



**UNIVERSIDADE FEDERAL DA FRONTEIRA SUL**  
**CAMPUS CERRO LARGO**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AMBIENTE E TECNOLOGIAS**  
**SUSTENTÁVEIS**

**RODRIGO BASTIAN**

**PARTIÇÃO DE RECURSOS ALIMENTARES DE PEIXES DURANTE**  
**EVENTO CLIMÁTICO EXTREMO**

**CERRO LARGO**

**2023**

**RODRIGO BASTIAN**

**PARTIÇÃO DE RECURSOS ALIMENTARES DE PEIXES DURANTE  
EVENTO CLIMÁTICO EXTREMO**

Dissertação de Mestrado, apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ambiente e Tecnologias Sustentáveis da Universidade Federal da Fronteira Sul, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Ambiente e Tecnologias Sustentáveis.

Linha de Pesquisa: Qualidade Ambiental

Orientador: Prof<sup>o</sup> Dra. Iara Denise Endruweit Battisti

Co-orientador: Prof<sup>o</sup> Dr. Rodrigo Fernandes

**CERRO LARGO**

**2023**

## Bibliotecas da Universidade Federal da Fronteira Sul - UFFS

Bastian, Rodrigo

PARTIÇÃO DE RECURSOS ALIMENTARES DE PEIXES DURANTE  
EVENTO CLIMÁTICO EXTREMO / Rodrigo Bastian. -- 2023.

41 f.:il.

Orientadora: Dra. Iara Denise Endruweit Battisti

Co-orientador: Dr. Rodrigo Fernandes

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal da  
Fronteira Sul, Programa de Pós-Graduação em Ambiente e  
Tecnologias Sustentáveis, Cerro Largo,RS, 2023.

I. Battisti, Iara Denise Endruweit, orient. II.  
Fernandes, Rodrigo, co-orient. III. Universidade Federal  
da Fronteira Sul. IV. Título.

**RODRIGO BASTIAN**

**PARTIÇÃO DE RECURSOS ALIMENTARES DE PEIXES DURANTE  
EVENTO CLIMÁTICO EXTREMO**

Dissertação de Mestrado, apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ambiente e Tecnologias Sustentáveis da Universidade Federal da Fronteira Sul, *campus* Cerro Largo, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Ambiente e Tecnologias Sustentáveis.

Linha de Pesquisa: Qualidade Ambiental

Orientador: Prof<sup>o</sup> Dra. Iara Denise Endruweit Battisti

Esta Dissertação foi defendida e aprovada pela banca em: 23/10/2023

**BANCA EXAMINADORA**

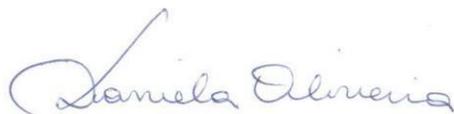
Documento assinado digitalmente goubn IARA  
DENISE ENDRUWEIT BATTISTI  
Data: 19/12/2023 10:01 :55-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

---

Prof. Dra. Iara Denise Endruweit Battisti - UFFS



Prof. Dra. Laísa Wociechoski Cavalheiro - UFRGS



---

Prof. Dra. Daniela Oliveira de Lima - UFFS

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço primeiramente ao Poder Superior, por me iluminar e proteger.

À Universidade Federal da Fronteira Sul (UFFS) e aos professores do programa de pós-graduação Ambiente e Tecnologias Sustentáveis por possibilitar um ensino de qualidade. À CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) pelo fornecimento da bolsa de estudo.

Agradeço ao meu orientador, professor David Augusto Reynalte-Tataje, por todo o conhecimento compartilhado, ensinamentos, e orientações para a realização desse trabalho. Pela paciência e compreensão nos momentos difíceis e também por ser acima de um grande professor/orientador um grande amigo.

A minha família, pai Valenci e mãe Maristela, obrigada por todo carinho e apoio, ao meu irmão Eduardo, por sempre acreditar e me dar apoio, força, ombro amigo e amor incondicional.

Aos colegas de mestrado e amigos Lucas, Marthoni, Rosalva, Virian, pelas ajudas em campo. Sem vocês a execução desse trabalho seria inviável. Agradeço ainda de forma especial ao Marthoni pela ajuda na elaboração do mapa. Ainda, aos demais colegas peixólogos do laboratório 108.

Ao seu Dirceu Renato Starck, que nos acolheu nas coletas da Foz do Rio Ibicuí, com grande carinho, amizade, humildade e além disso nos passou vários conhecimentos sobre a região.

Aos Técnicos de Laboratório pela disponibilidade e separação de equipamentos. Vigilantes da Universidade Federal da Fronteira Sul por toda disponibilidade quando necessário o acesso aos laboratórios fora dos horários de expediente.

## RESUMO

Determinar o uso do nicho alimentar entre as espécies que coexistem num mesmo ambiente em condições climáticas extremas é fundamental para entender quais serão as respostas que os consumidores irão realizar para ajustar seu comportamento de forrageamento. No presente estudo pesquisamos como a dieta dos pequenos caracídeos que habitam o Médio rio Uruguai, morfologicamente parecidos, responde as condições de uma seca severa produto do Fenômeno La Niña. Nós testamos a teoria do forrageamento ideal, estimando mudanças na amplitude da dieta e na sobreposição de nicho entre as espécies. Para isso, o presente estudo utilizou 2.711 indivíduos pertencentes à seis espécies de caracídeos de pequeno porte. A região inferior do rio Ibicuí, trecho estudado no presente trabalho, se caracteriza por ser uma região de planície onde podem ser encontrados junto com a calha principal lótica alguns ambientes lênticos como lagoas. Esse trecho foi separado em dois sítios amostrais, onde as coletas foram realizadas entre esses biótopos: rio principal e lagoa. As amostragens foram realizadas mensalmente ao longo de todo o ano de 2020, totalizando 12 meses de amostragem. Para as coletas foi utilizado como aparelho de pesca uma rede de arrasto. A maior parte dos caracídeos de pequeno porte foram capturados no biótopo lagoa. A análise dos estômagos indicou que a dieta das espécies foi bem diversificada, atingindo 36 itens alimentares e que as espécies se alimentaram principalmente de itens autóctones. Apesar de diversificada, o maior volume da dieta consumida esteve concentrado em poucos itens alimentares autóctones com destaque para as algas filamentosas e os microcrustáceos. O consumo de organismos alóctones embora presente, diminuiu bastante nas últimas estações do ano. Estas condições foram verificadas tanto nos peixes capturados no biótopo lagoa quanto no biótopo rio. Nossas descobertas avançam no conhecimento de como peixes morfologicamente parecidos respondem às condições severas de seca prolongada. Descobertas deste estudo (tais como alta sobreposição alimentar entre espécies simpátricas e dieta composta principalmente por poucos itens) podem ser úteis para prever como os peixes da bacia do rio Uruguai irão responder às condições climáticas extremas que podem ser mais comuns no futuro.

Palavras-chave: Characídeos, Dieta, Fenômeno La Niña, Mudanças climáticas, Sobreposição alimentar

## ABSTRACT

Determining the use of the food niche among species that coexist in the same environment under extreme climatic conditions is essential to understand what responses consumers will make to adjust their foraging behavior. In the present study we investigated how the diet of small characids that inhabit the Middle Uruguay River and which are morphologically very similar behave in conditions of severe drought resulting from the La Niña Phenomenon. We tested the theory of optimal foraging by estimating changes in diet breadth and niche overlap between species. For this, the present study used 2.711 individuals belonging to 6 species of small characids. The lower region of the Ibicuí River, the stretch studied in the present work, is characterized by being a plain region where some lentic environments such as lagoons can be found along with the main lotic channel. This stretch was separated into two sampling sites, where collections were carried out between these biotopes: main river and lagoon. Sampling was carried out monthly in 2020, totaling 12 months of sampling. For collection, a trawl net was used as a fishing device. Most of the small characids were captured in the lagoon biotope. The analysis of the stomachs indicated that the species' diet was very diverse, reaching 36 food items and that the species fed mainly on autochthonous items. Despite being diverse, the largest volume of the diet consumed was concentrated in a few autochthonous food items, with emphasis on filamentous algae and microcrustaceans. The presence of allochthonous organisms, although present, has decreased significantly in the last seasons of the year. These conditions were observed in both fish captured in the lagoon biotope and in the river biotope. Our findings advance knowledge of how morphologically similar fish respond to severe conditions of prolonged drought. Findings from this study (such as high dietary overlap between sympatric species and a diet consisting mainly of a few items) may be useful in predicting how Uruguay River basin fish will respond to extreme weather conditions that may be more common in the future.

Keywords: Characidae, Diet, La Niña Phenomenon, Climate change, Dietary overlap

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Localização da área de estudo e dos sítios de amostragem nos biótopos rio e lagoa no rio Ibicuí, Médio rio Uruguai, Brasil. ....18
- Figura 2.** Número de indivíduos com estômagos abertos por espécie por biótopo. Os exemplares foram capturados no rio Ibicuí, Médio rio Uruguai, Brasil no ano de 2020. AAN= *Aphiocharax anisitsi*; ALA= *Astyanax lacustris*; OPE= *Odontostilbe pequirá*; PST= *Piabarchus stramineus*; PRU= *Psalidodon rutilus* e SCA= *Serrapinnus calliurus*..... 23
- Figura 3.** Proporção dos principais itens alimentares encontrados nos estômagos de seis caracídeos de pequeno porte no rio Ibicuí nas quatro estações do ano de 2020. Códigos dos itens alimentares: AL = Alóctone; AU= Auctóctone. .... 25
- Figura 4.** Variação na amplitude da dieta de seis espécies de caracídeos de pequeno porte ao longo das quatro estações do ano de 2020. A amplitude da dieta foi avaliada usando o PERMDISP. Os pontos inferiores e superiores da barra representam o 25° e 75° quartis, respectivamente. A barra horizontal transversal mais escura dentro da caixa representa a mediana. Os círculos representam os outliers. Os códigos das espécies são: AAN= *Aphiocharax anisitsi*, ALA= *Astyanax lacustris*, OPE= *Odontostilbe pequirá*, PRU= *Psalidodon rutilus*, PST= *Piabarchus stramineus* e SCA= *Serrapinnus calliurus*. Os códigos das estações são: 1=Verão, 2=Outono, 3=Inverno e 4=Primavera.....26
- Figura 5.** Variação da amplitude média da dieta de seis caracídeos de pequeno porte nas quatro estações do ano de 2020. Os pontos inferiores e superiores da barra representam o 25° e 75° quartis, respectivamente. A barra horizontal transversal mais escura dentro da caixa representa a média. Os círculos representam os outliers. Os códigos das estações são: 1=Verão, 2=Outono, 3=Inverno e 4=Primavera. .... 27

## LISTA DE TABELAS

**Tabela 1** Error! Bookmark not defined.

..... 18

**Tabela 2** Error! Bookmark not defined.

..... 22

**Tabela 3.** Valores do volume (mm<sup>3</sup>) dos itens alimentares consumidos pelas espécies de caracídeos de pequeno porte capturados no rio Ibicuí, Médio rio Uruguai, Brasil, no ano de 2020. Números em negrito indicam os itens alimentares mais consumidos pelas espécies. AAN= *Aphiocharax anisitsi*; ALA= *Astyanax lacustris*; OPE= *Odontostilbe pequirá*; PST= *Piabarchus stramineus*; PRU= *Psalidodon rutilus* e SCA= *Serrapinnus calliurus* Error! Bookmark not defined.

