



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI
PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA
CURSO DE MESTRADO EM ZOOLOGIA

**RECURSOS ALIMENTARES E LOCAL DE FORRAGEIO DE TRÊS ESPÉCIES DE
HELICOPS WAGLER, 1830 (SERPENTES: DIPSADIDAE) NA AMAZÔNIA
ORIENTAL, BRASIL**

CÁSSIA DE CARVALHO TEIXEIRA

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia, do convênio entre a Universidade Federal do Pará e o Museu Paraense Emílio Goeldi, como parte dos requisitos para obtenção do grau de Mestre em Zoologia.

Orientadora: Dr^a. Maria Cristina dos Santos Costa

Co-orientador: Dr. Luciano Fogaça de A. Montag

Belém – PA

2012

*Dedico este trabalho à minha mãe
Terezinha de Carvalho Teixeira e minha irmã Maria
Georgina Teixeira*

AGRADECIMENTOS

Agradeço à minha família pelo amor, apoio e compreensão presentes em todas as etapas deste trabalho.

Agradeço ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de estudo concedida.

À Universidade Federal do Pará a base da minha formação, Museu Paraense Emílio Goeldi e Laboratório de Ecologia e Zoologia de Vertebrados da UFPA, pela infraestrutura.

Ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia pelas oportunidades.

À minha orientadora Dr^a Maria Cristina dos Santos-Costa (Kita) pelos ensinamentos, orientação e paciência, durante todos esses anos de graduação e mestrado. Kita, muito obrigada também pela sua amizade.

Ao Dr. Luciano Fogaça de Assis Montag (Miúdo) pela sua amizade, pelas orientações, conselhos e críticas que sempre buscaram o meu melhor e muito contribuíram para o meu aprendizado e formação.

À curadora da Coleção Herpetológica do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), Dra. Ana Lúcia da Costa Prudente, pelo empréstimo do material.

Ao curador MSc. Hipócrates Chalkidis pelo empréstimo do material da Coleção Herpetológica das Faculdades Integradas dos Tapajós (FIT) e aos colegas do LPZ, em especial ao Phablo Silva, pela ajuda na coleta dos dados.

Ao MSc. Josseham Frota e ao Dr. Alfredo Santos-Jr pelas contribuições e dados fornecidos.

À Sâmia Frota pela hospedagem em Santarém.

Ao MSc. Guilherme Dutra pela identificação taxonômica da maior parte dos peixes utilizados neste trabalho.

À Naraiana Benone pela ajuda na elaboração do mapa e sugestões ao trabalho.

Ao Bruno Ayres-Santos pela elaboração do desenho esquemático dos resultados.

Ao Dr. Leandro Juen pelas críticas e sugestões, além da ajuda na estatística.

Ao MSc. Youszef Bitar pelo auxílio nas análises dos dados.

Ao MSc. Tiago Magalhães da Silva Freitas pelas sugestões do manuscrito.

Ao Dr. Gleomar Fabiano Maschio (ICB/UFPA), Dr^a. Cristiane de Paula Ferreira (IG/UFPA) e Dr^a. Marlúcia Bonifácio Martins (CZO/MPEG) pelas contribuições realizadas na qualificação deste trabalho.

Às secretárias do Programa de Pós-Graduação em Zoologia Dorotéa Albuquerque e Wanessa Martinna.

Aos meus amigos do mestrado, em especial à Naraiana, Dina-Mara, Luciana, Guevara e Kleiton pelo companheirismo e também pelas contribuições ao trabalho.

E a todos que ajudaram de alguma forma para a realização deste trabalho, muito obrigada!

ÍNDICE

LISTA DE FIGURAS	vi
LISTA DE TABELAS	vi
RESUMO	vii
ABSTRACT	viii
INTRODUÇÃO	1
MATERIAL E MÉTODOS	2
Área de estudo	2
Coleta e análise de dados	3
RESULTADOS	7
DISCUSSÃO	14
AGRADECIMENTOS	20
REFERÊNCIAS	20
ANEXOS	31

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** - Localidades de origem dos exemplares analisados de *Helicops angulatus*, *H. hagmanni* e *H. polylepis*, Pará, Amazônia Oriental, Brasil.....3
- Figura 2** - Representação gráfica do resultado do Escalonamento Multidimensional Não-Métrico quanto à variação na composição da dieta de *Helicops angulatus*, *H. hagmanni* e *H. polylepis*, Pará, Amazônia Oriental, Brasil.....10
- Figura 3** - Representação gráfica do resultado da Análise de Componentes Principais para os atributos ecomorfológicos dos peixes consumidos por *Helicops angulatus*, *H. hagmanni* e *H. polylepis*, Pará, Amazônia Oriental.12
- Figura 4** - Distribuição espacial baseada nos atributos ecomorfológicos dos peixes consumidos por *Helicops angulatus* (A), *H. hagmanni* (B) e *H. polylepis* (C), Pará, Amazônia Oriental.....14

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1** - Atributos ecomorfológicos dos peixes consumidos por *Helicops angulatus*, *H. hagmanni* e *H. polylepis*, Pará, Amazônia Oriental, utilizados na determinação do local de forrageio das serpentes (Modificados de Watson & Balon, 1984 e Balon *et al.*, 1986).6
- Tabela 2** - Presas consumidas por *Helicops angulatus*, *H. hagmanni* e *H. polylepis*, Pará, Amazônia Oriental (N = frequência absoluta e % = frequência relativa).8
- Tabela 3** - Sobreposição da dieta de *H. angulatus*, *H. hagmanni* e *H. polylepis*, Pará, Amazônia Oriental, considerando-se as famílias dos itens consumidos.11
- Tabela 4** - Análise de Componente Principais dos atributos ecomorfológicos dos peixes consumidos por *Helicops angulatus*, *H. hagmanni* e *H. polylepis*, Pará, Amazônia Oriental.13

Recursos alimentares e local de forrageio de três espécies de *Helicops* Wagler, 1830 (Serpentes: Dipsadidae) na Amazônia Oriental, Brasil¹

Cássia de Carvalho Teixeira^{1,2,3}; Luciano Fogaça de Assis Montag^{1,2}; Maria Cristina Santos-Costa^{1,2}

¹Universidade Federal do Pará, Laboratório de Ecologia e Zoologia de Vertebrados, Herpetologia. Instituto de Ciências Biológicas. Rua Augusto Corrêa, 01. Guamá. CEP 66.075-110. Caixa postal 479. Belém, Pará, Brasil.

²Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Universidade Federal do Pará convênio Museu Paraense Emílio Goeldi, Instituto de Ciências Biológicas - Rua Augusto Corrêa, 01 - Guamá. CEP 66075-110. Caixa postal 479. PABX +55 91 3201-8420. Belém - Pará – Brasil.

³Autor correspondente: kassteixeira@yahoo.com.br

RESUMO

Espécies filogeneticamente aparentadas, que coexistem no ambiente com semelhanças na utilização dos recursos, são potencialmente competidoras. Assim, espera-se que apresentem diferenciação em algum dos principais eixos do nicho ecológico. *Helicops angulatus*, *H. hagmanni* e *H. polylepis* são cobras d'água abundantes no estado do Pará, Amazônia Oriental, e podem ser sintópicas, o que sugere que estas espécies apresentem alguma variação na dieta ou no local de forrageio. Esse estudo teve o objetivo de verificar variações na composição da dieta, a amplitude e sobreposição de nicho trófico, bem como variações no local de forrageio, baseadas em características ecomorfológicas dos peixes consumidos por três espécies de cobras d'água na Amazônia Oriental, Pará. Verificamos que a dieta das três espécies de *Helicops* é semelhante, contudo, as proporções em que os itens são consumidos diferem. *Helicops angulatus* é a espécie mais generalista e *H. hagmanni* a mais especialista, e a sobreposição alimentar entre as três espécies foi intermediária. De acordo com os dados ecomorfológicos dos peixes consumidos por *H. angulatus*, *H. hagmanni* e *H. polylepis* pôde-se concluir que estas espécies forrageiam os mesmos ambientes em meio aquático, principalmente microhabitats de águas lânticas nos estratos médio e superior da coluna d'água. A coexistência dessas espécies pode estar sendo favorecida pela abundância dos recursos consumidos.

Palavras-chave: cobras d'água, coexistência, diferenciação de nicho, floresta amazônica.

¹ Capítulo a ser submetido para publicação na revista *Herpetologica* (ver normas anexo 2).

Food resources and foraging place of three species of *Helicops* Wagler 1830 (Serpentes: Dipsadidae) in Eastern Amazonia

ABSTRACT

Close related species that coexist in the same environment with similarities in the use of resources are potentially competitors. Therefore, it is expected that they present differentiation in some of the main axes of their ecological niche. *Helicops angulatus*, *H. hagmanni* and *H. polylepis* are abundant species found in the state of Pará, Eastern Amazonia, and they are syntopic sometimes, what suggests that these species present some variation in their diet or in the foraging place. This work aimed to verify variations in the composition of the diet, the width and overlap of food niche, as well as variations in the foraging place, based on ecomorphological characteristics of the consumed fishes of three species of the genus *Helicops* in the Eastern Amazonia, Pará state. We verified that the three species of snake possess similar diet composition, however, the proportions in that the items are consumed differ between them. *Helicops angulatus* is the most generalist species and *H. hagmanni* the most specialist. The food niche overlap between the three species was intermediate. In agreement with ecomorphological data of the fishes consumed by *H. angulatus*, *H. hagmanni* and *H. polylepis*, it can be concluded that these species forage in the same place, that would be the medium and superior strata of the water column, especially in the lentic waters of the margins. The coexistence of those species can be favored by the abundance of the consumed resources.

Key-words: water snakes, coexistence, niche differences, Amazon rainforest.

INTRODUÇÃO

As espécies de *Helicops* são conhecidas popularmente como “cobras d’água”, alimentam-se primariamente de peixes, secundariamente de anuros e, eventualmente, de lagartos, como no caso de *H. angulatus* (Cunha & Nascimento, 1978; 1993; Martins & Oliveira, 1998; Ford & Ford, 2002; Freitas & Silva, 2005). Informações a respeito da dieta dessas serpentes indicam que elas forrageiam primariamente no ambiente aquático (Ford & Ford, 2002; Aguiar & Di-Bernardo, 2004). Porém, os dados são escassos e provenientes de estudos não específicos, e.g., estudos de comunidades (Duellman, 1978), observações pontuais (Sturaro & Gomes, 2008) ou de trabalhos de autoecologia, disponíveis em listas de presas consumidas (Aguiar & Di-Bernardo, 2004; Ávila *et al.*, 2006). Além disso, pouco se conhece a respeito das estratégias de forrageamento que cada espécie apresenta, como por exemplo, em qual estrato da coluna d’água essas serpentes capturam suas presas.

Apesar de algumas espécies de *Helicops* serem aparentemente abundantes em algumas localidades (Martins & Oliveira, 1998), o encontro com serpentes na natureza é evento fortuito. Por outro lado, estudos ecomorfológicos, envolvendo conhecimentos da ecologia e morfometria de peixes, podem fornecer informações robustas a respeito do padrão de locomoção e microhabitat utilizado por esses animais (Freire & Agostinho, 2001; Breda *et al.*, 2005; Casatti *et al.*, 2005; Cochran-Bierdeman, & Winemiller, 2010; Mazzoni *et al.*, 2010), tornando possível inferir os microhabitats onde os mesmos podem ser capturados pelas serpentes. Assim, mesmo sem identificação taxonômica exata do peixe consumido, é possível obter informações ecológicas importantes desse tipo de presa somente com as medidas morfométricas (Winemiller, 1992; Casatti & Castro, 2006; Ferreira, 2007; Piorsky *et al.*, 2007).

As espécies de *Helicops* que ocorrem na Amazônia brasileira são: *Helicops angulatus* Linnaeus, 1758, *H. hagmanni* Roux 1910, *H. polylepis* Günther, 1861, *H. trivittatus* Gray 1849, *H. leopardinus* Schlegel, 1837 e *H. tapajonicus* Frota, 2005. (Cunha & Nascimento, 1978; 1993; Martins & Oliveira, 1998; Frota, 2005; Frota *et al.*, 2005; Maschio *et al.*, 2009). Sendo que, *H. angulatus*, *H. hagmanni* e *H. polylepis*, entre outras, podem ser sintópicas, como foi verificado na FLONA de Caxiuanã, Melgaço, Pará (Maschio *et al.*, 2009). Espécies de *Helicops* são filogeneticamente aparentadas (Zaher *et al.*, 2009) e estas três espécies de *Helicops* possuem semelhanças quanto ao tipo de recurso consumido e habitat utilizado (Cunha & Nascimento,

1998; Martins & Oliveira, 1998), podendo ser caracterizadas como parte da mesma guilda (Root, 1967).

Espécies filogeneticamente aparentadas, que coexistem no ambiente e utilizam recursos semelhantes, são potencialmente competidoras. Desta forma, se espera que apresentem diferenciação em algum dos eixos do nicho ecológico, como os principais: a dieta, o hábitat ou o período de atividade (Pianka, 1973). Essa diferenciação atuaria favorecendo a coexistência entre espécies (Hutchinson, 1957; Pianka, 1973; Schoener, 1982), como uma alternativa à exclusão competitiva (Chesson, 2000; Gilbert *et al.*, 2008). Contudo, sem informações a respeito dos recursos disponíveis no ambiente, não é possível testar a hipótese que a segregação é causada por competição passada ou por fatores históricos de cada espécie, os quais também podem ser responsáveis pela diferenciação de nicho (Schoener, 1982; Wiens & Graham, 2005).

