

**Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação**

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde  
Universidade Federal de Mato Grosso do Sul

**As interações tróficas de um pequeno peixe predador podem ser  
preditas pelas características ambientais? Um estudo de caso com  
*Piabarchus stramineus* (Characidae)**

Karoline Aparecida de Sena



Campo Grande  
Março 2023

**As interações tróficas de um pequeno peixe predador podem ser preditas pelas características ambientais? Um estudo de caso com *Piabarchus stramineus* (Characidae)**

Karoline Aparecida de Sena

Dissertação apresentada como requisito para a obtenção do título de **Mestre em Ecologia**, pelo Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul.

Orientador: Prof. Dr. Yzel Rondon Suárez

## **Banca avaliadora**

Dra. Clarice Bernhardt Fialho  
clarice.fialho@ufrgs.br

Dra. Elaine Antoniassi Luiz Kashiwaqui  
elainealk@gmail.com

Dra. Rosemara Fugi  
rosemarafugi@gmail.com

## **Agradecimentos**

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação – PPGEC, e aos professores e secretários por todo auxílio.

Ao CERNA e GEAAQUA – UEMS/Dourados, por fornecer boa parte do suporte (laboratório e equipamentos) durante a execução do projeto.

Ao CNPq pelo financiamento do meu estudo, que foi essencial durante o período de pandemia.

Ao meu orientador Prof. Dr. Yzel Rondon Suárez por toda paciência e atenção ao longo de toda minha jornada desde os tempos da graduação. Obrigado, Professor!

Aos meus pais (Hélcio e Solange), avós (Pedro e Maria) e padrinhos (Edson e Marlene) por todo apoio. Sem eles, não teria condições de seguir minha vida acadêmica longe de casa.

E claro, a todos os meus amigos e professores por terem me aturado!

## Índice

|                          |    |
|--------------------------|----|
| Resumo.....              | 06 |
| Abstract.....            | 07 |
| Introdução.....          | 08 |
| Métodos.....             | 10 |
| Área de estudo.....      | 10 |
| Amostragem.....          | 11 |
| Coleta de dados.....     | 11 |
| Redes de interações..... | 11 |
| Análise de dados.....    | 12 |
| Resultados.....          | 12 |
| Discussão.....           | 23 |
| Literatura citada.....   | 25 |

## Resumo

Na literatura, encontramos muitos estudos que descrevem a alimentação de peixes e possibilitam caracterizar as suas dietas. Esses estudos deram luz a abordagem experimental para avaliar as interações entre as taxas de consumo e as características ambientais. Espécies generalistas usualmente alteram suas dietas de acordo com a disponibilidade no ambiente e, portanto, devem ter sua alimentação influenciada pelas características ambientais locais, que definem a diversidade e disponibilidade de recursos alimentares. Avaliamos se as características abióticas dos riachos pertencentes ao Alto Rio Paraná podem influenciar na estruturação das redes de interação trófica de uma espécie de peixe insetívora e de pequeno porte. Ao todo, analisamos a dieta de 425 espécimes em 17 trechos de riachos em três sub-bacias do Alto Rio Paraná, sendo o recurso mais representativo os insetos autóctones, seguido de insetos alóctones. A principal fonte de variação na dieta foi o comprimento dos indivíduos, seguida da variação espacial (sub-bacias), com maior amplitude de nicho trófico em riachos na porção inferior das bacias e com baixa condutividade elétrica da água. A rede trófica de *P. stramineus* não apresentou comportamento aninhado. Não constatamos variabilidade na posição trófica em resposta ao gradiente ambiental, no entanto, a complexidade das redes tróficas, modularidade e especialização complementar foram significativamente explicadas pela altitude e condutividade elétrica da água. Portanto, nossos dados demonstram que as características ambientais podem influenciar na estruturação das redes de interação entre *P. stramineus* e suas presas.

## Abstract

In the literature, we find many studies that describe fish feeding and make it possible to characterize their diets. These studies gave birth to the experimental approach to evaluate interactions between consumption rates and environmental characteristics. Generalist species usually change their diets according to availability in the environment and, therefore, their diet must be influenced by local environmental characteristics, that drive diversity and availability of food resources. We evaluated if abiotic characteristics of streams belonging to the Upper Paraná River can influence the structuring of trophic interaction networks of a small insectivorous fish species. We analyzed the diet of 425 specimens in 17 stretches of streams in three sub-basins of the Upper Paraná River, the most representative resource being autochthonous insects, followed by allochthonous insects. The main source of variation in the diet was the length gradient between individuals, followed by spatial variation (sub-basins), with a greater trophic breadth niche in streams in the lower portion of the basins and with low water electrical conductivity. The trophic network of *P. stramineus* did not show a nested behavior. We did not find variability in the trophic position in response to the environmental gradient, however, the complexity of the trophic networks, modularity and complementary specialization were significantly explained by the altitude and electrical conductivity of the water. Therefore, our data demonstrate that environmental characteristics can influence the structuring interacting network of *P. stramineus* and yours preys.

## Introdução

Todo organismo heterotrófico necessita de uma fonte alimentar para conseguir desempenhar seus processos vitais (Amundsen & Sánchez-Hernández 2019). O processo de aquisição do alimento (que vai desde a localização da presa até sua captura e digestão), é uma interação complexa e altamente dependente das características morfológicas, fisiológicas e das interações predador-presa. Esse processo pode afetar não apenas o desenvolvimento dos consumidores e dos organismos predados, como também a distribuição e abundância de ambos (Brodeur et al. 2017).

De acordo com a teoria do forrageamento ótimo (MacArthur & Pianka 1966, Stephens & Krebs 1986), quando os recursos são abundantes no meio, o predador geralmente seleciona itens com maior retorno energético, mas quando escassos, a grande maioria dos predadores torna-se oportunista e engloba itens variados à dieta, o que deixa seu nicho alimentar mais amplo (MacArthur & Pianka 1966). Zaret & Rand (1971) ao estudarem a competição em peixes de riachos, encontraram que no período chuvoso, os peixes apresentavam um nicho trófico e sobreposição alimentar mais amplo em virtude da alta disponibilidade de recursos, fazendo com que fosse praticamente inexistente a competição por alimento. Com base nisso, podemos dizer que as variações ambientais (sazonais ou espaciais) e os traços funcionais (e.g. morfológicos e fisiológicos) ajustam as características de forrageamento das espécies para a obtenção de um maior valor adaptativo.

Considerado o grupo com maior diversidade taxonômica entre os vertebrados (Lowe-McConnell 1999), os peixes representam mais da metade de todas as espécies de vertebrados (Braga et al. 2012), com aproximadamente 36.400 espécies válidas (Fricke & Van Der Laan 2022), sendo 18.400 espécies primárias de água doce. A região Neotropical detém boa parte desta riqueza (Albert et al. 2020) e a bacia Paraná-Paraguai detém aproximadamente 1.000 espécies descritas (Reis et al. 2016), muitas delas descritas para ambientes de riachos.

Os riachos passaram a receber maior atenção nos últimos 25 anos. Vários estudos detalham a riqueza de espécies de peixes desses ambientes, bem como a influência da instabilidade hidrológica na estruturação das assembleias (Poff et al. 1997, Neves et al. 2021; Dias et al. 2021). Mesmo assim, existem lacunas sobre o conhecimento da autoecologia das espécies de peixes de riachos, especialmente em detrimento das variações ambientais que enfrentam. Neste sentido, conhecer a biologia trófica dos peixes é considerado crucial para a aquisição de informações referentes à sua dinâmica populacional (Braga et al. 2012, Brodeur et al. 2017, Sui et al. 2021) e as inter-relações tróficas como a partição de recursos (Guedes & Araújo 2008), seleção de presas (Abelha et al. 2001) e transferências de energia (Rezende et al. 2008).

Tradicionalmente, o estudo da dieta dos peixes é realizado por meio da dissecação e quantificação do conteúdo intestinal ou estomacal (Hynes 1950, Hyslop 1980, Kawakami & Vazzoler 1980, Baker 2013). Com o surgimento da ecologia energética (Lindeman 1942), diversos métodos foram criados e aperfeiçoados como forma de ampliar o entendimento da dieta de diversos grupos animais. Para os peixes, a análise de isótopos estáveis (Albrecht et al. 2021) e técnicas moleculares (Pompanon et al. 2012) são ferramentas utilizadas, no entanto, grande parte dos trabalhos da região Neotropical focam na obtenção da descrição da dieta, avaliando a variabilidade espacial e sazonal.

A utilização de redes complexas tem sido empregada em diversos campos da ecologia para melhorar a compreensão dos mecanismos estruturadores de uma dada comunidade (Tylianakis & Morris 2017). Avaliar as redes tróficas ao longo de um gradiente ambiental é considerado promissor, por fornecer informações de fatores responsáveis por moldar as variações das interações predador-presa (Pellissier et al. 2017), o que seria refletido nas redes tróficas. Levando em conta que muitos trabalhos que empregam esta ferramenta se concentram



em relações mutualísticas (Maruyama et al. 2016, Araújo et al. 2018, Vizentin-Bugoni et al. 2019, Dalsgaard et al. 2021) e tróficas (Neutel & Thorne 2016, Gambarotto 2017) a nível de comunidade, ainda assim são poucos os estudos que empregam redes tróficas para a ictiofauna, podendo ser citados os trabalhos Correa et al. (2016), Cunha et al. (2018), Bland et al. (2019), Behn & Baxter (2019), Araújo et al. (2021) e Rosa (2021).

De fato, muitos estudos de ecologia trófica por caracterizar o hábito alimentar de um animal com base em sua dieta, presume que todos os integrantes da espécie se alimentam dos mesmos itens, sendo tratados como ecologicamente iguais (Svanbäck et al. 2015), inviabilizando toda e quaisquer diferenças individuais (Persson et al. 1997). Em toda população, há variações intraespecíficas, com uma parcela podendo apresentar um hábito generalista, especialista ou ambos (Araújo et al. 2010), como produto de diferenças morfológicas, fisiológicas (Abelha et al. 2001, Bolnick et al. 2003) e até mesmo impulsionadas pelo próprio ambiente (Winemiller & Kelso-Winemiller 2003).

