

UNIVERSIDADE SANTA CECÍLIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM SUSTENTABILIDADE DE
ECOSSISTEMAS COSTEIROS E MARINHOS

INGRID HERNANDEZ NEUBAUER

**Variação na exploração de recursos alimentares entre
espécies de peixes nectônicos e nectobentônicos de
riachos de cabeceira da bacia do Alto Paranapanema**

Santos
2021

INGRID HERNANDEZ NEUBAUER

**Variação na exploração de recursos alimentares entre
espécies de peixes nectônicos e nectobentônicos de
riachos de cabeceira da bacia do Alto Paranapanema**

Dissertação apresentada a
Universidade Santa Cecília como parte
dos requisitos para a obtenção do título
de Mestre em Ecologia, sob a
orientação da Profa. Dra. Ursulla
Pereira Souza e coorientação do Prof.
Dr. Mauricio Cetra

**Santos
2021**

639.21 Neubauer, Ingrid Hernandez.

N393v Variação na exploração de recursos alimentares entre espécies de peixes nectônicos e nectobentônicos de riachos de cabeceira da bacia do Alto Paranapanema. /

Ingrid Hernandez Neubauer.

2021.

33 f.

Orientadora: Profa. Dra. Ursulla Pereira Souza.

Coorientador: Prof. Dr. Mauricio Cetra.

Dissertação (Mestrado)-- Universidade Santa Cecília, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Santos, SP, 2021.

1. Segregação alimentar. 2. Amplitude de nicho.

3. Sobreposição de nicho. 4. Diversidade beta.

5. Morfologia. I. Souza, Ursulla Pereira.

II. Cetra, Mauricio III. Variação na exploração de recursos alimentares entre espécies de peixes nectônicos e nectobentônicos de riachos de cabeceira da bacia do Alto Paranapanema.

DEDICATÓRIA

Dedico este trabalho a minha família por seu apoio incondicional na busca deste sonho!

AGRADECIMENTOS

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001; agradeço a concessão da bolsa.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP, processo nº 13/24737-2) e à UFSCar, Sorocaba pela infraestrutura.

À UNISANTA e ao LABOMAC pela infraestrutura.

À minha orientadora, Profa. Dra. Ursulla Pereira Souza, eu gostaria de expressar minha profunda admiração e gratidão. Foi um longo caminho, no qual pude testemunhar sua gentileza e dedicação como Professora, Orientadora e motivadora desta inesquecível jornada. Obrigada por sua compreensão e generosidade. Sempre talentosa, você contribuiu carinhosamente para o meu crescimento profissional.

Ao meu estimado coorientador, Prof. Dr. Mauricio Cetra, que gentilmente me acolheu com muita paciência e dedicação. Cada uma de nossas conversas foi um grande aprendizado para mim.

Ao Prof. Dr. Fabio Cop por sua visão perspicaz durante o desenvolvimento deste estudo e pela paciência inabalável ao trabalhar comigo no ambiente R.

À Profa. Dra. Helen Sadauskas Henrique e ao Prof. Dr. Camilo Dias Seabra Pereira por acreditarem que eu poderia realizar um bom trabalho.

Às estimadas Profa. Dra. Helen Sadauskas Henrique e Profa. Dra. Giulianna Rodrigues Rondineli por concederem a honra de participarem da banca de qualificação e contribuírem com imenso talento e empatia.

Aos Professores e Professoras que durante o curso estiveram sempre à disposição pacientemente para ouvir as dúvidas, os comentários e com muita devoção compartilharam seu conhecimento. Vocês são, genuinamente, uma inspiração!

Às queridíssimas Sandra e Imaculada sempre gentis, amáveis e dispostas a ajudar.

Às pessoas que ajudaram na coleta de campo e de dados em laboratório, em especial, Michele A.F do Carmo e Rayssa Guinato.

Aos Prof. Dr. Francisco Langeani Neto, Prof. Dr. George Mendes Taliaferro Mattox por sua assistência e identificação das espécies de peixes.

À Profa. Dra. Mara Magenta, que gentilmente ajudou na identificação das algas.

À minha mãe, Eneida, e à minha tia Lidice por todo suporte nas vezes em que estive longe. Mimi, obrigada por tudo!

À minha sogra, Maria Clara, pelo suporte logístico com os netos durante minhas viagens a Santos, ao meu sogro Fernando e meu cunhado Luiz Guilherme por compreenderem a minha ausência.

Enfim, agradeço imensamente ao meu amado companheiro de vida, Alexandre, ao meu filho maravilhoso, Andrei, e à minha linda filha, Maya, por terem suportado pacientemente a minha ausência e por me apoiarem sempre! O apoio incondicional de vocês foi fundamental nesta admirável aventura! Eu amo vocês infinitamente! Vocês são a razão do meu viver!

EPÍGRAFE

*“Ninguém ignora tudo. Ninguém sabe tudo. Todos nós ignoramos alguma coisa. Por
isso aprendemos sempre.”*

Paulo Freire

RESUMO

Riachos de cabeceira são ambientes de estrutura heterogênea, nos quais é possível encontrar um mosaico de micro-habitats, cuja exploração revela algumas adaptações como, por exemplo, os atributos morfológicos envolvidos nas estratégias de forrageio de cada grupo trófico. Este estudo buscou traçar um comparativo sobre a exploração dos recursos alimentares para os grupos tróficos nectônico e nectobentônico, e desta forma gerar subsídios que auxiliem na compreensão da coexistência dessas comunidades. A estrutura de grupos de espécies nectônicas e nectobentônicas foi analisada utilizando os dados de alimentação para avaliar a sobreposição de nicho (Índice de Pianka), a amplitude de nicho (Índice de Levins) e a variação de itens consumidos (diversidade beta). A ictiofauna foi coletada entre junho e novembro de 2014 em riachos de cabeceira de primeira a terceira ordem na bacia do Alto Paranapanema. Em laboratório os peixes foram identificados, pesados e mensurados quanto ao comprimento padrão. Os estômagos com alimento foram retirados e conservados em álcool 70%. O conteúdo estomacal foi identificado em estereomicroscópio e quantificado de acordo com o Grau de Preferência Alimentar que classificou os itens de origem autóctone (principalmente formas imaturas de insetos), como mais importantes na dieta das espécies. Foram analisados 78 espécimes, sendo 42 peixes de três espécies nectônicas, *Psalidodon paranae*, *Psalidodon bockmanni*, *Piabina argentea* e 36 peixes de três espécies nectobentônicas *Characidium gomesi*, *Characidium schubarti* e *Characidium zebra*. A média da amplitude de nicho foi maior para as espécies nectônicas, principalmente pela maior presença de itens alóctones no estrato próximo à superfície. A sobreposição de nicho foi mais elevada entre as espécies nectobentônicas que pertencem ao mesmo gênero e sendo assim apresentam grandes semelhanças no forrageio. Os dados sobre a diversidade beta total (β_{SOR}) foram elevados o que corrobora com a literatura sobre a variedade de recursos disponíveis em riachos Neotropicais. O componente de substituição (β_{SIM}) foi elevado enquanto o componente de aninhamento (β_{NES}) foi baixo, evidenciando que ocorre maior substituição do que ausência dos itens consumidos no forrageio para os diferentes estratos. A morfologia favorece a exploração de diferentes estratos da coluna d'água e promove uma segregação espacial que possivelmente configura um importante fator da coexistência desses grupos tróficos. Contudo, a combinação de múltiplos fatores

pode contribuir para a coexistência das espécies de peixes de riacho de cabeceira como, por exemplo, a plasticidade trófica e a abundância de recursos alimentares em riachos Neotropicais. Estudos sobre a ictiofauna de riachos de cabeceira tornam-se fundamentalmente relevantes para a compreensão de sua assembleia, abundância, organização trófica e seus atributos, e assim gerar subsídios para que possibilitem a compreensão do funcionamento do ecossistema estudado.

Palavras-chave: Segregação alimentar. Amplitude de nicho. Sobreposição de nicho. Diversidade beta. Morfologia.

ABSTRACT

Variation in exploring food resources between nektonic and nektobenthic fish species of headwaters streams from the Upper Paranapanema basin

Headwater streams are heterogeneously structured environments in which it is possible to find a mosaic of microhabitats, where exploration reveals some adaptations such as, the morphological attributes involved in the foraging strategies of each trophic group. Therefore, this study aimed to establish a comparison on the feeding resources being explored by nektonic and nektobenthic trophic groups, and thus contribute to the knowledge regarding the coexistence of these communities. The structure of nektonic and nektobenthic species groups was analyzed using feeding data to assess niche overlap (Pianka Index), niche amplitude (Levins Index) and variation of consumed items (beta diversity). Ichthyofauna was collected between June and November 2014 in headwater streams from first to third order in the Upper Paranapanema basin. In laboratory, the ichthyofauna was identified, weighed, and measured according to the standard length. Stomachs with food were removed and stored in 70% alcohol. The stomach contents were identified under a stereomicroscope and quantified according to the Feeding Preference Degree that classified items of autochthonous (mainly immature forms of insects) as the most important in the diet of the species. A total of 78 specimens were analyzed, among them there were 42 fish from three nektonic species, *Psalidodon paranae*, *P. bockmanni*, *Piabina argentea* and 36 fish from three nektobenthic species *Characidium gomesi*, *Characidium schubarti* and *Characidium zebra*. The mean niche amplitude was higher for nektonic species, mainly due to the greater presence of allochthonous items in the stratum near the surface. Niche overlap was higher among nektobenthic species belonging to the same genus and thus present great similarities in foraging. Data on total beta diversity (β_{SOR}) were high, which corroborates the literature on the variety of resources available in Neotropical streams. Turnover (β_{SIM}) was elevated while the nesting (β_{NES}) was low, showing that there is more substitution than loss of items consumed in foraging for the two different strata. Morphology favors the exploration of different strata of the water column and promotes a spatial segregation that possibly constitutes an important factor of the coexistence of these trophic groups. However, the combination of multiple factors may contribute to the coexistence of headwater stream fish species, such as trophic

plasticity and the abundance of food resources in Neotropical streams. Studies on the ichthyofauna of bedside streams become fundamentally relevant for the understanding of their assembly, abundance, trophic organization and their attributes, and enables the understanding of how the studied ecosystem functions.

