**Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”
Centro de Energia Nuclear na Agricultura**

**A importância da dimensão alimentar para coexistência de quelônios
amazônicos**

Neliton Ricardo Freitas Lara

Dissertação apresentada para obtenção do título de
Mestre em Ciências. Área de concentração: Ecologia
Aplicada

**Piracicaba
2015**

Neliton Ricardo Freitas Lara
Bacharel em Ciências Biológicas

**A importância da dimensão alimentar para coexistência de quelônios
amazônicos**

Orientador:
Prof. Dr. **PLÍNIO BARBOSA DE CAMARGO**

Dissertação apresentada para obtenção do título de
Mestre em Ciências. Área de concentração: Ecologia
Aplicada

Piracicaba
2015

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
DIVISÃO DE BIBLIOTECA - DIBD/ESALQ/USP

Lara, Neliton Ricardo Freitas

A importância da dimensão alimentar para coexistência de quelônios amazônicos /
Neliton Ricardo Freitas Lara. - - Piracicaba, 2015.
79 p. : il.

Dissertação (Mestrado) - - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz". Centro de
Energia Nuclear na Agricultura.

1. $\delta^{13}\text{C}$ 2. $\delta^{15}\text{N}$ 3. Modelos nulos 4. Elipse Bayesiana I. Título

CDD 598.13
L318i

"Permitida a cópia total ou parcial deste documento, desde que citada a fonte – O autor"

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador Prof. Dr. Plínio Barbosa de Camargo, pela confiança, suporte e, acima de tudo, pela amizade e oportunidade de desenvolver minhas ideias nesses anos de convivência.

À minha coorientadora Prof. Dra. Adriana Malvasio, por todo o suporte durante as coletas de campo, pelo entusiasmo em que me aceitou em sua equipe, pelos conhecimentos e experiências transmitidos, e principalmente, pela amizade e oportunidade de participar do grupo CROQUE.

Ao Prof. Dr. Luiz Antonio Martinelli, por todo o apoio no desenvolvimento e discussão do projeto.

Aos meus pais, avós, irmãos e namorada pela confiança, apoio, paciência, companheirismo e por sempre estarem ao meu lado em todos os momentos de felicidade e dificuldade.

À todos os irmãos da República Biosfera por todas as experiências vividas, na ecologia, na biologia e na vida.

Ao doutor Thiago Simon Marques, à mestra Cristiane H. Millán, ao mestre José Wagner Ribeiro Júnior e ao mestre Luis A. B. Basetti, pela amizade, ensinamentos e auxílios no desenvolvimento, nas análises e na discussão do projeto.

Aos alunos de graduação em Ciências Biológicas, Ricieri Ciocci, Luciana Mulero Beloto, Janaina Leite de Souza e Bruna Campos e à Bióloga Luiza Camargo Consolmagno, pela amizade, ajuda e suporte nas atividades de laboratório.

A todos os membros do grupo CROQUE (Quelônios e Crocodilianos da Região Norte), da UFT, pelo acolhimento, amizade, disposição e ajuda nas coletas.

As técnicas do Laboratório de Ecologia Isotópica, Fabiana Cristina Fracassi e Maria Antonia Peres pela ajuda e suporte nas análises laboratoriais.

À Antonia Mara Piacentini Casarin, pela grande ajuda nos processos referentes ao Programa de Pós Graduação Interunidades em Ecologia Aplicada.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP: processo nº 2011/15488-3) pela bolsa e auxílio financeiro.

À Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” (ESALQ/USP) e ao Centro de Energia Nuclear na Agricultura (CENA/USP) pela estrutura e suporte concedido para formação acadêmica e desenvolvimento do projeto.

Ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) pela concessão da licença necessária para o desenvolvimento deste estudo.

À todos amigos e demais pessoas que me proporcionaram concluir mais essa etapa da carreira acadêmica.

SUMÁRIO

RESUMO	7
ABSTRACT.....	9
1 INTRODUÇÃO	11
1.1 Objetivos	13
1.2 Hipótese	13
1.3 Predições da hipótese	13
2 DESENVOLVIMENTO	15
2.1 Revisão bibliográfica	15
2.1.1 Teoria do nicho.....	15
2.1.2 <i>Podocnemis unifilis</i> e <i>P. expansa</i>	18
2.2 Material e métodos	23
2.2.1 Área de estudo.....	23
2.2.2 Metodologia de captura e manipulação dos animais.....	24
2.2.3 Conteúdos estomacais	25
2.2.4 Isótopos estáveis	28
2.2.5 Fator de discriminação isotópica.....	30
2.3 Resultados	33
2.3.1 Conteúdos estomacais	33
2.3.2 Isótopos estáveis.....	39
2.3.3 Fator de discriminação isotópica.....	48
2.4 Discussão	50
3 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	64
REFERÊNCIAS	67

RESUMO

A importância da dimensão alimentar para coexistência de quelônios amazônicos

A teoria do limite de similaridade é uma teoria central para o entendimento da estruturação das comunidades ecológicas, e prevê que a coexistência de duas espécies de forma estável somente é possível caso exista um limite de semelhança entre elas. Nesse sentido, é esperado que ocorra partilha de recursos entre espécies simpátricas aparentadas como *Podocnemis unifilis* e *Podocnemis expansa*, dois quelônios amplamente distribuídos e de grande importância econômica e cultural na região amazônica. Assim, o objetivo deste estudo foi determinar os padrões de consumo de duas espécies simpátricas de quelônios, *P. unifilis* e *P. expansa*, além de verificar possíveis interações tróficas que se estabeleçam entre elas, considerando suas possíveis variações sexuais, no rio Javaés, Estado do Tocantins, Brasil. Desta forma, foram feitas análises dos conteúdos estomacais e análises isotópicas das unhas de indivíduos dessas espécies visando a determinação de suas amplitudes e sobreposições de nicho alimentar e isotópico. As sobreposições de nicho alimentar foram comparadas às sobreposições de comunidade idealizadas sem competição, por meio de modelos nulos. As sobreposições de nicho isotópico foram calculadas através de elipses bayesianas. As espécies apresentaram baixos valores de amplitude de nicho independente da medida. Entretanto, apresentaram alta sobreposição de nicho alimentar e nenhuma sobreposição de nicho isotópico. Amplitudes foram sempre reduzidas e sobreposições sempre elevadas entre os sexos. As diferenças entre as sobreposições de nicho das espécies medidas a partir das duas metodologias se relacionaram a importância de outras dimensões além da alimentar para o nicho isotópico. Os padrões de uso de recursos observados indicam que competição por alimento não está sendo relevante para a coocorrência das espécies no sistema estudado, possivelmente devido à altas disponibilidades dos recursos alimentares utilizados por *P. unifilis* e *P. expansa*.

Palavras-chave: $\delta^{13}\text{C}$; $\delta^{15}\text{N}$; Modelos nulos; Elipse Bayesiana

ABSTRACT

The importance of food dimension to the coexistence of Amazon freshwater turtles

The limiting similarity theory is a central theory for the comprehension of the structure of ecological communities, and predicts that the stable coexistence of two species is possible only if there is a limit of similarity between them. Therefore, it is expected to occur resource partitioning among sympatric related species as *Podocnemis unifilis* and *Podocnemis expansa*, two freshwater turtles widely distributed and of great economic and cultural importance in the Amazon region. The objective of this study was to determine the consumption patterns of two sympatric species of freshwater turtles, *P. unifilis* and *P. expansa*, and to identify possible trophic interactions to be established between them, considering its possible sexual variations, in the Javaés River, State of Tocantins, Brazil. Thus, were made analyzes of stomach content and isotopic analyzes of claws from individuals of these species in order to determine their amplitudes and dietary overlaps of food niche and isotopic niche. The food niche overlaps were compared with overlaps of idealized communities without competition, through null models. The isotopic niche overlaps were calculated using bayesian ellipses. The species had low niche amplitude values independent of the measure. However, the species showed high overlap of food niche and no isotopic niche overlap. Amplitudes were always reduced and overlap always high between the sexes. Differences between the niche overlaps of the species measures due the two methodologies were related to the importance of other dimensions beyond that represented by feeding to the isotopic niche. The observed patterns of resources usage indicate that competition for food is not being relevant to the co-occurrence of these species in the system studied, possibly due to the high availability of food resources used by *P. unifilis* and *P. expansa*.

Keywords: $\delta^{13}\text{C}$; $\delta^{15}\text{N}$; Null models; Bayesian Ellipses

1 INTRODUÇÃO

A teoria do limite de similaridade, uma das teorias clássicas da ecologia, prevê que espécies estreitamente relacionadas coexistindo em um mesmo ambiente ou em uma mesma comunidade terão que apresentar um limite de semelhança entre elas (MACARTHUR; LEVINS, 1967). Nesta situação, o nicho das espécies envolvidas pode divergir ao longo do tempo evitando assim a competição e permitindo uma coexistência estável (ODUM, 1971; PIANKA, 2000). Assumindo o conceito de nicho multidimensional (conjunto de n-dimensões cada qual representando um fator ou recurso importante para a espécie em um espaço n-dimensional - HUTCHINSON, 1957), essa separação pode ocorrer ao longo de vários eixos (ROSS, 1986). A separação dos nichos em vertebrados ocorre principalmente por variação nos hábitos alimentares ou ambientes utilizados (SCHOENER, 1974).

Essa divisão no uso de recursos por espécies simpátricas denomina-se “partilha de recursos”, que é considerada um dos processos responsáveis pela estruturação de comunidades (SCHOENER, 1974). Entretanto, quando os recursos alimentares são suficientes para manter duas ou mais espécies pode haver sobreposição do nicho, permitindo a coexistência sem prejuízo para ambas (PIANKA, 1973).

Diferentes modelos podem ser utilizados para explicar a relação de espécies simpátricas (WIENS, 1992; PIANKA, 2000; HUBBELL, 2001; TILMAN, 2004). Modelos de “trade off” preveem uma segregação ativa de nichos (PIANKA, 2000) com a sobreposição variando entre períodos de diferentes abundâncias de recursos (WIENS, 1992). Enquanto, os modelos neutros baseiam-se numa montagem de dispersão, nos quais todas as espécies são equivalentes entre si e sujeitas a efeitos estocásticos. (HUBBELL, 2001)

Estudos sobre a dieta de espécies selvagens são necessários para a compreensão de seus papéis na estrutura trófica dos ecossistemas (JEPSEN; WINEMILLER, 2002; WILSON, 2010). Pesquisas sobre a dieta de quelônios utilizam tradicionalmente análise fecal ou lavagem estomacal, mas problemas associados com a imprecisão na identificação e na estimativa de itens de acordo com sua digestibilidade podem prejudicar os resultados obtidos por tais técnicas (BULTÉ et al., 2008; MARTINELLI et al., 2009). Em função desses fatores, ferramentas alternativas, como análises de isótopos estáveis são de grande utilidade (VANDER ZANDEN; VADEBONCOEUR, 2002).

O uso da metodologia de isótopos estáveis baseia-se no fato da composição isotópica variar de uma forma previsível conforme o elemento circula na natureza (OMETTO et al., 2005; MARTINELLI et al., 2009) e dos tecidos dos animais tenderem a refletir a composição

de seus alimentos (DE NIRO; EPSTEIN, 1978; 1981; CRAWFORD; MCDONALD; BEARSHOP, 2008).

A composição dos isótopos de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) pode ser utilizada para diferenciar fontes de carbono em uma cadeia alimentar, pois existem variações marcantes associadas aos três processos fotossintéticos das plantas, C3, C4 e CAM (OMETTO et al., 2005) com médias de -27‰ (GANNES; DEL RIO; KOCH, 1998), -12 ‰ (BOUTTON, 1991) e valores intermediários entre esses (FARQUHAR; EHLERINGER; HUBICK, 1989; OMETTO et al., 2005), respectivamente. A composição do nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) pode ser usada para determinar o nível trófico de um organismo (FRY, 2006), pois a composição isotópica dos animais é em média 3‰ mais enriquecida do que sua dieta (MINAGAWA; WADA, 1984; PETERSON; FRY, 1987).

As análises dos isótopos estáveis são particularmente adequadas para identificar as vias dominantes do carbono e as transferências de nutrientes na cadeia alimentar, pois permitem estimar as assimilações dos recursos alimentares ao longo do tempo (PETERSON; FRY, 1987), além de elucidarem importantes conexões alimentares entre os consumidores. As análises de conteúdos estomacais, por sua vez, são fundamentais para determinar quais tipos de itens alimentares integram a dieta das espécies. Portanto, estudos que mesclam as metodologias tradicionais de lavagem estomacal e metodologias isotópicas detêm um grande potencial para verificar de forma acurada as interações entre espécies relacionadas, bem como compreender seus papéis na estrutura trófica dos ecossistemas onde vivem visando subsidiar programas de conservação.

Nesse contexto, espécies estreitamente relacionadas ocorrendo de maneira simpátrica, como é o caso dos quelônios amazônicos *Podocnemis expansa* (tartaruga-da-amazônia) e *P. unifilis* (tracajá), devem estar sujeitas a algum modelo de coexistência. Os quelônios são fundamentais nos ecossistemas, pois constituem relativa biomassa faunística, desempenham variados papéis na teia alimentar, atuam na dispersão de sementes e contribuem para uma variedade de interações ambientais que resultam em heterogeneidade e associações simbióticas (GIBBONS et al., 2001; MOLL; MOLL, 2004). *Podocnemis expansa* (tartaruga-da-amazônia) e *P. unifilis* (tracajá) são quelônios com grande importância econômica e simbólica para a região amazônica (ARAMAYO CUENCA, 1989; KLEMENS; THORBJARNARSON, 1995; MOLL; MOLL, 2000; SALERA JÚNIOR; MALVASIO; GIRALDIN, 2006), e por isso apresentam grande interesse científico e social.

1.1 Objetivos

O presente estudo teve como objetivo geral determinar os padrões de consumo de duas espécies simpátricas de quelônios, *P. unifilis* e *P. expansa*, de forma a obter uma maior compreensão das interações tróficas estabelecidas entre elas e das funções ecológicas que desempenham em seus ambientes. Neste contexto, buscou-se: *a.* Determinar a composição das dietas de *P. unifilis* e *P. expansa*; *b.* Determinar as amplitudes de nicho alimentar de *P. unifilis* e *P. expansa* considerando suas possíveis variações sexuais; *c.* Determinar as amplitudes de nicho isotópico de *P. unifilis* e *P. expansa* considerando suas possíveis variações sexuais; *d.* Verificar a existência de sobreposição de nicho alimentar e isotópico entre *P. unifilis* e *P. expansa* considerando suas possíveis variações sexuais; *e.* Determinar o fator de discriminação dos isótopos de carbono e nitrogênio entre a dieta e o tecido das espécies sob condições controladas visando verificar se esta variável pode influenciar nos nichos isotópicos das espécies.

1.2 Hipótese

Podocnemis unifilis e *P. expansa*, espécies estreitamente relacionadas morfológica e ecologicamente coexistindo em um ambiente, segundo a teoria do limite de similaridade, irão apresentar diferenciação de nicho alimentar e de nicho isotópico de forma a evitar a competição trófica e permitir a sua coexistência estável. Além disso, espera-se que, os diferentes sexos apresentarão diferenciação de nicho alimentar e de nicho isotópico em função de diferenças morfológicas, comportamentais e nos requerimentos energéticos.

1.3 Predições da hipótese

- P1: As espécies irão explorar diferentes recursos alimentares e apresentarão baixa sobreposição de nicho alimentar.
- P2: Machos e fêmeas irão explorar diferentes recursos alimentares e apresentarão baixa sobreposição de nicho alimentar.
- P3: As espécies irão explorar recursos alimentares com diferentes composições isotópicas e apresentarão baixa sobreposição de nicho isotópico.
- P4: Machos e fêmeas irão explorar recursos alimentares com diferentes composições isotópicas e apresentarão baixa sobreposição de nicho isotópico.
- P5: As espécies, taxonomicamente, morfológicamente e ecologicamente relacionadas, não irão apresentar diferenças nos valores de fator de discriminação dos isótopos de carbono e nitrogênio.

2 DESENVOLVIMENTO

2.1 Revisão bibliográfica

2.1.1 Teoria do nicho

A teoria do nicho é um conceito central da ecologia, sendo recorrente em estudos que envolvem diferentes níveis de organização ecológica. Uma prova disso é o fato de ocasionalmente surgirem reinterpretações, novas abordagens e novas aplicações do conceito, o que demonstra a sua relevância mesmo nos dias atuais. Diante disso, é de grande valor conhecer e entender quais foram as motivações que culminaram no que veio a se tornar um dos principais paradigmas da ecologia.

A compreensão da forma como ocorreu o desenvolvimento da teoria de nicho remete ao entendimento prévio de sua íntima associação ao processo de competição interespecífica. Apesar dos principais colaboradores da teoria, como George E. Hutchinson e Robert MacArthur, terem também considerado fatores como predação e variabilidade ambiental como mecanismos modeladores do nicho, foi a competição que recebeu maior destaque (LEIBOLD, 1995) e se estabeleceu como principal processo estruturante do nicho. Por isso, o desenvolvimento desses dois conceitos se deu de forma paralela, conjunta, quase unificada.

A essência de grande parte do que viria a se tornar a teoria do nicho já estava presente nos trabalhos dos primeiros naturalistas (VANDERMEER, 1972), ou seja, antes mesmo do termo nicho ser proposto. Segundo Chase e Leibold (2003), nos escritos de Aristóteles e Liannaus já era possível encontrar menção a atributos específicos das espécies, conceito relacionado à diversidade de espécies e ao nicho.

Darwin (1859), no icônico livro "The Origin of Species" se referiu à "luta pela existência" ao descrever a sobrevivência dos mais aptos e seu papel na seleção natural. Ele afirmava que devido às semelhanças entre espécies do mesmo gênero, a "luta" entre essas seria mais efetiva e proeminente do que entre espécies menos aparentadas e mais distintas entre si.

Clements (1916; 1936), um dos ecólogos vegetais mais influentes de seu tempo e principal responsável pela teoria da sucessão ecológica, apontou à competição entre as espécies como um dos principais fatores a influenciar tal processo. Ele destacou também que a competição perdia intensidade ao longo da sucessão, e que isso se dava através do estabelecimento de hierarquias competitivas, uma ideia próxima a noção de partilha e sobreposição de nicho que viriam a surgir posteriormente.

O termo nicho, por sua vez, começou a ser mais utilizado no sentido biológico através dos trabalhos de Grinnell (1904; 1917; 1924; 1928) decorrentes de seus estudos com a fauna californiana. Ele definiu o nicho como a unidade de distribuição final de uma espécie, ou seja, o lugar ocupado por essa espécie. Neste sentido, o nicho tinha uma natureza distributiva (VANDERMEER, 1972), muito similar a ideia de habitat (WHITAKER; LEVIN; ROOT, 1973), e assim, caracterizando-se como uma propriedade dos ambientes. Ele afirmava que cada espécie apresentava características fisiológicas e comportamentais que permitiam a ela viver sob determinadas condições ambientais, ou seja, ocupar um determinado nicho. Afirmou ainda que nichos similares eram ocupados por espécies equivalentes, e que essas não poderiam ocupar um mesmo local por muito tempo.

Outro importante pesquisador a contribuir para o desenvolvimento do conceito foi Charles Elton. Em seu livro "Animal Ecology" (ELTON, 1927), no qual aborda temas como comportamento animal e cadeias tróficas, se referiu ao nicho como relacionado aos efeitos das espécies em seus ambientes, ou seja, ao impacto que uma espécie exerce sobre as outras, dando assim grande enfoque aos seus hábitos alimentares e às relações tróficas estabelecidas por cada organismo (VANDERMEER, 1982; LEIBOLD, 1995). Ele definiu o nicho como uma propriedade das comunidades biológicas ao invés de uma propriedade do ambiente.

Georgyi F. Gause, biólogo russo interessado principalmente nos efeitos dos antibióticos, foi um dos principais responsáveis pela popularidade da teoria do nicho (VANDERMEER, 1972). Em "The Struggle for Existence" (GAUSE, 1934), abordou alguns exemplos de competição em diferentes grupos taxonômicos e desenvolveu experimentos controlados com microrganismos nos quais reiterou a ideia de que duas espécies que utilizam os mesmos recursos não poderiam coexistir de modo estável, no que futuramente convencionou-se chamar de princípio da exclusão competitiva (HARDIN, 1960).

Apesar de todo o desenvolvimento anterior acerca da ideia de nicho, um dos passos mais importantes para a teoria surgiu somente a partir das proposições de Hutchinson (1944; 1957), quando o nicho passou a ser considerado uma propriedade das espécies. Ele definiu o nicho como um hipervolume formado pela soma dos fatores ambientais que atuam sobre a espécie e são adequados à sua sobrevivência. Assim, n fatores ambientais representados em n dimensões formariam o que ele chamou de hipervolume ou hiperespaço n -dimensional. A região que a espécie ocupa nesse espaço é uma formalização abstrata do seu nicho ecológico. Cada ponto representado nesse hipervolume abstrato pode ter uma região equivalente no seu espaço físico (WHITAKER; LEVIN; ROOT, 1973), ou seja, um local no ambiente natural onde a espécie apresenta uma resposta positiva, como persistência, crescimento, ou qualquer

outra medida de aptidão nesse ambiente (SCHOENER, 1974). A partir dessa definição inicial ele subdividiu o nicho em dois componentes: 1. nicho fundamental: refere-se a região ocupada por uma espécie no hipervolume n-dimensional na ausência de competidores, onde seu nicho ecológico é plenamente realizado e 2. nicho realizado: parte do nicho fundamental a qual a espécie está restrita na presença de interações negativas com outras espécies.