Desta forma, redes complexas nos estudos de ecologia alimentar permitem avaliar o papel de cada espécie e/ou indivíduo no ambiente, uma vez que os índices gerados quantificam quão conectadas (Jordano 1987), aninhadas (Bascompte et al. 2003, Ulrich & Almeida-Neto 2012) e modulares (Guimerà & Amaral 2005, Dalsgaard et al. 2013) podem ser estas redes, estipulando assim a dinâmica e estabilidade das redes de interação. Tais informações a nível de população ainda são escassas, excetuando os trabalhos de Ings et al. (2009), Olesen et al. (2010) e Gómez et al. (2011), considerando que o seu emprego contribuiria para uma melhor compreensão da biologia alimentar de uma determinada espécie, além de aumentar o número de estudos que visam compreender ainda mais os fatores determinantes por trás do padrão alimentar.

Diante disso, objetivamos avaliar se é possível prever a estruturação das redes de interação predador-presa em trechos de riachos do Alto Rio Paraná por meio das características dos habitats (condutividade elétrica da água, vazão e altitude), tendo como base a ecologia alimentar da espécie *Piabarchus stramineus*. Também objetivamos avaliar a influência das características dos habitats na amplitude de nicho trófico, posição trófica e se existem mudanças na composição da dieta ao longo do gradiente de comprimento dos indivíduos.

Como predição, acreditamos que riachos mais volumosos, localizados nas porções inferiores da bacia e com maior disponibilidade de nutrientes, oferecem condições para maior complexidade das redes tróficas para a espécie estudada. Nossa hipótese é de que o maior volume (vazão) deve oferecer maior diversidade e disponibilidade de presas (Vannote et al. 1980). Da mesma forma, a maior disponibilidade de nutrientes (inferida a partir da condutividade elétrica da água) torna o ambiente mais produtivo e finalmente assumindo que, com base na teoria do rio contínuo (Vannote et al. 1980), trechos de riachos localizados nas porções inferiores das bacias devem apresentar maior diversidade de presas disponíveis para uma espécie insetívora.

## Métodos

### Área de estudo

A área de estudo compreende as sub-bacias dos rios Ivinhema, Amambai e Iguatemi, no sul de Mato Grosso do Sul. Estes rios integram o último trecho livre de grandes represamentos da margem direita do Alto Rio Paraná no Mato Grosso do Sul, entre os reservatórios Sérgio Mota (Porto Primavera) e Itaipú (Figura 1). Nestas três bacias, apenas duas pequenas centrais hidrelétricas ocorrem na microbacia do rio São João, sub-bacia do rio Dourados em Ponta Porã.

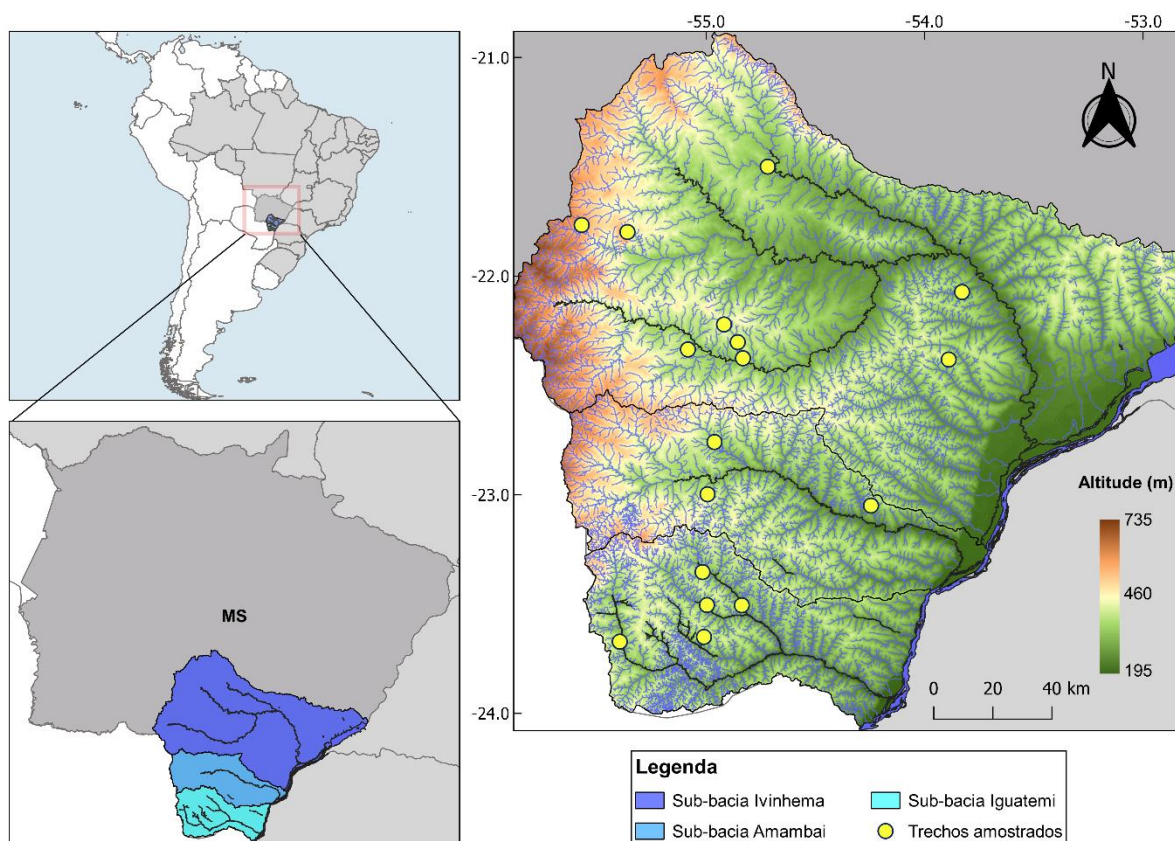


Figura 1. Localização dos dezessete trechos de coleta dos *Piabarchus stramineus* nas sub-bacias do Ivinhema, Amambai e Iguatemi, Alto Rio Paraná - MS, Brasil.

### Amostragem

Os peixes foram amostrados entre os anos de 2010 e 2021 com uso de telas de isca (0,8x1,2m), redes de arrasto (1x5m) e pesca elétrica (Smith & Root LR24). Apesar da existência de mais de 360 trechos de riachos na bacia, selecionamos 17 destes trechos em diferentes porções da bacia e que continham ao menos vinte e cinco espécimes de *Piabarchus stramineus*. De forma geral, os trechos selecionados apresentam altitudes que variam de 270 a 541 metros, condutividade elétrica da água em torno de 0,45 a 133  $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$  e vazão de 0,08 a 30,42  $\text{m}^3/\text{s}$ .

Em campo, os indivíduos foram anestesiados e eutanasiados com óleo de cravo e fixados em formalina a 10%, para posterior preservação em álcool 70%. As coletas foram aprovadas pelo comitê de ética.

### Coleta de dados

Os espécimes foram pesados (g), medidos (mm) e tiveram o conteúdo estomacal analisado. Os itens alimentares foram removidos dos estômagos com auxílio de pinças e lavados (álcool 70%). Em seguida, o conteúdo estomacal foi observado em um microscópio estereoscópico, sobre uma placa milimetrada, respeitando o limite de altura de 1mm, como sugerido por Hellawell & Abel (1971). Levando em consideração o alto grau de digestão, os itens foram identificados a nível de ordem. Como forma de obtermos a importância de cada recurso alimentar consumido pela espécie, estimamos o índice de importância alimentar ( $IA_i$ ), proposto por Kawakami & Vazzoler (1980), conforme a fórmula:  $IA_i = F_i * V_i / \sum (F_i * V_i) * 100$ , onde:  $IA_i$  = Índice alimentar (%);  $F_i$  = Frequência de Ocorrência do item (%);  $V_i$  = Volume Relativo do item (%).

### Redes de interações

Considerando as linhas como cada espécime de *P. stramineus* e as colunas como os itens alimentares, geramos matrizes binárias (presença/ausência), para o cálculo de conectância, aninhamento e modularidade, pelos pacotes “bipartite” para os dois primeiros índices e “vegan”, para o aninhamento. A conectância foi calculada pela função “networklevel”, comando “connectance” e a modularidade pelo comando “MetaComputemodules”, método “Berkett” com 30 repetições. Calculamos pelo índice NODF (aninhamento baseado em sobreposição e preenchimento decrescente) função “oecosimu”, comando “nestednodf” com 999 simulações, o aninhamento de cada subpopulação. Para estimar a especialização da rede ( $H_2'$ ) de cada subpopulação, utilizamos matrizes ponderadas a partir do volume relativo dos itens alimentares, por meio do pacote “bipartite”, função “networklevel”, comando “H2”.

A partir do volume total de cada item alimentar das subpopulações, uma rede bipartida foi gerada para analisar as interações dos peixes com suas presas pelo pacote “bipartite”, comando “plotweb”.

Modelos nulos foram construídos para avaliar se os valores obtidos das métricas não foram meramente ao acaso. Para isso, utilizamos os métodos “mgen”, “r2dtable” (bipartite), “r1” e “r2” (vegan), nos índices de conectância, especialização  $H_2'$ , aninhamento e modularidade respectivamente, com 1000 matrizes aleatorizadas para os três primeiros índices e 100, para modularidade.

O modelo nulo “mgen” é uma função genérica para redes binárias, que produz uma rede aleatorizada de acordo com uma matriz de probabilidade e o número de interações observadas (Vázquez et al. 2009). O método “r2dtable” é baseado no algoritmo de Patefield (Patefield 1981) e aplicado em dados ponderados, onde efetua um rearranjo randomizado das interações e

conserva os valores totais da soma de linhas e colunas da matriz. Os algoritmos r1 e r2 são destinados às matrizes binárias, onde o primeiro preserva a frequência das linhas e colunas durante a aleatorização das matrizes e o segundo preserva a frequência das linhas, no entanto, utiliza a soma das colunas quadradas durante a aleatorização das matrizes (Oksanen et al. 2013).

Para obtermos a significância dos valores observados de cada índice e os obtidos pelos modelos nulos, calculamos o z-score, considerando que, valores acima de 1.96 indicam que existem diferenças com o modelo nulo (Durán et al. 2018).  $Zscore = \frac{Obs - mean(null)}{sd(null)}$ , onde: Obs = resultado das métricas obtidas; Mean = média dos modelos nulos; Null = valor obtido pelos modelos nulos; Sd = desvio padrão dos modelos nulos.

### *Análise de dados*

Para testar se a dieta das subpopulações de *P. stramineus* varia entre sub-bacias e usando como gradiente de covariação o comprimento padrão, empregamos uma Análise de Variância Permutacional Multivariada (PERMANOVA) com 999 permutações, por meio do pacote “vegan” (Oksanen et al. 2016), função “adonis2”, com as sub-bacias (fator) e comprimento padrão (co-variável) como variáveis explanatórias e a similaridade de Bray-Curtis, obtida a partir da matriz de abundância relativa dos itens, como variável resposta. Neste caso, a permanova funciona como uma análise de co-variância, o que é permitido pela função “adonis2”.

