

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO OESTE DO PARANÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO *STRICTO SENSU* EM CONSERVAÇÃO E MANEJO
DE RECURSOS NATURAIS – NÍVEL MESTRADO

JISLAINE CRISTINA DA SILVA

ECOLOGIA ALIMENTAR DAS ESPÉCIES DE PEIXES DE PEQUENO PORTE EM
DIFERENTES BIÓTOPOS DA BACIA DO RIO VERDE, ALTO RIO PARANÁ, BRASIL

CASCADEL-PR
AGOSTO/2013

JISLAINE CRISTINA DA SILVA

ECOLOGIA ALIMENTAR DAS ESPÉCIES DE PEIXES DE PEQUENO PORTE EM
DIFERENTES BIÓTOPOS DA BACIA DO RIO VERDE, ALTO RIO PARANÁ, BRASIL

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação *Stricto Sensu* em Conservação e Manejo de Recursos Naturais – Nível Mestrado, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, da Universidade Estadual do Oeste do Paraná, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Conservação e Manejo de Recursos Naturais.

Área de Concentração: Conservação e Manejo de Recursos Naturais

Orientador: Prof. Dr. Éder André Gubiani

Co-orientadora: Prof^ª. Dra. Rosilene Luciana Delariva

CASCAVEL-PR
AGOSTO/2013

Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)
Biblioteca Central do Campus de Cascavel – Unioeste
Ficha catalográfica elaborada por Jeanine da Silva Barros CRB-9/1362

S58e Silva, Jislaine Cristina da
Ecologia alimentar das espécies de peixes de pequeno porte em diferentes biótopos da Bacia do Rio Verde, Alto Rio Paraná, Brasil / Jislaine Cristina da Silva — Cascavel, PR: UNIOESTE, 2013.
62 p.

Orientador: Prof. Dr. Éder André Gubiani
Co-orientadora: Profa. Dra. Rosilene Luciana Delariva
Dissertação (Mestrado) – Universidade Estadual do Oeste do Paraná.
Programa de Pós-Graduação *Stricto Sensu* em Conservação e Manejo de Recursos Naturais, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde.
Bibliografia.

1. Peixes de pequeno porte - Bacia do Rio Verde, Alto Rio Paraná, Brasil. 2. Ecologia alimentar. I. Universidade Estadual do Oeste do Paraná. II. Título.

CDD 21.ed. 639.3

JISLAINE CRISTINA DA SILVA

**“Ecologia Alimentar das Espécies de Peixe de Pequeno Porte em Diferentes Biótopos da
Bacia do Rio Verde, Alto Rio Paraná, Brasil”.**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação stricto sensu em Conservação e Manejo de Recursos Naturais-Nível de Mestrado, do Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, da Universidade Estadual do Oeste do Paraná, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Conservação e Manejo de Recursos Naturais, pela comissão Examinadora composta pelos membros:



Prof. Dr. Eder André Gubiani.
Universidade Estadual do Oeste do Paraná (Presidente/Orientador)



Prof. Dr. Rosilene Luciana Delariva.
Universidade Estadual do Oeste do Paraná



Prof. Dr. Pitágoras Augusto Piana
Universidade Estadual do Oeste do Paraná



Prof. Dr. Rosemara Fugi
Universidade Estadual de Maringá.

Aprovada em 05 de agosto de 2013.

Local da defesa: Unioeste, Prédio de Salas de Aula, sala 56, Cascavel-PR.

DEDICATÓRIA

A meus pais Sebastião e Rosana que me deram todo apoio necessário ao longo de minha vida.

Ao meu esposo Luís Paulo, que esteve todos os momentos ao meu lado, com muita paciência, carinho, amor e compreensão.

Serei eternamente grata.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus em primeiro lugar, por todas as conquistas e obstáculos vencidos.

À Prof. Dr. Éder André Gubiani, pela orientação e imenso conhecimento transmitido, pela pessoa extremamente competente e dedicada. Agradeço a confiança, paciência e apoio em todas as decisões, ao longo deste trabalho.

À Prof. Dra. Rosilene Luciana Delariva, pela orientação, por todo conhecimento e experiência compartilhada desde a minha graduação, pelo exemplo de ética e profissionalismo a ser seguido, e especialmente pela amizade e compreensão.

Ao GERPEL (Grupo de pesquisas em Recursos Pesqueiros e Limnologia) pelos trabalhos de campo, fornecimento dos dados e apoio concedido durante a realização deste trabalho.

Ao Programa de Pós-graduação em Conservação e Manejo de Recursos Naturais, coordenação e professores pelas fundamentais contribuições ao longo do curso e a secretária assistente Márcia, por toda presteza.

Aos amigos Mayara, Guilherme e Lázaro pela ajuda na análise dos estômagos, sobretudo, a Mayara pela amizade.

As queridas amigas Ana Paula Castaldelli e Ana Paula Mamprim, que me acolheram como companheira de apartamento, pelas longas conversas e palavras de incentivo.

Aos meus eternos amigos da graduação Karine Orlandi Bonato, Aline Duarte e Caio Henrique, que mesmo distantes, estiveram sempre presente nesta caminhada, me incentivando em todos os momentos.

Aos meus pais Sebastião e Rosana, responsáveis pela pessoa que sou hoje, pelo amor, incentivo e compreensão.

Aos meus sogros Luiz e Lucimara, que considero meus segundos pais, por toda ajuda, carinho e palavras de estímulo.

Ao meu esposo Luís Paulo, que além, de todo amor, carinho, paciência e compreensão, esteve sempre disposto a me ajudar no laboratório, nas planilhas, etc.

À Capes, pelo auxílio financeiro.

À todos aqueles que direta ou indiretamente contribuíram para a realização dessa pesquisa.

SUMÁRIO

APRESENTAÇÃO.....	8
CAPÍTULO 1: USO DOS RECURSOS ALIMENTARES POR ESPÉCIES DE PEIXES DE PEQUENO PORTE EM RIO NEOTROPICAL: RESPOSTAS AS VARIAÇÕES ESPACIAIS E TEMPORAIS.....	
RESUMO.....	10
RESUMO.....	11
ABSTRACT.....	12
INTRODUÇÃO.....	13
MATERIAL E MÉTODOS.....	15
Área de estudo.....	15
Amostragem.....	18
Análise da dieta.....	19
Análise dos dados.....	19
RESULTADOS.....	21
DISCUSSÃO.....	28
BIBLIOGRAFIA CITADA.....	29
CAPÍTULO 2: PARTIÇÃO DE RECURSOS ALIMENTARES ENTRE ESPÉCIES DE PEIXES DE PEQUENO PORTE EM UM RIO NEOTROPICAL.....	
RESUMO.....	36
RESUMO.....	37
ABSTRACT.....	38
INTRODUÇÃO.....	39
MATERIAL E MÉTODOS.....	41
Área de estudo.....	41
Amostragem.....	44
Análise da dieta.....	44
Análise dos dados.....	44
RESULTADOS.....	47
DISCUSSÃO.....	53
REFERÊNCIAS.....	56

APRESENTAÇÃO

Este trabalho faz parte do projeto “Resgate, Manejo e Conservação da Ictiofauna na área de influência da futura UHE São Domingos” desenvolvido pelo Grupo de Pesquisa em Recursos Pesqueiros e Limnologia – GERPEL.

Os dados compilados nessa dissertação retratam a ecologia alimentar das espécies de peixes de pequeno porte coletadas durante 14 meses de amostragens realizadas no canal principal do rio Verde, pertencente à bacia do Alto rio Paraná, região do estado do Mato Grosso do Sul.

É importante ressaltar que a área de estudo, além de estar inserida na bacia do Alto rio Paraná, a segunda maior bacia da América do Sul, também pertence ao bioma Cerrado. Este bioma possui uma das faunas mais ricas do país e é considerado um dos *hotspots* para a conservação da biodiversidade mundial. Entretanto, tem sofrido inúmeros impactos antrópicos, com alto nível de degradação nas últimas décadas, especialmente a implantação de culturas não-nativas, afetando fauna e flora dos rios e entorno da região. Além disso, após este estudo foi instalada a Usina Hidrelétrica de São Domingos no rio Verde, assim como inúmeras outras que estão operando ou em processo para serem viabilizadas na região do Cerrado, provocando grande desestruturação dos ambientes aquáticos.

Dessa forma, estudos ecológicos da fauna aquática, embora crescente nos últimos anos, consolidam ideias e conceitos ecológicos que contribuem para a preservação da biodiversidade, especialmente porque grande parte dela ainda é desconhecida. Estudos na região do Cerrado, especificamente, em grandes rios são praticamente inexistentes, o que torna, pesquisas como esta, fundamentais para futuros projetos de conservação da fauna de peixes no cerrado brasileiro.

Os dados relativos à dieta foram distribuídos em dois capítulos, sendo que no capítulo 1 foi abordado: Uso dos recursos alimentares por espécies de peixes de pequeno porte em rio neotropical: respostas as variações espaciais e temporais e no capítulo 2: Partição de recursos alimentares entre espécies de peixes de pequeno porte em um rio neotropical.

Capítulo 1 elaborado e formatado conforme as normas de publicação científica *Zoologia*. Disponível em: <http://www.scielo.br/revistas/zool/iinstruc.htm> e

Capítulo 2 elaborado e formatado conforme as normas de publicação científica *Ecology of Freshwater Fish*. Disponível em: [http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/\(ISSN\)1079-5666/10.1111/ISSN1079-5666/homepage/ForAuthors.html](http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1079-5666/10.1111/ISSN1079-5666/homepage/ForAuthors.html).

CAPÍTULO 1

USO DOS RECURSOS ALIMENTARES POR ESPÉCIES DE PEIXES DE PEQUENO
PORTE EM RIO NEOTROPICAL: RESPOSTAS AS VARIAÇÕES ESPACIAIS E
TEMPORAIS.

RESUMO

Variações em escala espacial e temporal na oferta dos recursos alimentares desempenham um papel central nas alterações dos padrões de utilização dos alimentos pelas espécies de peixes. Dessa forma, o objetivo deste estudo foi avaliar as variações espaciais e temporais no uso dos recursos alimentares pelas espécies de peixes de pequeno porte no rio Verde, Bacia do Alto rio Paraná, Mato Grosso do Sul. As coletas foram realizadas no período chuvoso e seco, de novembro de 2010 a agosto de 2012, utilizando arrastos, tarrafas e redes de espera. Foram nove locais de amostragem, agrupados em três biótopos: montante e jusante da Cachoeira Branca e tributário. Os conteúdos estomacais de 3.263 indivíduos pertencentes a 12 espécies de pequeno porte foram analisados de acordo com o método volumétrico. Ao todo foram registrados 31 itens alimentares. Para todos os biótopos analisados, o consumo de sementes foi maior no período chuvoso, e vegetal (folhas) no período seco. Hymenoptera foi um item importante na dieta das espécies de peixes, porém as proporções no consumo foram distintas entre os biótopos e períodos. O consumo de Coleoptera e Isoptera foi expressivo apenas na jusante da cachoeira branca no período chuvoso e vegetal aquático foi mais consumido no tributário na estação seca. A análise de coordenadas principais (PCoA) além de indicar segregação espacial e temporal na dieta das espécies, evidenciou a interação entre estes dois fatores. Diferenças significativas foram verificadas quanto à composição da dieta entre os biótopos, períodos chuvoso e seco e para a interação. Recursos de origem alóctone foram nitidamente os mais consumidos pelas espécies em todos os biótopos em ambos os períodos hidrológicos. A sobreposição alimentar entre as espécies, mesmo apresentando diferenças espaciais e sazonais significativas, foi considerada baixa ($<0,4$) para cerca de 60% dos pares de espécies. Assim, podemos concluir que ocorreram mudanças espaciais e sazonais no uso dos recursos alimentares pelas espécies de peixes de pequeno porte e essas variações estiveram relacionadas às diferenças fisiográficas do canal e entorno que contribuíram para que mudanças sazonais na dieta fossem significativas, refletindo também na baixa sobreposição alimentar entre as espécies.

Palavras-chave: dieta; rio Verde, peixes pequeno porte, variações espaciais; sazonalidade.

ABSTRACT

Variations in spatial and temporal scale in the provision of food resources play a central role in changing patterns of food utilization by fish species. Thus, the aim of this study was to evaluate the spatial and temporal variations in the use of food resources for species of small fish in the Verde River, the Upper Paraná River basin, Mato Grosso do Sul. Samples were collected during the rainy season and dry from November 2010 to August 2012, using trawls, cast nets and gillnets. Nine sampling sites were grouped into three biotopes: upstream and downstream of the Branca Waterfall and tributarie. The stomach contents of 3,263 individuals belonging to 12 species of small size were analyzed according to the volumetric method. Altogether 31 food items were recorded. For all biotopes analyzed the consumption of seeds was higher in the rainy season, and plant (leaves) in the dry season. Hymenoptera was an important item in the diet of fish species, but the proportions were different in consumption between periods and biotopes. The consumption of Coleoptera and Isoptera was significant only in the downstream Branca Waterfall in the rainy season and aquatic plant was consumed more in tributarie in the dry season. The Principal Coordinate Analysis (PCoA) and indicate spatial and temporal segregation of species in the diet, showed the interaction between these two factors. Significant differences were observed in the composition of the diet among biotopes, rainy and dry seasons and interaction. Resources allochthonous origin was clearly the most consumed by the species in all biotopes in both hydrological periods. The dietary overlap between species, even with significant seasonal and spatial differences, was considered low (< 0.4) for about 60 % of species pairs. Thus, we conclude that spatial and seasonal changes occurred in the use of food resources for species of small fish and these variations were related to differences physiographic channel and environment that contributed to seasonal changes in the diet were significant, reflecting also the low overlap feed between species.

Keywords: diet, Verde River, fish small, spatial variations; seasonality.

INTRODUÇÃO

A heterogeneidade espacial e temporal é uma característica dominante e marcante na maioria dos ecossistemas (HOLT 2002). Ecologistas reconhecem cada vez mais que essas variações têm um papel fundamental tanto nas características ambientais quanto nas comunidades biológicas, o que interfere nos padrões da biodiversidade, bem como nos processos de persistência das populações, teias alimentares, coexistência e interações de espécies (POLIS *et al.* 1996, 1997, HOLT 2002, BERG & BENGTSSON 2007).

Considerando que as relações tróficas podem ser influenciadas por essas alterações ao longo do tempo e do espaço, estudos desenvolvidos em ambientes aquáticos, com enfoque à utilização dos recursos alimentares pelas espécies de peixes, são considerados instrumentos efetivos para o conhecimento da dinâmica dessas mudanças. De acordo com YANG *et al.* (2008), comunidades biológicas são reguladas pelas variações espaciais e sazonais na disponibilidade de recursos. Assim, informações sobre essa variabilidade permitem avaliar o comportamento da ictiofauna ao longo do tempo e do espaço.

Em ambientes aquáticos tropicais as variações espaciais podem estar associadas à diferenças na riqueza de espécies e heterogeneidade de habitats, fisiografia do canal e área do entorno, fisiografia do canal e área do entorno (WINEMILLER 1990). Por outro lado, a sazonalidade é resultante, principalmente, do ciclo anual de temperatura, do regime de chuvas e das oscilações do nível da água, que ocasionam mudanças cíclicas na abundância e disponibilidade dos recursos alimentares (LOWE-MCCONNEL 1999, ABUJANRA *et al.* 2009). Dessa forma, todos esses fatores influenciam na oferta de recursos alimentares para os ecossistemas aquáticos e, além disso, interferem no aporte de itens de origem alóctone e autóctone (DAVIES *et al.* 2008), desempenhando papel central nos padrões espaciais e temporais da alimentação da assembleia de peixes (PREJS & PREJS 1987, WINEMILLER & WINEMILLER 2003).

Além das condições ambientais locais e de sua variabilidade temporal, se deve levar em consideração as características intrínsecas de cada espécie. Ainda que, os peixes neotropicais, sejam caracterizados pela elevada plasticidade trófica (GERKING 1994, ABELHA *et al.* 2001), outros fatores como a seletividade, motilidade e exigências energéticas e fisiológicas podem permitir a exploração dos recursos em diferentes escalas espaciais e sazonais (MASDEU *et al.* 2011, UEDA & PINTO, 2011). Assim, o uso dos recursos alimentares pelos peixes pode estar 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 & 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 & RAND 1971, ESTEVES & GALETTI 1995).

A influência de mudanças espaciais e sazonais sobre as relações tróficas tem sido reconhecida há muito tempo (ARGERMEIER 1982; SCHOENER 1989, POLIS *et al.* 1996, 1997, WINEMILLER & JEPSEN 1998, HOLT 2002) e vem ganhando importância no contexto ecológico nos últimos anos (CORRÊA *et al.* 2011, PETTIT *et al.* 2011, CENEVIVA-BASTOS *et al.* 2012, GIMENES *et al.* 2013, WOLFF *et al.* 2013). Entretanto, alguns aspectos que influenciam na disponibilidade de recursos ao longo de gradientes espaciais, como por exemplo, barreiras geográficas, e temporais como a sazonalidade precisam ser mais bem esclarecidas.