Assim, embora *Helicops angulatus*, *H. hagmanni* e *H. polylepis* compartilhem semelhanças ecológicas, essas serpentes coexistem no ambiente, possivelmente em decorrência de diferenciação em algum eixo do nicho ecológico. Desse modo, esse trabalho teve o objetivo de verificar variações na dieta e no local de forrageio, respondendo as seguintes perguntas: i) Espécies de cobras d'água simpátricas e sintópicas de *Helicops* consomem os mesmos itens alimentares? ii) qual a amplitude de nicho trófico e o grau de sobreposição alimentar entre essas espécies? e iii) Existe diferenciação do local de forrageio entre as três espécies de *Helicops* da Amazônia Oriental?

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

Os exemplares analisados são provenientes do estado do Pará (Amazônia Oriental), dos municípios de Ananindeua, Augusto Corrêa, Belém, Belterra, Benevides, Bragança, Capitão Poço, Castanhal, Dom Eliseu, Marabá, Maracanã, Melgaço, Moju, Ourém, Peixe-Boi, Santarém, Santarém Novo, São Domingos do Capim, Vigia e Viseu (Figura 1).

A região apresenta temperatura média mensal superior a 18° C (NMH, 2012). O clima é tropical chuvoso do tipo Af, segundo a classificação de Köppen, apresentando precipitação pluviométrica média anual variando de 2.500mm a 3.000mm (NMH, 2012). A precipitação é o fator de maior variabilidade na região, sendo responsável pela divisão das estações de estiagem e

chuvosa (CPTEC/INPE, 2012). A estação chuvosa corresponde aos meses de dezembro a maio e a estação de estiagem aos meses de junho a novembro (NMH, 2012; CPTEC/INPE, 2012).

A vegetação possui características de florestas de inundação (várzea e igapó), de matas de terra firme e de formações como o cerrado e floresta semi - úmida, típicas da região amazônica (Ab'Saber, 2002).

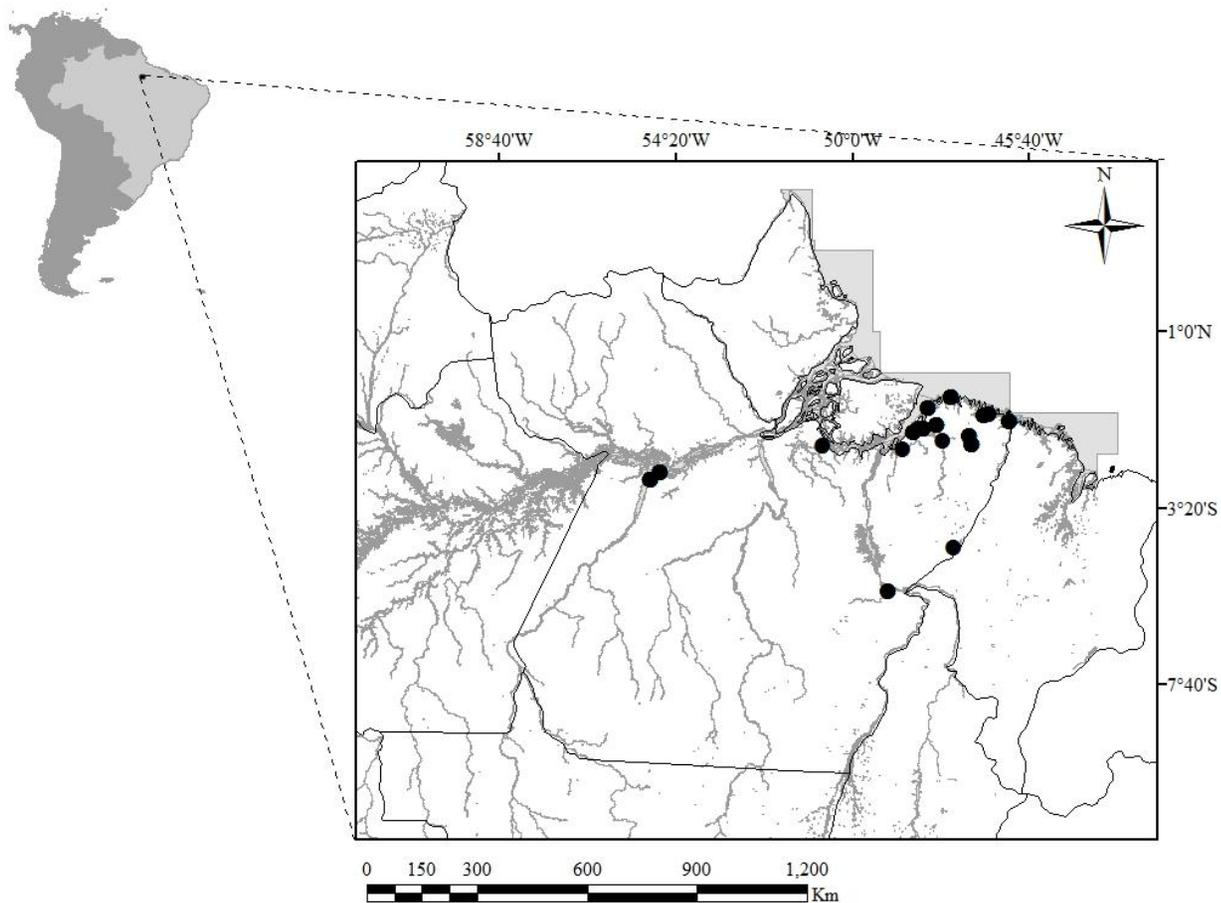


Figura 1 - Localidades de origem dos exemplares analisados de *Helicops angulatus*, *H. hagmanni* e *H. polylepis*, Pará, Amazônia Oriental, Brasil.

Coleta e análise de dados

Os indivíduos de *H. angulatus*, *H. hagmanni* e *H. polylepis* analisados estão depositados na Coleção Herpetológica do Laboratório de Pesquisas Zoológicas das Faculdades Integradas dos Tapajós (FIT), Santarém, PA, e na Coleção Herpetológica do Museu Paraense Emílio Goeldi

(MPEG), Belém, PA (ver Anexo 1). Os conteúdos foram retirados do trato digestório, conservados em álcool diluído à 70% e registrados com o mesmo número de tombo das serpentes das quais foram retirados.

Os itens alimentares foram identificados ao menor nível taxonômico possível, com ajuda de especialistas da área, e foram obtidas as suas frequências absoluta e relativa. Foram investigadas possíveis diferenças na composição da dieta, considerando as famílias das presas consumidas, entre as espécies de *H. angulatus*, *H. hagmanni* e *H. polylepis*, por meio da análise de Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS). Foi utilizada a distância de Jaccard, já que a matriz de dados foi composta basicamente por dados de presença e ausência, onde as unidades de amostra foram as serpentes e as variáveis foram as famílias dos itens consumidos.

Esta técnica de ordenação aponta um valor de *stress*, que corresponde à distância entre a matriz de ordenação e a matriz original. Portanto, valores mínimos (<0,02) expressam uma melhor representação da matriz original (Legendre & Legendre, 1998). Dessa forma, são apresentadas graficamente as semelhanças entre as famílias das presas consumidas pelas serpentes, indicando que amostras mais próximas possuem maior semelhança e amostras mais distantes são mais distintas entre si (Clarke & Warwick, 1994).

Foi realizada uma análise de similaridade (ANOSIM) (Clarke & Warwick, 1994) para verificar se há relação entre a composição dos itens consumidos e as espécies de serpentes e identificar a significância estatística dos resultados do NMDS, testando a hipótese nula de não haver diferença entre a composição dos itens consumidos pelas três espécies do gênero *Helicops*. O nível de significância considerado foi de $\alpha = 0,05$.

Para verificar a amplitude do nicho trófico foi calculada a Medida de Levins (1968), dada pela seguinte fórmula: $B = 1/\sum p_i^2$, onde B é a amplitude do nicho trófico da espécie; *i* é a categoria do item consumido e *p* é a proporção do item *i* consumido pela espécie. Valores mais baixos de B indicam dieta mais restrita e valores mais altos indicam dieta mais ampla (Levins, 1968). Os valores de B foram aleatorizados 1000 vezes, utilizando o teste de Monte Carlo, para testar a hipótese nula de que os valores de amplitude do nicho não representam a dieta das espécies na presença de interações bióticas, isto é, que foram gerados ao acaso.

Valores de amplitude de nicho que apresentaram grande probabilidade de terem sido gerados ao acaso ($p > 0,05$) não representam o real nível de especialização trófica, pois tais valores possivelmente não expressam o padrão em situações reais na presença de interações bióticas entre

as espécies. Valores de amplitude de nicho que apresentaram baixa probabilidade de terem sido gerados ao acaso ($p < 0,05$) representam o real nível de especialização trófica, pois expressam o padrão de alimentação encontrado na presença de interações bióticas.

A sobreposição no nicho trófico foi calculada para cada par de espécies através do índice

$$O_{jk} = \frac{\sum_{i=1}^m (P_{ij} * P_{ik})}{\sqrt{\sum_{i=1}^m P_{ij}^2 * \sum_{i=1}^m P_{ik}^2}}$$

de sobreposição alimentar de Pianka (1973), a seguir: O_{jk} , onde p é a proporção da categoria de presas i , m é o número de categorias e j e k representam as espécies comparadas. O_{jk} varia de zero (nenhuma sobreposição) a um (sobreposição total) (Gotelli & Entsminger, 2001). Os valores de sobreposição foram considerados altos ($> 0,6$), intermediários ($0,4 - 0,6$) ou baixos ($< 0,4$) (Grossman, 1986). Esses índices foram obtidos e aleatorizados 1000 vezes com o auxílio do programa Ecosim 7.0 (Gotelli & Entsminger, 2001).

A aleatorização foi realizada para se obter modelos nulos da comunidade original, que representam a comunidade na ausência de interações bióticas (Paes & Blinder, 1995). Os valores de sobreposição alimentar, calculados para cada par de espécies, foram aleatorizados para testar a hipótese nula de que a sobreposição de nicho observada não difere da simulada, ou seja, que o padrão de sobreposição observado não é causado por processos biológicos, como competição por exemplo.

De acordo com Gotelli & Graves (1996), se a sobreposição média observada entre as três espécies for maior do que a média simulada indica o compartilhamento de recursos e uma baixa probabilidade de interação biótica direta interferir nos padrões de sobreposição encontrados. Por outro lado, se a sobreposição média observada for menor do que a esperada, indica partilha de recursos e uma alta probabilidade de interação biótica interferir nos padrões de sobreposição. Foi utilizado o algoritmo de aleatorização 2, onde as amplitudes de nicho são aleatorizadas e os zeros da planilha são mantidos. O nível de significância utilizado foi de $\alpha = 0,05$.

Para inferir possíveis diferenças no local de forrageio entre as três espécies estudadas, foram analisados dados ecomorfológicos dos peixes consumidos. Para isso, mensuramos 15 medidas morfométricas das presas consumidas (daquelas passíveis da obtenção de medidas), incluindo as que não puderam ser identificadas taxonomicamente. As medidas foram obtidas em milímetro, a saber: Comprimento Padrão (CP), Altura do Corpo (AC), Largura do Corpo (LC), Altura Média do Corpo (AM), Comprimento do Pedúnculo Caudal (CPC), Largura do Pedúnculo

Caudal (LPC), Altura do Pedúnculo Caudal (APC), Altura da Cabeça (HC), Altura do Olho (AO), Comprimento da Nadadeira Peitoral (CNP), Largura da Nadadeira Peitoral (LNP), Largura da Nadadeira Caudal (LNCD), Área Corporal (ARC), Área da Nadadeira Peitoral (ARNP), Área da Nadadeira Caudal (ARNCD) (Anexo 2).

As medidas de área de cada presa foram tomadas contornando-se os indivíduos em papel vegetal, digitalizando-os em escala 100%, em preto e branco (1 bit) e com resolução de 75ppp e obtidos com o uso do programa *Scion Image 4.0.2*. O conjunto das dezoito medidas morfométricas foi utilizado no cálculo de 10 atributos ecomorfológicos (Tabela 1), modificados de Watson & Balon (1984) e Balon *et al.*, (1986), sendo que as interpretações consideradas neste estudo foram somente aquelas que indicavam alguma característica de ambiente.

Tabela 1 - Atributos ecomorfológicos dos peixes consumidos por *Helicops angulatus*, *H. hagmanni* e *H. polylepis*, Pará, Amazônia Oriental, utilizados na determinação do local de forrageio das serpentes (Modificados de Watson & Balon, 1984 e Balon *et al.*, 1986).

	ATRIBUTO	MEDIDA	INTERPRETAÇÃO
Capacidade de natação	Comprimento relativo do pedúnculo caudal (CRPCD)	CPC/CP	Altos valores indicam pedúnculos caudais compridos, relacionados à ambientes lóticos.
	Índice de compressão do pedúnculo caudal (ICPCD)	APC/LPC	Altos valores indicam pedúnculos comprimidos, relacionados à ambientes lênticos.
	Área relativa da nadadeira peitoral (ARNP)	ANP/ARC	Altos valores indicam nadadeiras peitorais grandes, presentes tanto em peixes de ambientes lênticos quanto lóticos.
	Área relativa da nadadeira caudal (ARNC)	ANCD/ARC	Altos valores indicam nadadeira caudal grande, relacionados à ambientes bentônicos.
	Razão aspecto da nadadeira peitoral (RANP)	CNP/LNP	Altos valores indicam nadadeiras peitorais compridas e estreitas, relacionadas à ambientes lóticos.
	Razão aspecto da nadadeira caudal (RANC)	(LNCD)²/ANCD	Altos valores indicam nadadeiras caudais lunadas (em forma de meia lua) relacionadas à ambientes lóticos.
Tipo de ambiente	Posição relativa dos olhos (PRO)	AO/HC	Altos valores indicam olhos dorsais relacionados à ambientes bentônicos, e baixos valores indicam olhos laterais, indicando ambientes nectônicos.
	Índice de compressão (IC)	AC/LC	Em altos valores, indica peixes lateralmente comprimidos, relacionados à ambientes lênticos.

