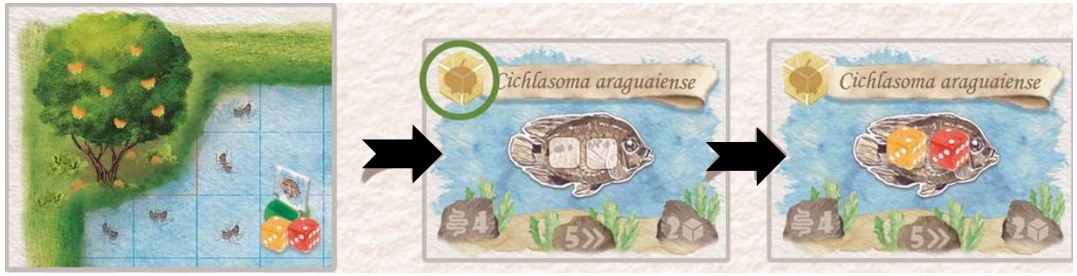
Os peixes podem nadar em qualquer direção de acordo com a quantidade de casas indicadas em sua *Agilidade*. Exemplo: A espécie ilustrada ao lado pode mover-se por 3 casas.

Observação: Os peixes não podem se mover pelas casas ocupadas por outros peixes, ameaças ou espaços proibidos.

b) Alimentar

Os peixes podem ingerir qualquer um dos recursos alimentares disponíveis. Mas caso o peixe consiga ingerir um item de sua preferência alimentar (ícone no canto superior esquerdo de cada carta) receberá um bônus (+ 1) que será somado à quantidade de itens ingeridos, o qual será somado à quantidade de casas que irá se mover na ação de excreção, conforme explicado na próxima página.

Se o peixe escolhido se encontra em um espaço já ocupado com dados (recursos alimentares), o jogador poderá utilizá-los parcial ou completamente em sua dieta. Mas isso só será possível se houver espaço disponível na carta (*Nível do peixe*) para alocar os dados. Assim, o jogador poderá escolher o tipo e a quantidade de recursos ingeridos, de acordo com a sua estratégia.



c) Afugentar

O jogador poderá afugentar uma espécie adversária ou peixes de sua própria comunidade, caso considere esta ação como melhor estratégia.
Isso só será possível, se durante a partida, o jogador encerrar num espaço já ocupado por outra espécie de peixe e usar uma de suas ações para esse movimento.
Ao afugentar, o jogador pode mover (1 casa) o peixe em questão, para qualquer direção.
Ao finalizar o movimento, o jogador deverá reposicionar o peixe em um espaço adjacente disponível.
Fiquem atentos, pois você não poderá posicionar o peixe em espaços ocupados por outras espécies, ameaças ou espaços proibidos.

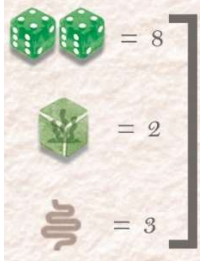
d) Excretar

Após ingerirem alimento o suficiente para suprir sua a capacidade de alimentação da espécie, os peixes podem fazer xixi e aumentar sua área de excreção. Portanto, é melhor serem ágeis e ingerir bastante alimento!

Para definir quantas casas o peixe poderá se deslocar (nadar) enquanto distribui sua excreção basta somar os valores que estão nos dados do peixe que fará a excreção. Caso os dados sejam da mesma cor da preferência alimentar o jogador terá um bônus de (+1) por dado. Deste resultado subtraímos o valor atribuído ao *Nível de Assimilação*.

O resultado deste cálculo descreve a quantidade de casas que o peixe poderá se deslocar (nadar). Durante seu deslocamento o peixe deverá excretar a quantidade de cubos descrita para cada espécie.

Exemplo: A espécie mostrada ao lado consumiu dois dados (recursos alimentares) de sua preferência alimentar, portanto somamos +2 ao total de itens consumidos (valor dos dados =8). Parte do alimento ingerido é assimilado (3) durante o processo de digestão e a outra parte não assimilada é excretada (2). Assim, o peixe irá se deslocar 7 casas e poderá escolher um desses espaços para deixar 2 cubos de excreção.

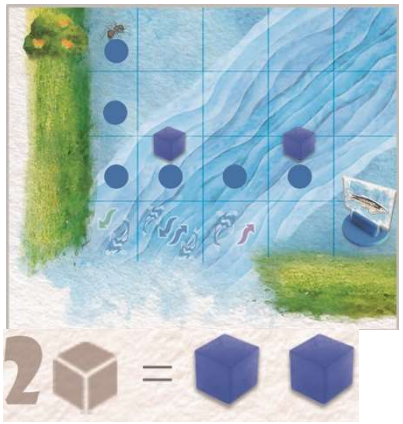


Somatórios

8 + 2 – 3 = 7

O peixe pode se deslocar por 7 casas e excretar 02 cubos

A seguir temos um exemplo da ação de Excreção, usando o peixe e o somatório indicado ao lado.