De fato, Hutchinson foi quem realmente incorporou o efeito de um organismo sobre outro à ideia de nicho, transformando um conceito até então abstrato e imensurável em algo capaz de ser medido. Além disso, outra importante contribuição foi a consideração da dimensão temporal no conceito, implicando que o nicho de um organismo poderia variar ao longo do tempo. Todas essas ideias contribuíram enormemente para o desenvolvimento da teoria do nicho, principalmente no sentido da quantificação e aplicação em sistemas naturais. Segundo Schoener (1974), a sua reformulação do conceito forneceu uma linguagem precisa para a descrição da partilha de recursos, ou seja, das diferenças na forma como as espécies utilizam os recursos em uma mesma comunidade.

Apesar de Hutchinson não ter derivado em seus trabalhos nenhuma fórmula ou medida quantitativa de nicho, suas proposições influenciaram pesquisadores como Robert MacArthur e Richard Levins a desenvolverem não só algumas das primeiras propostas dessas medidas, mas também ideias que contribuíram para a expansão do modelo espacial de nicho por ele formalizado (COLWELL; FUTUYMA, 1971; CHASE; LEIBOLD, 2003).

MacArthur e Levins (1967) e Levins (1968) introduziram o conceito de dimensionalidade de nicho, que refere-se a quantas dimensões são importantes para uma determinada espécie se separar de outras nas comunidades (VANDERMEER, 1972). A busca pelo entendimento de quais dimensões são mais importantes e porque algumas espécies apresentam maior dimensionalidade do que outras levou esses autores a desenvolverem a teoria do limite de similaridade (MACARTHUR; LEVINS, 1967). Esta teoria consiste na ideia de que para que duas espécies coexistam de forma estável em uma comunidade é necessário a existência de um limite de semelhança entre elas. Posteriormente, todos esses conceitos foram agrupados no que ficou conhecido como "species packing" (MACARTHUR, 1970; 1972).

O desenvolvimento dessas teorias e a necessidade evidente de formas para quantificar/testar diferenças entre nichos estimulou os ecólogos a buscarem métodos objetivos de medições de amplitude e sobreposição de nicho (PIELOU, 1972; SALE, 1974; HULBERT, 1978; PETRAITIS, 1979). Amplitude de nicho refere-se à uniformidade da distribuição dos indivíduos de uma espécie ao longo de um conjunto de recursos ou de uma dimensão do nicho

(LEVINS, 1968). Quando um grupo de indivíduos utiliza todas as categorias de recursos, sem discriminar preferência por nenhuma delas, seu nicho é amplo para essa dimensão (generalista). Por outro lado, quando um grupo de indivíduos concentra sua utilização sobre apenas uma ou poucas categorias, seu nicho é estreito para essa dimensão (especialista) (VANDERMEER, 1972). Sobreposição de nicho refere-se à utilização conjunta de uma ou mais categorias de recurso por duas ou mais espécies, ou seja, é a região do espaço do nicho partilhada por dois ou mais nichos adjacentes (MACARTHUR; LEVINS, 1967; COLWELL; FUTUYMA, 1971).

Recentemente novas abordagens a partir de diferentes metodologias tem sido relacionadas a medidas de nicho na natureza. Uma das metodologias amplamente empregadas para esse fim são as de análises de isótopos estáveis. Análises de isótopos estáveis são particularmente úteis neste contexto porque a composição isotópica dos animais tende a refletir tanto os alimentos consumidos quanto os habitats ocupados pelas espécies (DeNIRO; EPSTEIN, 1978; 1981; HOBSON, 1999) propiciando uma representação integrada de espaço e tempo. Dados isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ podem então ser representados num espaços multivariado, de forma análoga ao espaço n-dimensional proposto por Hutchinson, formando um δ espaço. Assim, a área do polígono formado pelas composições isotópicas de uma espécie nesse δ espaço é referida como o seu nicho isotópico (NEWSOME et al., 2007). Com base nessa ideia, a variação entre os indivíduos nesse δ espaço é análogo a amplitude de nicho (BEARHOP et al., 2004), enquanto a sobreposição refere-se as relações espaciais entre os polígonos de diferentes espécies.

Portanto, mesmo sendo um assunto bastante difundido, os estudos de nicho se resumiam a abordagens qualitativas e anedóticas antes do desenvolvimento dos modelos matemáticos propostos por George E. Hutchinson e Robert MacArthur entre as décadas de 50 e 70. Somente após esta "revolução quantitativa", a teoria de nicho alcançou o seu status de paradigma ecológico (DIAMOND, 1978). A teoria do nicho passou então a se referir ao grupo de modelos teóricos utilizados na investigação de como espécies similares podem coexistir nas comunidades (CHASE; LEIBOLD, 2003), uma teoria central do pensamento ecológico.

2.1.2 *Podocnemis unifilis* e *P. expansa*

Os quelônios formam um dos grupos de animais mais especializados morfologicamente dentre os vertebrados, apresentando membros altamente variáveis e adaptados aos diferentes ambientes ocupados (POUGH et al., 2003). Essa variação morfológica, e consequentemente

ecológica, contribui para uma ampla variedade de interações ambientais (GIBBONS et al., 2001).

Os quelônios atuais podem ser divididos em três principais grupos: terrestres, marinhos e de água-doce. Os quelônios de água doce formam o grupo mais representativo (11 famílias e 79 gêneros - BONIN; DEVAUX; DUPRÉ, 2007) e estão subdivididos nas subordens Cryptodira (retraem a cabeça por meio de uma flexão vertical do pescoço) e Pleurodira (flexionam o pescoço lateralmente, em um plano horizontal) (ERNST; BARBOUR, 1989).

Os quelônios de água doce estão entre os animais mais ameaçados no mundo (BONIN; DEVAUX; DUPRÉ, 2007), com espécies sujeitas as mais diversas formas de impactos, como caça predatória para obtenção de carne, destruição/contaminação de seus habitats naturais e comércio ilegal de animais de estimação (MARTINS; MOLINA, 2008; POUGH; HEISE; MCFARLAND, 2008; PRITCHARD; TREBBAU, 1984; TURTLE CONSERVATION FUND, 2002). Esses impactos, aliados a baixa taxa de recrutamento em suas populações, baixa taxa de crescimento corpóreo dos indivíduos e maturidade sexual tardia (ZUG; VITT; CALDWELL, 2001), implicam em um alto risco de extinção para o grupo como um todo (FERRI, 2002).

O Brasil abriga uma grande riqueza de quelônios de água doce (29 espécies; BERNILS; COSTA, 2012), representando 80% da diversidade das espécies de quelônios brasileiros. Dentre essas, as espécies pertencentes ao gênero *Podocnemis* se destacam por sua grande importância econômica e simbólica para a região amazônica ao constituírem um recurso essencial para as populações ribeirinhas (KLEMENS; THORBJARNARSON, 1995; MOLL; MOLL, 2000; SALERA JÚNIOR et al., 2006). A exploração humana sobre essas espécies teve origem com os indígenas (SMITH, 1974; ALHO; CARVALHO; PADUA, 1979), se intensificou com a fabricação de manteiga e a geração de luz a partir do óleo dos ovos (PEZZUTI, 2003; SALERA JÚNIOR, 2005) e se mantém ainda hoje para alimentação e fins medicinais (ALVES; SANTANA, 2008).

As duas espécies pertencentes ao gênero *Podocnemis* mais popularmente conhecidas no território brasileiro são *P. expansa* (tartaruga-da-amazônia) e *P. unifilis* (tracajá). Esses quelônios de água doce apresentam amplas distribuições geográficas na América do Sul com alto grau de sobreposição, o que possibilita a coexistência destas espécies em diversas localidades.

Podocnemis expansa se distribui ao longo da Bacia Amazônica e seus tributários, alcançando as regiões centrais do território brasileiro, como a bacia do Araguaia/Tocantins (PRITCHARD; TREBBAU, 1984; ERNEST; BARBOUR, 1989; IVERSON, 1992;

INSTITUTO BRASILEIRO DO MEIO AMBIENTE E DOS RECURSOS NATURAIS RENOVÁVEIS- IBAMA, 1989). É considerado o maior quelônio de água doce da América do Sul, podendo atingir 107cm de comprimento de carapaça e 90kg de massa corpórea (ERNEST; BARBOUR, 1989). Os machos atingem a maturidade sexual com aproximadamente 40cm de comprimento de carapaça e fêmeas com 50cm (OJASTI, 1971; ALHO; PÁDUA, 1982; SOINI, 1997; PÁEZ et al., 2012). Nos períodos de cheia dos rios, os indivíduos se deslocam para lagos de meandro e florestas alagadas em busca de alimentos, enquanto nos períodos de seca, adultos retornam aos rios e juvenis/subadultos frequentemente permanecem nos lagos e poças de águas recuadas (VOGT, 2008). A espécie está classificada na categoria baixo risco, mas dependente de conservação segundo a Lista Vermelha de Animais Ameaçados da União Internacional para Conservação da Natureza e dos Recursos Naturais - IUCN (TORTOISE & FRESHWATER TURTLE SPECIALIST GROUP- TFTG, 1996a).

Podocnemis unifilis se distribui em corpos d'água das regiões norte e centro-oeste do Brasil e em grande parte dos países do norte da América do Sul (ERNEST; BARBOUR, 1989; KING; BURKE, 1989; RAN/ICMBio, 2009). É uma espécie de menor porte se comparada a *P. expansa*, podendo atingir 68 centímetros de comprimento de carapaça e 8 quilogramas de massa corpórea (ERNEST; BARBOUR, 1989). Os machos atingem maturidade sexual com aproximadamente 210 mm de comprimento de carapaça e fêmeas com 270 mm (PÁEZ et al., 2012). A espécie pode ser encontrada em uma grande variedade de habitats, como rios, ribeirões, lagos, pântanos, brejos e lameiros (SANTOS, 1994; VOGT, 2008). Pequenas lagoas e enseadas são preferidas por indivíduos juvenis, enquanto machos adultos preferem grandes corpos d'água (VOGT, 2008). Essa espécie está classificada como vulnerável na Lista Vermelha de Animais Ameaçados da União Internacional para Conservação da Natureza e dos Recursos Naturais - IUCN (TFTG, 1996b).

O padrão de atividade, a alimentação e a reprodução de *P. expansa* e *P. unifilis* são marcados por uma forte sincronia entre a cheia e seca dos rios (ALHO; PÁDUA, 1982; PRITCHARD; TREBBAU, 1984). O índice de precipitação pluviométrica e a temperatura do ar e/ou da água são uns dos principais fatores ambientais a moldarem o ritmo do comportamento das espécies de quelônios (SOUZA, 2004).

Os hábitos alimentares dos quelônios podem variar entre herbívoros, onívoros e carnívoros (BONIN; DEVAUX; DUPRÉ, 2007), no entanto, poucas espécies de quelônios têm seus hábitos/comportamentos alimentares descritos em detalhes (MOLINA; ROCHA; LULA, 1998). Geralmente estes animais podem empregar as seguintes estratégias de busca e

apreensão dos alimentos: rondar o fundo do corpo d'água, raspar a vegetação, investigar frutas caídas das árvores ou dar botes em pequenos invertebrados (PRITCHARD; TREBBAU, 1984; LEGLER, 1993). Os itens consumidos podem estar relacionados a idade e ao sexo dos indivíduos, bem como a disponibilidade local e sazonal dos recursos alimentares (FACHÍN TERÁN; VOGT; GOMES, 1995; MALVASIO et al., 2003).

Estudos em ambiente natural e cativeiro indicam dietas de *P. expansa* e *P. unifilis* com forte tendência à herbivoria (ERNEST; BARBOUR, 1989; MALVASIO, 2007; VOGT, 2008). Materiais vegetais podem representar mais de 90% das suas dietas em ambiente natural (ALMEIDA; SÁ; GARCIA, 1986; FACHÍN TERÁN, 1992). Entretanto, materiais de origem animal (e.g. insetos, crustáceos, pequenos peixes, vértebras e ossos) geralmente são encontrados em pequenas quantidades (BALENSIEFER; VOGT, 2006; MALVASIO, 2007; VOGT, 2008).

No rio Javaés, afluente do rio Araguaia (estado do Tocantins, Brasil), *P. expansa* e *P. unifilis* são as espécies de quelônios mais comuns e abundantes (FERREIRA JÚNIOR; CASTRO, 2003; PORTELINHA et al., 2014). No entanto, relatos na literatura sobre aspectos ecológicos e populacionais dessas espécies para o estado do Tocantins são escassos (MALVASIO, 2007), evidenciando a clara necessidade de estudos mais aprofundados na região (BATAUS, 1998; FACHÍN TERÁN; VOGT, 2004).

A importância ecológica das espécies de quelônios de água doce, como as de interesse deste estudo, está intrinsecamente associada à elevada biomassa que representam em seus habitats naturais bem como às suas características alimentares, o que as tornam espécies-chave para alguns desses ambientes (e.g. SOUZA; ABE, 2000). Neste sentido, conhecer e quantificar a dieta das espécies é essencial para a compreensão do seu papel funcional no que diz respeito ao processamento, transferência e armazenamento de energia dentro dos ecossistemas (WILSON, 2010), bem como nas relações que desenvolvem com outras espécies nas cadeias tróficas dos ambientes.

2.2 Material e métodos

2.2.1 Área de estudo

O estudo foi realizado no entorno do Parque Nacional do Araguaia, Estado do Tocantins, Brasil, em um trecho de aproximadamente 50 km do rio Javaés, na parte norte da Ilha do Bananal, entre os paralelos 9°50' - 11°10' S e os meridianos 49°56' - 50°30' W (Figura 1).

O rio Javaés escoia dentro de um braço abandonado do rio Araguaia que limita uma grande porção da Ilha do Bananal. Este rio apresenta 556 Km de extensão caracterizada pela acentuada sinuosidade de seu canal e abrangendo duas unidades geomorfológicas, a planície aluvial e as áreas de acumulação inundáveis (FERREIRA JUNIOR, 2003).

A região é marcada pela sazonalidade climática, com estação seca ocorrendo entre os meses de junho a novembro e atingindo ápice nos meses de agosto e setembro, e estação chuvosa de cheia dos rios que vai de dezembro a junho, com precipitação anual em torno de 1800 mm e temperaturas médias anuais entre 27 e 28 °C (SECRETARIA DE PLANEJAMENTO E MEIO AMBIENTE DO ESTADO DO TOCANTINS-SEPLAN, 2001, 2005).

O nível do rio Javaés apresenta oscilações extremas devido a distribuição das chuvas e a sinuosidade de seu canal, por isso, chuvas próximas à nascente podem causar pequenas e rápidas subidas em seu nível de água (FERREIRA JUNIOR, 2003). Extensas praias surgem ao longo do rio Javaés durante a estação seca e seu volume pode aumentar demasiadamente nos períodos de cheias ao receber até 8% das águas do rio Araguaia (AQUINO; LATRUBESSE; SOUZA FILHO, 2008).

A vegetação da área de estudo pode ser considerada um ecótono com elementos do Cerrado, da Floresta Amazônica e do Pantanal (SEPLAN, 2001). A área de estudo está localizada entre duas áreas protegidas, o Parque Nacional do Araguaia e a Área de Proteção Ambiental Ilha do Bananal/Cantão.

Figura 1 - Área de estudo composta pelo rio Javaés no entorno do Parque Nacional do Araguaia, Estado do Tocantins, Brasil (Fonte: MALVASIO et al., 2002).

2.2.2 Metodologia de captura e manipulação dos animais

As capturas dos animais ocorreram entre os anos de 2009 e 2012, distribuídas ao longo de cada ano de forma abranger os diferentes níveis hídricos do rio. Os métodos de captura dos animais foram selecionados conforme o nível do rio e podem ser classificados em três tipos: pesca com anzol sem fisga (BATAUS, 1998; IBAMA, 1989), mergulho (IBAMA, 1989) e arrasto de rede (AURICCHIO; SALOMÃO, 2002).

O método de pesca com anzol consiste em uma linha de nylon com um anzol sem fisga na ponta (evita ferimentos), no qual é amarrado um pedaço de mandioca para atrair a atenção dos animais. Esse método é utilizado normalmente em locais de média a alta profundidade (superiores a 2 metros) onde é possível observar grande concentração de animais respirando na superfície. O método de mergulho é utilizado quando os animais se encontram em áreas rasas (inferiores a 2 metros) nas horas de alta luminosidade, quando os

raios solares incidem perpendicularmente a água e os cágados podem ser vistos com facilidade. Após a visualização do animal, o coletor mergulha na água capturando-o com as mãos. O método de arrasto de rede consiste em içar as pontas de uma rede de nylon ou linha tipo cordonê (35 m de comprimento por 4 m de altura e a malha de 5 cm) em dois barcos, os dois são mantidos paralelos e com a mesma velocidade, capturando os animais que se encontram entre os dois barcos.

A marcação dos animais foi realizada baseando-se em Portelinha et al. (2014), no qual os escudos marginais da carapaça são perfurados e cada um pode conter até duas numerações, formando assim um código de somatória. A perfuração foi realizada após lavagem da área com álcool iodado e com o auxílio de furadeira elétrica portátil com brocas de diferentes polegadas.

Os dados biométricos e massa corpórea dos espécimes foram mensurados com o auxílio de fita métrica (precisão de 0,1 cm) e balança de campo (precisão de 100 g). As seguintes medidas biométricas foram aferidas: comprimento da carapaça, largura da carapaça, comprimento da sutura médio-ventral do plastrão, largura do plastrão, altura carapaça-plastrão e abertura plastrão-carapaça.

A identificação sexual dos animais foi realizada por meio de observação do tamanho dos exemplares (fêmeas maiores), cor da cabeça (presença de manchas amarelas nos machos em *P. unifilis*), forma dos escudos caudais do plastrão (nas fêmeas formam uma fenda em “V” e nos machos em “U”) e tamanho da cauda (maior nos machos) (FACHÍN TERAN; VOGT, 2004; PRITCHARD; TREBBAU, 1984).

2.2.3 Conteúdos estomacais

As amostras para as análises da dieta das espécies foram obtidas através de lavagem estomacal induzida, adaptada do método de Fachín-Teran (1999). Neste método, os animais são colocados em posição vertical e suas bocas são abertas com auxílio de uma borracha flexível. Uma sonda cirúrgica descartável é lentamente introduzida pela boca do animal até atingir o estômago e uma quantidade de água é bombeada. O animal é colocado de cabeça para baixo e a sonda é retirada para facilitar a regurgitação. O processo é repetido até a água sair completamente limpa, o que identifica que o estômago está vazio.

O material lavado foi então recolhido em uma peneira (malha de 250 micrômetros) e acondicionado em frascos etiquetados contendo álcool 70%. Os itens foram identificados com o auxílio de lupa até o menor nível taxonômico possível. Houve o agrupamento de determinados itens em categorias mais abrangentes em alguns casos. A definição dessas

categorias ocorreu de forma arbitrária levando em consideração a proximidade taxonômica e o ambiente do qual esses itens eram provenientes. As categorias agrupadas a partir desses critérios foram: semente (diferentes morfotipos identificados), inseto terrestre (diferentes táxons de insetos terrestres) e larva aquática (larvas aquáticas de diferentes táxons de insetos). Além disso, os itens que não foram passíveis de identificação devido ao processo avançado de deterioração ou tamanho muito reduzido foram agrupados na categoria material não identificado.

As seguintes medidas foram determinadas para as categorias alimentares: *a.* Frequência de ocorrência - número de estômagos onde foram encontrados determinada categoria dividido pelo total de estômagos. Essa medida foi transformada em porcentagem de forma a facilitar a apresentação e compreensão dos resultados; *b.* Porcentagem de volume - proporção do volume de cada categoria em relação ao volume total dos estômagos (os volumes foram determinados pelo deslocamento de água em proveta, e categorias com volumes inferiores a 0,1 ml foram consideradas como traço - Tr); *c.* Média das porcentagens dos volumes - média aritmética das proporções do volume de cada categoria em cada conteúdo analisado; e *d.* Índice de importância relativa (IRI) (HYSLOP, 1980) adaptado (BJORNDAL, 1997), determinado por: eq. (1)

$$IRI = 100 (F_i V_i) / \sum_{i=1}^n F_i V_i, \quad (1)$$

onde F é a porcentagem de frequência de ocorrência, V é a porcentagem de volume e n é o número de categorias de recursos alimentares.

A amplitude de nicho alimentar estima quantitativamente o grau de especialização da dieta do conjunto de indivíduos selecionados, medindo a uniformidade de distribuição de indivíduos entre as categorias de recursos (KREBS, 1999). Neste estudo, utilizou-se a medida de Levins (LEVINS, 1968), determinada por: eq. (2)

$$B = 1 / (\sum p_j^2), \quad (2)$$

onde, B é a medida de Levins da amplitude do nicho alimentar, p_j é a proporção do item j na dieta. B varia de 1 a n , sendo n o número total de itens. B é máximo quando as mesmas proporções ocorrem em cada categoria, ou seja, a espécie não faz discriminação entre as categorias e possui o nicho mais amplo possível (máxima amplitude de nicho e mínima especialização). B é mínimo quando todos os indivíduos apresentam proporções elevadas em somente uma categoria (mínima amplitude de nicho e máxima especialização).

A amplitude de nicho foi padronizada numa escala de 0 a 1, para permitir comparações entre estudos com diferentes categorias de presas, já que o valor não padronizado de B aumenta conforme o número de categorias (KREBS, 1999). Neste caso, aplicou-se a equação: eq. (3)

$$B_A = (B - 1) / (n - 1), \quad (3)$$

onde, B_A é a medida de Levins da amplitude de nicho alimentar padronizada, B é a medida de Levins da amplitude do nicho alimentar e n é o número possível de itens.