Altura relativa (AR)	AC/CP	Baixos valores indicam peixes achatados dorso-ventralmente, relacionados à ambientes lóticos.
Índice de achatamento ventral (IAV)	AM/AC	Altos valores indicam peixes achatados dorso-ventralmente, relacionados à ambientes lóticos.

Para identificar os atributos ecomorfológicos que provocaram a maior segregação dos dados e ordenar os atributos mais importantes em um gráfico, de acordo com as características morfológicas dos indivíduos, foi utilizada uma Análise de Componentes Principais (PCA) (Manly, 2008), onde a unidade de amostra considerada foi o item consumido (peixe). Os dados foram logaritmizados ($\log(x+1)$) e foi utilizada uma matriz de covariância.

Os eixos considerados para a interpretação dos dados foram aqueles que apresentaram autovalores superiores aos gerados pelo modelo aleatório de *Broken stick* (Legendre & Legendre, 1998). Os autovetores considerados de cada eixo foram os que apresentaram valores acima de 0,70, positiva ou negativamente. Os eixos mais importantes na variação dos dados foram testados quanto à sua significância estatística utilizando o teste de Kruskal-Wallis, já que os dados não atenderam às premissas de homogeneidade e homocedasticidade. A hipótese nula testada foi a de que não há diferença entre os tipos ecomorfológicos consumidos por *H. angulatus*, *H. hagmanni* e *H. polylepis*. O nível de significância considerado foi de $\alpha = 0,05$.

RESULTADOS

Um total de 154 conteúdos estomacais foi analisado, sendo 90 de *H. angulatus*, 31 de *H. hagmanni* e 33 de *H. polylepis*. Dos itens consumidos pelas três espécies, a maior parte foi constituída por peixes.

Helicops angulatus consumiu principalmente peixes, sendo a maioria de Characidae, seguida de Callichthyidae e Cichlidae. Anuros também fizeram parte da dieta de *H. angulatus*, sendo a maior parte de Bufonidae, seguida de Hylidae e Leptodactylidae. *H. angulatus* consumiu também lagartos, sendo um da família Teiidae (Tabela 2).

A dieta de *H. hagmanni* foi composta exclusivamente por peixes, dentre os quais a maioria pertencente à família Cichlidae. *Helicops polylepis* também consumiu principalmente peixes, sendo a maioria de Characidae e Loricariidae. Anuros também foram encontrados na dieta de *H. polylepis*, sendo um de Hylidae e um de Leptodactylidae (Tabela 2).

Tabela 2 - Presas consumidas por *Helicops angulatus*, *H. hagmanni* e *H. polylepis*, Pará, Amazônia Oriental (N = frequência absoluta e % = frequência relativa).

Presas consumidas	<i>H. angulatus</i>		<i>H. hagmanni</i>		<i>H. polylepis</i>	
	N	%	N	%	N	%
Peixes						
Clupeiformes						
Engraulididae						
<i>Anchoviella</i> sp.	-	-	-	-	1	3,03%
Characiformes						
Anostomidae						
<i>Leporinus</i> sp.	-	-	-	-	1	3,03%
Não identificados	1	1,11%				
Characidae						
<i>Moenkhausia</i> gr. <i>oligolepis</i>	5	5,55%	-	-	-	-
<i>Astyanax</i> sp.	1	1,11%	-	-	-	-
<i>Bryconops</i> sp.	-	-	1	3,22%	3	9,09%
<i>Charax gibbons</i>	-	-	1	3,22%	-	-
<i>Acestrorhynchus</i> cf. <i>falcatus</i>	-	-	1	3,22%	-	-
Não identificados	7	7,77%	1	3,22%	3	9,09%
Erythrinidae						
<i>Hoplias malabaricus</i>	4	4,44%	-	-	-	-
<i>Erythrinus erythrinus</i>	-	-	1	3,22%	-	-
Não identificados	1	1,11%	-	-	-	-
Gasteropelecidae						
<i>Carnegiella strigata</i>	1	1,11%	-	-	-	-
Lebiasinidae						
<i>Pyrrhulina</i> sp.	4	4,44%	-	-	-	-
Não identificadas	1	1,11%	1	3,22%	-	-
Beloniformes						
Belonidae						
<i>Potamorhaphys</i> sp.	-	-	1	3,22%	-	-
Siluriformes						
Auchenipteridae						
Não identificados	1	1,11%	-	-	1	3,03%
Callichthyidae						
<i>Callichthys callichthys</i>	3	3,33%	-	-	-	-
<i>Corydoras</i> sp.	1	1,11%	1	3,22%	-	-
Não identificados	7	7,77%	-	-	-	-
Doradidae						
<i>Lithodoras</i> sp.	-	-	-	-	2	6,06%
Heptapteridae						
<i>Pimelodella</i> sp.	1	1,11%	2	6,45%	1	3,03%
Não identificados	1	1,11%	-	-	-	-
Loricariidae						
Não identificados	1	1,11%	-	-	6	18,18%
Pimelodidae						
Não identificados	-	-	1	3,22%	2	6,06%
Cyprinodontiformes						
Rivulidae						
<i>Rivulus</i> sp.	1	1,11%	-	-	-	-
Gymnotiformes						
Gymnotidae						

	<i>Gymnotus</i> sp.	5	5,55%	1	3,22%	-	-
	Hypopomidae						
	<i>Steatogenys</i> sp.	3	3,33%	-	-	-	-
	Não identificados	1	1,11%	-	-	-	-
	Sternopigidae						
	Não identificados	-	-	1	3,22%	-	-
	Synbranchiformes						
	Synbranchidae						
	<i>Synbranchus</i> sp.	1	1,11%	-	-	-	-
	Perciformes						
	Cichlidae						
	<i>Aequidens</i> sp.	-	-	1	3,22%	-	-
	<i>Crenicichla</i> sp.	2	2,22%	5	16,12%	-	-
	<i>Geophagus</i> sp.	-	-	-	-	2	6,06%
	Não identificados	6	6,66%	10	32,25%	1	3,03%
	Sciaenidae						
	<i>Pachypops fourcroyi</i>	-	-	-	-	1	3,03%
	<i>Plagioscion</i> sp.	1	1,11%	-	-	-	-
	Não identificados	13	14,44%	2	6,45%	6	18,18%
	Subtotal peixes	73	81,11%	31	100%	30	90,90%
	Girinos						
	Não identificados	1	1,11%	-	-	-	-
	Subtotal girinos	1	1,11%	-	-	-	-
	Anuros						
	Bufonidae						
	<i>Rhinella mirandaribeiroi</i>	4	4,44%	-	-	-	-
	<i>Rhinella marina</i>	1	1,11%	-	-	-	-
	<i>Rhinella</i> sp.	1	1,11%	-	-	-	-
	Não identificados	2	2,22%	-	-	-	-
	Hylidae						
	<i>Pseustes paradoxa</i>	1	1,11%	-	-	-	-
	<i>Hypsiboas boans</i>	1	1,11%	-	-	-	-
	<i>Scinax rubra</i>	1	1,11%	-	-	-	-
	Não identificados	1	1,11%	-	-	1	3,03%
	Leptodactylidae						
	Não identificados	1	1,11%	-	-	1	3,03%
	Não identificados	1	1,11%	-	-	1	3,03%
	Subtotal anuros	14	15,55%	-	-	3	9,09%
	Lagartos						
	Teiidae						
	<i>Kentropyx calcarata</i>	1	1,11%	-	-	-	-
	Não identificados	1	1,11%	-	-	-	-
	Subtotal lagartos	2	2,22%	-	-	-	-
	Total	90	100%	31	100%	33	100%

A composição da dieta entre as espécies *H. angulatus*, *H. hagmanni* e *H. polylepis*, considerando-se as famílias das presas consumidas, não diferiu (Figura 2). O valor de *stress* apontado pelo NMDS foi de 0,01, o que expressa que a matriz original pode ser considerada bem representada. A análise ANOSIM mostrou que não há relação entre a composição dos itens consumidos e as três espécies de *Helicops* ($R = 5,1\%$; $p = 0,2\%$), sugerindo uma uniformidade na composição e frequência de ocorrência dos itens alimentares.

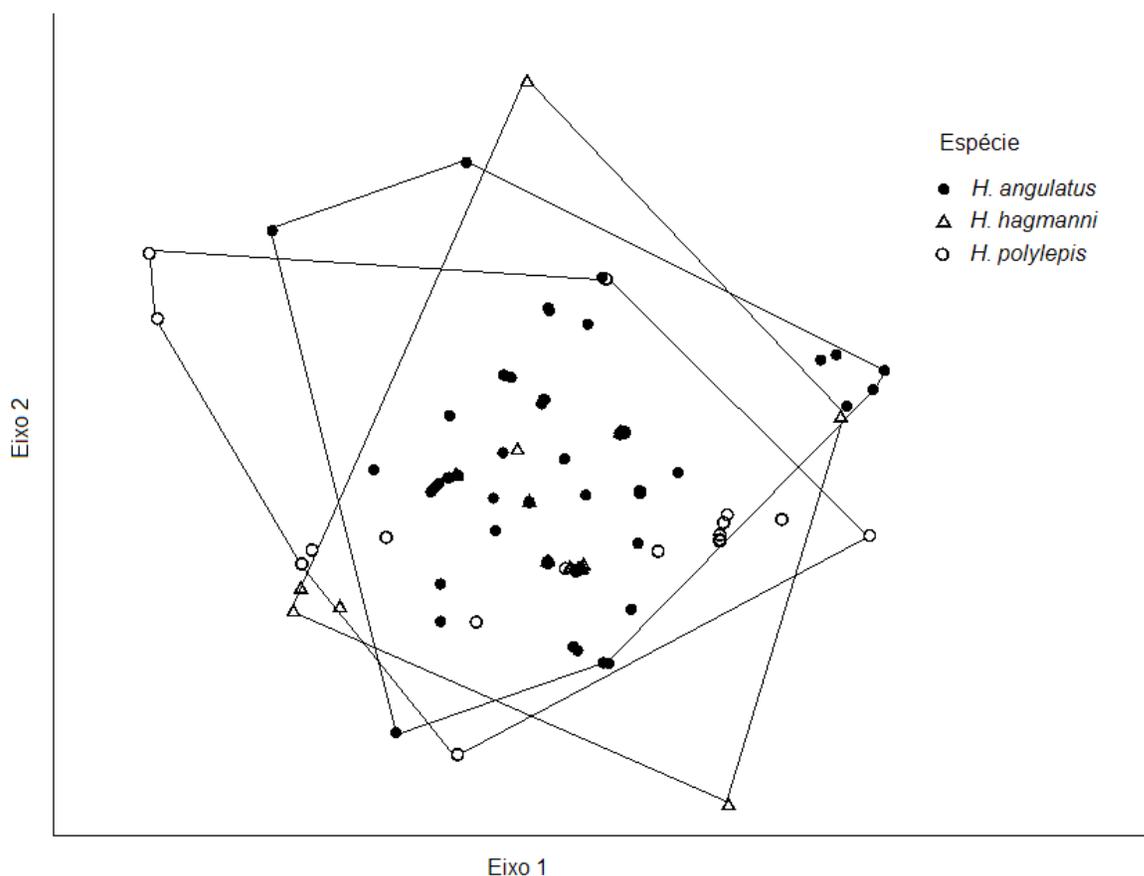


Figura 2 - Representação gráfica do resultado do Escalonamento Multidimensional Não-Métrico quanto à variação na composição da dieta de *Helicops angulatus*, *H. hagmanni* e *H. polylepis*, Pará, Amazônia Oriental, Brasil.

A espécie *H. angulatus* obteve o maior valor de amplitude de nicho trófico ($B = 11,29$; $p = 0,008$), seguida de *H. polylepis* ($B = 4,62$; $p = 0,999$) e *H. hagmanni* ($B = 2,49$; $p = 0,428$). A sobreposição alimentar, baseada na identificação taxonômica dos itens consumidos, foi maior entre *H. angulatus* e *H. hagmanni* e menor entre *H. hagmanni* e *H. polylepis* (Tabela 3). A média observada das simulações de sobreposição de nicho trófico foi estatisticamente maior do que a esperada pelo modelo nulo (média observada = 0,50; média simulada = 0,36; $p = 0,01$).

Tabela 3 - Sobreposição da dieta de *H. angulatus*, *H. hagmanni* e *H. polylepis*, Pará, Amazônia Oriental, considerando-se as famílias dos itens consumidos.

	<i>H. angulatus</i>	<i>H. hagmanni</i>
<i>H. angulatus</i>	-	
<i>H. hagmanni</i>	0,53	-
<i>H. polylepis</i>	0,51	0,46

Para verificar o possível local de forrageio das serpentes, foram utilizados dados ecomorfológicos obtidos de 51 peixes, sendo 18 consumidos por *H. angulatus*, 20 por *H. hagmanni* e 13 por *H. polylepis*. O resultado da Análise de Componentes Principais (Figura 3) mostrou que os dois primeiros componentes (CP1 e CP2) foram importantes para a segregação dos dados e, juntos, explicaram 51,75% da variância, onde o CP1 explicou 30,06% e o CP2 explicou 21,69%. No CP1 foram destacados dois atributos ecomorfológicos, a Área Relativa da Nadadeira Peitoral (ARNP) e a Área Relativa da Nadadeira Caudal (ARNC), negativamente. O CP2 indicou negativamente a Razão Aspecto da Nadadeira Caudal (RANC) (ver Tabela 4).