Keywords: Feeding Segregation. Niche breath. Niche Overlap. Beta Diversity. Morphology.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1. Média e Intervalo de Confiança da sobreposição de nicho (θ) das espécies de riacho do Alto Paranapanema. Pspa=*Psalidodon paranae*, Psbo=*Psalidodon bockmanni*, Piar=*Piabina argentea*, Chgo=*Characidium gomesi*, Chsc=*Characidium schubarti*, Chze=*Characidium zebra*..... 26

LISTA DE TABELAS

Tabela 1.	Relação de itens consumidos pelas espécies analisadas nos riachos da bacia do Alto Paranapanema, a origem destes itens (autóctone ¹ , alóctone ² ou indeterminado ³) e os valores do Grau de Preferência Alimentar (GPA). Em negrito os valores classificados como secundários* e preferencial**. <i>Pspa</i> = <i>Psalidodon paranae</i> , <i>Psbo</i> = <i>Psalidodon bockmanni</i> , <i>Piar</i> = <i>Piabina argentea</i> , <i>Chgo</i> = <i>Characidium gomesi</i> , <i>Chsc</i> = <i>Characidium schubarti</i> , <i>Chze</i> = <i>Characidium zebra</i>	24
Tabela 2.	Amplitude de nicho (B') (Índice de Levins, 1968), das espécies nectônicas e nectobentônicas da bacia do Alto Paranapanema.....	25

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

α	Diversidade alfa
<i>Pspa</i>	<i>Psalidodon paranae</i>
<i>Psbo</i>	<i>Psalidodon bockmanni</i>
β	Diversidade beta
β_{SNE}	Dissimilaridade Resultante de Aninhamento (Nestedness)
β_{SIM}	Índice de Dissimilaridade de Simpson (Turnover)
β_{SOR}	Índice de Dissimilaridade de Sorensen (Diversidade beta total)
B'	Índice de Levins (Amplitude de Nicho)
<i>Chgo</i>	<i>Characidium gomesi</i>
<i>Cg</i>	<i>Characidium gomesi</i>
<i>Chsc</i>	<i>Characidium schubarti</i>
<i>Cs</i>	<i>Characidium schubarti</i>
<i>Chze</i>	<i>Characidium zebra</i>
<i>Cz</i>	<i>Characidium zebra</i>
CETEC	Centro Tecnológico da Fundação Paulista de Tecnologia e Educação
DZSJRP	Departamento de Zoologia e Botânica da UNESP de São José do Rio Preto
FFCLRP/USP	Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto/Universidade de São Paulo
GPA	Grau de Preferência Alimentar
<i>Piar</i>	<i>Piabina argentea</i>
<i>Pa</i>	<i>Piabina argentea</i>
θ	Índice de Pianka (Sobreposição de Nicho)
γ	Diversidade gama

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	15
2	MATERIAL E MÉTODOS.....	20
2.1	ÁREA DE ESTUDO.....	20
2.2	ICTIOFAUNA E CONTEÚDO ESTOMACAL.....	20
2.3	ANÁLISE DE DADOS.....	21
3	RESULTADOS.....	23
4	DISCUSSÃO.....	27
5	CONCLUSÃO.....	33
	TRABALHO SUBMETIDO.....	34
	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	35
	ANEXO.....	47

INTRODUÇÃO

As bacias hidrográficas são ecossistemas naturalmente hierárquicos e heterogêneos (FRISSEL *et al.*, 1986) que se encontram associados a inúmeros riachos. Os riachos de cabeceiras são ambientes pequenos (ordem menor que 3) e frágeis nos quais a vegetação em torno assume uma função importante (BARRELLA e PETRERE JR., 2003).

A ictiofauna que habita os ambientes de cabeceira corresponde a aproximadamente 50% das espécies de água doce descritas para a América do Sul (CASTRO *et al.*, 2003). As espécies de peixe que compõem os riachos de cabeceira apresentam pequeno porte (com até 15 cm), distribuição geográfica restrita, alto grau de endemismo, nenhum valor comercial e elevada dependência da vegetação ripária para abrigo e alimentação (CASTRO, 1999; CASTRO *et al.*, 2003).

O alto grau de endemismo destas espécies é basicamente resultado da restrita capacidade de deslocamento devido seu pequeno porte que dificulta extensas migrações (CASTRO, 1999), assim como padrões de isolamento geográfico comuns em áreas de cabeceira (LEAL e CÂMARA, 2003). Portanto, estas espécies mantêm-se isoladas e muitas vezes ocupam micro-habitats específicos (CASTRO, 1999).

Estes micro-habitats encontrados em riachos de cabeceira resultantes de variações locais de velocidade da água, profundidade, natureza do fundo (pedra, areia, silte, cascalho e folhiço) e vegetação, disponibilizam um mosaico capaz de suprir as necessidades de forrageio e abrigo das espécies encontradas nestas comunidades (LUIZ *et al.*, 1998).

Em riachos de cabeceira abrigo e recursos orgânicos são fornecidos (direta ou indiretamente) pela vegetação ripária (FERREIRA *et al.*, 2015; LEITE *et al.*, 2015; SOUZA *et al.*, 2015) que também desempenha a função de barreira física na retenção de sedimento e preservação do meio aquático (TERESA e CASATTI, 2010; 2012). Desta forma, estes riachos apresentam forte dependência da vegetação ripária que contribui de forma direta com o aporte de material vegetal (*e.g.* folhas, frutos e sementes) e insetos adultos, e de forma indireta por meio de formas imaturas de insetos (*e.g.* larvas, pupas e ninfas).

Para este ecossistema com pequenas dimensões (tanto de largura quanto de profundidade) a vegetação ripária contribui com uma expressiva entrada de material alóctone que desempenha um papel importante na ecologia alimentar das

comunidades de riacho (VANNOTE *et al.*, 1980; ARANHA *et al.*, 2000; CASATTI *et al.*, 2003; REZENDE *et al.*, 2003; UIEDA e MOTTA, 2007; GOMIERO e BRAGA, 2008; TRINDADE *et al.*, 2013; LEITE *et al.*, 2015; MANOEL e UIEDA, 2018, GONÇALVES *et al.*, 2018; ZENI *et al.*, 2019).

A dieta de peixes de riacho é bastante estudada sob diferentes perspectivas como, por exemplo, sazonalidade (BARRETO e ARANHA, 2006; SOUZA *et al.*, 2015), uso de habitat, atributos funcionais, ecomorfologia (CASATTI e CASTRO, 2006; CENEVIVA-BASTOS *et al.*, 2010; MAZZONI *et al.*, 2010; LEAL *et al.*, 2011; MISE *et al.*, 2013; NEVES *et al.*, 2015; SEVERO-NETO *et al.*, 2015; FREITAS *et al.*, 2017; RIBEIRO *et al.*, 2016; SANTOS *et al.*, 2019; BALDASSO *et al.*, 2019; GARCIA *et al.*, 2020; MANNA *et al.*, 2020), estratégia, sobreposição alimentar, partilhamento de recursos (CASATTI *et al.*, 2003; BRAZIL-SOUSA *et al.*, 2009; CETRA *et al.*, 2011; BASTOS *et al.*, 2013; PINI *et al.*, 2019), áreas protegidas e degradadas (GONÇALVES *et al.*, 2018). A dieta é um dos aspectos mais importantes da ecologia de peixes e seu conhecimento é fundamental para interpretar a dinâmica das comunidades (BARRETO e ARANHA, 2006) e fornecer subsídios que possibilitem a compreensão do funcionamento de um ecossistema (MOTTA e UIEDA, 2004).

A alimentação de peixes de riacho de cabeceira em regiões tropicais é fortemente marcada pela presença de formas imaturas de inseto (MOTTA e UIEDA, 2004; CETRA *et al.*, 2011; PEREIRA *et al.*, 2012; SENSOLO *et al.*, 2012; ROMERO *et al.*, 2013; GONÇALVES *et al.*, 2018), dos quais os que mais se destacam são ninfas de Ephemeroptera e larvas de Diptera, especialmente Chironomidae. Estes estágios imaturos de insetos são amplamente distribuídos e estudados em riachos tropicais (MOTTA e UIEDA, 2004; PEREIRA *et al.*, 2012; SENSOLO *et al.*, 2012; ROMERO *et al.*, 2013).

Em riachos tropicais, onde a vegetação ripária é abundante, a ictiofauna apresenta uma extensa plasticidade trófica e sua dieta reflete a diversidade (MAZZONI *et al.*, 2012) e a alta disponibilidade de alimento (UIEDA *et al.*, 1997; ABELHA *et al.*, 2001). Diante da grande abundância de recursos alimentares, em especial da vasta oferta de formas imaturas de insetos, a dieta de peixes de riacho pode revelar uma alta sobreposição de nicho sem que necessariamente configure-se competição por estes recursos alimentares (CASATTI *et al.*, 2003; CETRA *et al.*, 2011). A sobreposição de nicho pode ser configurada como competição em ambientes onde os recursos alimentares são limitados (HERDER *et al.*, 2006). Estudos que

abordam a dieta de peixes de riacho revelam dados da partilha e sobreposição dos recursos disponíveis e, assim permitem inferências sobre a coexistência nestas comunidades (ALBOUY *et al.*, 2011).

A estratégia de alimentação, as interações ecológicas e os recursos disponíveis sugerem a viabilidade da coexistência destas espécies. Os atributos de cada grupo trófico, nectônico e nectobentônico, que têm como seu micro-habitat os diferentes estratos da coluna d'água, permitem a exploração de recursos distintos e, deste modo, podem refletir a disponibilidade dos recursos alimentares em cada um destes estratos.

A amplitude de nicho, a sobreposição alimentar e a ecomorfologia são instrumentos da ecologia de peixes de riacho que contribuem para revelar os recursos disponíveis no ambiente e agregam particularidades das diferenças táticas de captura (PRADO *et al.*, 2016; PINI *et al.*, 2019). Estes dados contribuem para explicar os padrões de segregação trófica e de distribuição da ictiofauna de riachos de cabeceira (LEITÃO *et al.*, 2015).

A distribuição heterogênea das espécies, conhecida como biodiversidade (SOININEN *et al.*, 2017), é um conceito multifacetado que ultrapassa a simples quantificação do número de espécies presente em um determinado local (VILLÉGER *et al.*, 2013; HEINO *et al.*, 2015; GIANUCA *et al.*, 2017). Um dos principais objetivos da Ecologia é mensurar a biodiversidade a fim de compreendê-la e priorizar sua conservação (VILLÉGER *et al.*, 2013; POOL *et al.*, 2014; PELÁEZ e PAVANELLI, 2018; CUNHA *et al.*, 2019; ZENI *et al.*, 2020).

A estrutura de diferentes comunidades desperta o interesse em estudiosos há muito tempo, com o propósito de comparar e medir suas diferenças e semelhanças (JACCARD, 1912; SIMPSON, 1943; SORESEN, 1948). O Índice de Jaccard (1912) foi utilizado por Whittaker (1960) quando inicialmente esboçou, ainda que de forma bem simplificada, o conceito de diversidade alfa, beta e gama (JACCARD, 1912; WHITTAKER, 1960).

Whittaker (1960) definiu a diversidade beta como sendo a mudança na composição de uma comunidade em uma escala espacial (WHITTAKER, 1960). Apesar dos diferentes métodos para quantificá-la (JURASINSKI *et al.*, 2009), a diversidade beta permanece amplamente aceita como uma medida da variação de espécies (ANDERSON *et al.*, 2011), ou seja, informa o grau de diferenciação entre comunidades biológicas (VILLÉGER *et al.*, 2013; BASELGA e GÓMEZ-RODRÍGUEZ 2019).

Baselga (2010) redefiniu a estrutura geral da diversidade beta ao apresentar a variação na composição de espécies de uma comunidade como reflexo de dois componentes de dissimilaridade, a dissimilaridade por substituição (“*turnover*”) e a dissimilaridade por aninhamento (“*nestedness*”). Desta forma, a diversidade beta configura a variação da abundância relativa das espécies que ocorre como resultado da troca/recolocação de espécies na composição de uma comunidade e concomitantemente da adição/perda de espécies (BASELGA, 2010).

Tendo como base os índices de dissimilaridade de Sorensen e Simpson, Baselga (2010) elaborou o Índice de Diversidade beta total (β_{SOR}) em dois componentes, a medida de substituição (β_{SIM}) e o aninhamento (β_{NES}) (BASELGA, 2010). Segundo o autor, a diferença na composição biológica entre as comunidades pode ocorrer por substituição de espécies (β_{SIM}) ou pela redução do número de espécies (β_{NES}).

A diversidade beta, assim como os dois fenômenos que a compõem (substituição e aninhamento), pode ser investigada sob uma perspectiva temporal e/ou espacial. Na maioria das pesquisas há o predomínio de estudos com enfoque no padrão espacial da diferenciação das espécies de uma comunidade para outra. Zeni *et al.* (2020) e Li *et al.* (2020) avaliaram a dispersão e a perda de espécies através das análises de diversidade beta temporal e espacial.

A pesquisa sobre a diversidade beta como estudo da exploração de recursos alimentares nos diferentes estratos da coluna d'água ainda não é comumente explorada para riachos tropicais. Nos estudos da diversidade beta em riachos as análises de mudanças na composição das comunidades são amplamente abordadas com embasamento taxonômico, de atributos funcionais e uso do hábitat (VILLÉGER *et al.*, 2013; POOL *et al.*, 2014; FERREIRA *et al.*, 2017; GIANUCA *et al.*, 2017; SOININEN *et al.*, 2017; PELÁEZ e PAVANELLI, 2018; BEVILACQUA e TERLIZZI, 2019; CUNHA *et al.*, 2019; ROCHA *et al.*, 2019; LI *et al.*, 2020). Somando a estes estudos é crescente o interesse da diversidade beta para investigar as diferenças entre a composição das espécies de riacho causadas por alterações do ambiente devido à ação antrópica (HUIÑOCANA *et al.*, 2020; ZENI *et al.*, 2020).