A sobreposição de nicho alimentar foi calculada através do índice de sobreposição de nicho de Pianka (PIANKA, 1973) que estima quanto os conjuntos de indivíduos selecionados (espécies ou sexos) se assemelham na utilização das categorias de recursos. Este índice é determinado por: eq. (4)

$$O_{jk} = \sum p_{ij} p_{ik} / (\sum p_{ij}^2 \sum p_{ik}^2)^{1/2}, \quad (4)$$

onde, O_{jk} é a medida de sobreposição de nicho alimentar entre a espécie j e a espécie k , p_{ij} é a proporção da categoria de recurso i do total de categorias de recurso utilizadas pela espécie j e, p_{ik} é a proporção da categoria de recurso i do total de categorias de recurso utilizadas pela espécie k e n é o número total de categorias de recurso.

Matrizes de recursos foram construídas para a estimativa de sobreposição de nicho alimentar. Essas tabelas são formadas pelos conjuntos de indivíduos (espécies ou sexos) dispostos nas linhas e as categorias de recursos dispostas nas colunas. Os valores de sobreposição de nicho alimentar observados foram comparados estatisticamente a valores de referência obtidos através de modelos nulos, ou seja, valores de sobreposição esperados na ausência do processo testado/esperado. Os modelos nulos foram gerados a partir de 1000 simulações, que utilizam um algoritmo de randomização de Monte Carlo e se baseiam na permutação das utilizações das categorias de recurso alimentares.

Os algoritmos de randomização diferenciam-se a partir de dois fatores, a amplitude de nicho em um determinado conjunto de indivíduos (espécie ou sexo) e a distribuição de valores zero na matriz de recurso desse conjunto. Ambos podem ser retidos (não alterados) ou reformulados (redistribuídos nas matrizes), gerando assim, os diferentes algoritmos. Dois desses algoritmos, RA2 (algoritmo de randomização 2) e RA3 (algoritmo de randomização 3) foram utilizados neste estudo (LAWLOR, 1980; WINEMILLER; PIANKA, 1990; GOTELLI; ENTSMINGER, 2004).

RA2 mantém os zeros retidos (as categorias não utilizadas na matriz observada também não poderão ser utilizadas nas simulações), mas reformula a amplitude de nicho observada (o valor de utilização de cada categoria diferente de zero pode assumir um novo valor que pode variar de 0 a 1). RA3, por sua vez, mantém a amplitude de nicho de cada conjunto retida (especialização alimentar simulada igual a observada, alterando apenas as posições dos valores de utilização das categorias) e reformula os zeros em cada uma das matrizes (varia aleatoriamente as categorias que não foram utilizados para cada grupo). Todos os cálculos de sobreposição de nicho alimentar foram realizados no programa *EcoSimR* (GOTELLI; ENTSMINGER, 2004).

Os dados de utilização de recursos das espécies usados para os cálculos das amplitude e sobreposições de nicho foram considerados em termos de apenas duas das medidas apresentadas anteriormente, IRI e média das porcentagens dos volumes. Todas as medidas acima citadas foram comparadas entre as espécies e entre os sexos de cada espécie. Além disso, assumiu-se que as diferentes categorias alimentares foram igualmente abundantes e disponíveis.

2.2.4 Isótopos estáveis

Amostras das unhas (0,5 cm da porção terminal) dos indivíduos capturados foram coletadas para análises dos isótopos estáveis de carbono e nitrogênio. Essas amostras foram lavadas com água destilada para retirada de qualquer contaminante que pudesse influenciar nas composições isotópicas, secas em estufa a 50 °C até atingir massa constante e fragmentadas ao menor tamanho possível. O material resultante foi pesado (0,8 – 1,0 mg) e as composições isotópicas ($\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$) foram determinadas a partir da combustão “on-line” das amostras com a utilização de um *Delta Plus Continuous Flow Isotope Ratio Mass Spectrometer* (CF-IRMS) e um analisador elementar Carlo Erba (CHN-1110) acoplado ao espectrômetro de massas, no Laboratório de Ecologia Isotópica (LEI) do Centro de Energia Nuclear na Agricultura (CENA) da Universidade de São Paulo (USP). O cálculo das composições isotópicas foi realizado por meio da equação: eq. (5)

$$\delta^{13}\text{C ou } \delta^{15}\text{N} = (R_{\text{amostra}} - R_{\text{padrão}} / R_{\text{padrão}}) * 1000, \quad (5)$$

onde R é a razão molar $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ou $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ na amostra e no padrão, sendo os resultados representados em delta (δ) por mil (‰) (ver FRY, 2006). Os padrões usados para $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ foram o Pee Dee Belemnite (PDB) e o ar atmosférico (AIR), respectivamente. O erro analítico

das medidas isotópicas foi estimado em 0,3‰ para o $\delta^{13}\text{C}$ e 0,5‰ para o $\delta^{15}\text{N}$ por meio de medidas repetidas do padrão interno (*sugarcane*).

Aspectos da estrutura trófica das espécies e dos sexos foram determinados por meio de métricas quantitativas relacionadas a posição dos dados no espaço bidimensional $\delta^{15}\text{N}$ - $\delta^{13}\text{C}$ (LAYMAN et al., 2012). Os indivíduos são representados por pontos nesse espaço bidimensional, que em conjunto formam uma nuvem da qual é possível determinar tais relações tróficas.

As métricas calculadas consistiram na amplitude e sobreposição do nicho isotópico. A amplitude de nicho isotópico foi determinada por meio da elipse padrão bayesiana (SEA_B) (JACKSON et al., 2011). A forma e o tamanho das elipses foram estimados a partir da matriz de covariância dos dados isotópicos. Esse cálculo considera apenas 40% dos dados dispostos mais centralmente, evitando assim efeito de valores extremos. As áreas das elipses estimadas são análogas às amplitudes de nicho isotópico.

As probabilidades da amplitude de nicho isotópico de um conjunto de indivíduos (espécie ou sexo) ser maior que a de outro foram estimadas por meio do cálculo das diferenças entre as distribuições posteriori das áreas das elipses. A simulação de Monte Carlo via cadeia de Markov (*Markov chain Monte Carlo* – MCMC) foi utilizada para gerar as distribuições posteriori. Essas consistiram de três cadeias de Markov, com 10000 iterações, mais 1000 iterações de adaptação. No entanto, apenas os resultados de uma a cada cinco iterações foi considerado, totalizando um número efetivo de 6000 iterações.

A sobreposição de nicho isotópico foi avaliada levando-se em conta as sobreposições das áreas das elipses padrões corrigidas (SEA_C) (JACKSON et al., 2011). A sobreposição das SEA_C é estimada a partir da localização das mesmas no espaço bidimensional $\delta^{15}\text{N}$ - $\delta^{13}\text{C}$. A forma e o tamanho das SEA_C foram estimados de forma análoga aos da SEA_B . As análises de amplitude e de sobreposição de nicho isotópico foram realizadas no pacote *Stable Isotope Analysis* (SIAR – PARNELL et al., 2010) do programa R (R CORE TEAM, 2013).

Modelos lineares generalizados (GLM) e modelos lineares generalizados de efeitos mistos (GLMM) que incorporam hierarquias de vários níveis nos dados foram construídos com o objetivo de identificar quais fatores poderiam estar influenciando nos valores isotópicos. Esses modelos representaram diferentes explicações hipotéticas da influência dos fatores selecionados nos valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ dos animais. Não foram consideradas todas as possíveis combinações de variáveis preditivas uma vez que algumas combinações são biologicamente não plausíveis ou redundantes.

Espécie, sexo, massa corpórea e comprimento de carapaça foram consideradas variáveis fixas, e local foi considerado uma variável aleatória. As variáveis quantitativas (massa corpórea e comprimento de carapaça) foram padronizadas de forma a se excluir o efeito das diferentes escalas de unidades utilizadas em cada um desses fatores. Sendo assim, os escores brutos (valores brutos) foram transformados em *Z-score* (valores padronizados), que indicam qual o desvio de um escore padronizado em relação à média desses escores. O cálculo do *Z-score* foi feito por meio da equação: eq. (6)

$$Z\text{-score} = (X - m) / s, \quad (6)$$

onde X é o escore bruto, m é a média da amostra e s é o desvio padrão da amostra. No raciocínio inverso na equação acima é possível chegar a um valor de escore bruto através de um valor de *Z-score*.

O procedimento *top-down strategy* foi adotado, ou seja, todas as variáveis foram inicialmente incluídas e, a cada passo subsequente, a variável que menos contribuiu para a explicação da variável resposta (com a menor correlação parcial) foi removida, até que todas as variáveis explicativas restantes no modelo tivessem um coeficiente de regressão parcialmente significativo.

Os modelos mais parcimoniosos foram comparados e selecionados usando os critérios de informação de Akaike (AIC). Modelos com $\Delta AIC \leq 2$ foram considerados igualmente plausíveis (BURNHAM; ANDERSON, 2002). A partir dos valores da AIC, também foram calculados os pesos de cada modelo (ω_i), que fornecem uma medida da força da evidência de cada modelo em relação a todo o conjunto. A razão entre o ω_i de um determinado modelo e o ω_i do modelo nulo resulta num valor que representa o quanto esse modelo é mais provável que o modelo nulo. O modelo nulo representa a ausência de qualquer fator influenciando as composições isotópicas, ou seja, nesse modelo as razões isotópicas seriam totalmente aleatórias. Para os modelos de melhores desempenho reportamos as estimativas dos parâmetros de média, erros padrão e intervalos de confiança de 95% (IC 95%).

2.2.5 Fator de discriminação isotópica

Sete machos de *P. unifilis* e sete fêmeas de *P. expansa* provenientes do Laboratório de Ecologia e Zoologia da Universidade Federal do Tocantins foram mantidos sob a mesma dieta controlada (ração comercial com 28% de teor de proteína) durante dez meses (seis meses anteriores ao início do experimento e quatro meses no decorrer do experimento). Esses

animais pertencem a duas ninhadas (uma de *P. expansa* e uma de *P. unifilis*) que se encontram em cativeiro desde o nascimento.

Os quelônios foram mantidos em caixas d'água de 1000 litros e alimentados de duas a três vezes por semana com 87g de ração por vez. As medidas de comprimento da carapaça e massa corpórea de cada indivíduo foram medidas mensalmente durante cinco meses (uma prévia antes do início das coletas e quatro no momento das coletas do tecido).

A unha foi o tecido escolhido para este experimento devido a facilidade de coleta (dispensa o sacrifício dos animais e não causa danos significativos) e padronização com os tecidos amostrados nas atividades de campo em ambiente natural. Amostras das unhas (0,5 cm da porção terminal) foram coletadas mensalmente de todos os indivíduos durante os quatro meses do experimento. As amostras foram armazenadas em potes individuais sem a utilização de produtos químicos e congeladas até o seu processamento. Amostras da dieta foram coletadas no início do experimento (primeiro mês de coleta das unhas). Além disso, todas as amostras foram preparadas e analisadas seguindo os mesmos procedimentos utilizados nas amostras de ambiente natural, como detalhado anteriormente.

Modelos lineares generalizados mistos de análises de variância foram ajustados com medidas repetidas no tempo para determinar se houveram diferenças significativas dos valores de comprimento de carapaça, massa corpórea, $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ entre as coletas. Esses modelos passaram por avaliações da aderência dos resíduos à distribuição gaussiana por meio do teste de Shapiro-Wilk, dos coeficientes de assimetria e curtose, e de diagramas de dispersão. Conforme a necessidade foram adotadas medidas saneadoras, tais como, exclusão de dados discrepantes e modificação do modelo para dados aderentes à distribuição log-normal. Através dessas análises foi possível verificar se houve crescimento dos animais durante os cinco meses de experimento e se o tecido analisado se encontrava em equilíbrio isotópico com a dieta após os 10 meses de alimentação constante.

Quando o tecido atingiu equilíbrio, com base nos dados isotópicos da última coleta, foi determinado o fator de discriminação isotópica, pela equação: eq. (7)

$$\Delta(p/s) = \delta(p) - \delta(s), \quad (7)$$

onde: $\Delta(p/s)$ = fator de discriminação por mil; $\delta(p)$ = composição isotópica por mil da amostra do animal; $\delta(s)$ = composição isotópica por mil da dieta.

2.3 Resultados

2.3.1 Conteúdos estomacais

Conteúdos estomacais de 21 indivíduos de *P. unifilis* (6 fêmeas e 15 machos) e 44 indivíduos de *P. expansa* (32 fêmeas e 12 machos) foram amostrados. As fêmeas de *P. unifilis* apresentaram comprimento de carapaça (CC) e massa corpórea (MC) superiores aos machos (CC: $F = 10,10$, $gl = 20$, $p = 0,005$; MC: $F = 12,36$, $gl = 20$, $p = 0,002$), no entanto, não houve diferenças estatísticas entre os sexos em *P. expansa* (CC: $F = 2,62$, $gl = 41$, $p = 0,113$; MC: $F = 0,24$, $gl = 41$, $p = 0,625$; Tabela 1).

Tabela 1 - Dados descritivos (média, desvio padrão – DP, valor mínimo e máximo) do comprimento de carapaça e massa corpórea de *Podocnemis unifilis* e *Podocnemis expansa* do rio Javaés, estado do Tocantins, Brasil

Espécie	Sexo	Comprimento de carapaça (cm)		Massa corpórea (kg)	
		Média $\pm$ DP	Min. – Max.	Média $\pm$ DP	Min. – Max.
<i>Podocnemis unifilis</i>	Fêmea	28,13 $\pm$ 5,50	20,70 - 34,50	2,41 $\pm$ 1,28	0,80 - 4,00
<i>Podocnemis unifilis</i>	Macho	22,75 $\pm$ 2,43	18,50 - 27,30	1,09 $\pm$ 0,38	0,54 - 1,90
<i>Podocnemis expansa</i>	Fêmea	32,41 $\pm$ 13,88	12,50 - 73,00	4,97 $\pm$ 6,71	0,19 - 32,50
<i>Podocnemis expansa</i>	Macho	39,26 $\pm$ 7,06	24,50 - 50,60	5,96 $\pm$ 2,33	1,50 - 10,10

No total foram consideradas 21 categorias de itens alimentares. O número de categorias observadas nos conteúdos estomacais de *P. unifilis* ($N = 18$) foi menor do que em *P. expansa* ($N = 20$). Materiais de origem vegetal e animal estiveram presentes em 100% dos conteúdos amostrados. Em ambas as espécies, categorias de origem vegetal foram mais importantes do que categorias de origem animal. Nenhuma das categorias animais, exceto tecido animal não identificado, representou mais que 1,5% do volume dos conteúdos. Apesar da categoria peixe ter sido equivalente entre as espécies, escamas foram relativamente mais frequentes em *P. unifilis*. Material não identificado foi equivalente para as duas espécies. Independente da medida utilizada semente foi a categoria mais importante para as duas espécies, mas com uma maior representatividade em *P. expansa*. Além disso, outras categorias vegetais importantes para essa espécie foram material vegetal não identificado, fruto e talo. No caso de *P. unifilis*, além de sementes, talo, casca e fruto foram importantes (Tabela 2).

Tabela 2 - Composição dos conteúdos estomacais de *Podocnemis unifilis* e *Podocnemis expansa* do rio Javaés, estado do Tocantins, Brasil (%F: frequência de ocorrência; %V: porcentagem de volume; IRI: índice de importância relativa; Média V.: médias das porcentagens de volume; N.I.: não identificado; Tr: traço (< 0.1 ml)

ITEM	<i>Podocnemis unifilis</i> (N=21)				<i>Podocnemis expansa</i> (N=44)			
	%F	%V	IRI	Média V.	%F	%V	IRI	Média V.
Alga	9,5	0,6	0,091	1,01	0	0	0	0
Material Vegetal								
Talo	81,0	12,2	14,929	14,90	59,1	1,2	1,032	3,49
Folha	66,7	1,8	1,781	5,32	56,8	1,4	1,099	3,93
Flor	23,8	1,1	0,387	2,92	20,5	0,3	0,082	0,33
Fruto	38,1	16,5	9,488	8,97	27,3	11,2	4,342	9,20
Semente	71,4	43,4	46,657	27,72	75,0	65,2	69,454	38,49
Casca	71,4	13,2	14,160	12,50	63,6	4,4	4,017	6,02
Material vegetal N.I.	81,0	4,8	5,808	5,96	93,2	10,7	14,183	15,90
Material Animal								
Invertebrados								
Porifera	4,8	Tr	0	0	18,2	0,1	0,024	0,07
Annelida								
Classe Clitellata								
Subclasse Hirudinea	28,6	1,5	0,646	1,35	54,5	0,4	0,332	0,37
Mollusca								
Classe Bivalvia	0	0	0	0	15,9	0,2	0,053	1,46
Arthropoda								
Classe Malacostraca								
Subclasse Eumalacostraca								
Ordem Decapoda	9,5	0,1	0,020	0,33	15,9	0,2	0,037	2,03
Classe Arachnida								
Ordem Araneae	0	0	0	0	4,5	Tr	0	0
Classe Entognatha								
Ordem Collembola	0	0	0	0	2,3	Tr	0	0
Classe Insecta								
Inseto Terrestre	42,9	0,1	0,056	0,11	59,1	0,2	0,150	0,97
Larva Aquática	14,3	0,0	0,005	0,03	15,9	Tr	0,005	0,17
Arthropoda N.I.	52,4	0,5	0,372	0,54	25,0	Tr	0,016	0,06
Vertebrados								
Escama	66,7	0,2	0,199	0,23	36,4	Tr	0,005	0,01
Peixe	28,6	0,3	0,139	0,52	29,5	0,3	0,120	0,43
Tecido Animal N.I.	14,3	0,1	0,013	2,56	43,2	0,9	0,527	2,46
Material não identificado	95,2	3,7	5,249	15,03	100,0	3,2	4,523	14,67

Machos de *P. unifilis* exploraram um maior número de categoria alimentares (N = 18) do que fêmeas (N = 14). A categoria mais importante para ambos os sexos foi semente, com maior representatividade em fêmeas ao apresentaram aproximadamente o dobro do observado

em machos, considerando-se IRI e média das porcentagens dos volumes. Outra categoria relevante para fêmeas foi talo, ao passo que em machos, foram casca, talo, e fruto, sendo bastante equivalentes entre si (Tabela 3).

Tabela 3 - Composição dos conteúdos estomacais de machos e fêmeas de *Podocnemis unifilis* do rio Javaés, estado do Tocantins, Brasil (%F: frequência de ocorrência; %V: porcentagem de volume; IRI: índice de importância relativa; Média V.: médias das porcentagens de volume; N.I.: não identificado; Tr: traço (< 0.1 ml)

ITEM	<i>Podocnemis unifilis</i>							
	Machos (N=15)				Fêmeas (N=6)			
	%F	%V	IRI	Média V.	%F	%V	IRI	Média V.
Alga	6,7	Tr	0,002	0,02	16,7	1,6	0,399	3,49
Material Vegetal								
Talo	80,0	16,4	19,205	15,36	83,3	5,5	6,789	13,75
Folha	66,7	2,6	2,527	6,71	66,7	0,5	0,447	1,84
Flor	26,7	1,5	0,603	2,54	16,7	0,3	0,080	3,88
Fruto	53,3	26,8	20,890	12,55	0	0	0	0
Semente	73,3	31,9	34,240	22,70	66,7	61,9	60,922	40,30
Casca	73,3	10,4	11,140	15,42	66,7	17,7	17,379	5,22
Material vegetal N.I.	80,0	2,6	3,056	5,84	83,3	8,2	10,143	6,28
Material Animal								
Invertebrados								
Porifera	6,7	Tr	0	0	0	0	0	0
Annelida								
Classe Clitellata								
Subclasse Hirudinea	33,3	2,0	0,989	1,65	16,7	0,6	0,160	0,58
Arthropoda								
Classe Malacostraca								
Subclasse Eumalacostraca								
Ordem Decapoda	6,7	0,2	0,020	0,30	16,7	Tr	0,008	0,39
Classe Insecta								
Inseto Terrestre	40,0	0,1	0,082	0,15	50,0	Tr	0	0
Larva Aquática	20,0	0,0	0,012	0,05	0	0	0	0
Arthropoda N.I.	46,7	0,4	0,288	0,27	66,7	0,6	0,543	1,20
Vertebrados								
Escama	73,3	Tr	0,043	0,03	50,0	0,5	0,335	0,73
Peixe	26,7	0,2	0,086	0,32	33,3	0,5	0,240	1,05
Tecido Animal N.I.	20,0	0,1	0,029	3,59	0	0	0	0
Material Não identificado	100,0	4,6	6,788	12,52	83,3	2,1	2,556	21,31

Fêmeas de *P. expansa* exploraram um maior número de categoria alimentares (N = 20) do que machos (N = 18). A categoria mais importante para ambos os sexos foi semente, com uma sutil destaque em machos. Outras categorias importantes para fêmeas foram fruto, casca,

e em menor escala, folha, enquanto em machos, foram fruto, talo, e em menor escala folha (Tabela 4).