A partir da composição da dieta, retiramos os itens sem posição trófica específica (e.g. detritos, micro plástico, itens indeterminados) e calculamos a posição trófica dos indivíduos, segundo a metodologia proposta por Vander Zanden et al. (1997), de fórmula:  $TP = \sum (Vi * Ti) + 1$ , onde: TP = Posição trófica dos indivíduos; Vi = Volume relativo do item; Ti = Posição trófica do item. Com os valores de posição trófica, geramos uma nova árvore de inferência condicional, para testar se a posição trófica varia em função das sub-bacias e comprimento padrão.

Com a amplitude de nicho trófico estimada a nível de indivíduo pelo índice de Levins, pacote “spaa” (Zhang et al. 2016), geramos uma árvore de inferência condicional por meio do pacote “partykit”, função “ctree” (Hothorn & Zeileis 2015), para avaliar se a altitude, vazão, condutividade elétrica da água e comprimento padrão apresentam influência na variedade de itens consumidos.

Para testar se a estrutura das métricas de rede (variável resposta) podem ser preditas pelos descritores ambientais (variáveis preditoras), empregamos uma regressão linear com parte dos parâmetros transformados em  $\log_2 + 0,1$ , para atender aos pressupostos de normalidade e homogeneidade (Súarez & Petreire 2006). Todas as análises foram realizadas em ambiente R (R Core Team 2021).

## **Resultados**

Ao todo, foram analisados 425 indivíduos de *Piabarchus stramineus*, com tamanhos variando de 16,89 a 56,83mm ( $33,02 \pm 6,72$ ) e apresentando um total de 66 itens alimentares compondo a dieta. Estes 66 itens foram agrupados em 17 categorias alimentares, para os cálculos de importância alimentar ( $IA_i$ ) (Tabela 1) e rede bipartida.

Insetos autóctones foi a categoria alimentar mais importante na dieta das subpopulações analisadas –  $IA_{Amambai}=72,88\%$ ,  $IA_{Ivinhema}=54,01\%$  e  $IA_{Iguatemi}=48,81\%$ , seguido de insetos alóctones –  $IA_{Iguatemi}=21,29\%$ ,  $IA_{Ivinhema}=18,30\%$  e  $IA_{Amambai}=12,57\%$ . Constatamos também maior representatividade de Diptera para as subpopulações do Ivinhema e Detritos, para as

subpopulações do Iguatemi (Figura 2). Desta forma, como basicamente a dieta dos *P. stramineus* foi composta por insetos (aquáticos e terrestres), classificamos as populações analisadas de *P. stramineus* como insetívoras.

De forma complementar, a rede bipartida reforça que os insetos são os recursos mais predados por *P. stramineus*, com a rede evidenciando, de maneira geral, que invertebrados de origem terrestre foi o recurso com maior número de categorias alimentares (7 categorias), no entanto, invertebrados aquáticos (insetos) foram predados em maior quantidade pelas populações de *P. stramineus* ( $Vr = 28\%$ ). Também constatamos, através da espessura dos “links”, que a população de *P. stramineus* no Córrego Passa Cinco consumiu principalmente Diptera (Figura 3).

Tabela 1. Resultado dos dados alimentares da espécie *P. stramineus* nas sub-bacias do Amambai, Ivinhema e Iguatemi, Alto Rio Paraná – MS. Fo (Frequência de ocorrência - %), Vr (Volume relativo do item alimentar - %) e IA<sub>i</sub> (Índice de importância alimentar - %).

| Item Alimentar         | Amambai |      |                 | Ivinhema |       |                 | Iguatemi |       |                 |
|------------------------|---------|------|-----------------|----------|-------|-----------------|----------|-------|-----------------|
|                        | Fo      | Vr   | IA <sub>i</sub> | Fo       | Vr    | IA <sub>i</sub> | Fo       | Vr    | IA <sub>i</sub> |
| Alga Filamentosa       | 10,7    | 0,18 | 0,02            | 21,8     | 0,30  | 0,12            | 5,6      | 0,11  | 0,01            |
| Vegetais Superiores    | 37,3    | 2,64 | 1,26            | 39,6     | 2,21  | 1,53            | 50,4     | 5,97  | 4,06            |
| Arachnida              | 5,3     | 0,39 | 0,02            | 14,2     | 2,14  | 0,53            | 8,8      | 0,75  | 0,09            |
| Insetos Autóctones     | 97,3    | 59,1 | 72,88           | 99,1     | 32,47 | 54,01           | 100      | 36,52 | 48,81           |
| Diptera Simuliidae     | 9,3     | 0,48 | 0,06            | 18,7     | 3,98  | 1,30            | 18,4     | 0,60  | 0,15            |
| Diptera Chironomidae   | 61,3    | 4,89 | 3,83            | 56,4     | 1,96  | 1,94            | 64       | 4,7   | 4,05            |
| Trichoptera            | 21,3    | 1,69 | 0,46            | 24,9     | 1,4   | 0,63            | 8,8      | 0,64  | 0,08            |
| Ephemeroptera          | 26,7    | 4,95 | 1,69            | 14,7     | 1,24  | 0,32            | 8,8      | 0,29  | 0,03            |
| Insetos Alóctones      | 76      | 13,1 | 12,57           | 73,8     | 14,78 | 18,30           | 91,2     | 17,46 | 21,29           |
| Diptera                | 41,3    | 1,89 | 1               | 36,9     | 15,62 | 10,10           | 10,4     | 0,51  | 0,07            |
| Hymenoptera Formicidae | 49,3    | 5,06 | 3,19            | 42,7     | 4,35  | 3,25            | 55,2     | 9,88  | 7,36            |
| Coleoptera             | 5,3     | 0,9  | 0,06            | 12,9     | 4,06  | 0,92            | 16,0     | 2,10  | 0,45            |
| Hemiptera              | 5,3     | 0,13 | 0,01            | 28,4     | 3,39  | 1,69            | 33,6     | 11,09 | 5,03            |
| Psocoptera             | 0       | 0    | 0               | 5,3      | 0,36  | 0,03            | 2,4      | 0,06  | 0,001           |
| Detrito Animal         | 6,7     | 0,34 | 0,03            | 4,9      | 0,31  | 0,03            | 10,4     | 1,17  | 0,16            |
| Outros                 | 26      | 1,04 | 0,35            | 27,1     | 8,51  | 3,87            | 44,8     | 1,40  | 0,84            |
| Sedimentos             | 64      | 3,28 | 2,66            | 49,8     | 2,84  | 2,38            | 85,6     | 6,75  | 7,72            |

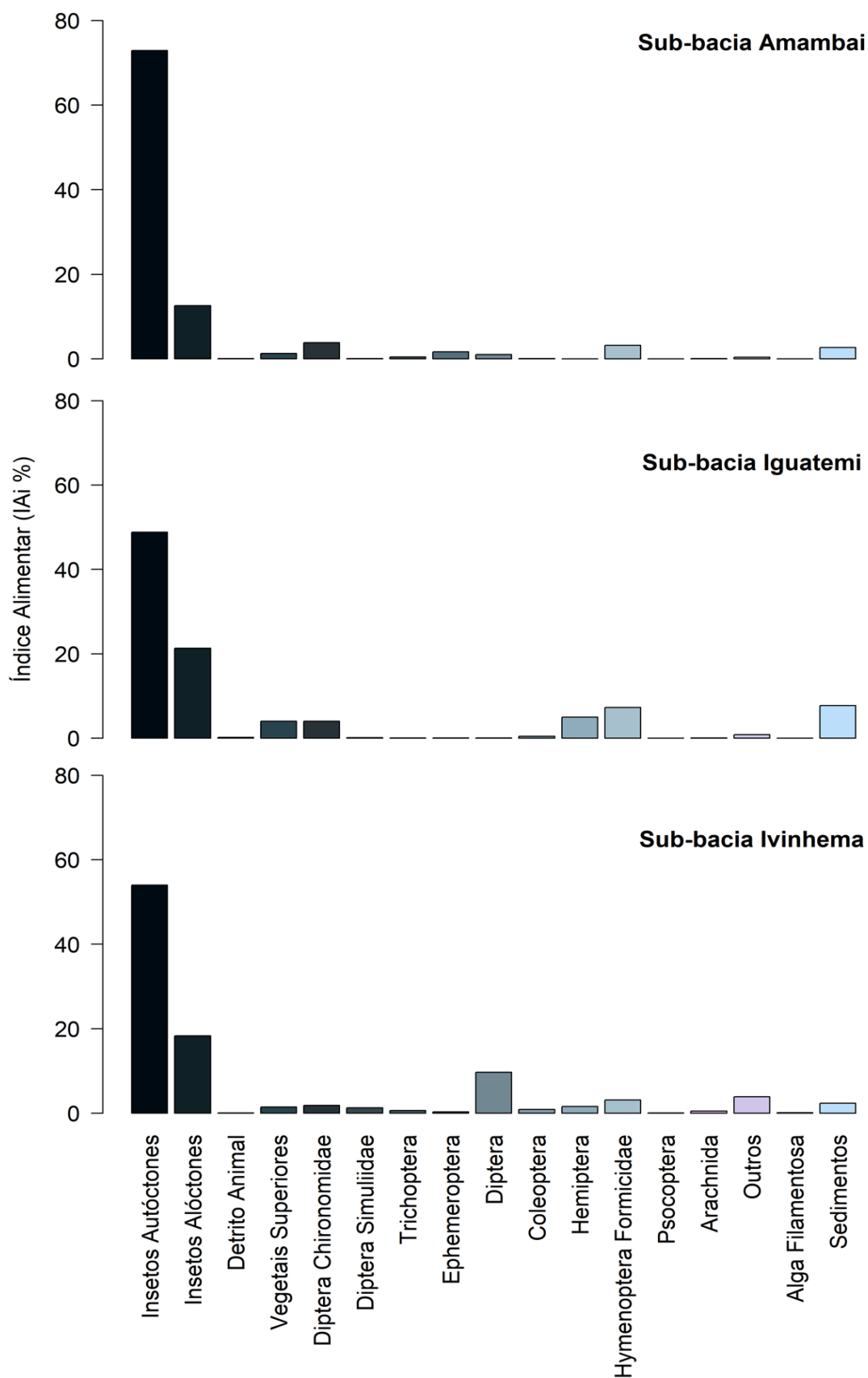


Figura 2. Índice de importância alimentar dos *Piabarchus stramineus* nas sub-bacias dos rios Amambai, Iguatemi e Ivinhema, Alto Rio Paraná, MS.