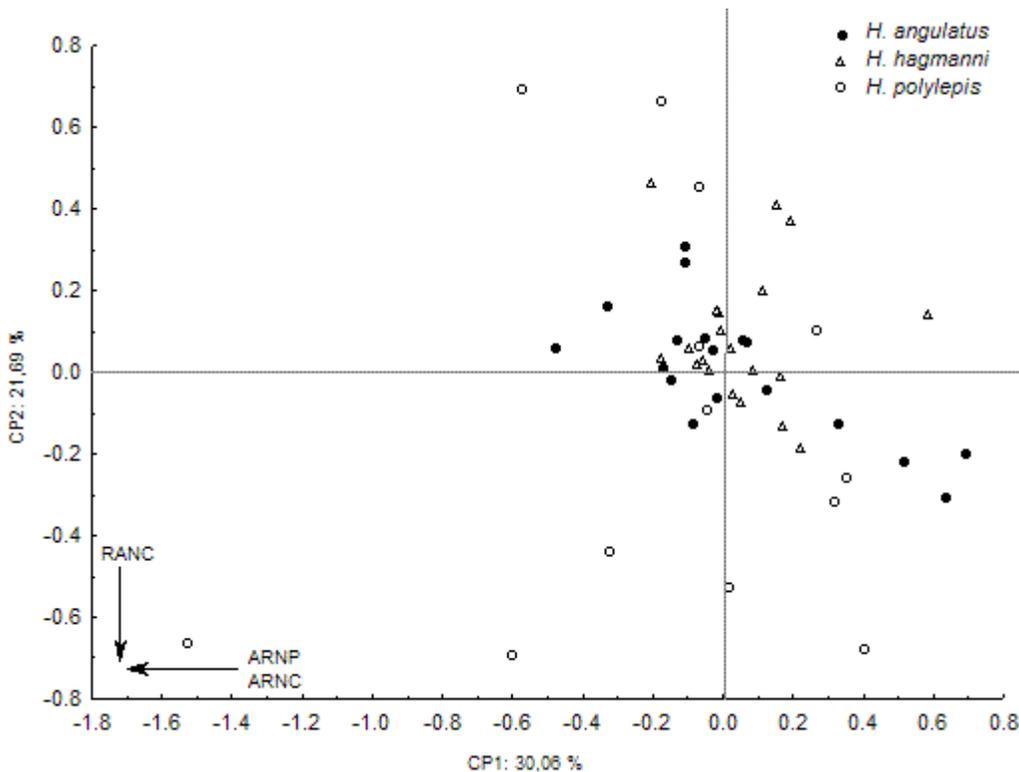


Figura 3 - Representação gráfica do resultado da Análise de Componentes Principais para os atributos ecomorfológicos dos peixes consumidos por *Helicops angulatus*, *H. hagmanni* e *H. polylepis*, Pará, Amazônia Oriental.

O teste não-paramétrico de Kruskal-Wallis mostrou que tanto o CP1 ($H=2$; $N=51$; $p=0,18$) quanto o CP2 ($H=2$; $N=51$; $p=0,17$) não apresentaram diferença quanto aos tipos ecomorfológicos consumidos por *H. angulatus*, *H. hagmanni* e *H. polylepis*. De acordo com a interpretação dos atributos ecomorfológicos, as três espécies de serpentes consumiram peixes com nadadeiras peitorais pequenas e nadadeira caudal pequena e arredondada, indicando o forrageio nos estratos médio e superior da coluna d'água e em ambientes lânticos (Figura 4).

Tabela 4 - Análise de Componente Principais dos atributos ecomorfológicos dos peixes consumidos por *Helicops angulatus*, *H. hagmanni* e *H. polylepis*, Pará, Amazônia Oriental.

Atributos	CP1	CP2
CRPCD	-0,470	-0,402
ICPCD	0,417	0,472
ARNP	-0,864	-0,252
ARNC	-0,721	-0,242
RANP	0,040	0,010
RANC	0,535	-0,821
PRO	-0,084	-0,045
IC	0,512	0,127
AR	0,238	0,046
IAV	0,201	0,558
Variância (%)	30,06	21,69
Autovalores	5,976	4,312
<i>Broken-stick</i>	5,823	3,835

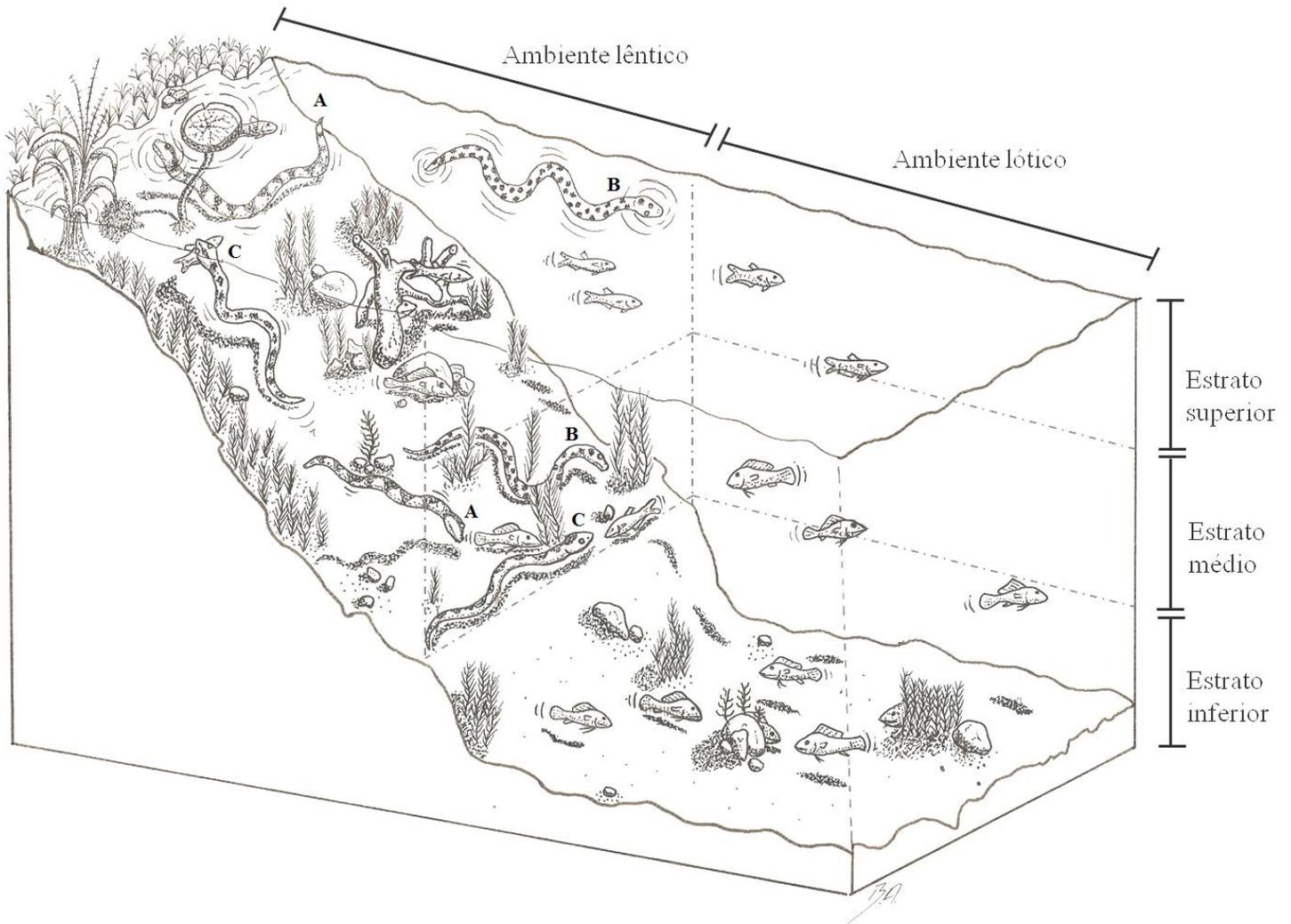


Figura 4 - Distribuição espacial baseada nos atributos ecomorfológicos dos peixes consumidos por *Helicops angulatus* (A), *H. hagmanni* (B) e *H. polylepis* (C), Pará, Amazônia Oriental.

DISCUSSÃO

A maior parte da dieta de *Helicops angulatus* da Amazônia Oriental foi composta por peixes, mas a espécie também consumiu anuros e foi a única que consumiu lagartos. Essas informações indicam que *H. angulatus* também pode forragear fora do ambiente aquático, já que capturou anuros da família Bufonidae que possuem hábito terrestre (Lima *et al.*, 2008) e o lagarto teídeo *Kentropyx calcarata* que habita clareiras naturais de floresta de terra-firme (Vitt, 1991; Ávila-Pires, 1995; Vitt *et al.*, 2008). Martins & Oliveira (1998) também registraram o consumo de peixes, anuros e lagartos em indivíduos de *H. angulatus* na Amazônia Central, no entanto, os anuros eram espécies aquáticas e o lagarto (*Neusticurus bicarinatus*) de hábito semi-aquático.

O consumo exclusivo de peixes por *H. hagmanni* – a maioria da família Cichlidae, associados principalmente a ambientes lênticos (Langerhans *et al.*, 2003; Oyakawa *et al.*, 2006) – indica o forrageio exclusivamente em ambiente aquático. Já *H. polylepis* consumiu peixes e anuros da família Hylidae e Leptodactylidae. A maioria das espécies de anuros pertencentes a essas famílias utilizam corpos d'água no período reprodutivo (Duellman & Trueb, 1986) o que favorece o encontro com serpentes que forrageiam na água.

O consumo principalmente de peixes, seguido de anuros, é frequentemente encontrado em outras espécies de *Helicops* na região Neotropical (Cunha & Nascimento, 1978; Duellman, 1978; Martins & Oliveira, 1998; Aguiar & Di Bernardo, 2004; Marques & Sazima, 2004; Ávila *et al.*, 2006). Essa semelhança nos tipos de recursos consumidos não está de acordo com o padrão encontrado em serpentes aquáticas simpátricas, filogeneticamente relacionadas, de regiões temperadas, onde geralmente o principal tipo de recurso alimentar consumido difere consideravelmente (Mushinsky & Hebrard, 1977; Toft, 1985; Luiselli, 2006a).

Essa diferença encontrada nas serpentes do gênero *Helicops*, em comparação à serpentes semi-aquáticas de regiões temperadas, pode ser explicada, parcialmente, pelo fato de que em regiões tropicais a biodiversidade é maior e, conseqüentemente, há maior disponibilidade de presas potenciais (Arnold, 1972; Brown & Lomolino, 1998; Gaston, 2000). Essa característica, em conjunto com a marcante heterogeneidade ambiental na floresta amazônica (Tuomisto, *et al.*, 1995), pode favorecer tanto a especialização quanto a coexistência das espécies devido à maior complexidade dos habitats e, conseqüentemente, maior subdivisão dos recursos (Brown & Lomolino, 1998). Assim, em regiões temperadas pode haver um maior potencial para competição e a partilha de recursos pode ser mais evidente, ao contrário de regiões tropicais onde a

competição pode ser reduzida devido à abundância dos recursos (Luiselli, 2006a). O que explicaria a semelhança na dieta, e conseqüentemente o compartilhamento nos tipos de itens consumidos das espécies de *Helicops* na Amazônia Oriental.

Além da biodiversidade, outro fator que pode estar favorecendo a coexistência de *H. angulatus*, *H. hagmanni* e *H. polylepis* é a abundância de peixes presente na Bacia Amazônica, que possui uma grande produtividade derivada das florestas e campos alagados. Estes ambientes fornecem algas planctônicas e perifíticas que são fontes de energia primária para a cadeia trófica amazônica, favorecendo a abundância local dos peixes (Goulding, 1980; Goulding *et al.*, 1988). Sendo assim, já que a partilha de recursos estruturada por competição ocorre quando os recursos não são abundantes (Pianka, 1973), dificilmente as espécies de *Helicops* apresentariam esse padrão de utilização dos recursos.

Dentre as três espécies de *Helicops* na Amazônia Oriental, *H. angulatus* é a mais generalista e a única a consumir lagartos, além de peixes e anuros, apresentando maior amplitude trófica em relação a *H. hagmanni* e *H. polylepis*. O hábito generalista frequentemente está relacionado à ampla distribuição geográfica (Brow, 1984; Kickpatrick & Barton, 1997). No entanto, apesar de *H. angulatus* possuir ampla distribuição, outras espécies deste gênero são generalistas, mas não apresentam ampla distribuição, como ocorre com *H. infrataeniatus* no sudeste do Brasil e *H. leopardinus* na região central do Brasil, onde foram encontrados anuros e uma ampla gama de peixes em suas dietas (Aguiar & Di Bernardo, 2004; Ávila *et al.*, 2006).

Essa relação negativa entre distribuição geográfica e a amplitude de nicho trófico pode ocorrer, como já foi verificado em anuros do gênero *Cophixalus*, onde espécies com maior distribuição apresentaram dieta mais generalista. Neste caso, esse poderia ser o resultado de um filtro de extinção, onde espécies mais generalistas teriam mais probabilidade de persistir no ambiente com distribuição restrita do que espécies especialistas (Williams, 2006).