Tabela 4 - Composição dos conteúdos estomacais de machos e fêmeas de *Podocnemis expansa* do rio Javaés, estado do Tocantins, Brasil (%F: frequência de ocorrência; %V: porcentagem de volume; IRI: índice de importância relativa; Média V.: médias das porcentagens de volume; N.I.: não identificado; Tr: traço (< 0.1 ml)

ITEM	<i>Podocnemis expansa</i>							
	Machos (N=12)				Fêmeas (N=32)			
	%F	%V	IRI	Média V.	%F	%V	IRI	Média V.
Material Vegetal								
Talo	58,3	1,3	1,125	6,39	59,4	1,2	0,961	2,41
Folha	41,7	2,1	1,238	4,28	62,5	0,9	0,781	3,81
Flor	16,7	0,1	0,012	0,06	21,9	0,4	0,134	0,43
Fruto	33,3	14,7	7,114	9,94	25,0	8,8	3,076	8,92
Semente	75,0	70,2	76,272	48,57	75,0	61,9	64,597	34,71
Casca	58,3	1,0	0,828	0,74	65,6	6,8	6,198	7,99
Material vegetal N.I.	91,7	7,2	9,538	18,25	93,8	13,1	17,104	15,02
Material Animal								
Invertebrados								
Porifera	16,7	Tr	0,004	0,06	18,8	0,1	0,038	0,08
Annelida								
Classe Clitellata								
Subclasse Hirudinea	66,7	0,9	0,849	0,86	50,0	0,1	0,086	0,19
Mollusca								
Classe Bivalvia	8,3	0,1	0,010	0,28	18,8	0,3	0,087	1,90
Arthropoda								
Classe Malacostraca								
Subclasse Eumalacostraca								
Ordem Decapoda	16,7	Tr	0	0	15,6	0,3	0,059	2,79
Classe Arachnida								
Ordem Araneae	8,3	Tr	0	0	3,1	Tr	0	0
Classe Entognatha								
Ordem Collembola	0	0	0	0	3,1	Tr	0	0
Classe Insecta								
Inseto Terrestre	58,3	0,1	0,064	0,07	59,4	0,2	0,205	1,31
Larva Aquática	8,3	0	0,003	0,01	18,8	0,0	0,006	0,23
Arthropoda N.I.	33,3	0	0,004	0,01	21,9	0,1	0,021	0,08
Vertebrados								
Escama	0	0	0	0	50,0	0,0	0,012	0,01
Peixe	8,3	Tr	0	0	37,5	0,5	0,250	0,60
Tecido Animal N.I.	41,7	0,6	0,369	0,57	43,8	1,0	0,626	3,19
Material Não identificado	100,0	1,8	2,571	9,91	100,0	4,1	5,759	16,46

As amplitudes de nicho alimentar padronizadas para ambas as espécies foram baixas, mas ligeiramente inferiores em *P. expansa*. *Podocnemis uniflis* apresentou valores de 0,132 e 0,276 e *P. expansa* valores de 0,048 e 0,187, levando-se em consideração o IRI e a média das porcentagens de volume, respectivamente (Figura 2).

Figura 2 - Amplitude de nicho padronizada para *Podocnemis uniflis* e *Podocnemis expansa* considerando o índice de importância relativa (IRI) e média das porcentagens do volume

Quando considerados os sexos das espécies, o mesmo padrão se repete, com valores de amplitude de nicho alimentar padronizado novamente baixos. Machos de *P. uniflis* apresentaram valores de 0,181 e 0,306 e fêmeas de 0,070 e 0,161, para IRI e média das porcentagens de volume, respectivamente. Enquanto, machos de *P. expansa* apresentaram valores de 0,034 e 0,120 e fêmeas de 0,060 e 0,215, nessa mesma ordem (Figura 3).

Figura 3 – Variação sexual da amplitude de nicho padronizada para *Podocnemis unifilis* e *Podocnemis expansa* considerando o índice de importância relativa (IRI) e média das porcentagens do volume (PuM: machos de *P. unifilis*; PuF: fêmeas de *P. unifilis*; PeM: machos de *P. expansa*; PeF: fêmeas de *P. expansa*)

As sobreposições de nicho alimentar observadas entre *P. unifilis* e *P. expansa* apresentaram valores elevados, sejam elas baseadas nos IRIs ou nas médias das porcentagens de volume. Comparações com modelos nulos indicaram que as sobreposições observadas foram sempre maiores do que as esperadas ao acaso, independentemente do algoritmo utilizado (Tabela 5).

Tabela 5 - Sobreposição de nicho alimentar entre *Podocnemis unifilis* e *Podocnemis expansa* segundo o índice de sobreposição de nicho de Pianka (IRI: índice de importância relativa; Média V.: média das porcentagens do volume; OBS.: observada; SIM.: simulada)

GRUPO	Unidade	Algoritmo de Randomização	Sobreposição Observada	Sobreposição Simulada	Variância Simulada	P (OBS. >= SIM.)
Espécies	IRI	RA2	0,925	0,691	0,007	< 0,001
Espécies	IRI	RA3	0,925	0,126	0,037	0,002
Espécies	Média V.	RA2	0,901	0,687	0,007	0,001
Espécies	Média V.	RA3	0,901	0,270	0,029	< 0,001

Quando comparados os sexos de *P. unifilis*, os valores de sobreposição de nicho alimentar observados foram novamente elevados, tanto para IRI como para a média das porcentagens de volume. Comparações com modelos nulos mostraram sobreposições observadas superiores as esperadas ao acaso, tanto para RA2 como para RA3. (Tabela 6).

Tabela 6 - Sobreposição de nicho alimentar entre machos e fêmeas de *Podocnemis unifilis* segundo o índice de sobreposição de nicho de Pianka (IRI: índice de importância relativa; Média V.: média das porcentagens do volume; OBS.: observada; SIM.: simulada)

GRUPO	Unidade	Algoritmo de Randomização	Sobreposição Observada	Sobreposição Simulada	Variância Simulada	P(OBS. >= SIM.)
<i>P. unifilis</i>	Sexos	IRI	RA2	0,819	0,658	0,008
	Sexos	IRI	RA3	0,819	0,160	0,036
	Média V.	RA2	0,841	0,658	0,008	0,012
	Média V.	RA3	0,841	0,259	0,026	< 0,001

Quando comparados os sexos de *P. expansa*, o padrão se manteve, com valores de sobreposição alimentar altos, independentemente da medida utilizada. Comparações com modelos nulos mostraram novamente sobreposições observadas superiores às esperadas ao acaso para os dois algoritmos (Tabela 7).

Tabela 7 - Sobreposição de nicho alimentar entre machos e fêmeas de *Podocnemis expansa* segundo o índice de sobreposição de nicho de Pianka (IRI: índice de importância relativa; Média V.: média das porcentagens do volume; OBS.: observada; SIM.: simulada)

GRUPO	Unidade	Algoritmo de Randomização	Sobreposição Observada	Sobreposição Simulada	Variância Simulada	P(OBS. >= SIM.)
<i>P. expansa</i>	Sexos	IRI	RA2	0,985	0,691	0,007
	Sexos	IRI	RA3	0,985	0,089	0,040
	Média V.	RA2	0,954	0,692	0,007	< 0,001
	Média V.	RA3	0,954	0,197	0,030	< 0,001

2.3.2 Isótopos estáveis

Amostras de 62 indivíduos de *P. unifilis* (17 fêmeas e 45 machos) e 131 indivíduos de *P. expansa* (88 fêmeas e 43 machos) foram utilizadas para as análises isotópicas. As fêmeas de *P. unifilis* apresentaram comprimento de carapaça e massa corpórea superiores aos machos (CC: $F = 76,56$, $gl = 63$, $p < 0,001$; MC: $F = 76,03$, $gl = 63$, $p < 0,001$), enquanto, machos de *P. expansa* apresentaram valores de comprimento de carapaça maiores que fêmeas ($F = 4,39$, $gl = 131$, $p = 0,038$) e valores estatisticamente semelhantes de massa corpórea ($F = 0,00$, $gl = 131$, $p = 0,945$) (Tabela 8).

Tabela 8 - Dados descritivos (média, desvio padrão – DP, valor mínimo e máximo) do comprimento de carapaça e massa corpórea de *Podocnemis unifilis* e *Podocnemis expansa* do rio Javaés, estado do Tocantins, Brasil

Espécie	Sexo	Comprimento de carapaça (cm)		Massa corpórea (kg)	
		Média ± DP	Min. – Max.	Média ± DP	Min. – Max.
<i>Podocnemis unifilis</i>	Fêmea	30,13 ± 4,68	20,70 - 39,90	2,66 ± 1,14	0,80 - 5,00
<i>Podocnemis unifilis</i>	Macho	22,74 ± 2,11	18,50 - 27,30	1,07 ± 0,31	0,54 - 1,90
<i>Podocnemis expansa</i>	Fêmea	31,81 ± 15,25	11,10 - 73,00	5,17 ± 6,97	0,10 - 32,50
<i>Podocnemis expansa</i>	Macho	37,06 ± 9,25	18,00 - 50,60	5,24 ± 3,00	0,60 - 10,10

Quando comparadas as espécies, *P. unifilis* apresentou área média de SEA_B de $1,87\text{‰}^2$ e *P. expansa* área média de $2,34\text{‰}^2$ (Tabela 9). As distribuições posteriori mostraram que a probabilidade da área de SEA_B , e consequentemente, da amplitude de nicho isotópico de *P. expansa* ser maior que a de *P. unifilis* foi de 72% (Figura 4).

Tabela 9 – Dados descritivos das áreas das elipses padrões bayesianas (SEA_B) para *Podocnemis unifilis* e *Podocnemis expansa* do rio Javaés, estado do Tocantins, Brasil

Espécies	Área da Elipse Padrão Bayesiana - SEA_B (‰^2)			
	Média	Mediana	Mínimo	Máximo
<i>Podocnemis unifilis</i>	1,87	1,85	1,16	2,91
<i>Podocnemis expansa</i>	2,34	2,32	1,68	3,18

Figura 4 – Distribuição posteriori das áreas das elipses padrões bayesianas (SEA_B) para *Podocnemis unifilis* e *Podocnemis expansa* do rio Javaés, estado do Tocantins, Brasil (Linha dourada: *Podocnemis unifilis*, Linha preta: *Podocnemis expansa*)

A análise gráfica das áreas, das inclinações e das localizações das SEA_C das duas espécies no espaço bidimensional $\delta^{15}N$ - $\delta^{13}C$ evidenciou a ausência de sobreposição de nicho isotópico (Figura 5). Os valores médios do $\delta^{13}C$ foram $-27,7 \pm 0,6$ ‰ ($-29,1 - -25,7$ ‰) para *P. unifilis* e $-26,5 \pm 0,8$ ‰ ($-28,7 - -22,3$ ‰) para *P. expansa*, enquanto, os valores médios do $\delta^{15}N$ foram $7,3 \pm 0,9$ ‰ ($4,6 - 9,2$ ‰) para *P. unifilis* e $5,4 \pm 0,9$ ‰ ($3,8 - 8,3$ ‰) para *P. expansa*.

Figura 5 – Elipse padrão corrigida (SEA_C) de *Podocnemis unifilis* e *Podocnemis expansa* do rio Javaés, estado do Tocantins, Brasil no espaço bidimensional $\delta^{15}N$ - $\delta^{13}C$ (Triângulo dourado: *Podocnemis unifilis*, Bolas pretas: *Podocnemis expansa*)

Quando comparados os sexos de *P. unifilis*, fêmeas apresentaram área média de SEA_B de $2,08\%{}^2$ e machos área média de $1,72\%{}^2$ (Tabela 10). As distribuições posteriori mostraram que a probabilidade da área de SEA_B , e consequentemente, da amplitude de nicho isotópico de fêmeas ser maior que a de machos foi de 49%. As distribuições posteriori das fêmeas foram altamente dispersas no espaço bidimensional $\delta^{15}N$ - $\delta^{13}C$, provavelmente devido ao seu número amostral reduzido, ainda sim apresentaram-se adequadas ao cálculo da métricas segundo as análises diagnósticas (Figura 6).

Tabela 10 – Dados descritivos das áreas das elipses padrões bayesianas (SEA_B) para machos e fêmeas de *Podocnemis unifilis* do rio Javaés, estado do Tocantins, Brasil

<i>Podocnemis unifilis</i>	Área da Elipse Padrão Bayesiana - SEA_B ($\%{}^2$)			
	Média	Mediana	Mínimo	Máximo
Fêmea	2,16	2,08	0,99	5,64
Macho	1,72	1,70	1,05	3,07

Figura 6 – Distribuição posterior das áreas das elipses padrões bayesianas (SEA_B) para machos e fêmeas de *Podocnemis unifilis* do rio Javaés, estado do Tocantins, Brasil (Linha azul: machos, Linha vermelha: fêmeas)

A análise gráfica das áreas, das inclinações e das localizações das SEA_C de machos e fêmeas de *P. unifilis* no espaço bidimensional $\delta^{15}\text{N}$ - $\delta^{13}\text{C}$ evidenciou a ocorrência de sobreposição de nicho isotópico, com porcentagens de sobreposição de 48% e 42%, respectivamente (Figura 5). As médias do $\delta^{13}\text{C}$ foram $-27,7 \pm 0,6 \text{ ‰}$ ($-29,0 - -26,2 \text{ ‰}$) para fêmeas e $-27,6 \pm 0,6 \text{ ‰}$ ($-29,1 - -25,7 \text{ ‰}$) para machos. As médias do $\delta^{15}\text{N}$ foram $6,8 \pm 0,9 \text{ ‰}$ ($4,6 - 8,2 \text{ ‰}$) e $7,6 \pm 0,8 \text{ ‰}$ ($5,6 - 9,2 \text{ ‰}$), respectivamente (Figura 7).

Figura 7 – Elipse padrão corrigida (SEA_C) de machos e fêmeas de *Podocnemis unifilis* do rio Javaés, estado do Tocantins, Brasil no espaço bidimensional $\delta^{15}N$ - $\delta^{13}C$ (Triângulo azul: machos, Triângulo vermelho: fêmeas)

Quando comparados os sexos de *P. expansa*, fêmeas apresentaram área média de SEA_B de $2,37\text{‰}^2$ e machos área média de $2,24\text{‰}^2$ (Tabela 11). As distribuições posteriori mostraram uma probabilidade de apenas 23% da área de SEA_B de fêmeas ser maior que a de machos, resultando em amplitudes de nicho isotópico muito parecidas entre os sexos (Figura 8).

Tabela 11 – Dados descritivos das áreas das elipses padrões bayesianas (SEA_B) para machos e fêmeas de *Podocnemis expansa* do rio Javaés, estado do Tocantins, Brasil

<i>Podocnemis expansa</i>	Área da Elipse Padrão Bayesiana - SEA_B (‰^2)			
	Média	Mediana	Mínimo	Máximo
Fêmea	2,37	2,35	1,62	3,48
Macho	2,24	2,20	1,34	4,03

Figura 8 – Distribuição posteriori das áreas das elipses padrões bayesianas (SEA_B) para machos e fêmeas de *Podocnemis expansa* do rio Javaés, estado do Tocantins, Brasil (Linha azul: machos, Linha vermelha: fêmeas)

A análise gráfica das áreas, das inclinações e das localizações das SEA_C de machos e fêmeas de *P. expansa* no espaço bidimensional $\delta^{15}N$ - $\delta^{13}C$ evidenciou alto grau de sobreposição de nicho isotópico, com valores de 70% e 64%, respectivamente (Figura 9). As médias do $\delta^{13}C$ foram $-26,5 \pm 0,8$ ‰ ($-28,2$ – $-22,3$ ‰) para fêmeas e $-26,4 \pm 0,7$ ‰ ($-28,7$ – $-24,4$ ‰) para machos. As médias do $\delta^{15}N$ foram $5,2 \pm 0,9$ ‰ ($3,8$ – $8,1$ ‰) e $5,6 \pm 0,9$ ‰ ($3,9$ – $8,3$ ‰), respectivamente (Figura 9).

Figura 9 – Elipse padrão corrigida (SEA_C) de machos e fêmeas de *Podocnemis expansa* do rio Javaés, estado do Tocantins, Brasil no espaço bidimensional $\delta^{15}N$ - $\delta^{13}C$ (Círculo azul: machos, Círculo vermelho: fêmeas)

Entre os GLMs e GLMMs construídos para explicar os valores de $\delta^{13}\text{C}$, os menores valores de AIC e ΔAIC foram observados para o modelo que incluiu efeito aditivo entre espécie e comprimento de carapaça (Tabela 12).

Tabela 12 - Modelos Lineares Generalizados (GLM) e Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMM) gerados para $\delta^{13}\text{C}$ para *Podocnemis expansa* e *P. unifilis* do rio Javaés, estado do Tocantins, Brasil (+: efeito aditivo, *: efeitos de interação, Massa: massa corpórea, Ccar: comprimento de carapaça, Sp: espécie, AIC e ΔAIC : critérios de informação de Akaike, ω_i : peso do modelo)

Descrição do Modelo	Notação do Modelo	AIC	ΔAIC	ω_i
Efeito aditivo entre Massa e Ccar interagindo com Sexo e Espécie; controlando efeito de Local	$\delta^{13}\text{C} \sim \text{Massa} + \text{Ccar} * \text{Sp} * \text{Sexo}$, random= $\sim 1 \text{Local}$	439,58	14,13	5,78E-04
Efeito aditivo entre Massa e Ccar interagindo com Sexo e Espécie	$\delta^{13}\text{C} \sim \text{Massa} + \text{Ccar} * \text{Sp} * \text{Sexo}$	437,66	12,21	1,51E-03
Efeito de Ccar interagindo com Espécie e Sexo	$\delta^{13}\text{C} \sim \text{Ccar} * \text{Sp} * \text{Sexo}$	435,31	9,86	4,89E-03
Efeito aditivo entre Ccar, Espécie e Sexo	$\delta^{13}\text{C} \sim \text{Ccar} + \text{Sp} + \text{Sexo}$	429,24	3,79	1,02E-01
Efeito de Ccar interagindo com Espécie	$\delta^{13}\text{C} \sim \text{Ccar} * \text{Sp}$	427,74	2,29	2,15E-01
Efeito aditivo entre Ccar e Espécie	$\delta^{13}\text{C} \sim \text{Ccar} + \text{Sp}$	425,45	0,00	6,76E-01
Nulo	$\delta^{13}\text{C} \sim 1$	500,49	75,04	3,43E-17

Esse modelo foi $1,9 \times 10^{16}$ mais provável que o modelo nulo. A estimativa do $\delta^{13}\text{C}$ foi de -26,50‰ para *P. expansa* e -27,60‰ para *P. unifilis*, ou seja, um acréscimo de -1,10‰ em função da espécie. O acréscimo em função do comprimento de carapaça foi estimado em 0,15‰ a cada acréscimo de unidade de *Z-score*, o que na prática, representou um aumento de 1‰ a cada 31,33cm de comprimento de carapaça (Tabela 13 e Figura 10).

Tabela 13 - Modelo Linear Generalizado (GLM) selecionado para $\delta^{13}\text{C}$ para *Podocnemis expansa* e *P. unifilis* do rio Javaés, estado do Tocantins, Brasil (+: efeito aditivo, Ccar: comprimento de carapaça, Sp: espécie)

Modelo: $\delta^{13}\text{C} \sim \text{Ccar} + \text{Sp}$ (Efeito aditivo entre Comprimento de Carapaça e Espécie)			
Fator	Estimativa	Erro Padrão	IC _{95%}
<i>Podocnemis expansa</i>	-26,50	0,07	-26,64 – -26,36
<i>Podocnemis unifilis</i>	-27,60	0,10	-27,79 – -27,40
Comprimento da Carapaça	0,15	0,06	0,04 – 0,27

Figura 10 - Retas estimadas do Modelos Lineares Generalizados (GLM) selecionado para $\delta^{13}\text{C}$ para *Podocnemis expansa* e *P. unifilis* do rio Javaés, estado do Tocantins, Brasil (Losango preto: *Podocnemis expansa*, Triângulo dourado: *Podocnemis unifilis*)

Entre os modelos construídos para explicar os valores de $\delta^{15}\text{N}$, dois foram considerados igualmente plausíveis, com os menores valores de AIC e ΔAIC , o que incluiu interação entre os fatores espécie e sexo, e o que incluiu efeito aditivo entre esses mesmos fatores, mas sem a interação nesse caso (Tabela 14).

Tabela 14 - Modelos Lineares Generalizados (GLM) e Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMM) gerados para $\delta^{15}\text{N}$ para *Podocnemis expansa* e *P. unifilis* do rio Javaés, estado do Tocantins, Brasil (+: efeito aditivo, *: efeitos de interação, Massa: massa corpórea, Ccar: comprimento de carapaça, Sp: espécie, AIC e ΔAIC : critérios de informação de Akaike, ω_i : peso do modelo)

Descrição do Modelo	Notação do Modelo	AIC	ΔAIC	ω_i
Efeito aditivo entre Massa e Ccar interagindo com Sexo e Espécie; controlando efeito de Local	$\delta^{15}\text{N} \sim \text{Massa} + \text{Ccar} * \text{Sp} * \text{Sexo}$, random= ~ 1 Local	491,49	8,06	8,29E-03
Efeito aditivo entre Massa e Ccar interagindo com Sexo e Espécie	$\delta^{15}\text{N} \sim \text{Massa} + \text{Ccar} * \text{Sp} * \text{Sexo}$	489,49	6,06	2,25E-02
Efeito de Ccar interagindo com Espécie e Sexo	$\delta^{15}\text{N} \sim \text{Ccar} * \text{Sp} * \text{Sexo}$	486,30	2,87	1,11E-01
Efeito de Espécie interagindo com Sexo	$\delta^{15}\text{N} \sim \text{Sp} * \text{Sexo}$	483,78	0,35	3,92E-01
Efeito aditivo entre Espécie e Sexo	$\delta^{15}\text{N} \sim \text{Sp} + \text{Sexo}$	483,43	0,00	4,66E-01
Nulo	$\delta^{15}\text{N} \sim 1$	614,52	131,09	1,60E-29

Dois modelos foram selecionados no caso do $\delta^{15}\text{N}$, por isso, optou-se por assumir o modelo que apresentou maior probabilidade quando comparado ao modelo nulo. O modelo que incluiu um efeito de interação entre espécie e sexo foi $2,45 \cdot 10^{28}$ vezes mais provável que o modelo nulo, enquanto o modelo que incluiu apenas um efeito aditivo entre sexo e espécie foi $2,92 \cdot 10^{28}$ vezes mais provável que o modelo nulo. Portanto, o primeiro modelo foi descartado em favor do segundo.