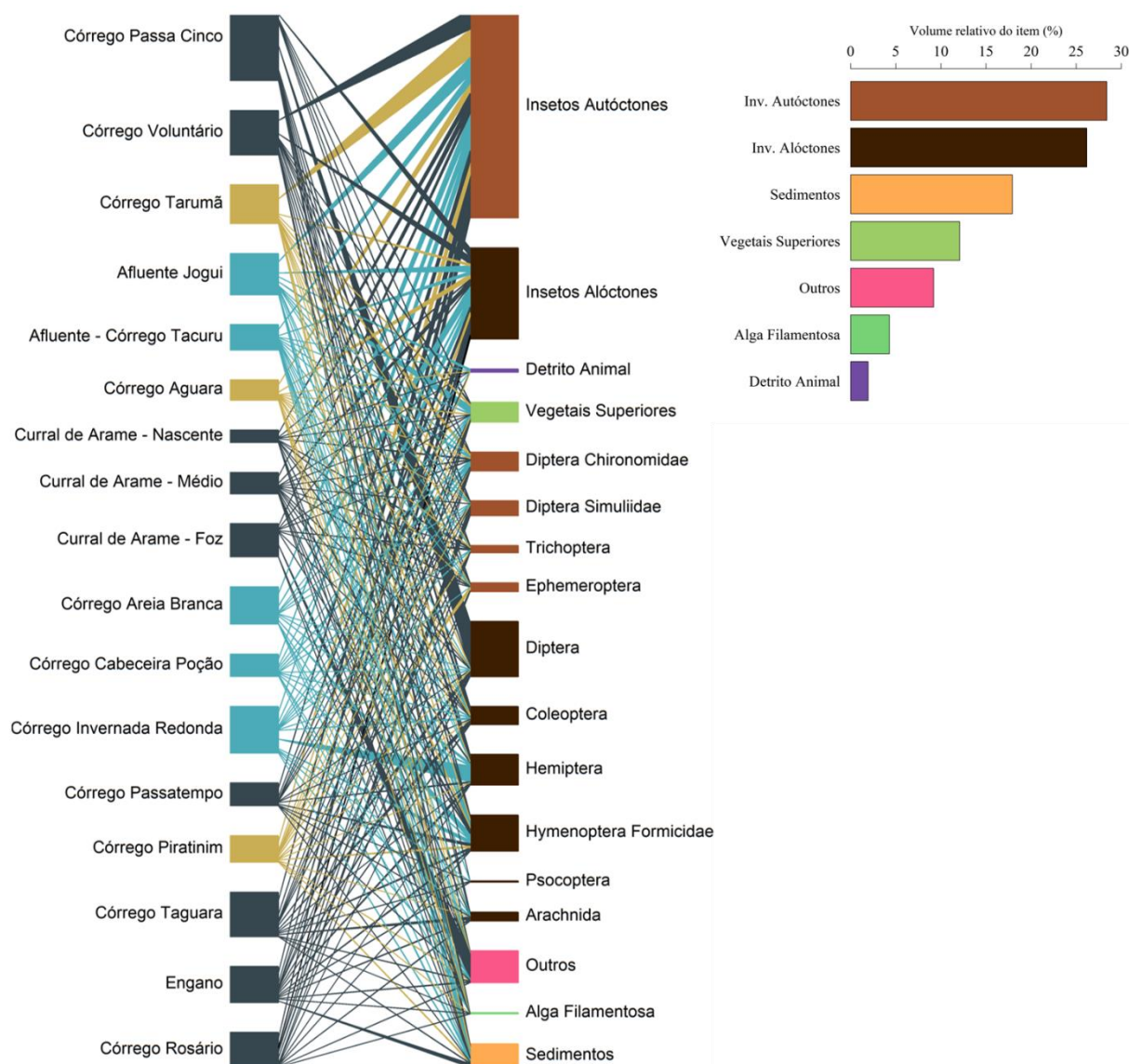


Figura 3. Representação gráfica das interações predador-presa e porcentagem do volume relativo dos itens alimentares. Rede trófica bipartida demonstrando as relações (links) dos *Piabarchus stramineus* de cada subpopulação com suas presas (esquerda). Caixas e linhas em azul escuro: trechos da sub-bacia do Ivinhema. Caixas e linhas em azul claro: trechos da sub-bacia do Iguatemi. Caixas e linhas em dourado: trechos da sub-bacia do Amambai. Porcentagem do volume relativo total dos itens alimentares (direita).



Constatamos, por meio da permanova, que a variação na composição da dieta ocorre principalmente ao longo do gradiente de tamanho ( $F_{1,421}=43,95$ ;  $p<0,001$ ), seguida da variação entre as três bacias analisadas ( $F_{2,424}=8,33$ ;  $p<0,001$ ). Desta forma, ainda que os principais itens sejam os mesmos nas três sub-bacias, sua importância foi consideravelmente diferente, com maior importância de insetos autóctones no rio Amambai e de Diptera na bacia do rio Ivinhema. Por outro lado, Hemiptera e Hymenoptera Formicidae foram mais importantes na bacia do rio Iguatemi.

Nossos dados também demonstram que a diferenciação entre as bacias hidrográficas, seguida da condutividade elétrica da água são os principais preditores da amplitude de nicho trófico nas populações analisadas. Desta forma, peixes que ocorrem nas bacias dos rios Iguatemi e Ivinhema e amostrados em riachos com condutividade elétrica da água de até  $30 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$  apresentam os maiores valores de amplitude de nicho alimentar. Por outro lado, populações amostradas na bacia do rio Amambai e em sua porção inferior exibiram um nicho alimentar menor, assim como aqueles localizados nas bacias dos rios Ivinhema e Iguatemi, mas em riachos com maior vazão (Figura 4).

A posição trófica de *P. stramineus* foi influenciada primariamente pela bacia hidrográfica, sendo que peixes amostrados na bacia do rio Ivinhema em riachos com comprimento maior que 38,47 mm apresentaram posição trófica superior (mais carnívoros), enquanto aqueles amostrados na bacia do rio Iguatemi e com comprimento padrão superior a 32,95mm, apresentaram posição trófica inferior (Figura 5).

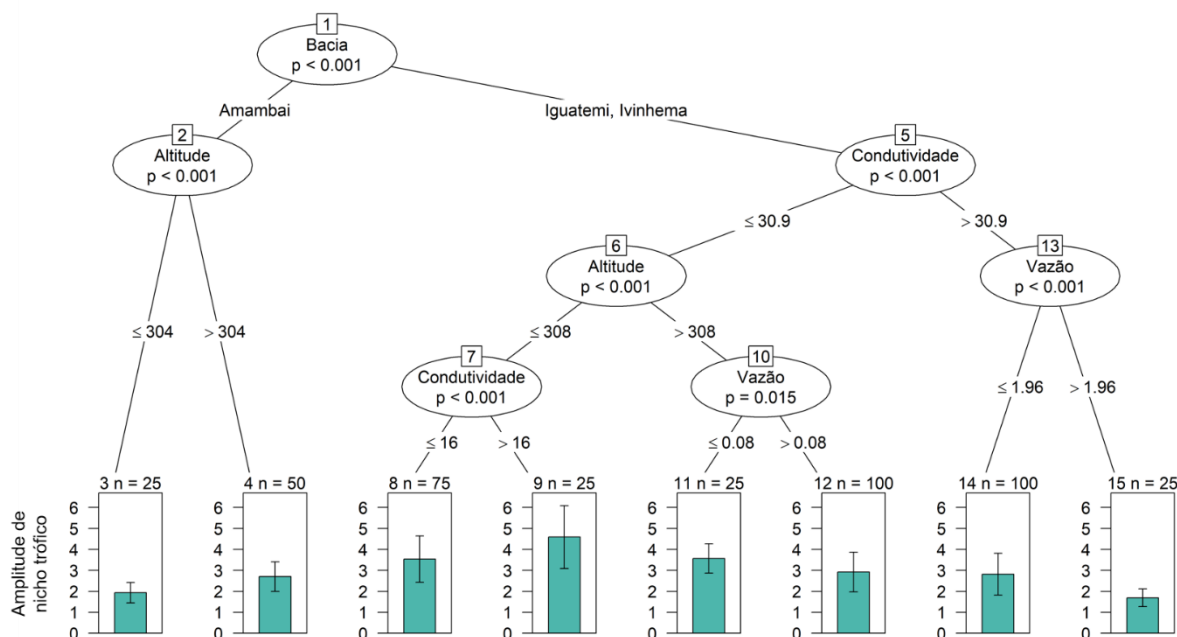


Figura 4. Árvore de inferência condicional evidenciando a amplitude de nicho trófico em função dos descritores ambientais em riachos do Alto Rio Paraná, Mato Grosso do Sul.

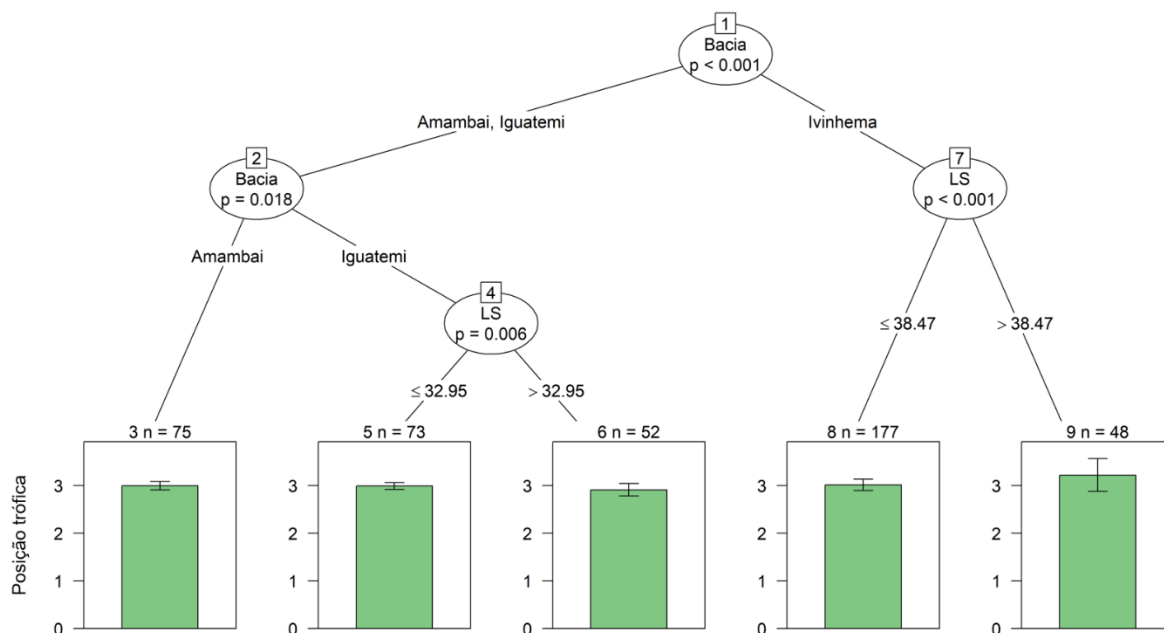


Figura 5. Árvore de inferência condicional da posição trófica dos *P. stramineus* em função do comprimento padrão e sub-bacias do Alto Rio Paraná, Mato Grosso do Sul.