..... 24

**Tabela 4.** Índice de sobreposição de Pianka calculado para cada par de espécies com base no volume de cada item capturados nos biótopos rio e lagoa no rio Ibicuí, Brasil, no ano de 2020. A média da sobreposição para cada espécie também é apresentada ( $\bar{X}$ ). Valores em negrito indicam valores altos de sobreposição. AAN= *Aphiocharax anisitsi*, ALA= *Astyanax lacustris*, OPE= *Odontostilbe pequirá*, PRU= *Psalidodon rutilus*, PST= *Piabarchus stramineus* e SCA= *Serrapinnus calliurus*38

## SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO20
2. REFERENCIAL TEÓRICO23
3. MATERIAIS E MÉTODOS27
  - 3.1. Área de estudo27
  - 3.2. Coletas de campo29
  - 3.3. Análise do laboratório29
  - 3.4. Análise dos dados30
    - 3.4.1. Composição da dieta30
    - 3.4.3. Sobreposição do nicho alimentar31
4. RESULTADOS32
  - 4.1. Composição alimentar e variação sazonal33
  - 4.2. Comparação da dieta entre os biótopos lagoa e rio37
5. DISCUSSÃO39
6. CONCLUSÃO43
7. REFERÊNCIAS44

## 1. INTRODUÇÃO

O planeta apresenta cada vez mais os efeitos do aquecimento global. Os peixes, portanto, têm que lidar com os impactos deste fenômeno na disponibilidade de recursos que possibilitem sua sobrevivência e crescimento, mas também com o convívio com outras espécies que estão sendo igualmente impactadas. A forma como os peixes respondem aos eventos climáticos extremos tem implicações não apenas no entendimento de como os organismos conseguem partilhar recursos nestas condições, senão também para prever como estas espécies poderão responder no futuro às mudanças climáticas em grande escala, produto do aquecimento global.

De acordo com as previsões da teoria do forrageamento ótimo, espera-se que os forrageadores tenham dieta mais especializada quando os recursos alimentares favoritos sejam abundantes e que ampliem sua dieta em períodos de escassez de alimentos ou em ambientes onde eles sejam mais restritos (MacArthur e Pianka, 1966; Perry e Pianka, 1997). Em ambientes neotropicais as cheias são a força motora nos ecossistemas aquáticos continentais já que o aumento do nível da água permite a entrada de nutrientes alóctones na calha do rio permitindo desta forma uma entrada significativa de energia do ambiente terrestre para o ambiente aquático. As cheias são tão importantes que servem como gatilho para a reprodução dos peixes (Reynalte-Tataje et al., 2012a) e para aumentar a oferta dos recursos alimentares (Junk et al., 1989; Correa e Winemiller, 2014; Sleen e Rams, 2023). Já que nesse período uma série de organismos invertebrados, material vegetal e outros recursos alimentares de origem alóctone ficam disponíveis para os peixes (Junk et al., 1997). Se por um lado as cheias nos ambientes neotropicais revitalizam o ciclo de vida dos peixes pela entrada de nutrientes, a seca no geral, promove o efeito contrário, redução do ambiente aquático e da entrada de nutrientes, e aumento da predação (Rodriguez e Lewis, 1997; Sleen e Rams, 2023). Assim, as condições ambientais influenciam o comportamento do forrageamento de cada espécie e por consequência na interação entre todas as espécies consumidoras através de mudanças na sobreposição de nichos e do potencial de competição.

A diversidade de peixes de água doce na região Neotropical é uma das maiores do mundo (Birindelli e Sidlauskas, 2018; Albert et al., 2020). O Brasil, com vasta área nesta região, é o país com maior número de espécies (Reis et al., 2016; Albert et al., 2020). A família Characidae, que inclui os lambaris, é a mais diversa entre os peixes neotropicais, com mais de 1.200 espécies, muitas descritas recentemente (Fricke et al., 2021). Essas

espécies de caracídeos de pequeno porte habitam preferencialmente ambientes litorâneos como áreas de remanso, planície e banco de macrófitas, onde encontram abrigo contra predação e condições favoráveis à alimentação. Nestes ambientes eles são abundantes tanto em número de indivíduos quanto em espécies e revelam uma ampla diversidade de hábitos e estratégias alimentares, refletindo a variedade de recursos alimentares autóctones e alóctones disponíveis nesses ambientes (Uieda e Pinto 2011).

É amplamente reconhecido que os peixes neotropicais se caracterizam pela elevada plasticidade trófica (Gerking, 2014; Abelha et al, 2018), apesar disso, o uso dos recursos alimentares está relacionado, além de sua oferta no ambiente, à escolha ativa e à preferência alimentar de cada espécie, conforme seu nicho trófico ou áreas de forrageamento (Winemiller e Jepsen, 1998; Ahrens et al., 2012). Esses mecanismos, juntamente com a disponibilidade de alimento, podem atenuar a sobreposição alimentar, que também pode variar espacial e temporalmente (Zaret e Rand, 1971; Esteves e Galetti, 1995).

Na bacia do rio Uruguai os caracídeos são uma das famílias mais abundantes e dentre eles os pequenos caracídeos são os que apresentam o maior número de espécies e podem ser encontrados em simpatria em todos os ambientes (Reynalte-Tataje et al., 2012; Massaro et al., 2019). Nesta bacia, eles são particularmente abundantes na secção do Médio rio Uruguai onde existem mais de duas dezenas de espécies, muitas delas compartilhando os mesmos biótopos. Estas espécies pertencem principalmente às subfamílias Cheirodontinae, Aphyocharacinae, Characinae, Stethaprionina e Stervardiinae e inclui organismos que normalmente não ultrapassam os 15 cm de comprimento total (Castro et al., 2003) e apresentam morfologia bastante semelhante que as vezes provoca dúvida nas identificações (Malabarba, 2003; Massaro et al., 2019). Os pequenos caracídeos consomem tanto recursos autóctones quanto recursos alóctones com destaque para o consumo de invertebrados e material vegetal (Sabino e Castro, 1990; Gracioli et al., 2003; Correa et al., 2009; Da Silva et al., 2017).

O presente estudo foi realizado em dois biótopos da região inferior do rio Ibicuí, importante tributário que pertence ao Médio rio Uruguai, o biótopo lagoa (área de planície) e o biótopo rio (calha principal do rio Ibicuí). As coletas foram realizadas numa das maiores secas que foi vivenciado na região (ano de 2020), produto dos efeitos do Fenômeno de La Niña. Este fenômeno no sul do Brasil promove a redução no volume de chuvas que por sua vez reduz o nível da água dos rios o que leva a alterações na

hidrodinâmica e na qualidade da água. No ano na qual foi realizado o trabalho não houve nenhuma cheia o que reduziu significativamente a entrada de material alóctone para dentro do Ibicuí.

Neste cenário, investigamos a partilha de recursos alimentares (amplitude de nicho e sobreposição) entre os caracídeos de pequeno porte presentes na região inferior do rio Ibicuí. Em particular, analisamos o comportamento alimentar de cada espécie e a interação entre as espécies de caracídeos às condições de extrema seca apresentada pelo rio nas quatro estações do ano devido ao Fenômeno de La Niña. Nesse sentido, com base no conceito do forrageamento ótimo (MacArthur e Pianka, 1966; Perry e Pianka, 1997), prevemos que os peixes tenham uma maior amplitude alimentar para poder incluir alimentos menos nutritivos, produzindo desta forma uma maior sobreposição de nichos tróficos. Ainda, considerando que as áreas de planície são mais ricas em recursos alimentares do que a calha do rio (Junk et al., 1997; Agostinho et al., 2007), esperamos que o efeito negativo da seca seja mais evidente na alimentação dos peixes que vivem no biótopo rio do que no biótopo lagoa. Para responder estas predições foram planteados três objetivos: (i) Avaliar mudanças interespecíficas, temporais e espaciais na composição da dieta; (ii) Avaliar mudanças temporais e espaciais na amplitude do nicho e (iii) Verificar mudanças temporais e espaciais na sobreposição do nicho alimentar.

## 2. REFERENCIAL TEÓRICO

A região Neotropical abriga uma extraordinária diversidade de peixes (Teixeira et al., 2009; Azevedo, 2010; Albert et al., 2020). Compreendendo cerca de 4.475 espécies válidas, e talvez mais de 1.550 espécies não descritas (Reis 2013). Isto é: estima-se que existam 6.025 espécies e que esse número possa ser superado, superando as 8.000 espécies (Schaefer 1998; Reis 2013). O Brasil, maior país da região Neotropical, tem uma ictiofauna de água doce extremamente diversificada (Eiras et al., 2010), onde podem ser encontradas cerca de 4.035 espécies, representando 31% dos peixes do mundo (Eiras et al., 2011). Na rica diversidade da ictiofauna Brasileira de água doce (Teixeira et al., 2009; Azevedo, 2010) a ordem Characiforme é considerada uma das mais representativas do mundo, e a família Characidae à qual pertencem os lambaris é a maior família entre os peixes dessa ordem (Teixeira et al., 2009; Massaro et al., 2019; Fricke et al., 2021). Nessa região a ictiofauna ocupa uma variedade de habitats desde grandes rios até riachos de pequeno e médio porte, pântanos, lagoas, micro habitats, planícies de inundação, banco de macrófitas, lagos de grande altitude, entre outros (Vari e Malabarba 1998; Reis, 2013). Nesses sistemas fluviais, a diversidade de peixes distribui-se de forma heterogênea através de diferentes gradientes espaço-temporais, incluindo dimensões longitudinais, laterais, altitudinais e sazonais (Humphries et al., 2014).

Na hidrografia da região, o Rio Uruguai é um dos principais afluentes do La Plata, Bacia hidrográfica, que, na América do Sul, compreende o segundo maior sistema de drenagem, atrás apenas do Amazonas (Cappato e Yanosky 2009). O Rio Uruguai tem extensão de 2.200 km (ANA 2016) com área de drenagem de cerca de 365.000 km<sup>2</sup> (Di Persia e Neiff 1986; Albert e Reis 2011). Seus principais afluentes são o Rio Negro, Rio Quaraí, Rio Ibicuí (em estudo) e Rio Ijuí (Carvalho e Reis 2009). A ictiofauna do sistema de drenagem do Rio Uruguai compreende cerca de 275 espécies conhecidas; destes, 78 (28%) são endêmicos (Bertaco et al., 2016). O “conceito rio contínuo” proposto por Vannote et al. (1980) explica o padrão de distribuição da ictiofauna seguindo o gradiente montante-jusante. Esta teoria descreve a estrutura e funções comunidades ao longo dos sistemas fluviais, considerando gradientes de fatores, formados pela rede de drenagem, que incluem entrada de energia, transporte e uso de matéria orgânica por macroinvertebrados funcionais e grupos de alimentação (Vannote et al., 1980). Além disso, esse conceito propõe que a complexidade da comunidade aumenta de montante para jusante, com a alteração na composição de espécies e guildas tróficas sendo

influenciado por gradientes contínuos (Vannote et al., 1980; Pachla et al., 2022). A composição da comunidade de peixes não é homogênea ao longo dos fluxos amostrados, e sua complexidade aumenta a partir da área mais próxima à jusante na bacia do rio Uruguai, assim como a jusante do seu principal tributário Rio Ibicuí (Pachla et al., 2022), segundo o “Conceito de Rio Contínuo”. O conceito de pulso de inundação enfatiza a planície aluvial como a principal fonte de material e energia que alimenta as redes alimentares nos rios da planície aluvial. A inundação da planície de inundação por um pulso de inundação é o catalisador para o transporte de materiais e a produção primária e para o movimento desses materiais e energia da planície de inundação (Thorp e Delong, 1994; Thorp et al., 1998).

