

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE
AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS

BÁRBARA ANGÉLIO QUIRINO

**Influência da conectividade hidrológica na dieta de peixes de pequeno porte
que habitam regiões litorâneas de lagoas**

Maringá
2018

BÁRBARA ANGÉLIO QUIRINO

**Influência da conectividade hidrológica na dieta de peixes de pequeno porte
que habitam regiões litorâneas de lagoas**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais.
Área de concentração: Ciências Ambientais

Orientadora: Dr.^a Rosemara Fugi

Maringá
2018

"Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)"
(Biblioteca Setorial - UEM. Nupélia, Maringá, PR, Brasil)

Q8i Quirino, Bárbara Angélio, 1994-
Influência da conectividade hidrológica na dieta de peixes de pequeno porte que habitam regiões litorâneas de lagoas / Bárbara Angélio Quirino. -- Maringá, 2018.
30 f. : il.

Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--
Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2018.
Orientadora: Dr.^a Rosemara Fugi.

1. *Moenkhausia bonita* (Characiformes, Characidae) "lambari" - Comportamento alimentar - Conectividade hidrológica - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. *Serrapinnus notomelas* (Characiformes, Characidae) "lambari" - Comportamento alimentar - Conectividade hidrológica - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 3. Peixes de água doce de pequeno porte - Comportamento alimentar - Conectividade hidrológica - Planície de inundação - Alto rio Paraná. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -597.4815309816
NBR/CIP - 12899 AACR/2

Maria Salete Ribelatto Arita CRB 9/858
João Fábio Hildebrandt CRB 9/1140

BÁRBARA ANGÉLIO QUIRINO

Influência da conectividade hidrológica na dieta de peixes de pequeno porte que habitam regiões litorâneas de lagoas

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Dr.^a Rosemara Fugi
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof.^a Dr.^a Ana Paula Vidotto Magnoni – UEL

Dr.^a Cláudia Costa Bonecker – UEM

Aprovada em: 22 de fevereiro de 2018.

Local da defesa: Anfiteatro Prof. “Keshiyu Nakatani”, Bloco G-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

AGRADECIMENTOS

À Deus, que me guia e me fortalece a cada dia.

À minha orientadora, Dr.^a Rosemara Fugi, por todas as oportunidades, pelo incentivo e exemplo. É um privilégio ser orientada por alguém que admiro como pesquisadora e pessoa.

Aos meus pais por todo o apoio que deram à minha educação, pelo o amor incondicional e valores transmitidos a mim.

Ao meu namorado José Carlos, por dividir comigo todos os momentos.

Aos membros e agregados do laboratório de ictiologia trófica: Natália, Matheus, Marlene, Thiago, Marlene, Maria Julia, Renata, Daniela, Ana e Marcelo pelas risadas e troca de conhecimentos. Em especial, à Natália pela constante ajuda e paciência.

Aos amigos que estão comigo desde a graduação: Matheus, Beatriz, Amanda e Isadora, por todos os momentos incríveis que vivemos antes e durante o mestrado.

À minha turma de mestrado, por compartilharem conhecimentos e momentos de descontração.

Ao doutorando Fernando Lansac-Tôha pelas valiosas contribuições com estatística e conceitos.

Aos membros da banca examinadora por aceitarem prontamente o convite.

Aos professores do curso de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais por fazerem parte da construção do meu conhecimento.

Aos funcionários vinculados ao Nupélia, pelo suporte e disposição. Especialmente, agradeço à Aldenir, Elizabete, Jocemara, João e Salete.

Ao Nupélia, pela infraestrutura.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA).

E ao Conselho Nacional de Pesquisa (CNPq) pela bolsa de Mestrado.