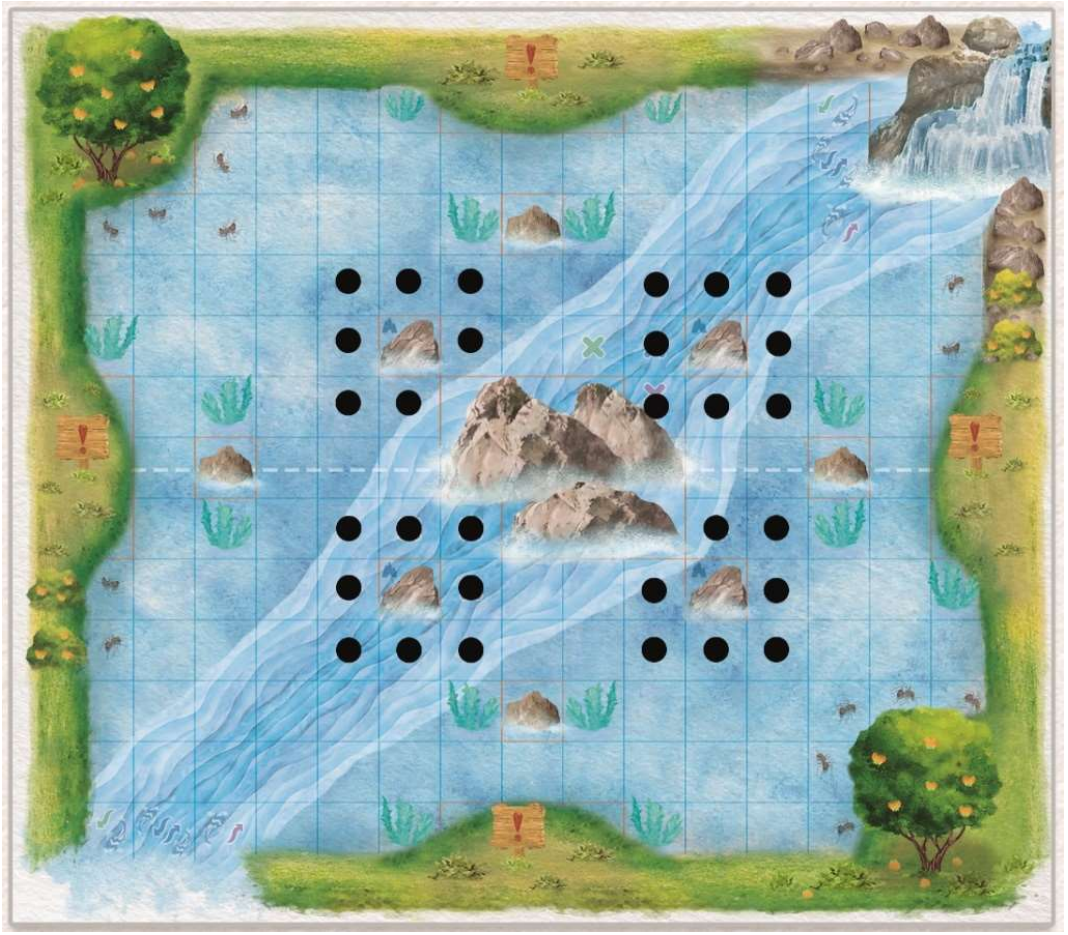
Espaços permitidos para posicionar os cubos da excreção

Ações Livres

Essas ações não são contabilizadas entre as 3 ações permitidas para cada jogador, em seu turno. No entanto, devem ser realizadas no turno do jogador e com o peixe que escolheu para jogar.

e) Surgir

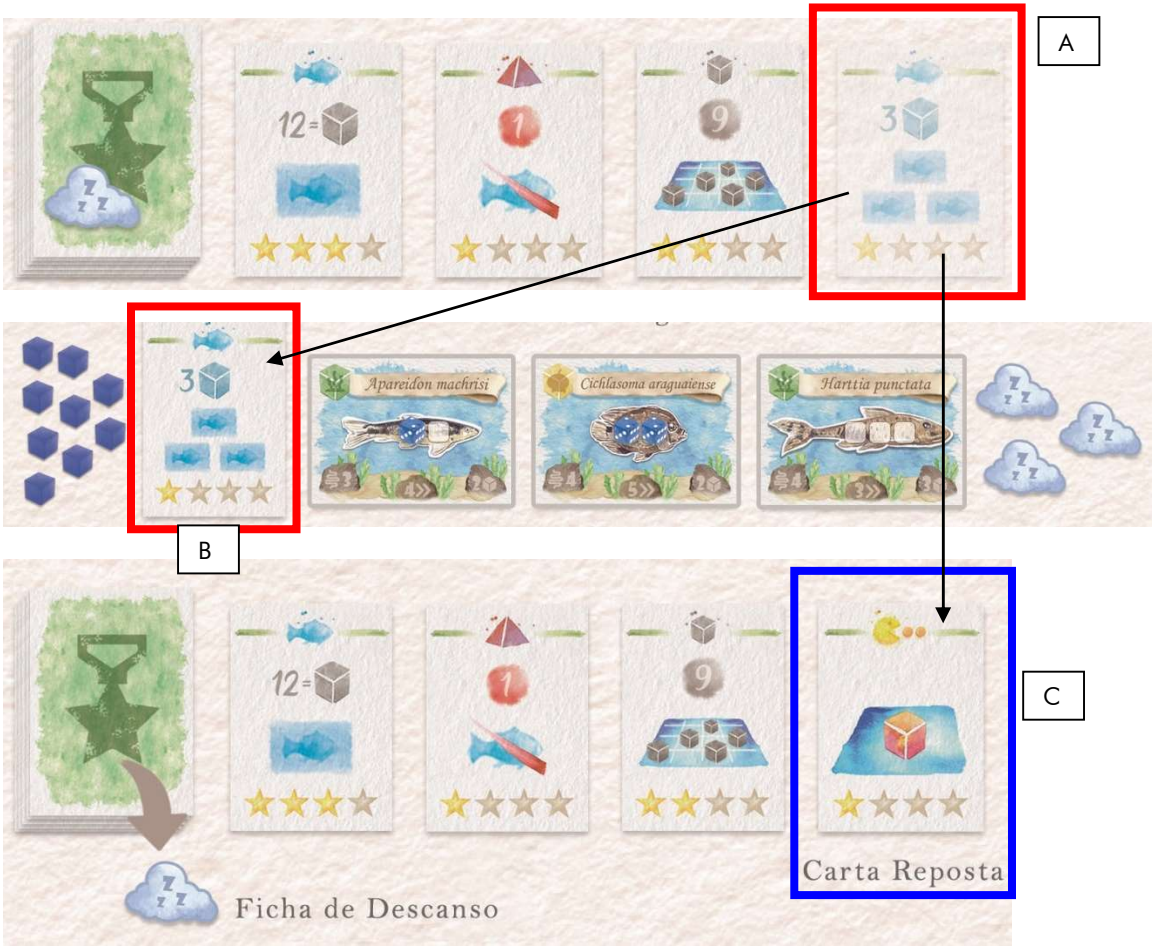
Para inserir o peixe no tabuleiro o jogador precisa usar essa ação. Os peixes surgem em locais específicos (já apresentados anteriormente), representados no tabuleiro pelas rochas que são usadas como refúgio (abrigos) para as espécies.
O jogador deverá escolher um dos espaços adjacentes à essas áreas para posicionar seus peixes. O peixe que foi removido do tabuleiro pela ação de uma das ameaças, como cobra e/ou pescador, poderá retornar no próximo turno.
Ao surgir, o jogador deverá realizar todas as suas ações com este peixe. Essa é uma ação livre e pode ser usada a qualquer momento durante o turno do jogador.
Observação: Não é permitido surgir num espaço ocupado por outro peixe ou em um espaço proibido.