Helicops hagmanni apresentou a menor amplitude trófica em relação às demais, mas o valor pode não estar refletindo o real nível de especialização trófica, já que o mesmo pode estar sendo influenciado pelo número da amostra analisada. Contudo, para a dieta dessa espécie relata-se a ocorrência somente de peixes (Cunha & Nascimento, 1978, 1993; Martins & Oliveira, 1998), sendo que mais de 50% destes são da família Cichlidae, o que diminui o valor da amplitude, que considera também a abundância de cada família. Logo, esta espécie pode realmente ter a dieta mais restrita em relação à *H. angulatus* e *H. polylepis*, que consumiram anuros além de peixes.

A sobreposição alimentar entre *H. angulatus*, *H. hagmanni* e *H. polylepis* foi em torno de 50%, o que pode ser considerada uma sobreposição intermediária de acordo com Grossman (1986). Essa sobreposição parcial não pode ser explicada pela composição da dieta, quando se consideram os tipos de itens ou as famílias das presas, já que a dieta das três espécies foi semelhante e, neste caso, indicaria uma alta sobreposição alimentar. Mas os tipos de itens foram consumidos em diferentes proporções o que poderia explicar a sobreposição ter sido intermediária e não alta.

Diferenças nos recursos alimentares, que teoricamente diminuem a sobreposição de nicho entre serpentes simpátricas, são atribuídas principalmente ao tipo de presa consumida, e não às diferenças na proporção dos tipos de itens consumidos (Luiselli, 2006a). Essa variação pode indicar algum nível de partilha de recursos, já que os principais subgrupos consumidos podem não ser os mesmos (Arnold, 1972; Hartmann & Marques, 2005). Contudo, mesmo que a sobreposição alimentar tenha sido parcial entre as três espécies, ainda há um alto nível de compartilhamento dos recursos, o que sugere que dificilmente há partilha de recursos influenciada por interações bióticas entre as espécies, como competição (Gotelli & Graves, 1996).

Os peixes consumidos por *H. angulatus*, *H. hagmanni* e *H. polylepis* apresentam tipos ecomorfológicos semelhantes entre si, tais como nadadeiras peitorais pequenas, que indicam peixes com baixa capacidade de realização de frenagens e manobras em ambientes lênticos, bem como baixa capacidade de manter a estabilidade no substrato e de defletir da correnteza em ambientes lóticos (Gatz, 1979; Mahon, 1984; Watson & Balon, 1984).

Nadadeiras caudais grandes estão positivamente relacionadas à habilidade de arrancadas rápidas e são típicas de grande parte dos peixes bentônicos (Watson & Balon, 1984). Porém, nos peixes consumidos por *H. angulatus*, *H. hagmanni* e *H. polylepis* a nadadeira caudal é pequena, o que pode indicar o consumo de peixes que habitam os estratos médio e superior da coluna d'água (Figura 4). A presença de espécies de *Helicops* nestes estratos da coluna d'água é esperada, pois mesmo que estas espécies possuam adaptações morfológicas que favoreçam a respiração quando submersas, as serpentes necessitam estar próximas à superfície ou voltar rapidamente à mesma, já que não tem capacidade de passar longos períodos em apneia (Duellman, 1978; Santos-Costa & Hofstadler-Deiques, 2002).

Alguns peixes da família Loricariidae, que compõem a dieta das espécies estudadas, possuem o hábito tipicamente bentônico (Britski *et al.* 1999; Braga *et al.*, 2008). Contudo, muitos

loricariídeos estão associados ao substrato de ambientes rasos, no perifíton presente em troncos e rochas caídos no fundo de corpos d'água, em macrófitas e na vegetação presente nas margens e próximo às margens em ambiente terrestre (Santos *et al.*, 2004).

Os peixes consumidos também possuem nadadeira caudal pouco bifurcada ou arredondada que são características de peixes melhores adaptados à ambientes com pouco hidrodinamismo (Breda *et al.*, 2005). Alguns peixes que apresentam esse tipo de nadadeira caudal possuem melhor desempenho em ambientes heterogêneos (Gosline, 1971), tais como ambientes com presença de vegetação em corpos d'água e em suas margens (Sánchez-Botero *et al.*, 2001).

Assim como a ecomorfologia sugere que os peixes consumidos podem ser encontrados em ambientes com vegetação, espécies de *Helicops* já foram observadas ancoradas em raízes (Duellman, 1978; Martins & Oliveira, 1998, Observ. Pess.). Sendo que, em ambientes lênticos, como margens de lagos de várzea e de igapó, há a presença frequente de vegetação, como macrófitas aquáticas que exercem um papel importante nestes ambientes, como abrigos e fontes de alimento (Junk & Howard-Williams, 1984), sendo responsável também por uma maior heterogeneidade ambiental (De Marco & Latini, 1998).

Corpos d'água lênticos, tipo de ambiente utilizado por grande parte dos peixes consumidos por *H. angulatus*, *H. hagmanni* e *H. polylepis*, são encontrados em lagos de várzeas, igapós e margens de corpos d'água, entre outros (Prance, 1979, 1980; Peiró & Alves, 2004). Cunha & Nascimento (1978) relataram o encontro de espécies de *Helicops* ativas em ambientes com tais características como igarapés, rios, várzeas, igapós e em valas de escoamento de águas pluviais que se comunicam com igarapés. Martins & Oliveira (1998) também encontraram espécies de *Helicops* ativas em habitats com baixo fluxo de água, como lagoas rasas de áreas inundáveis e de terra firme. Desse modo, pode-se caracterizar o ambiente de forrageio de *H. angulatus*, *H. hagmanni* e *H. polylepis* como áreas alagadas de várzea e igapó, bem como remansos e margens rasas de corpos d'água.

Informações sobre o local de forrageio de espécies de *Helicops* na Amazônia estão de acordo com a análise ecomorfológica dos peixes consumidos por *H. angulatus*, *H. hagmanni* e *H. polylepis*. Portanto, a ecomorfologia pode ser uma ferramenta importante para verificar o local de forrageio de serpentes aquáticas, especialmente quando não se tem informações a respeito da

identificação taxonômica das espécies consumidas e observações diretas em seu ambiente natural.

Considerando a dieta e o local de forrageio, *H. angulatus*, *H. hagmanni* e *H. polylepis* compartilham grande parte dos recursos, mas características ecológicas relacionadas à utilização dos mesmos nem sempre indicam partilha ou compartilhamento de recursos estruturados por competição (Fillipi *et al.*, 1996; Goodyer & Pianka, 2008). Bem como a dieta pode simplesmente refletir os recursos mais abundantes presentes no ambiente (Luiselli & Anibaldi, 1991; Roe *et al.*, 2004; Luiselli, 2006b; Santos *et al.*, 2006; Dias & Rocha, 2007). Desse modo, a dieta pode estar sujeita à variação geográfica, como já foi verificada em algumas espécies que apresentaram diferenças na dieta em populações de regiões com características ambientais distintas (Shine *et al.*, 1998; Leite *et al.*, 2007), e essa variação pode ser perceptível especialmente quando as espécies possuem ampla distribuição (Vanzolini, 2002; Santos *et al.*, 2008).

Contudo, esse padrão aparentemente não se aplica à *H. hagmanni*, já que esta espécie consome predominantemente peixes da família Cichlidae, ordem Perciformes, diferentemente de *H. angulatus* e *H. polylepis* que consomem predominantemente peixes da ordem Characiformes. Peixes da ordem Characiformes costumam ser registrados como os mais representativos para a composição da ictiofauna da Bacia Amazônica de uma forma geral (Lowe-McConnel, 1999; Montag *et al.*, 2008; Montag *et al.*, 2009; Raiol *et al.*, 2012). Portanto, a predominância de Perciformes na dieta de *H. hagmanni* não pode ser explicada pela abundância dos recursos e pode indicar alguma seleção nas presas consumidas. Bem como pode indicar também uma influência da relação filogenética entre as espécies, pois *H. hagmanni* é considerada basal dentro do gênero *Helicops* (Nunes, 2006 – dados não publicados) e essa informação juntamente com dados da dieta de espécies deste gênero indicam que o ancestral comum do grupo possivelmente possuía hábito exclusivamente piscívoro (Scartozzoni, 2009 - dados não publicados).

A relação filogenética pode exercer um papel importante em atributos ecológicos, pois espécies filogeneticamente relacionadas podem apresentar características herdadas por seus ancestrais e que, portanto, são características fixadas e não adquiridas por pressões ambientais (Brooks & McLennan, 1991; Cadle & Greene, 1993). Em um estudo realizado com uma comunidade de serpentes do Cerrado, na região central do Brasil, foi verificada a importância da relação filogenética na estruturação da comunidade (França *et al.*, 2008), onde muitas espécies que compartilhavam semelhanças ecomorfológicas eram próximas filogeneticamente, a exemplo

de *H. angulatus*, *H. modestus* e *H. leopardinus*. Assim, no estudo do Cerrado demonstrou-se que a relação filogenética pode atuar como uma variável que potencialmente interfere em características ecológicas das serpentes, como o hábitat utilizado (França *et al.*, 2008), podendo também atuar, em outros casos, na dieta (Greene, 1983). Por isso, é possível que características da dieta e do local de forrageio das três espécies de *Helicops* da Amazônia Oriental sejam produto de influência filogenética.

Em conclusão, este estudo mostrou que *Helicops angulatus*, *H. hagmanni* e *H. polylepis* da Amazônia Oriental utilizam recursos alimentares e uso de hábitat das presas (local de forrageio) similares. Contudo, a coexistência dessas espécies pode estar sendo favorecida pela abundância dos recursos consumidos e não por partilha de recursos.

AGRADECIMENTOS

Essa pesquisa foi financiada pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq). Agradecemos à Ana Lúcia da Costa Prudente (MPEG) e Hipócrates Chalkidis (LPZ) pelo empréstimo de material. Josseham Frota e Alfredo Santos-Jr pelo auxílio na coleta de dados. Guilherme Dutra pela identificação dos peixes. Naraiana Benone e Bruno Ayres-Santos pela elaboração das figuras 1 e 4, respectivamente. Leandro Juen e Youszef Bitar pelas contribuições nas análises de dados. Thiago Freitas pelas críticas ao manuscrito. E à Vanda Lúcia Ferreira, Rodrigo Scartozzoni e Cristiane Ferreira pelas correções do manuscrito.

REFERÊNCIAS

- AB'SABER, A. N. Base para o estudo dos ecossistemas da Amazônia brasileira. **Estudos Avançados**, 16: 7–30. 2002.
- AGUIAR, L. F. S. & DI-BERNARDO, M. Diet and feeding behavior of *Helicops infrataeniatus* (Serpentes: Colubridae: Xenodontinae) in Southern Brazil. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, 39: 7–14. 2004.
- ARNOLD, S. J. Species densities of predators and they prey. **The American Naturalist**, 106: 220–236. 1972.

ÁVILA-PIRES, T. C. S. **Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata)**. Zoologische Verhandelingen, 299: 1–706. 1995.

ÁVILA, R. W.; FERREIRA, V. L. & ARRUDA, J. A. O. Natural History of the South American Water Snake *Helicops leopardinus* (Colubridae: Hydropsini) in the Pantanal, Central Brazil. **Journal of Herpetology**, 40: 274–279. 2006.

BALON, E. K.; CRAWFORD, S. S.; LELEK, A. Fish communities of the upper Danube River (Germany, Austria) prior to the new Rhein-Main-Donau connection. **Environmental Biology of Fishes**, 15: 243–271. 1986.

BRAGA, F. M. S.; GOMIERO, L. M. & SOUZA, U. P. Aspectos da reprodução e alimentação de *Neoplecostomus microps* (Loricariidae, Neoplecostominae) na microbacia do Ribeirão Grande, serra da Mantiqueira oriental (Estado de São Paulo). **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, 30: 455–463. 2008.

BREDA, L.; OLIVEIRA, E. F.; GOULART, E. Ecomorfologia de locomoção de peixes com enfoque para espécies neotropicais. **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, 27: 371–381. 2005.

BRITSKI, H. A., SILIMON, K. Z. S., LOPES, B. S. **Peixes do Pantanal: Manual de Identificação**. Embrapa, Corumbá, 184p. 1999.

BROOKS, D. R. & McLENNAN, D. A. **Phylogeny, ecology, and behavior**. Chicago: University of Chicago Press. 434 p. 1991.

BROWN, J. H. On the relationship between abundance and distribution of species. **The American Naturalist**, 124:255–279. 1984.

BROWN, J. H. & LOMOLINO, M. V. **Biogeography**. 2° ed. Sinauer Associates, Sunderland. 691 p. 1998.

CADLE, J. E., & GREENE, H. W. Phylogenetic patterns, biogeography, and the ecological structure of Neotropical snake assemblages. In: RICKLEFS, R. E. & SCHLUTER, D. (Eds.). **Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives**. University of Chicago Press, Chicago. 1993.

CASATTI, L.; ROCHA, F. C. & PEREIRA, D. C. Habitat use by two species of *Hypostomus* (Pisces, Loricariidae) in Southeastern Brazilian Streams. **Biota Neotropica**. Disponível em: <http://www.biotaneotropica.org.br>. Aceito em 10/10/2005.

CASATTI, L & CASTRO, R. M. C. Testing the ecomorphological hypothesis in a headwater riffles fish assemblage of the rio São Francisco, southeastern Brazil. **Neotropical Ichthyology**, 4: 203–214. 2006.

CHESSON, P. Mechanisms of maintenance of species diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 31: 343–358. 2000.

CLARKE, K. R. & WARWICK, R. M. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Plymouth Marine Laboratory, Plymouth. 1994.