Com base nos resultados dos índices estimados, as redes do estudo apresentaram baixos valores de conectância ( $0,26 \pm 0,05$ ), aninhamento ( $12,27 \pm 2,24$ ), modularidade ( $0,28 \pm 0,05$ ) e especialização complementar ( $0,37 \pm 0,1$ ). No entanto, todas as populações analisadas apresentaram conectâncias não aleatórias (z-score  $>1,96$ ;  $p < 0,001$ ), ausência de aninhamento (z-score  $<1,96$ ;  $p > 0,05$ ), baixa modularidade e indícios de especialização  $H_2'$ . Portanto, podemos dizer que os valores obtidos no aninhamento, foram meramente arranjados ao acaso e que apesar de baixos, as demais métricas se mostraram não aleatórias (Tabela 2).

Constatamos que a conectância, modularidade e especialização da rede foram significativamente explicados pelas características ambientais. Desta forma, a conectância (Figura 6) nas redes tróficas de *P. stramineus* foi negativamente correlacionada com a altitude e condutividade elétrica da água ( $F=7,01$ ;  $r^2=0,53$ ;  $p=0,004$ ). Por outro lado, a modularidade (Figura 7) apresentou correlação positiva com a altitude e condutividade elétrica da água ( $F=3,65$ ;  $r^2=0,33$ ;  $p=0,04$ ). A especialização nas teias tróficas (Figura 8) foi positivamente correlacionada com a altitude e condutividade elétrica da água ( $F=8,99$ ;  $r^2=0,60$ ;  $p=0,001$ ).

Tabela 2. Resultado dos índices das redes tróficas para as subpopulações dos rios Ivinhema, Amambai e Iguatemi, Alto Rio Paraná – MS. C – Conectância. NODF – Aninhamento. Q – Modularidade.  $P \leq 0,05$  (\*),  $\leq 0,01$  (\*\*),  $\leq 0,001$  (\*\*\*) e não significativo (ns).

|                              | C    | z-score  | NODF  | z-score | Q    | z-score | H <sub>2</sub> ' | z-score  |
|------------------------------|------|----------|-------|---------|------|---------|------------------|----------|
| <b>Sub-bacia do Ivinhema</b> |      |          |       |         |      |         |                  |          |
| Curral de Arame – Nascente   | 0,23 | 90,81*** | 9,96  | -1,36ns | 0,32 | -0,09ns | 0,35             | 4,77***  |
| Curral de Arame – Médio      | 0,19 | 60,93*** | 12,72 | 0,80ns  | 0,35 | 3,89**  | 0,5              | 13,27*** |
| Curral de Arame - Foz        | 0,25 | 130,9*** | 7,98  | -1,08ns | 0,29 | 2,36**  | 0,56             | 13,42*** |
| Córrego Passatempo           | 0,19 | 81,15*** | 10,17 | -0,61ns | 0,39 | 2,48**  | 0,38             | 5,80***  |
| Córrego Voluntário           | 0,24 | 77,28*** | 10,55 | -1,88ns | 0,29 | 0,59ns  | 0,45             | 13,25*** |
| Engano                       | 0,33 | 76,71*** | 15,15 | 0,22ns  | 0,22 | 1,17ns  | 0,29             | 6,40***  |
| Passa Cinco                  | 0,18 | 49,22*** | 12,65 | -0,37ns | 0,31 | 0,68ns  | 0,54             | 17,53*** |
| Córrego Rosário              | 0,28 | 66,84*** | 14,86 | -0,24ns | 0,28 | 2,64**  | 0,31             | 7,27***  |
| Córrego Taguara              | 0,23 | 56,59*** | 15,49 | 1,24ns  | 0,29 | 2,49*   | 0,33             | 7,39***  |
| <b>Sub-bacia do Iguatemi</b> |      |          |       |         |      |         |                  |          |
| Córrego Areia Branca         | 0,30 | 85,54*** | 13,16 | 0,92ns  | 0,26 | 0,95ns  | 0,26             | 4,00***  |
| Córrego Cabeceira Poção      | 0,31 | 102,8*** | 11,54 | -0,93ns | 0,22 | 0,62ns  | 0,27             | 2,80***  |
| Córrego Invernada Redonda    | 0,30 | 71,80*** | 14,70 | 0,36ns  | 0,24 | 1,15ns  | 0,31             | 6,96***  |
| Afluente Córrego Tacuru      | 0,25 | 80,10*** | 13,89 | 1,53ns  | 0,22 | 0,39ns  | 0,39             | 6,48***  |
| Afluente Jogui               | 0,35 | 104,7*** | 12,66 | 0,27ns  | 0,22 | 1,62ns  | 0,24             | 1,58ns   |
| <b>Sub-bacia do Amambai</b>  |      |          |       |         |      |         |                  |          |
| Córrego Tarumã               | 0,22 | 122,4*** | 9,48  | 0,04ns  | 0,29 | -0,72ns | 0,35             | 2,94***  |
| Córrego Piratinim            | 0,26 | 67,47*** | 13,44 | -0,22ns | 0,26 | 0,26ns  | 0,31             | 7,11***  |
| Córrego Aguará               | 0,26 | 105,1*** | 10,14 | -0,32ns | 0,24 | 0,75ns  | 0,39             | 6,82***  |

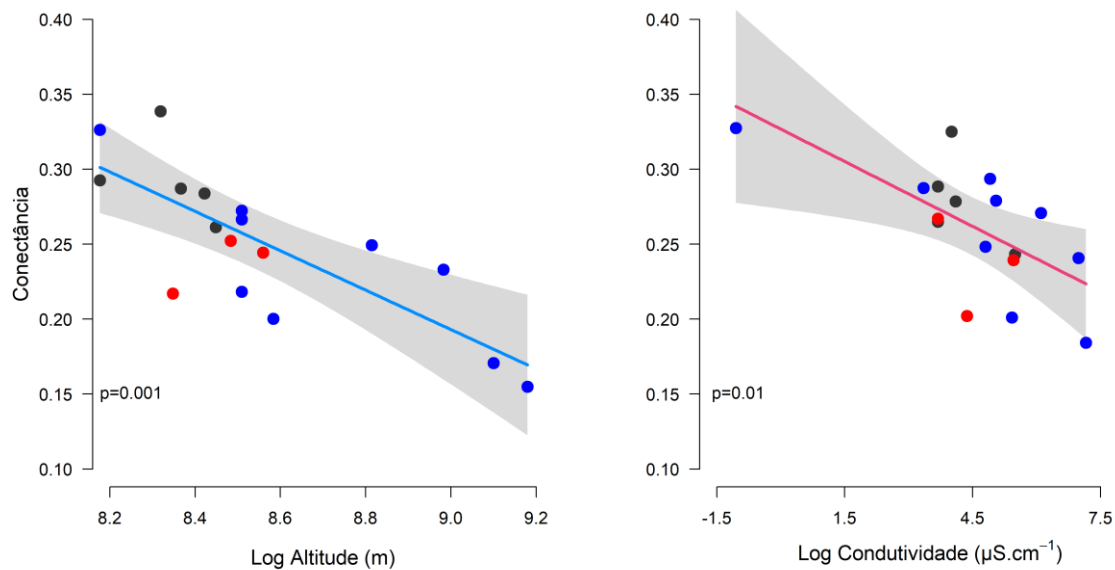


Figura 6. Diagrama de dispersão da conectância em função da altitude (log) e condutividade elétrica da água (log) das subpopulações de *P. stramineus* em riachos das sub-bacias dos rios Ivinhema, Amambai e Iguatemi, Alto Rio Paraná. Pontos em azul: sub-bacia do rio Ivinhema. Pontos em preto: sub-bacia do rio Iguatemi. Pontos em vermelho: sub-bacia do rio Amambai.

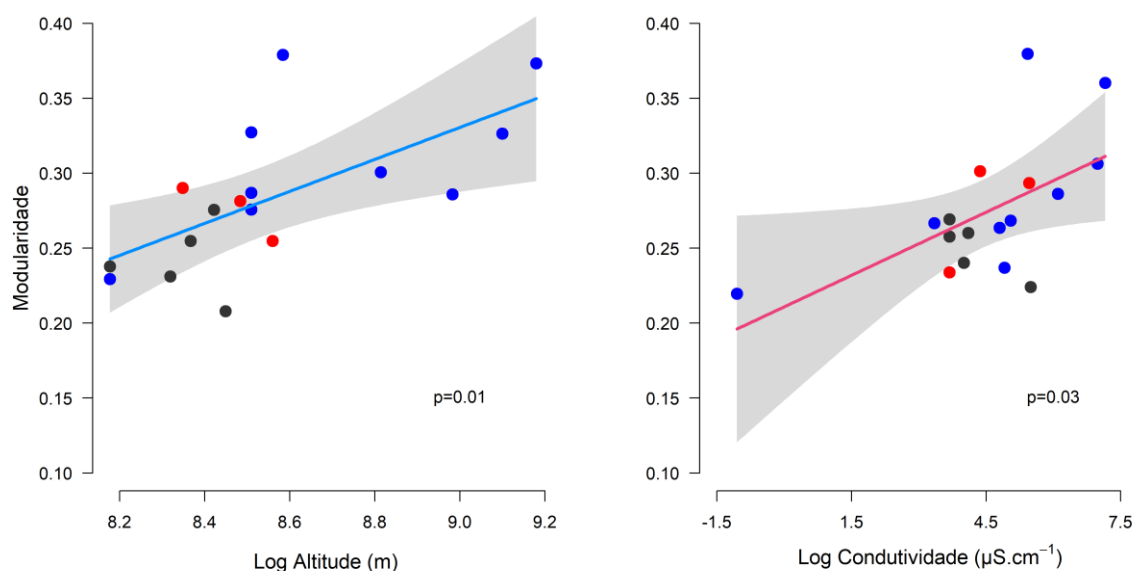


Figura 7. Diagrama de dispersão da modularidade em função da altitude (log) e condutividade elétrica da água (log) das subpopulações de *P. stramineus* em riachos das sub-bacias dos rios Ivinhema, Amambai e Iguatemi, Alto Rio Paraná. Pontos em azul: sub-bacia do rio Ivinhema. Pontos em preto: sub-bacia do rio Iguatemi. Pontos em vermelho: sub-bacia do rio Amambai.