● Espaços permitidos para surgir.

f) Completar os objetivos

O jogador poderá completar um dos objetivos uma única vez por turno. Deve haver sempre 4 objetivos abertos durante o jogo.
Assim, ao cumprir o objetivo (A), o jogador recolhe a carta para a sua área de jogo (B) e abre um novo objetivo (C).



Observação: Ao completar o primeiro objetivo da rodada, retire a Ficha de Descanso do topo do baralho.

Ameaças

Objetivo das ameaças

O ambiente aquático está sujeito à ação de ameaças naturais e antrópicas, que podem interferir nos processos ecológicos realizados pelos peixes. Cabe aos jogadores definirem a melhor estratégia no uso dessas ameaças para impedir seus adversários de atingirem seus objetivos.

As ameaças não poderão ser utilizadas na primeira rodada. A partir da segunda rodada deve-se abrir 02 cartas de ameaças para que o jogador possa escolher uma delas quando julgar necessário conforme sua estratégia de jogo.
Ao selecionar a *Ameaça* o jogador deverá posicioná-la no tabuleiro nos locais definidos para o seu surgimento. Uma vez utilizada, a ameaça deve deixar o tabuleiro, exceto os predadores (cobra e homem) que só sairão do tabuleiro caso consigam efetivar sua ação. Portanto, pode haver situações em que mais de uma ameaça estejam presentes no tabuleiro.

Ao realizar a ação com a *Ameaça* o jogador deverá colocar um dos seus cubos sobre o deck de cartas das ameaças para indicar que conseguiu realizar esta ação. Os cubos dispostos sobre o deck de cartas são utilizados para marcar a pontuação dos jogadores. Pontuará o jogador que conseguir de fato realizar a ação da respectiva ameaça. Se o jogador acionar a ameaça e por algum motivo não conseguir cumprir sua função (predar, eliminar recursos ou atrapalhar a excreção dos adversários) este jogador não pontuará.

Observações:
O jogador poderá utilizar esta ação uma única vez durante o seu turno.
A quantidade de casas que a ameaça poderá se deslocar será definida pela soma dos valores obtidos após o lançamento dos dois dados D4. O movimento poderá ser realizado em qualquer direção, respeitando os locais permitidos para deslocamento.

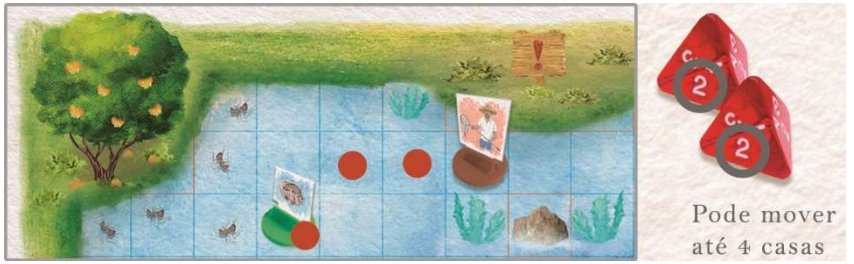
Para identificar o valor obtido na rolagem dos dados D4 deve-se olhar para o valor obtido na base da pirâmide. No exemplo acima obteve-se os valores 4 e 2 que serão somados para obter a quantidade de casas que pode-se movimentar com a ameaça. Os dados D4 possuem numeração de 1 a 4 e, portanto, com os dois dados o valor máximo obtido poderá ser igual a 8.

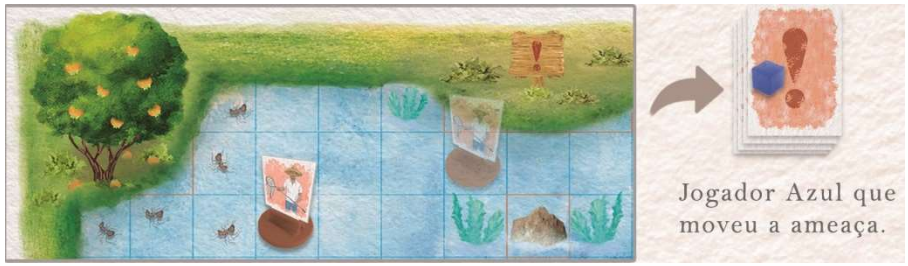
Pescador

Os ambientes naturais também possuem ameaças antrópicas. O homem pode remover os peixes por meio da pesca e provocar um desequilíbrio no ecossistema. Muitos peixes de riachos são removidos para serem usados em aquários ou até mesmo para consumo. Portanto, cuidado com o pescador!!! É melhor ficarem fora do alcance da sua rede.

Assim como a cobra, o pescador pode remover as espécies de peixes do tabuleiro e atrapalhar as estratégias dos seus adversários.

Ao se mover pelo riacho o pescador pode usar sua rede coletar os peixes à sua frente. Ao serem coletados os peixes são removidos do tabuleiro e os dados (recursos) que consumiram durante todo o turno são descartados (retornam para a sacola de tecido).
O pescador só consegue capturar o peixe caso durante o seu movimento ele consiga chegar à mesma casa onde tenha algum peixe.
O jogador que conseguir utilizar essa ameaça deve colocar 1 cubo referente à sua cor no deck de cartas de ameaças para sinalizar a sua pontuação. Cada cubo representa um peixe que foi predado, e, portanto, removido do tabuleiro.