O conceito de continuidade fluvial enfatiza que alterações espaciais e temporais nos processos biológicos, na disponibilidade de recursos e no funcionamento ecossistêmico ocorrem ao longo do canal fluvial (VANOTTE *et al.* 1980). Entretanto, algumas características geográficas como barreiras à dispersão, planícies aluviais e confluência de tributários podem promover a descontinuidade em um rio. Essas modificações no canal principal podem ocasionar aumento na heterogeneidade de habitats ao longo do contínuo fluvial, incluindo os seus tributários, que são ambientes extremamente importantes na manutenção das comunidades aquáticas (RICE *et al.* 2001, BENDA *et al.* 2004, GUBIANI *et al.* 2010). Esses fatores espaciais, aliados à intensa degradação ambiental sofrida pelas bacias hidrográficas nos últimos anos têm provocado mudanças nas características de entorno, influenciando o aporte de recursos alimentares e os padrões cíclicos em escalas temporais.

Dessa forma, este trabalho considerou que o descontínuo fluvial, ocasionado por uma barreira geográfica natural, certamente maximiza a heterogeneidade de habitats ao longo do canal que, juntamente com a sazonalidade estabelecida pelo regime hídrico, influenciam a dinâmica trófica desse ambiente. Assim, o objetivo deste estudo foi avaliar as variações espaciais e temporais no uso dos recursos alimentares pelas espécies de peixes de pequeno porte no rio Verde, Bacia do Alto rio Paraná, Mato Grosso do Sul, buscando responder especificamente as seguintes questões: 1) Ocorrem variações espaciais em diferentes biótopos e sazonais (período chuvoso e seco) no uso dos recursos alimentares pelas espécies de peixes de pequeno porte? 2) Se ocorrerem mudanças, elas estão associadas à variações na oferta e origem do alimento? 3) A sobreposição alimentar entre as espécies reflete as variações espaciais e temporais?

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

A área de drenagem do rio Verde (20° 40' 30.61" S, 53° 34' 4.91" W) está inserida no Cerrado brasileiro e se destaca por ser um importante tributário do Alto rio Paraná (Figura 1). A bacia do rio Verde se localiza na porção nordeste do estado de Mato Grosso do Sul e abrange áreas dos municípios de Camapuã, Costa Rica, Água Clara, Ribas do Rio Pardo, Brasilândia e Três Lagoas. Sua foz está localizada no rio Paraná, no reservatório da Usina Hidrelétrica Sérgio Mota (Porto Primavera), no estado de São Paulo. O clima da região é caracterizado por duas estações distintas: invernos secos (abril a setembro) e verões chuvosos (outubro a março) (RIBEIRO & WALTER 1998, PAGOTTO & SOUZA 2006).

No trecho de estudo, o rio Verde apresenta uma barreira geográfica natural, denominada de cachoeira Branca, considerada um pequeno obstáculo à dispersão da ictiofauna (SILVA *et al.* em prep.). Essa barreira é caracterizada por possuir águas turbulentas e corredeiras extensivas. Dessa forma, utilizamos essa barreira como critério de separação dos locais avaliados, uma vez que as características do canal principal do rio Verde diferem acima e abaixo dessa cachoeira (Tabela 1).

Para isso foram definidos nove pontos de amostragem, distribuídos no rio Verde e em um tributário, o rio São Domingos (Figura 1). A fim de avaliar mudanças espaciais no uso de recursos alimentares pelas espécies de peixes, os pontos foram agrupados em três diferentes biótopos: tributário (1, 2, 3), montante da cachoeira Branca (4, 5, 6) e jusante da cachoeira Branca (7, 8, 9) (Figura 1). As características físicas de cada local estão descritas na tabela I.

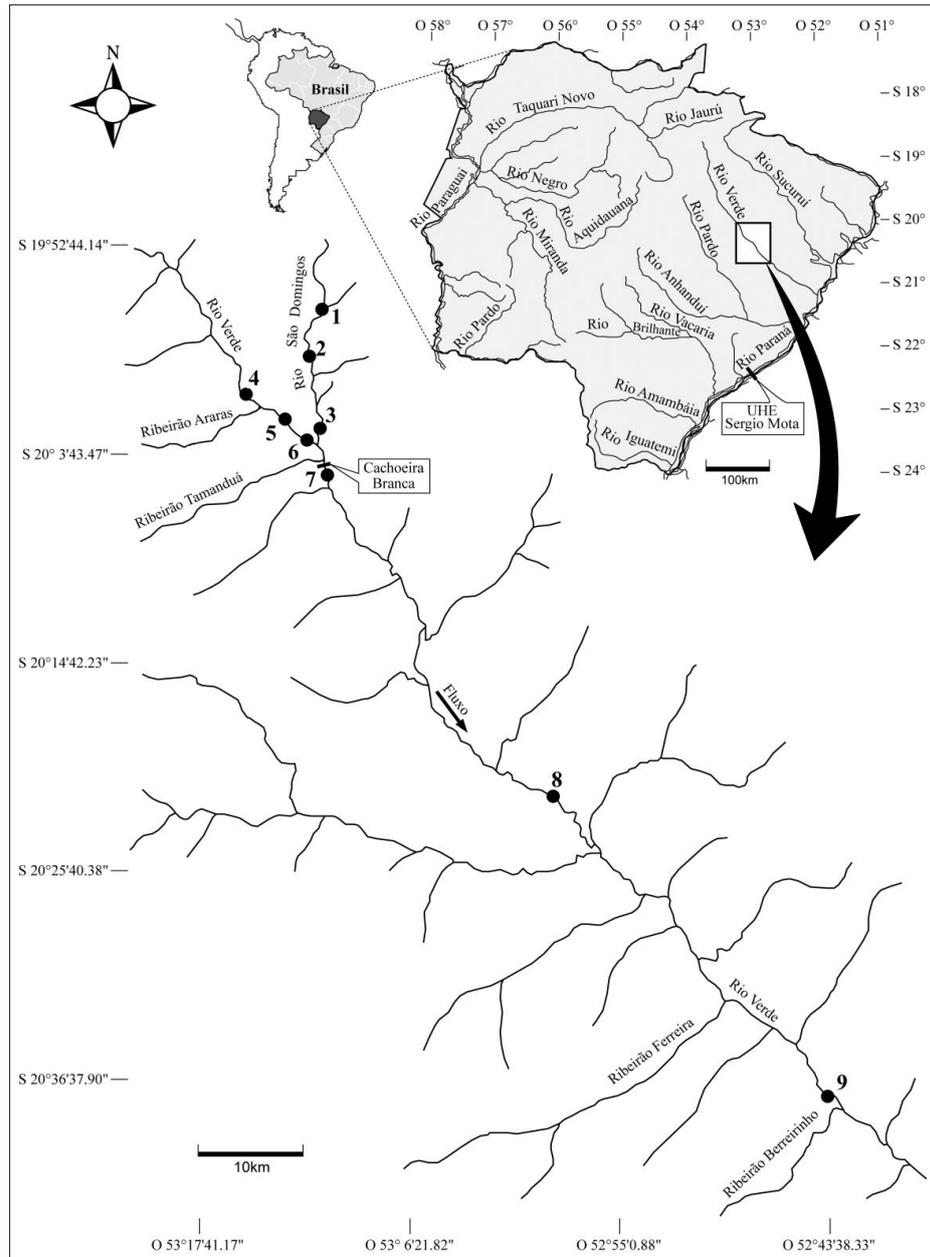


Figura 1. Área de estudo e pontos de coleta nos rios Verde e São Domingos, bacia do Alto rio Paraná, Mato Grosso do Sul, Brasil.

Tabela I. Características físicas dos pontos de amostragens nos rios Verde e São Domingos, bacia do Alto rio Paraná, Mato Grosso do Sul.

Pontos	Biótopo	Substrato predominante	Vegetação ripária	Fisiografia do canal	Entorno
1, 2, 3 (rio São Domingos)	Tributário (acima da cachoeira Branca)	Arenoso/rochoso	Vegetação ciliar nativa (arbustiva) em média 10 metros de largura, alguns locais sem vegetação e com erosões (no ponto 1 margem esquerda com mais de 500 metros de vegetação).	Largura aproximada de 10 a 20 metros, águas rápidas e corredeiras, com algumas áreas de remanso, abrigos nas margens. Regiões com pequenas lagoas marginais e áreas de várzeas, alguns trechos com baixa profundidade.	Atividade de pecuária.
4, 5, 6 (rio Verde)	Montante da cachoeira Branca	Rochoso/arenoso	Região preservada com vegetação ciliar nativa (arbustiva) entre 20 a 30 metros de largura nas duas margens.	Largura entre 40 e 150 metros, com águas rápidas, poucos locais de abrigo e remanso. Algumas lagoas marginais e áreas de várzeas.	Atividade de pecuária e produção de eucalipto.
7, 8, 9 (rio Verde)	Jusante da cachoeira Branca	Rochoso/arenoso	Vegetação ciliar nativa (arbustiva) em média 10 metros de largura.	Largura entre 40 e 60 metros, com águas rápidas e turbulentas com corredeiras e pequenas quedas de água, grandes regiões de várzeas.	Apresenta no entorno grandes fazendas com atividade pecuária extensiva com grandes áreas de pastagens.

Amostragem

As amostragens foram realizadas mensalmente na estação chuvosa, de novembro/2010 a março/2011 e outubro/2011 a fevereiro/2012, e trimestralmente na estação seca, de maio a agosto de 2011 e 2012 (Figura 2), totalizando 14 meses de coletas. Para as amostragens foram utilizados diferentes aparelhos de pesca, como arrasto, tarrafas e redes de esperas (malhas simples; 2,4, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 12, 14 e 16 cm entre nós não adjacentes) e tresmalhos (feiticeiras, malhas de 6, 7 e 8 cm entre nós não adjacentes), com 1,5 metros de altura e 20 metros de comprimento no rio Verde e 10 metros no tributário. Após a captura, os peixes foram anestesiados com solução de benzocaína (250 mg/l) conforme sugerido pela Associação americana de medicina veterinária (AMERICAN VETERINARY MEDICAL ASSOCIATION; AVMA 2001), fixados em formaldeído 10% e acondicionados em tambores de polietileno. Em laboratório, os peixes foram identificados de acordo com BRITSKI *et al.* (1999) e GRAÇA & PAVANELLI (2007), medidos (comprimento total e padrão em cm) e pesados (gramas). Exemplares testemunhos de cada espécie foram conservados em álcool 70% e depositados na coleção ictiológica do Nupélia (Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura) da Universidade Estadual de Maringá, disponível em(<http://peixe.nupelia.uem.br>).

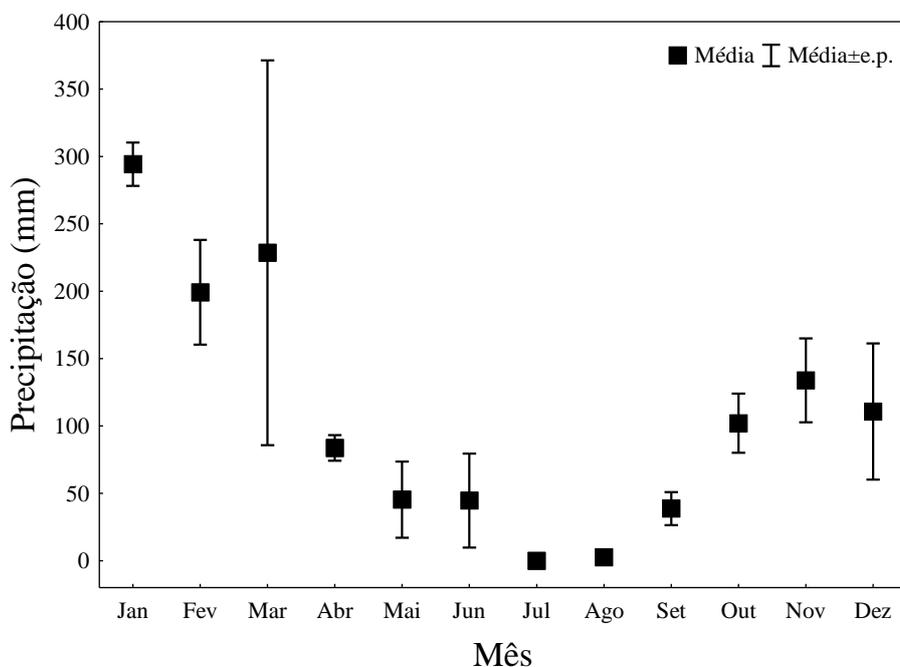


Figura 2. Variação da precipitação mensal no trecho de estudo no rio Verde, Bacia do Alto rio Paraná, durante o período de 2010 a 2012. Os dados foram fornecidos pela Agência Nacional de Águas (ANA) (estação Alto rio Verde).

Análise da dieta

Para análise do conteúdo estomacal foram utilizadas somente as espécies de pequeno porte, consideradas àquelas em que os indivíduos adultos apresentam comprimento padrão menores que 15 cm, conforme proposto por CASTRO *et al.* (2003), com número de estômagos > 10. Além disso, os estômagos analisados foram àqueles com grau de enchimento maior que 50% (GR2 e GR3; ZAVALA-CAMIN 1996). Os conteúdos estomacais foram analisados sob microscópio óptico e estereoscópico, sendo os itens alimentares identificados, utilizando as chaves de identificação de BICUDO & BICUDO (1970) para as algas e de MUGNAI *et al.* (2010) para invertebrados, além de outras referências específicas quando necessárias. Os itens foram quantificados de acordo com o método volumétrico (HYSLOP 1980), utilizando-se proveta graduada e placa de vidro milimetrada (HELLAWELL & ABEL 1971).

Análise dos dados

Composição da dieta

Para sumarizar os dados de composição da dieta das espécies, os valores de volume dos itens alimentares foram avaliados por meio de uma análise de coordenadas principais (PCoA; LEGENDRE & LEGENDRE 1998), utilizando uma matriz de similaridade de Bray-Curtis, com 9999 randomizações. Os eixos com autovalores positivos foram retidos para interpretação (BORCARD *et al.* 2011). Para testar possíveis diferenças significativas na composição da dieta das espécies entre os grupos pré-definidos (biótopos e períodos hidrológicos), foi utilizada a análise de variância permutacional multivariada PERMANOVA através do índice de Bray-Curtis obtidos com 9999 permutações aleatórias (ANDERSON 2001). O método de valor indicador (IndVal; DUFRÊNE & LEGENDRE 1997) foi usado para detectar quais itens alimentares foram responsáveis pelos padrões observados na PERMANOVA quando significativa.

Origem dos recursos

Para determinação da origem dos recursos alimentares consumidos pelas espécies de peixes, os itens foram agrupados em alóctones, autóctones e indeterminados, para cada biótopo e período. A fim de testar se as proporções de itens alóctones e autóctones diferiram entre si, para os locais e períodos avaliados, foi utilizado o teste de Qui-

Quadrado (χ^2). Os recursos de origem indeterminado não foram considerados nessa análise, pois representaram menos de 1% da composição da dieta de todas as espécies.

Sobreposição alimentar

Para analisar o padrão de sobreposição alimentar das espécies foi calculado para cada amostra (ponto/mês), com base na matriz de volume dos itens alimentares, o índice de sobreposição alimentar 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} = medida de sobreposição de nicho de Pianka, entre as 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 variam de 0 (nenhuma sobreposição) a 1 (sobreposição total) e foram definidos nos seguintes níveis: baixa (0 - 0,39), intermediária (0,4 - 0,6) e alta (0,6 - 1) (modificado de GROSSMAN 1986 por CORRÊA *et al.* 2011).

Para avaliar a significância do índice de Pianka foi utilizado o modelo nulo (HARVEY *et al.* 1983). Nesse procedimento, as porcentagens observadas das categorias alimentares foram randomizadas 10.000 vezes dentro de cada amostra e para cada randomização o índice de Pianka foi calculado. Para essa análise foi utilizado o algoritmo de zeros embaralhados (RA3), cujo procedimento retém a amplitude de nicho das espécies observada, mas permite a utilização de qualquer recurso disponível na matriz. A sobreposição alimentar média observada foi comparado com a média calculada por modelos nulos (WINEMILLER & PIANKA 1990). Para testar diferenças na sobreposição alimentar entre os biótopos foi utilizada a análise não-paramétrica de variância (ANOVA de Kruskal-Wallis). Para testar diferenças na sobreposição alimentar entre os períodos hidrológicos em cada local, foi utilizado o teste t.

A PCoA e a PERMANOVA foram realizadas no programa R (R DEVELOPMENT 2011). O IndVal foi realizado usando o software PC-Ord[®] 5.0 (MCCUNE & MEFFORD 2006). A sobreposição alimentar e o modelo nulo foram calculados utilizando EcoSim[®] 7.0 (GOTELLI & ENTSMINGER 2012). O Qui-quadrado, o teste de Kruskal-Wallis e o teste t foram realizados no programa Statistica[®] 7.1 (STATSOFT). O nível de significância estatístico adotado para todas as análises foi de $p < 0,05$.

RESULTADOS

Composição da dieta

Em todo o período amostrado foram analisados os conteúdos estomacais de 3.263 indivíduos pertencentes a 12 espécies de peixes de pequeno porte (Tabela II).