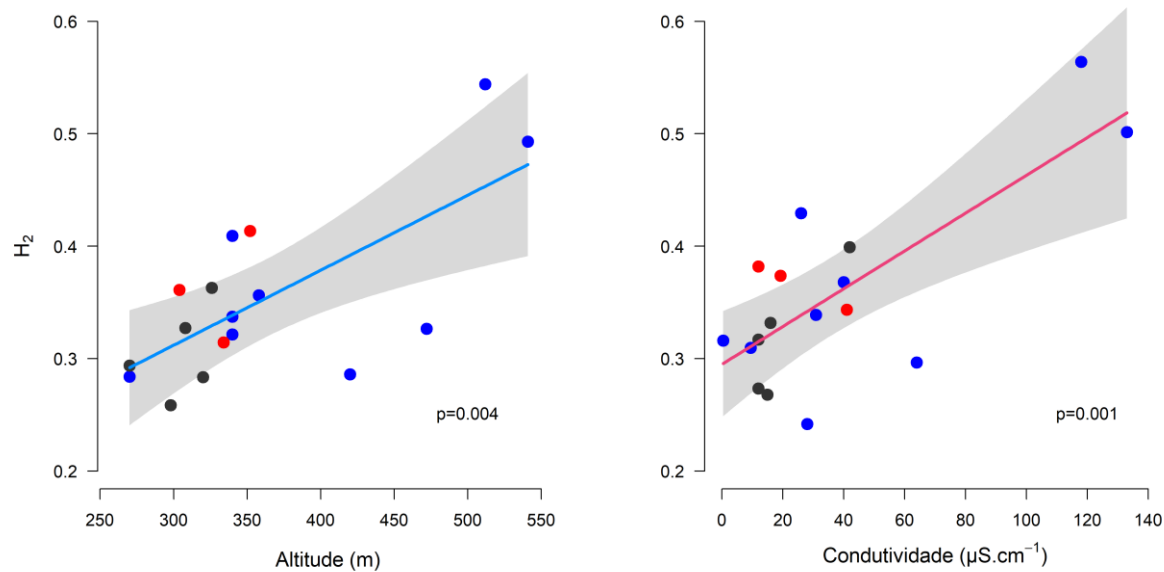


Figura 8. Diagrama de dispersão da especialização complementar em função da altitude e condutividade elétrica da água das subpopulações de *P. stramineus* em riachos das sub-bacias dos rios Ivinhema, Amambai e Iguatemi, Alto Rio Paraná. Pontos em azul: sub-bacia do rio Ivinhema. Pontos em preto: sub-bacia do rio Iguatemi. Pontos em vermelho: sub-bacia do rio Amambai.

## Discussão

Nossa hipótese de que trechos localizados em porções inferiores e com maior aporte de nutrientes contribuiria para uma rede de interação mais complexa foi confirmada. De acordo com a teoria do rio contínuo (Vannote et al. 1980) a diversidade de espécies tende a aumentar nas porções inferiores da bacia hidrográfica, que devem possuir maior produtividade primária, pela menor cobertura exercida pela vegetação marginal sobre os riachos e maior complexidade dos habitats. Neste sentido, a maior diversidade de presas disponíveis devem gerar maior complexidade das redes tróficas nas porções inferiores da bacia.

Riachos são ambientes dinâmicos dotados de alta heterogeneidade de habitats (Esteves & Aranha 1999, Barili et al. 2011) em virtude de fatores como integridade da vegetação ripária (Gowns et al. 2003, Ferreira & Casatti 2006), declividade (Winemiller et al. 2008) e características físico-químicas (Matthews 1998), que interferem diretamente nas comunidades aquáticas ao longo do corpo aquático (Kaufmann & Pinheiro 2009).

Na direção montante à jusante, a importância de recursos alóctones tende a reduzir e a importância de recursos autóctones se elevar em trechos mais próximos da foz (Vannote et al. 1980, Silva 2013, Godoy & Lima-Júnior 2022). Assim, espécies de peixes que possuem dietas baseadas em itens alóctones encontram melhores condições alimentares em trechos de cabeceira (Wolff et al. 2013), entretanto, aquelas com preferências por itens autóctones, devem encontrar melhores condições nas porções inferiores da bacia (Wolff et al. 2013). *Piabarchus stramineus* é uma espécie geralmente classificada como insetívora (Casatti et al. 2003, Brandão-Gonçalves et al. 2009, Lampert et al. 2022), conclusão corroborada pelo nosso estudo, uma vez que insetos representaram 64,70% da dieta.

A diferença na dieta ao longo do gradiente de comprimento foi o principal preditor das mudanças na composição da dieta, seguida da diferenciação entre as sub-bacias analisadas. O efeito da ontogenia sobre a composição da dieta já é conhecido, uma vez que se correlaciona com mudanças no tamanho da boca, distribuição espacial e necessidades fisiológicas (Abelha et al. 2001, Sánchez-Hernández et al. 2012); no entanto, as diferenças espaciais podem estar associadas as diferenças nas características ambientais entre as bacias (hidrológicas e limnológicas), como também da integridade da vegetação ripária ao longo dos diferentes trechos de riachos analisados, podendo assim, modificar a disponibilidade de presas (Esteves et al. 2021).

O papel da disponibilidade de nutrientes sobre a diversidade de invertebrados aquáticos já é registrado na literatura (e.g. Richardson & Béraud 2014, Siegloch et al. 2016). Neste sentido, a influência significativa da condutividade sobre a conectância, modularidade e especialização complementar deve ser resultado da maior diversidade de presas disponíveis, afetando consequentemente a complexidade das interações tróficas de *P. stramineus* nos trechos do estudo.

Tanto a modularidade quanto a especialização complementar apresentaram baixos valores no presente estudo. Para a modularidade, seus baixos valores ( $0,28 \pm 0,05$ ) indicam que as subpopulações, de maneira geral, não apresentaram formação de subgrupos, ou seja, indivíduos com dietas distintas dos demais, muito provavelmente por conta da alta presença de itens comuns na dieta (e.g. insetos alóctones e autóctones), o que inviabiliza a presença de indivíduos da mesma subpopulação com uma dieta distinta dos demais (Rosa 2021).

Para a especialização complementar, a grande maioria dos trechos contém resultados significativos (94,1%), ainda que sejam relativamente baixos ( $0,37 \pm 0,1$ ), mas apenas 17,6% dos trechos amostrados apresentaram uma especialização complementar intermediária ( $H_2' \geq 0,5$ ). Nesta situação, a presença de indivíduos de diferentes tamanhos poderia influenciar no padrão de forrageamento, tendo em vista que em trechos de cabeceira, a entrada de itens

alóctones é maior do que a presença de itens autóctones (Vannote 1980, Pouilly et al. 2006), não sendo, portanto, seu consumo viável a todos os indivíduos da subpopulação, considerando possíveis limitações morfológicas dos espécimes (Abelha et al. 2001). Entretanto, como mais de 80% dos trechos do estudo apresentaram uma especialização da rede pouco expressiva ( $H_2' < 0,5$ ), podemos dizer que as subpopulações, de modo geral, apresentaram um uso generalista dos recursos ( $H_2'$  próximo de 0 significa uma rede mais generalista), o que já era esperado conforme o resultado da modularidade, tendo em vista que elas são proporcionalmente correlacionadas (Dormann & Strauss 2014).

Assim, a maior conectância constatada em trechos inferiores e a menor modularidade e especialização em porções superiores da bacia hidrográfica, devem ser explicadas pela menor diversidade de presas disponíveis, como predito pela teoria do rio contínuo (Vannote et al. 1980). De forma complementar, riachos de porções superiores da bacia costumam apresentar uma maior instabilidade hidrológica, influenciando na disponibilidade de presas e na habilidade de obtenção das presas por parte dos *P. stramineus*.

Fatores como poluição (Valente et al. 1997, Felipe & Suárez 2010, Cordeiro et al. 2016) e fragmentação vegetal (Hinkel 2003, Fernando & Suárez 2020) podem refletir diretamente nos valores de condutividade aquática, no entanto, nenhum dos trechos amostrados pode ser considerado poluído. Além disso, as propriedades geoquímicas e climáticas dos ambientes também são capazes de influenciar nos padrões de condutividade elétrica da água (Esteves 2011). Assim, ainda que não devam existir grandes diferenças climáticas entre as sub-bacias analisadas, existe diferença nos tipos de solos, com a bacia do rio Iguatemi apresentando um solo mais arenoso (Batista-Silva et al. 2018), o que afeta uma série de variáveis químicas da água. Desta forma, qualquer alteração nas características físico-químicas do corpo aquático, pode ser refletida na comunidade aquática, sobretudo nos invertebrados aquáticos, já que estes apresentam grande variabilidade de respostas frente às mudanças no ambiente (Adu & Oyeniya 2019).

Conforme a teoria do forrageamento ótimo (MacArthur & Pianka 1966, Stephens & Krebs 1986), o predador quando presente em um ambiente com elevada disponibilidade de recursos, opta por presas preferidas ou de alto teor energético, mas à medida que sua abundância decai, adicionam outros tipos de recursos na dieta, alargando assim, seu nicho alimentar (MacArthur & Pianka 1966, Araújo et al. 2011).

Considerando que a posição trófica dos organismos é fortemente influenciada por fatores bióticos e abióticos (Eloranta et al. 2015, Sánchez-Hernández & Amundsen 2018), e que normalmente aumenta ao longo do desenvolvimento dos indivíduos (Sánchez-Hernández et al. 2017), a baixa variação da posição trófica em nossos resultados pode estar relacionado ao fato de que nem sempre a composição alimentar se reflete no nível trófico dos itens predados (Schriever & Williams 2013), uma vez que os itens consumidos pelos espécimes do estudo pertenciam ao mesmo nível, e mesmo havendo peixes com diferentes classes de tamanho no estudo, ainda assim mantiveram o hábito insetívoro.