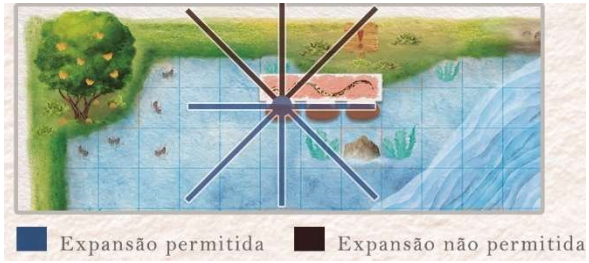




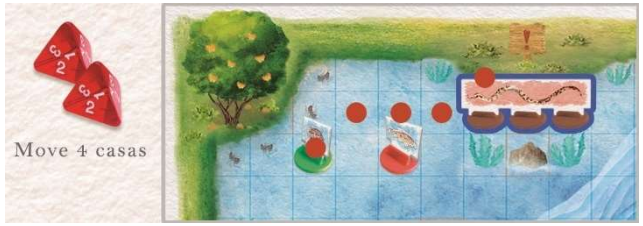
Cobra

A cobra é um importante predador nos ambientes naturais. Esses animais se deslocam sorrateiramente pelo riacho em busca de alimento. Por isso, fiquem atentos! Uma pequena distração pode ser fatal!
Esta ameaça pode eliminar uma ou mais espécies de peixes no turno, impedindo o jogador de cumprir seus objetivos.
A cobra pode ocupar 3 espaços no tabuleiro, mas se movimenta como se ocupasse somente 1 espaço. A ideia é simular o movimento de ataque natural desse predador ao encontrar uma presa. Ela se aproxima da presa e desfere o bote para capturá-la.
Ao final do movimento, a cobra se expande da maneira que o jogador preferir. Esse movimento pode ocorrer em todos os sentidos (ortogonal e diagonal), como mostrado nas imagens abaixo. Mas lembre-se que o ataque não pode ser efetuado nos ambientes secos (solo e rochas). Afinal, os peixes estão no ambiente aquático! Portanto, nenhuma das bases pode atingir os locais proibidos do tabuleiro.
Se durante o ataque a cobra atingir mais de uma espécie, todas deverão ser predadas. Portanto, cuidado! O jogador deve ficar atento e observar se as suas espécies estão fora do campo de ataque da cobra.

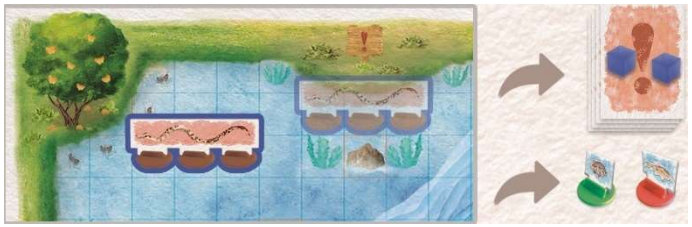
O jogador que conseguir utilizar essa ameaça deve colocar 1 cubo referente à sua cor sobre o deck de cartas de ameaças para sinalizar a sua pontuação. Cada cubo representa um peixe que foi predado, e, portanto, removido do tabuleiro (figura abaixo).



No exemplo a seguir o Jogador Azul eliminou 2 peixes por meio da ação de predação da Cobra.



Movimentação da cobra



Expansão da cobra

Observação:

Após serem predados, os peixes retornam para os respectivos jogadores e os dados (recursos) que consumiram durante todo o turno são descartados.

A Cobra será removida do tabuleiro somente se conseguir realizar sua ação de predação. Caso não consiga predar, essa ameaça dever permanecer no tabuleiro até que algum jogador consiga cumprir sua ação.

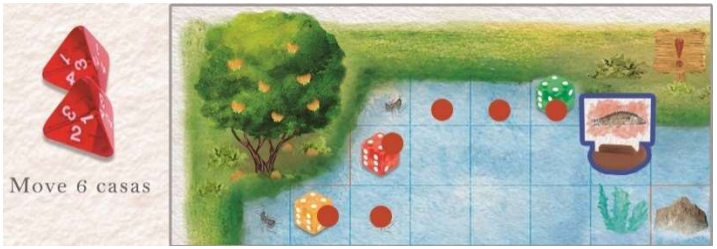
Peixe Predador (*Hoplias malabaricus*) *Traíra*

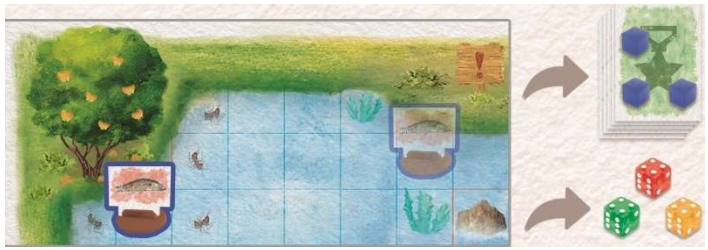
Esse peixe, também conhecido por *traíra*, é um predador natural nos ambientes aquáticos e pode eliminar diferentes recursos alimentares (dados) impedindo as estratégias dos peixinhos. Ao se movimentar pelo tabuleiro a *traíra* elimina todos os recursos que encontrar pelo caminho, portanto, frustrando algumas estratégias dos peixes adversários. Portanto, melhor não confiar na *traíra.* Os dados (recursos alimentares) predados pela traíra devem ser eliminados do tabuleiro e retornar para a sacola de tecido.

O jogador que conseguir utilizar essa ameaça deve colocar 1 cubo referente à sua cor no deck de cartas de ameaças para sinalizar a sua pontuação. Cada cubo representa um dado (recurso) que foi predado, e, portanto, removido do tabuleiro.

Para acionar esta ameaça, o jogador deve rolar a quantidade de dados D4 descria na carta (2 dados). A soma dos valores obtidos nos dados indicará o número de casas que a ameaça poderá se deslocar. Ao longo do trajeto esta ameaça deve remover todos recursos que encontrar pelo caminho.

No exemplo a seguir, a ameaça poderá se deslocar por 6 casas. Em seu trajeto, a ameaça se depara com 3 casas ocupadas com os recursos (dados) e deve predar todos eles. Esses dados são então retirados do tabuleiro.
Para cada dado predado por esta ameaça, o jogador colocará um cubo referente à sua cor sobre o topo das cartas de objetivo. Essa pontuação poderá ser útil para completar os objetivos que surgirem ao longo do jogo.





Peixe Exótico (*Poecilia reticulata*) *Guppy/Lebistes*

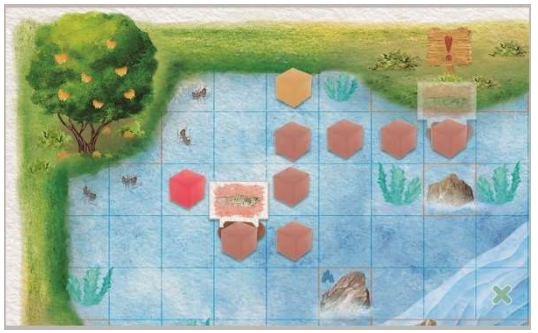
Os ambientes naturais também são ameaçados por espécies não nativas (exóticas), que ao serem introduzidas pelo homem, podem competir com os peixes nativos. Essa espécie também conhecida como guppy ou lebistes possui cerca de 3 cm de comprimento. E por ser tão pequena pode excretar muitos nutrientes, já que seu metabolismo é muito acelerado.