Tabela II. Posição taxonômica das espécies (REIS *et al.* 2003), número de estômagos analisados e amplitude de tamanho dos indivíduos amostrados no rio Verde, bacia do Alto rio Paraná, Brasil, no período de novembro de 2010 a agosto de 2012.

ORDEM/Família/Espécie	Estômagos Analisados	Amplitude de comprimento (cm)
CHARACIFORMES		
Characidae		
<i>Astyanax aff. fasciatus</i> (Cuvier, 1819)	593	1,6 – 13,5
<i>Astyanax aff. paranae</i> Eigenmann, 1914	12	2,0 – 7,5
<i>Astyanax altiparanae</i> Garutti & Britski, 2000	446	1,5 – 13,0
<i>Aphyocharax dentatus</i> Eigenmann & Kennedy, 1903	22	2,1 – 4,1
<i>Bryconamericus</i> sp.1	375	2,1 – 6,2
<i>Bryconamericus stramineus</i> Eigenmann, 1908	467	1,5 – 6,1
<i>Knodus moenkhausii</i> (Eigenmann & Kennedy, 1903)	169	1,7 – 4,4
<i>Moenkhausia aff. intermedia</i> Eigenmann, 1908	183	1,3 – 6,5
<i>Moenkhausia aff. sanctaefilomenae</i> (Steindachner, 1907)	14	2,0 – 6,2
<i>Piabina argentea</i> Reinhardt, 1867	825	0,5 – 7,5
<i>Serrapinnus notomelas</i> (Eigenmann, 1915)	130	1,5 – 3,2
SILURIFORMES		
Heptapteridae		
<i>Pimelodella gracilis</i> (Valenciennes, 1835)	27	2,6 – 15,0
Número Total	3263	

Na composição da dieta de todas as espécies foram registrados 31 itens alimentares. Para todos os biótopos analisados, o consumo de sementes foi maior no período chuvoso, enquanto que vegetal terrestre (folhas) foi o item mais consumido no período seco. Hymenoptera foi um item importante na dieta das espécies, porém as proporções no consumo foram distintas entre os biótopos e períodos. Os maiores consumos, desse item, ocorreram na montante da cachoeira Branca, no período seco, e no tributário, no período chuvoso. O consumo de Coleoptera e Isoptera foi expressivo apenas na jusante da cachoeira branca no período chuvoso. Vegetal aquático foi mais consumido no tributário na estação seca (Tabela III).

Tabela III. Porcentagem de volume dos itens alimentares, consumidos pelas espécies de peixes de pequeno porte, organizados pelo tipo de origem em cada biótopo em ambos os períodos hidrológicos, no rio Verde, bacia do Alto rio Paraná, Brasil, no período de novembro de 2010 a agosto de 2012. Asterisco indica valores menores que 0,1%. Em negrito os itens alimentares mais consumidos. MCB = Montante da cachoeira Branca, JCB = jusante da cachoeira Branca e TRI = tributário.

Itens	MCB		JCB		TRI	
	Chuvoso	Seco	Chuvoso	Seco	Chuvoso	Seco
AUTÓCTONE						
Tecameba	*	*		*	*	*
Acarina	*	*				*
Amphipoda	*	*				
Cladocera			0,2			
Ostracoda						*
Ephemeroptera	0,5	1,3	1,1	3,5	1,4	2,8
Ninfa de Odonata	2,7	4,1	0,4	2,4	0,6	1,6
Plecoptera	0,5	1,6	0,7	2,2	0,7	1,2
Larva de Coleoptera	0,1	0,1	0,3	0,2	0,3	0,2
Trichoptera	1,1	1,3	1,6	1,5	1,7	1,4
Larva e Pupa de Diptera	0,4	0,8	0,4	4,5	0,9	1,0
Larva de Lepidoptera	0,1	0,8	0,4	1,1	0,3	*
Outros insetos aquáticos	2,3	2,7	1,7	3,6	2,1	2,0
Escamas	0,1	0,5	1,9	0,4	0,4	1,6
Resto de peixes	0,1		1,6		0,0	
Algas	3,2	5,2	0,8	7,7	3,1	5,0
Vegetal aquático	0,8	5,3	*	5,4	2,6	14,3
ALÓCTONE						
Oligochaeta	3,3	1,7	0,3		3,6	
Araneae	0,2	0,3	1,6	0,1	0,4	0,2
Orthoptera	3,1	1,5	*	*	0,8	0,3
Isoptera	2,4	1,3	10,2		1,8	
Psocoptera	*	*	0,2		*	
Hemiptera	2,3	1,2	1,3	0,6	1,6	4,9
Homoptera	*	0,4	0,1		0,1	*
Diptera	*	0,1	0,2	0,1	0,2	*
Hymenoptera	16,5	27,0	9,1	10,0	25,1	7,6
Coleoptera	3,8	4,1	16,7	3,0	2,7	1,7
Outros insetos terrestres	1,8	2,1	0,5	0,7	1,6	0,7
Sementes	43,3	15,3	42,5	30,2	36,4	26,1
Vegetal	11,5	20,2	6,2	22,6	11,2	26,8
INDETERMINADO						
Detrito	0,1	1,0	*	0,2	0,4	0,4

A análise de coordenadas principais (PCoA) resumiu a composição da dieta das espécies de peixe de pequeno porte e mostrou segregação trófica entre os biótopos e entre os períodos hidrológicos. Além disso, foi evidenciada interação entre esses dois fatores (Figura 3). Os eixos 1 e 2 foram retidos para interpretação (% explicação = 24.4%). Nítida separação foi observada na composição da dieta, principalmente do tributário em relação à montante e jusante da cachoeira Branca em ambos os períodos hidrológicos (Figura 3).

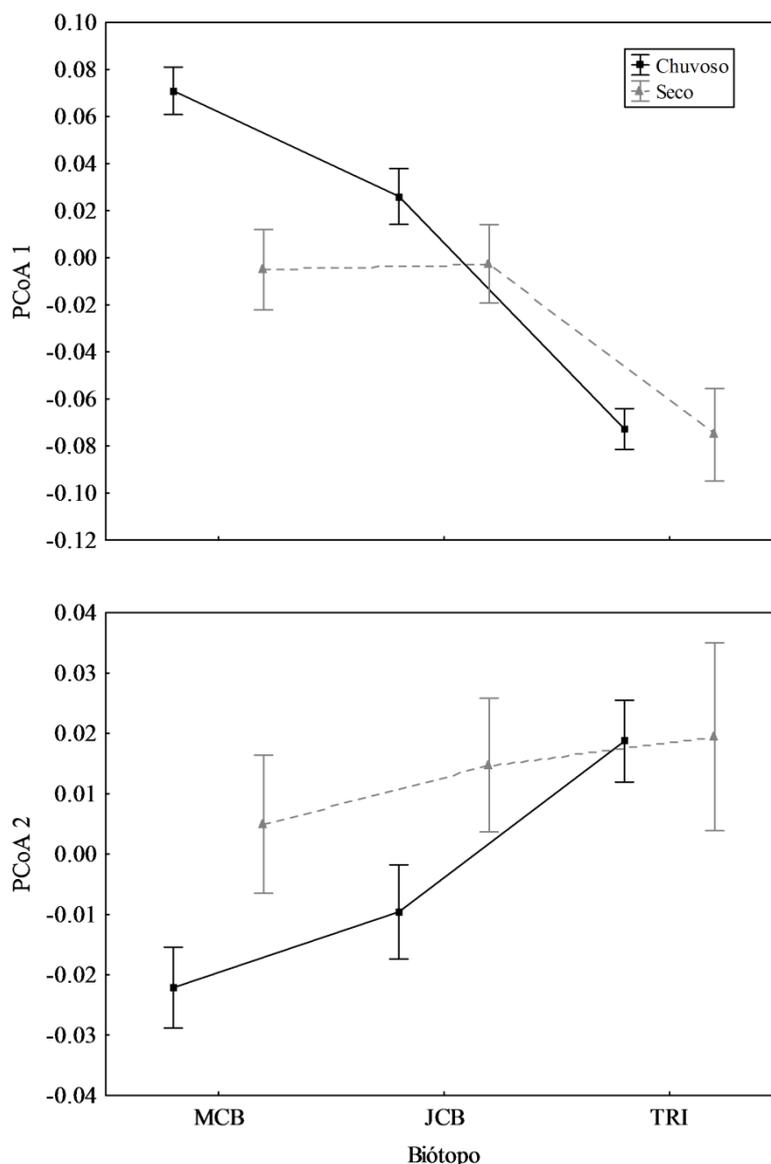


Figura 3. Escores médios (\pm erro padrão) dos eixos 1 e Eixo 2, retidos da Análise de Coordenadas principais (PCoA), baseado nos itens alimentares consumidos pelas espécies de peixes de pequeno porte nos biótopos em ambos períodos hidrológicos. Rio Verde, Bacia do alto rio Paraná, Brasil, durante o período de novembro de 2010 a agosto de 2012. MCB =Montante da cachoeira Branca, JCB = jusante da cachoeira Branca e TRI =tributário.

Diferenças significativas foram verificadas quanto à composição da dieta entre os biótopos (PERMANOVA; pseudo-F = 0.012; $p < 0.001$) e períodos hidrológicos (pseudo-F = 0.0037; $p < 0.001$). Entretanto, a interação entre ambos os fatores também foi significativa (pseudo-F = 0.0013; $p < 0.001$). À montante e jusante da cachoeira Branca, os itens que contribuíram para essa diferenciação foram, principalmente, de origem alóctone no período chuvoso e de origem autóctone no período seco. Por outro lado, no tributário, itens indicadores foram registrados somente no período seco, especialmente, de origem autóctone, com exceção de vegetal terrestre (IndVal, $p < 0,05$; Tabela IV).

Tabela IV. Análise de valor indicador mostrando a abundância relativa (AR), frequência relativa (FR) e valor indicador (Indval) dos itens alimentares consumido pelas espécies de peixes de pequeno porte, discriminados entre os biótopos e períodos hidrológicos, no rio Verde, Bacia do Alto rio Paraná, Brasil, no período de novembro de 2010 a agosto de 2012. Apenas os itens com valores significativos ($p < 0,05$) pelo teste de Monte Carlo foram apresentados. Montante da cachoeira Branca (MCB), jusante da cachoeira Branca (JCB) e tributário (TRI).

Biótopo	Período		AR%	FR%	Indval	p
	hidrológico	Item alimentar				
MCB	Chuvoso	Sementes	26	57	15	0.0012
	Seco	Ninfa de Odonata	32	14	5	0.0072
		Detrito	46	7	2	0.0312
JCB	Chuvoso	Araneae	59	5	3	0.040
		Isoptera	66	11	7	0.0002
		Psocoptera	86	3	2	0.0026
	Seco	Plecoptera	23	14	3	0.0476
		Larva e pupa de Diptera	44	34	15	0.0002
TRI	Seco	Vegetal aquático	55	13	7	0.0002
		Ostracoda	100	1	1	0.0036
		Ephemeroptera	30	22	6	0.0002
		Vegetal terrestre	29	33	9	0.0312

Origem dos recursos

Recursos de origem alóctone foram nitidamente os mais consumidos pelas espécies em todos os biótopos em ambos os períodos hidrológicos (Figura 4). Diferenças significativas foram observadas entre as proporções de consumo dos itens alimentares de origem alóctone e autóctone (Qui-quadrado; $\chi^2 > 3,84$; $p < 0,05$).

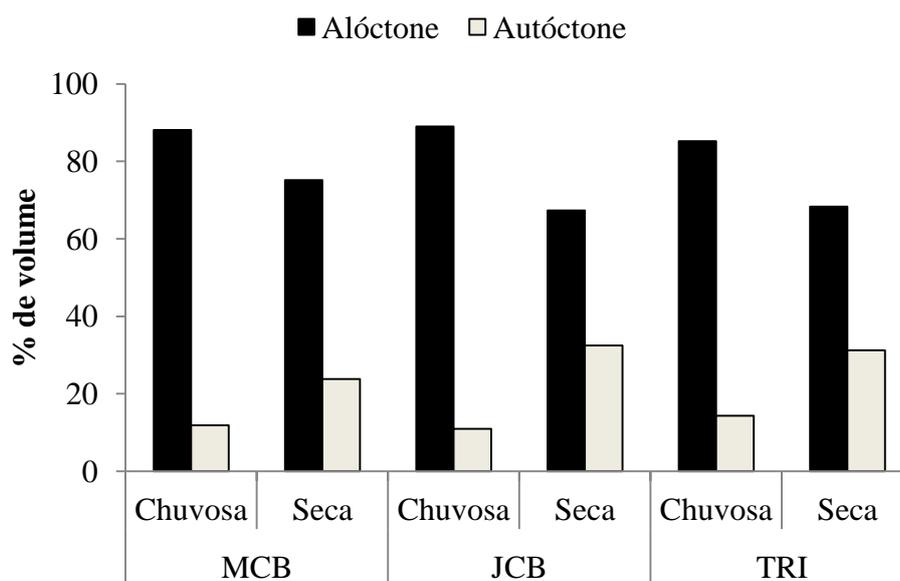


Figura 4. Composição percentual da origem dos recursos alimentares consumidos pelas espécies de peixes de pequeno porte nos três biótopos, em ambos os períodos hidrológicos, rio Verde, Bacia do Alto rio Paraná, Brasil, no período de novembro de 2010 a agosto de 2012. MCB =Montante da cachoeira Branca, JCB = jusante da cachoeira Branca e TRI =tributário.

Sobreposição alimentar

No geral, a sobreposição alimentar entre as espécies foi baixa ($< 0,4$) para cerca de 60% dos pares de espécies (Figura 5). Diferenças significativas foram observadas na sobreposição alimentar entre os biótopos ($H = 17,6$; $p < 0,05$). Para os períodos hidrológicos diferenças significativas foram verificadas apenas à montante da cachoeira Branca ($t = 3,12$; $p < 0,05$). De acordo com o modelo nulo do índice de Pianka, os valores de sobreposição alimentar foram significativamente maiores do que o esperado ao acaso ($p < 0,05$) em 72% das amostras, sugerindo que estes valores não são aleatórios e, portanto, representam um real processo de partilha de recursos entre as espécies.

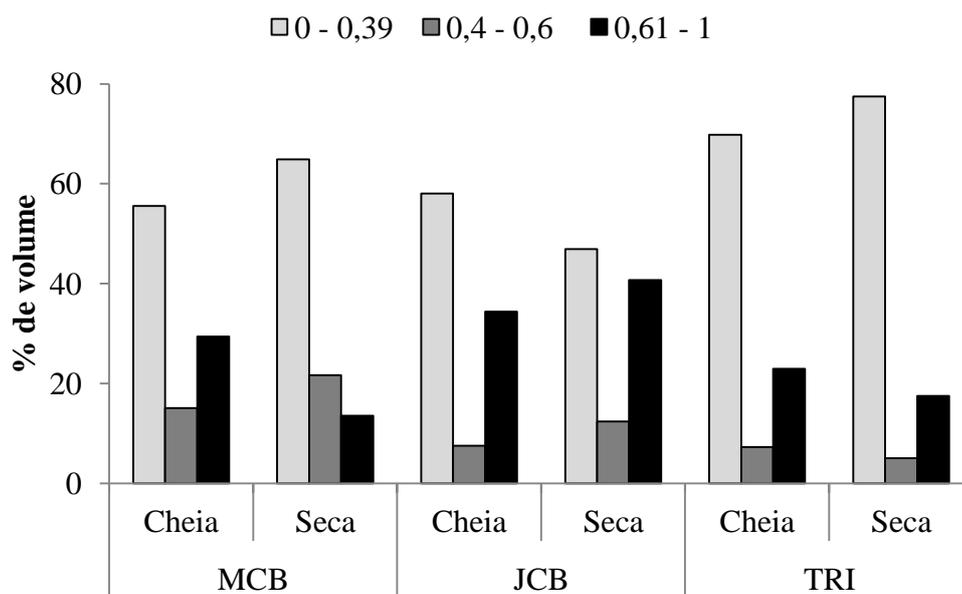


Figura 5. Valores de sobreposição alimentar das espécies de peixes de pequeno porte em cada biótopo em ambos períodos hidrológicos, no rio Verde, Bacia do Alto rio Paraná, Brasil, usando o índice de Pianka, no período de novembro de 2010 a agosto de 2012. Sobreposição alimentar: baixa (0 - 0,39), intermediária (0,4 - 0,6) ou alta (0,61 - 1). MCB = montante da cachoeira Branca, JCB = jusante da cachoeira Branca, TRI = tributário.

DISCUSSÃO

Neste estudo ficou evidente que a composição alimentar das espécies de peixes de pequeno porte no rio Verde variou em relação às escalas espacial e temporal. A segregação no uso dos recursos alimentares sugere que a oferta destes itens tenha sido regulada por fatores espaciais e sazonais. As diferenças observadas entre os biótopos à montante e jusante da cachoeira Branca, ambos pertencentes ao canal principal do rio Verde, podem estar relacionadas à heterogeneidade desses locais, refletindo um padrão longitudinal do rio. De acordo com o conceito de continuidade fluvial proposto por VANOTTE *et al.* (1980), naturalmente ocorrem alterações nas condições físicas dos rios no sentido montante para jusante, e esse gradiente influencia a disponibilidade de recursos que podem refletir sobre a composição trófica das assembleias de peixes. Por outro lado, descontinuidade ocasionada principalmente por barreiras geográficas ou confluência com tributários, podem mudar as características do canal e maximizar a heterogeneidade de padrões (RICE *et al.* 2001, BENDA *et al.* 2004). Este conceito pode ser aplicado para os biótopos analisados em nosso estudo.