Nesse caso, a estimativa do valor de $\delta^{15}\text{N}$ para o modelo selecionado foi de 5,18‰ para fêmeas de *P. expansa* e de 6,92‰ para fêmeas de *P. unifilis*, ou seja, um acréscimo de 1,74‰ em função da espécie. O acréscimo em função do sexo foi estimado em 0,55‰, o que na prática significa que machos apresentaram um acréscimo deste valor quando comparados as fêmeas da mesma espécie (Tabela 15 e Figura 11).

Tabela 15 - Modelo Linear Generalizado (GLM) selecionado para $\delta^{15}\text{N}$ para *Podocnemis expansa* e *P. unifilis* do rio Javaés, estado do Tocantins, Brasil (+: efeito aditivo, Sp: espécie, M: macho, F:fêmea)

Modelo: $\delta^{15}\text{N} \sim \text{Sp} + \text{Sexo}$ (Efeito aditivo entre Espécie e Sexo)			
Fator	Estimativa	Erro Padrão	IC _{95%}
<i>Podocnemis expansa</i>	5,18	0,10	4,99 - 5,37
<i>Podocnemis unifilis</i>	6,92	0,16	6,61 - 7,23
Sexo (M em relação a F)	0,55	0,15	0,26 - 0,84

Figura 11 - Grupos estimados do Modelo Linear Generalizado (GLM) selecionado para $\delta^{15}\text{N}$ para *Podocnemis expansa* e *P. unifilis* do rio Javaés, estado do Tocantins, Brasil (Pe.F: *Podocnemis expansa* fêmea, Pu.F: *Podocnemis unifilis* fêmea, Pe.M: *Podocnemis expansa* macho, Pu.M: *Podocnemis unifilis* macho).

2.3.3 Fator de discriminação isotópica

No final do experimento, os indivíduos de *P. unifilis* tiveram comprimento de carapaça médio de $16,5 \pm 0,4$ cm (16,1 - 17,0 cm) e massa corpórea média de $0,571 \pm 0,048$ kg (0,500 - 0,600 kg), enquanto, os indivíduos de *P. expansa* tiveram valores médios de $20,7 \pm 0,9$ cm (19,7 - 22,4 cm) e $1,035 \pm 0,121$ kg (0,950 - 1,300 kg), respectivamente. Houve um crescimento significativo tanto em relação ao comprimento de carapaça (*P. unifilis*: $F = 3,33$, $gl = 28$, $p = 0,023$; *P. expansa*: $F = 3,08$, $gl = 24$, $p = 0,035$) quanto em relação a massa corpórea (*P. unifilis*: $F = 5,88$, $gl = 28$, $p = 0,003$; *P. expansa*: $F = 4,43$, $gl = 23$, $p = 0,008$) nas duas espécies durante o período do experimento.

Na última coleta das unhas, as médias de $\delta^{13}C$ e $\delta^{15}N$ foram $-18,19 \pm 0,32$ ‰ e $6,62 \pm 0,35$ ‰ para *P. unifilis* e $-18,42 \pm 0,25$ ‰ e $6,59 \pm 0,17$ ‰ para *P. expansa*, respectivamente. A média de $\delta^{13}C$ da ração foi $-20,38 \pm 0,40$ ‰ e de $\delta^{15}N$ foi $3,02 \pm 0,13$ ‰. Houve diferença nos valores de $\delta^{13}C$ entre as coletas para *P. unifilis* ($F = 6,29$, $gl = 19$, $p = 0,003$), mas não para *P. expansa* ($F = 0,360$, $gl = 17$, $p = 0,780$). Padrão inverso foi encontrado para o $\delta^{15}N$ (*P. unifilis*: $F = 1,98$, $gl = 21$, $p = 0,148$; *P. expansa*: $F = 6,27$, $gl = 18$, $p = 0,004$). Portanto, o equilíbrio nas composições isotópicas ao longo do experimento foi detectado somente para $\delta^{15}N$ de *P. unifilis* e $\delta^{13}C$ de *P. expansa* (Figura 10 e Tabelas 16).

Figura 10 - Variação nas composições isotópicas ($\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$) para cada um dos indivíduos de *Podocnemis unifilis* e *Podocnemis expansa* durante os meses de condução do experimento (M1: primeiro mês, M2: segundo mês, M3: terceiro mês, M4: quarto mês)

Tabela 16 - Dados descritivos (média, desvio padrão – DP, valores mínimo e máximo) das composições isotópicas ($\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$) de *Podocnemis unifilis* e *Podocnemis expansa* durante os meses de condução do experimento (M1: primeiro mês, M2: segundo mês, M3: terceiro mês, M4: quarto mês). As letras em subscrito significam semelhanças ou diferenças estatísticas entre as composições isotópicas dos diferentes meses

Espécie	Coleta	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)		$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	
		Média $\pm$ DP	Min. – Max.	Média $\pm$ DP	Min. – Max.
<i>Podocnemis unifilis</i>	M1	-17,63 $\pm$ 0,26a	-17,87 – -17,15	6,94 $\pm$ 0,33a	6,49 – 7,47
	M2	-17,77 $\pm$ 0,19a	-17,92 – -17,45	6,80 $\pm$ 0,20a	6,51 – 6,97
	M3	-17,87 $\pm$ 0,19a	-18,15 – -17,65	6,61 $\pm$ 0,25a	6,28 – 6,91
	M4	-18,19 $\pm$ 0,32b	-18,65 – -17,76	6,62 $\pm$ 0,35a	6,16 – 7,10
<i>Podocnemis expansa</i>	M1	-18,47 $\pm$ 0,15a	-18,58 – -18,09	6,44 $\pm$ 0,17a	6,19 – 6,68
	M2	-18,36 $\pm$ 0,15a	-18,58 – -18,14	6,50 $\pm$ 0,23a	6,20 – 6,76
	M3	-18,33 $\pm$ 0,17a	-18,70 – -18,23	6,27 $\pm$ 0,14b	6,04 – 6,45
	M4	-18,42 $\pm$ 0,25a	-18,65 – -18,06	6,59 $\pm$ 0,17a	6,40 – 6,91

A ausência de equilíbrio nas composições isotópicas em relação a dieta dos valores de $\delta^{13}\text{C}$ de *P. unifilis* e de $\delta^{15}\text{N}$ de *P. expansa* inviabilizou a determinação do fator de discriminação isotópica nestes casos e impediu a comparação entre espécies. O fator de

discriminação isotópica $\Delta^{13}\text{C}$ para *P. unifilis* foi $1,97 \pm 0,25 \text{ ‰}$ ($1,73 - 2,32 \text{ ‰}$) e o fator de discriminação isotópica $\Delta^{15}\text{N}$ para *P. expansa* foi $3,57 \pm 0,17 \text{ ‰}$ ($3,38 - 3,89 \text{ ‰}$) (Figura 11).

Figura 11 - Fator de Discriminação Isotópica ($\Delta^{13}\text{C}$ e $\Delta^{15}\text{N}$; ‰) para *Podocnemis expansa* e *P. unifilis* do rio Javaés, estado do Tocantins, Brasil

2.4 Discussão

O número de espécies relacionadas coexistindo em uma comunidade depende tanto das suas amplitudes quanto das suas sobreposições de nicho (PIELOU, 1972). No sistema estudado, a amplitude de nicho alimentar de *P. unifilis* apresentou valores significativamente maiores em comparação a *P. expansa*, além de ter sido observada uma alta sobreposição de nicho alimentar entre as espécies. A teoria do limite de similaridade (MACARTHUR; LEVINS, 1967) prevê que quando a competição interespecífica for um processo importante para a coexistência estável das espécies, a sobreposição de nicho entre elas deverá ser reduzida. Portanto, os elevados valores de sobreposição de nichos alimentares entre *P. unifilis* e *P. expansa* (0,93 baseado no IRI e 0,90 baseado nas médias das porcentagens dos volumes) podem indicar uma baixa competição entre as mesmas como resultado de um excedente de recursos, ou alternativamente, uma intensa competição por recursos compartilhados que ainda não culminou na extinção de uma das espécies ou na divergência no uso de recursos entre elas (SCHOENER, 1983; GLASSER; PRICE, 1988).

Uma intensa competição por recursos deve refletir elevados valores de sobreposição somente se tal processo não tiver acarretado uma das suas consequências finais, a extinção de uma das espécies ou a divergência no uso de recursos entre elas. Este cenário só seria possível se as espécies estivessem competindo a um curto período de tempo ao longo da escala evolutiva.

Quelônios divergiram em duas infraordens, Pleurodira e Cryptodira, possivelmente durante o período Triássico (GAFFNEY; JENKINS, 2010). As famílias sul-americanas da ordem Pleurodira tiveram origem Gonduânica e possuem maior tempo de especiação no continente do que as famílias da ordem Cryptodira, que originárias da Laurásia colonizaram a América do Sul mais recentemente (HIRAYAMA; BRINKMAN; DANILOV, 2000; DE LA FUENTE; STERLI, J; MANIEL, 2014). Segundo Vargas Ramírez et al. (2008), a divisão dos gêneros *Erymnochelys* e *Podocnemis* ocorreu a cerca de 78 milhões de anos durante o Cretáceo Superior e a diversificação no gênero *Podocnemis* se deu entre o Eoceno Tardio e o Mioceno Médio, com *P. expansa* divergindo a 36 milhões de anos e *P. unifilis* a 22 milhões de anos. Portanto, parece pouco provável que essas duas espécies, que coexistem a pelo menos 22 milhões de anos, não tenham tido tempo suficiente para se diferenciarem no uso de recursos.

A outra alternativa que pode explicar o padrão de sobreposição de nicho observado é a ocorrência de um excedente de recursos que possibilite às espécies apresentarem baixa competição mesmo explorando itens alimentares semelhantes. Não existem estudos que mediram as disponibilidades de recursos alimentares para os consumidores aquáticos na região do rio Javaés, entretanto, trabalhos realizados em rios e planícies de inundação da Amazônia podem servir como base para inferências dessas disponibilidades. De forma geral, recursos alimentares de consumidores aquáticos em grandes rios tropicais estão associados a áreas de planícies de inundação e vegetação ripária. Segundo o conceito do pulso de inundação (JUNK; BAYLEY; SPARKS, 1989), os materiais terrestres originários das planícies fornecem a maior parte do carbono orgânico que apoia a fauna aquática nos canais principais dos rios, devido principalmente a sua conectividade com habitats de várzea e igapó adjacentes.

Padrões coerentes com essa teoria foram observados em peixes, os quais utilizam recursos alimentares na zona de transição terra-água onde podem se alimentar de folhas, sementes, frutas, insetos e outros invertebrados terrestres oriundos da mata ciliar (MARLIER, 1976; JUNK, 2010). *Podocnemis unifilis* e *P. expansa* possivelmente se beneficiam dos recursos oriundos da vegetação ripária e de regiões inundadas adjacentes de forma análoga

aos peixes, pois as espécies desse gênero tem evoluído ao longo de milhões de anos nesses ecossistemas de florestas inundadas (LASO, 2007).

Um fator limitante para a comprovação dessa hipótese é o fato de medidas diretas de disponibilidade de recursos alimentares para consumidores aquáticos serem raras. Por outro lado, inferências indiretas indicando grande produtividade nestes ambientes são relativamente comuns. Segundo Gottsberger (1978), a produtividade alóctone da vegetação de várzea e igapó determina a vida dos peixes e de outros organismos na água. Junk (2010) afirma que frutas e sementes são quase sempre liberados na água nos períodos de cheia. A ictiocoria, juntamente com a hidrocoria, é considerada o principal meio de dispersão de sementes em florestas inundáveis da Amazônia (GOTTSBERGER, 1978; GOULDING, 1980; ZIBURSKI, 1991; KUBITZKI; ZIBURSKI, 1994). Além disso, tartarugas e outros répteis, como iguanas podem ser potenciais dispersores, na água e na terra, de frutos grandes, não palatáveis ou não dispersos por pequenos pássaros ou morcegos em várzeas amazônicas (IVERSON, 1985; MOLL; JANSEN, 1995).

Ainda que raras, algumas medidas diretas de disponibilidade de recursos alimentares para peixes na Amazônia foram realizadas por alguns autores. Waldhoff et al. (1996) destacou que a produção anual de frutos nas florestas inundáveis varia entre 16 e 53 milhões de toneladas por ano. Correa e Winemiller (2014) observaram que o período de maior produção de frutos correspondeu a elevadas taxas de consumo de frutos e sementes, além de corresponder ao aumento dos valores de sobreposição entre as espécies de peixes. Em adição, a essa abundante frutificação, nessa época a elevação do nível d'água permitiu o contato direto entre a água e a vegetação marginal, contribuindo para a maior oferta e acessibilidade a alimentos de origem vegetal, como frutos, folhas e galhos (OJASTI, 1971).

Parolin et al. (2002) alega que a frutificação durante a temporada de cheia parece ser um traço homogêneo entre as árvores das florestas de várzea. A região do rio Javaés é considerada um ecótono que apresenta elementos de Cerrado, Floresta Amazônica e Pantanal (SEPLAN, 2001). Neste mosaico formado por diferentes fitofisionomias sujeitas a inundações sazonais predominam matas ciliares, matas de várzea e parques de cerrado (MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE-MMA, 2001; SECRETARIA DO PLANEJAMENTO E DA MODERNIZAÇÃO DA GESTÃO PÚBLICA DO TOCANTINS, 2013). Dentre as espécies vegetais de matas ciliares, muitas são caracterizadas como frutíferas e consideradas de grande importância ecológica (*Brosimum lactescens*, *Mouriri glazioviana*, *Buchenavia tomentosa*, *Inga laurina*, etc). O somatório da produtividade destas espécies compreendem cerca de 23% dos estoques de carbono e biomassa dessa comunidade. (SECRETARIA DO

PLANEJAMENTO E DA MODERNIZAÇÃO DA GESTÃO PÚBLICA DO TOCANTINS, 2013). Além disso, a marcada sazonalidade climática da região, com estações seca e chuvosa bem definidas implica na estacionalidade foliar dos elementos arbóreos dominantes da Floresta Aluvial, que ocupa faixas descontínuas e recobre vales formando as florestas ciliares. A maioria das árvores do estrato mais elevado perde as folhas no período de menor precipitação, que dura cerca de 3 a 4 meses por ano (MMA, 2001). Correa e Winemiller (2014) observaram que mesmo nos períodos de menor volume dos rios folhas e outros alimentos de origem alóctone, como flores e insetos foram importantes para a dietas de peixes na Amazônia.

Essas características da vegetação regional, em conjunto com os dados de medidas diretas e indiretas de abundância de recursos em regiões amazônicas reforçam a ideia de uma possível grande disponibilidade de itens de origem alóctone para *P. unifilis* e *P. expansa* no local de estudo, seja por meio de frutos e sementes nos períodos de cheia, ou através de folhas nos períodos de seca, o que é coerente com os elevados valores de sobreposição observados entre essas espécies.

Além das duas alternativas já discutidas, os elevados valores de sobreposição observados podem ainda estar relacionado a um possível viés amostral. Segundo Lawlor (1980), abundâncias demasiadamente discrepantes entre as categorias de recursos nas matrizes de recursos podem superestimar os valores de sobreposição. Portanto, a sobreposição de nicho alimentar poderá ser maior que a realidade caso exista um padrão onde algumas categorias sejam muito abundantes e outras extremamente raras (LAWLOR, 1980; GOTELLI; GRAVES, 1996).

Recursos alimentares como sementes, frutos e folhas provavelmente apresentam períodos de grande disponibilidade na região do rio Javaés, ao passo que a abundância de outras categorias pode estar relacionada a eventos isolados. A maior incidência de luz, concentração de nutrientes e temperaturas elevadas nos períodos de seca promovem um aumento da produtividade primária aquática nas áreas rasas às margens das praias, às quais podem estar associados insetos, moluscos e pequenos peixes (PARMENTER, 1980; COTNER et al., 2006; MONTROYA et al., 2006). A disponibilidade desses recursos depende de vários fatores ambientais atuando em conjunto sobre uma área com características físicas específicas, o que implica em abundâncias altamente variáveis no tempo e espaço. Balensiefer e Vogt (2006) ao encontrarem escamas e vértebras de grandes peixes nos conteúdos estomacais de *P. unifilis* sugerem que os indivíduos podem ter consumido carcaças de animais

mortos. Carcaças devem representar um recurso alimentar esporádico e pontual, ou mesmo raro.

O excedente de recursos como sementes, frutos e folhas, seria, em última análise o responsável tanto por elevados valores de sobreposição entre as espécies como pela presença do viés citado acima. Sendo assim, esse viés, mesmo que presente, superestimaria valores já bastante elevados de sobreposição, não comprometendo as suposições estabelecidas até o momento.

Apesar de estimativas de sobreposição serem, em geral, equiparadas a coeficientes de competição (SCHOENER, 1968; PIANKA, 1969; VANDERMEER, 1972), essa equivalência não é facilmente justificada e pode ser enganosa (COLWELL; FUTUYMA, 1971; PIANKA, 1974; LAWLOR, 1980). Uma elevada sobreposição de nicho alimentar, por si só, não deve ser aceita como prova da existência de competição (CONNELL, 1980). Gotelli e Graves (1996) afirmam que é impossível avaliar ou comparar índices de sobreposição entre espécies ou entre comunidades na ausência de um modelo nulo adequado.

Segundo Schoener (1974), caso a competição influencie a utilização dos recursos em uma determinada comunidade, a sobreposição de nicho encontrada na natureza deve ser significativamente menor do que a sobreposição em comunidades idealizadas livres de competição. Nesse contexto, os valores de sobreposição de nicho simulados através de modelos nulos representam os padrões esperados na ausência de competição por recursos alimentares entre *P. unifilis* e *P. expansa*, e funcionam como referência aos quais os padrões de sobreposição observados na natureza devem ser contrastados.

Sendo assim, os valores estatisticamente superiores das sobreposições observadas em relação as sobreposições simuladas indicam que essas primeiras não foram geradas ao acaso, e mais do que isso, reforçam a suposição de que a competição por recursos alimentares está sendo pouco relevante para as espécies no sistema de estudo. Além disso, o mesmo padrão foi encontrado independentemente do algoritmo utilizado nas simulações, indicando que o fato de comunidades simuladas serem mais liberais ou mais conservadoras não teve influencia sobre as conclusões a cerca da importância da competição no sistema estudado.

As amplitudes de nicho das espécies se referem ao grau em que essas são especializadas ou generalistas no uso de recursos (LEVINS, 1968; HURLBERT, 1978), ou seja, à diversidade de categorias alimentares consumidas por cada espécie (MCDONALD, 2002).

As reduzidas amplitudes de nicho observadas para *P. unifilis* e *P. expansa* indicam um alto grau de especialização trófica para ambas as espécies. Esse alto grau de especialização está

diretamente relacionado às altas representatividades de sementes, e em menor escala, de outras categorias vegetais encontradas nos conteúdos estomacais. Esses resultados são coerentes com a proposição de que quando recursos alimentares forem, pelo menos, temporariamente muito abundantes, como é caso de frutos e sementes durante as estações chuvosas e folhas e talos nas estações secas, a especialização alimentar será vantajosa (MACARTHUR; PIANKA, 1966). As elevadas taxas de consumo dessas categorias são responsáveis tanto pelos valores reduzidos de amplitude como pelos elevados valores de sobreposição observados.

Apesar dos reduzidos valores de amplitude para as duas espécies, *P. unifilis* apresentou valores mais elevados do que *P. expansa*. No caso das medidas obtidas a partir do IRI, o valor da amplitude de *P. unifilis* foi cerca de duas vezes maior que o valor de *P. expansa*. Essas diferenças possivelmente são consequência do maior consumo de sementes em *P. expansa* comparativamente a *P. unifilis*, que apesar de consumir grande quantidade de sementes também apresentou consumo significativo de talos, casca e frutos.

As elevadas abundâncias de sementes nos estômagos provavelmente devem estar associadas à altas taxas de consumo de frutos. O pericarpo dos frutos é mais facilmente digerido do que as sementes e apresenta altos níveis de carboidratos solúveis (JUNK, 2010) que são imediatamente metabolizados pelos consumidores (REHM; SPIG, 1976). As altas taxas de consumo desses itens podem estar associadas as preferências ou necessidades nutricionais das espécies. Junk (2010) ressalta que frutos e sementes apresentam elevado valor nutritivo e que a prevalência dessa característica nas espécies vegetais pode estar relacionado à ictiocoria. Isso também pode ser verdade para a saurocoria, especialmente para tartarugas de água doce, organismos amplamente distribuídos nos ambientes onde esses recursos são abundantes.

Laso (2007) afirma que as espécies do gênero *Podocnemis* evoluíram nesses ambientes ao longo de milhões de anos e por isso se tornaram intrinsecamente integradas a ele. Magalhães (2014) ao estudar a morfologia do tubo digestório da família Podocnemididae encontrou várias características as quais sugere estarem associadas aos hábitos alimentares herbívoros das espécies. Dentre essas se destacam a presença de pregas longitudinais na mucosa esofágica, que tem a função de facilitar a condução do alimento ao estômago e pode estar relacionado ao consumo de muitas sementes grandes e inteiras. O estômago dividido em dois compartimentos, com o primeiro apresentando função fermentativa e o segundo função digestiva, refletindo uma adaptação a dieta herbívora. E, por fim, a presença de um ceco desenvolvido, região que está associada a digestão bacteriana de celulose e outros

carboidratos vegetais, portanto de enorme importância para as espécies herbívoras. Essas adaptações são coerentes com os padrões de consumo de *P. unifilis* e *P. expansa* observados no presente estudo.

Materiais de origem animal, por outro lado, foram sempre pouco representativos em comparação a grande abundância de itens de origem vegetal encontrados nos conteúdos estomacais. Apesar de algumas dessas categorias terem sido encontradas com certa frequência nos estômagos, entre elas escamas, insetos terrestres e artrópodes não identificados, os volumes, e consequentemente os IRIs foram sempre baixos. Entretanto, tecidos de origem animal são digeridos mais rapidamente do que tecidos de vegetais (RICKLEFS, 2003), por isso, menores valores de volume para os primeiros são esperados. Em função disso, frequências de estruturas resistentes à digestão, como escamas ou exoesqueletos de artrópode, devem ser mais relevantes para interpretações sobre o uso dos recursos a elas associados do que os volumes ou mesmo os IRIs.