Ao excretar mais nutrientes, o *guppy* pode deixar uma maior área de excreção que as espécies nativas. Assim, esta ameaça pode fazer mais xixi no ambiente atrapalhando a excreção das demais espécies. Portanto, é melhor você acelerar o seu metabolismo e fazer bastante xixi para aumentar sua área de excreção antes que ela apareça!

Essa ameaça pode ser usada para atrapalhar as estratégias de excreção dos adversários. Por onde ela passa deixa rastros de excreção pelo caminho e os cubos de excreção dos adversários deverão ser substituídos pela excreção desta espécie (cubos na cor marrom).

Fiquem atentos pois a área de excreção deixada pelo *guppy* servirá para cumprir determinados objetivos! O jogador que estiver em seu turno poderá usar essa estratégia, caso este objetivo esteja aberto na mesa. Mas cuidado!!! A área de excreção deixada pelo *guppy* não será contabilizada para nenhum jogador ao final do jogo.

A cada espaço percorrido, o *guppy* deixará um cubo de excreção. Se este espaço já estiver ocupado por um cubo de excreção, o jogador deverá substituí-lo pelo cubo de excreção do *guppy*, como no exemplo abaixo. Neste exemplo, a área de excreção do *guppy* equivale a 6.



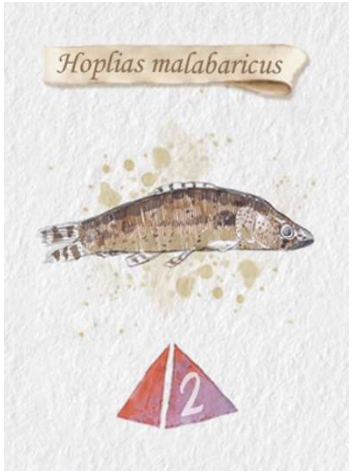
Observação: O jogador que utilizar esta ameaça deve ficar atento, pois todos os cubos que estiverem na rota desta ameaça serão substituídos, inclusive os seus. Por isso, planejem bem suas ações!

Composição do Baralho de Ameaças

2 cartas

2 cartas

3 cartas



3 cartas

Objetivos

Chegou a hora de você mostrar que é perspicaz e cumprir os objetivos para acumular mais pontos ao final do jogo!
Fiquem atentos e sejam rápidos, pois há muitos competidores no riacho.
Cada jogador só pode completar um objetivo por turno. Como cada rodada é formada por três turnos, cada jogador pode completar no máximo 3 objetivos por rodada.
Ao completar os objetivos, recolha as cartas para a sua área de jogo. Essas cartas devem ficar expostas para que os outros jogadores consigam acompanhar quais objetivos foram completados.
Há 23 cartas de objetivos no jogo e elas não se repetem. Cada objetivo é único. Por isso, é melhor serem ágeis para tentar completá-los, pois vocês podem não se depararem com eles novamente durante o jogo.

Alimentar

O peixe deverá ingerir a quantidade de recursos alimentares (dados) indicados em cada carta. No entanto, esse objetivo deve ser cumprido com apenas uma única ação de alimentar.

Armazenar

O peixe deverá ingerir a quantidade de recursos alimentares (dados) indicados em cada carta. No entanto, esse objetivo deve ser cumprido com apenas uma única ação de alimentar.

Concentrar

A quantidade de pontos indicada na carta de objetivos deve estar presente em apenas um dos peixes do seu grupo. Essa pontuação refere-se à soma dos valores indicados nos dados (recursos alimentares) e independe do tipo de recurso alimentar (cor dos dados).

Excretar

O jogador deverá possuir a quantidade de cubos de excreção indicada na carta.

Atrapalhar

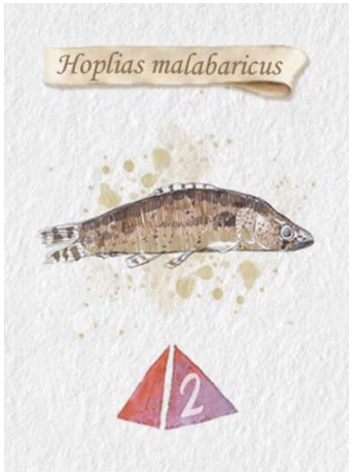
Para conquistar esse objetivo o jogador deverá ficar atento na quantidade de cubos de excretados pela Poecilia reticulata (Peixe exótico) no tabuleiro.
Se durante o seu turno houver a quantidade, igual ou superior, de cubos marrons (indicados na carta) dispostos no tabuleiro, o jogador poderá cumprir esse objetivo.

Predar

Os jogadores só poderão cumprir esses objetivos por meio da ação de predação das ameaças, cobra ou pescador.
Para cumprir esse objetivo, o jogador deverá ter sido capaz de predar a quantidade de peixes descritas nas cartas.
Para indicar seu progresso no jogo, ao cumprir esse objetivo, o jogador deve descartar do baralho de ameaças a quantidade de cubos equivalente ao número de peixes que conseguiu predar/eliminar.

Eliminar

Os jogadores só conseguirão cumprir esse objetivo por meio da ação do *Hoplias malabaricus* (Peixe predador).
Para cumprir esse objetivo o jogador deverá ter sido capaz de eliminar a quantidade de recursos alimentares (dados) descritas nas cartas.
Para indicar seu progresso no jogo, ao cumprir esse objetivo, o jogador deve descartar do baralho de objetivos a quantidade de cubos equivalente ao número recursos alimentares que conseguiu.