A diversidade beta é utilizada como um instrumento de quantificação da variação entre comunidades, e apresenta-se como importante ferramenta para a ecologia básica e aplicada (ROCHA *et al.*, 2019). Estudos sobre comunidades de peixes de riachos utilizando a diversidade beta como instrumento de pesquisa são

comuns em diferentes abordagens (VILLÉGER *et al.*, 2013; POOL *et al.*, 2014; PELÁEZ e PAVANELLI, 2018; CUNHA *et al.*, 2019; ZENI *et al.*, 2020), explorando comunidades de macroinvertebrados (AL-SHAMI *et al.*, 2013; HEINO *et al.*, 2013; HEINO *et al.*, 2015; FERREIRA *et al.*, 2017; LI *et al.*, 2020; ROCHA *et al.*, 2019; HUIÑOCANA *et al.*, 2020) e metacomunidades de zooplâncton (GIANUCA *et al.*, 2017).

No presente trabalho, o estudo comparativo da exploração de recursos alimentares entre espécies nectônicas e nectobentônicas buscou acrescentar subsídios para a compreensão da estrutura trófica e da coexistência destas comunidades em riachos de cabeceira da bacia do Alto Paranapanema, utilizando como ferramentas a sobreposição de nicho, a amplitude de nicho e a diversidade beta dos recursos alimentares que são explorados em diferentes formas de uso do habitat na coluna d'água.

Neste sentido foi testada a hipótese de que a análise comparativa do conteúdo estomacal entre os grupos tróficos de espécies nectônicas e nectobentônicas apresenta: 1) a sobreposição de nicho elevada, pressupondo que estas espécies consomem recursos alimentares semelhantes; 2) a amplitude de nicho maior para as espécies nectônicas e menor para nectobentônicas, considerando a capacidade das espécies nectônicas em explorar mais estratos da coluna d'água durante seu forrageio; e 3) a diversidade beta elevada para o valor do componente de substituição e baixo valor para o componente de aninhamento, presumindo-se que se os recursos consumidos ocorrem em abundância haverá a substituição destes recursos em função das diferenças nas estratégias de forrageio entre os grupos nectônico e nectobentônico.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

O rio Paranapanema nasce na Serra de Paranapiacaba (48°15'W24°16'S) a cerca de 900 m de altitude e percorre aproximadamente 500 km, na fronteira dos estados de São Paulo e Paraná, até desaguar no rio Paraná. A bacia do Alto Paranapanema percorre a maior parte da fronteira com os estados de São Paulo e Paraná e dispõe de importante acervo ambiental preservado, com 20% da sua área ocupada por 4677 Km de vegetação natural (CETEC, 1999).

2.2. Ictiofauna e conteúdo estomacal

As coletas foram realizadas de acordo com Cetra *et al.* (2016). Exemplares-testemunho das espécies foram depositados na coleção do Laboratório de Ictiologia do Departamento de Zoologia e Botânica da UNESP de São José do Rio Preto (DZSJRP 20.268 – 20.663) e no Laboratório de Ictiologia de Ribeirão Preto – FFCLRP/USP (LIRP 11862).

Em laboratório os peixes foram identificados, mensurados quanto ao comprimento padrão e pesados em balança analítica. Foram analisadas três espécies nectônicas, 15 espécimes de *Psalidodon paranae* (Eigenmann, 1914), 15 de *Psalidodon bockmanni* Vari & Castro, 2007 e 12 de *Piabina argentea* Reinhardt, 1867 e três nectobentônicas, sendo 14 espécimes de *Characidium gomesi* Travassos, 1956, 12 de *Characidium schubarti* Travassos, 1955 e 10 de *Characidium zebra* Eigenmann, 1909 (ANEXO).

Após dissecados e registrados o grau de repleção estomacal, os estômagos com alimento foram retirados, pesados (mg) e conservados em álcool 70% para análises posteriores. Os itens alimentares foram identificados em estereomicroscópio, ao menor nível taxonômico possível, utilizando bibliografia especializada (MUGNAI *et al.*, 2010; TRIPLEHORN e JONNISON, 2011).

O conteúdo estomacal foi quantificado de acordo com o Grau de Preferência Alimentar (GPA) proposto por Braga (1999). O GPA quantifica a importância dos itens encontrados na dieta. Quando apenas um item é encontrado no estômago é atribuída a classificação 4. As classificações 3, 2 e 1 são adotadas de acordo com a predominância de cada item. O GPA é calculado somando-se os valores atribuídos a cada item e dividindo pelo número de estômagos analisados. Posteriormente, os itens

são classificados como preferência absoluta (GPA = 4), alto grau de preferência ($3 \leq \text{GPA} < 4$), preferencial, mas com ingestão de outros ($2 \leq \text{GPA} < 3$), secundário ($1 \leq \text{GPA} < 2$) e ocasional ($0 < \text{GPA} < 1$) (BRAGA, 1999).

2.3. Análise de dados

Os dados de amplitude e sobreposição de nicho foram calculados no pacote “spaa”, versão 0.2.2 (ZHANG, 2016) no ambiente R versão 4.0.3. Para a amplitude de nicho (B') foi utilizado o Índice de Levins (LEVINS, 1968), eq.(1). Para a sobreposição de nicho (θ) foi utilizado o Índice de Pianka (PIANKA, 1973), eq.(2), sendo 0 o valor que representa segregação total da dieta e 1 representa total sobreposição alimentar.

$$B' = \left(\sum_{i=1}^n P_i^2 \right)^{-1} \quad (1)$$

$$\theta_{jk} = \left(\sum_{i=1}^n P_{ij} \cdot P_{ik} \right) / \left(\sum_{i=1}^n P_{ij}^2 \cdot \sum_{i=1}^n P_{ik}^2 \right)^{1/2} \quad (2)$$

Em ambas as fórmulas acima, P_i é a contribuição proporcional de alimento i consumido; θ_{jk} é a sobreposição de nicho entre as espécies j e k ; P_{ij} é a proporção do item alimentar i consumido pela espécie j ; P_{ik} é a porcentagem dos itens alimentares de i usados pela espécie k , e n é o número total de itens encontrados.

A diversidade beta da dieta das espécies foi calculada utilizando o pacote “betapart”, versão 1.5.2 (BASELGA e ORME, 2012) no ambiente R versão 4.0.3. Todas as análises de diversidade beta, sendo elas a diversidade beta total (β_{SOR}) e seus componentes (substituição, β_{SIM} e aninhamento, β_{SNE}) foram calculadas de acordo com os Índices propostos por Baselga (2010).

O Índice de dissimilaridade de Sorensen (presença e ausência) foi utilizado como base para o cálculo dos Índices da diversidade beta total (β_{SOR}), eq.(3), e seus componentes de dissimilaridade, a substituição (β_{SIM}), eq.(4), e o aninhamento (β_{NES}), eq.(5), sendo o valor de “1” considerado similaridade total e o valor de “zero” como ausência de similaridade, de acordo com Baselga (2010):

$$\beta_{\text{SOR}} = \frac{b+c}{2a+b+c} \quad (3)$$

$$\beta_{\text{SIM}} = \frac{\min(b,c)}{a+\min(b,c)} \quad (4)$$

$$\beta_{\text{NES}} = \beta_{\text{SOR}} - \beta_{\text{SIM}} \quad (5)$$

Onde a é o número de itens comuns, encontrados no conteúdo estomacal, de ambos os grupos tróficos (nectônicos e nectobentônicos); b é o número de itens que foram consumidos apenas por espécies nectônicas; e c é o número de itens que foram consumidos apenas por espécies nectobentônicas.

3. RESULTADOS

Foram analisados 78 espécimes de peixes da Ordem Characiformes (CALIFORNIA ACADEMY OF SCIENCES). Os 42 espécimes nectônicos pertencem à Família Characidae e Subfamília Tetragonopterinae. Os 36 espécimes nectobentônicos pertencem a Família Crenuchidae. Assim, cada grupo foi composto por espécies morfológicamente semelhantes, com capacidade de utilização do mesmo tipo de hábitat, e, portanto, os dados observados referentes ao conteúdo estomacal demonstram grande semelhança nos recursos consumidos.

Pela análise do conteúdo estomacal de todos os espécimes da ictiofauna estudada foram identificados 29 itens. Considerando apenas as espécies nectônicas foram encontrados 25 itens nos estômagos analisados enquanto para as espécies nectobentônicas foram 16 itens registrados (Tabela 1). Quanto à análise da origem dos itens, os alóctones (e.g. principalmente formas adultas de insetos) foram mais consumidos pelo grupo nectônico. Foram registrados apenas dois itens de origem alóctone (coleóptera adulto e pupa de Lepidoptera) consumidos por uma única espécie nectobentônica, *Characidium zebra*. Considerando os itens autóctones as formas imaturas de insetos, principalmente ninfa de Ephemeroptera e larva de Diptera, destacaram-se como predominantes na dieta (Tabela 1).

De acordo com o Grau de Preferência Alimentar (GPA) ninfa de Ephemeroptera foi classificado como “preferencial, mas com ingestão de outros” na dieta de *Characidium gomesi* e “secundário” na dieta das outras cinco espécies de peixes. Os itens ninfa de Ephemeroptera, larva de Trichoptera, larva de Diptera, fragmentos de insetos e detritos foram consumidos por toda a ictiofauna analisada (Tabela 1).

Material vegetal não identificado foi consumido exclusivamente pelas nectônicas e, classificado pelo GPA, como item “secundário”. Algas foram consumidas apenas pelas espécies nectobentônicas, com classificação “ocasional” (Tabela 1).

Tabela 1- Relação de itens consumidos pelas espécies analisadas nos riachos de cabeceira da bacia do Alto Paranapanema, a origem destes itens (autóctone¹, alóctone² ou indeterminado³) e os valores do Grau de Preferência Alimentar (GPA). Em negrito os valores classificados como secundário* e preferencial**. Pspa=*Psalidodon paranae*, Psbo=*Psalidodon bockmanni*, Piar=*Piabina argentea*, Chgo=*Characidium gomesi*, Chsc=*Characidium schubarti*, Chze=*Characidium zebra*.

Item consumido	Nectônicas			Nectobentônicas		
	Pspa	Psbo	Piar	Chgo	Chsc	Chze
Crustacea <i>Daphnia</i> sp. ¹	0,13	0,07				0,10
Acari Hidracnido ¹		0,07	0,08	0,14	0,08	0,50
Aracnídeo (adulto) ²		0,13				
Ephemeroptera (ninfia) ¹	1,93*	1,73*	1,33*	3,33**	2,50*	2,00*
Odonata (ninfia) ¹	0,67	0,07	0,08			0,30
Orthoptera (ninfia) ¹		0,07				
Dermaptera (adulto) ²	0,20					
Plecoptera (ninfia) ¹		0,27			0,75	
Hemiptera (adulto) ²	0,20	0,07	0,17			
Thysanoptera (ninfia) ¹		0,07				
Thysanoptera (adulto) ²		0,07				
Coleoptera (larva) ¹			0,25	0,07	0,17	0,50
Coleoptera (pupa) ¹			0,17			
Coleoptera (adulto) ²	0,40	0,20	0,08			0,10
Neuroptera (larva) ¹		0,07				
Hymenoptera (adulto) ²	0,40	0,80	0,58			
Trichoptera (larva) ¹	0,47	0,80	0,75	1,43*	0,83	0,90
Trichoptera (adulto) ²		1,00*	0,25			
Lepidoptera (larva) ²		0,20	0,17			
Lepidoptera (pupa) ²						0,10
Diptera (larva) ¹	1,00*	1,20*	0,83	1,57*	1,33*	1,80*
Diptera (pupa) ¹	0,40	0,33	0,42	0,14		
Diptera (adulto) ²		0,13				
Fragmentos de insetos ³	0,07	0,87	0,92	0,43	1,08*	0,40
Nematoda ¹					0,17	0,10
Escamas ¹						0,20
Material vegetal ³	1,53*	1,67*	1,83*			
Alga ¹				0,07	0,42	0,50
Detritos ¹	0,13	0,27	0,67	0,14	0,33	0,50

Fonte: Elaborada pela autora.