Influência da conectividade hidrológica na dieta de peixes de pequeno porte que habitam regiões litorâneas de lagoas

RESUMO

A conectividade entre *habitats* pode promover alterações na disponibilidade de recursos alimentares para os peixes, pois interferem diretamente nas taxas de dispersão dos organismos, desempenhando, portanto, um papel fundamental nos padrões de distribuição de suas presas. Nesse contexto, utilizou-se duas espécies de peixe, uma invertívora (*Moenkhausia bonita*) e outra algívora (*Serrapinnus notomelas*), para testar as seguintes predições: i) a dieta das espécies difere significativamente entre lagoas isoladas, enquanto em lagoas conectadas a composição alimentar é mais similar; ii) a amplitude do nicho trófico das espécies é menor em lagoas isoladas. Os peixes foram amostrados no período de seca em lagoas conectadas ao canal principal do rio Paraná e lagoas isoladas distribuídas pela planície de inundação. Para testar a predição i, foi utilizada a Análise de Variância Permutacional Multivariada (PERMANOVA). Para a predição ii, foram testadas diferenças entre lagoas conectadas e isoladas, utilizando duas medidas de amplitude de nicho trófico: riqueza de itens alimentares na dieta e distância média do centroide, proveniente da análise de permutação de dispersões multivariadas. *Moenkhausia bonita* consumiu essencialmente insetos nas lagoas conectadas e a maioria dos itens foi consumido por todas as populações. Nas lagoas isoladas, a espécie consumiu microcrustáceos e insetos, havendo dominância de um item alimentar na maioria das populações. *Serrapinnus notomelas* consumiu algas filamentosas e vegetal superior em ambos os grupos de lagoas. Na maioria das dietas houve dominância de diferentes recursos. Assim, a dieta de ambas as espécies diferiu significativamente entre todas as populações isoladas, e na maioria das conectadas. A amplitude do nicho trófico da espécie invertívora foi significativamente maior nas lagoas conectadas, enquanto a espécie algívora não apresentou diferença significativa. A primeira predição foi parcialmente suportada, sugerindo que apesar da maior dispersão entre as lagoas conectadas possibilitar o aumento da similaridade das dietas, essas lagoas também apresentam heterogeneidade ambiental, possivelmente associada às diferenças de composição de macrófitas aquáticas, que fornecem diferentes recursos alimentares. A maior amplitude de nicho trófico para *M. bonita* em lagoas conectadas pode estar associada à dispersão que possibilita a maior riqueza de espécies, enquanto nas lagoas isoladas a estabilidade ambiental e a área restrita levam a dominância de determinados táxons. A segunda predição não foi suportada para *S. notomelas*, provavelmente porque seus recursos alimentares (perifíton) são mais influenciados pela composição de macrófitas do que pela conectividade. Apesar de a conectividade promover o aumento da riqueza de itens alimentares e a similaridade da dieta, a seleção de espécies é fortemente influenciada pelas condições ambientais locais e hábito alimentar de cada espécie.

Palavras-chave: Dispersão. Heterogeneidade ambiental. Rio-planície de inundação. Processos regionais. Condições locais.

Influence of hydrological connectivity on diet of small fishes inhabiting littoral zone of lakes

ABSTRACT

Habitat connectivity can promote changes in the availability of food resources to fish, because it interferes directly in dispersal rates of organisms, thus playing a key role in the distribution patterns of their prey. In this context, we used two fish species, one invertivorous (*Moenkhausia bonita*) and another algivorous (*Serrapinnus notomelas*), to test the following predictions: i) species diet differs significantly between isolated lakes, while in connected lakes food composition is more similar; ii) the trophic niche breadth of the species is smaller in isolated lakes. Fish were sampled in the dry season in lakes connected to the main channel of the Paraná River and isolated lakes distributed in the floodplain. To test the prediction i, we applied a Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA). For prediction ii, differences between connected and isolated lakes were tested using two measures of trophic niche breadth: the food items richness in the diet and the average centroid distance, from the permutation analysis of multivariate dispersions. *Moenkhausia bonita* consumed essentially insects in the connected lakes and most of the items were consumed by all populations. In isolated lakes, the species consumed microcrustaceans and insects. Most of the populations were dominated by one food item. *Serrapinnus notomelas* consumed filamentous algae and aquatic higher plant in both groups of lakes. In most diets there were dominance of different resources. Thus, the diet of both species differed significantly between all isolated populations, and in majority of the connected ones. The trophic niche breadth of the invertivorous species was significantly higher in the connected lakes, while the algivorous species showed no significant difference. The first prediction was partially supported, suggesting that in spite of the greater dispersion between the connected lakes, it is possible to increase the similarity of the diets, these lakes also have environmental heterogeneity, possibly associated to the differences in composition of aquatic macrophytes, which provide different food resources. The greatest trophic niche breadth for *M. bonita* in isolated lakes can be associated to dispersion that enable the great species richness, while in isolated lakes the environmental stability and restricted area lead to the dominance of certain taxa. However, the second prediction was not supported by *S. notomelas*, probably because its food resources (periphyton) are more influenced by macrophyte composition than by connectivity. Therefore, although connectivity promotes an increase in food items richness and similarity of diet, species selection is highly influenced by local environmental conditions and the feeding habit of each species.