O trecho localizado à montante da cachoeira Branca é caracterizado por um fluxo de corrente mais lento, maior largura do canal e com trechos mais extensos de vegetação nativa comparados com a jusante da cachoeira Branca. O trecho à jusante, por apresentar substrato rochoso com pequenas quedas de água e corredeiras, tem um canal mais estreito e encaixado e com grandes regiões de várzeas, o que proporciona habitats diferenciados à ictiofauna. Assim, os biótopos localizados à montante e jusante da cachoeira Branca se segregaram em relação ao padrão longitudinal. A dieta dos peixes, nesses locais, foi provavelmente influenciada pela disponibilidade local de recursos alimentares de origem alóctone.

A montante da cachoeira Branca foi caracterizada pelo maior consumo de sementes, Hymenoptera e vegetal (folhas) no período chuvoso. Nesse período é comum o aumento na oferta desses recursos, uma vez que coincide com a maior atividade reprodutiva dos insetos terrestres (GALINA & HAHN 2004) e a frutificação e dispersão de muitas espécies de plantas do Cerrado (PIRANI *et al.* 2009), os quais são carreados para os ambientes aquáticos e consumidos pelas espécies de peixes. No período seco houve um acréscimo no consumo de vegetal neste e nos demais biótopos. Ocorre que nesta estação, a maior parte das espécies decíduas da região apresenta intensificação na queda foliar

(PIRANI *et al.* 2009). No trecho à jusante da cachoeira Branca caracterizado por possui entorno composto predominantemente por pastagens, notou-se um aumento no consumo de Isoptera e Coleoptera pelas espécies no período chuvoso. Nos ambientes de pastagem, principalmente na região do Cerrado, são comuns a ocorrência de colônias de cupins (VALÉRIO 2006, OLIVEIRA *et al.* 2011), e a presença de besouros coprófagos (KOLLER *et al.* 2007), os quais em períodos de chuvas intensas são carregadas, pelo escoamento superficial, para o interior de corpos hídricos. Assim, podemos verificar que as características do entorno foram importantes na diferenciação da composição alimentar das espécies entre os biótopos analisados.

Ainda, os biótopos localizados no rio Verde também diferiram em relação ao tributário. Essas diferenças podem estar relacionadas às especificidades, frequentemente, atribuídas aos tributários, os quais apresentam menor porte, vegetação ciliar mais preservada e características físicas, químicas e estruturais distintas do canal principal da bacia de drenagem (RICE *et al.* 2001). Dessa forma, tributários podem apresentar maior heterogeneidade de hábitat e, conseqüentemente, maior disponibilidade de recursos para a assembleia de peixes (BENDA *et al.* 2004). No tributário, os recursos mais consumidos no período chuvoso também foram de origem alóctone como sementes, vegetal e insetos terrestres. Entretanto, no período seco houve uma contribuição relevante de vegetal aquático, especificamente Briófitas, o que possivelmente, tenha contribuído para as diferenças supracitadas. Segundo DAVIES *et al.* (2008) o aumento na oferta deste recurso neste período pode estar relacionado ao menor nível de água, que proporciona maior incidência luminosa e, conseqüentemente, maior produção primária do ambiente.

A contribuição dos recursos alóctones na composição alimentar das espécies ficou evidenciada neste estudo. Na região Neotropical, variações ao longo do espaço e do tempo influenciam, sobretudo, a oferta dos recursos alóctones, uma vez que estes dependem da fenologia da vegetação e dos ciclos de vida dos invertebrados, bem como dos seus respectivos aportes para os ecossistemas aquáticos (GIMENES *et al.* 2010, SCHNEIDER *et al.* 2011). Características como presença de vegetação, aliados a fatores sazonais, como alterações no fluxo de água, provocados naturalmente por fortes chuvas, quedas bruscas de temperatura e secas prolongadas, intensificam a disponibilidade destes recursos como fonte de alimento à ictiofauna.

As diferenças na utilização dos recursos alimentares em função das variações espaciais e temporais contribuíram para baixa sobreposição alimentar entre as espécies de

pequeno porte. Além disso, o modelo nulo observado sugeriu autêntica ocorrência de partição de recursos entre as espécies e corrobora vários estudos em ambientes neotropicais que relatam esse padrão (ALVIN & PERET 2004, MÉRONA & RANKIN-DE-MÉRONA 2004, RUSSO *et al.* 2004, NOVAKOWSKI *et al.* 2008, BRASIL-SOUZA *et al.* 2009, CORRÊA *et al.* 2009, 2011, ALVES *et al.* 2011, SILVA *et al.* 2012). O uso dos recursos de forma distinta em diferentes escalas espaciais e temporais, bem como as diferentes estratégias na obtenção do alimento, favorecem a partilha de recursos, e conseqüentemente, menor sobreposição ocorre entre as espécies. Segundo ROSS (1986), em locais mais heterogêneos, com disponibilidade de diferentes tipos de recursos alimentares, um dos principais mecanismos de segregação trófica, e conseqüentemente, coexistência das espécies, é a partilha dos recursos alimentares.

De forma geral, podemos concluir que ocorreram mudanças espaciais e sazonais no uso dos recursos alimentares pelas espécies de peixes de pequeno porte. Variações espaciais estiveram relacionadas às diferenças fisiográficas do canal e entorno, as quais influenciaram na disponibilidade distinta de itens entre os diferentes biótopos. Essa diferente heterogeneidade espacial contribuiu para que mudanças sazonais na dieta fossem significativas, refletindo também na baixa sobreposição alimentar entre as espécies. Assim, ficou evidente que a interação entre os dois fatores analisados (espacial e sazonal), foi o principal responsável pelos resultados observados neste estudo.

BIBLIOGRAFIA CITADA

- ABELHA, M.C.F.; A.A. AGOSTINHO & E. GOULART. 2001. Plasticidade trófica em peixes de água doce. **Acta Scientiarum** **23**: 425-434.
- ABUJANRA, F.; A.A. AGOSTINHO & N.S. HAHN. 2009. Effects of the flood regime on the body condition of fish of different trophic guilds in the Upper Paraná River floodplain, Brazil. **Brazilian Journal of Biology** **69** (2): 469-479. doi.org/10.1590/S1519-69842009000300003.
- AHRENS, R.N.M.; C.J. WALTERS & V. CHRISTENSEN. 2012. Foraging arena theory. **Fish and Fisheries** **13**: 41-59. doi: 10.1111/j.1467-2979.2011.00432.x.
- ALVES, G.H.Z.; R.M., TÓFOLI; G.C. NOVAKOWSKI & N.S. HAHN. 2011. Food partitioning between sympatric species of *Serrapinnus* (Osteichthyes, Cheirodontinae) in a tropical stream. **Acta Scientiarum. Biological Sciences** **33**: 153-159. doi: 10.4025/actascibiolsci.v33i2.7593.
- ALVIM, M.C.C. & A.C. PERET. 2004. Food resources sustaining the fish fauna in a section of the upper São Francisco River in Três Marias, MG, Brazil. **Brazilian Journal of Biology** **64**: 195-202. doi:10.1111/j.1467-2979.2011.00432.x.
- ANDERSON, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. **Austral Ecology** **26**: 32-46. doi: 10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x.
- ANGERMEIER, P.L. 1982. Resource seasonality and fish diets in an Illinois stream. **Environmental Biology of Fishes** **7**(3): 251-264. doi: 10.1007/BF00002500.
- AVMA PANEL ON EUTHANASIA. 2001. Report of the Avma panel on euthanasia. *Journal of the American Veterinary Medical Association* **218** (5): 669-696. doi.org/10.1016/0892-0362(92)90004-T.
- BENDA, L.; N.L. POFF; D. MILLER; T. DUNNE; G. REEVES; G. PESS & M. POLLOCK. 2004. The network dynamics hypothesis: how channel networks structure riverine habitats. **BioScience** **54**(5): 413-427. doi: 10.1641/0006-3568(2004)054[0413:TNDHHC]2.0.CO;2
- BERG, M.P. & J. BENGTTSSON. 2007. Temporal and spatial variability in soil food web structure. **Oikos** **116**: 1789-1804. doi: 10.1111/j.0030-1299.2007.15748.x
- BICUDO, C.E.M. & R.M.T. BICUDO. 1970. **Algas de águas continentais brasileiras chave ilustrada para identificação de gêneros**. São Paulo, Fundação Brasileira para o Desenvolvimento do Ensino de Ciências, 227p.
- BORCARD, D.; F. GILLET & P. LEGENDRE. 2011. **Numerical Ecology with R**. New York, Springer, 302p.
- BRAZIL-SOUSA, C.; R.M. MARQUES & M.P. ALBRECHT. 2009. Segregação alimentar entre duas espécies de Heptapteridae no Rio Macaé, RJ. **Biota Neotropica** **9**: 31-37. dx.doi.org/10.1590/S1676-06032009000300002.
- BRITSKI, H.A.; K.S. SILIMON & B.S. LOPES. 1999. **Peixes do Pantanal: Manual de identificação**. Brasília: Embrapa, 184p.

- CORRÊA, C.E.; A.C. PETRY & N.S. HAHN. 2009. Influência do ciclo hidrológico na dieta e estrutura trófica da ictiofauna do rio Cuiabá, Pantanal Mato-Grossense. **Iheringia, Série Zoológica** **99** (4): 456-463. doi.org/10.1590/S0073-47212009000400018.
- CORRÊA, C.E; M.P. ALBRECHT & N.S. HAHN. 2011. Patterns of niche breadth and feeding overlap of the fish fauna in the seasonal Brazilian Pantanal, Cuiabá River basin. **Neotropical Ichthyology** **9** (3): 637-646. doi.org/10.1590/S1679-62252008000400004.
- CASTRO, R.M.C.; L. CASATTI; H.F. SANTOS; K.M. FERREIRA; A.C. RIBEIRO; R.C. BENINE; G.Z.P. DARDIS; A.L.A. MELO; R. STOPIGLIA; T.X. ABREU; F.A. BOCKMANN; M. CARVALHO; F.Z. GIBRAN & F.C.T. LIMA. 2003. Estrutura e composição da ictiofauna de riachos do rio Paranapanema, sudeste e sul do Brasil. **Biota Neotropica** **3**(1): 01-14. doi.org/10.1590/S1676-06032003000100007.
- CENEVIVA-BASTOS, M.; L. CASATTI & V.S. UIEDA. 2012. Can seasonal differences influence food web structure on preserved habitats? Responses from two Brazilian streams. **Community Ecology** **13** (2): 243-252. doi: 10.1556/ComEc.13.2012.2.15.
- DAVIES, P.M.; S.E. BUNN & S.K. HAMILTON. 2008. Primary production in tropical streams and rivers, p. 23-42. In: D. DUDGEON (Ed.). **Tropical stream ecology**. Oxford, Elsevier, 370p.
- DUFRENE, M. & P. LEGENDRE. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. **Ecological Monographs** **67**: 345-366. . doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0345:SAAI]2.0.CO;2.
- ESTEVEZ, K. & E.P.M. GALETTI JR. 1995. Food partitioning among some characids of a small Brazilian floodplain lake from the Paraná River basin. **Environmental Biology of Fishes** **42**: 375-389. doi: 10.1007/bf00001468.
- GALINA, A.B. & N.S. HAHN. 2004. Atividade de forrageamento de *Triportheus* spp. (Characidae, Triporthetinae) utilizada como ferramenta de amostragem da entomofauna, na área do reservatório de Manso, MT. **Revista brasileira de Zoociências** **6** (1): 81-92.
- GERKING, S.D. 1994. **Feeding ecology of fishes**. San Diego, Academic Press, 416p.
- GIMENES, K.Z.; M.B. CUNHA-SANTINO & I. BIANCHINI JR. 2010. Decomposição de matéria orgânica alóctone e autóctone em ecossistemas aquáticos. **Oecologia Australis** **14** (4): 1036-1073. doi:10.4257/oeco.2010.1404.13.
- GOTELLI, N.J. & W. ULRICH. 2012. Statistical challenges in null model analysis. **Oikos** **121**: 171-180. doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.20301.x
- GRAÇA, W.J. & C.S. PAVANELLI. 2007. **Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes**. Maringá, EDUEM, 241p.
- GROSSMAN, G.D. 1986. Food resources partitioning in a rocky intertidal fish assemblage. **Journal of Zoology** **1**: 317-355. doi:10.1111/j.1096-3642.1986.tb00642.x.
- GUBIANI, E.A.; L.C. GOMES; A.A. AGOSTINHO & G. BAUMGARTNER. 2010. Variations in fish assemblages in a tributary of the Upper Paraná River, Brazil: a comparison between pre and post-closure phases of dams. **River Research and Applications** **26**: 848-865. doi: 10.1002/rra.1298.

- HARVEY, P.H.; R.K. COLWELL; J.W. SILVERTOWN & R.M. MAY. 1983. Null models in ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics** **14**: 189-211.
- HELLAWELL, J.M. & R.A. ABEL. 1971. Rapid volumetric method for the analysis of the food of fishes. **Journal of Fish Biology** **3**: 29-37. doi: 10.1111/j.1095-8649.1971.tb05903.x.
- HYSLOP, E.J. 1980. Stomach contents analysis: a review of methods and their application. **Journal of Fish Biology** **17**: 411-429. doi: 10.1111/j.1095-8649.1980.tb02775.x.
- HOLT, R.D. 2002. Food webs in space: On the interplay of dynamic instability and spatial processes. **Ecological Research** **17**: 261-273. doi: 10.1046/j.1440-1703.2002.00485.x.
- LEGENDRE, P. & L. LEGENDRE. 1998. **Numerical ecology**. Amsterdam, Elsevier, 1006p.
- LOWE-MCCONNEL, R.H. 1999. **Estudos ecológicos de comunidade de peixes tropicais**. São Paulo, EDUSP, 535p.
- KOLLER, W.W.; A. GOMES; S.R. RODRIGUES & P.F.I. GOIOZO. 2007. Sacarabaeidae e Aphodiidae coprófagos em pastagens cultivadas em área do Cerrado sul-mato-grossense. **Revista Brasileira de Zoociências** **9**(1): 81-93.
- MASDEU, M.; F.T. MELLO; M. L. & M. ARIM. 2011. Feeding habits and morphometry of *Iheringichthys labrosus* (Lütken, 1874) in the Uruguay River (Uruguay). **Neotropical Ichthyology** **9**(3): 657-664. doi.org/10.1590/S1679-62252011005000034.
- MCCUNE, B. & M.J. MEFFORD. 2006. **PC-ORD, version 5.0, Multivariate analysis of ecological data**. Gleneden Beach, MjM Software Desing. 40p.
- MÉRONA, B. & J. RANKIN-DE-MÉRONA. 2004. Food resource partitioning in a fish community of the central Amazon floodplain. **Neotropical Ichthyology** **2**(2):75-84. dx.doi.org/10.1590/S1679-62252004000200004.
- MUGNAI, R.; J.L. NESSIMIAN & D.F. BAPTISTA. 2010. **Manual de identificação de macroinvertebrados aquáticos do Estado do Rio de Janeiro**. Rio de Janeiro, Technical Books, 174p.
- NOVAKOWSKI, G.C.; N.S. HAHN & R. FUGI. 2008. Diet seasonality and food overlap of the fish assemblage in a pantanal pond. **Neotropical Ichthyology** **6**: 567-576. dx.doi.org/10.1590/S1679-62252008000400004.
- OLIVEIRA, M.I.L.; D.BRUNET; D. MITJA; W.S. CARDOSO; N.P. BENITO; M.F. GUIMARÃES & M. BROSSARD. 2011. Incidence of epigeal nest-building termites in Brachiaria pastures in the Cerrado. **Acta Scientiarum** **33**(1): 181-185. doi: 10.4025/actasciagron.v33i1.7075.
- PAGOTTO, C.S. & P.R. SOUZA. 2006. **Biodiversidade do Complexo Aporé-Sucuriú: subsídios à conservação e ao manejo do Cerrado: área prioritária 316-Jauru**. Campo Grande, UFMS, 308p.
- PETTIT, N.E.; P. BAYLISS; P.M.DAVIES; S.K.HAMILTON; D.M.WARFE; S.E.BUNN & M.M. DOUGLAS. 2011. Seasonal contrasts in carbon resources and ecological processes on a tropical floodplain. **Freshwater Biology** **56**: 1047-1064. doi:10.1111/j.1365-2427.2010.02544.x.