Apesar de muitos modelos populacionais considerarem os indivíduos de uma população como sendo iguais (Bolnick et al. 2003, Dall et al. 2012), variações entre coespecíficos já haviam sido relatados por Darwin em 1859 (Wolf & Weissing 2012, Manna & Rezende 2021). Sendo assim, podemos dizer que dentro de uma espécie insetívora, é comum a presença de indivíduos especialistas em resposta à diversos fatores (e.g. morfológicos, disponibilidade de recursos), que podem auxiliar na estabilidade das populações ao reduzir o risco de extinção em decorrência da coexistência entre indivíduos da mesma espécie e entre os demais organismos da comunidade (Bolnick & Ballare 2020).



Desta forma, diante dos resultados obtidos, concluímos que a espécie apresenta uma dieta predominantemente insetívora e que ocupa, de forma geral, o terceiro nível trófico (consumidor secundário). Podemos também ressaltar que a variação intraespecífica encontrada para a espécie é uma característica decorrente da plasticidade dos peixes de riachos neotropicais, que apresentam flexibilidade no uso de recursos alimentares mediante mudanças que as diferentes porções dos riachos podem apresentar, como também em função de processos ontogenéticos. Assim, podemos considerar que o emprego das redes tróficas a nível de população, com base nas características dos habitats estudados, contribuiu positivamente para o avanço do conhecimento de processos que ocorrem nas populações de *P. stramineus*.

## Literatura citada

- Abelha MCF, Agostinho AA & Goulart E. 2001. Plasticidade trófica em peixes de água doce. *Acta Scientiarum*, Maringá, 23: 425-434.
- Adu BW & Oyeniya EA. 2019. Water quality parameters and aquatic insect diversity in Aahoo stream, southwestern Nigeria. *The Journal of Basic and Applied Zoology*, 80: 1-9.
- Albert JS, Tagliacollo VA & Dagosta F. 2020. Diversification of neotropical freshwater fishes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 51: 27-53.
- Albrecht MP, Da Silva Reis A, Neres-Lima V & Zandonà E. 2021. Isótopos estáveis e outras ferramentas em estudos tróficos de peixes em riachos tropicais. *Oecologia Australis*, 25: 283-300.
- Amundsen PA & Sánchez-Hernández J. 2019. Feeding studies take guts—critical review and recommendations of methods for stomach contents analysis in fish. *Journal of Fish Biology*, 95: 1364-1373.
- Araújo AC, Martín González AM, Sandel B, Maruyama PK, Fischer E, Vizentin-Bugoni J, ... & Svenning JC. 2018. Spatial distance and climate determine modularity in a cross-biomes plant–hummingbird interaction network in Brazil. *Journal of Biogeography*, 45: 1846-1858.
- Araújo JM, Correa SB, Penha J, Anderson J & Traveset A. 2021. Implications of overfishing of frugivorous fishes for cryptic function loss in a Neotropical floodplain. *Journal of Applied Ecology*, 58: 1499-1510.
- Araújo MS, Martins EG, Cruz LD, Fernandes FR, Linhares AX, Reis SF & Guimarães PR Jr. 2010. Nested diets: a novel pattern of individual-level resource use. *Oikos*, 119: 81-88.
- Araújo MS, Bolnick DI & Layman CA. 2011. The ecological causes of individual specialisation. *Ecology Letters*, 14: 948-958.
- Baker R, Buckland A & Sheaves M. 2013. Fish gut content analysis: robust measures of diet composition. *Fish and Fisheries*, 15: 170-177.
- Barili E, Agostinho AA, Gomes LC & Latini JD. 2011. The coexistence of fish species in stream: relationships between assemblage attributes and trophic and environmental variables. *Environmental Biology of Fish*, 92: 41-52.
- Bascompte J, Jordano P, Melián CJ & Olesen JM. 2003. The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100: 9383-9387.
- Batista-Silva VF, Frota A, Kashiwaqui EAL, Abelha MCF, Bailly D, Gubiani ÉA & da Graça WJ. 2018. Ichthyofauna from three streams of the lower Iguatemi River in the upper Paraná river basin, Brazil. *Check list*, 14: 363-378.
- Behn KE & Baxter CV. 2019. The trophic ecology of a desert river fish assemblage: influence of season and hydrologic variability. *Ecosphere*, 10: 1.
- Bland S, Valdovinos FS, Hutchings JA & Kuperinen A. 2019. The role of fish life histories in allometrically scaled food-web dynamics. *Ecology and Evolution*, 9: 3651-3660.

- Braga RR, Bornatowski H & Vitule JRS. 2012. Feeding ecology of fishes: an overview of worldwide publications. *Rev Fish Biol Fisheries* 22: 915-929.
- Brandão-Gonçalves L, Lima-Junior E & Suarez YR. 2009. Hábitos alimentares de *Bryconamericus stramineus* Eigenmann, 1908 (Characidae), em diferentes riachos da sub-bacia do Rio Guiraí, Mato Grosso do Sul, Brasil. *Biota Neotropica*, 9: 135-143.
- Bolnick DI, Svanbäck R, Fordyce JA, Yang LH, Davis JM, Hulsey CD & Forister ML. 2003. The Ecology of Individuals: Incidence and Implications of Individual Specialization. *The American Naturalist*, 161: 1-28.
- Bolnick DI & Ballare KM. 2020. Resource diversity promotes among-individual diet variation, but not genomic diversity, in lake stickleback. *Ecology Letters*, 23: 495-505.
- Brodeur RD, Smith BE, McBride RS, Heintz R & Farley E. 2017. New perspectives on the feeding ecology and trophic dynamics of fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 100: 293-297.
- Casatti L, Mendes HF & Ferreira KM. 2003. Aquatic macrophytes as feeding site for small fishes in the Rosana Reservoir, Paranapanema River, Southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 63: 213-222.
- Cordeiro GG, Guedes NDM, Kisaka TB & Nardoto GB. 2016. Avaliação rápida da integridade ecológica em riachos urbanos na bacia do rio Corumbá no Centro-Oeste do Brasil. *Revista Ambiente & Água*, 11: 702-710.
- Correa SB, Arujo JK, Penha J, Nunes Da Cunha C, Bobier KE & Anderson JT. 2016. Stability and generalization in seed dispersal networks: a case study of frugivorous fish in Neotropical wetlands. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283: 20161267.
- Cunha AF, Wolff LL & Hahn NS. 2018. Seasonal changes at population and individual levels in the diet of juvenile catfish in a Neotropical floodplain. *Journal of Freshwater Ecology*, 33: 273-284.
- Dall SR, Bell AM, Bolnick DI & Ratnieks FL. 2012. An evolutionary ecology of individual differences. *Ecol Lett*, 15: 1189-1198.
- Dalsgaard B, Trøjelsgaard K, Martín González AM, Nogués-Bravo D, Ollerton J, Petanidou T, Sandel B, Schleuning M, Wang Z, Rahbek C, Sutherland WJ, Svenning JC & Olesen JM. 2013. Historical climate-change influences modularity and nestedness of pollination networks. *Ecography*, 36: 1331-1340.
- Dalsgaard B, Maruyama PK, Sonne J, Hansen K, Zanata TB, Abrahamczyk S, ... & Martin Gonzalez AM. 2021. The influence of biogeographical and evolutionary histories on morphological trait-matching and resource specialization in mutualistic hummingbird-plant networks. *Functional Ecology*, 35: 1120-1133.
- Dias MS, Cassemiro FAS, Bailly D, Ribeiro LS, Cossignani EF, Graça WJ, Frota A & Vilara GT. 2021. Macroecologia de peixes de riachos brasileiros. *Oecologia Australis*, 25: 512-530.
- Dormann CF & Strauss R. 2014. A method for detecting modules in quantitative bipartite networks. *Methods in Ecology and Evolution*, 5: 90-98.
- Durán AA, Saldaña-Vázquez RA, Gracioli G & Peinado LC. 2018. Specialization and modularity of a bat fly antagonistic ecological network in a dry tropical forest in northern Colombia. *Acta Chiro*, 20: 503-510.
- Eloranta AP, Kahilainen KK, Amundsen PA, Knudsen R, Harrod C & Jones RI. 2015. Lake size and fish diversity determine resource use and trophic position of a top predator in high-latitude lakes. *Ecology and Evolution*, 5: 1664-1675.
- Esteves FA. 2011. *Fundamentos de Limnologia*. (3ª Ed). Interciência, Rio de Janeiro, 826 pp.
- Esteves KE & Aranha JMR. 1999. Ecologia trófica de peixes de riachos. *Oecologia Brasiliensis*, 6: 157-182.

- Esteves KE, Aranha JMR & Albrecht MP. 2021. Ecologia trófica de peixes de riacho: uma releitura 20 anos depois. *Oecologia Australis*, 25: 266-282.
- Felipe TRA & Suárez YR. 2010. Caracterização e influência dos fatores ambientais nas assembleias de peixes de riachos em duas microbacias urbanas, Alto Rio Paraná. *Biota Neotropica*, 10: 143-151.
- Fernando AME & Suárez YR. 2020. Resource use by omnivorous fish: Effects of biotic and abiotic factors on key ecological aspects of individuals. *Ecology of Freshwater Fish*, 30: 222-233.
- Ferreira CP & Casatti L. 2006. Influência da estrutura do hábitat sobre a ictiofauna de um riacho em uma microbacia de pastagem São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23: 642-651.
- Fricke R, Eschmeyer WN & Van Der Laan R. 2022. Eschmeyer's Catalog of Fishes: Genera, Species, References. Disponível em: <http://researcharc.hive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Acesso em 23 de junho de 2022.
- Gambarotto BL. 2017. Redes de interação trófica de peixes em riachos expostos a diferentes pressões ambientais. Dissertação de Mestrado em Engenharia Ambiental. Universidade Tecnológica Federal do Paraná, 59 pp.
- Godoy HC & Lima-Junior SE. 2022. Distribuição espacial da ictiofauna e sua relação com as características ambientais na microbacia do córrego tarumã (Alto Rio Paraná, Brasil). *Oecologia Australis*, 26: 7-18.
- Gómez JM, Perfectti F & Jordano P. 2011. The Functional Consequences of Mutualistic Network Architecture. *PLoS One*, 6: e16143.
- Growns I, Gehrke PC, Astles KL & Pollard DA. 2003. A comparison of fish assemblages associated with different riparian vegetation types in the Hawkesbury–Nepean River system. *Fisheries Management and Ecology*, 10: 209-220.
- Guedes APP & Araújo FG. 2008. Trophic resource partitioning among five flatfish species (Actinopterygii, Pleuronectiformes) in a tropical bay in south-eastern Brazil. *Journal of Fish Biology*, 72: 1035-1054.
- Guimerà R & Nunes Amaral LA. 2005. Functional cartography of complex metabolic networks. *Nature*, 433: 895-900.
- Hellawell JM & Abel RA. 1971. Rapid volumetric method for the analysis of the food of fishes. *Journal of Fish Biology*, 3: 29-37.
- Hinkel R. 2003. Vegetação ripária: funções e ecologia. *Seminário de Hidrologia Florestal: Zonas ripárias*, 1: 40-48.
- Hothorn T, Hornik K & Zeileis A. 2015. ctree: Conditional inference trees. *The comprehensive R archive network*, 8: 1-34.
- Hynes HBN. 1950. The food of fresh-water sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*), with a review of methods used in studies of the food of fishes. *The Journal of Animal Ecology*, 19: 36-58.
- Hyslop EJ. 1980. Stomach contents analysis – a review of methods and their application. *Journal of fish biology*, 17: 411-429.
- Ings TC, Montoya JM, Bascompte J, Blüthgen N, Brown L, Dormann CF, Edwards F, Figueroa D, Jacob U, Jones JI, Lauridsen RB, Ledger ME, Lewis HM, Olesen JM, Van Veen FJF, Warren PH & Woodward G. 2009. Review: Ecological Networks: Beyond Food Webs. *Journal of Animal Ecology*, 78: 253-269.
- Jordano P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *The American Naturalist*, 129: 657-677.