A amplitude de nicho (B') foi alta, principalmente, para as espécies nectônicas *Psalidodon bockmanni* e *Piabina argentea*. A espécie nectobentônica *Characidium zebra* foi a que apresentou maior amplitude de nicho para este grupo (Tabela 2). Na média para cada grupo trófico a maior amplitude de nicho foi para as espécies nectônicas ($8,41 \pm 1,47$) do que para as nectobentônicas ($5,21 \pm 1,73$).

Tabela 2- Amplitude de nicho (B') (Índice de Levins, 1968), das espécies nectônicas e nectobentônicas da bacia do Alto Paranapanema.

Nectônicas			Nectobentônicas		
<i>Psalidodon paranae</i>	<i>Psalidodon bockmanni</i>	<i>Piabina argentea</i>	<i>Characidium gomesi</i>	<i>Characidium schubarti</i>	<i>Characidium zebra</i>
6,80	9,68	8,76	3,38	5,44	6,82

Fonte: Elaborada pela autora.

Ocorreu maior sobreposição de nicho (θ) entre espécies que compõem o mesmo grupo em função do uso de recursos (hábitat e trófico). As três espécies nectobentônicas pertencem ao mesmo gênero e a sobreposição entre elas foi ainda maior do que entre as nectônicas que pertencem a dois gêneros distintos (Figura 1). A média da sobreposição de nicho das espécies nectobentônicas ($0,91 \pm 0,04$) foi mais elevada do que das nectônicas ($0,89 \pm 0,01$).

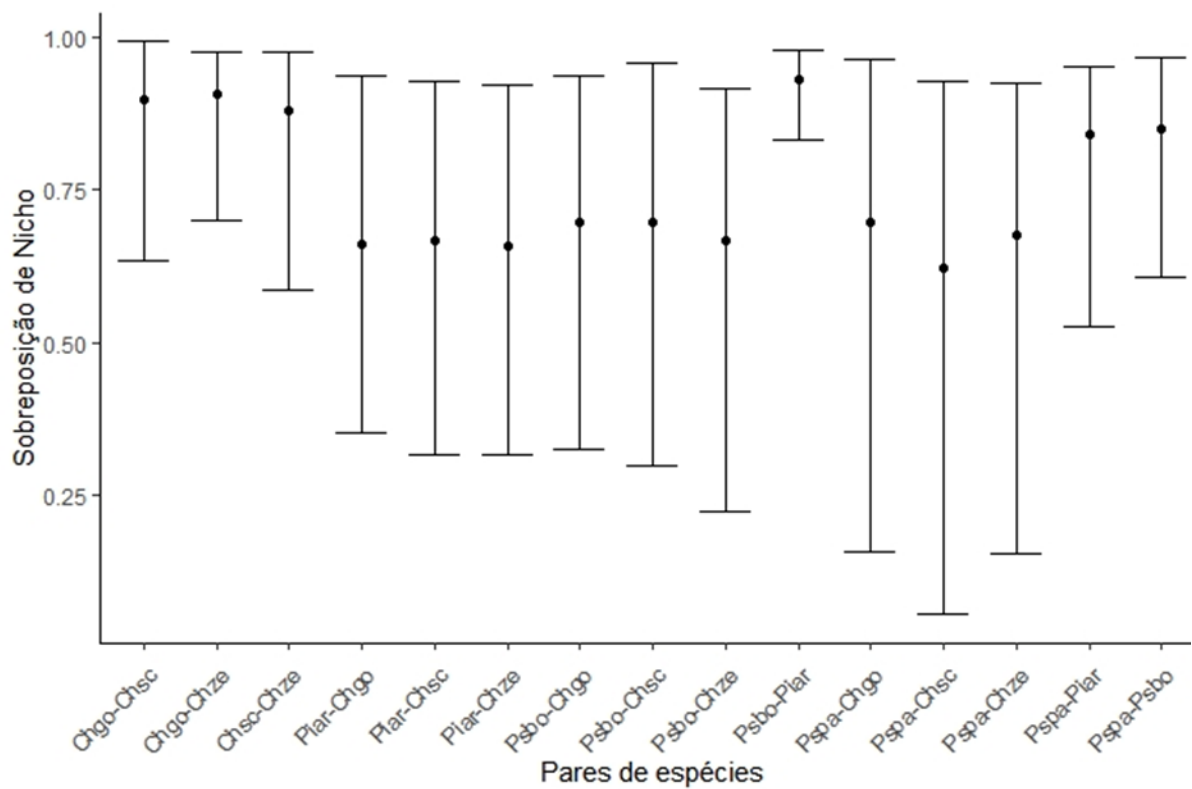


Figura 1. Média e Intervalo de Confiança da sobreposição de nicho (θ) das espécies de riacho do Alto Paranapanema. Psps=*Psalidodon paranae*, Psbo=*Psalidodon bockmanni*, Piar=*Piabina argentea*, Chgo=*Characidium gomesi*, Chsc=*Characidium schubarti*, Chze=*Characidium zebra*.
Fonte: Elaborada pela autora.

A diversidade beta total para os itens consumidos pelas espécies nectônicas e nectobentônicas mostrou um alto valor de variação na composição ($\beta_{\text{SOR}} = 0,9596$). A substituição de itens consumidos nos diferentes usos do habitat foi elevada ($\beta_{\text{SIM}} = 0,9268$), enquanto o componente de aninhamento apresentou um valor baixo ($\beta_{\text{SNE}} = 0,0328$) de itens que deixaram de ser substituídos.

4. DISCUSSÃO

Riachos são substancialmente influenciados pelo ecossistema terrestre às suas margens e registram um vasto aporte de matéria orgânica que entra no sistema por meio da cadeia trófica dos organismos aquáticos (VANNOTE *et al.*, 1980; HENRY *et al.*, 1994; CASATTI *et al.*, 2003; BARRETO *et al.*, 2006; BRAGA e GOMIERO, 2009; SENSOLO *et al.*, 2012; TERESA e CASATTI, 2012; ZENI e CASATTI, 2014).

Os recursos alimentares riachos constituem-se predominantemente por invertebrados, dos quais os insetos aquáticos (formas imaturas) são o grupo mais importante (MOTTA e UIEDA, 2004; BARRETO e ARANHA, 2006; CETRA *et al.*, 2011; BONATO *et al.*, 2012; SOUZA *et al.*, 2015; MANOEL e UIEDA, 2018; GONÇALVES *et al.*, 2018).

A forte interação entre o ambiente aquático e o terrestre descrita na literatura foi igualmente observada por meio das análises de conteúdo estomacal de algumas espécies amostradas nos riachos de cabeceira da bacia do Alto Paranapanema. As formas imaturas de insetos obtiveram grande representatividade, e.g. larvas de Diptera, ninfas de Ephemeroptera e larvas de Trichoptera, na alimentação de peixes nectônicos e nectobentônicos.

Pela análise do conteúdo estomacal encontramos maior variedade de itens consumidos pelos characídeos (e.g. *Psalidodon bockmanni*, *Psalidodon paranae* e *Piabina argentea*), espécies nectônicas que se encontram principalmente no primeiro estrato d'água, próximo à superfície. Os dados da amplitude de nicho destas espécies demonstram que houve um grande consumo de diferentes itens, especialmente, por *P. bockmanni* e *P. argentea*.

O primeiro estrato da coluna d'água recebe maior quantidade de itens alóctones provenientes da vegetação ripária e, conseqüentemente, pode aumentar a oferta de itens para a alimentação das espécies nectônicas. Os characídeos possuem uma morfologia que favorece o forrageio em quase todos os ambientes de riachos, possibilitando o hábito alimentar generalista e oportunista (UIEDA *et al.*, 1997; CASTRO e CASATTI *et al.*, 1997; MISE *et al.*, 2013; NEVES *et al.*, 2015; NEVES *et al.*, 2018; BALDASSO *et al.*, 2019).

Peixes nectônicos frequentemente apresentam atributos que proporcionam grande agilidade natatória na coluna d'água como, por exemplo, o corpo alto e comprimido lateralmente, olhos posicionados lateralmente, nadadeiras peitorais relativamente alongadas e posicionadas lateralmente e nadadeiras dorsais pequenas

(SABINO e CASTRO, 1990; SABINO e ZUANON, 1998). A posição terminal do aparelho bucal facilita a estratégia de forrageio próximo à superfície e na coluna d'água (LABROPOULOU e ELEFThERIOU, 1997; HERDER e FREYHOF, 2006; FERREIRA *et al.*, 2012).

Estes atributos morfológicos permitem o forrageio oportunista e generalista de itens que são carregados pela corrente, como larvas e ninfas de insetos, artrópodes adultos e material vegetal (CASATTI e CASTRO, 2006) e, possivelmente, contribuíram para que as espécies nectônicas apresentassem maior variabilidade de itens consumidos e menor sobreposição de nicho em comparação com as espécies nectobentônicas.

As espécies nectobentônicas deste estudo pertencem ao gênero *Characidium* (Crenuchidae) e, portanto, são espécies com estreita relação filogenética, com capacidade de explorarem recursos semelhantes no ambiente em que se encontram, o que contribuiu para a elevada sobreposição de nicho. Comparando às espécies nectônicas nas quais foram registrados 25 itens, a amplitude de nicho dos crenuquídeos foi menor, tendo sido identificados apenas 16 itens, a maioria de origem autóctone.

Os *Characidium* spp. possuem o corpo fusiforme com nadadeiras pares bem desenvolvidas, orientadas ventralmente que fornecem maior equilíbrio e ancoragem ao fundo do riacho, mesmo em áreas de forte correnteza (BUCKUP *et al.*, 2000; CASATTI *et al.*, 2001). O aparato bucal subterminal de espécies nectobentônicas favorece o consumo de itens autóctones, como formas imaturas de insetos, algas e sedimento (BALDASSO *et al.*, 2019), como observado no presente estudo, com consumo quase exclusivo de itens autóctones pelas espécies analisadas. A morfologia dos *Characidium* spp. permite a utilização da tática de captura “sit-and-wait” (SAZIMA, 1986). As espécies frequentemente ocupam os estratos mais ao fundo e de substrato rochoso, e assim frequentemente se alimentam dos itens mais abundantes em riachos tropicais, larvas e ninfas de insetos, especialmente Diptera, Ephemeroptera e Trichoptera (SABINO e CASTRO, 1990; CASATTI e CASTRO, 2006; GONÇALVES e CESTARI, 2013; GONÇALVES *et al.*, 2018).

A exploração de diferentes micro-habitat retrata uma exposição a condições heterogêneas de disponibilidade de recursos, das quais são por sua vez, proporcionadas por condições morfológicas distintas. Evolutivamente a morfologia e a ecologia apresentam respostas adaptativas que demonstram a capacidade das

espécies em ocupar um determinado habitat ou micro-habitat (WINEMILLER, 1991; POUILLY *et al.*, 2003; TEIXEIRA e BENNEMANN, 2007; PAGOTTO *et al.*, 2011). De acordo com a hipótese ecomorfológica, a morfologia e a ecologia conferem atributos que revelam as adaptações aos mais diversos ambientes (GATZ, 1979; WATSON e BALON, 1984). A alimentação e a estratégia de captura de recursos são exemplos destas respostas adaptativas ao ambiente (WINEMILLER, 1991).

Em riachos Neotropicais alguns fatores como a abundância dos recursos, os atributos morfológicos e as diferenças no uso do habitat contribuem para que as espécies utilizem os mesmos recursos alimentares que se encontram à disposição em todo ambiente (WINEMILLER *et al.*, 1995; POUILLY *et al.*, 2003; MONTAÑA e WINEMILLER, 2010; OLIVEIRA *et al.*, 2010; MONTAÑA *et al.*, 2014; CARDOSO *et al.*, 2015; DOURADO *et al.*, 2015; ROA-FUENTES *et al.*, 2015).