- PIANKA, E.R. 1973. The structure of lizard communities. **Annual Review of Ecology and Systematics** **4**: 53-74. doi: 10.1146/annurev.es.04.110173.000413.
- PIRANI, F.R.; M. SANCHEZ & F. PEDRONI. 2009. Fenologia de uma comunidade arbórea em cerrado sentido restrito, Barra do Garças, MT, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** **23** (4): 1096-1109. doi.org/10.1590/S0102-33062009000400019.
- PREJS, A. & K. PREJS. 1987. Feeding of tropical freshwater fishes: seasonality in resource availability and resource use. **Oecologia** **71**: 97-404. doi: org/10.1007/BF00378713
- POLIS, G.A.; W.B. ANDERSON & R.D. HOLT. 1997. Toward an integration of landscape and food web ecology: The dynamics of spatially subsidized food webs. **Annual Review of Ecology and Systematics** **28**: 289–316. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.28.1.289.
- POLIS G.A.; R.D. HOLT, B.A. MENGE & K. WINEMILLER. 1996. Time, space and life history: influences on food webs. **Food Web**. 435-460. doi: 10.1007/978-1-4615-7007-3_38.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2011. **R: A language and environment for statistical computing**. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. ISBN 3-900051-07-0 <http://www.R-project.org>.
- REIS, R.E.; S.O. KULLANDER & C.J. FERRARIS JR.. 2003. **Check List of the freshwater fishes of South and Central América**. Porto Alegre, Edipucrs. 729p.
- RIBEIRO, J.F. & B.M.T. WALTER. 1998. Fitofisionomias do bioma cerrado, p.89-166. In: S.M. SANO & S.P. ALMEIDA (Ed.). **Cerrado: ambiente e flora**. Planaltina, EMBRAPA-CPAC, xii + 556p.
- RICE, S.P.; M.T. GREENWOOD & C.B. JOYCE. 2001. Tributaries, sediment sources, and the longitudinal organization of macroinvertebrate fauna along river systems. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences** **58**: 828–840.
- ROSS, S.T. 1986. Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies. **Copeia** **1986**: 352-388.
- RUSSO, M.R.; N.S. HAHN & C.S. PAVANELLI. 2004. Resource partitioning between two species of *Bryconamericus* Eigenmann, 1907 from the Iguaçu river basin, Brazil. **Acta Scientiarum. Biological Sciences** **26**(4): 431-436.
- SCHNEIDER, M.; P.P.U. AQUINO; M.J.M. SILVA & C.P. FONSECA. 2011. Trophic structure of a fish community in Bananal stream subbasin in Brasília National Park, Cerrado biome (Brazilian Savanna), DF. **Neotropical Ichthyology** **9**: 579-592. doi.org/10.1590/S1679-62252011005000030.
- SCHOENER T.W. 1989. Food webs from the small to the large. **Ecology** **70**: 1559-1589. doi.org/10.2307/1938088.
- SILVA, J.C.; E.A. GUBIANI & R.L. DELARIVA. Effects of a natural barrier on the spatial distribution of the fish assemblage of the Verde river, Upper Paraná river Basin, Brazil. (em preparação).

SILVA, J.C.; R.L. DELARIVA & K.O. BONATO. 2012. Food-resource partitioning among fish species from a first-order stream in northwestern Paraná, Brazil. **Neotropical Ichthyology** **10**(2): 389-399.

STATSOFT, INC. 2005. **Statistica (data analysis software system)**. Version 7.1. Available online at: www.statsoft.com

UEDA, V.S. & T.L.F. PINTO. 2011. Feeding selectivity of ichthyofauna in a tropical stream: space-time variations in trophic plasticity. **Community Ecology** **12**: 31-39. doi:10.1556/ComEc.12.2011.1.5.

VALÉRIO, J.R. 2006. **Cupins-de-montículo em pastagens**. Campo Grande, Embrapa, 33p.

VANNOTE, R.L.; G.W. MINSHALL; K.W. CUMMINS; J.R. SEDELL & C.E. CUSHING. 1980. The river continuum concept. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences** **37**: 130-137. <http://dx.doi.org/10.1139/f80-017>

YANG, L.H.; J.L. BASTOW; K.O. SPENCE & A.N. WRIGHT. 2008. What can we learn from resource pulses? **Ecology** **89**(3): 621-634.

WINEMILLER, K.O. & D.B. JEPSSEN. 1998. Effects of seasonality and fish movement on tropical river food webs. **Journal of Fish Biology** **53**: 267-296. doi: 10.1111/j.1095-8649.1998.tb01032.x.

WINEMILLER, K.O. & E.R. PIANKA. 1990. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. **Ecological Monographs** **60**: 27-55. doi.org/10.2307/1943025.

WINEMILLER, K.O. & L.C.K. WINEMILLER. 2003. Food habits of tilapiine cichlids of the Upper Zambezi River and floodplains during the descending phase of the hydrological cycle. **Journal of Fish Biology** **63**: 120-128. doi: 10.1046/j.1095-8649.2003.00134.x.

WOLFF, L.L.; N. CARNIATTO & N.S. HAHN. 2013. Longitudinal use of feeding resources and distribution of fish trophic guilds in a coastal Atlantic stream, southern Brazil. **Neotropical Ichthyology** **11**(2): 375-386. doi.org/10.1590/S1679-62252013005000005.

ZARET, T.M. & A.S. RAND. 1971. Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. **Ecology** **52**: 336-342. doi.org/10.2307/1934593.

ZAVALA-CAMIN, L.A. 1996. **Introdução aos estudos sobre alimentação natural em peixes**. Maringá, Eduem/Nupelia, 129p.

CAPÍTULO 2

PARTIÇÃO DE RECURSOS ALIMENTARES ENTRE ESPÉCIES DE PEIXES DE PEQUENO PORTE EM UM RIO NEOTROPICAL

RESUMO

Um dos maiores desafios para os estudos ecológicos de peixes neotropicais é entender os mecanismos que permitem muitas espécies coexistirem num mesmo local, compartilhando os recursos disponíveis. Dessa forma, o objetivo deste estudo foi verificar se as variações interespecíficas na utilização dos recursos alimentares é o fator de segregação alimentar e coexistência entre espécies de peixes de pequeno porte no rio Verde, Bacia do Alto rio Paraná, Brasil. As amostragens foram realizadas de novembro de 2010 a agosto de 2012, utilizando arrastos, tarrafas e redes de espera, em 11 locais. Os conteúdos estomacais de 3.374 indivíduos pertencentes a 12 espécies de pequeno porte foram analisados de acordo com o método volumétrico. Ao todo foram registrados 31 itens alimentares, onde os recursos de origem alóctone como sementes, vegetal (folhas), insetos terrestres, foram os mais representativos (67,7%). Entretanto, as espécies apresentaram algumas especificidades na utilização dos recursos. A análise de correspondência destendenciada (DCA) demonstrou segregação de algumas espécies de acordo com a composição da dieta. Diferenças significativas foram observadas na composição da dieta entre as espécies (MRPP: $p < 0,05$). No geral, as espécies apresentaram baixa amplitude de nicho trófico ($B_a < 0,3$) e a maioria dos pares que co-ocorreram apresentaram baixa sobreposição de nicho. Nesse sentido, os resultados demonstram a existência partição de recursos alimentares em ambientes neotropicais, sendo as especificidades das espécies no uso dos recursos, fator preponderante na segregação alimentar e coexistência das espécies.

Palavras-chave: Alto rio Paraná; coexistência; segregação alimentar; peixes de pequeno porte; rio Verde.

ABSTRACT

One of the biggest challenges for ecological studies of neotropical fishes is to understand the mechanisms that allow many species coexist in the same place, sharing the available resources. Thus, the aim of this study was to determine whether interspecific variation in resource use is the factor segregation food and coexistence among species of small fish in the Verde River, the Upper Paraná River basin, Brazil. Samples were collected from November 2010 to August 2012, using trawls, cast nets and gillnets in 11 locations. The stomach contents of 3,374 individuals belonging to 12 species of small size were analyzed according to the volumetric method. Altogether 31 food items were recorded, where resources allochthonous origin as seeds, plant remains (leaves), terrestrial insects, were the most representative (67.7%). However, the species showed some specific use of resources. Detrended correspondence analysis (DCA) demonstrated segregation of some species according to the composition of the diet. Significant differences were observed in the dietary composition between species (MRPP: $p < 0.05$). Overall, the species had low niche breadth ($Ba < 0.3$) and the majority of couples who co-occurred showed low niche overlap. In this sense, the results demonstrate the existence of partition food resources in neotropical environments, and the specifics of the species in the use of resources, a major factor in the food segregation and species coexistence.

Keywords: Upper Paraná River; coexistence; segregation food; small fish; Verde River.

INTRODUÇÃO

As espécies de peixes de pequeno porte compõem um grupo ecológicamente muito diverso. Estes podem ser encontrados em praticamente todos os ambientes aquáticos (Hahn & Loureiro-Crippa 2006), e habitam preferencialmente micro-habitats marginais, onde encontram abrigo contra a predação, além de condições favoráveis para alimentação. Ainda, essas espécies podem alterar seu hábito alimentar a partir de flutuações na oferta de alimentos (Balassa et al. 2004). Nos últimos anos tem sido crescente os estudos com espécies de pequeno porte em rios, riachos e lagoas (Viana et al. 2006; Loureiro-Crippa et al. 2009; Corrêa et al. 2009; Wolff et al. 2009; Silva et al. 2012; Carniatto et al. 2012), revelando uma elevada diversidade de hábitos e estratégias alimentares, possivelmente, refletindo a variedade de recursos alimentares disponíveis nos ambientes tropicais (Uieda & Pinto 2011).

Os padrões de utilização dos recursos alimentares, por essas espécies, constituem uma propriedade fundamental em sistemas ecológicos (Winemiller & Pianka 1990). Além disso, o conhecimento da origem desses alimentos, o modo como essas espécies os compartilham, a amplitude de nicho e as relações de sobreposição alimentar entre elas, proporciona o entendimento da estruturação trófica de uma assembleia (Deus & Petrere-Junior 2003; Brazil-Sousa et al. 2009).

Conjuntamente, fatores como a disponibilidade de itens alimentares, micro-habitats de forrageio, morfologia trófica e táticas de captura do alimento, podem minimizar os efeitos da sobreposição alimentar (Balassa et al. 2004; Brazil-Sousa et al. 2009) e facilitar a coexistência das espécies (Giacomini 2007). Para compreender melhor esse processo, pode-se utilizar a abordagem de partilha de recursos entre as espécies que coexistem (Schoener 1974; Herder & Freyhof 2006), particularmente em relação a um importante eixo do nicho, o alimento, que em ambientes aquáticos, é o mais preponderante na segregação das espécies (Ross 1986; Schoener 1989). Considerando que espécies estreitamente relacionadas tendem a ser semelhantes, em termos ecológicos, especialmente na sua exploração dos recursos, a compreensão da dimensão trófica do nicho de uma determinada espécie permite percepções importantes sobre a coexistência de diferentes espécies em uma comunidade (Giacomini 2007; Oliveira & Isaac 2013). Um dos grandes desafios para os estudos ecológicos de peixes neotropicais é entender os mecanismos que permitem muitas espécies coexistirem compartilhando os recursos disponíveis (Mouchet et

al. 2013). Nesse aspecto, existem dois modelos teóricos que buscam explicar a coexistência de um grande número de espécies em um dado ambiente (Gravel et al. 2006; Sircorn & Walde 2011). O primeiro é a teoria do nicho, no qual as espécies apresentam exigências para existir em um determinado local (Chase & Leibold 2003). Essa teoria tem como premissa, que a partição de recursos é um mecanismo importante para as espécies coexistirem de forma estável e com sucesso em um mesmo ecossistema (Hutchinson 1957; Schoener 1974). Além disso, as diferenças no uso dos recursos entre as espécies são essenciais na manutenção da biodiversidade em diferentes escalas (Leibold & McPeck 2006; Mason et al. 2008), uma vez que há redução da amplitude de nicho entre espécies coexistentes. O segundo modelo é o da teoria neutra, o qual defende que ideias relacionadas ao nicho não seriam importantes. Segundo Bell (2001) e Hubbell (2001) espécies que coexistem em uma determinada área são similares em suas características ecológicas, isto é, não há espécies superiormente competitivas, sendo que a diversidade de espécies é resultado de fatores ecológicos e evolucionários estocásticos que atuam em escala local e regional.

Diante deste contexto, nesse estudo buscamos testar a hipótese de que as variações interespecíficas na utilização dos recursos alimentares é o fator de segregação alimentar e coexistência entre espécies de peixes de pequeno porte no rio Verde, Bacia do Alto rio Paraná, Brasil. Dessa forma, os objetivos deste estudo foram: 1) Descrever a composição alimentar das espécies de peixes de pequeno porte. 2) Identificar diferenças interespecíficas na dieta. 3) Determinar a amplitude de nicho trófico de cada espécie. 4) Analisar o grau de sobreposição alimentar entre as espécies que co-ocorreram.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

A área de drenagem do rio Verde (20° 40' 30.61" S, 53° 34' 4.91" W) está inserida no Cerrado brasileiro e se destaca por ser um importante tributário do Alto rio Paraná (Figura 1). A bacia do rio Verde se localiza na porção nordeste do estado de Mato Grosso do Sul e abrange áreas dos municípios de Camapuã, Costa Rica, Água Clara, Ribas do Rio Pardo, Brasilândia e Três Lagoas. Sua foz está localizada no rio Paraná, no reservatório da Usina Hidrelétrica Sérgio Mota (Porto Primavera), no estado de São Paulo. O clima da região é caracterizado por duas estações distintas: invernos secos (abril a setembro) e verões chuvosos (outubro a março) (RIBEIRO & WALTER 1998, PAGOTTO & SOUZA 2006).

No trecho de estudo, o rio Verde apresenta uma barreira geográfica natural, denominada de cachoeira Branca, considerada um pequeno obstáculo à dispersão da ictiofauna (SILVA *et al.* em prep.). Essa barreira é caracterizada por possuir águas turbulentas e corredeiras extensivas. Dessa forma, utilizamos essa barreira como critério de separação dos locais avaliados, uma vez que as características do canal principal do rio Verde diferem acima e abaixo dessa cachoeira (Tabela 1).

Para isso foram definidos onze pontos de amostragem, distribuídos no rio Verde e em dois tributários adjacentes: rio São Domingos e ribeirão Araras (Figura 1). Os pontos foram agrupados em três diferentes biótopos: tributários (1, 2, 3, 4 e 5), montante da cachoeira Branca (6, 7, 8) e jusante da cachoeira Branca (9, 10, 11) (Figura 1). As características físicas de cada local estão descritas na tabela I.

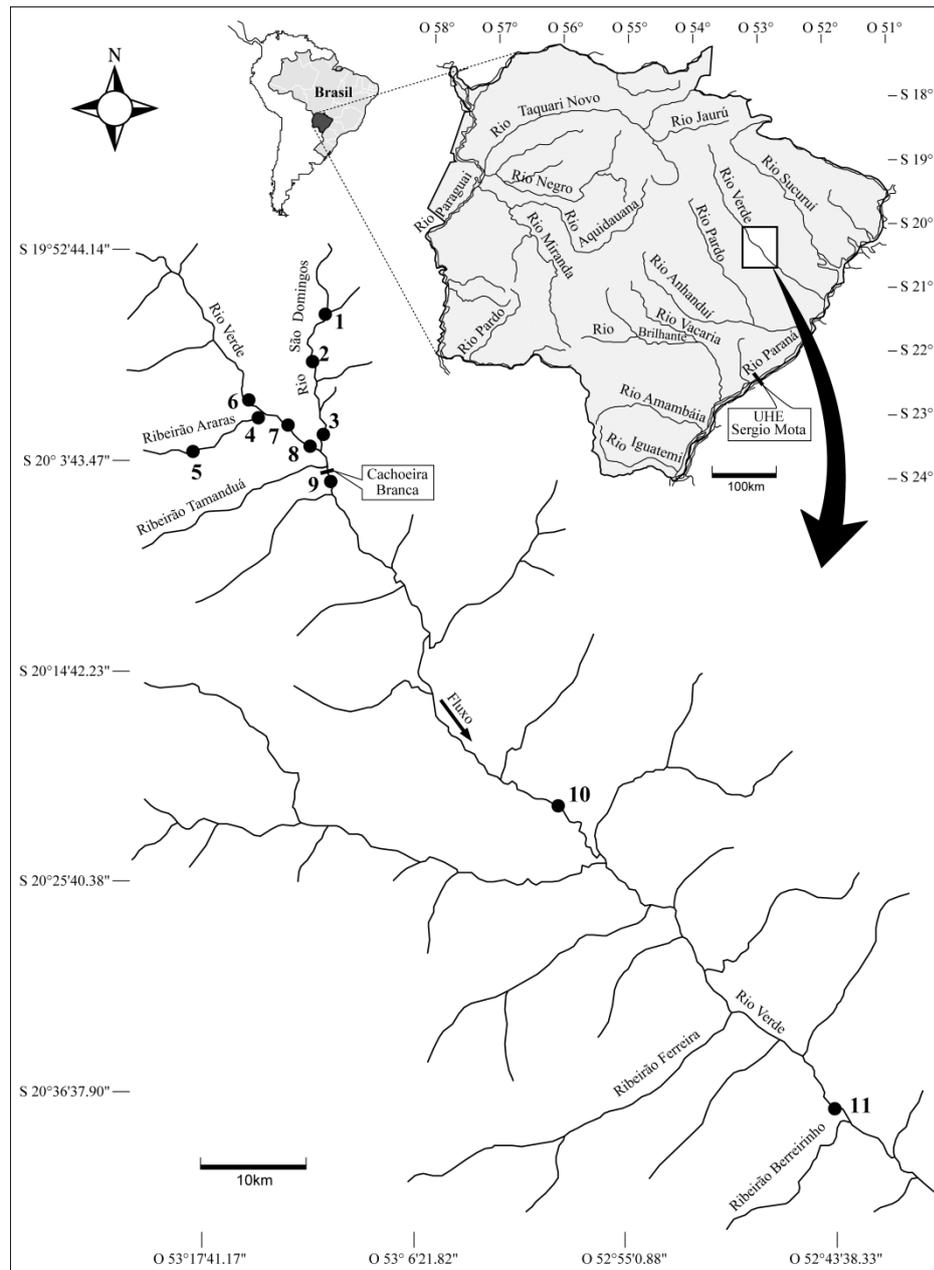


Figura 1. Área de estudo e pontos de coleta no rio Verde e seus tributários (rio São Domingos e ribeirão Araras), bacia do Alto rio Paraná, Mato Grosso do Sul, Brasil.