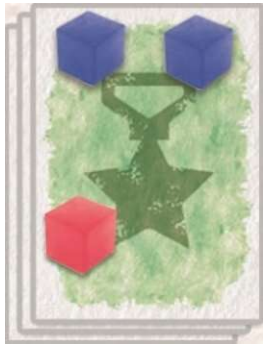


Progresso no jogo

Ao usar as ameaças, Cobra e Pescador, o jogador deve marcar o seu progresso no jogo colocando um cubo sobre o topo do baralho de ameaças para cada peixe predado. Dessa forma, todos os jogadores poderão acompanhar o seu progresso e o dos adversários.
Se ao longo do jogo, o Objetivo Predar estiver disponível na mesa e o jogador conseguir cumpri-lo, este jogador deverá retirar o seu cubo do topo do baralho de ameaças e recolher a carta de objetivo para a sua área de jogo.
O cubo removido deve ser devolvido à pilha de cubos do jogador.
Ao usar a ameça, Peixe Predador (Hoplias malabaricus), o jogador deverá colocar sobre o topo do baralho de objetivos um cubo para cada dado de recursos (D6) predado por essa espécie.
Obs: Ao cumprir os demais objetivos, os jogadores não devem marcar o progresso colocando cubos no topo do baralho de objetivos. Os jogadores devem apenas recolher as cartas para as suas áreas de jogo.

Para cada peixe predado pela Cobra ou Pescador, o jogador deve colocar um cubo sobre o topo do baralho de ameaça.

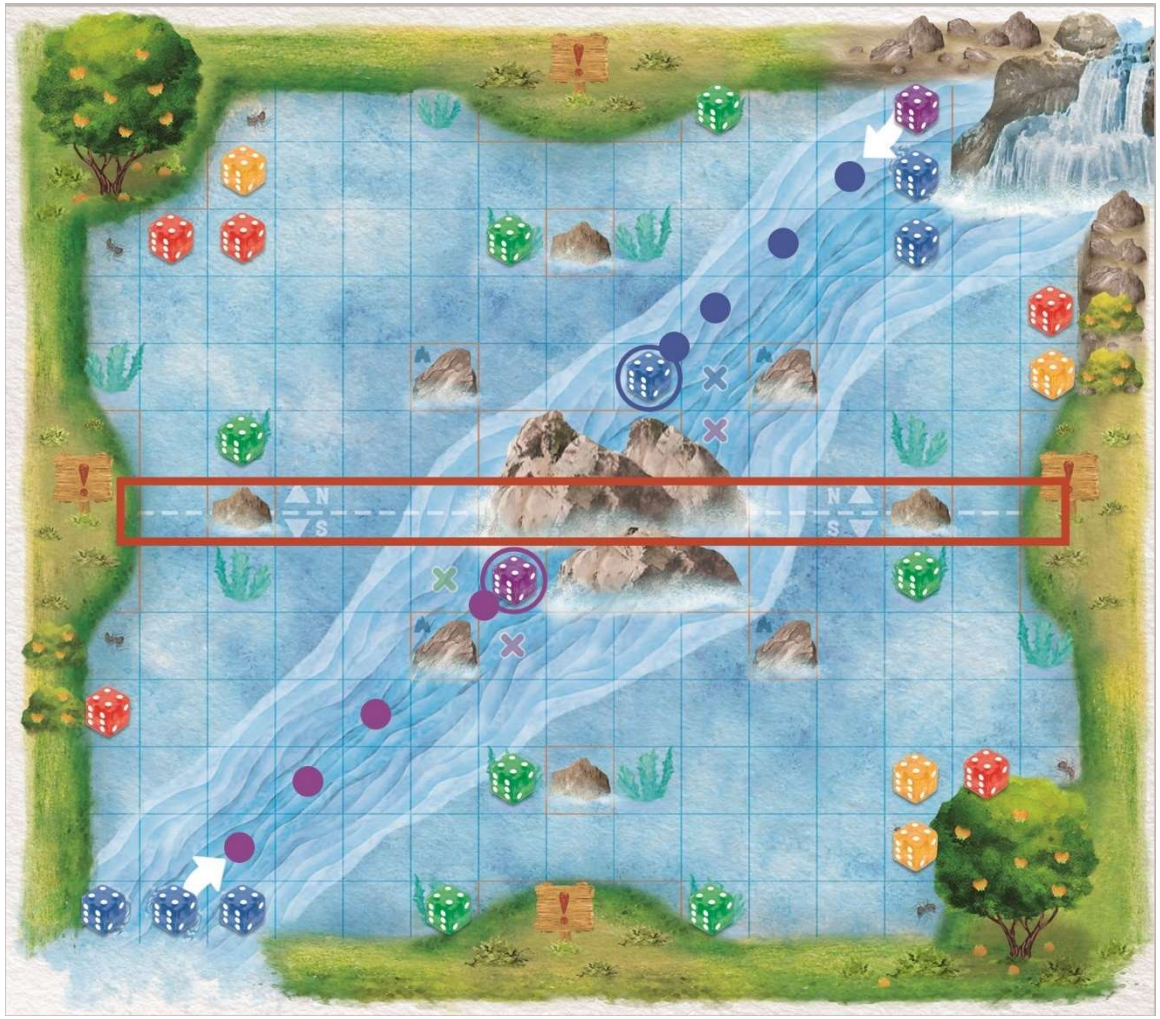
No exemplo ao lado, os jogadores azul, amarelo e vermelho cada um predou 01 peixe usando a ameaça cobra ou pescador.



Para cada dado eliminado pelo Peixe Predador, o jogador deve colocar um cubo sobre o topo do baralho de objetivos.

No exemplo ao lado, os jogadores com as cores azul e vermelho cada um eliminou dados usando a ameaça peixe predador. O jogador azul eliminou 02 dados e o vermelho 01.

Rodada Inicial



Posicionamento inicial dos dados

1. Defina o *Primeiro jogador* .
2. O *Primeiro jogador* deve inserir todos dados D6 na *sacola de tecido*.
3. O número de dados que serão rolados e posicionados no tabuleiro dependerá do número de jogadores na mesa. Para garantir um maior equilíbrio na disposição dos recursos alimentares no tabuleiro, a quantidade de dados de recursos (D6) deve ser distribuída de forma equivalente nos dois lados do tabuleiro (Norte e Sul):
   2 jogadores: 24 dados (12 Norte / 12 Sul)
   3 Jogadores: 28 dados (14 Norte / 14 Sul)
   4 Jogadores: 32 dados (16 Norte / 16 Sul)
4. Caberá ao primeiro e ao último jogador a retirada aleatória dos dados da sacola (como descrito acima) e o posicionamento dos dados no tabuleiro.
5. Para rolar os dados, os jogadores deverão utilizar as *Torres de lançamentos de dados* correspondentes: Árvores (insetos e frutos), Cachoeira (peixes e detritos) e Rocha (algas).
6. Após a rolagem dos dados, o *Primeiro jogador* deve escolher um dos lados (Norte ou Sul – destacado em vermelho na imagem ao lado) do tabuleiro para posicionar os dados, e, consequentemente, o último jogador posicionará os dados do outro lado do tabuleiro. Ao longo do jogo, esta dinâmica irá se alternar, permitindo a cada jogador da mesa definir o posicionamento dos dados.