A segregação em micro-habitat e a segregação alimentar são consideradas importantes fatores que contribuem para a coexistência das espécies e estrutura das comunidades (WINEMILLER e PIANKA, 1990; LEITÃO *et al.*, 2015; SEVERO-NETO *et al.*, 2015; MANNA *et al.*, 2020). As espécies nectobentônicas consumiram alguns itens que não estão abundantemente no primeiro estrato da coluna d'água como é o caso de nematoides, escamas e algas, o que expõe a diferença de disponibilidade na oferta de alimento entre os estratos nectônico e nectobentônico da coluna d'água.

Para coexistirem as espécies precisam divergir quanto ao seu impacto e aos seus requerimentos sobre os recursos disponíveis (LEIBOLD e MCPEEK, 2006). Nos ecossistemas tropicais a combinação de múltiplos fatores possivelmente favorece a coexistência dos animais (VERGNON *et al.*, 2009; NEVES *et al.*, 2021), que pode ser avaliada pela partilha dos recursos alimentares entre as espécies, contribuindo para a compreensão sobre a estrutura da comunidade.

Em riachos Neotropicais a sobreposição de nicho geralmente é elevada, no entanto, a coexistência de espécies próximas (morfologicamente e/ou evolutivamente) pode ser explicada, pelo menos em parte, pela plasticidade trófica (SABINO e CASTRO, 1990; FERREIRA *et al.*, 2012; LEITE *et al.*, 2015; NEVES *et al.*, 2021). A plasticidade trófica permite que o hábito alimentar preferencial sofra mudanças de acordo com alterações no ambiente e no espaço e assim reduzindo a competição interespecífica (ABELHA *et al.*, 2001; FIORI *et al.*, 2016; NEVES *et al.*, 2018; PINI *et al.*, 2019).

De acordo com a Teoria do Forrageio Ótimo os animais escolherão preferencialmente o alimento com maior valor energético pelo menor esforço (quando estes ocorrem em abundância), para que desta forma a relação custo/benefício seja balanceada (STEPHENS e KREBS, 1986). Sendo assim, quando os recursos alimentares ocorrem de forma abundante, a variabilidade de itens consumidos (amplitude de nicho) pode diminuir e a sobreposição de nicho apresenta-se elevada sem que ocorra competição, como já foi registrado para muitos riachos Neotropicais (UIEDA *et al.*, 1997; CASATTI *et al.*, 2003; MOTTA e UIEDA, 2004; MORAES *et al.*, 2013; PINI *et al.*, 2019).

Em situações nos quais os recursos alimentares são escassos as espécies passam a consumir itens que não estariam na sua dieta em um ambiente com abundância de recursos (MAC-ARTHUR e PIANKA, 1966; SCHOENER, 1971; PRADO *et al.*, 2016). Geralmente neste caso ocorre ingestão de alimentos com menor valor nutricional e conseqüentemente altera o “*fitness*” de uma população (FIORI *et al.*, 2016).

A mata ciliar tem um grande impacto na estrutura e na composição da ictiofauna (VILLÉGER *et al.*, 2010; CRUZ *et al.*, 2013), e pode afetar as interações tróficas entre as espécies (CHAN *et al.*, 2008; ZENI e CASATTI, 2014; FERREIRA *et al.*, 2015; LEITE *et al.*, 2015; RIBEIRO *et al.*, 2016). Estudos sobre a biota de riachos e seu monitoramento são essenciais, pois os efeitos antrópicos continuamente reduzem a vegetação ciliar e sucessivamente introduzem agroquímicos e outros agentes degradadores nos ambientes de riacho (TERESA e CASATTI; 2010; 2012; LEAL *et al.*, 2013).

Em diversos estudos foram observadas alterações na dieta de peixes como consequência de ações antrópicas que degradam o ambiente e alteram a vegetação ripária (CASATTI *et al.*, 2003; REZENDE e MAZZONI, 2003; CENEVIVA-BASTOS *et al.*, 2010; FERREIRA *et al.*, 2012). Em riachos que sofreram degradação e diminuição da vegetação ripária as espécies nectônicas são menos impactadas, do que as nectobentônicas, por apresentarem uma vantagem morfológica para explorar quase todos os ambientes do riacho (ZENI e CASATTI, 2014).

Em riachos impactados há maior presença de espécies generalistas e oportunistas, como é o caso da *P. argentea* (KINTOPP e ABILHOA, 2009; CASATTI *et al.*, 2012; CRUZ *et al.*, 2013; SILVA-CAMACHO *et al.*, 2014; LEITE *et al.*, 2015). Outro exemplo é o gênero *Psalidodon*, que pode ser encontrado em diferentes micro-

habitats de riachos como, por exemplo, em águas claras e turvas, em segmentos de remanso e corredeira, em diferentes tipos de substrato (ABILHOA *et al.*, 2011; MISE *et al.*, 2013; SOUZA *et al.*, 2015), sendo capaz de alterar sua dieta dependendo da disponibilidade de recurso (HELLMANN *et al.*, 2013).

Riachos de ambientes degradados tendem a perder seus trechos de corredeira, o fluxo d'água diminui como consequência da ausência da vegetação ripária cuja função também é reter o aporte de sedimento que entra no sistema aquático. As espécies que fazem uso do habitat de fundo (e.g. bentônicas), de substrato rochoso e de trechos de corredeira (e.g. nectobentônicas) são as mais afetadas diante da degradação destes ambientes (RIBEIRO *et al.*, 2016). A heterogeneidade do ambiente aquático de riachos, assim como a preservação de vegetação ripária contribuem para manter a estabilidade da cadeia trófica (HEINO e GRÖNROOS, 2017) e consequentemente a diversidade das assembleias de peixes (PELÁEZ *et al.*, 2017; 2018).

Em riachos que possuem mesohabitats de fundo com alta diversidade de substrato ocorre maior presença de espécies invertívoras e menos espécies carnívoras, sendo assim, a homogeneização destes meios pode afetar principalmente as espécies classificadas como invertívoras como, por exemplo no caso deste estudo, a *Piabina argentea*, *Characidium gomesi*, *Characidium schubarti* e *Characidium zebra* (PERESSIN *et al.*, 2020).

A análise da diversidade beta e seus componentes (sobreposição e aninhamento) pode ser uma importante ferramenta para diagnosticar a conservação de riachos e no manejo ambiental para o desenvolvimento de planos de ação em favor da manutenção da diversidade local e regional (TESHIMA *et al.*, 2016; ZBINDEN e MATTHEWS, 2017). Os dados da diversidade beta da alimentação das espécies analisadas demonstraram que a substituição de itens consumidos foi maior do que o aninhamento (ausência de itens consumidos). Sendo assim, os itens consumidos pelas espécies nectobentônicas não configuram um subconjunto dos itens encontrados para as espécies nectônicas. A diversidade beta estruturou-se pela substituição de alguns itens que ocorrem com maior frequência em um estrato d'água do que no outro.

A exemplo desta heterogeneidade dos riachos de cabeceira observou-se que alguns itens foram consumidos exclusivamente por organismos nectônicos (e.g. a maioria dos insetos adultos e aracnídeo), enquanto outros itens foram consumidos

apenas por nectobentônicos (e.g. algas, escamas, pupa de Lepidoptera). Este instrumento de avaliação da distribuição das espécies contribui para o diagnóstico da composição e da distribuição dos organismos nos diferentes estratos d'água e, desta forma pode gerar dados importantes para ações de preservação destes ambientes.

O ambiente de riacho favoravelmente bem preservado confere estabilidade à comunidade, fato este que pode ser evidenciado por organismos bioindicadores, como por exemplo, Ephemeroptera, Trichoptera e Plecoptera (PEREIRA *et al.*, 2012; SENSOLO *et al.*, 2012; ROMERO *et al.*, 2013; AMARAL *et al.*, 2015; VILENCIA *et al.*, 2018; HUIÑOCANA *et al.*, 2020). A vegetação abundante, de riachos bem preservados, fornece quantidade de matéria orgânica abundante e assim garante o desenvolvimento de toda a comunidade (HENRY *et al.*, 1994; GONÇALVES JR *et al.*, 2006; TERESA e CASATTI, 2012; MORAES *et al.*, 2013). A vegetação ripária pode ser considerada um fator de alto nível de influência na composição e na estruturação trófica das assembleias de riacho para ser utilizado em esforços de monitoramento e preservação.

5. CONCLUSÃO

As análises dos conteúdos estomacais de espécies nectônicas e nectobentônicas de riachos de cabeceira da bacia do Alto Paranapanema confirmaram um padrão generalista com tendência à insetivoria e predomínio de formas imaturas de insetos, semelhante ao descrito na literatura. Os itens de origem alóctone estiveram, quase exclusivamente, presentes na alimentação do grupo de peixes nectônicos.

O estudo comparativo da exploração dos diferentes usos do habitat utilizou como modelo ecológico as abordagens de sobreposição de nicho, amplitude de nicho e variação dos recursos alimentares disponíveis. A amplitude de nicho foi, em média, maior para o grupo das espécies nectônicas como era esperado, provavelmente, em consequência da maior oferta de recursos no estrato d'água explorado por este grupo, refletido pelo predomínio de itens de origem alóctone. A sobreposição de nicho foi alta entre as espécies do mesmo grupo trófico (nectônico e nectobentônico), sendo que para o grupo das espécies nectobentônicas a sobreposição foi mais elevada, possivelmente por causa da similaridade morfológica das três espécies e que forrageiam de maneira semelhante.

Os dados calculados da diversidade beta e seus componentes, substituição e aninhamento, demonstraram que a diversidade beta total é elevada, corroborando com o que é descrito na literatura sobre a variedade de recursos alimentares em riachos de cabeceira. O valor do componente de substituição, maior do que o de aninhamento, foi indicativo de que os itens alimentares consumidos são substituídos entre os grupos, nectônico e nectobentônico, ao explorarem os diferentes extratos da coluna d'água. O baixo valor calculado para o componente de aninhamento indica que apenas poucos itens não são encontrados na alimentação em ambos os extratos.

Considerando a plasticidade trófica, a estratégia de forrageio, a ecomorfologia e os padrões de segregação espacial (muito comuns em riachos de cabeceira), as hipóteses deste estudo confirmaram-se para os grupos de espécies nectônicas e nectobentônicas.

TRABALHO SUBMETIDO



Exploring niche variation from feeding trait of nektonic and nektobenthic headwater fishes

Journal:	<i>Neotropical Ichthyology</i>
Manuscript ID	NI-2021-0169
Manuscript Type:	Original Article
Date Submitted by the Author:	10-Dec-2021
Complete List of Authors:	Neubauer, Ingrid; Universidade Santa Cecilia Cetra, Maurício; Universidade Federal de Sao Carlos, Departamento de Ciências Ambientais Ferreira, Fabio Cop; UNIFESP Souza, Ursulla; Universidade Santa Cecilia
Keywords (English):	Allochthonous, Autochthonous, Nestedness, Trophic Plasticity, Turnover
Palavras-chave or Palabras clave:	Alóctone, Autóctone, Aninhamento, Plasticidade Trófica, Substituição

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABELHA, M. C. F.; AGOSTINHO, A. A.; GOULART, E. Plasticidade trófica em peixes de água doce. **Acta Scientiarum**, v. 23. nº. 2, p. 425-434, 2001.

ABILHOA, V.; RAGA, R. R.; BORNATOWSKI, H.; VITULE, J. R. S. **Fishes of the Atlantic Rain Forest: ecological patterns and conservation**. In Changing Diversity in Changing Environment. Editado por Oscar Grillo e Gianfranco Venora, 2011. 404 p. Book Citation Index- Web of Science, p. 259-282. ISBN 978-953-307-796-3.