Keywords: Dispersion. Environmental heterogeneity. Floodplain-river. Regional processes. Local conditions.

Dissertação elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Freshwater Biology*. Disponível em: <[http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/1/\(ISSN\)1365-2427](http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/1/(ISSN)1365-2427)>

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	8
2 MÉTODOS	11
2.1 ÁREA DE ESTUDO E AMOSTRAGEM	11
2.2 ANÁLISE DOS DADOS	13
3 RESULTADOS	14
4 DISCUSSÃO	20
REFERÊNCIAS	25

1 INTRODUÇÃO

Sistemas rio-planície de inundação são compostos por uma grande variabilidade de ambientes aquáticos, destacando-se o rio principal, canais secundários, tributários com características de *habitats* semi-lênticos e lagoas temporárias e permanentes, que conferem a esses sistemas uma alta heterogeneidade de *habitats* (Thomaz et al., 2007) e elevada biodiversidade de organismos aquáticos e terrestres (Ward et al., 1999). As lagoas desempenham um importante papel sobre o mosaico de *habitats* que formam a paisagem dos sistemas rio-planície de inundação, pois apresentam uma considerável variabilidade quanto às características limnológicas associada ao grau de conexão lateral (isoladas ou conectadas) com os rios, à área, à profundidade e, primariamente, ao regime hidrológico (Junk et al., 1989; Pagioro et al., 1997; Thomaz et al., 2007; Rodrigues et al., 2015). No período de águas altas, ocorre redução na variabilidade espacial dos fatores biológicos e ambientais, resultado da elevada conectividade entre os ambientes (hipótese da homogeneização), enquanto na seca há um decréscimo na conectividade e muitas lagoas são completamente desconectadas do canal principal do rio (Thomaz et al., 2007). Nesse período, a estrutura das comunidades é fortemente influenciada por fatores locais como produção aquática primária, flutuação de recursos, predação e competição, fazendo com que os *habitats* da planície alcancem a máxima diferenciação (Junk et al., 1989; Thomaz et al., 2007; Bozelli et al., 2015; Röpke et al., 2016).

Independente do período hidrológico, a conectividade entre os *habitats* pode exercer marcante influência nos padrões de similaridade entre os ambientes. Se por um lado na cheia todos ambientes da planície estão altamente conectados e podem representar um momento chave para dispersão da biota aquática (Thomaz et al., 2007; Warfe et al., 2013), na seca a paisagem contempla distintos tipos de ambientes que se diferem em seus níveis de conectividade, quando algumas lagoas estão completamente isoladas uma das outras, enquanto outras permanecem conectadas ao canal do rio, mantendo rotas de dispersão aquática entre elas (Lansac-Tôha et al., 2016). Portanto, a seca proporciona as condições ideais para avaliar a influência da conectividade sobre as comunidades. Nestas condições ambientais, a estrutura das comunidades é fortemente influenciada pelo grau de conexão entre os *habitats*, fato associado principalmente à dispersão dos organismos (Warfe et al., 2013; Lopes et al., 2014; Lansac-Tôha et al., 2016), processo que depende da capacidade dos mesmos em se dispersar e do tamanho e tipo da estrutura de conexão