A alimentação de uma espécie é a chave para a compreensão de aspectos básicos da sua biologia, como: reprodução, crescimento e adaptação, bem como entender a maneira como explora, utiliza e compartilha os recursos do meio ambiente. Além das mudanças ontogenéticas na dieta de peixes (Lima e Behr 2010) Adicionalmente, propiciam informações úteis sobre as relações tróficas entre os organismos. Alterações na dieta são evidenciadas de acordo com a abundância ou escassez dos recursos alimentares nas diferentes estações anuais. Devido às variações sazonais nos trópicos, como secas e períodos chuvosos os peixes tropicais exibem uma intensa plasticidade trófica em suas dietas (Abelha et al., 2001; Abelha et al., 2006; Montenegro et al., 2011). Dessa forma, O estudo da alimentação natural de peixes e o estabelecimento da estrutura trófica fornecem informações relevantes sobre o funcionamento do ecossistema no qual estão inseridos, permitindo compreender a autoecologia das espécies. O estudo da dieta permite a identificação dos fatores que determinam o padrão de alimentação do peixe ao longo de todo um ciclo anual, já que muitas espécies alteram seu hábito alimentar pela disponibilidade do recurso de acordo com sua disponibilidade (Abelha et al., 2001) o que pode levar indivíduos de uma mesma espécie a distinções espaciais e/ou temporais relacionadas à alimentação.

Informações acerca dos recursos alimentares utilizados pelos peixes permitem melhor compreensão das suas relações com os demais componentes da comunidade aquática e do papel ecológico por eles desempenhado (Hahn et al., 1997). Além disso, a análise espacial, temporal e ontogenética da dieta fornecem dados sobre a disponibilidade e utilização dos alimentos (Winemiller, 1996). Neste sentido, a alimentação de peixes representa uma interação entre suas preferências alimentares e a possibilidade de acesso

aos recursos do ambiente (Wootton, 1990). Segundo Agostinho et al. (1997), a atividade alimentar pode variar em razão de diversos fatores, diferindo de acordo com as características ambientais e da espécie estudada. Tais mudanças estão, principalmente, relacionadas à qualidade e à quantidade de alimentos encontrada em determinado habitat e do nível trófico ocupado pela espécie. A maioria exibe grande plasticidade alimentar por causa da alta diversidade de organismos presentes nesses ambientes (Fugi e Hahn, 1991), sobretudo, dadas às flutuações hidrológicas encontradas nas planícies de inundações (Wootton, 1990).

Estudos sobre a repartição alimentar ainda são escassos. O termo “particionamento de recursos” foi introduzido no vocabulário ecológico na década de 1960 (Toft, 1985) para explicar como as espécies diferem no uso de recursos disponíveis. Essas diferenças envolvem três dimensões principais: espaço, comida e tempo (Pianka, 1969), embora em estudos sobre peixes, a segregação através da alimentação tem sido vista como uma das mais importante (Ross, 1986). Assim, um dos principais objetivos é descrever limites interespecíficos na competição de espécies que podem coexistir em um determinado ambiente (Ross, 1986). O particionamento tem sido sugerido como um dos mais fatores importantes responsáveis pela estruturação das comunidades e também das populações (Agostinho et al., 2003). Espécies filogeneticamente relacionadas tendem a ser ecologicamente semelhantes em muitos aspectos (Mol, 1995). Espécies relacionadas que coocorrem em comunidades locais geralmente apresentam diferenças espaciais no micro-habitat, ou no uso de recursos, ou outros fatores. Além disso, espécies simpátricas relacionadas em comunidades de peixes neotropicais têm demonstrado táticas de alimentação específicas para cada espécie a fim de diminuir a competição interespecífica (Delariva e Agostinho, 2001).

Nas regiões tropicais, sujeitas a grandes variações sazonais no nível da água, a sazonalidade é um dos principais fatores que influenciam as mudanças na dieta dos peixes, uma vez que causa e mudanças quantitativas na disponibilidade de itens alimentares em ambientes aquáticos ecossistemas (Junk et al., 1989; Junk et al., 2021). Mudanças sazonais em dieta dos peixes estão especialmente relacionadas com a entrada de recursos alóctones no ambiente aquático (Quirino et al., 2017). As táticas de alimentação podem mudar à medida que os peixes crescem, devido a fatores físicos, limitantes em relação à seletividade de presas e alimentos (Wainwright e Ricardo, 1995; Arim et al., 2010; Bozza e Hahn 2010; Keppeler et al., 2015; Alves et al., 2021).

Mudanças ontogenéticas na dieta podem reduzir a competição intraespecífica e permitir que as espécies se desenvolvam com sucesso estabelecer-se nos ambientes (Alves et al., 2021).

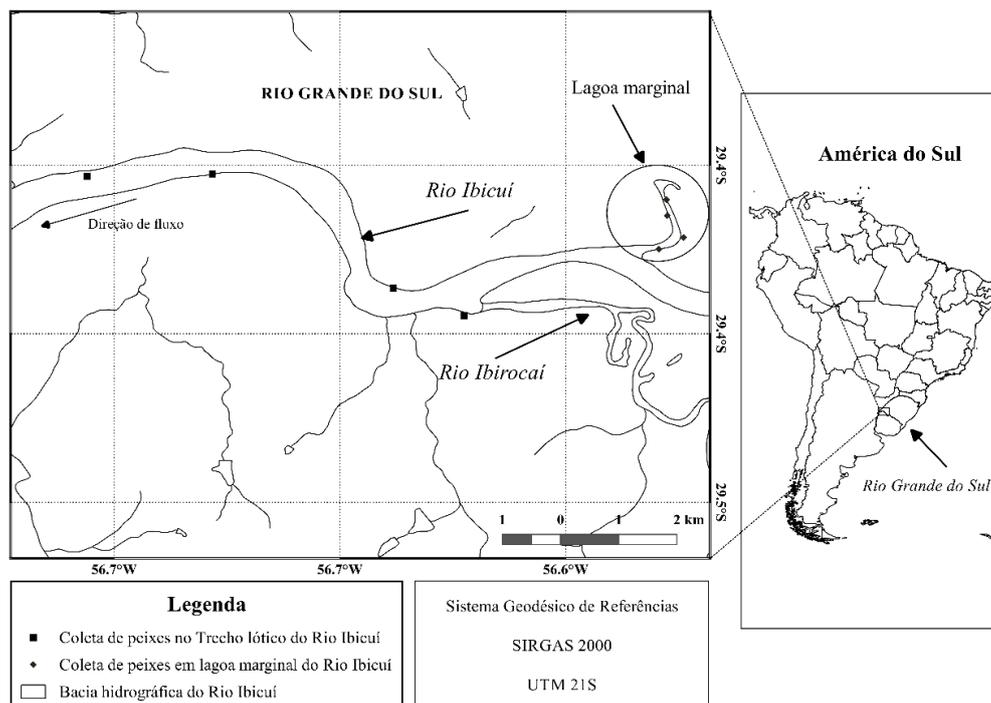
O Entendimento das relações entre a ictiofauna e o meio ambiente são essenciais para auxiliar em métodos de conservação e restauração ambiental (Ferreira e Casatti, 2006; Dias et al., 2022). Os estudos sobre ecologia trófica dos peixes são de suma importância para conhecer tanto processos individuais e comunitários, sendo aspectos importantes para a conservação de espécies, dependentes da entrada de nutrientes para o meio aquático que podem sofrer interferências trópicas ou antrópicas (Nunn et al. 2012; Tonella et al. 2019).

### 3. MATERIAIS E MÉTODOS

#### 3.1. ÁREA DE ESTUDO

A área de drenagem do rio Ibicuí está dentro do bioma Pampa e se destaca por ser o principal rio tributário do Médio rio Uruguai (**Figura 1**). A bacia do rio Ibicuí se localiza no centro-oeste do estado do Rio Grande do Sul e abrange oito municípios. Sua foz encontra o rio Uruguai num trecho onde não existem reservatórios próximos a montante ( $\approx 800$  km). O clima é caracterizado por quatro estações distintas, as chuvas são irregulares, entretanto existe uma tendência de serem mais volumosas no início da primavera (Reynalte-Tataje et al., 2012). Desta forma, as cheias são mais comuns de acontecer na primavera, entretanto, elas também podem acontecer no outono e no inverno, e inclusive é possível de acontecer mais de uma cheia dentro de um mesmo ano. A precipitação média anual histórica para a região é de 1800 mm (SEMS, 2023).

O ano do estudo se caracterizou pela presença de “La Niña” em escala forte (NOAA, 2023). Este fenômeno se caracteriza por promover redução das precipitações nos estados do Sul do Brasil, na região de estudo o acumulado no ano de 2020 foi de aproximadamente 469 mm segundo os dados da estação do município São Borja (INMET, 2023).



**Figura 1.** Localização da área de estudo e dos sítios de amostragem nos biótopos rio e lagoa no rio Ibicuí, Médio rio Uruguai, Brasil.

A região inferior do rio Ibicuí, trecho estudado no presente trabalho, se caracteriza por ser uma região de planície onde podem ser encontrados junto com a calha principal lótica do rio alguns ambientes lênticos como lagoas, ambientes estes que não se encontram presentes nos trechos superiores deste rio. Dessa forma utilizamos a presença destes dois tipos de ambientes: lêntico e lótico para o estudo. Para isso foram definidos oito pontos de amostragem. Os pontos foram agrupados em dois diferentes biótopos: Lagoa e Rio, sendo instalados quatro pontos de amostragem em cada biótopo. As características físicas de cada biótopo estão descritas na **Tabela 1**.

**Tabela 1.** Características físicas dos pontos de amostragem no rio Ibicuí, bacia do rio Uruguai, Rio Grande do Sul, Brasil.

Características dos Biótopos	
Rio	Lagoa
Fundo principalmente arenoso	Fundo argiloso e arenoso
Ausência de macrófitas	Presença escassa de macrófitas
Presença escassa de mata ciliar	Presença de vegetação ciliar
Ambiente lótico	Ambiente lêntico
Profundidade média de 3,5 metros	Profundidade média de 2,0 metros

### 3.2. COLETAS DE CAMPO

As amostragens foram realizadas mensalmente ao longo de todo o ano de 2020, totalizando 12 meses de amostragem. Para as amostragens foi utilizado como aparelho de pesca uma rede de arrasto (picaré) com malha de 5,0 mm, 2,0 m de altura e 10,0 m de comprimento. Este equipamento foi utilizado visto que ele é bastante eficiente na captura de peixes que vivem nas regiões litorâneas onde o fundo não é pedregoso e a encosta apresenta leve declive. Este ambiente é reconhecidamente utilizado por peixes de pequeno porte, principalmente os pequenos caracídeos. O uso deste apetrecho de pesca em detrimento das redes de emalhar também teve como objetivo evitar que o peixe continua-se digerindo o alimento enquanto está emalhado. Após feito o arrasto os peixes foram imediatamente anestesiados e eutanaziados em campo usando eugenol 10% (Jenkins et al. 2014), depois foram colocados numa bombona de polietileno com 10% de formaldeído para evitar que este organismo continue com a digestão do alimento.