Para exemplificar, veja a imagem ao lado. Neste exemplo simulamos a distribuição dos dados no tabuleiro para 2 jogadores. Inicialmente o primeiro jogador deve retirar 12 dados da sacola e separá-los de acordo com suas respectivas cores. Em seguida, deve rolar os dados nas torres de lançamento de dados correspondentes. Após a rolagem, este jogador deve escolher um dos lados (Norte ou Sul) do tabuleiro para posicionar os dados nos locais correspondentes.
O último jogador repete todo o processo anterior para posicionar o restante dos dados (12) no lado oposto do tabuleiro.

7. Fiquem atentos ao posicionarem os dados, pois eles só poderão ocupar o mesmo espaço se não houver casas disponíveis no tabuleiro. A exceção é válida para os dados roxos e azuis. Esses dados não podem ser posicionados no mesmo espaço. Se o jogador decidir inserir um desses dados em locais já ocupados, deverá deslocá-lo conforme o valor indicado na face superior do dado. Caberá ao jogador definir qual o sentido do deslocamento, a favor ou contra a correnteza (veja imagem ao lado).
8. Tudo pronto! Depois de posicionar todos os dados de recursos no tabuleiro a rodada já pode iniciar! É hora de escolher a melhor estratégia, cumprir os objetivos e aumentar sua área de excreção! Mas cuidado com as ameaças que aparecerão pelo caminho!
9. Uma rodada do jogo é formada por 3 turnos. Em cada turno o jogador escolherá uma espécie de peixe de sua comunidade para executar as ações. Não é permitido ao jogador passar a vez.
10. A rodada se encerra após cada jogador utilizar toda a sua comunidade (3 espécies de peixe). A partir de então, inicia-se uma nova rodada.
11. A cada rodada os dados de recursos alimentares passam por um processo de renovação para simular o ambiente natural, conforme descrito a seguir:

Renovação

A renovação é uma etapa que será feita pelo jogador inicial ao final de toda rodada, ou seja, após todos os jogadores terem jogado os 03 turnos. Quando for necessária alguma decisão deverá ser tomada pelo primeiro jogador. A renovação sempre iniciará pelo lado Norte do tabuleiro. A sequência de renovação deve ser sempre a mesma descrita a seguir: dados, objetivos, primeiro jogador, novos dados e ameaças.

Dados

Algas

As algas conseguem crescer ao absorver os nutrientes, excretados pelos peixes, que estão dissolvidos na água. Por esta razão, a cada rodada esse recurso sofrerá um aumento de uma unidade no valor apresentado na face superior do dado. Mas seja rápido! Esse recurso é muito apreciado pelos peixinhos do riacho. Ao atingir 6 pontos, o dado referente a esse recurso deve ser removido do tabuleiro, pois provavelmente já foi consumido por alguma espécie.

Insetos e frutas

As frutas e insetos terrestres ao caírem no riacho podem ser levados pela correnteza. Portanto, a cada rodada esses itens alimentares devem sofrer uma redução de uma unidade no valor apresentado na face superior do dado. Portanto, é melhor serem rápidos para capturá-los!
Reduza o valor de todos dos dados em -1. Se algum dado estiver com o valor 1, ele sairá da mesa.

Detritos e Peixes

Assim como no ambiente natural, esses recursos podem se mover em direção ao fluxo da correnteza (no caso dos detritos) ou em ambos os sentidos (peixes), como resultado do deslocamento natural dessas espécies.
A cada renovação, os dados que estiverem nas zonas iniciais de posicionamento de dados (indicado pelas setas verde, roxas e azuis), devem se mover de acordo com o número indicado na face superior do dado.
Lembrem-se: detritos rio abaixo e peixes rio abaixo ou acima. Assim, os dados azuis sempre seguirão o sentido da correnteza. Os dados roxos podem subir ou descer a correnteza e quem define esta direção é o *Primeiro jogador*.
Se o dado encerrar em locais já ocupados por outros dados, o jogador deverá deslocar o dado que estava no local, conforme o valor indicado na face superior do dado.
Mas cuidado! Se o jogador optar por movimentar os dados e não houver mais espaços disponíveis, esses dados devem ser removidos do tabuleiro.
é o *Primeiro jogador*.

Observação: Lembre-se que o jogador deve realizar 3 ações com cada peixe de sua comunidade. Portanto, são 3 ações por turno. Dentre as ações contabilizadas por turno, o jogador pode optar por: *nadar*, *alimentar*, *excretar*, *afugentar* outras espécies ou *acionar uma ameaça*. As demais ações, como *surgir* ou *completar os objetivos*, não são contabilizadas. Essas ações podem ser usadas a qualquer momento, desde que uma vez por turno.

Etapas da renovação

1. Ao término de cada rodada, a ficha de *Primeiro Jogador* deve ser entregue para o jogador situado à sua esquerda (sentido horário). Esse jogador passa então a exercer a função de *Primeiro Jogador* da rodada seguinte. Caberá a ele iniciar uma nova rodada, seguindo todos os passos descritos nos itens acima.
2. Ao término de cada rodada, mesmo que todos os objetivos não tenham sido cumpridos, devem ser descartados. Caberá ao *Primeiro Jogador* da nova rodada abrir 4 novas cartas de objetivos. Se apenas dois objetivos forem cumpridos anteriormente, o jogador então deverá abrir 2 novas cartas, totalizando 4 cartas.
3. À medida que os objetivos forem cumpridos remova-os do jogo.
4. A Ficha de Descanso sobre o topo do baralho de objetivos indica que nenhum dos 4 objetivos abertos foram completados na rodada, e que, portanto, devem ser descartados. Caberá ao *Primeiro Jogador* da nova rodada abrir 4 novas cartas de objetivos para renovar o jogo. Para indicar que as cartas de objetivos não podem ser abertas antes do término da rodada posicione a *Ficha de Descanso* sobre o deck de cartas.