que pode funcionar como filtro para a dispersão (Beisner et al., 2006; Padial et al., 2014; Guimarães et al., 2014). Assim, a conectividade entre os *habitats* facilita o intercâmbio de indivíduos e permite um aumento da riqueza e similaridade na composição de espécies, enquanto o isolamento, ocasionado por barreiras naturais, como *habitats* terrestres, gera limitação à dispersão podendo levar a extinção local de determinadas espécies, e conseqüentemente a maior dissimilaridade (Olden et al., 2001; Beisner et al., 2006; Heino & Muotka, 2006; Shurin et al., 2009; Miyazono et al., 2010). Por exemplo, maiores diferenças na composição de espécies de flagelados (Lansac-Tôhaet al., 2016), zooplâncton (Lopes et al., 2014) e macrófitas aquáticas (Schneider et al., 2015) foram verificadas entre lagoas isoladas, quando comparadas aos ambientes conectados.

Neste contexto, estudos têm mostrado a influência da conectividade de *habitats* na estrutura das comunidades de organismos que são importantes recursos alimentares para pequenos peixes que habitam áreas litorâneas de lagoas isoladas e conectadas em planícies de inundação, como algas e invertebrados (Carniatto et al., 2014; Quirino et al., 2015). Em lagoas conectadas aos rios Paraná e Paranapanema foram observadas, de modo geral, maior riqueza e diversidade de fitoplâncton, resultado do incremento de recursos provenientes do rio, enquanto nas lagoas isoladas as elevadas concentrações de nutrientes foram responsáveis pela dominância de alguns grupos e pelo aumento da biomassa fitoplanctônica (Granado & Henry, 2014; Rodrigues et al., 2015; Bortolini et al., 2016). Para o perifíton, também foram observados maiores valores de riqueza de espécies em lagoas conectadas ao canal principal do rio, além de uma correlação positiva entre a riqueza de espécies deste grupo com a diversidade de macrófitas aquáticas (Algate et al., 2009), sendo estas consideradas importantes *habitats* de alimentação para peixes de pequeno porte (Dibble & Pelicice, 2010; Batista-Silva et al., 2011). Da mesma forma, vários grupos de invertebrados (por exemplo, alguns rotíferos, microcrustáceos e insetos) também apresentaram maior riqueza de espécies nos rios e nas lagoas a eles conectadas, devido ao intenso intercâmbio da fauna entre estes ambientes, enquanto que nas lagoas isoladas, as menores taxas de dispersão, bem como a maior interação interespecífica, levaram a comunidades menos diversas e com elevada dominância de determinadas espécies (Aoyagui & Bonecker, 2004; Alves et al., 2005; Zilli & Marchese, 2011; Goździewska et al., 2016).

Considerando que a conectividade entre *habitats* promove alterações na estrutura das comunidades e, conseqüentemente, na disponibilidade de recursos alimentares para os peixes,

este estudo tem como hipótese que a conectividade hidrológica influencia a dieta de peixes de pequeno porte que habitam a região litorânea de lagoas. Foram testadas duas predições: i) a dieta das espécies difere significativamente entre as lagoas isoladas, enquanto que nas lagoas conectadas a composição da dieta é mais similar; ii) a amplitude do nicho trófico das espécies é menor nas lagoas isoladas. Estas predições se baseiam no fato de que nas lagoas conectadas é esperada maior similaridade na composição dos organismos, devido às elevadas taxas de dispersão entre os ambientes (refletindo um processo regional), ao contrário das lagoas isoladas, que apresentam maior dissimilaridade entre as comunidades (refletindo as condições ambientais locais), bem como menor riqueza e maior dominância de espécies (Algarte et al., 2009; Zilli & Marchese, 2011; Goździewska et al., 2016; Bortolini et al., 2016; Lansac-Tôha et al., 2016); além disso, nas lagoas isoladas, fatores locais como flutuação de recursos, predação e competição podem levar as espécies a reduzirem a sobreposição da dieta, resultando no estreitamento do nicho trófico (Bolnick et al., 2010; Abbey-Lee et al., 2013; Correa & Winemiller, 2014; Quirino et al., 2015), como predito pela teoria da competição por recursos (Pianka, 1974; Schoener, 1974). Para testar estas predições foram analisadas as dietas de duas espécies de peixes de pequeno porte que apresentam hábitos alimentares complementares, *Moenkhausia bonita* Benine, Castro & Sabino, 2004 e *Serrapinnus notomelas* (Eigenmann, 1915), presentes em lagoas conectadas ao canal principal do rio Paraná e em lagoas isoladas da planície de inundação do alto rio Paraná. *Moenkhausia bonita* consome principalmente insetos aquáticos e terrestres nesta planície (Carniatto et al., 2014; 2017), enquanto *S. notomelas* consome predominantemente algas e microcrustáceos (Carniatto et al., 2014; Quirino et al., 2015).