O presente trabalho apresenta a autorização do SISBIO número 55011-3 e o comitê de ética número 23205.004977/2015-90.

### 3.3. ANÁLISE DO LABORATÓRIO

Em laboratório os peixes foram identificados de acordo com Zaniboni-Filho et al. (2004) e Ota et al. (2018), medidos (comprimento total em mm) e pesados (gramas). Exemplares testemunhos de cada espécie foram conservados em álcool 70% e depositados no museu do Nupélia (Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura) da Universidade Estadual de Maringá (UEM).

Para análise do conteúdo estomacal foram utilizadas apenas as espécies de Characídeos de pequeno porte, espécies aquelas em que os indivíduos adultos apresentam comprimento total menor de 15 cm, conforme proposto por Castro et al (2003), e dentre estes apenas as espécies com número de indivíduos coletados >50 e que estiveram presentes em todas as estações do ano e nos dois biótopos. Os conteúdos estomacais foram analisados sob esteroscópico e quando necessário sob microscópico ótico, sendo os itens alimentares identificados utilizando material de referência (Bicudo e Bicudo, 1970; Mugnai et al., 2010). Material muito digerido e não identificado assim como restos de artrópodes de origem desconhecida foram excluídos da análise total. O material não

identificado compreendeu uma fração muito pequena (<1,5%) do volume total. Organismos que apareceram em apenas um ou dois estômagos foram retirados das análises (Correa e Winemiller, 2014). O volume de cada item foi relacionado ao volume total dos estômagos (VO%) (Hynes 1950) e associado à frequência de ocorrência (FO%) (Hyslop 1980). utilizando-se placa de vidro milimetrada (Hellowell e Abel, 1971).

### 3.4. ANÁLISE DOS DADOS

#### 3.4.1. COMPOSIÇÃO DA DIETA

Para testar as mudanças interespecíficas e sazonais na composição da dieta foi aplicada uma análise de variância multivariada com permutações ( $n = 999$ ) (PERMANOVA). A PERMANOVA também foi utilizada para verificar mudanças na composição da dieta entre os biótopos.

#### 3.4.2. ESPECIALIZAÇÃO DA DIETA

Para quantificar a especialização de cada espécie foi calculado a amplitude de nicho trófico através do método de Levins (Krebs, 1999), usando os dados de volume dos itens alimentares. A fórmula de Hurlbert (1978) foi aplicada para padronizar a medida do nicho trófico (variando de 0 a 1), de acordo a seguinte equação:

$$B_a = \frac{\left[ \left( \frac{1}{\sum_{i=1}^n p_i^2} \right) - 1 \right]}{(n - 1)}$$

Onde:  $B_a$ = Amplitude de nicho trófico padronizado;  $p_i$ = proporção dos itens alimentares na dieta da espécie  $i$ ,  $n$ = número total de itens alimentares. Os valores de amplitude de nicho variam de 0 (consumo de um único tipo de recurso alimentar) a 1 (ampla utilização dos recursos alimentares disponíveis).

Para testar as mudanças sazonais na amplitude de nicho intraespecífica foi aplicada uma análise de dispersão multivariada (BETADISPER). Para testar as mudanças sazonais na amplitude de nicho interespecífico foi aplicada uma análise de variância (ANOVA) sobre os valores da distância média de cada espécie à centroide (BETADISPER) para

cada estação separada. A ANOVA também foi utilizada para testar as variações na amplitude do nicho entre os biótopos.

### 3.4.3. SOBREPOSIÇÃO DO NICHOS ALIMENTAR

A sobreposição alimentar entre duas espécies foi calculada quando estas ocorrem no mesmo espaço/tempo, com base nos dados de volume de itens alimentares. Para calcular a sobreposição alimentar foi utilizado o índice de Pianka (1973), descrito pela equação:

$$O_{jk} = \frac{\sum_i^n P_{ij} \times P_{ik}}{\sqrt{\sum_i^n P_{ij}^2 \times \sum_i^n P_{ik}^2}}$$

Onde:  $O_{jk}$  = Índice de sobreposição alimentar das espécies  $j$  e  $k$ ;  $P_{ij}$  = Proporção do item alimentar  $i$  na dieta da espécie  $j$ ;  $P_{ik}$  = Proporção do item alimentar  $i$  na dieta da espécie  $k$ ;  $n$  = Número total de itens alimentares. Os valores de sobreposição alimentar variam entre 0 (sem sobreposição) a 1 (sobreposição total) e foram definidos nos seguintes níveis: baixo (0 – 0,39), intermediário (0,40 – 0,59) e alto (0,60 – 1) (Modificado de Grossman, 1986; Corrêa et al., 2011).

Para testar mudanças sazonais na sobreposição do nicho alimentar foi comparado o valor médio de sobreposição alimentar (índice de Pianka) entre pares de espécies de cada estação através de uma análise de variância (ANOVA). Adicionalmente, foram usados modelos nulos para testar se os valores médios de sobreposição em cada estação foram maiores, iguais ou menores do que esperado ao acaso (Correa e Winemiller, 2014). A ANOVA também foi utilizada para testar mudanças entre os biótopos na sobreposição do nicho alimentar.

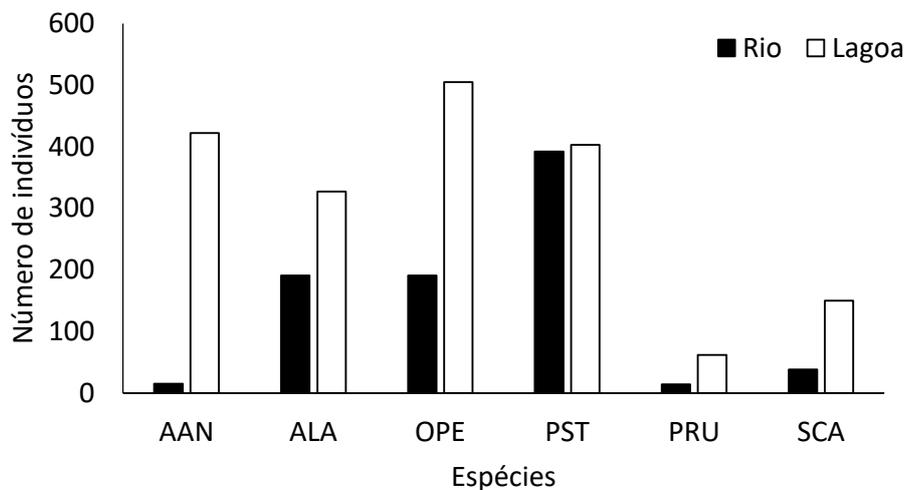
Todas as análises estatísticas foram realizadas em ambiente R (R Core Team, 2023). PERMANOVA e dispersão multivariada foram calculadas usando funções de biblioteca *vegan* (Oksanen et al., 2022). Modelos nulos de sobreposição de nicho foram calculados através da biblioteca *spaa* (Zhang, 2016). O nível de significância estatística utilizado para todas as análises foi de  $\alpha \leq 0,05$ .

#### 4. RESULTADOS

No presente trabalho foram capturados 2.817 indivíduos pertencentes à 16 espécies de caracídeos de pequeno porte (**Tabela 2**). Das 16 espécies capturadas apenas seis foram selecionadas para análise por ter número adequado de exemplares. A distribuição espacial dos indivíduos e espécies que foram selecionados para análise pode ser verificada na **Figura 2**. De forma geral, foram mais capturados indivíduos na Lagoa do que no Rio. Inclusive das 16 espécies capturadas no estudo, 13 foram capturadas na Lagoa e oito no Rio.

**Tabela 2.** Espécies, número de estômagos analisados e amplitude do comprimento total dos indivíduos amostrados na região inferior do rio Ibicuí, Médio rio Uruguai no ano de 2020. \*Espécies selecionadas para análise.

TÁXONS	Estômagos Analisados	Amplitude de comprimento (cm)
<b>CHARACIFORMES</b>		
<b>Characidae</b>		
<i>Piabarchus stramineus</i> (Eigenmann, 1908)*	795	1,5 - 6,5
<i>Odontostilbe pequirá</i> (Steindachner, 1882)*	696	1,3 - 5,3
<i>Astyanax lacustris</i> (Lütken, 1875)*	518	2,2 - 10,9
<i>Aphyocharax anisitsi</i> Eigenmann & Kennedy, 1903*	437	2,0 - 4,7
<i>Serrapinnus calliurus</i> (Boulenger, 1900)*	189	1,4 - 5,0
<i>Psalidodon rutilus</i> (Jenyns, 1842)*	76	3,2 - 9,5
<i>Psellogrammus kennedyi</i> (Eigenmann, 1903)	50	2,3 - 5,3
<i>Heterocheiroidon yataí</i> (Casciotta, Miquelarena & Protogino, 1992)	19	1,9 - 4,4
<i>Moenkhausia bonita</i> Benine, Castro & Sabino, 2004	13	1,7 - 4,1
<i>Charax stenopterus</i> (Cope, 1894)	6	3,7 - 5,8
<i>Charax leticiae</i> Lucena, 1987	5	3,5 - 4,8
<i>Hyphessobrycon eques</i> (Steindachner, 1892)	5	2,5 - 3,2
<i>Roeboides affinis</i> (Günther, 1868)	4	4,1 - 4,8
<i>Cheirodon interruptus</i> (Jenyns, 1842)	2	3,2 - 3,7
<i>Cheirodon ibicuihensis</i> Eigenmann, 1915	1	2,6
<i>Serrapinnus kriegi</i> (Schindler, 1937)	1	2,4
Número total	2817	



**Figura 2.** Número de indivíduos com estômagos abertos por espécie por biótopo. Os exemplares foram capturados no rio Ibicuí, Médio rio Uruguai, Brasil no ano de 2020. AAN= *Aphiocharax anisitsi*; ALA= *Astyanax lacustris*; OPE= *Odontostilbe pequira*; PST= *Piabarchus stramineus*; PRU= *Psalidodon rutilus* e SCA= *Serrapinnus calliurus*.