Tabela 1. Características físicas dos pontos de amostragens no rio Verde e tributários (rio São Domingos e ribeirão Araras), bacia do Alto rio Paraná, Mato Grosso do Sul.

Pontos	Biótopo	Substrato predominante	Vegetação ripária	Fisiografia do canal	Entorno
1, 2, 3 (rio São Domingos), 4 e 5 (ribeirão Araras)	Tributários (acima da cachoeira Branca)	Arenoso/rochoso	Vegetação ciliar nativa (arbustiva) em média 10 metros de largura, alguns locais sem vegetação e com erosões (no ponto 1 margem esquerda com mais de 500 metros de vegetação).	Largura aproximada de 10 a 20 metros, águas rápidas e corredeiras, com algumas áreas de remanso, abrigos nas margens. Regiões com pequenas lagoas marginais e áreas de várzeas, alguns trechos com baixa profundidade.	Atividade pecuária extensiva.
6, 7 e 8 (rio Verde)	Montante da cachoeira Branca	Rochoso/arenoso	Região preservada com vegetação ciliar nativa (arbustiva) entre 20 a 30 metros de largura nas duas margens.	Largura entre 40 e 150 metros, com águas rápidas, poucos locais de abrigo e remanso. Algumas lagoas marginais e áreas de várzeas.	Atividade de pecuária extensiva e produção de eucalipto.
9, 10 e 11 (rio Verde)	Jusante da cachoeira Branca	Rochoso/arenoso	Vegetação ciliar nativa (arbustiva) em média 10 metros de largura.	Largura entre 40 e 60 metros, com águas rápidas e turbulentas com corredeiras e pequenas quedas de água, grandes regiões de várzeas.	Apresenta no entorno grandes fazendas com atividade pecuária extensiva com grandes áreas de pastagens.

Amostragem

As amostragens foram realizadas mensalmente de novembro/2010 a março/2011 e outubro/2011 a fevereiro/2012, e trimestralmente, de maio a agosto de 2011 e 2012, totalizando 14 meses de amostragem. Para as amostragens foram utilizados diferentes aparelhos de pesca, como arrasto, tarrafas e redes de esperas, estas com malhas simples (2,4, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 12, 14 e 16 cm entre nós não adjacentes) e tresmalhos (feiticeiras, malhas de 6, 7 e 8 cm entre nós não adjacentes), com 1,5 metros de altura e 20 metros de comprimento no rio Verde e 10 metros nos tributários. Após a captura, os peixes foram anestesiados com solução de benzocaína (250 mg/l) conforme sugerido pela Associação americana de medicina veterinária (American Veterinary Medical Association; Avma 2001), fixados em formaldeído 10% e acondicionados em tambores de polietileno. Em laboratório, os peixes foram identificados de acordo com Britski et al. (1999) e Graça & Pavanelli (2007), medidos (comprimento total e padrão em cm) e pesados (gramas). Exemplares testemunhos de cada espécie foram conservados em álcool 70% e depositados na coleção ictiológica do Nupélia (Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura) da Universidade Estadual de Maringá, disponível em (<http://peixe.nupelia.uem.br>).

Análise da dieta

Para análise do conteúdo estomacal foram utilizadas somente as espécies de pequeno porte, consideradas àquelas em que os indivíduos adultos apresentam comprimento padrão menores que 15 cm, conforme proposto por CASTRO *et al.* (2003), com número de estômagos > 10. Foram analisados os estômagos com grau de enchimento maior que 50% (GR2 e GR3) (Zavala-Camin 1996). Os conteúdos estomacais foram analisados sob microscópio óptico e estereoscópico, sendo os itens alimentares identificados, utilizando as chaves de identificação de Bicudo & Bicudo (1970) para as algas e de Mugnai et al. (2010) para invertebrados e outras referências específicas quando necessárias. Os itens foram quantificados de acordo com o método volumétrico (Hyslop 1980), utilizando-se proveta graduada e placa de vidro milimetrada (Hellawell & Abel 1971).

Análise dos dados

Composição da dieta

Para avaliar a composição da dieta das espécies, os dados de volume dos itens

alimentares foram sumarizados por meio de uma Análise de Correspondência distendenciada (DCA; Hill & Gauch 1980). Nessa análise foram retidos os eixos que apresentaram maior explicação da variância dos dados. Posteriormente, os escores dos eixos retidos foram plotados em gráfico de média para visualizar possíveis padrões de separação na composição da dieta entre as espécies. Para testar possíveis diferenças significativas na composição da dieta entre as espécies foi utilizado o método não-paramétrico de permutação de multiresposta (MRPP; Zimmerman et al. 1985).

O método de valor indicador (IndVal; Dufrêne & Legendre 1997) foi usado para detectar quais itens alimentares foram indicadores na dieta de cada espécie. Para testar a significância do MRPP e valor indicador foi utilizado o procedimento de randomização de Monte Carlo com 10.000 permutações.

A DCA, MRPP e IndVal foram calculados usando o software PC-Ord® 5.0 (McCune & Mefford 2006). O nível de significância estatística adotado para todas as análises foi de $p < 0,05$.

Especialização da dieta

A fim de descrever o nível relativo de especialização na dieta, a amplitude de nicho trófico de cada espécie foi calculada utilizando a medida de Levins (Krebs 1999), com 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 com a 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).

Sobreposição alimentar

A sobreposição da dieta foi calculada para cada par de espécies que co-ocorreram nos mesmos locais, dentro de cada biótopo, com base na matriz de volume dos itens

alimentares. Foi utilizado o índice de sobreposição alimentar 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} = medida de sobreposição de nicho de Pianka, entre as 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 variam de 0 (nenhuma sobreposição) a 1 (sobreposição total) e foram definidos nos seguintes níveis: baixa (0 - 0,39), intermediária (0,4 - 0,6) e alta (0,6 - 1) (modificado de Grossman 1986; Corrêa et al. 2011). Para calcular a sobreposição alimentar foi utilizando EcoSim® 7.0 (Gotelli & Entsminger 2006).

RESULTADOS

Composição da dieta

Neste estudo, foram analisados 3.374 indivíduos pertencentes a 12 espécies de peixes de pequeno porte (Tabela 2).

Tabela 2. Posição taxonômica das espécies (Reis et al. 2003), número de estômagos analisados e amplitude de tamanho dos indivíduos amostrados no rio Verde, bacia do Alto rio Paraná, Brasil, no período de novembro de 2010 a agosto de 2012.

Ordem/Família/Espécie	Estômagos analisados	Amplitude de comprimento (cm)
CHARACIFORMES		
Characidae		
<i>Astyanax</i> aff. <i>fasciatus</i> (Cuvier, 1819)	621	1,6 – 13,5
<i>Astyanax</i> aff. <i>paranae</i> Eigenmann, 1914	19	2,0 – 7,5
<i>Astyanax altiparanae</i> Garutti & Britski, 2000	485	1,5 – 13
<i>Aphyocharax dentatus</i> Eigenmann & Kennedy, 1903	22	2,1 – 4,1
<i>Bryconamericus</i> sp.1	375	2,1 – 6,2
<i>Bryconamericus stramineus</i> Eigenmann, 1908	470	1,5 – 6,1
<i>Knodus moenkhausii</i> (Eigenmann & Kennedy, 1903)	169	1,7 – 4,4
<i>Moenkhausia</i> aff. <i>intermedia</i> Eigenmann, 1908	193	1,3 – 6,5
<i>Moenkhausia</i> aff. <i>sanctaeofilomenae</i> (Steindachner, 1907)	19	2,0 – 6,2
<i>Piabina argentea</i> Reinhardt, 1867	836	0,5 – 7,5
<i>Serrapinnus notomelas</i> (Eigenmann, 1915)	137	1,5 – 3,2
SILURIFORMES		
Heptapteridae		
<i>Pimelodella gracilis</i> (Valenciennes, 1835)	28	2,6 – 18
Número Total	3374	

Ao todo foram registrados 31 itens alimentares, sendo que os de origem alóctone foram os mais representativos (67,7%) na dieta das espécies (Tabela 3). *Astyanax* aff. *paranae* consumiu maior proporção de vegetal e *Bryconamericus stramineus* além de vegetal, ingeriu quantidades expressivas de Hymenoptera, insetos aquáticos e Isoptera. *Astyanax* aff. *fasciatus* consumiu quantidades similares de sementes, vegetal terrestre e Hymenoptera. *Astyanax altiparanae*, *Bryconamericus* sp.1, *Knodus moenkhausii*, *Piabina argentea* e *Pimelodella gracilis*, utilizaram sementes como item principal. *Aphyocharax dentatus* e *Moenkhausia* aff. *intermedia* tiveram suas dietas baseadas em insetos aquáticos e terrestres, sendo que os mais representativos foram larva e pupa de Diptera, outros insetos aquáticos, Ephemeroptera e Hymenoptera. *Moenkhausia* aff. *sanctaeofilomenae*

alimentou-se basicamente de insetos terrestres (Hymenoptera e Coleoptera). *Serrapinus notomelas* ingeriu maiores proporções de algas e detrito (Tabela 3).

Tabela 3. Itens alimentares consumidos pelas espécies de peixes de pequeno porte, capturadas no rio Verde, bacia do Alto rio Paraná, Brasil, no período de novembro de 2010 a agosto de 2012. Valores de porcentagem de volume dos itens alimentares. Asterisco indica valores menores que 0,1%. Em negrito os itens alimentares mais consumidos pelas espécies. Afa= *A. aff. fasciatus*; Apa= *A. aff. paranae*; Aal= *A. altiparanae*; Ade= *A. dentatus*; Bst= *B. stramineus*; Bry= *Bryconamericus* sp.1; Kmo= *K. moenkhausii*; Min= *M. aff. intermedia*; Msa= *M. aff. sanctaefilomenae*; Par= *P. argentea*; Pgr= *P. gracilis*; Sno=*S. notomelas*.

Itens/ Espécies	Afa	Apa	Aal	Ade	Bst	Bry	Kmo	Min	Msa	Par	Pgr	Sno
AUTÓCTONE												
Tecameba				*	*				*	*	*	
Acarina	*		*					*		*		*
Amphipoda										*		
Cladocera			0.1									
Ostracoda					*			*				
Ephemeroptera	0.7	0.9	0.3	17.3	5.2	5.1	1.4	15.2		1.6	0.3	0.8
Larva de Coleoptera	0.1	0.7	0.1		0.7	0.7	0.7	1.7		0.6	0.6	*
Larva de Lepidoptera	0.2		0.3		0.3	0.3	1.0	0.6	4.1	0.3	0.3	
Larva e pupa de Diptera	0.1		*	20.7	6.4	2.0	8.9	16.1	0.2	1.0	1.0	1.1
Ninfa de Odonata	2.2		0.7	3.5	4.3	3.0	0.1	1.7	0.2	1.7	5.0	0.5
Plecoptera	0.6	0.7	0.2		6.1	2.6	0.5	2.0		1.0	0.2	0.1
Trichoptera	0.6	0.3	0.1	9.5	5.5	5.2	2.0	3.6	1.6	6.2	3.0	1.0
Outros insetos aquáticos	2.0	1.8	0.7	19.0	11.9	5.3	1.6	11.0	4.3	2.7	1.6	1.3
Escamas	0.1		0.9	7.1	0.2	0.2	0.1	*	*	0.3	9.9	*
Restos de peixes	0.1		0.7			*				0.1	3.0	
Algas	4.1	1.9	3.0			*	4.0	0.5	0.2	0.2		45.2
Vegetal aquático	5.2		1.2		*	0.1	2.6	0.4		0.7	1.7	2.9
ALÓCTONE												
Oligochaeta	0.4		4.1									4.2
Coleoptera	4.2	5	8.8	8	3.5	4	1.6	1.5	16.7	2.7	0.9	*
Aranae	*	0.2	1		0.6	0.2	0.4	0.6	0.2	0.5		0.1
Diptera	*		0.2	0.2	0.4	0.3	0.1	0.5		*	*	
Hemiptera	3		2.2	2.2	0.8	1.4	0.4	1.6	0.4	1.4	0.1	
Homoptera	0.1		0.1		*	*	*	0.1		0.1		
Hymenoptera	20.9	9.4	18.4	2.6	14.8	8.5	6.7	12.9	57.2	6.7	3.8	*
Isoptera	0.7	1.1	4.9		11.0	3.6	5.7	9.9	1.2	0.5	0.1	
Orthoptera	2.7		0.9		0.1		0.1			0.3		
Psocoptera	*	4.1	*		0.2	*		4.6				
Outros insetos terrestres	2.3	0.2	0.8	1.7	0.9	1.2	0.4	1.9	1.6	1.9		0.1
Sementes	28.6	9.7	41.2		20.8	47.9	46.1	8.7		62.6	59.5	4.3
Vegetal	20.7	64.1	9.4	1.3	5.9	8.3	15.3	4.8	12.3	6.4	4.7	19.0
INDETERMINADO												
Detrito	0.2		*	6.9	0.3		0.3			0.4	0.1	24.0

Para interpretação dos dados de composição da dieta das espécies de acordo com a DCA, foram retidos os eixos 1 (autovalor = 0,51) e 2 (autovalor = 0,34) (Figura 2A-B). O principal padrão observado foi que nos menores escores do eixo 1 e maiores do eixo 2, se concentraram as espécies que consumiram principalmente itens de origem alóctone (insetos terrestres e sementes). Por outro lado, nos maiores escores do eixo 1 e menores do eixo 2 foi observado o posicionamento das espécies que consumiram itens de origem autóctone, principalmente algas, detrito e vegetal aquático. Escores intermediários foram associados ao consumo de vegetal terrestre e insetos aquáticos (Figura 2A-B).

A distribuição dos escores do eixo 1 (melhor visualizado pelos escores médios; Figura 2B) demonstra segregação de algumas espécies de acordo com a composição da dieta, especialmente, *A. aff. paranae*, *M. aff. sanctaefilomenae*, *P. argentea* e *S. notomelas*.

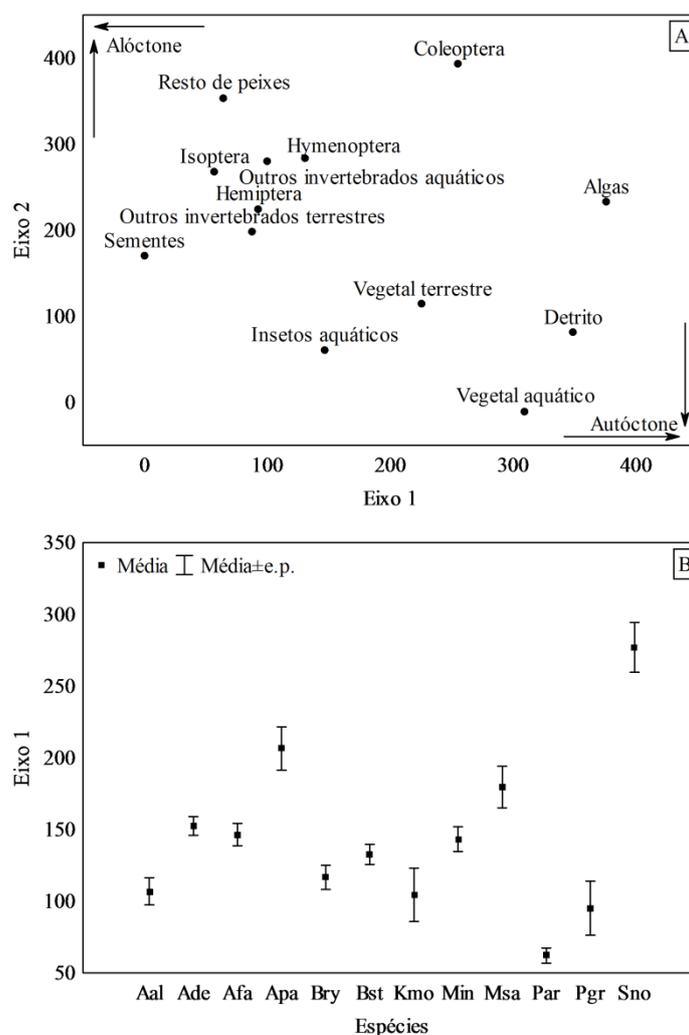


Figura 2. A) Ordenação dos itens alimentares consumidos ao longo dos eixos 1 e 2; B) escores médios do eixo 1, ambos retidos da Análise de Correspondência distendenciada (DCA). Afa= *A. aff. fasciatus*; Apa= *A. aff. paranae*; Aal= *A. altiparanae*; Ade= *A. dentatus*; Bst= *B. stramineus*; Bry= *Bryconamericus* sp.1; Kmo= *K. moenkhausii*; Min= *M. aff. intermedia*; Msa= *M. aff. sanctaefilomenae*; Par= *P. argentea*; Pgr= *P. gracilis*; Sno= *S. notomelas*.