2 MÉTODOS

2.1 ÁREA DE ESTUDO E AMOSTRAGEM

A planície de inundação do alto rio Paraná (22°50'S e 53°15'- 53°40'W) situa-se na parte superior da área correspondente a Área de Proteção Ambiental das Ilhas e Várzeas do Rio Paraná, que se constitui no último trecho não represado do rio Paraná em território brasileiro, apresentando rios, canais e lagoas pertencentes às sub-bacias dos rios Paraná, Baía e Ivinhema. Nesse estudo, foram avaliadas 11 lagoas, sendo quatro conectadas ao canal principal do rio Paraná e sete lagoas isoladas localizadas na planície, sem conexão hidrológica com os diferentes ambientes no período de seca (Figura 1). As lagoas do Bilé (LBIL), Leopoldo (LLEO), Garças (LGAR) e Pau Véio (LPVE), conectadas ao rio Paraná, apresentam área variando de 2,95 ha a 14,1 ha, e profundidade média de 1,3 m a 3,1 m, sendo que ao entorno de todas elas está presente uma vegetação ripária densa com árvores de grande porte. Três lagoas isoladas, Genipapo (LGEN), Clara (LCLA) e Pousada (LPOU) pertencem ao subsistema Paraná; as lagoas Aurélio (LAUR), Cervo (LCER) e Fechada (LFEC) pertencem ao subsistema Baía; e a lagoa Capivara (LCAP) ao Ivinhema; as lagoas isoladas apresentam área variando entre 0,06 ha e 12,7 ha e profundidade média entre 0,4 m e 3,6 m. A maioria dessas lagoas apresenta vegetação ciliar escassa, com o predomínio de gramíneas, herbáceas e, em algumas, a presença de poucas árvores de médio porte espaçadas; as exceções são LCLA e LGEN que apresentaram mata ciliar arbórea densa. Além disso, todas as lagoas estudadas diferem quanto à vegetação aquática, variando a biomassa e a ocorrência de *Eichhornia azurea*, *Eichhornia crassipes* e de espécies dos gêneros *Polygonum*, *Nymphaea*, *Salvinia*, *Pistia* e *Oxycaryum*.