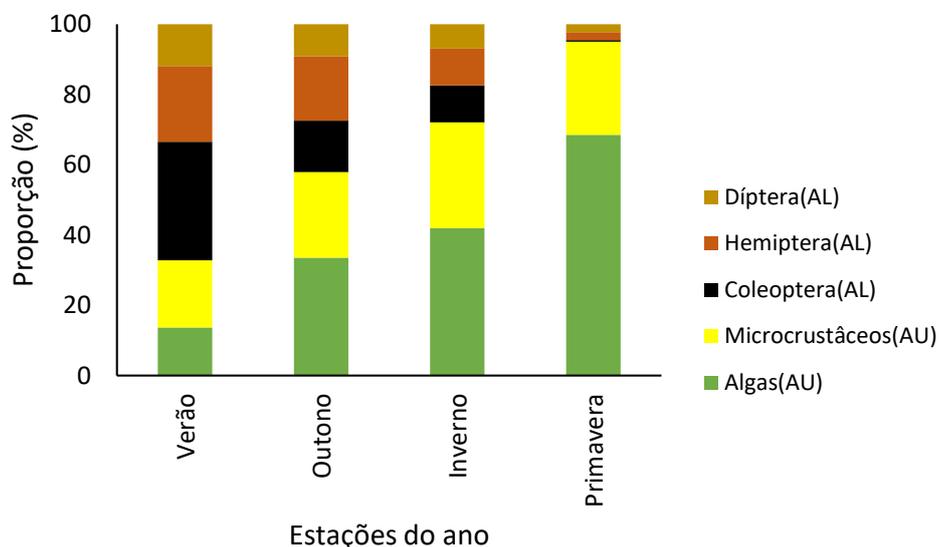
#### 4.1. COMPOSIÇÃO ALIMENTAR E VARIAÇÃO SAZONAL

No total foram registrados 36 itens alimentares, sendo que a maior parte deles teve presença ocasional, entretanto, cinco itens foram os mais frequentes e representaram mais de 70% do volume total consumido: os autóctones: algas filamentosas (29,0%) e microcrustáceos (17,6%) e os alóctones: Coleoptera (10,1%), Hemíptera (8,9%) e Díptera (5,2%). No geral, os organismos autóctones foram os mais representativos nos estômagos dos peixes com 62,5% do total consumido (**Tabela 3**). A composição da dieta variou significativamente entre as espécies (PERMANOVA:  $F = 102,52$ ;  $P < 0,05$ ), as estações do ano (PERMANOVA:  $F = 47,93$ ;  $P < 0,05$ ) e sua interação (PERMANOVA:  $F = 19,31$ ;  $P < 0,05$ ).

**Tabela 3.** Valores do volume (mm<sup>3</sup>) dos itens alimentares consumidos pelas espécies de caracídeos de pequeno porte capturados no rio Ibicuí, Médio rio Uruguai, Brasil, no ano de 2020. Números em negrito indicam os itens alimentares mais consumidos pelas espécies. AAN= *Aphiocharax anisitsi*; ALA= *Astyanax lacustris*; OPE= *Odontostilbe pequirá*; PST= *Piabarchus stramineus*; PRU= *Psalidodon rutilus* e SCA= *Serrapinnus calliurus*.

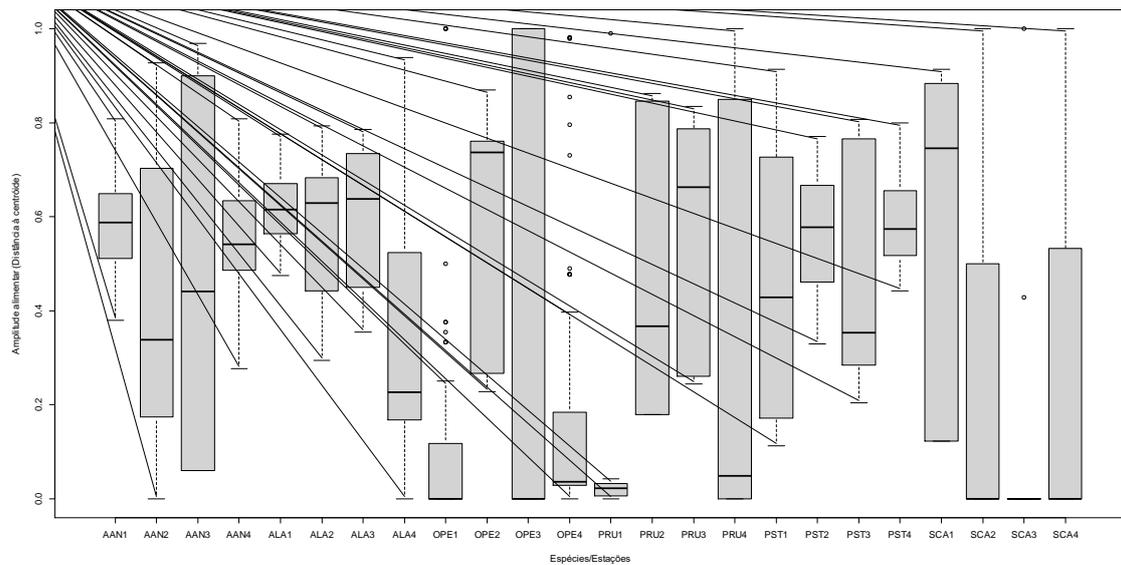
Itens alimentares	Espécies					
	AAN	ALA	OPE	PST	PRU	SCA
<b>Autóctone</b>						
Teca Ameba	22	6	31	35	5	2
Detritos	0	172	2	30	7	0
Trichoptera	5	113	0	137	75	0
Plantas aquáticas	0	1515	492	0	445	100
Díptera	188	213	105	586	60	2
Plecoptera	0	0	0	25	0	0
Odonata	96	386	1	225	40	0
Planária	0	0	0	0	8	0
Ovos peixes	17	122	8	0	1	0
Gastrópode	0	2795	0	0	1	25
Isópode	40	120	10	0	0	0
Bivalve	228	0	0	5	0	0
Microcrustáceos	<b>3802</b>	1434	<b>5880</b>	<b>5600</b>	<b>670</b>	<b>279</b>
Crustáceos	0	10	0	50	0	0
Escamas	9	329	5	33	0	0
Ephemeroptera	855	314	155	1299	90	0
Collembola	703	529	27	521	58	105
Hyrudinea	8	41	5	7	2	0
Chironomidae	138	93	77	214	5	8
Acarina	11	23	75	34	0	0
Coleoptera	299	821	2	482	11	0
Algas filamentosas	11	<b>5775</b>	<b>13790</b>	1094	<b>3720</b>	<b>4741</b>
<b>Alóctones</b>						
Chilópoda	20	0	0	0	0	0
Thysanoptera	0	1	2	1	0	0
Lepidoptera	15	2061	36	28	0	0
Odonata	0	25	0	0	0	0
Orthoptera	0	690	0	0	0	0
Siphonoptera	11	5	1	0	0	0
Hymenoptera	55	1739	23	1984	168	0
Sementes	1	2045	0	17	10	10
Ephemeroptera	0	0	0	60	0	0
Hemiptera	<b>1097</b>	4576	116	3018	127	0
Díptera	122	357	42	4608	59	0
Araneae	41	1239	101	1858	0	0
Plantas terrestres	58	465	0	0	550	0
Coleoptera	214	<b>4932</b>	0	<b>4880</b>	150	0

A variação sazonal dos cinco itens mais consumidos pode ser verificada na **Figura 3**. Nesta figura pode ser visto um aumento contínuo do consumo de itens autóctones e uma redução no consumo dos itens alóctones.



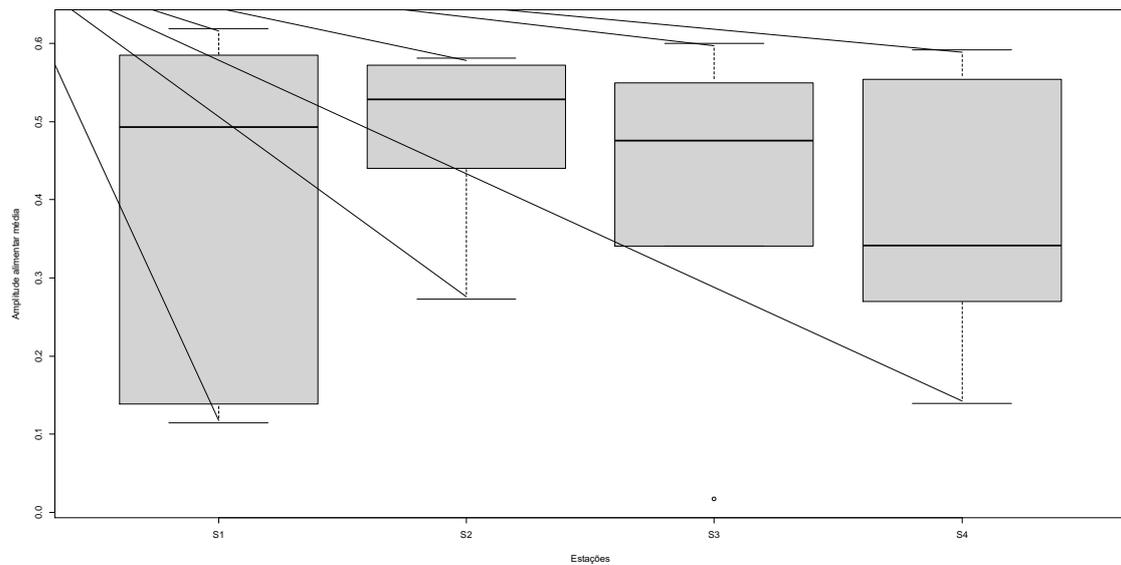
**Figura 3.** Proporção dos principais itens alimentares encontrados nos estômagos de seis caracídeos de pequeno porte no rio Ibicuí nas quatro estações do ano de 2020. Códigos dos itens alimentares: AL = Alóctone; AU= Auctóctone.

Foi observado uma ampla variação interespecífica e sazonal na amplitude do nicho alimentar (PERMADISPER:  $F= 40,736$ ;  $P < 0,05$ , **Figura 4**). Para algumas espécies tais como *Astyanax lacustris*, *Odontostilbe pequirá* e *Serrapinus calliurus* foi possível observar uma contração da amplitude do nicho na primavera. Para as outras espécies, não foi possível observar nenhum padrão temporal consistente de expansão ou contração da amplitude do nicho alimentar entre as estações. A amplitude média da dieta não diferiu entre as estações do ano ( $F= 0,404$ ;  $P > 0,05$ , **Figura 5**).



**Figura 4.** Variação na amplitude da dieta de seis espécies de caracídeos de pequeno porte ao longo das quatro estações do ano de 2020. A amplitude da dieta foi avaliada usando o PERMDISP. Os pontos inferiores e superiores da barra representam o 25° e 75° quartis, respectivamente. A barra horizontal transversal mais escura dentro da caixa representa a mediana. Os círculos representam os outliers. Os códigos das espécies são: AAN= *Aphiocharax anisitsi*, ALA= *Astyanax lacustris*, OPE= *Odontostilbe pequirá*, PRU= *Psalidodon rutilus*, PST= *Piabarchus stramineus* e SCA= *Serrapinus calliurus*. Os códigos das estações são: 1=Verão, 2=Outono, 3=Inverno e 4=Primavera.

Durante todas as estações do ano, a média de sobreposição alimentar entre espécies foi maior do que esperado pelo modelo nulo de consumo aleatório de recursos ( $P < 0,05$  para todas as estações). Não houve uma mudança significativa de sobreposição alimentar entre as estações do ano ( $F = 0,628$ ;  $P > 0,05$ ).



**Figura 5.** Variação da amplitude média da dieta de seis caracídeos de pequeno porte nas quatro estações do ano de 2020. Os pontos inferiores e superiores da barra representam o 25° e 75° quartis, respectivamente. A barra horizontal transversal mais escura dentro da caixa representa a média. Os círculos representam os outliers. Os códigos das estações são: 1=Verão, 2=Outono, 3=Inverno e 4=Primavera.