COCHRAN-BIERDEMAN, J. L. & WINEMILLER, K. O. Relationships among habitat, ecomorphology and diets of cichlids in the Bladen River, Belize. **Environmental Biology of Fishes**, 88:143–152. 2010.

CPTEC/INPE. 2012. Centro de Previsão do Tempo e Estudos Climáticos/ Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. Disponível em: <http://www.cptec.inpe.br/>. Acessado em 15 de janeiro de 2012.

CUNHA, O. R. & NASCIMENTO, F. P. Ofídios da Amazônia: as cobras da região leste do Pará. Pará. **Publicações Avulsas do Museu Goeldi**. 196 p. 1978.

CUNHA, O. R. & NASCIMENTO, F. P. Ofídios da Amazônia. As cobras da região do Pará. Pará. **Bol. Mus. Para. E. Goeldi**, 191 p. 1993.

DE MARCO, P. Jr. P.; LATINI, A. O. Estrutura de guildas e riqueza de espécies em uma comunidade de larvas de Anisoptera (Odonata). In: NESSIMIAN, J. L.; CARVALHO A.L. (Eds). **Ecologia de Insetos Aquáticos**. PPGE-UFRJ. Rio de Janeiro. 1998.

DIAS, E. J. R. & ROCHA, C. F. D. Niche differences between two sympatric whiptail lizards (*Cnemidophorus abaetensis* and *C. ocellifer*, Teiidae) in the restinga habitat of northeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, 67: 41–46. 2007.

- DUELLMAN, W. E. **The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador.** Mic. Publ.Mus. Nat. Hist. University Kansas. 352 p. 1978.
- DUELLMAN, W. E., & TRUEB, L. **Biology of Amphibians.** McGraw–Hill, New York. 1986.
- FERREIRA, K. M. Biology and ecomorphology of stream fishes from the rio Mogi-Guaçu basin, Southeastern Brazil. **Neotropical Ichthyology**, 5: 311–326. 2007.
- FILIPPI, E., CAPULA, M., LUISELLI, L. & AGRIMI, U. The prey spectrum of *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758) and *Natrix tessellata* (Laurenti, 1768) in sympatric populations. **Herpetozoa**, 8: 155–164. 1996.
- FORD, N. B. & FORD, D. F. Notes on the Ecology of the South American Water Snake *Helicops angulatus* (Squamata: Colubridae) in Nariva Swamp, Trinidad. **Caribbean Journal of Science**, 38: 129–132. 2002.
- FRANÇA, F. G. R., MESQUITA, O. D.; NOGUEIRA, C. C. & ARAÚJO, A. F. B. Phylogeny and Ecology Determine Morphological Structure in a Snake Assemblage in the Central Brazilian Cerrado. **Copeia**, 1: 23–38. 2008.
- FREIRE, A. G. & AGOSTINHO, A. A. Ecomorfologia de oito espécies dominantes da ictiofauna do reservatório de Itaipu (Paraná/ Brasil). **Acta Limnol. Bras.**, 13: 1–9. 2001.
- FREITAS, M. A. & SILVA, T. F. S. **Guia Ilustrado – A herpetofauna da Mata Atlântica nordestina.** USEB, Pelotas. 161 p. 2005.
- FROTA, J. G. Nova espécie de *Helicops* Wagler, 1830 (Serpentes: Colubridae) do Rio Tapajós, Amazônia, Brasil. **Phyllomedusa**, 4: 61–68, 2005.
- FROTA, J. G.; SANTOS-JR, A. P.; CHALKIDIS, H. M & GUEDES, A. G. As serpentes da região do Baixo Rio Amazonas, oeste do estado do Pará, Brasil (Squamata). **Biociências**, Porto Alegre, 13: 211–220. 2005.
- GASTON, K. J. Global patterns in biodiversity. **Nature**, 405: 220–227. 2000.

GATZ JR., A. J. Ecological morphology of freshwater stream fishes. *Tulane Studies in Zoology and Botany*, 21: 91–124. 1979.

GILBERT, B; SRIVASTAVA, D. S. & KIRBY, K. R. Niche partitioning at multiple scales facilitates coexistence among mosquito larvae. *Oikos*, 117: 944–950. 2008.

GOODYEAR, S. E. & PIANKA, E. R. Sympatric Ecology of Five Species of Fossorial Snakes (Elapidae) in Western Australia. *Journal of Herpetology*, 42: 279–285. 2008.

GOSLINE, W. A. **Functional morphology and classification of Teleostean Fishes**. Honolulu: University Press of Hawaii. 208 p. 1971.

GOTELLI, N. J. & ENTSMINGER, G. L. EcoSim: Null models software for ecology. Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. <http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>. 2001.

GOTELLI, N. J. & GRAVES, G. R. **Null models in ecology**. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. 1996.

GOULDING, M. **The Fishes and the Forest: Explorations in Amazonian Natural History**. Berkeley, California. University of California Press, 280 p. 1980

GOULDING, M.; CARVALHO, M. L.; & FERREIRA, E. J. G. **Rio Negro: Rich Life in Poor Water: Amazonian Diversity and foodchain Ecology As Seen Through Fish Communities**. The Hague: SPB Academic Publishing, 200 p. 1988.

GREENE, R. W. Dietary correlates of the origin and the radiation of snakes. *American Zoologist*, 23: 431– 441. 1983.

GROSSMAN, G. D. Food resources partitioning in a rocky intertidal fish assemblage. *Journal of Zoology*, 1: 317–355. 1986.

HARTMANN, P. A. & MARQUES, O. A. V. Diet and habitat use of two sympatric species of *Philodryas* (Colubridae), in south Brazil. *Amphibia-Reptilia*, 26: 25–31. 2005.

HUTCHINSON, G.E. Concluding remarks. **Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology**. 22: 415–427. 1957.

JUNK, W. J. & HOWARD-WILLIAMS, C. Ecology of aquatic macrophytes in Amazonia. In: H. Sioli (ed.). **The Amazon, Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin**. Dr. W. Junk Publishers, 269–294. 1984.

KICKPATRICK, M. & BARTON, N. H. Evolution of a species range. **The American naturalist**, 150: 1–23. 1997.

LANGERHANS, R. B.; C. A. LAYMAN, A. K. LANGERHANS, & T. J. DEWITT. Habitat-associated morphological divergence in two Neotropical fish species. **Biological Journal of the Linnean Society**, 80:689–698. 2003.

LEGENDRE, P., LEGENDRE, L. **Numerical ecology**, 2^o ed. Elsevier Science B. V, Amsterdam, p. 853. 1998.

LEITE, P. T.; NUNES, S. F. & CECHIN, S. Z. Dieta e uso de habitat da jararaca-do-brejo, *Mastigodryas biffossatus* Raddi (Serpentes: Colubridae) em domínio subtropical do Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**. 24: 729–734. 2007.

LEVINS, R. **Evolution in changing environments**. Princeton, Princeton University Press. 132 p. 1968.

LIMA, A. P.; MAGNUSSON, W. E.; MENIN, M.; ERDTMANN, L. K.; RODRIGUES, D. J.; KELLER, C. & HÖDL, W. **Guia de sapos da reserva Adolpho Ducke- Amazônia Central. Manaus**. Áttema Design Editorial. 168 p. 2008.

LOWE-McCONNELL, R. H. **Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais**. EDUSP, São Paulo. 536 p. 1999.

LUISELLI, L. & ANIBALDI, C. The diet of the adder (*Vipera berus*) in two alpine environments. **Amphibia-Reptilia**, 12: 214–217. 1991.

LUISELLI, L. Resource partitioning and interspecific competition in snakes: the search for general geographical and guild patterns. **Oikos**, 114: 193–211, 2006^a.

LUISELLI, L. Broad geographic, taxonomic and ecological patterns of interpopulation variation in the dietary habits of snakes. **Web Ecology**, 6: 2–16. 2006^b.

MAHON, R. Divergent structure in fish taxocenes of north temperate stream. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, 41: 330–350. 1984.

MANLY, B. J. F. **Métodos estatísticos multivariados: uma introdução**. 3^o ed. Porto Alegre: Bookman, 229 p. 2008.

MARQUES, O. A. V. & SAZIMA, I. História natural dos répteis da Estação Ecológica Juréia-Itatins. In: MARQUES, O. A. V. & DULEPA, W. (Eds). **Estação Ecológica Juréia-Itatins. Ambiente físico, flora e fauna**. Ribeirão Preto. Holos, 384 p. 2004.

MARTINS, M. & OLIVEIRA, E. Natural history of snakes in forests of the Manaus Region, Central Amazonia, Brazil. **Herpetological Natural History**, 6: 78–150. 1998.

MASCHIO, G. F.; SANTOS-COSTA, M. C. & PRUDENTE, A. L. C. Comunidade de serpentes da região de Caxiuanã com avaliação da eficiência dos métodos de captura. In: Lisboa, P. L. B. (org). **Caxiuanã: desafios para a conservação de uma Floresta Nacional na Amazônia**. Belém: MPEG, 589–603. 2009.

MAZZONI, R.; MORAES, M.; REZENDE, C. F. & MIRANDA, J. C. Alimentação e padrões ecomorfológicos das espécies de peixes de riacho do alto rio Tocantins, Goiás, Brasil. **Iheringia, Sér. Zool.**, 100:162–168. 2010.

MONTAG, L. F. A.; FREITAS, T. M. S.; WOSIACKI, W. B. & BARTHEM, R. B. Os peixes da Floresta Nacional de Caxiuanã (municípios de Melgaço e Portel, Pará-Brasil). **Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi. Ciências Naturais**. 3: 11 – 34. 2008.

MONTAG, L. F. A.; ALBUQUERQUE, A. A.; FREITAS, T. M. S. & BARTHEM, R. B. Ictiofauna de campos alagados da Ilha de Marajó, Estado do Pará, Brasil. **Biota Neotropica**. 9: 1 – 13. 2009.

MUSHINSKY, H. R. & HEBRARD, J. J. Food partitioning by five species of water snakes in Louisiana. **Herpetologica**, 33: 162–166. 1977.

NHM. NÚCLEO DE HIDROMETEOROLOGIA DO PARÁ/SECTAM. World Wide Web. Disponível em: <http://www.para30graus.pa.gov.br/canalaaberto.htm> , acessado em janeiro de 2012. 2012.

NUNES, P. M. S. Filogenia da tribo Hydropsini baseada em caracteres morfológicos (Serpentes: Xenodontinae). Tese (doutorado). Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. 2006.

OYAKAWA, O. T.; AKAMA, A.; MAUTARI, K. C. & NOLASCO, J. C. **Peixes de riachos da Mata atlântica: nas Unidades de Conservação do Vale do Ribeira em Iguape no Estado de São Paulo**. São Paulo: ed. Neotrópica, 201 p. 2006.

PAES, E. T. & BLINDER, P. B. Modelos nulos e processos de aleatorização: algumas aplicações em ecologia de comunidades. **Oecologia Brasiliensis**, 2: 119–139. 1995.

PEIRÓ, D. F. & ALVES, R. G. Levantamento preliminar da entomofauna associada a macrófitas aquáticas da região litoral de ambientes lênticos. **Revista Uniara**, 15: 177–188. 2004.

PIANKA, E. R. The structure of lizards communities. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 4: 53–74. 1973.

PIORSKI, N. M.; DOURADO, E. C. S. & NUNES, J. L. S. Análise ecomorfológica de três espécies de peixes do Parque Estadual Marinho do Parcel de Manuel Luiz, Nordeste do Brasil. **Boletim do Laboratório de Hidrobiologia**, 20: 69–76. 2007.

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

PRANCE, G. T. A terminologia dos tipos de florestas amazônicas sujeitas à inundação. **Acta Amazônica**, 10: 495-504. 1980.

RAIOL, R. D. O.; WOSIACKI, W. B. & MONTAG, L. F. A. Fish of the Taiassuí and Benfica river basins, Benevides, Pará (Brasil). **Check List**. 8: 491 – 498. 2012.

ROE, J. H., KINGSBURY, B. A., HERBERT, N. R. Comparative water snake ecology: conservation of mobile animals that use temporally dynamic resources. **Biological Conservation**, 118, 79–89. 2004.

ROOT, R. The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher. **Ecological Monographs**, 37: 317–350. 1967.

SÁNCHEZ-BOTERO, J. I.; GARCEZ, D. S. & LOBÓN-CERVIÁ, J. Oxigênio dissolvido e temperatura em lagos da região de Ati Paraná-Solimões, Amazônia Central, Brasil. **Acta Limnol. Bras.**, 13: 45–51. 2001.

SANTOS - COSTA, M. C. & HOFSTADLER-DEIQUES, C. The ethmoidal region and cranial adaptations of the neotropical aquatic snake *Helicops infrataeniatus* Jan, 1865 (Serpentes, Colubridae). **Amphibia-Reptilia**, 23:83–91. 2002.

SANTOS, G. M.; MÉRONA, B.; JURAS, A. A. & JÉGU, MICHEL. **Peixes do Baixo Rio Tocantins: 20 anos depois da Usina Hidrelétrica de Tucuruí**. Eletronorte. Brasília: 216 p. 2004.

SANTOS, X.; VILARDEBÓ, E.;CASALS, F.; LLORENTE, G. A.; VINYOLES, D. & SOSTOA, A. Wide food availability favours intraespecific trophic segregation in predators: the case of a water snake in a Mediterranean river. **Animal Biology**, 56: 299–309. 2006.

SANTOS, X.; PLEGUEZUELOS, J. M.; BRITO, J. C.; LLORENTE, X. P. & FAHD, S. Prey availability drives geographic dietary differences of a Mediterranean predator, the Lataste's viper (*Vipera latastei*). **Herpetological Journal**, 18: 18–22. 2008.