A maior frequência de escamas para *P. unifilis*, presente em 66,7% dos estômagos, quando comparada a *P. expansa*, presente em apenas 36,4%, pode significar que peixes são recursos mais utilizados pela primeira espécie. Insetos terrestres e artrópodes apresentaram pouca diferença entre as espécies e podem ter sido ingeridos tanto de forma acidental, associados a itens vegetais, como de forma intencional.

A despeito da ideia de que o ganho energético oriundo do consumo de recursos de pequeno volume, como insetos, artrópodes e pequenos peixes não compense o gasto energético despendido na sua captura (PARMENTER; AVERY, 1990), Bjorndal (1991) estudando efeitos associativos entre diferentes componentes da dieta em *Trachemys scripta*, encontrou que nos animais que consumiram larvas de insetos em conjunto a materiais vegetais, ocorreu um aumento da atividade microbiana e da digestibilidade da porção vegetal como consequência da maior quantidade de nutrientes provenientes das larvas. Sendo assim, o consumo, mesmo de pequenas quantidades de recursos de origem animal pode promover um ganho energético extra através de efeitos associativos. Essa pode ser uma explicação para *P. unifilis* e *P. expansa* consumirem, intencionalmente esses recursos.

Por fim, vale destacar também os valores representativos de materiais não identificados, presentes em 95% dos conteúdos de *P. unifilis* e em 100% de *P. expansa*. Duas explicações podem estar relacionadas a essa representatividade, os materiais representam os itens alimentares que foram consumidos a mais tempo e/ou com taxas mais rápidas de digestibilidade, ou esses itens foram consumidos diretamente do ambiente, onde já apresentavam algum grau de decomposição. Malvásio et al. (2003) estudando o

comportamento alimentar de *P. unifilis* e *P. expansa* em cativeiro, descreveu que uma das etapas de forrageio desses animais é andar no fundo do tanque selecionando alimentos. Armond (2008) levantou a possibilidade desse comportamento estar associado ao consumo de material em decomposição depositado no fundo dos corpos d'água em ambiente natural.

Bolnick et al. (2011) afirmam que variações intraespecíficas estão relacionados a fontes genéticas e ambientais e exercem grandes efeitos sobre a dinâmica das comunidades. Em geral, as diferenças ecológicas entre os sexos estão associadas tanto ao dimorfismo sexual no tamanho do corpo como à diferenças reprodutivas entre machos e fêmeas, que podem implicar em diferentes requerimentos nutricionais e de habitats entre os sexos (SHINE, 1989). Esses requisitos, por sua vez, podem influenciar os recursos alimentares e os locais de forrageio utilizados por machos e fêmeas das espécies.

Segundo Malvasio et al. (2003), *P. unifilis* e *P. expansa* podem apresentar variações de dieta entre os sexos. Espécies pertencentes ao gênero *Podocnemis* apresentam marcado dimorfismo sexual, com fêmeas sendo maiores que machos (PRITCHARD; TREBBAU, 1984).

Os estudos testando variações de uso de recursos alimentares entre os sexos de *P. unifilis* e *P. expansa* obtiveram resultados contrastantes. Fachín Terán, Vogt e Gomes (1995) encontraram diferentes estruturas vegetais sendo utilizadas por machos e fêmeas de *P. unifilis*. Balensiefer e Vogt (2004), estudando a mesma espécie, não encontraram diferenças na dietas entre os sexos. Cunha (2003), estudando quatro espécies de *Podocnemis*, também não encontrou variações associadas ao sexo em *P. unifilis* e *P. expansa*. No presente estudo, os valores de sobreposição de nicho entre os sexos de *P. unifilis* e *P. expansa* foram elevados, indicando pouca variação no uso de recursos entre machos e fêmeas, repetindo assim o padrão observado para as espécies. Além disso, ainda para os sexos, as sobreposições observadas foram estatisticamente maiores do que as simuladas através dos modelos nulos, indicando que os padrões encontrados não são gerados ao acaso e que a competição por recursos provavelmente não está ocorrendo entre os sexos.

Apesar do mesmo padrão ter sido verificado para as duas espécies, os valores de sobreposição observada foram mais pronunciados em *P. expansa*. Nessa espécie, machos e fêmeas apresentaram proporções equivalentes de todas as categorias mais importantes nos conteúdos (sementes, material vegetal não identificado, frutos, talos e folhas), o que acarretou em valores de sobreposição (0,985 e 0,954) muito próximos do máximo possível. As amplitudes de nicho novamente mantiveram os padrões observados entre as espécies, com valores bastante reduzidos. Além disso, fêmeas de *P. expansa* apresentaram valores

ligeiramente mais elevados que machos, decorrente da menor importância de sementes no seu conteúdo.

Os valores de amplitude de nicho observados para os sexos de *P. unifilis*, ainda que reduzidos, foram ligeiramente superiores aos observados para os sexos de *P. expansa*. Como já citado anteriormente, o consumo nessa espécie foi menos concentrado em sementes do que em *P. expansa*, e consequentemente, mais distribuído entre diferentes categorias. Esse consumo ainda que distribuído entre poucas categorias, foi suficiente para ocasionar maiores amplitudes de nicho em machos e fêmeas de *P. unifilis*. Entretanto, o padrão dentro da espécie foi oposto ao encontrado para *P. expansa*, com fêmeas apresentando menor amplitude de nicho do que machos. Esses, por sua vez, foram o sexo que apresentou as menores proporções de semente nos conteúdos, seja em relação as fêmeas de *P. unifilis*, ou em relação aos machos e fêmeas de *P. expansa*. O consumo nesses indivíduos se mostrou mais equilibrado entre diferentes categorias (semente, casca, talo e frutos), ainda que poucas categorias tenham sido representativas, sua amplitude de nicho trófico foi a maior encontrada no estudo.

Como os nichos tróficos dos sexos em ambas as espécies foram altamente sobrepostos, nem o dimorfismo sexual nem as diferenças reprodutivas entre machos e fêmeas estiveram associados a diferenças no consumo de recursos alimentares. Além disso, fica claro que as amplitudes de nicho trófico no sistema estudado estão altamente relacionadas ao registro de sementes, que devem estar relacionadas ao consumo de frutos, seja nas espécies, ou nos sexos. Reforçando a importância deste recurso para as *P. unifilis* e *P. expansa* na região do rio Javaés.

No entanto, como estudos que utilizam a lavagem estomacal podem apresentar vieses associados a imprecisão na identificação e na estimativa de itens consumidos, devido principalmente a diferenças de digestibilidade (BULTÉ et al., 2008; MARTINELLI et al., 2009), ferramentas como análises de isótopos estáveis tem sido amplamente utilizadas em estudos de uso de recursos (VANDER ZANDEN; VADEBONCOEUR, 2002).

Análises de isótopos estáveis tem recebido grande destaque em estudos tróficos ao possibilitarem inferências sobre a exploração dos recursos alimentares que compõem dieta de animais selvagens (LAYMAN et al., 2012). Neste estudo, a amplitude de nicho isotópico de *P. expansa* apresentou valores significativamente maiores em comparação a *P. unifilis*, além de não ter sido encontrada sobreposição dos nichos das espécies no espaço bidimensional $\delta^{15}\text{N}$ - $\delta^{13}\text{C}$.

A ausência de sobreposição de nicho isotópico foi consequência das elipses das espécies se apresentarem deslocadas tanto no eixo do $\delta^{13}\text{C}$ como no eixo do $\delta^{15}\text{N}$.

Podocnemis expansa apresentou valores mais elevados de $\delta^{13}\text{C}$, enquanto, *P. unifilis* valores mais elevados de $\delta^{15}\text{N}$. Padrão esse, corroborado pelos modelos selecionados.

Os valores mais elevados de $\delta^{13}\text{C}$ encontrados para *P. expansa* podem ser consequência de um maior consumo de espécies vegetais com ciclo fotossintético C4. Segundo Leite et al. (2002), a grande maioria das espécies de produtores primários em várzeas amazônicas (macrófitas aquáticas, árvores de floresta inundada, fitoplâncton e perifíton algal) apresentaram ciclo C3, no entanto, algumas gramíneas aquáticas de ciclo C4 podem ser abundantes nestes ambientes. A gramínea *Paspalum repens* é um exemplo de planta com ciclo fotossintético C4 consumida por *P. expansa* e *P. unifilis* (ALMEIDA; SÁ; GARCIA, 1986) e extremamente abundante em áreas sazonalmente alagadas na região do Javaés e em outras regiões inundadas da Amazônia (GESTÃO DAS UNIDADES DE CONSERVAÇÃO DO TOCANTINS- GESTO, 2010 ; LEITE et al., 2002). Plantas aquáticas, como *P. repens*, representam uma fonte alimentar constituída de materiais mais tenros preferidos por indivíduos jovens do gênero *Podocnemis* (ALMEIDA; SÁ; GARCIA, 1986). Essa informação é coerente com o apontado pelo modelo de $\delta^{13}\text{C}$, que indicou que os quelônios menores estão associados a valores mais elevados de $\delta^{13}\text{C}$. Como os menores indivíduos foram amostrado para *P. expansa*, uma possibilidade é que esses estejam consumindo *P. repens* ocasionando os maiores valores de $\delta^{13}\text{C}$ na espécie.

Além de diferenças entre espécies C3 e C4, espécies com o mesmo ciclo fotossintético podem apresentar diferentes valores de $\delta^{13}\text{C}$ (MARTINELLI et al., 2009). A área de estudo caracteriza-se por uma região de ecótono, apresentando fitofisionomias dos biomas Pantanal, Cerrado e Amazônia. Assim é possível que diferentes espécies, com diferentes adaptações ao regime hídrico da região apresentem diferentes valores de $\delta^{13}\text{C}$. *P. expansa* pode então estar consumindo espécies C3 ligeiramente mais enriquecidas nesses valores do que as consumidas por *P. unifilis*. Almeida, Sá e Garcia (1986) fazendo um levantamento das espécies vegetais consumidas por quelônios do gênero *Podocnemis* encontraram que *P. expansa* teve uma dieta composta por um maior número de espécies do que *P. unifilis*. Novamente o modelo selecionado para $\delta^{13}\text{C}$ parece coerente, já que Almeida, Sá e Garcia (1986) observaram também que os vegetais utilizados por *P. unifilis* foram comuns aos utilizados por indivíduos mais jovens de *P. expansa*, sugerindo que o comprimento de carapaça dos animais pode ter influência sobre as espécies vegetais consumidas, e consequentemente sobre os valores de $\delta^{13}\text{C}$.

Maiores valores de $\delta^{13}\text{C}$ podem ainda ser consequência de um maior consumo de frutos e sementes, que são reconhecidamente mais enriquecidos do que folhas (CERNUSAK et al., 2009). Os frutos e sementes podem variar de 1 a 4 ‰ em espécies C3 e 1,5‰ em C4 em relação as folhas (HOBBIE; WERNER, 2004). Os estudos de dieta realizados com as espécies mostraram que diferentes estruturas vegetais foram utilizadas tanto por *P. unifilis* como por *P. expansa* (e.g. OJASTI, 1971; ALMEIDA; SÁ; GARCIA, 1986; TERAN; VOGT; GOMEZ, 1995; PORTAL et al., 2002; BALENSIEFER; VOGT, 2006). No presente estudo, apesar de sementes terem sido os itens mais representativos para as duas espécies, sua importância foi maior para *P. expansa*, indicando que estas podem estar sendo responsáveis pelos valores de $\delta^{13}\text{C}$ mais elevados nessa espécie. Adicionalmente, Teran, Vogt e Gomez (1995) observaram que o consumo de frutos e sementes em *P. unifilis* esteve positivamente relacionado ao comprimento da carapaça, padrão novamente coerente com o modelo de $\delta^{13}\text{C}$, sugerindo que indivíduos de *P. unifilis* e *P. expansa* com diferentes comprimentos de carapaça podem consumir diferentes quantidades de sementes e frutos e apresentar diferentes valores de $\delta^{13}\text{C}$.

As diferenças entre os valores de $\delta^{13}\text{C}$ dos indivíduos das espécies foi o principal responsável pelas diferentes amplitudes observadas. Os indivíduos de *P. expansa* apresentaram maior variação no tamanho corporal ao apresentarem os menores e os maiores espécimes do estudo. Essa variação entre o tamanho dos indivíduos pode estar associada ao consumo tanto de uma maior diversidade de espécies vegetais, como mostrado por Almeida, Sá e Garcia (1986), como de uma maior diversidade de estruturas vegetais. Além disso, a possibilidade de juvenis estarem se alimentando de *P. repens*, pode implicar em maiores diferenças entre esses e os indivíduos adultos. Todos esses fatores podem estar contribuindo para os valores mais diversificados de $\delta^{13}\text{C}$ em *P. expansa*.

Quanto aos valores de $\delta^{15}\text{N}$, as diferenças encontradas entre *P. unifilis* e *P. expansa* podem estar relacionadas a preferência por diferentes habitats. Na região do Javaés constatou-se que indivíduos de *P. expansa* preferem locais onde predominam águas profundas e lentas (PORTELINHA et al., 2014), enquanto, *P. unifilis* estão mais associadas a águas rasas, preferencialmente de até 2 metros de profundidade (ATAÍDES, 2009). Áreas mais rasas apresentam um aumento de produtividade primária associada a algas e como consequência uma maior abundância de organismos como moluscos, crustáceos e pequenos peixes (PARMENTER, 1980; COTNER et al., 2006; MONTROYA et al., 2006). Escamas foram mais frequentes nos conteúdos de *P. unifilis*, o que pode indicar que indivíduos dessa espécie

estejam se alimentando de maiores quantidades de peixes, associados a esses locais, se comparados a *P. expansa*, contribuindo assim para os seus valores mais elevados de $\delta^{15}\text{N}$.

Além do efeito direto de recursos de origem animal sobre os valores de $\delta^{15}\text{N}$, alguns efeitos indiretos também podem estar interferindo nesses valores. A maior qualidade nutricional proporcionada por recursos de origem animal, como o peixe, podem promover um aumento da população microbiana associada a digestão nesses animais (BJORNDAL, 1991). Como essa microbiota apresenta valores enriquecidos de $\delta^{15}\text{N}$ se ela vier a ser absorvida pelo organismo poderá ocasionar aumento no $\delta^{15}\text{N}$ de *P. unifilis*.

Um outro processo possivelmente responsável por aumento da atividade microbiana, bem como das taxas metabólicas em *P. unifilis* é o seu comportamento de termorregulação. Indivíduos dessa espécie geralmente ficam sobre troncos e galhos no rio expostos à luz do Sol nas horas mais quentes do dia (ATAÍDES, 2009). Esse comportamento não é observado para *P. expansa* na região do Javaés (PORTELINHA, 2010), reforçando a ideia de que a termorregulação pode estar ocasionando os maiores valores de $\delta^{15}\text{N}$ em *P. unifilis*.

O modelo selecionado para $\delta^{15}\text{N}$ também indicou um efeito de sexo, com machos apresentando valores mais elevados do que fêmeas tanto em *P. unifilis* como em *P. expansa*. Essas diferenças resultaram em pequenos deslocamentos dos nichos isotópicos. Diferentes requerimentos energéticos ou diferentes usos de habitat entre machos e fêmeas podem ter relação com variações no uso de recursos entre eles. (SHINE, 1989). Poucos estudos demonstraram diferenças entre os hábitos alimentares dos sexos nessas espécies (e.g. BALESIEFER: VOGT, 2006). Fachin Teran, Vogt e Gomez (1995) encontraram fêmeas de *P. unifilis* consumindo mais sementes e frutos e machos mais brotos e talos. Padrão parecido com o observado por esses autores ocorreu no presente estudo, com os sexos apresentando diferenças apenas nas representatividades das diferentes estruturas vegetais. Entretanto, essas diferenças parecem não se relacionar com os maiores valores de $\delta^{15}\text{N}$ encontrados para machos. Como as diferenças foram equivalentes nas duas espécies pode ser que o mesmo processo tanto em *P. unifilis* como em *P. expansa* estejam relacionado a essas diferenças.

Segundo Cox, Butler e John-Alder (2007) como a maioria dos répteis continuam a crescer, mesmo após atingirem a maturidade sexual, os custos energéticos da reprodução podem restringir a alocação de energia para o crescimento. Além disso, relatam que fêmeas de algumas espécies chegam a gastar quase o dobro da energia metabolizada por machos. Assim, custos energéticos da reprodução podem ser muito diferentes entre os sexos. Fêmeas de *P. unifilis* e *P. expansa* devem investir grandes quantidades de energia na reprodução, pois além

de produzirem grandes quantidades de ovos apresentam um complexo comportamento reprodutivo (PRITCHARD; TREBBAU, 1984) que inclui dentre outras fases, subida a praia, busca de um sítio de nidificação, abertura e fechamento do ninhos (ALHO; CARVALHO, PÁDUA, 1979; MOLINA, 1992), todas atividades que devem demandar um grande gasto energético. Diante disso, fêmeas e machos dessas espécies devem apresentar, muito possivelmente, variações em suas taxas metabólicas, que podem implicar em diferentes taxas de aproveitamento de alimentos (digestibilidade e assimilação), bem como em diferenças de alocação de nutrientes e energia no organismo entre machos e fêmeas, o que pode estar ocasionando os diferentes valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre os sexos.

Essas diferenças metabólicas podem ainda afetar um processo muito importante para a análise de dados isotópicos, o fator de discriminação isotópica. O fator de discriminação isotópica refere-se a alteração da razão isotópica decorrente da discriminação de um isótopo em detrimento de outro, que ocorre em processos naturais, como evaporação, queima ou qualquer via metabólica (FARQUHAR; EHRLINGER; HUBICK, 1989). Como no processo de digestão ocorre discriminação isotópica entre o recurso consumido e os tecidos do consumidor, a determinação desses fatores tem importantes implicações para a interpretação de dados isotópicos em estudos ecológicos (CAUT; ÂNGULO; COURCHAMP, 2009). Nesse sentido, foi conduzido um experimento de dieta controlada em cativeiro visando determinar os fatores de discriminação isotópica do $\delta^{13}\text{C}$ e do $\delta^{15}\text{N}$ para *P. unifilis* e *P. expansa*. Entretanto, a ausência de equilíbrio entre a dieta e as unhas dos animais não permitiu a determinação dos fatores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ para as duas espécies. A determinação dos fatores de discriminação isotópica do $\delta^{13}\text{C}$ apenas para *P. expansa* e do $\delta^{15}\text{N}$ apenas para *P. unifilis* impediu o estabelecimento de qualquer relação com os padrões observados na natureza.

Muitos fatores podem estar relacionados a variações nos fatores de discriminação isotópica. Variações interespecíficas podem ocorrer devido a identidade taxonômica (CAUT; ÂNGULO; COURCHAMP, 2009), padrões de crescimento e de síntese proteica, estratégia de eliminação de excretas nitrogenados (ROSENBLATT; HEITAUS, 2013). Variações intraespecíficas podem também ser encontradas, e estão normalmente relacionadas ao sexo (SCHMIDT et al. 2004), idade (REICH; BJORN DAL; DEL RIO, 2008), e estado nutricional do animal (HOBSON; ALISAISKAS; CLARK, 1993), além da natureza do tecido utilizado (WOLF; CARLETON; DEL RIO, 2012). Além disso, fatores ambientais podem também exercer influência sobre esses valores, tais como tipo de alimento e qualidade de dieta consumidos (CAUT; ANGULO; COURCHAMP, 2009; CAUT et al., 2010).

Assim, diversos elementos podem ser responsáveis por variações entre valores de fator de discriminação isotópica em animais selvagens. Ao passo que nos animais de cativeiro do presente estudo, as variações devem estar relacionadas a esses espécimes serem juvenis e apresentarem taxas significativas de crescimento ao longo do período do experimento, além da natureza metabólica e estrutural da unha. Segundo Reich, Bjorndal e Del Rio (2008) efeitos de crescimento em análises de isótopos estáveis são, provavelmente, um prevalente e pouco estudado fator de confusão em estudos utilizando isótopos estáveis (Reich et al. 2008). Enquanto unhas, como tecidos metabólicos inertes, podem estar representando recursos utilizados anteriormente ao início do controle da dieta.

Devido ao não conhecimento dos fatores de discriminação isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ para *P. unifilis* e *P. expansa* pode ser que os padrões de nicho isotópico observados no presente estudo estejam relacionados também a diferentes fatores de discriminação que possam estar ocorrendo entre as espécies e entre os sexos.

Lara et al (2012), estudando essas espécies no rio Araguaia, encontrou o mesmo padrão de valores de $\delta^{15}\text{N}$ observados no presente estudo, ou seja, mais elevados em *P. unifilis*, indicando que provavelmente os efeitos que estão ocasionando essas diferenças não devem ser locais, mas sim regionais ou gerais. Talvez esse padrão tenha relação com a afirmação de Luiselli (2008), de que tartarugas de água doce de natureza generalista-especialista tenham reduzido a semelhança ecológica entre elas, mas não os tipos de recursos utilizados. Assim, as diferenças entre as espécies encontradas em ambos os estudos podem não estar relacionadas a utilização de recurso, mas a algum outro fator ecológico intrínseco a *P. unifilis* e *P. expansa*.

Luiselli (2008) avaliou padrões gerais e as causas da partilha de recursos em quelônios de água doce em 26 estudos em diferentes regiões do mundo e concluiu que embora a dimensão mais importantes para a estrutura de montagem de comunidade desse grupo seja a de microhabitat, a importância da partilha de recursos alimentares também é amplamente confirmada. Ele comenta ainda que padrões de partilha de microhabitat normalmente se relacionam a espécies agressivas competindo por locais de termorregulação, o que não é o caso de *P. unifilis* e *P. expansa*, quelônios com comportamento reconhecidamente gregário e pacífico.