ALBOUY, C.; GUILHAUMON, F.; VILLÉGER, S.; MOUCHET, M.; MERCIER, L.; CULIOLI, J. M.; TOMASINI, J. A.; LE LOC'H, F.; MOUILLOT, D. Predicting trophic guild and diet overlap from functional traits: statistics, opportunities and limitations for marine ecology. **Marine Ecology Progress Series**, v. 436, p. 17-28, 2011.

ALMEIDA, R. S. **Estrutura da metacomunidades de peixes em uma microbacia da Mata Atlântica**. 2013. Dissertação (Mestrado em Diversidade Ecológica e Conservação) –Universidade Federal de São Carlos. Centro de Ciências e Tecnológicas para a sustentabilidade, Campus Sorocaba. UFSCAR. Sorocaba, São Paulo, 2013.

AMARAL, P. H. M.; SILVEIRA, L. S.; ROSA, B. F. J. V; OLIVEIRA, V. C.; ALVES, R. G. Influence of habitat and land use on the assemblages of Ephemeroptera, Plecoptera, and Trichoptera in neotropical streams. **Journal of Insect Science**, v. 15, n. 1, p. 1-7, 2015.

AL-SHAMI, S. A.; HEINO, J.; SALMAH, M. R. C.; HASSAN, A. A.; SUHALA, A. H.; MADRUS, M. R. Drivers of beta diversity of macroinvertebrate communities in tropical forest streams. **Freshwater Biology**, v. 58, p. 1126-1137, 2013.

ANDERSON, M. J.; CRIST, T. O.; CHASE, J. M.; VELLEND, M.; INOUE, B. D.; FREESTONE, A. L.; SANDERS, N. J.; CORNELL, H. V.; COMITA, L. S.; DAVIES, K. F.; HARRISON, S. P.; KRAFT, N. J. B.; STEGEN, J.C.; SWENSON, N. G. Navigating the multiple meaning of beta diversity: a roadmap for the practicing ecologist. **Ecology Letters**, v. 14, p. 19-28, 2011.

ARANHA, J. M. R.; GOMES, J. H. C.; FOGAÇA, F. N; O. Feeding of two sympatric species of Characidiium, *C. lanei* and *C. pterostictum* (Characidiinae) in a coastal stream of Atlantic Forest (Southern Brazil). **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 43, n. 5, p. 527-531, 2000.

BALDASSO, M. C.; WOLFF, L. L.; NEVES, M. P.; DELARIVA, R. L. Ecomorphological variations and food supply drive trophic relationships in the fish fauna of a pristine neotropical stream. **Environmental Biology of Fishes**, v. 102, p.783-800, 2019.

BARRELLA, W.; PETRERE JR., M. Fish community alterations due to pollution and damming in Tietê and Paranapanema Rivers (Brazil). **River Research Applications**, v. 19, p. 59-76, 2003.

BARRETO, A. P.; ARANHA, J. M. R. Alimentação de quatro espécies de Characiforme de um riacho da Floresta Atlântica, Guaraqueçaba, Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 23, n. 3, p. 779-788, 2006.

BASELGA, A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 19, p. 134-143, 2010.

BASELGA, A. The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. **Global Ecology and Biogeography**, v. 21, p. 1223-1232, 2012.

BASELGA, A.; ORME, C.D. betapart: an R package for the study of beta diversity. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 3, p. 808-812, 2012.

BASELGA, A.; GÓMEZ-RODRÍGUEZ, C. Diversidad alfa, beta y gamma: ¿cómo medimos diferencias entre comunidades biológicas? **Nova Acta Científica Compostelana (Biología)**, v. 26, p. 39-45, 2019.

BASTOS, R. F.; MIRANDA, S. F.; GARCIA, A. M. Dieta e estratégia de *Characidium rachovii* (Characiformes, Crenuchidae) em riachos de planície costeira do sul do Brasil. **Iheringia, Série Zoológica**, v. 103, n. 4, p. 335-341, 2013.

BEVILACQUA, S.; TERLIZZI, A. Nestedness and Turnover unveil inverse spatial patterns of compositional and functional β -diversity at varying depth in marine benthos. **Diversity and Distributions**, v. 26, p. 743-757, 2019.

BONATO, K. O.; DELARIVA, R. L.; SILVA, C. J. Diet and trophic guilds of fish assemblage in two streams with different anthropic impacts in the northwest of Paraná. **Zoologia**, v. 29, n. 1, p. 27-38, 2012.

BRAGA, F. M. O grau de preferência alimentar: um método qualitativo e quantitativo para o estudo do conteúdo estomacal de peixes. **Acta Scientiarum**, v. 21, p. 291-295, 1999.

BRAGA, F. M. de S.; GOMIERO, L. M. Alimentação de peixes na microbacia do Ribeirão Grand, Serra da Mantiqueira oriental, SP. **Biota Neotropica**, v. 9, n. 3, p. 207-212, 2009.

BRAZIL-SOUSA, C.; MARQUES, R. M.; ALBRECHT, M. P. Segregação alimentar entre duas espécies de Heptapteridae no Rio Macaé, RJ. **Biota Neotropica**, v. 9, n. 3, p. 31-37, 2009.

BUCKUP, P.A.; ZAMPROGNO, C.; VIEIRA, F.; TEIXEIRA, R. L. Waterfall climbing in *Characidium* (Crenuchidae: Characidiinae) from Eastern Brazil. **Ichthyology Exploration of Freshwaters**, v.11, n. 3, p. 273-278, 2000.

CALIFORNIA ACADEMY OF SCIENCES – Institute for Biodiversity Science and Sustainability. Eschmeyer's Catalog of Fishes.

<https://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>
AS - Eschmeyer's Catalog of Fishes: ([calacademy.org](https://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp)). Acesso em 22, maio, 2021.

CARDOSO, D. C.; SOUZA, F. K. S.; FREITAS, C. E. C. A ecomorfologia como ferramenta em estudos que abordam a alimentação e o uso de habitats por assembleias de peixes. **Scientia Amazonia**, v. 4, n. 2, p. 85-91, 2015.

CASTRO, R. M. C.; CASATTI, L. The fish fauna from a small forest stream of the Upper Paraná River Basin, southeastern Brazil. **Ichthyological Exploitation of Freshwaters**, v.7, p. 337-352, 1997.

CASTRO, R. M. C. Evolução da ictiofauna de riachos Sul-Americanos: padrões gerais e possíveis processos casuais. In Ecologia de peixes de riacho: estado atual e perspectivas (CARAMACHI, E.P.; MAZZONI, R. e PERES-NETO, P. R.). **Série Oecologia Brasiliensis**, v. 6, p. 139-155, 1999.

CASTRO, R. M. C.; CASATTI, L.; SANTOS, H. F.; FERREIRA, K. M.; RIBEIRO, A. C.; BENINE R. C.; DARDIS, G. Z. P.; MELO, A. L. A.; STOPIGLIA, R.; ABREU, T. X.; BOCKMANN, F. A.; CARVALHO, M.; GIBRAN, F. Z.; LIMA, F. C. T. Estrutura e composição da ictiofauna de riachos do rio Paranapanema, sudeste e sul do Brasil. **Biota Neotropica**, v. 3, n. 1, p. 1-31, 2003.

CASATTI, L.; LANGEANI, F.; CASTRO, M. C. C. Peixes de riacho do Parque Estadual Morro do Diabo, Bacia do Alto Rio Paranapanema, Paraná, SP. **Biota Neotropica**, v. 1, n.1, p. 1-15, 2001.

CASATTI, L.; MENDES, H. F.; FERREIRA, K. M. Aquatic macrophytes as feeding site for small fishes in the Rosana reservoir, Paranapanema river, Southeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 63, n. 2, p. 213-222, 2003.

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**, v. 4, n. 2, p. 203:214, 2006.

CENEVIVA-BASTOS, M.; CASATTI, L.; ROSSA-FERES, D. C. Meso and microhabitat analysis and feeding habitats of small nektonic characins (Teleostei: Characiforms) in Neotropical streams. **Sociedade Brasileira de Zoologia**, v. 27, n. 2, p. 191-200, 2010.

CETEC – Centro Tecnológico da Fundação Paulista de Tecnologia e Educação. Situação dos recursos hídricos do Alto Paranapanema UGRHI 14 – Minuta Preliminar do Relatório Técnico Final. P. 317, 1999. Disponível em: <http://www.sigrh.sp.gov.br/cbhalpa/apresentacao>. Acesso em: 25, set. 2019.

CETRA, M.; RONDINELI, G. R.; SOUZA, U. P. Compartilhamento de recursos por duas espécies de peixes nectobentônicas de riachos na bacia do rio Cachoeira (BA). **Biota Neotropica**, v. 11, n. 2, p. 1-10, 2011.

CETRA, M.; MATTOX, G. M. T.; FERREIRA, F. C.; GUINATO, R. B.; SILVA, F. V.; PEDROSA, M. Headwater stream fish fauna from the Upper Paranapanema River Basin. **Biota Neotropica**, v. 16, n. 3, p. 1-6, 2016.

CHAN, E.K.W.; ZHANG, Y.; DUDGEON, D. Arthropod “rain” into tropical streams: the importance of intact riparian forest and influences on fish diets. **Marine and Freshwater Research**, v. 59, n. 8, p. 653-660, 2008.

CRUZ, B. B.; TESHIMA, F. A.; CETRA, M. Trophic organization and fish assemblage structure as disturbance indicators in headwater streams of lower Sorocaba River basin, São Paulo, Brazil. **Neotropica Ichthyology**, v. 11, n. 1, p. 171-178, 2013.

CUNHA, E. R.; WINEMILLER, K. O.; SILVA, J. C. B da; LOPES, T. M.; GOMES, L. C.; THOMAZ, S. M.; AGOSTINHO, A. A. α and β diversity of fishes in relation to a gradient of habitat structural complexity supports the role of environmental filtering in community assembly. **Aquatic Sciences**, v. 81, n. 38, p. 1-12, 2019.

DOURADO, E. C. S.; NUNES, J. L. S.; PIORSKI, N. M. Ecomorphology and diet of two species of *Acestrorhynchus* from Brazilian Northeast. **Cybium**, v. 39, n. 1, p. 11-19, 2015.

FERREIRA, A; PAULA, F. R.; FERRAZ, S. F. B.; GEHARD, P.; KASHIWAQUI, E. A. L.; CYRINO, J. E. P.; MARTINELLI, L. A. Riparian coverage affects diets of characids in neotropical streams. **Ecology of Freshwater Fish**, V. 21, P. 12–22, 2012.

FERREIRA, C. P.; CASATTI, L.; ZENI, J. O.; CENEVIVA-BASTOS, M. Edge-mediated effects of forest fragments on the trophic structure of stream fish. **Hidrobiologia**, v. 762, p. 15-28, 2015.

FERREIRA, W. R.; HEPP, L. U.; LIGEIRO, R.; MACEDO, D. R.; HUGHES, R. M.; KAUFMANN, P. R.; CALLISTO, M. Partitioning taxonomic diversity of aquatic assemblages and functional feeding groups in neotropical savanna headwater streams. **Ecological Indicators**, v. 72, p. 365-373, 2017.

FIORI, L. F.; ALVES, G. H. Z.; HAHN, N. S.; BENEDITO, E. Influence of feeding plasticity on the fitness of small Neotropical characids. **Iheringia Série Zoologia**, v. 106, p. 1-6, 2016.

FISHBASE- Froese, R. and D. Pauly. Editors. 2021. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version (02/2021).

FREITAS, T. M. S.; MONTAG, L. F. A.; BARTHEM, R. B. Distribution, feeding and Ecomorphology of four species of Auchenipteridae (Teleostei: Siluriformes) in Eastern Amazonia, Brazil. **Iheringia, Série Zoologia**, v. 107, p. 1-6, 2017.

FRISSELL, C. A.; LISS, W. J.; WARREN, C. E.; HURLEY, M. D. Ahierarchical framework for stream habitat classification: viewing streams in a watershed context. **Environmental Management**, v. 10, p. 199-214, 1986.

GARCIA, T. D.; QUIRINO, B. A.; PESSOA, L. A.; CARDOZO, A. L. P.; GOULARTE, E. Differences in ecomorphology and trophic niche segregation of two sympatric heptapterids (Teleostei: Siluriformes). **Acta Scientiarum**, v. 42, n. 1, p. 1-12, 2020.