Diferenças significativas foram observadas na composição interespecífica da dieta das espécies de peixes de pequeno porte (MRPP; $A = 0,08$; $p < 0,05$).

Na análise de valor indicador, apenas quatro espécies apresentaram itens indicadores, que contribuíram para essas diferenças. Para *A. aff. paranae*, os itens indicadores foram predominantemente de origem alóctone (Psocoptera e vegetal terrestre). *Serrapinnus Notomelas* e *M. aff. intermedia* apresentaram itens indicadores de origem autóctone (algas, detrito e Larva e Pupa de Diptera). *Pimelodella gracilis* apresentou maior número de itens indicadores, com predominância de itens de origem autóctone, exceção apenas de sementes (Tabela 4).

Tabela 4. Análise de valor indicador mostrando a abundância relativa (AR), Frequência relativa (FR) e valor indicador (Indval) dos itens alimentares consumidos pelas espécies de peixes de pequeno porte capturadas no rio Verde, Bacia do Alto rio Paraná, Brasil. São listados apenas os itens com valores significativos, $p < 0,05$ pelo teste de Monte Carlo.

Espécies	Itens alimentares	RA%	FR%	Indval	<i>p</i>
<i>A. aff. paranae</i>	Psocoptera	86	24	20	0,0001
	Vegetal terrestre	47	100	47	0,0001
<i>S. notomelas</i>	Algas	38	78	16	0,004
	Detrito	62	51	31	0,0001
<i>M. aff. intermedia</i>	Larva e Pupa de Diptera	22	61	13	0,0209
<i>P. gracillis</i>	Sementes	36	80	19	0,0034
	Escamas	81	36	29	0,0001
	Trichoptera	34	50	17	0,0026
	Tecameba	99	18	7	0,0027
	Restos de peixe	68	11	7	0,0025

Especialização da dieta

No geral, todas as espécies apresentaram baixa amplitude de nicho trófico ($B_a < 0,3$). Os menores valores de amplitude de nicho foram observados para *A. aff. paranae*, *P. argentea*, *M. aff. sanctaefilomenae* e *P. gracillis*. As espécies que apresentaram os maiores valores de amplitude trófica foram *M. aff. intermedia*, *B. stramineus* e *A. dentatus* (Figura 3).

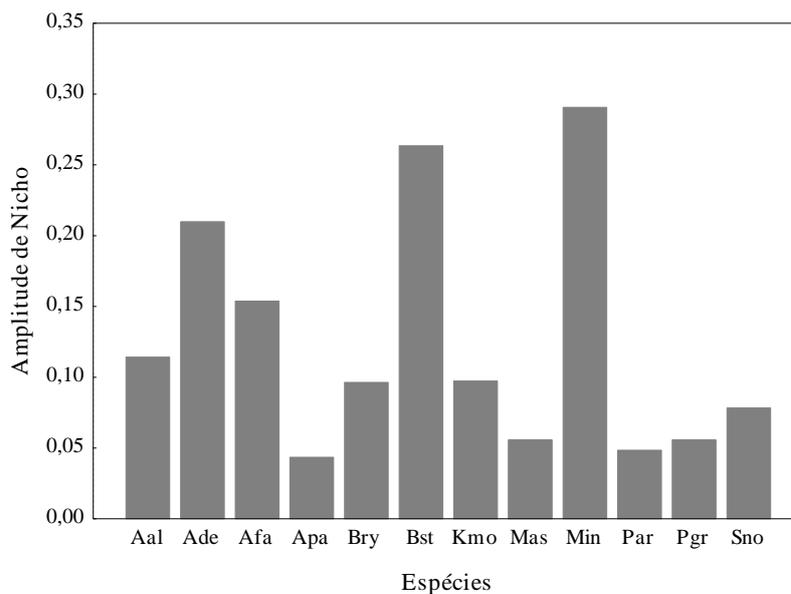


Figura 3. Amplitude de nicho trófico das espécies de peixes de pequeno porte capturadas no rio Verde, Bacia do Alto rio Paraná, Brasil, no período de novembro de 2010 a agosto de 2012. Afa= *A. aff. fasciatus*; Apa= *A. aff. paranae*; Aal= *A. altiparanae*; Ade= *A. dentatus*; Bst= *B. stramineus*; Bry= *Bryconamericus* sp.1; Kmo= *K. moenkhausii*; Min= *M. aff. intermedia*; Msa= *M. aff. sanctaefilomenae*; Par= *P. argentea*; Pgr= *P. gracilis*; Sno= *S. notomelas*.

Sobreposição alimentar

De maneira geral, foi observado baixos valores de sobreposição alimentar entre as espécies de peixes de pequeno porte analisadas. Valores de sobreposição acima de 0,6 foram observados somente para alguns pares de espécies, sobretudo, em função do alto consumo de sementes e Hymenoptera. *Aphyocharax dentatus* e *S. notomelas* apresentaram total segregação na dieta, não se sobrepondo com nenhuma espécie (Tabela 5).

Tabela 5. Índice de Sobreposição de Pianka calculado para cada par de espécies com base no volume de cada item (em negrito), e o percentual dos locais em que as espécies co-ocorrem (matriz triangular inferior) nos biótopos do rio Verde, Bacia do Alto rio Paraná, Brasil, no período de novembro de 2010 a agosto de 2012. Asterisco indica valores de alta sobreposição e traço indica locais onde as espécies não co-ocorreram. CB= cachoeira Branca. Afa= *A. aff. fasciatus*; Apa= *A. aff. paranae*; Aal= *A. altiparanae*; Ade= *A. dentatus*; Bst= *B. stramineus*; Bry= *Bryconamericus* sp.1; Kmo= *K. moenkhausii*; Min= *M. aff. intermedia*; Msa= *M. aff. sanctaefilomenae*; Par= *P. argentea*; Pgr= *P. gracilis*; Sno= *S. notomelas*.

Locais/ espécies	Aal	Ade	Afa	Apa	Bry	Bst	Kmo	Msa	Min	Par	Pgr	Sno
Jusante CB	Aal	0.15	0.44	–	0.85*	0.83*	0.83*	0.57	0.76*	0.85*	0.78*	0.14
	Ade	2	0.1	–	0.16	0.26	0.17	–	–	0.15	0.05	–
	Afa	29	2		0.4	0.5	0.6	–	0.38	0.46	0.34	0.3
	Bry	45	5	29	–	0.97*	0.95*	0.13	0.81*	0.99*	0.97*	0.08
	Bst	26	2	17	–	31	0.96*	0.13	0.84*	0.97*	0.92*	0.19
	Kmo	31	2	21	–	31	19	0.12	0.80*	0.96*	0.92*	0.3
	Mas	5	0	0	–	2	2	5	0.19	0.16	0.03	0.06
	Min	10	0	7	–	10	7	10	2	0.81*	0.75*	–
	Par	43	2	29	–	50	29	31	2	10	0.96*	0.12
	Pgr	14	2	2	–	17	7	7	2	7	12	–
	Sno	2	0	2	–	2	2	2	2	0	2	0
Montante CB	Aal	–	0.90*	0.23	0.47	0.72*	–	0.31	0.35	0.93*	0.5	0.24
	Afa	74	–	0.4	0.71*	0.74*	–	0.55	0.61*	0.72*	0.58	0.41
	Apa	2	–	2	–	–	–	–	–	–	–	–
	Bry	24	–	24	0	0.54	–	–	0.52	0.28	0.65*	–
	Bst	29	–	29	0	12	–	0.39	0.62*	0.60*	0.57	0.14
	Mas	2	–	2	0	0	2	–	–	0.07	–	–
	Min	10	–	10	0	5	7	–	0	0.12	0.32	0
	Par	57	–	57	0	26	33	–	2	10	0.45	0.09
	Pgr	10	–	7	0	2	7	–	0	2	7	–
	Sno	5	–	5	0	0	2	–	0	2	5	0
Tributário	Aal	–	0.93*	0.42	0.87*	0.43	–	0.52	0.3	0.91*	0.73*	0.19
	Afa	45	–	0.67*	0.84*	0.4	–	0.46	0.31	0.86*	0.67*	0.26
	Apa	7	–	7	0.5	0.27	–	–	0.26	0.3	–	0.36
	Bry	7	–	7	2	0.73*	–	–	0.55	0.80*	–	0.16
	Bst	18	–	21	4	7	–	0.72*	0.82*	0.32	0.23	0.07
	Mas	14	–	9	0	0	5	–	0.42	0.21	–	0.08
	Min	30	–	34	2	7	23	–	9	0.25	0.25	0.11
	Par	32	–	29	4	5	18	–	7	27	0.91*	0.12
	Pgr	2	–	2	0	0	2	–	0	2	2	0.08
	Sno	16	–	20	2	4	14	–	5	21	14	2

DISCUSSÃO

Exceto *Pimelodella gracilis*, as demais espécies analisadas nesse estudo pertencem a família Characidae. A maioria apresentou dieta bastante diversificada, composta, especialmente, por sementes e insetos terrestres. Essa tendência corrobora o descrito para essas espécies na literatura, as quais são caracterizadas pelo elevado oportunismo trófico, especialmente, as pertencentes aos gêneros *Astyanax*, *Bryconamericus*, *Knodus*, *Moenkhausia*, *Piabina* e *Pimelodella* (Casemiro et al. 2002; Russo et al. 2004; Viana et al. 2006; Ceneviva-Bastos & Casatti 2007; Wolff et al. 2009; Tófoli et al. 2010; Gandini et al. 2012).

Ainda que, algumas espécies tenham apresentado variações interespecíficas na dieta, a maioria pode ser considerada onívora, ou seja, utilizam diversos itens alimentares, variando desde algas e plantas superiores até escamas, insetos e outros artrópodes. Segundo Attayde et al. (2006), alguns estudos empíricos parecem demonstrar que a onivoria é extremamente frequente na natureza. Além disso, a presença marcante dessa categoria, principalmente em regiões tropicais é esperada para peixes, visto que existe tendência de aumento na riqueza relativa de onívoros em menores latitudes (González-Bergonzoni et al. 2012). Alguns autores ainda sugerem que essa alta riqueza de onívoros nessa região, pode estar associada a maior riqueza de espécies de peixes e à grande diversidade de itens alimentares disponíveis como potenciais presas (Winemiller 1991; Ibañez et al. 2009; Teixeira-de Mello et al. 2009, 2012). Adicionalmente, a onivoria parece ser bastante expressiva em rios de maior porte (González-Bergonzoni et al. 2012), corroborando o mesmo encontrado para as espécies de pequeno porte nesse estudo.

Em ambientes tropicais, os alimentos de origem alóctone são considerados os principais recursos alimentares para a fauna de peixes, especialmente em locais com presença de vegetação ciliar. Esse fato pode estar associado a alta abundância desses itens, principalmente de vegetais e insetos (Uieda & Kikuchi 1995; Nakano & Murakami 2001; Alvim & Peret 2004; Pinto & Uieda 2007), ou ainda, à menor disponibilidade de itens de origem autóctone. Neste estudo, as espécies avaliadas, consumiram alimentos principalmente de origem alóctone. Isso parece ser uma constatação comum para espécies de pequeno porte que habitam grandes rios (Casemiro et al. 2002; Alvin & Peret 2004; Viana et al. 2006; Gandini et al. 2012).

Outro fator que pode ter contribuído para a alta ingestão de recursos alóctones, pelas espécies avaliadas neste estudo, são as táticas alimentares exibidas pelos caracídeos.

Os peixes dessa família, geralmente, são caracterizados por apresentar hábitos nectônicos, exploram toda a coluna de água e capturam itens alimentares na superfície e arrastados pela correnteza (Casatti et al. 2001; Casatti & Castro 2006; Uieda & Pinto 2011), na maioria das vezes, provenientes da vegetação ciliar e área de entorno (Alvin & Peret 2004; Gimenes et al. 2010). Segundo Gerking (1994), as especializações morfológicas e estratégias alimentares exibidas por muitas espécies de peixes em ecossistemas tropicais, são primordiais para seu sucesso ecológico e sobrevivência.

A dieta das espécies aqui analisadas foi composta por muitos itens alimentares, embora, a maioria foi utilizada de forma acessória, visto que todas as espécies exibiram baixa amplitude de nicho trófico. Por mais que essas espécies alterem sua alimentação em função dos recursos mais disponíveis, as mesmas tendem a concentrar suas dietas em poucos itens alimentares. A teoria do forrageamento ótimo tenta explicar essas tendências, uma vez que, segundo MacArthur e Pianka (1966), em áreas ricas em recursos alimentares, as espécies exibem menor amplitude de nicho, enquanto que nas áreas com baixa densidade de recursos, as espécies demonstram maior amplitude de nicho trófico, a fim de compensar a baixa qualidade das presas (Schoener 1971; Esteves et al. 2008).

Embora a oferta de recursos alimentares não tenha sido medida diretamente no ambiente, nos baseamos na suposição de que os peixes são os melhores amostradores dos recursos disponíveis, porque incidem sobre o recurso que efetivamente eles podem acessar (Winemiller & Winemiller 1996; Mérona et al. 2003). Dessa forma, a maior disponibilidade de recursos alóctones parece ser o ponto crucial para explicar a baixa amplitude de nicho supracitada e os baixos índices de sobreposição alimentar entre a maioria das espécies de pequeno porte. Não obstante que alguns pares, principalmente, as congêneras de *Astyanax* e de *Bryconamericus*, e as espécies *K. Moenkhausii*, *M. aff. intermedia*, *P. argentea* e *P. gracillis* apresentaram alta sobreposição entre si, em função, sobretudo, do alto consumo de sementes, a tendência geral, neste estudo, foi de partilha de recursos alimentares.

Considerando que o alimento é a dimensão do nicho mais importante na segregação de peixes (Ross 1986), é esperado que para diminuir o potencial competitivo, espécies simpátricas, com poucas diferenças anatômicas partilhem os recursos alimentares (Wootton 1990; Herder & Freyhof 2006; Giacomini 2007). Ademais, a coexistência entre as espécies depende de que elas apresentem respostas ecológicas diferentes, a processos ecológicos semelhantes (Hutchinson 1957). Assim, muitas espécies tendem a modificar sua dieta, utilizando recursos mais abundantes, para minimizar a sobreposição de nicho

(Schoener 1974; Gerking 1994). Esse mecanismo pode ser o fator chave para a segregação alimentar entre os peixes de pequeno porte no rio Verde, visto que segundo Casatti et al. (2001) e Romero & Casatti (2012), as espécies analisadas apresentam características morfológicas muito semelhantes e co-ocorrem nos mesmos habitats.

Desde Hutchinson (1957) se questiona os mecanismos que permitem espécies simpátricas a particionarem os recursos e co-existirem. Entretanto, se tem observado que em assembleias altamente diversas, as espécies tem reduzido seu nicho realizado, traduzido através da amplitude trófica, para amenizar os efeitos da competição (MacArthur 1972). Neste estudo, os resultados corroboram a teoria ecológica de nicho, que prevê que as espécies correlacionadas que ocupam o mesmo ambiente tendem a apresentar estreitamento do nicho e partição dos recursos (Schoener 1974). Ademais, a partilha de recursos tem sido relatada para muitos peixes neotropicais (Hahn et al. 2004; Mérona & Rankin-de-Mérona 2004; Russo et al. 2004; Novakowski et al. 2008; Brasil-Souza et al. 2009; Corrêa et al. 2009, 2011; Alves et al. 2011; Silva et al. 2012).

Por fim, é importante ressaltar que para a coexistência das espécies em sistemas naturais, as diferenças de nicho devem se constituir não só da partição do alimento, mas também da forma como as espécies utilizam esses recursos alimentares em resposta às variações espaço-temporais no ambiente (Giacomini 2007). Deste modo, as diferenças espaciais e sazonais no uso dos recursos alimentares observadas por Silva et al. b (em preparação), se traduz em adicional fator que favorece a coexistência das espécies de peixes de pequeno porte.

Nesse sentido, os resultados aqui expostos demonstram a existência de evidente partição de recursos alimentares em ambientes neotropicais, sendo que o oportunismo trófico, isto é, o uso dos recursos alimentares que presumivelmente estavam mais disponíveis no ambiente deve ser o fator preponderante, que facilita a coexistência dessas espécies. Adicionalmente, a amplitude de nicho foi baixa para todas as espécies estudadas, o que aliada as variações interespecíficas na dieta e, possivelmente, as diferenças espaciais e sazonais no uso dos recursos alimentares, resultou na baixa sobreposição de nicho observada, minimizando possíveis efeitos competitivos entre as espécies.