#### 4.2. COMPARAÇÃO DA DIETA ENTRE OS BIÓTOPOS LAGOA E RIO

A composição da dieta variou significativamente entre os biótopos (PERMANOVA:  $F = 98,77$ ;  $P < 0,05$ ). Também foi verificada diferença significativa na amplitude média da dieta ( $F = 12,83$ ;  $P < 0,05$ ) e na sobreposição alimentar ( $F = 5,16$ ;  $P < 0,05$ ) com maiores valores médios no biótopo Rio em ambos os casos. A **Tabela 4** mostra os valores pareados da sobreposição das espécies no biótopo Rio e Lagoa.



## 5. DISCUSSÃO

A previsão do clima para a latitude onde se encontra o Médio rio Uruguai indica que num futuro não muito distante a região passara por extremos climáticos, que incluirá longos períodos de seca intercalados com anos muito chuvosos (Berlato e Cordeiro, 2018). Alguns desses eventos extremos já começaram a ser vivenciados, é o caso do período em estudo, na qual a região passou por uma das maiores secas dos últimos anos que reduziu significativamente o volume da água do rio Uruguai e seus principais tributários. Nessas condições a diversidade de recursos alimentares para os peixes diminuiu e os pequenos caracídeos responderam a essas condições se alimentando principalmente dos recursos autóctones mais disponíveis, o que significou em muitos casos valores altos de sobreposição alimentar entre as espécies. No biótopo onde os recursos foram mais limitados, eles ampliaram sua dieta na tentativa de conseguir energia suficiente para garantir sua sobrevivência.

No presente estudo, apesar das condições ambientais adversas (baixo nível da água, elevada transparência e temperatura, e ausência de cheias) foram capturados um número elevado de espécies e exemplares de caracídeos (16 espécies,  $\approx$ 2.800 indivíduos). A diversidade e abundância de peixes de caracídeos de pequeno porte já tinha sido reportado para o rio Uruguai nos estudos de Massaro et al. (2019) para a secção Média e de Reynalte-Tataje et al. (2012) para a secção do Alto rio Uruguai. Este resultado também demonstra a ampla presença deste grupo na ictiofauna que habita os grandes rios neotropicais (Da Silva et al., 2013; Sanchez-Botero e Araujo Lima, 2001; Castro et al., 2003; Dibble e Pelicice, 2010; Prado et al., 2010; Suarez, 2013).

Todas as espécies analisadas no estudo são consideradas onívoras e se alimentam tanto de organismos animais quanto de algas e/ou material vegetal. Apesar disso, revisando a literatura podem ser verificadas algumas preferências: *Aphiocharax anisitsi* parece ter preferência por microcrustáceos (Russo e Hahn, 2006; Hahn e Loureiro-Crippa, 2006; Quirino et al., 2015), *Astyanax lacustris* (= *Astyanax bimaculatus*) por material vegetal (Luiz et al., 1998; Vilella et al., 2002; Da Silva et al., 2017), *Odontostilbe pequirá* por material vegetal (Fugi e Hahn, 1991; Lima et al., 2012), *Psalidodon rutilus* (sinônimo de *Astyanax fasciatus*) por material vegetal (Wolf et al., 2009; Da Silva et al., 2017; Fonseca et al., 2022), *Piabarchus stramineus* (sinônimo de *Bryconamericus stramineus*)

por insetos (Brandão-Gonçalves et al., 2009; Da Silva et al., 2017; Lampert et al., 2022) e *Serrapinus calliurus* por algas (Fiori et al., 2006; Dias et al., 2022).

No presente trabalho, as seis espécies estudadas tiveram na sua maioria exemplares com estômagos cheios que incluíram de forma consistente na sua dieta algas filamentosas ou microcrustáceos ou os dois itens. Espécies que já tinham preferência no consumo de algas maximizaram o seu consumo e o mesmo aconteceu com as espécies que tinha preferência por microcrustáceos. Ainda foi observado que todas as espécies que tinham preferência pelo material vegetal passaram a consumir principalmente algas filamentosas e aquelas que tinham preferência por insetos passaram a consumir maioritariamente microcrustáceos. O maior consumo destes organismos principalmente nas últimas estações do ano pode estar relacionado ao período seco em que a amostragem foi realizada. Resultados semelhantes foram encontrados por Crippa et al. (2009) para o Alto rio Paraná e por Fiori et al. (2006) no Pantanal estudando os caracídeos em anos secos. Inclusive estudos que tiveram cheias durante o ano indicam que a presença de organismos autóctones é comum nos estômagos dos peixes na estação seca, principalmente no período final da estação (Prejs e Prejs, 1987; Abelha et al., 2006; Wolff et al., 2009). Também foi verificado que as espécies com a presença de maior número de itens alimentares foram *A. lacustris*, *A. anisitsi* e *P. stramineus*. O que pode ser um indicativo da aptidão de estas espécies para explorar seu ambiente assim como da capacidade do sistema digestório de utilizar recursos alimentares tão diversos.

A importância do regime hidrológico se reflete na dieta. Durante as cheias grande quantidade de alimento proveniente da área terrestre inundada é utilizada como fonte de energia pelos peixes, enquanto na seca a disponibilidade torna-se restrita, afetando não apenas a quantidade, mas também a qualidade dos alimentos (Abelha et al., 2006). Assim é comum verificar nos ecossistemas neotropicais um declínio dramático da oferta de alimentos após a cheia, o que geralmente provoca um aumento na sobreposição da dieta dos peixes. A redução de invertebrados, principalmente os alóctones, pode fazer com que em determinado momento o gasto energético pela procura seja inviável para poder manter um balanço energético positivo. Assim é provável que os peixes nessas circunstâncias mudem para alimentos alternativos (algas, microcrustáceos e detritos) que são normalmente mais abundantes nesses períodos, permitindo uma queda considerável no custo da busca ativa de insetos e outros invertebrados. Nestas circunstâncias é comum

que exista um aumento de ingestão devido ao fato que estes organismos são mais difíceis de digerir e a porcentagem de nutrientes adquiridos é menor (Prejs e Prejs, 1987).

Utilizar a estratégia de consumir mais comida de baixo valor nutricional pode ser uma alternativa altamente justificável quando há ausência de recursos melhores. Apesar disso esta estratégia pode ter seus riscos, como por exemplo a necessidade de ficar mais exposto no ambiente consumindo mais alimentos com a presença de predadores que já tem como vantagem ter o ambiente aquático mais reduzido e uma transparência da água mais alta (Prejs e Prejs, 1987; Rodriguez e Lewis, 1997).

Verificamos que a sobreposição alimentar esteve acima do esperado e para alguns pares de espécies, próximos do valor máximo. Apesar da elevada sobreposição, a presença significativa de organismos autóctones atendeu a alimentação dos caracídeos principalmente nas últimas estações do ano, justamente quando eram esperadas as chuvas e a crescida dos rios para poder incorporar os organismos alóctones.

Com a ausência da cheia e o aumento da temperatura na primavera, as condições de seca se agravaram e nessa estação foi possível visualizar o fundo do rio devido a elevada transparência assim como a presença de muitas algas filamentosas que inclusive apareciam em grande quantidade durante os arrastos. É provável que a produção primária e secundária tenha sido sustentada por nutrientes alóctones que entraram em grande quantidade no ano anterior quando se teve o fenômeno de El Niño (NOAA, 2023) e houve uma cheia significativa no rio Uruguai e seus tributários.

Espécies simpátricas tem como característica apresentar amplitude trófica reduzida com dieta interespecífica diferente para evitar os efeitos da competição (MacArthur, 1972; Robertson et al., 2014). Apesar disso também é verificado na literatura que estas espécies reduzem sua especialização quando seus alimentos favoritos estão escassos (Correa e Winemiller, 2014; Da Silva et al., 2017). No presente trabalho foi verificada a amplitude reduzida da dieta ao longo do ano (a média sazonal variou entre 0,33 e 0,52), entretanto, essa dieta mais estreita teve duas características: 1. Para várias espécies a dieta esteve representada em sua maior parte por itens comuns e 2. Para algumas espécies (*P. rutilus*, *A. lacustris* e *S. calliurus*) a amplitude da dieta diminuiu significativamente no final do ano, produto da predominância das algas filamentosas no conteúdo estomacal.

No estudo quando comparados os dois biótopos, verificamos que os maiores valores de sobreposição foram verificados no biótopo rio quando comparado com a lagoa. Também foi verificado que as espécies apresentaram uma maior amplitude alimentar no rio do que na lagoa. A teoria do forrageamento ótimo explica esse resultado, uma vez que, segundo MacArthur e Pianka (1966), em áreas ricas em recursos alimentares como é o caso da lagoa, as espécies apresentam menor amplitude de nicho (produto da fartura de algas e microcrustáceos), enquanto que nas áreas com poucos recursos alimentares como é o caso do rio, as espécies apresentam uma maior amplitude de nicho, tentando consumir mais alimentos a fim de equilibrar seu orçamento energético (Prejs e Prejs, 1987; Esteves et al., 2008). Os maiores desafios encontrados pelos caracídeos no ambiente rio também pode ser constatado pelo menor número de espécies registrados neste biótopo.

Entendemos que a variação anual do regime hídrico é benéfica para os peixes já que permite a eles ter em algum momento seus recursos alimentares favoritos e que são importantes para a realização das suas funções. Também por permitir a obtenção de nutrientes de recursos alimentares que são mais esporádicos no tempo e que precisam de determinadas condições hidrológicas e climáticas, assim como para poder encurtar os períodos nas quais se alimentam de recursos dos quais extraem poucos nutrientes ou que representem pouco ganho energético devido ao alto custo na captura e/ou digestão (Prejs e Prejs, 1987; Correa e Winemiller, 2014). No ano em estudo, o Fenômeno de La Niña impediu que houvesse cheia na bacia do rio Uruguai. Apesar disso os peixes devido a sua elevada flexibilidade conseguiram se alimentar inclusive nas estações do ano nas quais o cardápio ficou mais limitado.

Os fenômenos climáticos são cada vez mais comuns e nos últimos 20 anos (2001 a 2020) houve 9 eventos do fenômeno La Niña (NOAA, 2023). Atualmente existem evidências em todo o planeta de que o aumento dos fenômenos climáticos e a mudança do clima como um todo, está afetando a distribuição das espécies de peixes (Root et al., 2005; Lavergne et al., 2006; Manjarrez-Hernandez et al., 2021), alterando sua fenologia (Manjarrez-Hernandez et al., 2021) e levando algumas espécies as vias de extinção (Xenopoulos et al., 2005; Tedesco et al., 2013). Ainda existe a previsão alarmante de que a ictiofauna das regiões tropicais que precisa da variação dos regimes hídricos seria uma das mais prejudicadas, com maiores probabilidades de extinção das espécies de pequeno porte e/ou distribuição geográfica limitada (Manjarrez-Hernandez et al., 2021).