SCARTOZZONI, R. R. Estratégias reprodutivas e ecologia alimentar de serpentes aquáticas da tribo Hydropsini (Dipsadidae: Xenodontinae). Tese (Doutorado). Universidade de São Paulo. Instituto de Ciências Biomédicas. 2009.

SCHOENER, T. W. The controversy over interspecific competition. **American Scientist**, 70: 586–590. 1982.

SHINE, R.; BRANCH, W. R.; HARLOW, P. S. & WEBB, J. K.. Reproductive biology and food habits of horned adders, *Bitis caudalis* (Viperidae), from Southern Africa. **Copeia**. 391–401. 1998.

STURARO, M. J. & GOMES, J. O. Feeding behavior of the Amazonian Water Snake *Helicops hagmanni* Roux, 1910 (Reptilia: Squamata: Colubridae: Hydropsini). **Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi**. Ciências Naturais, Belém, 3: 225–228. 2008.

TOFT, C. A. Resource partitioning in amphibians and reptiles. **Copeia**, 1: 1–21. 1985.

TUOMISTO, H. ; RUOKOLAINEN, K.; KALLIOLA, R.; LINNA, A.; DANJOY, W. & RODRIGUEZ, Z. Dissecting Amazonian biodiversity. **Science**, 269: 63–66. 1995.

VANZOLINI, P. E. A second note on the geographical differentiation of *Amphisbaena fuliginosa* L, 1758 (Squamata: Amphisbaenidae), with a consideration of the forest refuge model of speciation. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 74: 609–648. 2002.

VITT, L. J. Ecology and life history of the wide-foraging lizard *Kentropyx calcarata* (Teiidae) in Amazonian Brazil. **Can. J. Zool.**, 69: 2791–2799. 1991.

VITT, L.; MAGNUSSON, W. E.; ÁVILA-PIRES, T. C. & LIMA, A. P. **Guia de lagartos da reserva Adolpho Ducke.-Amazônia Central**. Manaus: Áttema Design Editorial. 2008.

WATSON, D. J. & BALON, E. K. Ecomorphological analysis of fish taxocenes in rainforest streams of northern Borneo. **Journal of Fish Biology**, 25: 371–384. 1984.

WIENS, J. J. & GRAHAM, C. H. Niche conservatism: Integrating Evolution, Ecology and Conservation Biology. Annual Review of Ecology, **Evolution and Systematics**, 36: 519–539. 2005.

WILLIAMS, Y. M.; WILLIAMS, S. E.; ALFORD, R. A.; WAYCOTT, M. & JOHNSON, C. N. Niche breadth and geographical range: ecological compensation for geographical rarity in rainforest frogs. *Biology letters*, 2: 532 – 535. 2006.

WINEMILLER, K. O. Ecomorphology of freshwater fishes. **National geographic research & exploration**, 8: 308–327. 1992.

ZAHER, H.; GRAZZIOTIN, F. G.; CADLE, J. E.; MURPHY, R. W.; MOURA-LEITE, J. C. & BONATTO, S. L. Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes: Caenophidia) with an emphasis on South American Xenodontines: a revised classification and descriptions of new taxa. **Papéis Avulsos de Zoologia**, 49: 115–153. 2009.

ANEXOS

1. Exemplos de *H. angulatus*, *H. hagmanni* e *H. polylepis* dos quais foram retirados os itens alimentares examinados.

H. angulatus: MPEG 674, MPEG 1885, MPEG 3919, MPEG 6773; MPEG 15474, MPEG 5758, MPEG 1812; MPEG 12595, MPEG14211, MPEG 3916, MPEG 2092; MPEG 2040, MPEG 1409, MPEG 2042, MPEG 673, MPEG 4040, MPEG 20155, MPEG 10073, MPEG 17053, MPEG 4502; MPEG 14012, MPEG 14009, MPEG 15074, MPEG 15071, MPEG 11791, MPEG 13903, MPEG 19830, MPEG 17053, MPEG 8872, MPEG 14740, MPEG 1387, MPEG 14740, MPEG 1387, MPEG 3080, MPEG 3916, MPEG 13281, MPEG 3916, MPEG 13899, MPEG 1517, MPEG 1584, MPEG 1517, MPEG 8401, MPEG 1398, MPEG 3007, MPEG 15070, MPEG 1176, MPEG 2088, MPEG 4001, MPEG 7170, MPEG 1583, MPEG 7496, MPEG 13374, MPEG 9318, MPEG 4148, MPEG 674, MPEG 6142, MPEG 10775, MPEG 1384, MPEG 8361, MPEG 15787, MPEG 14461, MPEG 4502, MPEG 15338, MPEG 189, MPEG 7025, MPEG 1815, MPEG 5011, MPEG 4672, MPEG 4152, 1654, MPEG 669, MPEG 4672, MPEG 7527, MPEG 1407, MPEG 5618, MPEG 5333, MPEG 5334, MPEG 14740, MPEG 16310, MPEG 17313, MPEG 1583, MPEG 15711, MPEG 8062, MPEG 14345, MPEG 2785, MPEG 2785, MPEG 2789, MPEG 1519, MPEG 2091, MPEG 3463, MPEG 1636, MPEG 17053, LPZ 1127, LPZ 1347, LPZ 1244, LPZ 1206, LPZ 2988, LPZ 3320, LPZ 939.

H. hagmanni: MPEG 17300, MPEG 4665, MPEG 5739, MPEG 2147, MPEG 4737, MPEG 5714, MPEG 1999, MPEG 4738, MPEG 13379, MPEG 19312, MPEG 1466, MPEG 10929, MPEG 4734, MPEG 6853, MPEG 8755, MPEG 4857, MPEG 1262, MPEG 10928, MPEG 520, MPEG 4938, MPEG 1244, MPEG 9411, MPEG 1679, MPEG 6936, MPEG 8753, MPEG 13341, MPEG 15074, MPEG 8749, MPEG 2717, MPEG 7183, MPEG 8109, MPEG 6779, MPEG 2089, MPEG 10763, MPEG 8345, MPEG 4196, MPEG 12371, MPEG 10516, MPEG 2879, MPEG 8820, MPEG 2837, MPEG 3385, MPEG 9655, MPEG 5647.

H. polylepis: MPEG 15089, MPEG 15087, MPEG 8870, MPEG 15101, MPEG 15095, MPEG 15119, MPEG 15102, MPEG 2064, MPEG 8870, MPEG 15091, MPEG 15100, MPEG 15106,

MPEG 15109, MPEG 15079, MPEG 15086, MPEG 8619, MPEG 15273, MPEG 8603, MPEG 8594, MPEG 8606, MPEG 13902, MPEG 15077, LPZ 2596, LPZ 2172, LPZ 2599, LPZ 2598, LPZ 360, LPZ 2150, LPZ 2174, LPZ 2440, LPZ 2459, LPZ 2587, LPZ 2594.

2. Medidas morfométricas obtidas dos peixes consumidos por *Helicops angulatus*, *H. hagmanni* e *H. polylepis*.

MEDIDAS	SIGLAS	DESCRIÇÕES
Comprimento Padrão	CP	Distância da ponta do focinho ao final do pedúnculo caudal
Altura do Corpo	AC	Maior distância dorso-ventral perpendicular ao maior eixo corpóreo
Largura do Corpo	LC	Maior largura do corpo lado a lado
Altura Média do Corpo	AM	Distância do ventre até a linha que corta o corpo entre a boca e cauda
Comprimento do Pedúnculo Caudal	CPC	Distância entre o final da nadadeira anal até o início da caudal
Largura do Pedúnculo Caudal	LPC	Largura do pedúnculo medida no seu ponto médio
Altura do Pedúnculo Caudal	APC	Altura do pedúnculo medida no mesmo ponto da largura
Comprimento da Cabeça	CC	Distância da ponta do focinho e o final do opérculo
Altura da Cabeça	HC	Distância entre a parte ventral e o dorso da cabeça na região dos olhos
Altura do Olho	AO	Distância do centro do olho até o maxilar inferior
Comprimento da Peitoral	CNP	Distância entre a base da nadadeira e sua extremidade
Largura da Nadadeira Peitoral	LNP	Maior largura da nadadeira em um eixo

		perpendicular ao eixo do comprimento da nadadeira totalmente aberta
Largura da Nadadeira Caudal	LNCD	Distância máxima entre as duas extremidades da nadadeira totalmente distendida
Área Corporal	ARC	Área da nadadeira do corpo mais a nadadeira caudal
Área da Nadadeira Peitoral	ARNP	Área da nadadeira peitoral totalmente distendida
Área da Nadadeira Caudal	ARNCD	Área da nadadeira caudal totalmente distendida

3. Normas de submissão da revista *Herpetologica*.

Manuscript Preparation

Herpetologica and *Herpetological Monographs* do not follow a published style manual. For specific guidance on preparing the manuscript, follow the instructions given here. For additional examples of appropriate formatting and style, contact the Editor. In preparing graphics, follow the guidelines below and those provided by Allen Press (http://allenpress.com/system/files/pdfs/library/apmk_digital_art.pdf, or go to www.allenpress.com, then Resources, Education Library, How-To Guides, Guide to Digital Art Specifications).

Overall Document Format

All manuscripts must use American English spelling and grammar conventions. Use the active voice. Submit the manuscript as a Word (*.doc or *.docx) or WordPerfect (*.wpd) document, preferably for PC, with the following format: North American letter page size (8.5 by 11 inches; 21.6 by 27.9 cm); 1 inch (2.5 cm) margins on all sides; 12 point text; Double-spacing throughout entire manuscript (including literature cited, figure legends, table legends, and table contents); Continuous line numbers; Left-justification; No automatic hyphenation; All pages, including

tables and figure legends labeled in the upper right-hand corner with the author's name and page number (e.g., using the header function in word-processing programs); If bibliographic software is used to format the citations and references, then the fields should be removed (but for revisions be sure to keep a copy of the original document containing the fields).

Manuscript Sections and Formatting

Manuscripts are usually arranged in the following order: title, author's name, author's address, abstract (then second abstract in other language, if used), key words, text (usually with sections described below), literature cited, appendices, tables, figure legends, figures.

Title Page

Should include the title, author's name, and author's address; no periods. Title centered, in all capital letters, with scientific names of species in italics; Title should be brief and informative; Authors names are centered, in small caps and title case (i.e., first letter of each name in large cap, remaining letters in small caps), with commas appearing outside any superscripts (if used): i) Multiple author names should be matched to addresses by superscript numbers, with no space between author name and superscript number or between superscript numbers, ii) E-mail address of corresponding author and any address changes noted by superscript number, do not use hyperlinks in e-mail addresses. iii) Addresses are centered, italicized, major words capitalized, with postal codes used for states; country names are used; no periods in state and country abbreviations; Footnotes used to designate present address and correspondence e-mail address: i) Indented, with space between superscripted number and first word of footnote, ii) Small caps, no underline or hyperlink, hyphen in "e-mail".

Abstract

The abstract follows the author's name and address. It should state the major points of the paper as clearly and concisely as possible without the need for reference to the text and without citation of references. The abstract heading should be indented and in small caps, followed by a colon (e.g., ABSTRACT: The Bog Turtle...). A second abstract in any modern European language may be included.

Key Words

Key words separate the abstract from the introduction. They are used for indexing the article, and hence should identify the major aspects of the manuscript, such as the key methods, key variables, study locations, study organisms, subfield, or theory addressed. Close attention should be given to choosing key words because they will be used to index the article in online databases, which are used by potential readers to find the article. Key words are indented, listed in alphabetical order, and each word or phrase is separated by a semicolon; only the initial word in each term is capitalized. The phrase "*Key words:*" is italicized, including the colon. For example, *Key words:* Allozyme; *Bufo microscaphus*; Southwestern Toad.

The Body of the Manuscript: Text

The text should begin after the key words. The text usually includes sections for the introduction (without a heading), materials and methods, results, discussion, and acknowledgments. However, some manuscripts work best with a different arrangement of sections in the text (e.g., separate headings for multiple experiments if they use substantially different methods from one another); authors should use their judgment in this matter.

- i) *Introduction*: No heading used for this section; first word in large and small caps; if first word is short then also use small caps for second word (e.g., DEFENSIVE behaviors ..., ENERGY use ..., VIPERID snakes ..., AMETHOD for ..., THE THEORY that ..., ONE EFFORT to ..., etc.).
- ii) *Headings*: Three levels of headings are allowed. Primary: Centered, in small caps and title case (i.e., each major word begins with a large capital letter and all other letters are small caps; e.g., MATERIALS AND METHODS). Secondary: Centered, italicized, in title case (i.e., each major word capitalized; e.g., *Study Sites*). Tertiary: Indented, italicized, sentence case (i.e., only first word begins with a capital letter), followed by period and em dash (e.g., *Mountain area.—*This site is...). In any italicized heading, scientific names of species are not italicized so that they stand out from other text.
- iii) *Acknowledgments*: The text ends with the acknowledgments. Use a tertiary heading and spell "acknowledgments" with no "e" after "g". Use initials instead of first names for individuals. Be

as concise as possible. E.g., “*Acknowledgments*.—We thank K. Wadsworth” not “*Acknowledgements*.—We would like to thank Katherine Wadsworth.”).