GATZ, A. J.Jr. Community Organization in Fishes as Indicated by Morphology Features. **Ecological Society of America**, v. 60, n. 4, p. 711-718, 1979.

GIANUCA, A. T.; DCLERCK, S. A. J.; LEMMENS, P.; MEESTER, L. D. Effects of dispersal and environmental heterogeneity on the replacement and nestedness components of B-diversity. **Ecology**, v. 98, n. 2, p. 525-533, 2017.

GOMIERO, L. M.; BRAGA, F. M. de S. Feeding habits of the ichthyofauna in a protected area in the state of São Paulo, southeastern Brazil. **Biota Neotropica**, v. 8, n. 1, p. 41-47, 2008.

GONÇALVES, C. S.; CESTARI, C. The use of an Atlantic Forest stream by the catfish *Scleromystax barbatus* (Quoy & Gaimard, 1824). **Neotropical Biology and Conservation**, v. 8, n. 3, p. 115-120, 2013.

GONÇALVES, C. S.; BRAGA, F. M. de S.; CASATTI, L. Trophic structure of coastal freshwater stream fishes from an Atlantic rainforest: evidence of the importance of protected and forest-covered areas to fish diet. **Environmental Biology of Fishes**, v. 101, p. 933-948, 2018.

GONÇALVES JR, J. F.; FRANÇA, J. S.; CALLISTO, M. Dynamics of allochthonous organic matter in a tropical Brazilian headstream. **Brazilian Archives of Biology and Technology – An International Journal**, v. 49, n. 6, p. 967-973, 2006.

HEINO, J.; GRÖNROOS, M.; ILMONEN, J.; KARHU, T.; NIVA, M.; PAASIVIRTA, L. Environmental heterogeneity and β diversity from stream macroinvertebrate communities at intermediate spatial scales. **Freshwater Science**, v.32, n. 1, p. 142-154, 2013.

HEINO, J.; MELO, A. S.; BINI, L. M.; ALTERMATT, F.; AL-SHAMI, S. A.; ANGELER, D. G.; BONADA, N.; BRAND, C.; CALLISTO, M.; COTTENIE, K.; DANGLES, O.; DUDGEON, D.; ENCALADA, A.; GÖETHE, E.; GRÖNROOS, M.; HAMADA, N.; JACOBSEN, D.; LANDEIRO, V. L.; LIGEIRO, R.; MARTINS, R. T.; MISERENDINO, M. L.; RAWI, C. S. M.; RODRIGUES, M. E.; ROQUE, F. de O.; SANDIN, L.; SCHEMERA, D.; SGARBI, L. F.; SIMAIKA, J. P.; SIQUEIRA, T.; THOMPSON, R. M.; TOWNSEND, C. R. A comparative analysis reveals weak relationships between ecological factors and beta diversity of stream insect metacommunities at two spatial levels. **Ecology and Evolution**, v. 5, n. 6, p. 1235-1248, 2015.

HEINO, J.; GRÖNROOS, M. Exploring species and site contributions to the beta diversity in stream insect assemblages. **Oecologia**, v. 183, n., p. 151-160, 2017.

HELLMANN, C.; WISSEL, B.; WINKELMANN, C. Omnivores as seasonally important predators in a stream food web. **Freshwater Science**, v. 32, n. 2, p. 548-562, 2015.

HENRY, R.; UIEDA, V. S.; AFONSO, A. A. de O.; KIKUCHI, R. M. Input of allochthonous matter and structure of fauna in a Brazilian headstream. **Verhandlungen- International Vereinigung für theoretisch und angewandte Limnologie**, v. 25, p. 1866 -1870, 1994.

HERDER, F.; FREYHOF, J. Resource partitioning in a tropical stream fish assemblage. **Journal of Fish Biology**, v. 69, n. 2, p. 571-589, 2006.

HUIÑOCANA, J. C. S.; ALBERTONI, E. F.; PICOLOTTO, R. C.; MILESI, S. V.; HEPP, L. U. Nestedness of insect assemblages in agriculture-impacted Atlantic forest streams. **Annales de Limnologie – International Journal of Limnology**, v. 56, n. 3, p. 1-9, 2020.

JACCARD, P. The distribution of flora in the alpine zone. **New Phytologist**, v. 11, p. 37-50, 1912.

JURASINSKI, G.; RETZER, V.; BEIERKUNLEIN, C. Inventory, differentiation, and proportional diversity: a consistent terminology for quantifying species diversity. **Oecologia**, v. 159, p.15-26, 2009.

KINTOPP, I.; ABILHOA, V. Feeding ecology of *Piabina argentea* Reinhardt, 1867 (Teleostei, Characidae) in the Almas River, São Paulo, Brazil. **Estudos de Biologia**, v. 31, n. 73/75, p. 117-122. 2009.

LABROPOULOU, M.; ELEFThERIOU, A. The foraging ecology of two pairs of congeneric demersal fish species: importance of morphological characteristics in prey selection. **Journal of Fish Biology**, v.50, n. 2, p. 324-340, 1997.

LEAL, C. G.; CÂMARA, I. G. (eds). **The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats and outlook**. Island Press, Washington DC, 2003. p. 473. ISBN 1-55963-988-1.

LEAL, C. G.; JUNQUEIRA, N. T. POMPEU, P. S. Morphology and habitat use by fishes of the Rio das Velhas basin in southeastern Brazil. **Environmental Biology of Fishes**, v. 90, p. 143-157, 2011.

LEAL, C. G.; JUNQUEIRA, N. T.; SANTOS, H. A.; POMPEU, P. S.; Variações ecomorfológicas e de uso de habitat em *Piabina argentea* (Characiformes, Characidae) da bacia do rio das Velhas, Minas Gerais, Brasil. **Iheringia, Série Zoologia, Porto Alegre**, v. 103, n. 3, p. 222-231, 2013.

LEIBOLD, M. A.; MCPEEK, M. A. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. **Ecology**, v. 87, n. 6, p. 1399-1410, 2006.

LEITÃO, R. P.; SÁNCHEZ-BOTERO, J. I.; KASPER, D.; TRIVÉRIO-CARDOSO, V.; ARAÚJO, C. M.; ZUANON, J.; CARAMASCHI, E. P. Microhabitat segregation and ecomorphological dissimilarity between two closely phylogenetically related grazer fishes in an Atlantic Forest stream, Brazil. **Environmental Biology of Fishes**, v. 98, p. 1-11, 2015.

LEITE, G. F. M.; SILVA, F.T. C.; GOLÇALVES, J. F. J.; SALLES, P. Effects of conservation status of the riparian vegetation on fish assemblage structure in neotropical headwater streams. **Hydrobiologia**, v. 762. p. 223-238. 2015.

LEVINS, R. **Evolution in Changing Environments: Some Theoretical Explorations**. New York: Princeton University Press, 1968. 132 p. ISBN 987-06-9108-06-28.

LI, F.; TONKIN, J. D.; HAASE, P. Local contribution to beta diversity is negatively linked with community-wide dispersal capacity in stream invertebrate communities. **Ecological Indicators**, v. 108, n. 1, p. 1-9, 2020.

LUIZ, E. A.; AGOSTINHO, A. N.; GOMES, L. C.; HAHN, N. S. Ecologia trófica de peixes em dois riachos da bacia do rio Paraná. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 58, n. 2, p. 273-285, 1998.

MAC-ARTHUR, R. H.; PIANKA, E.R. On optimal use of a patchy environment. **The American Naturalist**, v. 100, n. 916, p. 603-609. 1966.

MANOEL, P. S.; UIEDA, V.S. Effect of the riparian vegetation removal on the trophic network of Neotropical stream fish assemblages. **Ambiente & Água – An Interdisciplinary Journal of Applied Science**, v. 13, n. 1, p. 1-11, 2018.

MANNA, L. R.; MIRANDA, J. C.; REZENDE, C. F.; MAZZONI, R. Feeding strategy and morphology as indicators of habitat use and coexistence of two loricariid fishes from a Brazilian coastal stream. **Biota Neotropica**, v. 20, n.1, p. 1-12, 2020.

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, Série Zoológica**, v.100, n. 2, p.162-168, 2010.

MAZZONI, R.; MARQUES, P. S.; REZENDE, C. F.; IGLESIAS-RIOS, R. Niche enlargement as a consequence of co-existence: a case study. **Brazilian Journal of Biology**, v. 72, n. 2, p. 267-274, 2012.

MIZZE, F. T.; FUGI, R.; PAGOTTO, J. P. A.; GOULART, E. The existence of endemic species of *Astyanax* (Teleostei: Characidae) is propitiated by ecomorphological and trophic variations. **Biota Neotropica**, v.13, n. 3, p. 21-28, 2013.

MONTAÑA, C. G.; WINEMILLER, K. O. Local-scale habitat influences morphological diversity of species assemblage of cichlid fishes in a tropical floodplain river. **Ecology of Freshwater Fish**, v. 19, p. 216-227, 2010.

MONTAÑA, C. G.; WINEMILLER, K. O.; SUTTON, A. Intercontinental comparison of fish Ecomorphology: null model tests of community assembly at the patch scale in rivers. **Ecological Monographs**, v. 84, n. 1, p. 91-107. 2014.

MORAES, M.; REZENDE, C. F.; MAZZONI, R. Feeding ecology of stream-dwelling Characidae (Osteichthyes: Characiformes) from the upper Tocantins River, Brazil. **Sociedade Brasileira de Zoologia**, v. 30, n. 6, p. 645-651, 2013.

MOTTA, R. L.; UIEDA, V. S. Dieta de duas espécies de peixes do Ribeirão do Atalho, Itatinga, SP. **Revista Brasileira de Zoociências**, v. 6, n. 2, p.191-205, 2004.

MOTTA, R. L.; UIEDA, V. S. Diet and trophic groups of an aquatic insect community in a tropical stream. **Brazilian Journal of Biology**, v. 64, n. 4, p. 809-817, 2004.

MUGNAI, R.; NESSIMIAN, J. L.; BATISTA, D. F. **Manual de identificação de macroinvertebrados aquáticos do Estado do Rio de Janeiro**. Technical Books, 2010. 176p. ISBN-13: 978-85-6136-81-04.

NEVES, M. P.; DELARIVA, R. L.; WOLFF, L. L. Diet and ecomorphological relationships of an endemic, species-poor fish assemblage in a stream in the Iguaçu National Park. **Neotropical Ichthyology**, v.13, n.1, p. 245-254, 2015.

NEVES, M. P.; SILVA, J. C.; BAUMGARTNER, D.; BAUMGARTNER, G.; DELARIVA, R. L. Is resource partitioning the key? The role of intra-interspecific variation in coexistence among five small endemic fish species (Characidae) in subtropical rivers. **Journal of Fish Biology**, v. 93, p.238-249, 2018.

NEVES, M. P.; KATRINA, P.; DELARIVA, R. L.; JONES, J. I.; FIALHO, C. B. Seasonal feeding plasticity can facilitate coexistence of dominant omnivores in Neotropical streams. **Review in Fish Biology and Fisheries**, v. 31, p. 417-432, 2021.

OLIVEIRA, E. F.; GOULART, E.; BREDÁ, L.; MINTE-VERA, C. V.; PAIVA, L. R. S.; VISMARA, M. R. Ecomorphological patterns of the fish assemblage in a tropical floodplain: effects of trophic, spatial and phylogenetic structures. **Neotropical Ichthyology**, v. 8, n. 3, p. 569-586, 2010.

PAGOTTO, J. P. A.; GOULART, E.; OLIVEIRA, E. F.; YAMAMURA, C. B. Trophic Ecomorphology of Siluriformes (Pisces, Osteichthyes) from a tropical stream. **Brazilian Journal of Biology**, v. 71, n. 2, p. 469-479, 2011.