Sem reposição

Reposição de 4 cartas

5. As ameaças não poderão ser utilizadas na primeira rodada do jogo, uma vez que os jogadores não posicionaram seus peixes no tabuleiro. A partir da segunda rodada os jogadores poderão acionar as ameaças e utilizá-las de acordo com suas estratégias. Portanto, as ameaças serão inseridas a partir da segunda rodada, momento em que os jogadores já terão realizado algumas ações e posicionado os cubos de excreção.
6. Ao iniciar a segunda rodada, o *Primeiro Jogador* deverá abrir duas cartas de ameaças e escolher uma delas para posicionar sua ficha no tabuleiro (ver local de surgimento das ameaças). Caberá ao último jogador posicionar a ficha da segunda ameaça no tabuleiro. Cada uma das ameaças deve ser posiciona em locais distintos no tabuleiro.
7. Vale lembrar que só há 4 Fichas de Ameaças no jogo. Portanto, se ao abrir uma nova carta de ameaça, não houver uma ficha disponível desta ameaça, o jogador deverá repetir o processo até que se revele uma nova ameaça disponível para entrar no jogo.
8. O jogo permite no máximo 4 ameaças. Portanto, se o tabuleiro já estiver com as 4 ameaças em jogo, pule esta etapa da renovação.
9. Se houver 3 ameaças no tabuleiro, o Primeiro jogador deverá abrir as duas cartas de ameaças, mas escolherá apenas uma delas para entrar no jogo. Neste caso, em especial, o último jogador não posicionará a ameaça.
10. Assim como no ambiente natural, a quantidade de recursos alimentares tende a reduzir ao serem consumidos pelos peixes. Portanto, a cada rodada haverá uma redução na disponibilidade de dados a serem posicionados no tabuleiro. Nesta nova rodada a quantidade de dados deve ser disposta da seguinte forma:
    2 jogadores: 12 dados (6 Norte / 6 Sul)
    3 Jogadores: 14 dados (7 Norte / 7 Sul)
    4 Jogadores: 16 dados (8 Norte / 8 Sul)

2 Jogadores	3 Jogadores	4 Jogadores
12 dados de recursos Posicione 6 de cada lado do tabuleiro	14 dados de recursos Posicione 7 de cada lado do tabuleiro	16 dados de recursos Posicione 8 de cada lado do tabuleiro

    Observação: Essa nova quantidade de dados deve ser mantida até o final do jogo.
11. Os dados eliminados do tabuleiro só voltam para a sacola quando a mesma estiver vazia.
12. Fim de Jogo! O Jogo encerra quando um dos jogadores completar o seu quarto objetivo. E, portanto, este será o indicativo da rodada final. No entanto, não há um número limite de objetivos a serem cumpridos. O quarto objetivo concluído é apenas um indicativo do fim do jogo, mas os demais jogadores poderão tentar cumprir mais objetivos ao longo da rodada final em seus respectivos turnos.
13. Vence aquele jogador que acumular mais pontos ao final da última rodada!

Fim de Jogo

O Jogo encerra quando um dos jogadores completar o seu quarto objetivo. E, portanto, este será o indicativo da rodada final. No entanto, não há um número limite de objetivos a serem cumpridos. O quarto objetivo concluído é apenas um indicativo do fim do jogo, mas os demais jogadores poderão tentar cumprir mais objetivos ao longo da rodada final em seus respectivos turnos.
Vence aquele jogador que acumular mais pontos ao final da última rodada!

A seguir são apresentados os critérios utilizados para a pontuação. Fiquem ligados em suas conquistas!

Cartas de objetivos

Número de pontos obtidos nas cartas de objetivos concluídos (1 ponto por estrela).

Na imagem acima, o jogador cumpriu 4 objetivos e adquiriu 9 pontos.

Dados (recursos alimentares)

Número de dados (recursos alimentares) armazenados pelos peixes ao final da última rodada (1 ponto por dado). Ex: Na imagem abaixoo jogador adquiriu 5 pontos.

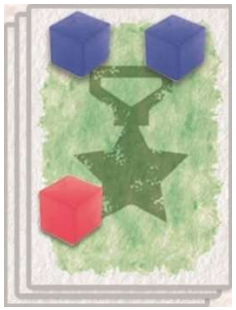
No exemplo acima temos um somatório de 5 pontos de vitória para esse jogador.

Quantidade de cubos sobre o baralho de objetivos e ameaças

O jogador que chegar ao final com a maior quantidade de cubos em cada uma das pilhas de objetivos e ameaças, receberá 02 pontos por pilha.

Se houver empate entre os jogadores, todos pontuam.

No exemplo ao lado, houve um empate entre os três jogadores (amarelo, azul e vermelho). Neste caso, todos pontuam e recebem 2 pontos, cada.



No exemplo ao lado, o jogador azul possui mais cubos sobre o baralho de objetivos. Portanto, receberá 2 pontos.

Área de excreção

O jogador que possuir a maior área de excreção (número de cubos de excreção) em cada um dos lados do tabuleiro (Norte ou Sul) obterá 4 pontos por lado. Em caso de empate, todos os jogadores pontuarão.

Os cubos de excreção situados nos espaços da linha tracejada serão contabilizados para os dois lados (Norte e Sul) do tabuleiro. Se houver empate, todos os jogadores pontuam.

Na imagem acima temos o exemplo de uma partida com três jogadores: azul, vermelho e amarelo.

A área de excreção de cada jogador está indicada abaixo:

Norte:

- Possui 5 cubos
- Possui 7 cubos
- Possui 7 cubos

Sul:

- Possui 9 cubos
- Possui 7 cubos
- Possui 6 cubos

Dessa forma, no lado Norte os jogadores Azul e Vermelho obtiveram 04 pontos. E no lado Sul apenas o Jogador Amarelo obteve os 04 pontos

- Vermelho e Azul obtiveram 04 pontos
- Amarelo obteve 04 pontos

Critérios de Desempate

Primeiro Critério

O jogador que possuir a maior quantidade de cubos de excreção em todo o tabuleiro.

Segundo Critério

O jogador que possuir a maior quantidade de pontos nas cartas de peixes ao final da partida.

Posicionamento dos componentes extras

Esses componentes não estarão disponíveis na versão básica do jogo. Devem ser adquiridos separadamente.

Cartas dos Peixes