In-Text Citations and the Literature Cited Section

The Literature Cited section follows the acknowledgments. All references cited in the manuscript, including citations of taxonomic authorities, must be given in full in the Literature Cited section, and all references in the Literature Cited section must be cited somewhere in the text of the manuscript. Check that dates and spelling of citations in text match the Literature Cited section. Beginning in 2012, the formats for in-text citations and the Literature Cited section will be standardized among the *Journal of Herpetology*, *Herpetologica*, and *Herpetological Monographs*. The changes for *Herpetologica* and *Herpetological Monographs* are listed below, followed by the complete new guidelines.

Summary of changes: Use chronological order for in-text citations. This is perhaps the most distinctive change in the new format. No italics for a and b citations. E.g., "(Smith, 2001a,b)" in the text, and "Smith, P. 2001a" in the Literature Cited. Use unformatted text for author names; i.e., no small caps. E.g., Baird, T.A. 2004. Reproductive coloration in female collared lizards, *Crotaphytus collaris*, stimulates courtship by males. *Herpetologica* 60:337–348. No space between author initials. See example above. For online-only journals, follow the format for typical journal papers but also provide the URL for the article. E.g., O’Donnell, R.P., and A.P. Rayburn. 2011. Biases in the protection of peripheral anuran populations in the United States. *Herpetological Conservation and Biology* 6:91-98. http://www.herpconbio.org/Volume_6/Issue_1/ODonnell_Rayburn_2011.pdf. o For the page range of a chapter in an edited book: Use "Pp. 52–65 in ..." E.g., Smith, A.T. 1994. Systematics of frogs and toads. Pp. 52–65 in J. Black, and M. Lee (Eds.), *Systematics of Amphibians and Reptiles*. University of Kansas Press, USA. For chapter in a book, edited book, and book references: Provide the publication country and state (if necessary to identify the publisher properly), but not the city. E.g., Smith, A.T. 1994. Systematics of frogs and toads. Pp. 52–65 in J. Black, and M. Lee (Eds.), *Systematics of Amphibians and Reptiles*. University of Kansas Press, USA. For online reference: Use WebCite® (www.webcitation.org) to archive the web site. Provide the regular citation, followed by the archival site provided by the service. This is perhaps

the second most distinctive change in the new format. E.g., Frost, D.R. 2004. Amphibian species of the world: an online reference. Available at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. Archived by WebCite at <http://www.webcitation.org/T8g8UVs14> on 4 July 2011.

Complete new guidelines for in-text citations:

Do not use formatted text (bold, underlined, italicized, or small caps).

Cite references in chronological order, using a comma to separate author names from dates, and a semicolon to separate citations. Example: “(Smith, 1975; Jones, 1987).” Provide names for up to two authors, e.g., “(Jones and Smith, 1987).” For three or more authors, spell out the name of the first author, followed by "et al." E.g., “(Jones et al., 1990).” If there are multiple same-year references by an author with various coauthors, list single-author references before those with a coauthor. List two-author references first and multiple coauthors last. Example: “(Smith, 1998; Smith and Jones, 1998; Smith et al., 1998).” If there are multiple "et al." references, then list them in chronological order regardless of the number of authors or their identity. Example: “(Smith and Jones, 1848; Smith et al., 1856a,b; Smith and Brown, 1858).” Please limit citation strings to 3 or 4 of the most pertinent references. Papers accepted for publication should be cited as “(Smith, in press)” and placed in the Literature Cited. Do not cite "unpublished data." Instead, observations, data, or manuscripts that have not been accepted or published should be cited as personal observations, e.g., “(A. Smith, personal observation),” and should not be placed in the Literature Cited. Non peer-reviewed sources such as meeting abstracts and most web sites should be avoided if possible. However, dissertations and theses should be cited if the information has not also appeared in refereed form. For all commercial software mentioned in the text, specify the version and source. Example: “(SPSS 13.0, IBM).” Where appropriate, provide a citation in the text (in the case of Program MARK, for example, White and Burnham, 1999) and in the Literature Cited. For all commercial equipment provide the model and manufacturer. Example: “HOBO U23 Pro v2 External Temperature Data Logger (Onset Computer Corporation).” Do not include in the Literature Cited. Peer-reviewed electronic resources should be cited in the same manner as paper-based ones. Use WebCite® (a free service) to archive non-peer-reviewed web sites first. Enter the URL you want to cite at www.webcitation.org. The system will create a "snapshot" of the webpage for future access. Cite as you would other sources. Example: “(Smith

and Brown, 2011).” See below for how to format the reference in the Literature Cited section. Whenever possible, place all citations at the end of the sentence rather than interspersed with the text. Example: “Rattlesnakes are excellent subjects for research in many areas of biology (Klauber, 1972; Schaeffer, 1996; Schaeffer et al., 1996; Beaupre and Duvall, 1998).” If taxonomic authorities are cited, be careful to use parentheses around the name or just the year as needed, because parentheses around the author and year indicate that the species was originally described as part of a different genus. Be sure to provide the complete reference in the Literature Cited section.

Complete new guidelines for the Literature Cited section:

The Literature Cited is one the largest sources of errors. Carefully follow all format instructions and examples below. Check a recent issue (from 2012 or later) if anything remains unclear. Please be sure that all entries in the Literature Cited also appear in the text, and vice-versa. Do not include personal observations or unpublished manuscripts in this section. Double space the entire section. Do not bold, underline, or italicize text other than scientific names. Do not use manual line breaks or tabs. Use the ruler in a word-processing program to create hanging indentations instead. List references in alphabetical order, except see below for listing multiple "et al." references in chronological order. Example: Jones comes before Smith. References cited in the text as “Smith 2001 a,b ” should be cited in the same order here. Example: Smith 2001 a preceded Smith 2001 b . If there are multiple same-year references by an author with various coauthors, list single-author references before those with a coauthor. List two-author references first and multiple coauthors last. Example: Smith 1998 precedes Smith and Jones 1998, followed by Smith et al. 1998 is last. If the same author collaborated with different coauthors during the same year, order by the name of the junior authors. Example: Smith and Bell 1998 comes before Smith and Jones 1997. Example: Smith, Bell, and Brown 2000 precedes Smith, Bell, and Jones, 2001. If there are multiple “et al.” references by the same author, list them in chronological order regardless of the number of authors or their identity. Example: Smith, Bell, Zundermeier, and Jones 1848 comes before Smith, Abrams, and Bell 1856. Author names should be presented as “Smith, A.B.” or “Smith, A.B., III.” Spell out all author

surnames, even if they are repeated from a previous reference. Always insert a comma before the “and” that precedes the last author. Example: “Smith, A.B., and J.F. Bell” or “Smith, A.B., R.Q. Zundermeier, and J.F. Bell.” Follow author names with the year of publication. Example: “Smith, A.B. 1769.” If you are using a reprinted version, indicate this by listing both years. Example: “Smith, A.B. 1769 [reprinted 1996].” For articles that are accepted, state “In press” in place of the year and provide the journal name after the paper title. Example: “Smith, A.B. In press. How green is your frog? *Herpetological Miscellanea*.”

Formatting for most common types of references:

Article in a print journal: Provide the names of journals in full. Do not present issue number. List complete page numbers. Example: “*Journal of Herpetology* 32:246–257.” Example: Baird, T.A. 2004. Reproductive coloration in female collared lizards, *Crotaphytus collaris*, stimulates courtship by males. *Herpetologica* 60:337–348.

Article in an online-only journal: Follow the format above but also provide the URL for the article. Example: O’Donnell, R.P., and A.P. Rayburn. 2011. Biases in the protection of peripheral anuran populations in the United States. *Herpetological Conservation and Biology* 6:91-98. http://www.herpconbio.org/Volume_6/Issue_1/ODonnell_Rayburn_2011.pdf.

Chapter in a book: Provide the publication country and state (if necessary to identify the publisher properly), but not the city. Example: Smith, A.T. 1994. Systematics of frogs and toads. Pp. 52–65 in J. Black, and M. Lee (Eds.), *Systematics of Amphibians and Reptiles*. University of Kansas Press, USA.

Edited book: Provide the publication country and state (if applicable), but not the city. Example: Gans, C., A. d’A. Bellairs, and T. S. Parsons (Eds.). 1969. *Biology of the Reptilia, Volume 1, Morphology A*. Academic Press, USA.

Book: Provide the publication country, but not the city. Example: Smith, A.T., and J. Jones. 1995. *Physiology of Amphibians and Reptiles*. Kluwer, Netherlands.

Thesis or dissertation: Indicate the degree and university; include state only when needed to distinguish university from others with similar names. Example: Smith, A.T. 1991. Behavioral Ecology of Turtles. Ph.D. Dissertation, Federal University of Sao Paulo, Brazil.

Software: Provide a named citation to the definitive description of the software, if given in the text. Example: for Program MARK: White, G.C., and K.P. Burnham. 1999. Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46 Supplement:120-138.

Non peer-reviewed technical report: Use only where unavoidable. Example: USGS (United States Geological Survey). 1998. National water quality assessment (NAWQA) program, water quality in the Ozark plateaus. Circular 1158.

Non peer-reviewed print media: Use only where unavoidable. Example: Guam Economic Review. 1998. Statistical highlights. *Guam Economic Review* 20:11–32.

Online referen: Use WebCite® (www.webcitation.org) to archive the web site. Provide the regular citation, followed by the archival site provided by the service. Example: Frost, D.R. 2004. Amphibian species of the world: an online reference. Available at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, USA. Archived by WebCite at <http://www.webcitation.org/T8g8UVs14> on 4 July 2011.

Appendice

Detailed information not essential to the text (such as “*Specimens Examined*” in taxonomic papers) may be placed in appendices, which follow the Literature Cited section. When used, APPENDIX (numbered I, II, III as needed) would be a primary heading, and *Specimens Examined* would be a secondary heading.

Citing Tables and Figures in the Text

Capitalize but do not abbreviate the word “Table” (e.g., Table 1). Capitalize and abbreviate word “figure” (e.g., Fig. 1); except spell out at beginning of a sentence. When two figures or tables are

cited, use a comma to separate numbers (Figs. 6, 7; Tables 2, 3). When a range of figures or tables are cited in the text, use an en dash (Figs. 6–9; Tables 2–4).

Tables

Each table should be double-spaced and on a separate sheet. The table legend should follow the table number and should be on the same page as the table. Legends should not be indented, and should begin with the table number in small caps, followed by a period and an em dash (see example below). Within the table, only the initial letter of the first word is capitalized (e.g., “Grand average”). Use ruled lines only above and below heading row and at end of table, to isolate column labels if needed, and where separate groups of columns require additional clarification. Refer to a recent issue of the journal for further examples and guidance. Footnotes (indented and indicated by superscripted symbols or numbers) may follow a table when detailed information is needed (such as levels of statistical significance); the footnotes are placed below the table and are indented.

Figures

Figure legends should appear on a separate page following Tables. An electronic file of each figure should be submitted along with the manuscript. In preparing graphics, follow the guidelines from Allen Press (summarized below). Before submission, it can be helpful to print figures and inspect them for clarity and size (i.e., to fit within the journal print column).

Figure legends: Grouped together on separate page, indented, double spaced, with three lines of space between legends. The word “FIG.” is abbreviated in small caps, followed by number, period, em dash with no spaces, and then the rest of the legend (e.g., FIG. 1.—Mean weekly temperatures...). Legend content: Briefly describe the content of the figure; include names of organisms as needed (e.g., genus, species, etc.). A short sentence at the end of the legend may be helpful in pointing out the major pattern or take-home message of a figure; avoid duplicating text in the manuscript that refers to the figure.

Figure graphics: For graphics specifications (figure styles, electronic file types, resolution, color mode, fonts, compression, etc.), follow the guidelines from Allen Press (Guide to Digital Art

Specifications). Summary of key specifications: grayscale or color images at 300 dpi, line art at 1200 dpi, combination of both at 600 dpi, CMYK color (RGB files are accepted but will be converted to CMYK and may undergo color shifts), TIFF or EPS format or native files for several common programs (e.g., Acrobat, Illustrator, Photoshop, Corel Draw, and others). Be sure to check colors carefully because changing color mode can alter them. Figures should be planned to fit the width of one or two columns in *Herpetologica* or *Herpetological Monographs*. Final dimensions of graphics and artwork must not exceed 21.5 × 28 cm. After reduction, lettering in figures should be 1.5–2.0 mm high and decimals should be clearly visible. If a figure includes more than one image, then the images should be arranged together in one electronic file, with adjacent images butted together, with each image identified by a letter (A, B, C); the parts should be identified clearly in the figure legend. Include a scale to indicate distance or size whenever appropriate. All axes of graphs should be labeled, with a larger font size used for major labels than for minor or quantitative labels. Abbreviations on figures should follow the conventions given in these guidelines, such as for measurement units and statistical abbreviations.

Footnotes

Footnotes are used only to denote present address of an author, e-mail address for correspondence, and to clarify content of tables. Other footnotes are discouraged.

General Style and Usage Guidelines

This section provides general guidance for common word usage, style, punctuation, the use of numbers and mathematical symbols, abbreviations, etc.

Scientific and Standard Names

We now capitalize standard names in *Herpetologica* or *Herpetological Monographs*, following the recommendation of Crother (2008; Herp. Circular 37, SSAR). For standard English names, we recommend using those listed in Crother (2008; Herp. Circular 37, SSAR) for North American Taxa and in Liner and Casas-Andreu (2008; Herp. Circular 38, SSAR) for Mexican taxa. Use an appropriate reference, if available, for standard names of taxa in other regions of the

world. These lists may also be used for scientific names, or other scientific names that are valid under

the International Code of Zoological Nomenclature may be used as needed for each paper. Scientific names of genera and species: Genus is capitalized and italicized; specific epithet is lower case and italicized (e.g., *Crotalus atrox*); but not italicized when in a line of other italicized text, such as in secondary or tertiary headings.