Apesar de Luiselli (2008) sugerir que mais estudos em locais onde as espécies são caracterizados por populações de alta densidade, localizados nas regiões tropicais e subtropicais, e caracterizados pela presença de duas ou mais espécies de grandes espécies simpátricas carnívoras ou onívoras demonstrarão partição de recurso alimentar, ele afirma

também que a partição nessa dimensão não será importante para as comunidades de tartaruga que habitam habitats aquáticos com recursos relativamente estáveis, principalmente devido aos seus hábitos oportunistas de explorarem recursos dominantes na comunidade.

O sistema estudado apresenta todas essas características citadas por Luiselli (2008), a não ser pelo hábito mais herbívoro das espécies analisadas, além disso apesar da região do estudo apresentar alta variabilidade ambiental, associada as grandes variações no nível do rio Javaés, a disponibilidade de alimentos para essas espécies parece ser sempre abundante. Assim, a elevada disponibilidade de recursos alimentares em conjunto ao hábitos herbívoro oportunista de *P. uniflis* e *P. expansa* devem estar sendo responsáveis pela baixa relevância dessa dimensão para a coexistência de *P. uniflis* e *P. expansa*.

3 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A partir da teoria clássica do nicho buscou-se compreender quais relações se estabelecem entre dois importantes quelônios amazônicos e quão integrados eles estão aos seus ambientes. Através de inferências dos valores de amplitude e sobreposição de nicho alimentar conclui-se que a competição por recursos alimentares não está sendo um processo importante para a coexistência de *P. unifilis* e *P. expansa* na região do rio Javaés, estado do Tocantins, Brasil. A ausência ou pouca intensidade da competição nessa dimensão deve, possivelmente, estar ocorrendo devido a uma grande disponibilidade de algumas categorias de recursos mais consumidas pelas espécies, como sementes e frutos. Entretanto, como foi encontrada ausência de sobreposição de nicho isotópico nessas espécies, essa discrepância entre valores de sobreposição pode indicar o efeito de algum processo sobre os valores isotópicos que não foi captado pelos dados de conteúdos estomacais.

As análises de isótopos estáveis e de conteúdos estomacais podem apresentar diferentes resoluções. Caso dois itens diferentes com mesmos valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ forem consumidos, as análises isotópicas não conseguirão distingui-los, por outro lado, análises de conteúdo sim. Em compensação, estimativas a partir de análises de conteúdos podem ser enganosas porque diferentes itens podem apresentar diferentes taxas de digestibilidade. Enquanto alguns desses itens são digeridos rapidamente outros permanecem por maiores períodos nos estômagos, e podem ter sua importância superestimada. Além disso, talvez as assimilações dos itens consumidos também sejam variáveis, o que poderia ocasionar discrepâncias entre itens encontrados nos estômagos e composições isotópicas dos tecidos dos consumidores.

A escolha das unhas para as análises isotópicas pode também ter gerado as diferenças entre sobreposição de nicho isotópico e sobreposição de nicho alimentar. Unhas crescem continuamente, sem substituição de tecidos antigos, e por isso integram informações de diferentes períodos de forrageamento dos organismos, ao contrário dos conteúdos, que referem-se a eventos pontuais de forrageio. Sendo assim, as diferenças encontradas podem estar relacionadas a variações temporais ou espaciais das utilizações de recursos nessas espécies.

Variações temporais nas disponibilidades de ambientes e de recursos alimentares para *P. unifilis* e *P. expansa*, causadas pelas grandes variações no nível do rio Javaés, podem estar ocasionando as diferenças entre os nichos isotópicos dessa espécie. Por isso, futuros estudos

devem priorizar a comparação de padrões de amplitude e sobreposição de nicho ao longo dos diferentes períodos do regime hidrológico da região.

Os fatores de discriminação isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ nas espécies não puderam ser determinados em cativeiro, em função disso, é possível que diferenças relacionadas a esses valores também possam ser responsáveis pelo padrão de baixa sobreposição de nicho isotópico observado. Assim, futuros estudos devem objetivar tanto a determinação desses valores de discriminação como a melhor compreensão dos fatores que podem influenciá-los.

Devido as amplitudes e sobreposições de nicho alimentar terem sido calculadas a partir de medidas de utilização de recursos e a interpretação desses valores terem se baseado em inferências indiretas das distribuição desses recursos no ambiente, futuros estudos devem buscar medidas diretas de disponibilidade dos recursos no ambiente, melhorando assim as inferências sobre preferência alimentar de *P. unifilis* e *P. expansa*. Além disso, a estimativa das contribuições proporcionais de cada recurso para os valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ dos tecidos dos animais, através da determinação das composições isotópicas desses recursos e da utilização de modelos de mistura isotópica, permitirão um maior entendimento acerca dos padrões de nicho isotópico observados e devem ser incluídas em estudos futuros.

As espécies apresentaram uma utilização muito concentrada em sementes, assim, maior detalhamento na identificação taxonômica desses itens poderão contribuir para um refinamento das informações sobre utilização de recursos de *P. unifilis* e *P. expansa*, e revelar padrões de partilha de recursos não capturados no presente estudo. Adicionalmente, a determinação de taxas de germinação de sementes após terem sido consumidas pelas espécies poderão revelar se essas são ou não dispersores de espécies vegetais na região, permitindo uma maior compreensão da importância de *P. unifilis* e *P. expansa* para manutenção da biodiversidade local.

Em relação aos sexos, tanto para *P. unifilis*, como para *P. expansa* não foram encontradas diferenças significativas no uso de recursos, entretanto, foram observadas diferenças de $\delta^{15}\text{N}$, o que pode indicar a existência de alguma diferença metabólica entre machos e fêmeas influenciando nesses valores de $\delta^{15}\text{N}$. Assim, estudos que definissem se diferenças metabólicas são mesmo responsáveis por variações nos valores isotópicos entre os sexos seriam de grande utilidade.

REFERÊNCIAS

- ALHO, C.J.R.; CARVALHO, A.G.; PÁDUA, L.F. M. Ecologia da tartaruga-da-Amazônia e avaliação de seu manejo na reserva biológica do Trombetas. **Brasil Florestal**, Brasília, DF, v. 9, n. 38, p. 29-47, 1979.
- _____. PÁDUA, L.F.M. Reproductive parameters and nesting behavior of the Amazon turtle *Podocnemis expansa* (Testudinata, Pelomedusidae) in Brazil. **Canadian Journal of Zoology**, Ottawa, v. 60, p. 97-103, 1982.
- _____. DANNI, T.M.S.; PÁDUA, L.F.M. Influência da temperatura de incubação na determinação do sexo da tartaruga-da-amazônia (*Podocnemis expansa*, Testudinata: Pelomedusidae). **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, v. 44, n.3, p. 305-311, 1984.
- ALMEIDA, S.S.; SÁ, P.G.; GARCIA, A. Vegetais utilizados como alimento por *Podocnemis* (Chelonia) na região do Baixo Rio Xingu Brasil-Pará. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Botânica**, Belém, v. 2, p. 199-211, 1986.
- ALVES, R.R.N.; SANTANA, G.G. Use and commercialization of *Podocnemis expansa* (Schweiger, 1812) (Testudines: Podocnemididae) for medicinal purposes in two communities in North of Brazil. **Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine**, London, v. 4,n.3, p. 6, 2008.
- AQUINO, S.; LATRUBESSE, E.; SOUZA FILHO, E.E. Relações entre o regime hidrológico e os ecossistemas aquáticos da planície aluvial do Rio Araguaia. **Acta Scientiarum**, Maringá, v. 30, n. 4, p. 361- 369, 2008.
- ARAMAIO CUENCA, T.X. Estudio Preliminar del Uso y Estado de Las Tortugas Acuaticas del Río Maniqui (Departamento del Beni) Cochabamba, Bolivia. **Universidad Mayor de San Andres**, La Paz, v. 71, p. 24-28, 1999.
- ARMOND, F.N. **Aspectos alimentares e do parasitismo em *Podocnemis expansa* de ambiente natural e criatório comercial no estado do Tocantins**. 2008. 148p. Dissertação (Mestrado em Ciências do Ambiente) - Universidade Federal do Tocantins, Palmas, 2008.
- ATAÍDES, A.G. **Parâmetros populacionais, aspectos reprodutivos e importância socioeconômica de *Podocnemis unifilis* (TROSCHER,1848) (Testudines, Podocnemididae), no entorno do Parque Nacional do Araguaia, Tocantins**. 2009. 154p. Dissertação (Mestrado em Ciências do Ambiente) - Universidade Federal do Tocantins, Palmas, 2009.
- AURICCHIO, P.; SALOMÃO, M.G. **Técnicas de coleta e preparação de vertebrados para fins científicos e didáticos**. São Paulo: Instituto Pau Brasil de História Natural, 2002. 348p.

- BALENSIEFER, D.C.; VOGT, R.C. Diet of *Podocnemis unifilis* (Testudines, Podocnemididae) during the dry season in the Mamirauá Sustainable Development Reserve, Amazonas, Brazil. **Chelonian Conservation and Biology**, Lunenburg, v.5, n.2, p. 312-317, 2006.
- BATAUS, Y.S.L. **Estimativa de parâmetros populacionais de *Podocnemis Expansa* (tartaruga-da-Amazônia) no rio Crixás-Açu (GO) a partir de dados biométricos**. 1998. 54p. Dissertação (Mestrado em Biologia) - Universidade Federal de Goiás, Goiânia. 1998.
- BEARHOP, S.; ADAMS, C.E.; WALDRON, S.; FULLER, R.A.; MACLEOD, H. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. **Journal of Animal Ecology**, Oxford UK, v.73, n.5, p. 1007-1012, 2004.
- BÉRNILS, R.S.; COSTA, H.C. Répteis brasileiros: lista de espécie. Versão 2012.2. Sociedade Brasileira de Herpetologia, 2012. Disponível em: <<http://www.sbherpetologia.org.br>>. Acesso em: 14 jun. 2014.
- BJORNDAL, K.A. Diet mixing: nonadditive interactions of diet items in an omnivorous freshwater turtle. **Ecology**, Brooklin, v.72, p. 1234-1241, 1991.
- _____. Foraging ecology and nutrition of sea turtles. In: LUTZ, P.L.; MUSICK, J.A. (Ed). **The biology of sea turtles**. Boca Raton: CRC Press, 1997. p. 199-231.
- BOLNICK, D.I.; AMARASEKARE, P.; ARAÚJO, M.S.; BÜRGER, R.; LEVINE, J.M.; NOVAK, M.; RUDOLF, V.H.W.; SCHREIBER, S.J.; URBAN, M.C.; VASSEUR, D. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. **Trends in Ecology & Evolution**, London, v. 26, p. 183-192, 2011.
- BONIN, F.; DEVAUX, B.; DUPRÉ, A. **Turtles of the World**. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2006. 416p.
- BOUTTON, T.W. Stable carbon isotope ratios of natural materials II: atmospheric, terrestrial, marine and freshwater environments. In: COLEMAN, D.C; FRY, B. (Ed). **Carbon isotope techniques**. San Diego: Academic Press, 1991. p. 173–186.
- BURNHAM, K.P.; ANDERSON, D.R. **Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach**. 2nd ed. New York: Springer-Verlag, 2002. 488p.
- BULTÉ, G.; GRAVEL, M.A.; BLOUIN-DEMERS, G. Intersexual niche divergence in northern map turtles (*Graptemys geographica*): the roles of diet and habitat. **Canadian Journal of Zoology**, Ottawa, v. 86, p. 1235-1243, 2008.
- CAUT, S.; ANGULO, E.; COURCHAMP, F. Variation in discrimination factors ($\Delta^{15}\text{N}$ and $\Delta^{13}\text{C}$): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. **Journal of Applied Ecology**, Oxford UK, v. 46, p. 443–453, 2009.
- CAUT, S; ANGULO, E; COURCHAMP, F; FIGUEROLA, J. Trophic experiments to estimate isotope discrimination factors. **Journal of Applied Ecology**, Oxford UK, v. 47, p. 948–954, 2010.

CERNUSAK, L.A.; TCHERKEZ, G.; KEITEL, C.; CORNWELL, W.K.; SANTIAGO, L.S.; KNOHL, A.; BARBOUR, M.M.; WILLIAMS, D.G.; REICH, P.B.; ELLSWORTH, D.S.; DAWSON TE, GRIFFITHS, H.G.; FARQUHAR, G.D.; WRIGHT, I.J. Why are non-photosynthetic tissues generally ^{13}C -enriched compared with leaves in C3 plants? Review and synthesis of current hypotheses. **Functional Plant Biology**, Melbourne, v. 36, p. 199–213, 2009.

CHASE, J.M.; LEIBOLD, M. **Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches**. Chicago, 2003. 212p.

CLEMENTS, F.E. **Plant succession: an analysis of the development of vegetation**. Washington DC: Carnegie Institute, n. 242, 1916. 512p.

_____. Nature and structure of the climax. **Journal of Ecology**, Oxford, UK, v. 24, p. 552–584, 1936.

COLWELL, R.K.; FUTUYMA, D.J. On the measurement of niche breadth and overlap. **Ecology**, Brooklyn, v. 52, n.4, p. 567–576, 1971.

CONNELL, J.H. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. **Oikos**, Copenhagen, v. 35, p. 131–138, 1980.

CORREA, S.B.; WINEMILLER, K.O. Niche partitioning among frugivorous fishes in response to fluctuating resources in the Amazonian floodplain forest. **Ecology**, Brooklyn, v. 95, p. 210–224, 2014.

COTNER, J.B.; MONTOYA, J.V.; ROELKE, D.L.; WINEMILLER, K.O. Seasonally variable riverine production in the Venezuelan Llanos. **Journal of the North American Benthological Society**, Schaumburg, v. 25, p. 171–184, 2006.

COX, R.M.; BUTLER, M.A.; JOHN ALDER, H.B. The evolution of sexual size dimorphism in reptiles. Sex, Size and Gender Roles. In: **Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism**, 2007. p. 38-49.

CRAWFORD, K.; MCDONALD, R.A.; BEARSHOP, S. Applications of stable isotope techniques to the ecology of mammals. **Mammal Review**, Oxford, v. 38, p. 87–107, 2008.

CUNHA, F.L.R. **Dieta de quatro espécies do gênero Podocnemis (Testudines, Podocnemididae) na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Uatumã, Amazonas, Brasil**. 2013. 70p. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) - Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, Manaus, 2013.

DARWIN, C. **On the origin of species by means of natural selection**. London: John Murray, 1859. 502p.

DE LA FUENTE, M.S.; STERLI, J.; MANIEL, J. Origin, Evolution and Biogeographic History of South American Turtles. **Springer**, Heidelberg. p. 143-159, 2014.

DeNIRO, M.J.; EPSTEIN, S. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. **Geochimica et Cosmochimica Acta**, New York, v. 42, p. 495-506, 1978.

_____. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. **Geochimica et Cosmochimica Acta**, New York, v. 45, p. 341-351, 1981.

DIAMOND, J.M. Niche shifts and the rediscovery of interspecific competition. **American Scientist**, New Haven, v. 66, p. 322-331, 1978.

ELTON, C. **Animal Ecology**. London: Sedgwick and Jackson, 1927. 211p.

ERNEST, C.H.; BARBOUR, R.W. **Turtles of the world**. Washington: Smithsonian Institution Press, 1989. 313p.

ESCALONA, T.; ENGSTROM, T.N.; HERNANDEZ, O.E.; BOCK, B.C.; VOGT, R.C.; VALENZUELA, N. Population genetics of the endangered South American freshwater turtle, *Podocnemis unifilis*, inferred from microsatellite DNA data. **Conservation Genetics**, Dordrecht, v. 10, p. 1683–1696, 2008.

ETHIER, D.M.; KYLE, C.J.; KYSER, T.K.; NOCERA, J.J. Variability in the growth patterns of the cornified claw sheath among vertebrates: implications for using biogeochemistry to study animal movement. **Canadian Journal of Zoology**, Ottawa, v. 88, p. 1043–1051, 2010.

FACHIN-TERAN, A. Desove y uso de plays para nidificación de taricaya (*Podocnemis unifilis*) en el río Samiria, Loreto Peru. **Boletín de Lima**, Lima, v. 79, p. 65–75, 1992.

_____. VOGT, R.C; GOMEZ, E.M.F. Food habits of an assemblage of five species of turtles in the Rio Guaporé, Rondônia, Brazil. **Journal of Herpetology**, Athens, v. 29, p. 536-547, 1995.

_____. VOGT, R.C. Estrutura populacional, tamanho e razão sexual de *Podocnemis unifilis* (Testudines, Podocnemididae) no rio Guaporé (RO), norte do Brasil. **Phyllomedusa**, Belo Horizonte, v. 3, p. 29-42, 2004.

FARQUHAR, G.D.; EHLERINGER, J.R.; HUBICK, K.T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v. 40, p. 503-537, 1989.

FERREIRA JÚNIOR, P.D. **Influência dos processos sedimentológicos e geomorfológicos na escolha das áreas de nidificação de *Podocnemis expansa* (tartaruga-da-amazônia) e *Podocnemis unifilis* (tracajá) na bacia do rio Araguaia**. 2003. 296p. Tese (Doutorado em Ciências Naturais) - Universidade Federal de Ouro Preto, Minas Gerais, 2003.

_____. CASTRO, P.T.A. Geological aspects of *Podocnemis expansa* and *Podocnemis unifilis* nesting areas in Rio Javaés, Bananal Island, Brazil. **Acta Amazonica**, Manaus, v. 33, p. 445–468, 2003.

FERRI, V. **Turtles & Tortoises: A Firefly Guide**. Ontário: Firefly Books, 2002. 256p.

FRY, B. **Stable Isotope Ecology**. New York: Springer, 2006. 308p.

GAFFNEY, E.S.; JENKINS, F.A.JR. The cranial morphology of Kayentachelys, an Early Jurassic cryptodire, and the early history of turtles. **Acta Zoologica**, Stockholm, v. 91, p. 335–368, 2010.

GANNES, L.Z.; DEL RIO, M.C.; KOCH P. Natural abundance variations in stable isotopes and their potential uses in animal physiological ecology. **Comparative Biochemistry and Physiology**, New York, v. 119A, p. 725–737, 1998.

GAUSE, G.F. **The Struggle for Existence**. Baltimore: Williams & Wilkins, 1934. 192p.

GIBBONS, J.W.; GREENE, J.L. X-ray photography: a technique to determine reproductive patterns of freshwater turtles. **Herpetologica**, Lawrence, v. 35, p. 86–89, 1979.

GLASSER, J.W.; PRICE, H.J. Evaluating expectations deduced from explicit hypotheses about mechanisms of competition. **Oikos**, Copenhagen, v. 51, p. 57–70, 1988.

GOTELLI, N.J.; ENTSMINGER, G.L. **EcoSim: Null Models Software for Ecology Version 7**. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. Jericho, VT05465. 2004. Disponível em: <<http://garyentsminger.com/ecosim/index.htm>>. Acesso em: 20 Jun. 2014.

GOTELLI, N.J.; GRAVES, G.R. **Null Models in Ecology**. Washington DC: Smithsonian Institution Press, 1996. 368p.

GOTTSBERGER, G. Seed dispersal by fish in inundated regions of Humaitá, (Amazonas). **Biotropica**, Washington DC, v. 10, p. 170–83, 1978.

GOULDING, M. **The fishes and the forest, exploration in Amazonian natural history**. Berkeley: University of California Press, 1980. 280p.

GRINNELL, J. The origin and distribution of the chestnut-backed chickadee. **Auk**, Washington DC, v. 21, p. 364–382, 1904.

_____. The niche-relationships of the California thrasher. **Auk**, Washington DC, v. 34, p. 427–433. 1917.

_____. Geography and evolution. **Ecology**, Brooklyn, v. 5, p. 225–229, 1924.

_____. The presence and absence of animals. **University of California Chronicle**, Berkeley, v. 30, p. 429–450, 1928.

HARDIN, G. Competitive exclusion principle. **Science**, New York, v. 131, p. 1292–1297, 1960.

HIRAYAMA, R.; BRINKMAN, D.B.; DANILOV, I.G. Distribution and biogeography of non-marine Cretaceous turtles. **Russian Journal of Herpetology**, Moscow, v. 7, p. 181–198, 2000.

HOBBIE, E.A.; WERNER, R.A. Intramolecular, compound-specific, and bulk carbon isotope patterns in C3 and C4 plants: a review and synthesis. **New Phytologist**, London, v. 161, p. 371–385, 2004.

HOBSON, K.A.; ALISAISKAS, R.T.; CLARK, R.G. Stable-nitrogen isotope enrichment in avian tissues due to fasting and nutritional stress: implications for isotopic analysis of diet. **The Condor**, Oklahoma, v. 95, p. 388–394, 1993.

_____. Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. **Oecologia**, New York, v. 120, p. 314–326, 1999.

HOPKINS, J.B.; CUTTING, K.A.; WARREN, J.M. Use of Stable Isotopes to Investigate Keratin Deposition in the Claw Tips of Ducks . **PLoS ONE**, San Francisco, n. 8, n.11, e81026, 2013.

HUBBELL, S.P. **The Unified Neutral Theory of Species Abundance and Diversity**. Princeton NJ, 2001. 392p.

HURLBERT, S.H. The measurement of niche overlap and some relatives. **Ecology**, Brooklyn, v. 59, n.1, p. 67–77, 1978.

HUTCHINSON, G.E. A critical examination of the supposed relationship between phytoplankton periodicity and chemical changes in lake waters. In: Limnological studies in Connecticut. VII. **Ecology**, Brooklin, v. 25, p. 3-26, 1944.