Acreditamos que a presença de La Niña em sequência de vários anos, pode empobrecer os recursos alimentares do rio Uruguai e seus tributários, não apenas de recursos alóctones, mas também de recursos autóctones. Neste caso, com a redução qualitativa e quantitativa dos alimentos, a competição pelos recursos entre os peixes que apresentam elevada sobreposição alimentar pode afetar a sobrevivência da espécie menos competitiva, provocando extinções locais e/ou regionais.

## **6. CONCLUSÃO**

De acordo com os resultados obtidos, nossa primeira predição foi parcialmente aceita, nas condições presentes no ano de estudo as espécies apresentaram ao longo do ano uma baixa amplitude do nicho e uma elevada sobreposição alimentar em relação aos itens. A baixa amplitude do nicho esteve relacionada provavelmente a maior oferta de algas filamentosas e microcrustáceos no ambiente. Nossa segunda predição foi aceita já que foi verificado no biótopo rio uma maior sobreposição e amplitude de nicho do que no biótopo lagoa o que está de acordo com a teoria do forrageamento ideal.

## 7. REFERÊNCIAS

- ABELHA, M. C. F.; AGOSTINHO, A. A.; GOULART, E. **Plasticidade trófica em peixes de água doce**. Acta Scientiarum, v. 23, n. 2, p. 425-434, 2001.
- ABELHA, M. C. F.; GOULART, E.; KASHIWAQUI, E. A. L.; SILVA, M. R. *Astyanax paranae* Eigenmann, 1914 (**Characiformes: Characidae**) in the Alagados Reservoir, **Paraná, Brazil: diet composition and variaton**. Neotropical Ichthyology, v. N. 3, p. 349-356, 2006.
- ABELHA, Milza Celi Fedatto; AGOSTINHO, Angelo Antonio; GOULART, Erivelto. **Plasticidade trófica em peixes de água doce**. 2018.
- AGOSTINHO, A.A. et al. Estrutura trófica. In: VAZZOLER, A.E.A.M. et al. (Ed.). **A planície de inundação do Alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos**. Maringá: Eduem, 1997. p. 229-247
- AGOSTINHO, Angelo Antônio et al. **Ecologia e manejo de recursos pesqueiros em reservatórios do Brasil**. Uem, 2007.
- AGOSTINHO, C. S., N. S. HAHN & E. E. MARQUES, 2003. **Patterns of food resource use by two congeneric species of piranhas (Serrasalmus) on the Upper Parana´ River floodplain**. Brazilian Journal of Biology 63: 177–182.
- AHRENS, Robert NM; WALTERS, Carl J.; CHRISTENSEN, Villy. **Foraging arena theory**. *Fish and fisheries*, v. 13, n. 1, p. 41-59, 2012.
- ALBERT JS, TAGLIACOLLO VA, DAGOSTA F. **Diversification of Neotropical freshwater fishes**. Annu Rev Ecol Evol Syst. 2020; 51(1):27–53.
- ALBERT, James S.; TAGLIACOLLO, Victor A.; DAGOSTA, Fernando. Diversification of Neotropical freshwater fishes. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 51, p. 27-53, 2020.
- ALVES, G.H.Z., FIGUEIREDO, B.R.S., MANETTA, G.I. & BENEDITO, E. 2021. **Ontogenetic diet shifts: an additional mechanism for successful invasion of a piranha species in a Neotropical floodplain**. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 93(4):e20190868
- ARIM, M., ABADES, S.B., LAUFER, G., LOUREIRO, M. & MARQUET, P. 2010. **Food web structure and body size trophic position and resourc acquisition**. *Oikos.*, 119(1):147–153
- AZEVEDO MA. **Reproductive characteristics of characid fish species (Teleostei, Characiformes) and their relationship with body size and phylogeny**. Iheringia, Série Zool 2010; 100 (4): 469-482

BERLATO, Moacir Antonio; CORDEIRO, Ana Paula Assumpção. **Sinais de mudanças climáticas globais e regionais, projeções para o século XXI e as tendências observadas no Rio Grande do Sul: uma revisão.** *Agrometeoros*, v. 25, n. 2, 2018.

BERTACO, V.A., FERRER, J., CARVALHO, F.R & MALABARBA, L.R. 2016. **Inventory of the freshwater fishes from a densely collected area in South America—acase study of thecurrent knowledge of Neotropical fish diversity.** *Zootaxa* 4138(3):401-440.

BICUDO, Carlos EM; BICUDO, Rosa Maria T. **Algas de águas continentais brasileiras.** Fundação Brasileira para o Desenvolvimento do Ensino de Ciências, 1970.

BIRINDELLI, José LO; SIDLAUSKAS, Brian L. Preface: **How far has Neotropical Ichthyology progressed in twenty years?.** *Neotropical Ichthyology*, v. 16, 2018.

BOZZA, A. & HAHN, N.S. 2010. **Uso de recursos alimentares por peixes imaturos e adultos de espécies piscívoras em uma planície de inundação neotropical.** *Biota Neotrop*, 10:217–226

CAPPATO, J. & YANOSKY, A. 2009. **Uso sostenible de peces en la Cuenca del Plata. Evaluación subregional del estado de amenaza, Argentina y Paraguay.** Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y de los Recursos Naturales (UICN), Gland.

CARVALHO, T.P. & REIS, R.E. 2009. **Four new species of Hisonotus (Siluriformes: Loricariidae) from the upper rio Uruguay, southeastern South America, with a review of the genus in the rio Uruguay basin.** *Zootaxa*. 2113:1-40.

CASTRO, Ricardo et al. **Estrutura e composição da ictiofauna de riachos do rio Paranapanema, sudeste e sul do Brasil.** *Biota Neotropica*, v. 3, p. 1-31, 2003.

CORRÊA, Carlos E.; HAHN, Norma S.; DELARIVA, Rosilene L. **Extreme trophic segregation between sympatric fish species: the case of small sized body Aphyocharax in the Brazilian Pantanal.** *Hydrobiologia*, v. 635, p. 57-65, 2009.

CORREA, S. B. & K. O. WINEMILLER (2014). **Niche partitioning among frugivorous fish in response to fluctuating resources in Amazonian floodplain forest.** *Ecology*, 95: 210-224

CORREA, Sandra Bibiana; WINEMILLER, Kirk O. **Niche partitioning among frugivorous fishes in response to fluctuating resources in the Amazonian floodplain forest.** *Ecology*, v. 95, n. 1, p. 210-224, 2014.

DA SILVA, Jislaine Cristina et al. **Coexisting small fish species in lotic neotropical environments: evidence of trophic niche differentiation.** *Aquatic Ecology*, v. 51, p. 275-288, 2017.

DI PERSIA, D.H. & NEIFF, J.J. 1986. **The Uruguay River system.** In **The ecology of river systems** (B.R. Davies & K.F. Walker, eds). Dordrecht, Dr. W. Junk Publishers, p. 529-621  
Albert, J.S. & Reis, R.E. 201 Historical biogeography of neotropical freshwater fishes. University of California Press, Berkeley

DIAS, R.M., PELÁEZ, O., LOPES, T.M., OLIVEIRA, A.G., ANGULOVALENCIA, M.A. & AGOSTINHO A.A. 2022. **Importance of protection strategies in the conservation of the flagship species “dourado” *Salminus brasiliensis* (Characiformes: Bryconidae).** *Neotrop Ichthyol*, 20(4):e220046

DIBBLE, E. D.; PELICICE, F. MAYER. **Influence of aquatic plant-specific habitat on an assemblage of small neotropical floodplain fishes.** *Ecology of freshwater fish*, v. 19, n. 3, p. 381-389, 2010.

EIRAS, J. C.; TAKEMOTO, R. M.; PAVANELLI, G. C. **Diversidade dos parasitas de peixes de água doce do Brasil.** Maringá: Editora Clichetec, 2010, 289 p

ESTEVES, Katharina Eichbaum; GALETTI, Pedro M. **Food partitioning among some characids of a small Brazilian floodplain lake from the Paraná River basin.** *Environmental Biology of Fishes*, v. 42, p. 375-389, 1995.

ESTEVES, Katharina Eichbaum; GALETTI, Pedro M. **Food partitioning among some characids of a small Brazilian floodplain lake from the Paraná River basin.** *Environmental Biology of Fishes*, v. 42, p. 375-389, 1995.

RODRIGUEZ, M. A. & LEWIS, W. M. Jr. (1997). **Structure of fish assemblages along environmental gradients in floodplain lakes of the Orinoco River.** *Ecological Monographs* **67**, 109-128.

FERREIRA, C.P. & CASATTI, L. 2006. **Influência da estrutura do hábitat sobre a ictiofauna de um riacho em uma micro-bacia de pastagem,** São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia.*, 23:642–651

FRICKE R, Eschmeyer WN, van der Lann R. 2021. **Eschmeyer’s catalog of fishes: genera, species, references.** (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>). Electronic version accessed 25 jun 2021.

FUGI, R. & N. S. HAHN. 1991. **Espectro alimentar e relações morfológicas com o aparelho digestivo de três espécies de peixes comedores de fundo do rio Paraná, Brasil.** *Revista Brasileira de Biologia*, 51: 873-879.

GERKING, Shelby D. **Feeding ecology of fish.** Elsevier, 2014.

GRACIOLLI, Gustavo; AZEVEDO, Marco A.; MELO, Filipe AG. **Comparative study of the diet of Glandulocaudinae and Tetragonopterinae (Ostariophysi: Characidae) in a small stream in southern Brazil.** Studies on neotropical fauna and environment, v. 38, n. 2, p. 95-103, 2003.

HAHN, N.S. et al. Ecología trófica. In: VAZZOLER, A.E.A.M. et al. (Ed.). **A planície de inundação do Alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos.** Maringá: Eduem, 1997. p. 209-228

HELLAWELL, J. M.; ABEL, R. **A rapid volumetric method for the analysis of the food of fishes.** Journal of fish Biology, v. 3, n. 1, p. 29-37, 1971.

Humphries P, Keckeis H, Finlayson B. The river wave concept: Integrating river ecosystem models. Bioscience. 2014; 64(10):87082

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

HYSLOP, E. J. **Stomach contents analysis—a review of methods and their application.** Journal of fish biology, v. 17, n. 4, p. 411-429, 1980.

Jenkins, J.A., Bart Jr, H.L., Bowker, J.D., Bowser, P.R., MacMillan, J.R., Nickum, J.G., Rachlin, J.W., Rose, J.D., Sorensen, P.W., Warkentine, B.E. & Whitley, G.W. 2014. **Guidelines for Use of Fishes in Research-Revised and Expanded. Fisheries 39(9):415-16.** JUNK WJ, BAYLEY PB, SPARKS RE (1989) **The flood pulse concept in river-floodplain systems.** Can J Fish Aquat Sci 106:110–127

JUNK, W. J., M. G. M. Soares, and U. Saint-Paul. 1997. The fish. Pages 385–408 in W. J. Junk, editor. **The central Amazon floodplain, ecology of a pulsing system.** Springer Verlag, Berlin, Germany

JUNK, W., BAYLEY, P.B. & SPARKS, R.E. 1989. **The Flood Pulse Concept in River –Floodplain Systems. In: Proceedings of the International Large River Symposium (LARS).** Ontario: Canada Department of Fisheries and Oceans, 110–127

JUNK, W.J., CUNHA, N., THOMAZ, S.M., AGOSTINHO, A.A., FERREIRA, F.A., SOUZA-FILHO, E.E., STEVAUX, J.C., SILVA, J.C.B., ROCHA, P.C., & KAWAKITA, K. 2021. **Macrohabitat classification of wetlands as a powerful tool for management and protection: the example of the Parana River floodplain, Brazil.** Ecohydrol Hydrobiol, 21:411–424.