REFERÊNCIAS

- Alves, G.H.Z., Tófoli, R.M., Novakowski, G.C. & Hahn, N.S. 2011. Food partitioning between sympatric species of *Serrapinnus* (Osteichthyes, Cheirodontinae) in a tropical stream. *Acta Scientiarum. Biological Sciences* 33: 153-159.
- Alvim, M.C.C. & Peret, A.C. 2004. Food resources sustaining the fish fauna in a section of the upper São Francisco River in Três Marias, MG, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 64: 195-202.
- Attayde, J.L., Iskin, M. & Carneiro, L. 2006. O papel da onivoria na dinâmica das cadeias alimentares. *Oecologia Brasiliensis* 10(1): 69-77.
- Avma Panel on euthanasia. 2001. Report of the Avma panel on euthanasia. *Journal of the American Veterinary Medical Association* 218 (5): 669-696.
- Balassa, G.C., Fugi, R., Hahn, N.S. & Galina, A.B. 2004. Dieta de espécies do Anostomidae (Teleostei, Characiformes) na área de influência do reservatório de Manso, Mato Grosso, Brasil. *Iheringia, Série Zoologia* 94(1): 77-82.
- Bell, G. 2001. Neutral macroecology. *Science* 293(5539): 2413-2418.
- Bicudo, C.E.M. & Bicudo, R.M.T. 1970. Algas de águas continentais brasileiras chave ilustrada para identificação de gêneros. São Paulo: Fundação Brasileira para o Desenvolvimento do Ensino de Ciências 227pp.
- Brazil-Sousa, C., Marques, R.M. & Albrecht, M.P. 2009. Segregação alimentar entre duas espécies de Heptapteridae no Rio Macaé, RJ. *Biota Neotropica* 9: 31-37.
- Britski, H.A., Silimon, K.S. & Lopes, B.S. 1999. Peixes do Pantanal: Manual de identificação. Brasília: Embrapa. 184pp.
- Carniatto, N., Fugi, R., Cantanhêde, G., Gubiani, É.A. & Hahn, N.S. 2012. Effects of flooding regime and diel cycle on diet of a small sized fish associated to macrophytes. *Acta Limnologica Brasiliensia* 24(4): 363-372.
- Casatti, L. & Castro, R.M.C. 2006. Testing the ecomorphological hypothesis in a headwater riffles fish assemblage of the rio São Francisco, southeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology* 4(2): 203-214.
- Casatti, L., Langeani, F. & Castro, R.M.C. 2001. Peixes de riacho do Parque Estadual Morro do Diabo, Bacia do Alto rio Paraná, SP. *Biota Neotropica* 1: 1-15.
- Casemiro, F.A.S., Hahn, N.S. & Fugi, R. 2002. Avaliação temporal da dieta de *Astyanax altiparanae* (Pisces, Tetragonopterinae) durante o represamento do reservatório de Salto Caxias, PR. *Acta Scientiarum* 24 (2): 419-425.
- Castro, R.M.C.; Casatti, L., Santos; H.F., Ferreira; K.M., Ribeiro, A.C., Benine, R.C., Dardis, G.Z.P., Melo, A.L.A., Stopiglia, R., Abreu, T.X., Bockmann, F.A., Carvalho, M. Gibran, F.Z. & Lima, F.C.T. 2003. Estrutura e composição da ictiofauna de riachos do rio Paranapanema, sudeste e sul do Brasil. *Biota Neotropica* 3(1): 01-14.

- Ceneviva-Bastos, M. & Casatti, L. 2007. Oportunismo alimentar de *Knodus moenkhausii* (Teleostei, Characidae): uma espécie abundante em riachos do noroeste do Estado de São Paulo, Brasil. *Iheringia, Série Zoológica* 97(1): 7-15.
- Chase, J.M. & Leibold, M.A. 2003. Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. Chicago: University of Chicago Press. 212pp.
- Corrêa, C.E., Petry, A.C. & Hahn, N.S. 2009. Influência do ciclo hidrológico na dieta e estrutura trófica da ictiofauna do rio Cuiabá, Pantanal Mato-Grossense. *Iheringia, Série Zoológica* 99(4): 456-463.
- Corrêa, C.E., Albrecht, M.P. & Hahn, N.S. 2011. Patterns of niche breadth and feeding overlap of the fish fauna in the seasonal Brazilian Pantanal, Cuiabá River basin. *Neotropical Ichthyology* 9(3): 637-646.
- Deus, C.P. & Petrere-Junior, M. 2003. Seasonal diet shifts of seven fish species in an Atlantic Rainforest stream in southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 63: 579-588.
- Dufrêne, M. & Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345-366.
- Esteves, K. & Galetti Jr., E.P.M. 1995. Food partitioning among some characids of a small Brazilian floodplain lake from the Paraná River basin. *Environmental Biology of Fishes* 42: 375-389.
- Esteves, K.E., Lobo, A.V.P. & Faria, M.D.R. 2008. Trophic structure of a fish community along environmental gradients of a subtropical river (Paraitinga River, Upper Tietê River Basin, Brazil). *Hydrobiologia* 598: 373-387.
- Gandini, C.V., Boratto, I.A., Fagundes, D.C. & Pompeu, P.S. 2012. Estudo da alimentação dos peixes no rio Grande à jusante da usina hidrelétrica de Itutinga, Minas Gerais, Brasil. *Iheringia, Série Zoologia* 102(1): 56-61.
- Gerking, S.D. 1994. Feeding ecology of fishes. San Diego: Academic Press. 416pp.
- Giacomini, H.C. 2007. Os mecanismos de coexistência de espécies como vistos pela teoria ecológica. *Oecologia Brasiliensis* 11(4): 521-543.
- Gimenes, K.Z., Cunha-Santino, M.B. & Bianchini, I.Jr. 2010. Decomposição de matéria orgânica alóctone e autóctone em ecossistemas aquáticos. *Oecologia Australis* 14(4): 1036-1073.
- González-Bergonzoni, I., Meerhoff, M., Davidson, T.A., Mello, F.T., Baattrup-Pedersen, A. & Jeppesen, E. 2012. Meta-analysis shows a consistent and strong latitudinal pattern in fish omnivory across ecosystems. *Ecosystems* 15: 492-503.
- Gotelli, N.J. & Entsminger, G.L. 2001. EcoSim: null models software for ecology. Version 7. Acquired Intelligence and Keesey-Bear. Jericho, Vermont, USA. Available online at: <http://garyentsminger.com/ecosim.html> [Accessed: 30/August/2011].
- Graça, W.J. & Pavanelli, C.S. 2007. Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes. Maringá: EDUEM. 241pp.

- Gravel, D., Canham, C.D., Beaudet, M. & Messier, C. 2006. Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology Letters* 9: 399-409.
- Grossman, G.D. 1986. Food resources partitioning in a rocky intertidal fish assemblage. *Journal of Zoology* 1: 317-355.
- Hahn, N.S., Fugi, R. & Andrian, I.F. 2004. Trophic ecology of the fish assemblages. In: Thomaz, S.M., Agostinho, A.A. & Hahn, N.S., ed. *The Upper Paraná River and its Floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. Leiden: Backhuys Publishers, pp. 247-269.
- Hahn, N.S. & Loureiro-Crippa, V.E. 2006. Estudo comparativo da dieta, hábitos alimentares e morfologia trófica de duas espécies simpátricas, de peixes de pequeno porte, associados à macrófitas aquáticas. *Acta Scientiarum. Biological Sciences* 28(4): 359-364.
- Hellawell, J.M. & Abel, R.A. 1971. Rapid volumetric method for the analysis of the food of fishes. *Journal of Fish Biology* 3: 29-37.
- Herder, F. & Freyhof, J. 2006. Resource partitioning in a tropical stream fish assemblage. *Journal of Fish Biology* 69: 571-589.
- Hill, M.O. & Gauch, H.G. 1980. Detrended correspondence analysis, an improved ordination technique. *Vegetatio* 42: 47-58.
- Hubbell, S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton: Princeton University Press. 448pp.
- Hurlbert, S.H. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology* 59: 67-77.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Springs Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 415-427.
- Hyslop, E.J. 1980. Stomach contents analysis: a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* 17: 411-429.
- Ibañez, C., Belliard, J., Hughes, R.M., Irz, P., Khamdem-Tohan, A., La-mouroux, N., Tedesco, P.A. & Oberdorff, T. 2009. Convergence of temperate and tropical fish assemblages. *Ecography* 32:658-70.
- Krebs, C.J. 1999. *Ecological methodology*. New York: Benjamin Cummings. 620pp.
- Leibold, M.A. & McPeck, M.A. 2006. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology* 87: 1399-1410.
- Loureiro-Crippa, V.E., Hahn, N.S. & Fugi, R. 2009. Food resource used by small-sized fish in macrophyte patches in ponds of the upper Paraná river floodplain. *Acta Scientiarum. Biological Sciences* 31(2): 119-125.
- MacArthur, R. & Pianka, E.R. 1966. On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist* 100(916): 603-609.
- MacArthur, R. 1972. *Geographical ecology*. New York: Harper and Row. 269 pp.

- Mason, N.W.H., Lanoiselée, C., Mouillot, D., Wilson, J.B., Argillier, C. 2008. Does niche overlap control relative abundance in French lacustrine fish communities? A new method incorporating functional traits. *Journal of Animal Ecology* 77: 661-669.
- McCune, B. & Mefford, M.J. 2006. PC-ORD, version 5.0, Multivariate analysis of ecological data. Glendon Beach: MjM Software Desing. 40pp.
- Mérona, B. & Rankin-de-Mérona, J. 2004. Food resource partitioning in a fish community of the central Amazon floodplain. *Neotropical Ichthyology* 2(2):75-84.
- Mérona, B., Vigouroux, R. & Horeau, V. 2003. Changes in food resources and their utilization by fish assemblages in a large tropical reservoir in South America (Petit-Saut Dam, French Guiana). *Acta Oecologica* 24: 147-156.
- Mouchet, M.A., Burns, M.D.M., Garcia, A. M., Vieira, J.P. & Mouillot, D. 2013. Invariant scaling relationship between functional dissimilarity and co-occurrence in fish assemblages of the Patos Lagoon estuary (Brazil): environmental filtering consistently overshadows competitive exclusion. *Oikos* 122: 247-257.
- Mugnai, R., Nessimian, J.L. & Baptista, D.F. 2010. Manual de identificação de macroinvertebrados aquáticos do Estado do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro: Technical Books. 174pp.
- Nakano, S. & Murakami, M. 2001. Reciprocal subsidies: Dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs. *PNAS* 98(1): 166-170.
- Novakowski, G.C., Hahn, N.S. & Fugi, R. 2008. Diet seasonality and food overlap of the fish assemblage in a pantanal pond. *Neotropical Ichthyology* 6: 567-576.
- Oliveira, J.C.S. & Isaac, V.J. 2013. Diet breadth and niche overlap between *Hypostomus plecostomus* (Linnaeus, 1758) and *Hypostomus emarginatus* (Valenciennes, 1840) (Siluriformes) in the Coaracy Nunes hydroelectric reservoir, Ferreira Gomes, Amapá-Brazil. *Biota Amazônia* 3(2): 116-125.
- Pagotto, C.S. & Souza, P.R. 2006. Biodiversidade do Complexo Aporé-Sucuriú: subsídios à conservação e ao manejo do Cerrado: área prioritária 316-Jauru. Campo Grande: UFMS. 308pp.
- Pianka, E.R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 53-74.
- Pinto, T.L.F. & Uieda, V.S. 2007. Aquatic insects selected as food for fishes of a tropical stream: Are there spatial and seasonal differences in their selectivity? *Acta Limnologica Brasiliensia* 19 (1): 67-78.
- Reis, R.E.; Kullander, S.O. & Ferraris, C.J.Jr. 2003. Check List of the freshwater fishes of South and Central América. Porto Alegre: Edipucrs. 729pp.
- Ribeiro, J.F. & Walter, B.M.T. 1998. Fitofisionomias do bioma cerrado. In: Sano, S.M. & Almeida, S.P., ed. Cerrado: ambiente e flora. Planaltina: Embrapa-Cpac. pp.89-166.
- Romero, R.M. & Casatti, L. 2012. Identification of key microhabitats for fish assemblages in tropical Brazilian savanna streams. *International Review of Hydrobiology* 97(6): 526-541.

- Ross, S.T. 1986. Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies. *Copeia* 1986: 352-388.
- Russo, M.R., Hahn, N.S. & Pavanelli, C.S. 2004. Resource partitioning between two species of *Bryconamericus* Eigenmann, 1907 from the Iguaçu river basin, Brazil. *Acta Scientiarum. Biological Sciences* 26(4): 431-436.
- Schoener, T.W. 1971. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 369-404.
- Schoener, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.
- Schoener, T.W. 1989. Food webs from the small to the large: The Robert H. MacArthur award lecture. *Ecology* 70:1559-1589.
- Silva, J.C., Delariva, R.L. & Bonato, K.O. 2012. Food-resource partitioning among fish species from a first-order stream in northwestern Paraná, Brazil. *Neotropical Ichthyology* 10 (2): 389-399.
- Silva, J.C., Gubiani, E.A. & Delariva, R.L. a. Effects of a natural barrier on the spatial distribution of the fish assemblage of the Verde river, Upper Paraná river Basin, Brazil. (em preparação).
- Silva, J.C., Gubiani, E.A. & Delariva, R.L. b. Variações espaciais e sazonais no uso dos recursos alimentares por espécies de peixes de pequeno porte em diferentes biótopos de um rio neotropical. (em preparação).
- Sircom, J. & Walde, S.J. 2011. Niches and neutral processes contribute to the resource–diversity relationships of stream detritivores. *Freshwater Biology* 56: 877-888.
- Teixeira-de Mello, F., Meerhoff, M., Baattrup-Pedersen, A., Maig-aard, T., Kristensen, P.B., Andersen, T.K., Clemente, J.M., Fosalba, C., Kristensen, E.A., Masdeu, M., Riis, T., Mazzeo, N. & Jeppesen, E. 2012. Community structure of fish in lowland streams differ substantially between subtropical and temperate climates. *Hydrobiologia* 684: 143-60.
- Teixeira-de Mello, F., Meerhoff, M., Pekcan-Hekim, Z. & Jeppesen, E. 2009. Substantial differences in littoral fish community structure and dynamics in subtropical and temperate shallow lakes. *Freshwater Biology* 54: 1202-15.
- Tófoli, R.M., Hahn, N.S., Alves, G.H.Z. & Novakowski, G.C. 2010. Uso do alimento por duas espécies simpátricas de *Moenkhausia* (Characiformes, Characidae) em um riacho da Região Centro-Oeste do Brasil. *Iheringia, Série Zoológica* 100: 201-206.
- Uieda, V.S. & Kikuchi, R.M. 1995. Entrada de material alóctone (detritos, vegetais e invertebrados terrestres) num pequeno curso de água corrente na cuesta de Botucatu, São Paulo. *Acta Limnológica Brasiliensis* 7: 105-114.
- Uieda, V.S. & Pinto, T.L.F. 2011. Feeding selectivity of ichthyofauna in a tropical stream: space-time variations in trophic plasticity. *Community Ecology* 12: 31-39.
- Vazzoler, A.E. 1996. *Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática*. Maringá: EDUEM. 169 pp.

- Viana, L.F., Santos, S.L. & Lima-Junior, S.E. 2006. Variação sazonal na alimentação de *Pimelodella* cf. *gracilis* (Osteichthyes, Siluriformes, Pimelodidae) no rio Amambai, Estado do Mato Grosso do Sul. *Acta Scientiarum. Biological Sciences* 28(2): 123-128.
- Winemiller, K.O. 1991. Ecomorphological diversification in low-land freshwater fish assemblages from five biotic regions. *Ecological Monographs* 61: 343-65.
- Winemiller, K.O. & Winemiller, L.C.K. 1996. Comparative ecology of catfishes of the Upper Zambezi River floodplain. *Journal of Fish Biology* 49(6): 1043-1061.
- Winemiller, K.O. & Pianka, E.R. 1990. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecological Monographs* 60: 27-55.
- Wolff, L.L., Abilhoa, V., Rios, F.S. & Donatti, L. 2009. Spatial, seasonal and ontogenetic variation in the diet of *Astyanax* aff. *fasciatus* (Ostariophysi: Characidae) in an Atlantic Forest river, Southern Brazil. *Neotropical Ichthyology* 7(2): 257-266.
- Wootton, R.J. 1990. *Ecology of teleost fishes*. London: Chapman and Hall. 404pp.
- Wootton, R.J. 1990. *Ecology of teleost fishes*. London: Chapman and Hall. 404pp.
- Zavala-Camin, L.A. 1996. *Introdução aos estudos sobre alimentação natural em peixes*. Maringá: Eduem/Nupelia. 129pp.
- Zimmerman, G.M., Goetz, H. & Mielke, P.W. 1985. Use of an improved statistical method for group comparisons to study effects of prairie fire. *Ecology* 66: 606-611.