- Kaufmann V & Pinheiro A. 2009. Relações entre diversidade íctia e fatores hidrodinâmicos de um riacho na bacia do rio Uruguai. *Biota Neotropica*, 9: 47-53.
- Kawakami E & Vazzoler G. 1980. Método gráfico e estimativa de índice alimentar aplicado no estudo de alimentação de peixes. *Boletim do Instituto oceanográfico*, 29: 205-207.
- Lampert VR, Dias TS, Tondato-Carvalho KK & Fialho CB. 2022. The effects of season and ontogeny in the diet of *Piabarchus stramineus* (Eigenmann 1908)(Characidae: Stevardiinae) from southern Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 34.
- Lindeman RL. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23: 399-417.
- Lowe-McConnell RH. 1999. Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais. São Paulo: EDUSP, 534 pp.
- MacArthur RH & Pianka ER. 1966. On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*, 100: 603-609.
- Manna LR & Rezende CF. 2021. Variação intraespecífica em peixes de riacho com ênfase na ecologia trófica. *Oecologia Australis*, 25: 301-322.
- Maruyama PK, Vizentin-Bugoni J, Sonne J, Martin Gonzalez AM, Schleuning M, Araujo AC., ... & Dalsgaard, B. 2016. The integration of alien plants in mutualistic plant–hummingbird networks across the Americas: the importance of species traits and insularity. *Diversity and Distributions*, 22: 672-681.
- Matthews WJ. 1998. Patterns in freshwater fish ecology. Chapman and Hall. New York, Norwell, 756 pp.
- Neutel AM & Thorne MA. 2016. Linking saturation, stability and sustainability in food webs with observed equilibrium structure. *Theoretical Ecology*, 9: 73-81.
- Neves MP, kratina P, Delariva RL, Jones JI & Fialho CB. 2021. Seasonal feeding plasticity can facilitate coexistence of dominant omnivores in Neotropical streams. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 31: 417-432.
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O’Hara RB, ... & Oksanen MJ. 2013. Package ‘vegan’. *Community ecology package*, version, 2: 1-295.
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O’Hara RB, ... & Wagner H. 2016. *Vegan: community ecology package*. R package 2.0.3.
- Olesen JM, Dupont YL, O’Gorman E, Ings TC, Layer K, Melian Penate CJ, Trøjelsgaard K, Pichler DE, Rasmussen C & Woodward G. 2010. From Broadstone to Zackenberg. In: Woodward, Guy (ed.) *Ecological Networks*. *Advances in Ecological Research*, 42: 1-69.
- Patefield WM. 1981. Algorithm AS 159: an efficient method of generating random  $R \times C$  tables with given row and column totals. *Journal of the Royal Statistical Society. Series C (Applied Statistics)*, 30: 91-97.
- Pellissier L, Albouy C, Bascompte J, Farwig N, Graham C, Loreau M, Maglianesi MA, Melián CJ, Pitteloud C, Roslin T, Rohr R, Saavedra S, Thuiller W, Woodward G, Zimmermann NE & Gravel D. 2018. Comparing species interaction networks along environmental gradients. *Biological Reviews*, 93: 785-800.
- Persson L, Diehl S, Eklöv P & Chirstensen B. 1997. Flexibility in fish behaviour: consequences at the population and community levels. *Behaviour ecology of teleost fishes*. Oxford University Press, pp. 316-343.
- Poff NL, Allan JD, Bain MB, Karr JR, Prestegard KL, Richter BD, Sparks RE & Stromberg JC. 1997. The Natural Flow Regime. *BioScience*, 47: 769-784.
- Pompanon F, Deagle BE, Symondson WO, Brown DS, Jarman SN & Taberlet P. 2012. Who is eating what: diet assessment using next generation sequencing. *Molecular ecology*, 21: 1931-1950.

- Pouilly M, Barrera S & Rosales C. 2006. Changes of taxonomic and trophic structure of fish assemblages along an environmental gradient in the Upper Beni watershed (Bolivia). *Journal of Fish Biology* 68: 137-156.
- R Core Team. 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Reis RE, Albert JS, Di Dario F, Mincarone MM, Petry P & Rocha LA. 2016. Fish biodiversity and conservation in South America. *Journal of fish biology*, 89: 12-47.
- Rezende CF, Caramaschi EMP & Mazzoni R. 2008. Fluxo de energia em comunidades aquáticas, com ênfase em ecossistemas lóticos. *Oecologia Brasiliensis*, 12: 626-639.
- Richardson JS & Béraud S. 2014. Effects of riparian forest harvest on streams: a meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 51: 1712-1721.
- Rosa RR. 2021. Ecologia trófica de larvas de peixes neotropicais: interações intra e interespecíficas e relação predador-presa. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais, 66 pp.
- Sánchez-Hernández J, Servia MJ, Vieira-Lanero R & Cobo F. 2012. Ontogenetic dietary shifts in a predatory freshwater fish species: The brown trout as an example of a dynamic fish species. In H. Turker (Ed.), *New advances and contributions to fish biology*, pp. 271-298.
- Sánchez-Hernández J, Eloranta AP, Finstad AG & Amundsen PA. 2017. Community structure affects trophic ontogeny in a predatory fish. *Ecology and Evolution*, 7: 358-367.
- Sánchez-Hernández J & Amundsen PA. 2018. Ecosystem type shapes trophic position and omnivory in fishes. *Fish and Fisheries*, 19: 1003-1015.
- Schriever TA & Williams DD. 2013. Ontogenetic and individual diet variation in amphibian larvae across an environmental gradient. *Freshwater Biology*, 58: 223-236.
- Siegloch AE, Schmitt R, Spies M, Petrucio M & Hernández MIM. 2016. Effects of small changes in riparian forest complexity on aquatic insect bioindicators in Brazilian subtropical streams. *Marine and Freshwater Research*, 68: 519-527.
- Silva MRD. 2013. Importância da origem dos recursos alimentares e estrutura trófica da ictiofauna de riachos rurais: uma abordagem longitudinal. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais, 69 pp.
- Stephens DW & Krebs JR. 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton, 247 pp.
- Suárez YR & Petrere Júnior, M. 2006. Gradientes de diversidade nas comunidades de peixes da bacia do rio Iguatemi, Mato Grosso do Sul, Brasil. *Iheringia. Série Zoologia*, 96: 197-204.
- Sui H, Xue Y, Li Y, Xu B, Zhang C & Ren Y. 2021. Feeding ecology of Japanese Spanish mackerel (*Scomberomorus niphonius*) along the eastern coastal waters of China. *Acta Oceanologica Sinica*, 40: 98-107.
- Svanbäck R, Quevedo A, Olsson J & Eklöv J. 2015. Individuals in food webs: the relationships between trophic position, omnivory and among-individual diet variation. *Oecologia*. 178: 103-114.
- Tylianakis JM & Morris RJ. 2017. Ecological networks across environmental gradients. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48: 25-48.
- Ulrich W & Almeida-Neto M. 2012. On the meanings of nestedness: back to the basics. *Ecography*, 35: 865-871.
- Valente JPS, Padilha PM & Silva AMMD. 1997. Contribuição da cidade de Botucatu-SP com nutrientes (fósforo e nitrogênio) na eutrofização da represa de Barra Bonita. *Eclética Química*, 22: 31-48.

- Vander Zanden MJ, Cabana G & Rasmussen JB. 1997. Comparing trophic position of freshwater fish calculated using stable nitrogen isotope ratios ( $\delta^{15}\text{N}$ ) and literature dietary data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54: 1142-1158.
- Vannote RL, Minshall GW, Cummins KW, Sedell JR & Cushing CE. 1980. The river continuum concept. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 37: 130-137.
- Vázquez PD, Chacoff NP & Cagnolo L. 2009. Evaluating multiple determinants of the structure of plant–animal mutualistic networks. *Ecology*, 90: 2039-2046.
- Vizentin-Bugoni J, Tarwater CE, Foster JT, Drake DR, Gleditsch JM, Hruska AM, Patrick Kelley J & Sperry JH. 2019. Structure, spatial dynamics, and stability of novel seed dispersal mutualistic networks in Hawai‘i. *Science*, 364: 78-82.
- Winemiller KO & Kelso-Winemiller LC. 2003. Food habits of tilapiine cichlids of the Upper Zambezi River and floodplain during the descending phase of the hydrologic cycle. *Journal of fish Biology*, 63: 120-128.
- Winemiller KO, Agostinho AA & Caramaschi EP. 2008. Fish ecology in tropical streams. In: *Tropical stream ecology*. Academic Press, pp. 107-146.
- Wolff LL, Carniatto N & Hahn NS. 2013. Longitudinal use of feeding resources and distribution of fish trophic guilds in a coastal Atlantic stream, southern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 11: 375-386.
- Wolf M & Weissing FJ. 2012. Personalidades animais: consequências para a ecologia e evolução. *Tendências em ecologia e evolução*, 27: 452-461.
- Zaret TM & Rand AS. 1971. Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. *Ecology*, 52, 336-342.
- Zhang J, Ding Q & Huang J. 2016. Spaa: SPecies Association Analysis. R package version 0.2.2, 2: 1-32.