KEPPELER, F.W., LANÉS, L.E.K., ROLON, A.S., STENERT, C., LEHMANN, P., REICHARD, M. & MALTCHIK, L. 2015. **The morphology-diet relationship and its role in the coexistence of two species of annual fishes.** Ecology of Freshwater Fish, 24:77–90

KREBS, C. J. **Ecological methodology.** 2 nd Benjamin-Cummings Pub. New York. 620p, 1999.

LAMPERT, V. R.; AZEVEDO, M. A.; FIALHO, C. B. **Hábito alimentar de *Mimagoniates microlepis* Steindachner, 1876 (Characidae: Glandulocaudinae) do canal de ligação entre as lagoas Emboaba e Emboabinha, Rio Grande do Sul, Brasil.**

LAMPERT, Vinicius Renner et al. **The effects of season and ontogeny in the diet of *Piabarchus stramineus* (Eigenmann 1908)(Characidae: Stevardiinae) from southern Brazil.** *Acta Limnologica Brasiliensia*, v. 34, 2022.

LIMA, D. O.; BEHR, E. R. **Feeding ecology of *Pachyurus bonariensis* Steindachner, 1879 (Sciaenidae: Perciformes) in the Ibicuí River, Southern Brazil: ontogenetic, seasonal and spatial variations.** *Brazilian Journal of Biology*, v. 70, p. 503-509, 2010.

LUIZ, E. A.; Agostinho, A. A.; Gomes, L. C. and Hahn, N. S. (1998), **Ecologia trófica de peixes em dois riachos da bacia do rio Paraná.** *Rev. Brasil. Biol.*, 58: 273-285.  
MacARTHUR, R.H. & PIANKA, E.R. 1966.

MALABARBA, L. R.; WEITZMAN, S. H. **Description of a new genus with six new species from southern Brazil, Uruguay and Argentina, with a discussion of a putative characid clade (Teleostei: Characiformes: Characidae).** *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, série Zoologia*, v. 16, n. 1, p. 67-151, 2003.

MANJARRÉS HERNÁNDEZ, Ana; GUISANDE, Cástor; GARCÍA ROSELLÓ, Emilio. **Predicting the effects of climate change on future freshwater fish diversity at global scale.** *Nature Conservation*, 43, 1-24., 2021.

MASSARO, Marthoni Vinicius et al. **Seasonal and longitudinal variation in fish assemblage structure along an unregulated stretch of the Middle Uruguay River.** *Neotropical Ichthyology*, v. 17, 2019.

MOL, J. H., 1995. **Ontogenetic diet shifts and diet overlap among three closely related neotropical armoured catfishes.** *Journal of Fish Biology* 47: 788–807

MONTENEGRO, L. A., DAMASCENO, D.N.F., ALMEIDA, R. G.; CHELLAPPA, S. **Biologia alimentar do mussum, *Synbranchus marmoratus* (Bloch, 1795) (Osteichthyes: Synbranchidae) no açude Marechal Dutra localizado no semi-árido brasileiro.** *Biota Amazônia*, v.1, n. 2, p. 52-60, 2011.

MUGNAI, Riccardo; NESSIMIAN, Jorge Luiz; BAPTISTA, Darcilio Fernandes. **Manual de identificação de macroinvertebrados aquáticos do Estado do Rio de Janeiro: para atividades técnicas, de ensino e treinamento em programas de avaliação da qualidade ecológica dos ecossistemas lóticos.** Technical Books Editora, 2010.

NUNN, A.D., TEWSON, L.H. & COWX, I.G. 2012. **A ecologia de forrageamento de peixes larvais e juvenis.** *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 22(2):377–408

OTA, Renata Rúbia et al. **Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes: revised, annotated and updated.** *Neotropical Ichthyology*, v. 16, 2018  
patchy environment. *American Naturalist*, 100: 603-609.

PACHLA, Lucas Adriano et al. **Recruitment of migratory fish in free-flowing rivers with limited floodplain development.** Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, v. 32, n. 12, p. 1888-1900, 2022.

PERRY, Gad; PIANKA, Eric R. **Animal foraging: past, present and future.** Trends in Ecology & Evolution, v. 12, n. 9, p. 360-364, 1997. Pianka, E. R., 1969.

**Sympatry of desert lizards (Ctenotus) in western Australia.** ROSS, S. T., 1986.

**Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies.** Copeia 1986: 352–388.

PRADO, K.L.L.; FREITAS, C.E.C.; SOARES, M.G.M. 2010. **Assembleias de peixes associadas às macrófitas aquáticas em lagos de várzea do baixo rio Solimões.** Revista Biotemas, 23: 131-142.

PREJS, A.; PREJS, K. **Feeding of tropical freshwater fishes: seasonality in resource availability and resource use.** Oecologia, v. 71, p. 397-404, 1987. present and future. Trends in ecology and evolution, 12: 360-364

QUIRINO, B.A., CARNIATTO, N., GUGLIELMETTI, R. & FUGI, R. 2017. **Changes in diet and niche breadth of a small fish species in response to the flood pulse in a Neotropical floodplain lake.** Limnologica, 62:126–131.

REIS, R. E. et al. **Fish biodiversity and conservation in South America.** Journal of fish biology, v. 89, n. 1, p. 12-47, 2016.

REIS, R.E. 2013. **Conserving the freshwater fishes of South America.** Int Zoo Yearb. 2013. 47(1):65-70.

REYNALTE-TATAJE, David A. et al. **Spawning of migratory fish species between two reservoirs of the upper Uruguay River, Brazil.** Neotropical Ichthyology, v. 10, p. 829-835, 2012.

RODRÍGUEZ, Marco A.; LEWIS JR, William M. **Structure of fish assemblages along environmental gradients in floodplain lakes of the Orinoco River.** Ecological monographs, v. 67, n. 1, p. 109-128, 1997.

ROOT, Terry L. et al. **Human-modified temperatures induce species changes: joint attribution.** Proceedings of the National Academy of Sciences, v. 102, n. 21, p. 7465-7469, 2005.

SABINO, J. et al. **Feeding biology, activity period and spatial distribution of fishes in an Atlantic forest stream in southeastern Brazil.** Revista Brasileira de Biologia, v. 50, n. 1, p. 23-36, 1990.

SÁNCHEZ-BOTERO, Jorge Iván; ARAUJO-LIMA, Carlos ARM. **As macrófitas aquáticas como berçário para a ictiofauna da várzea do rio Amazonas.** Acta amazonica, v. 31, p. 437-437, 2001.

SÚAREZ, Yzel Rondon; FERREIRA, Fabiane Silva; TONDATO, Karina Keyla.  
**Assemblage of fish species associated with aquatic macrophytes in Porto Murtinho Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brazil.** *Biota Neotropica*, v. 13, p. 182-189

TEDESCO PA, Oberdorff T, Cornu JF, Beauchard O, Brosse S, Dürr HH, Grenouillet G, Leprieur F, Tisseuil C, Zaiss R, Hugueny B (2013) **A scenario for impacts of water availability loss due to climate change on riverine fish extinction rates.** *Journal of Applied Ecology* 50: 1105–1115.

TEIXEIRA, S. F.; SANTOS, M. N. S.; LEITE, A. S.; RODRIGUES, V. M. S.; LINS, M. L. A. **Alimentação do pacu *Metynnis lippincottianus* (Cope, 1870) no reservatório de boa esperança, Piauí, Brasil.** In: Anais do IX Congresso de Ecologia do Brasil. São Lourenço-MG, 2009

THORP JH, Delong MD, Greenwood KS, Casper AF. **Isotopic analysis of three food web theories in constricted and floodplain regions of a large river,** *Oecologia*, 1998, vol. 117 (pg. 551-563)

THORP JH, Delong MD. **The riverine productivity model: An heuristic view of carbon sources and organic processing in large river ecosystems,** *Oikos*, 1994, vol. 70 (pg. 305-308)

TOFT, C. A., 1985. **Resource partitioning in amphibians and reptiles.** *Copeia* 1985: 1–2

TONELLA, L.H., DIAS, R.M., VITORINO, O.B., FUGI, R. & AGOSTINHO, A.A. 2019. **Conservation status and bio-ecology of *Brycon orbignyanus* (Characiformes: Bryconidae), an endemic fish species from the Paraná River basin (Brazil) threatened with extinction.** *Neotropical Ichthyology* 17(3)

UIEDA, V.; PINTO, T. **Feeding selectivity of ichthyofauna in a tropical stream: space-time variations in trophic plasticity.** *Community Ecology*, v. 12, n. 1, p. 31-39, 2011.

VAN DER SLEEN, Peter; RAMS, Maartje. **Flood pulses and fish species coexistence in tropical rivers-a theoretical food web model.** *Environmental Biology of Fishes*, p. 1-12, 2023.

VANNOTE, R.L., Minshall, G.W., Cummings, K.W., Sedell, J.R. & Cushing, C.E. 1980. **The River Continuum Concept.** *Can J Fish Aquat Sci* 37(1):130-37

VARI, R.P. & Malabarba, L.R. 1998. **Neotropical ichthyology: an overview. In Phylogeny and classification of Neotropical fishes** (L.R. Malabarba, R.E. Reis, R.P. Vari, Z.M.S. Lucena & C.A.S. Lucena, eds), EDIPUCRS, Porto Alegre, p.1-12.

WAINWRIGTH, P.C. & RICHARD, B.A. 1995. **Predicting patterns of prey use from morphology of fishes.** *Environ. Biol. Fishes*, 44:97–113

WINEMILLER, K.O. **Factors driving temporal and spatial variation in aquatic floodplain food webs.** In: POLIS, G.A.; WINEMILLER, K.O. (Ed.). Food webs: integration of patterns and dynamics. London: Chapman and Hall, 1996. p. 298-312

WINEMILLER, Kirk O.; JEPSEN, David B. **Effects of seasonality and fish movement on tropical river food webs.** Journal of fish Biology, v. 53, p. 267-296, 1998.

WOOTTON, R.J. **Ecology of teleost fishes.** London: Chapman and Hall, 1990.

XENOPOULOS MA, Lodge DM, Alcamo J, Märker M, Schulze K, Van Vuuren DP (2005) **Scenarios of freshwater fish extinctions from climate change and water withdrawal.** Global Change Biology 11(10): 1557–1564

ZAMORA-ARROYO, Francisco et al. **Regeneration of native trees in response to flood releases from the United States into the delta of the Colorado River, Mexico.** Journal of Arid Environments, v. 49, n. 1, p. 49-64, 2001.

ZANIBONI-FILHO E, MEURER S, Shibatta OA, Nuñez APO. **Catálogo ilustrado de peixes do alto rio Uruguai.** Florianópolis: Editora da UFSC ; 2004

ZARET, Thomas M.; RAND, A. Stanley. **Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle.** Ecology, v. 52, n. 2, p. 336-342, 1971.

ZHANG J (2016). **Spaa: SPecies Association Analysis.** R package version 0.2.2, <https://CRAN.R-project.org/package=spaa>>.