_____. Concluding remarks: cold spring harbor symp. **Quantitative Biology**, SP Higher Education Press, v. 22, p. 415-427, 1957.

HYSLOP, E.J. Stomach content analysis-a review of methods and their application. **Journal of Fish Biology**, London, v. 17, p. 411-429, 1980.

IBAMA. **Projeto Quelônios da Amazônia 10 anos**. Brasília, 1989. 119p.

IVERSON, J.B. Lizards as seed dispersers? **Journal of Herpetology**, Athens, v. 19, p. 292-293, 1985.

_____. **A revised checklist with distribution maps of the turtles of the world**. Indiana: Privately printed, 1992. 363p.

JACKSON, A.L.; INGER, R.I.; PARNELL, A.C.; BEARSHOP, S. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER – Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. **Journal of Animal Ecology**, Oxford UK, v. 80, p. 595-602, 2011.

JEPSEN, D.B.; WINEMILLER, K.O. Structure of tropical food webs revealed by stable isotope ratios. **Oikos**, Copenhagen, v. 96, p. 46–55, 2002.

JUNK, W.J.;BAYLEY, P.B.; SPARKS, R.E. The flood pulse concept in river floodplain systems. **Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences**, Ottawa, v. 106, p. 110-127, 1989.

_____. PIEDADE, M.T.F.; WITTMANN, F.; SCHÖNGART, J.; PAROLIN, P. **Central Amazonian floodplain forests: ecophysiology, biodiversity and sustainable management**. Berlin: Springer-Verlag, 2010. 615p.

KING, F.W.; BURKE, R.L. **Crocodilians, tuatara, and turtle species of the world: a taxonomic and geographic reference**. Washington, DC: Association of Systematic Collections, 1989. 216p.

KLEIBER, M. **The fire of life: an introduction to animal energetics**. New York: John Wiley, 1961. p. 177–230.

KLEMENS, M.W.; THORBJARNARSON, J.B. Reptiles as a food source. **Biodiversity and Conservation**, London, v. 4, p. 281–298, 1995.

KREBS, C.J. **Ecological Methodology**. Menlo Park: Addison Wesley Educational Publishers, 1999. 620p.

KUBITZKI, K.; ZIBURSKI, A. Seed Dispersal in Flood Plain Forests of Amazonia. **Biotropica**, Washington DC, v. 26, p. 30-43, 1994.

LARA, N.R.F.; MARQUES, T.S.; MONTELO, K.M.; ATAÍDES, Á.G.; VERDADE, L.M.; MALVÁSIO, A.; CAMARGO, P.B. A trophic study of the sympatric Amazonian freshwater turtles *Podocnemis unifilis* and *Podocnemis expansa* (Testudines, Podocnemidae) using carbon and nitrogen stable isotope analyses. **Canadian Journal of Zoology**, Ottawa, v. 90, p. 1394–1401, 2012.

LASO, F. Challenges **to the Conservation of River Turtles (spp. Podocnemis) in the Peruvian Amazon**. Peru: Kluge Fellows Summer Research Program, 2007. 28p.

LAWLOR, L.R. Overlap, similarity and competition coefficients. **Ecology**, Brooklyn, v. 61, p. 245–251, 1980.

LAYMAN, C.A.; ARAUJO, M.S.; BOUCEK, R.; HAMMERSCHLAG-PEYER, C.M.; HARRISON, E.; JUD, Z.R.; MATICH, P.; ROSENBLATT, A.E.; VAUDO, J.J.; YEAGER, L.A.; POST, D.M.; BEARHOP, S. Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. **Biological Reviews**, Cambridge, v. 87, p. 545-562, 2012.

LEGLER, J.M. Morphology and physiology of the Chelonia. In: GLASBY, C.J.; ROSS, G.J.B.; BEESLEY, P.L. (Ed). **Fauna of Australia: Amphibia and reptilia**. Canberra: Australian Government Publishing Service, 1993. p. 108–119.

LEIBOLD, M.A. The niche concept revisited: mechanistic models and community context. **Ecology**, Brooklyn, v. 76, n.5, p. 1371– 1382, 1995.

LEITE, R.G.; ARAÚJO-LIMA, C.A.R.M.; VICTORIA, R.L.; MARTINELLI, L.A. Stable isotope analysis of energy sources for larvae of eight fish species from the Amazon floodplain. **Ecology of Freshwater Fish**, Copenhagen, v. 11, p. 56-63, 2002.

LEVINS, R. **Evolution in Changing Environments**. Princeton, 1968. 132p.

LUISELLI, L. Resource partitioning in freshwater turtle communities: A null model meta-analysis of available data. **Acta Oecologica**, Montrouge, v.34, p. 80–88, 2008.

MACARTHUR, R.H.; PIANKA, E.R. On optimal use of a patchy environment. **American Naturalist**, Salen, v. 100, p. 603–609, 1966.

____. LEVINS, R. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. **American Naturalist**, Salen, v. 101, p. 377–385, 1967.

____. **The theory of the niche: Population Biology and Evolution**. Syracuse: R. C. Lewontin Ed, p. 159–176, 1968.

____. Species packing and competitive equilibrium for many species. **Theoretical Population Biology**, New York, v. 1, p. 1–11, 1970.

____. Patterns of terrestrial bird communities. In: FARNER.; KING, J.R. (Ed). **Avian Biology**, New York, v. 1, p. 189–221, 1971.

____. Coexistence of species. In: BENKE, J. (Ed). **Challenging Biological Problems**, Oxford, 1972. p. 253–259.

MACKO, S.A.; FOGEL-ESTEP, M.L.; ENGEL, M.H.; HARE, P.E. Isotopic fractionation of nitrogen and carbon in the synthesis of amino acids by microorganisms. **Chemical Geology**, Amsterdam, v. 65, p. 79–92, 1987.

MAGALHÃES, M.S.; VOGT, R.C.; BARCELLOS, J.F.M.; MOURA, C.E.B.; DA SILVEIRA, R. Morphology of the Digestive Tube of the Podocnemididae in the Brazilian Amazon. **Herpetologica**, Lawrence, v. 70, n. 4, p. 449–463, 2014.

MALVASIO, A.; SOUZA, A.M.; MOLINA, F.B.; SAMPAIO, F.A. Comportamento e preferência alimentar em *Podocnemis expansa* (Schweigger, 1812), *P. unifilis* (Troschel, 1848) e *P. sextuberculata* (Cornalia, 1849) em cativeiro (Testudines, Pelomedusidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, São Paulo, v. 20, n.1, p. 161–168, 2003.

____. Aspectos biológicos e populacionais de *Podocnemis expansa* e *Podocnemis unifilis* no Estado Tocantins. In: SIMPÓSIO SOBRE CONSERVAÇÃO E MANEJO DOS QUELÔNIOS NO BRASIL: CONGRESSO BRASILEIRO DE HERPETOLOGIA, 2007. Belém. **Anais...** Belém, 2007. 5p.

MARLIER, G. Ecological studies on some lakes of the Amazon valley. **Amazoniana**, Kiel, v. 1, p. 91–115, 1967.

MARTINELLI, L.A.; OMETTO, J.P.H.B.; FERRAZ, E.S.; VICTORIA, R.L.; CAMARGO, P.B.; MOREIRA, M.Z. **Desvendando Questões Ambientais Com Isótopos Estáveis**. São Paulo: Oficina de Textos, 2009. 144p.

MARTINS, M.; MOLINA, F.B. Panorama geral dos répteis ameaçados do Brasil. In: MACHADO, A.B.M.; DRUMMOND, G.M.; PAGLIA, A.P. (Ed). **Livro vermelho da Fauna Brasileira ameaçada de extinção**. Ministério do Meio Ambiente. Belo Horizonte: Fundação Biodiversitas, 2008. p. 327–334.

MCDONALD, R.A. Resource partitioning among British and Irish mustelids. **Journal of Animal Ecology**, Oxford UK, v. 71, p. 185–200, 2002.

MINAGAWA, M.; WADA, E. Step-wise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relation between $\Delta^{15}\text{N}$ and animal age. **Geochimica et Cosmochimica Acta**, New York, v. 48, p. 1135–1140, 1984.

MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE. Plano de Manejo do Parque Nacional do Araguaia, Tocantins, 2001. 103p.

MOLINA, F.B.; ROCHA, M.B. **Identificação, caracterização e distribuição dos quelônios da Amazônia brasileira**. Goiânia: CENAQUA/IBAMA, 1996. 24p.

_____. ROCHA, M.B.; LULA, L.A.B.M. Comportamento alimentar e dieta de *Phrynops hilarii* (Duméril & Bibron) em cativeiro (Reptilia, Testudines, Chelidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, São Paulo, v.15, p. 73–79, 1998.

MOLL, D.; JANSEN, K.P. Evidence for a role in seed dispersal by two tropical herbivorous turtles. **Biotropica**, Washington DC, v. 27, p. 121-127, 1995.

_____. MOLL, E.O. **The Ecology, Exploitation, and Conservation of River Turtles**. Oxford UK, 2004. 420p.

MOLL, E.O.; MOLL, D. Conservation of river turtles. In: KLEMENS, M.W. (Ed.). **Turtle Conservation**. Washington DC: Smithsonian, 2000. p. 126-155.

MONTOYA, J.V.; ROELKE, D.L.; WINEMILLER, K.O.; COTNER, J.B.; SNIDER, J.A. Hydrological seasonality and benthic algal biomass in a Neotropical floodplain river. **Journal of the North American Benthological Society**, Schaumburg, v. 25, p. 157–170, 2006.

NEWSOME, S.D.; DEL RIO, C.M.; BEARHOP, S.; PHILLIPS, D.L. A niche for isotopic ecology. **Frontiers in Ecology and the Environment**, Washington DC, v. 5, p. 429-436, 2007.

ODUM, E. **Fundamentals of Ecology**. 3rd ed.. Pennsylvania: W.B. Saunders , 1971. 574p.

OJASTI, J. La tortuga arrau del Orinoco. **Defensa de la Natureleza**, Venezuela, v. 1,n.2,, p. 3-9, 1971.

OMETTO, J.; NOBRE, A.D.; ROCHA, H.R.; ARTAXO, P.; MARTINELLI, L.A. Amazonia and the modern carbon cycle: lessons learned. **Oecologia**, New York, v. 143, p. 483–500, 2005.

PÁEZ, V.P.; MORALES-BETANCOURT, M.A.; LASSO, C.A.; CASTAÑO-MORA, O.V.; BOCK, B.C. **Biología y conservación de las tortugas continentales de Colombia**. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, 2012. 267p.

PARMENTER, R.R. Effects of food availability and water temperature on the feeding ecology of pond sliders (*Chrysemys s. scripta*). **Copeia**, New York, v. 1980, p. 503-514, 1980.

_____. AVERY, W. The feeding ecology of the slider turtle. In: GIBBONS, J.W. (Ed). **Life History and Ecology of the Slider Turtle**. Washington DC: Smithsonian Institution Press, 1990. 368p.

PARNELL, A.C.; INGER, R.; BEARHOP, S.; JACKSON, A.L. Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. **PLoS ONE**, San Francisco, n. 5, e. 9672, 2010.

PAROLIN, P.; ARMBRÜSTER, N.; WITTMANN, F.; FERREIRA, L.V.; PIEDADE, M.T.F.; JUNK, W.J. A review of tree phenology in central Amazonian floodplains. **Pesquisas Botânica**, São Leopoldo, v. 52, p. 195–222, 2002.

PETERSON, B.J.; FRY, B. Stable isotopes in ecosystem studies. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 18, p. 293-320, 1987.

PETRAITIS, P.S. Likelihood measures of niche breadth and overlap. **Ecology**, Brooklyn, v. 60, p. 703-710, 1979.

PEZZUTI, J.C.B. **Ecologia e Etnoecologia de Quelônios no Parque Nacional do Jaú, Amazonas, Brasil**. 2003. 149p. Tese (Doutorado em Ecologia) - Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2003.

PIANKA, E.R. Sympatry of desert lizards (*Ctenotus*) in Western Australia. **Ecology**, Brooklyn, v. 50, p. 1012-1030, 1969.

_____. The structure of lizards communities. **Annual Review of Ecology and Systematic**, Palo Alto, v. 4, p. 53-74, 1973.

_____. Niche overlap and diffuse competition. **Proceedings of the U.S.A. National Academy of Sciences**, Washington DC, v. 71, p. 2141-2145, 1974.

PIELOU, E.C. Niche width and niche overlap: a method for measuring them. **Ecology**, Brooklyn, v. 53, p. 687–692, 1972.

PODLESACK, D.W.; MCWILLIAMS, S.R.; HATCH, K.A. Stable isotopes in breath, blood, feces and feathers can indicate intraindividual changes in the diet of migratory songbirds. **Oecologia**, New York, v. 142, p. 501–510, 2005.

PORTAL R.R.; LIMA, M.A.; LUZ, V.L.F.; BATAUS, Y.S.D; REIS, I.J. Espécies vegetais utilizadas na alimentação de *Podocnemis unifilis*, Troschel 1948 (reptilia, testudinae, pelomedusidae) na região do Pracuúba-Amapá-Brasil. **Ciência Animal Brasileira**, Goiânia, v. 3, n.1, p. 11-19, 2002.

PORTELINHA, T.C.G. **Estudo das Populações de *Podocnemis expansa* e *Podocnemis unifilis* no Rio Javaés, Tocantins**. 2007. 75p. Trabalho de Conclusão de Curso (Bacharel em Engenharia Ambiental) - Universidade Federal do Tocantins, Palmas. 2007.

____. MALVASIO, A.; PIÑA, C.I.; BERTOLUCI, J. Population Structure of *Podocnemis expansa* (Testudines: Podocnemididae) in Southern Brazilian Amazon. **Copeia**, New York, v. 2014, n.4, p. 707-715, 2014.

POUGH, F.H.; ANDREWS, R.M.; CADLE, J.E.; CRUMP, M.L.; SAVITZKY, A.H.; WELLS, K.D. **Herpetology**. Upper Saddle River: Prentice Hall, 2003. 577p.

____. HEISER, J.B.; MCFARLAND, W.N. **A vida dos vertebrados**. 4. ed. São Paulo: Atheneu, 2008. 699p.

PRITCHARD, P.C.H.; TREBBAU, P. **The Turtles of Venezuela**. Oxford US: Society for the Study of Amphibians and Reptiles, 1984. 414p.

R CORE TEAM. R. **A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, 2013. Disponível em: <<http://www.R-project.org>>. Acesso em: 4 Mai. 2014.

REHM, S.; ESPIG, G. Plant sources of protein in the tropics. **Plant Research and Development**, Tubingen, v. 4, p. 7-15, 1976.

REICH, K.J.; BJORNDAL, K.A.; DEL RIO, K.M. Effects of growth and tissue type on the kinetics of ¹³C and ¹⁵N incorporation in a rapidly growing ectotherm. **Oecologia**, Berlin, v. 155, p. 651–663, 2008.

RICKLEFS, R.E. Is rate of ontogenetic growth constrained by resource supply or tissue growth potential? A comment on West *et al* model. **Functional Ecology**, Oxford UK, v. 17, p. 384–393, 2003.

ROSENBLATT, A.E.; HEITHAUS, M.R. Slow isotope turnover rates and low discrimination values in the American Alligator: implications for interpretation of ectotherm stable isotope data. **Physiological and Biochemical Zoology**, Chicago, v. 86, p.137-148, 2013.

ROSS, S.T. Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies. **Copeia**, New York, v. 2, p. 352-388, 1986.

SALE, P.F. Overlap in resource use, and interspecific competition. **Oecologia**, New York, v. 17, p. 245-256, 1974.

SALERA JÚNIOR, G. **Avaliação da biologia reprodutiva, predação natural e importância social em quelônios com ocorrência na bacia do Araguaia**. 2005. 191p. Dissertação (Mestrado em Ciências do Ambiente) - Universidade Federal do Tocantins, Palmas, 2005.

____. MALVASIO, A.; GIRALDIN, O. Relações cordiais. **Ciência Hoje**, Rio de Janeiro, v. 39, n.226, p. 61-63, 2006.

SEMINOFF, J.A.; JONES, T.T.; EGUCHI, T.; JONES, D.; DUTTON, P.H. Stable isotope discrimination ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) between soft tissues of green sea turtles *Chelonia mydas* and their diet. **Marine ecology progress series**, Halstenbek, v. 308, p. 271–278, 2006.

SCHOENER, T.W. The Anolis lizards of Bimini: Resource partitioning in a complex fauna. **Ecology**, Brooklyn, v. 49, p. 704–726, 1968.

_____. Some methods for calculating competition coefficients from resource-utilization spectra. **American Naturalist**, Salen, v. 108, p. 332–340, 1974.

_____. Resource partitioning in ecological communities. **Science**, New York, v. 185, p. 27–39, 1974.

_____. Field experiments on interspecific competition. **American Naturalist**, Salen, v. 122, p. 240–285, 1983.

SECRETARIA DO PLANEJAMENTO E DA MODERNIZAÇÃO DA GESTÃO PÚBLICA DO TOCANTINS. **Mapeamento das Regiões Fitoecológicas e Inventário Florestal do Estado do Tocantins: Inventário Florestal da Faixa Centro**. Palmas, 2013. 378p.

_____. **Mapeamento das Regiões Fitoecológicas e Inventário Florestal do Estado do Tocantins: Inventário Florestal da Faixa Sul**. Palmas, 2013. 274p.

SHINE, R. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: A review of the evidence. **The Quarterly Review of Biology**, Baltimore, v. 64, p. 419–461, 1989.

SMITH, N.J. Destructive exploitation of the South American river turtle. **Yearbook, Association of Pacific Coast Geographers**, Corvallis, v. 36, p. 85–102. 1974.

SOINI, P. **Biología y manejo de la tortuga *Podocnemis expansa* (Testudines, Pelomedusidae)**. Tratado de Cooperación Amazonica. Caracas, 1997. 47p.

SOUZA, F.L.; ABE, A.S. Feeding ecology, density and biomass of the freshwater turtle, *Phrynops geoffroanus*, inhabiting a polluted urban river in southeastern Brazil. **Journal of Zoology**, Cambridge, v. 252, p. 437–446, 2000.

SPONNHEIMER, M.; PASSEY, B.H.; DE RUITER, D.J.; GAUTELLI-STEINBERG, D.; CERLING, T.E.; LEE-THORP, J.A. Isotopic evidence for dietary variability in the early hominin *Paranthropus robustus*. **Science**, New York, v. 314, p. 980–982, 2006.

TORTOISE ; FRESHWATER TURTLE SPECIALIST GROUP. *Podocnemis expansa*. In: **The IUCN Red List of Threatened Species**. 1996. Disponível em: <www.iucnredlist.org>. Acesso em: 15 Fev. 2015.

_____. *Podocnemis unifilis*. In: **The IUCN Red List of Threatened Species**. 1996. Disponível em: <www.iucnredlist.org>. Acesso em: 15 Fev 2015.

TILMAN, D. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion and community assembly. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington DC, v. 101, p. 10854–10861, 2004.

TOCANTINS. Secretaria de Planejamento e Meio Ambiente do Estado do Tocantins - SEPLAN. **Plano de Manejo: Parque Estadual do Cantão**. Palmas, 2001. 1v..

____. Secretaria de Planejamento e Meio Ambiente do Estado do Tocantins - SEPLAN. **Atlas do Tocantins**: subsídios ao planejamento da gestão territorial. Palmas. 2005. 1v..

TURTLE CONSERVATION FUND. **A Global Action Plan for Conservation of Tortoises and Freshwater Turtles**: Strategy and Funding Prospectus 2002–2007. Washington, DC: Conservation International and Chelonian Research Foundation. 2002. 30p.

VANDERMEER, J.H. Niche theory. **Annual Review of Ecology and Systematic**, Palo Alto, v. 3, p. 107-132, 1972.

____. To be rare is to be chaotic. **Ecology**, Brooklyn, v. 63, p. 1167-1168, 1982.

VANDER ZANDEN, M.J.; VADEBONCOUER, Y. Fishes as integrators of benthic and pelagic food webs in lakes. **Ecology**, Brooklyn, v. 83, p. 2152–2161, 2002.

VARGAS-RAMÍREZ, M.; CASTAÑO-MORA, O.V.; FRITZ, U. Molecular phylogeny and divergence times of ancient South American and Malagasy river turtles (Testudines: Pleurodira: Podocnemididae). **Organism, Diversity and Evolution**, Jena, v. 8, p. 388–398, 2008.

VOGT, R.C. **Tartarugas da Amazônia**. Lima: Gráfica Biblos, 2008. 104p.

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

WHITTAKER, R.H.; LEVIN, S.A.; ROOT, R.B. Niche, habitat, and ecotope. **American Naturalist**, Salen, v. 107, p. 321-338, 1973.

WIENS, J.A. **The ecology of bird communities**. Cambridge, 1992. v. 1 544p.

WILSON, R.P. Resource partitioning and niche hyper-volume overlap in free-living Pygoscelid penguins. **Functional Ecology**, Oxford, U.K, v. 24, p. 646-657, 2010.

WINEMILLER, K.O.; PIANKA, E.R. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. **Ecological Monographs**, Tempe, v. 60, p. 27–55, 1990.

WOLF, N; CARLETON, S.A; DEL RIO, C.M. Ten years of experimental animal isotopic ecology. **Functional Ecology**, Oxford UK, v. 23, n.1, p. 17-26, 2009.

ZIBURSKI, A. Dissemination, Keimung und Etablierung einiger Baumarten der Überschwemmungswälder Amazoniens. **Tropische und subtropische Pflanzenwelt**, Mainz, v. 77, p. 1- 96, 1991.

ZUG, G.R.; VITT, L.J.; CALDWELL, J.P. **Herpetology**: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles, 2nd ed. San Diego: Academic, 2001. 630p.