PELÁEZ, O. E.; AZEVEDO, F. A.; PAVANELLI, C. M. Environmental heterogeneity explains species turnover but not nestedness in fish assemblages of Neotropical basin. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 29, p. 1-12, 2017.

PELÁEZ, O.; PAVANELLI, C. S. Environmental heterogeneity and dispersal limitation explain different aspects of β -diversity in Neotropical fish assemblages. **Freshwater Biology**, v. 64, n. 3, p.1-9, 2018.

PEREIRA, L.; CABETTE, H. S. R.; JUEN, L. Trichoptera as bioindicators of habitat integrity in the Pindaíba river basin, Mato Grosso (Central Brazil). **Annales de Limnologie – International Journal of Limnology**, v. 48, p. 295-302, 2012.

PERESSIN, A.; CASARIM, R.; PRADO, I. G.; CETRA, M. Physical habitat as predictor of fish trophic structure in Brazilian Atlantic rainforest stream. **Neotropical Ichthyology**, v. 18, n. 2, p. 1-18, 2020.

PIANKA, E.R. The structure of lizard communities. **Annual Review of Ecological Systematics**, v. 4, p. 53-74, 1973.

PINI, S. F. R.; ABELHA, M. C. F.; KASHIWAQUI, E. A. L.; DELARIVA, R. L.; MAKRAKIS, S.; MAKRAKIS, M. C. Food resource partitioning among species of *Astyanax* (Characiformes: Characidae) in the Lower Iguaçu River and tributaries, Brazil. **Neotropical Ichthyology**, v.17, n. 4, p.1-8, 2019.

POOL, T. K. GRENOUILLET, G.; VILLÉGER, S. Species contribute differently to the taxonomic, functional, and phylogenetic alpha and beta diversity of freshwater fish communities. **Diversity and Distribution**, v. 20, p.1235-1244, 2014.

POUILLY, M.; LINO, F.; BRETENOUX, J.G.; ROSALES, C. Dietary-morphological relationships in a fish assemblage of the Bolivian Amazonian floodplain. **Journal of Fish Biology**, v. 62, p. 1137-1158, 2003.

PRADO, A. V. R.; GOULART, E.; PAGOTTO, J. P. A. Ecomorphology and use of food resources: inter- and intraspecific relationships of fish fauna associated with macrophyte stands. **Neotropical Ichthyology**, v. 14, n. 4, p. 1-12, 2016.

REZENDE, C. F.; MAZZONI, R. Aspectos da alimentação de *Bryconamericus microcephalus* (Characiformes, Tetragonopterinae) no córrego Andorinha, Ilha Grande – RJ. **Biota Neotropica**, v. 3, n. 1, p. 1-6, 2003.

RIBEIRO, M. D.; TERESA, F. B.; CASATTI, L. Use of functional traits to assess changes in stream fish assemblages across a habitat gradient. **Neotropical Ichthyology**, v. 14, n. 1, p. 2-10, 2016.

ROA-FUENTES, C. A.; CASATTI, L.; ROMERO, R. M. Phylogenetic signal and major ecological shifts in the ecomorphological structure of fish in two river basins in Brazil. **Neotropical Ichthyology**, v. 13, n. 1, p. 165-178, 2015.

ROCHA, M. P.; BINI, L. M.; GRÖNROOS, M.; HJORT, J.; LINDHOLM, M.; KARJALAINEN, S.M.; TOLONEN, K. E.; HEINO, J. Correlates of different facets and components of beta diversity in stream organisms. **Oecologia**, v. 191, p. 919-929, 2019.

ROMERO, R. M.; CENEVIVA-BASTOS, M; BAVIERA, G. H.; CASATTI, L. Community structure of aquatic insects (Ephemeroptera, Plecoptera, and Trichoptera) in Cerrado streams of Paraguay, Paraná, and São Francisco river basins. **Biota Neotropica**, v.13, n.1, p. 97-107, 2013.

SABINO, J.; CASTRO, R. M. C. Alimentação, período de atividade e distribuição espacial dos peixes de um riacho da floresta Atlântica (sudeste do Brasil). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 50, n. 1, p. 23-36, 1990.

SABINO, J.; ZUANON, J.A. A stream fish assemblage in Central Amazonia: distribution, activity patterns and feeding behavior. **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, v. 8, n. 3, p. 201-210, 1998.

SANTOS, L. L.; BENONE, N. L.; SOARES, B. E.; BARTHEM, R. B.; MONTAG, L. F. A. Trait-environment relationships in Amazon stream fish assemblages. **Ecology of Freshwater Fish**, v. 28, n. 3, p. 424-433, 2019.

SAZIMA, I. Similarities in feeding behaviour between some marine and freshwater fishes in two tropical communities. **Journal of Fish Biology**, v. 29, n. 1, p. 53-65, 1986.

SCHOENER, T. W. Theory of feeding strategies. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 2, p. 369-404, 1971.

SENSOLO, D.; HEPP, L. U.; DECIAN, V.; RESTELLO, R. M. Influence of landscape on assemblages of Chironomidae in Neotropical stream. **Annales de Limnologie – International Journal of Limnology**, v. 48, p. 391-400, 2012.

SEVERO-NETO, F.; TERESA, F. B.; FROEHLICH, O. Ecomorphology and diet reflect the spatial segregation between two Siluriformes species inhabiting a stream of the Bodoquena Plateau, in Central Brazil. **Iheringia, Série Zoologia**, v.105, n.1, p. 62-68, 2015.

SILVA-CAMACHO, D. S.; SANTOS, J. N. S.; GOMES, R. S.; ARAÚJO, F. G. Ecomorphological relationships among four Characiformes fish in a tropical reservoir in South-eastern Brazil. **Zoologia**, v. 31, n. 1, p. 28-34, 2014.

SIMPSON, G. G. Mammals and the nature of continents. **American Journal of Science**, v. 241, p.1-31, 1943.

SOININEN, J.; HEINO, J.; WANG, J. A meta-analysis of nestedness and turnover components of beta diversity across organisms and ecosystems. **Global Ecology Biogeography**, v. 27, n. 1, p.1-14, 2017.

SORENSEN, T.A. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content, and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. **Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Biologiske Skrifter**, v. 5, p. 1-34, 1948.

SOUZA, U.P.; FERREIRA, F. C.; CARMO, A. F.; BRAGA, F. M. S. Feeding and reproductive patterns of *Astyanax intermedius* in a headwater stream of Atlantic Rainforest. **Anais da Academia de Ciências**, v. 87, n. 4, p. 2151-2162, 2015.

STEPHENS, D. W.; KREBS, J. R. **Foraging Theory**. 1986. Princeton University Press. ISBN – 0-691-08442-4.

TEIXEIRA, I; BENNEMANN, S. T. Ecomorfologia refletindo a dieta dos peixes em um reservatório no sul do Brasil. **Biota Neotropica**, v. 7, n. 2, p. 67-76, 2007.

TERESA, F. B.; CASATTI, L. Importância da vegetação ripária em região intensamente desmatada no sudeste do Brasil: um estudo com peixes de riacho. **Pan-american Journal of Aquatic Sciences**, v. 5, n. 3, p. 444-453, 2010.

TERESA, F. B., CASATTI, L. Influence of forest cover and mesohabitats types on functional and taxonomic diversity of fish communities in Neotropical lowland stream. **Ecology of Freshwater Fish**, v. 21, n. 3, p. 433-442, 2012.

TESHIMA, F.A.; MELLO, B. J.G.; FERREIRA, F. C.; CETRA, M. High β -diversity maintains regional diversity in Brazilian tropical coastal stream fish assemblages. **Fisheries Management and Ecology**, v. 23, nº 6, p. 531-539, 2016.

TRINDADE, M. E. J.; PERECIN, A.; CETRA, M.; JUCÁ-CHAGAS, R. Variation in the diet of a small characin according to the riparian zone coverage in an Atlantic Forest stream, northeastern Brazil. **Acta Limnológica Brasiliensis**, v. 25, n. 1, p. 34-41, 2013.

TRIPLEHORN, C.A.; JOHNSON, N.F. **Estudo dos insetos**. Tradução da 7a edição: Borror, D.J. e DeLong, D.M. São Paulo: Cengage Laerning, 2011. 816p. Título original: Introduction to the study of insects. ISBN-13: 978-85-2210-79-95.

TUOMISTO, H. A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone away. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. **Ecography**, v. 33, p. 2-22, 2010.

UIEDA, V. S.; BUZZATO, P.; KIKUCHI, R. M. Partilha de recursos alimentares em peixes em um riacho de serra do sudeste do Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 69, n. 2, p. 243-252, 1997.

UIEDA, V. S.; MOTTA, R. L. Trophic organization and food web structure of southeastern Brazilian streams: a review. **Acta Limnologica Brasiliensis**, v. 19, n. 1, p. 15-30, 2007.

VANNOTE, R. L.; MINSHALL, G. W.; CUMMINS, K. W.; SEDELL, J. R.; Cushing, C. E. The River Continuum Concept. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 37, p. 130-137, 1980.

VERGNON, R.; DULVY, N. K.; FRECKLETON, R. P. Niches versus neutrality: uncovering the drivers of diversity in a species-rich community. **Ecology Letters**, v. 10, n. 10, p. 1079-1090, 2009.

VILENCIA, M.; ERGOVIC, V.; MIHALJEVIC, Z. Mayfly (Ephemeroptera) assemblages of a Pannonian lowland mountain, with first records of the parasite *Symbiocladius rhithrogenae* (Zavrel, 1924) (Diptera: Chironomidae). **Annales de Limnologie – International Journal of Limnology**, v.54, n. 31, p. 2- 10, 2018.

VILLÉGER, S.; GRENOUILLET, G.; BROSSE, S. Decomposing functional β -diversity reveals that low functional β - diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. **Global Ecology and Biogeography**, v. 22, p. 671-681, 2013.

WATSON, D. J.; BALON, E.K. Ecomorphological analysis of fish taxocenes in rainforest streams of northern Borneo. **Journal of Fish Biology**, v. 25, p. 371-384, 1984.

WINEMILLER, K. O.; PIANKA, E.R. Organization in Natural Assemblages of Desert Lizards and Tropical Fishes. **Ecological Monographs- Ecological Society of America**, v. 60, n. 1, p 27-55, 1990.

WINEMILLER, K. Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. **Ecological Monographs**, v. 61, n. 4, p. 343-365, 1991.

WINEMILLER, K. O.; KELSO-WINEMILLER, L. C.; BRENKET, A. L. Ecomorphological diversification and convergence in fluvial cichlid fishes. **Environmental Biology of Fishes**, v. 44, p. 235-261, 1995.

WHITTAKER, R.H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. **Ecological Monographs**, v. 30, p. 280-338, 1960.

ZBINDEN, Z.D.; MATTHEWS, W. J. Beta diversity of stream fish assemblages: partitioning variation between spatial and environmental factors. **Freshwater Biology**, v. 62, n. 8, p. 1460-1471, 2017.

ZENI, J. O.; CASATTI, L. The influence of habitat homogenization on the trophic structure of fish fauna in tropical streams. **Hydrobiologia**, v. 726, p. 259-270, 2014.

ZENI, J.O.; PÉREZ-MAYORGA, M. A.; ROA-FUENTES, C. A.; BREJÃO, G.L.; CASATTI, L. How deforestation drives stream habitat changes and the functional structure of fish assemblages in different tropical regions. **Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems** v. 29, p. 1238-1252, 2019.

ZENI, J. O.; HOEINGHAUS, D. J.; ROA-FUENTES, C. A.; CASATTI, L. Stochastic species loss and dispersal limitation drive patterns of spatial and temporal beta diversity of fish assemblages in tropical agroecosystems streams. **Hydrobiologia**, v. 847, p. 3829-3843, 2020.

ZHANG, J. 2016, in R Development core team. R a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing.

ANEXO A - Espécies nectônicas



Psalidodon paranae



Psalidodon bockmanni



Piabina argentea

(Fonte: www.fishbase.org)

ANEXO B - Espécies nectobentônicas



Characidium gomesi



Characidium schubarti



Characidium zebra

(Fonte: ALMEIDA, 2013)