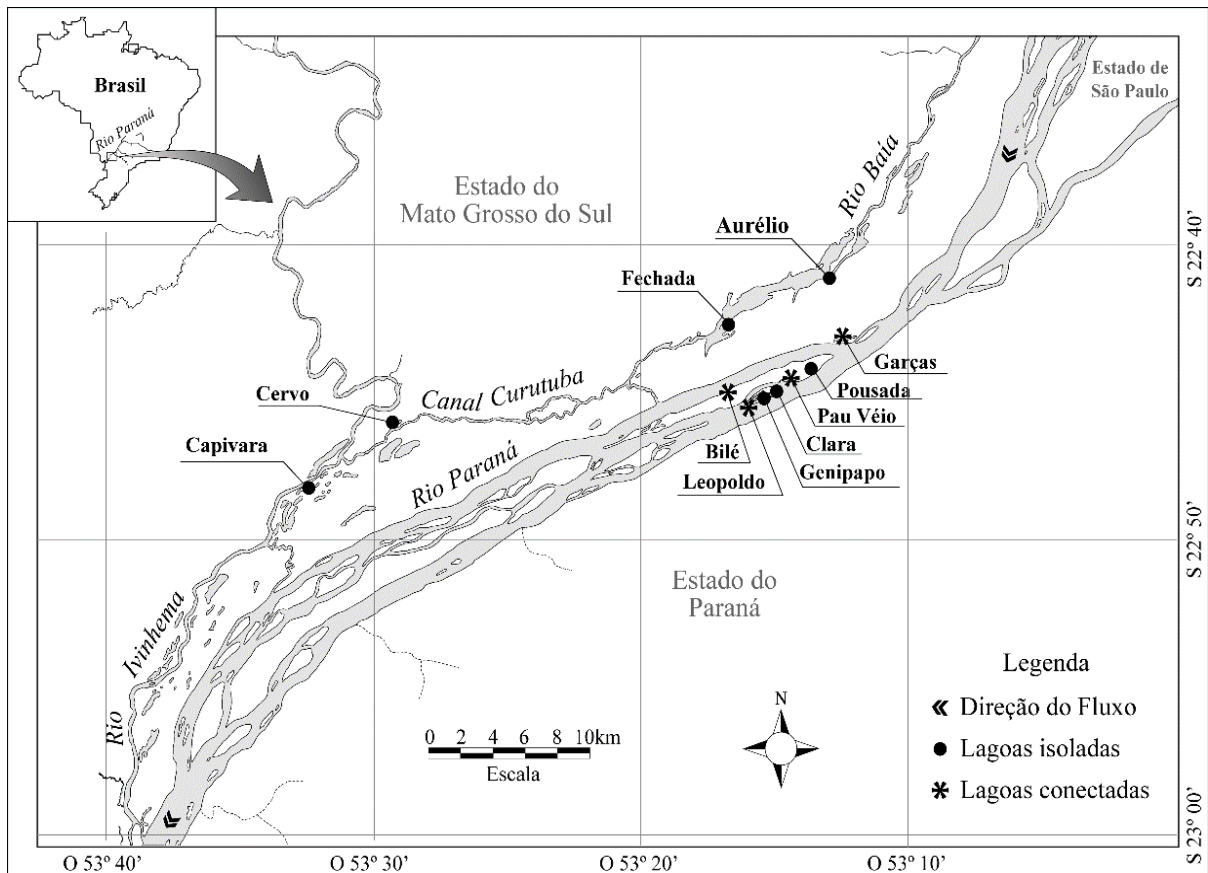


Figura 1 Mapa da área de estudo mostrando a localização das lagoas estudadas na planície de Inundação do alto rio Paraná, Brasil.

As lagoas foram amostradas em setembro de 2011, período de seca. As amostragens foram realizadas com a utilização de rede de arrasto (10 m de comprimento; malha de 0,5 cm), operadas no período da manhã (9:00 horas) na região litorânea das lagoas. Os peixes capturados foram anestesiados com benzocaína e fixados em formol 4%.

No laboratório, os peixes foram identificados, medidos e tiveram seus estômagos removidos e avaliados visualmente quanto ao grau de repleção (Gr), aos quais foi atribuída a seguinte escala: Gr0 = estômago completamente vazio; Gr1 = até 25% de enchimento; Gr2 = entre 25 e 75% de enchimento; e Gr3 = enchimento > 75%. Os conteúdos estomacais dos estômagos com Gr2 e 3 foram preservados para análise posterior. Exemplos das espécies analisadas foram depositados na Coleção de Peixes do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia) da Universidade Estadual de Maringá (disponível em <http://peixe.nupelia.uem.br>).

2.2 ANÁLISE DOS DADOS

Para determinar a composição da dieta, os conteúdos estomacais foram analisados sob microscópio estereoscópico e óptico, sendo os itens alimentares identificados ao menor nível taxonômico possível, usando chaves taxonômicas específicas. Para a quantificação da dieta foi empregado o método volumétrico (Hyslop, 1980), no qual se registra o volume de cada item alimentar obtendo-se a porcentagem em relação ao volume total de todos os conteúdos estomacais. O volume de cada item foi quantificado por meio de placa milimetrada, obtido em mm^3 e posteriormente transformado em ml (Hellawel & Abel, 1971). Para os itens pequenos, cuja mensuração se tornava inviável por meio da placa milimetrada, foi atribuído o valor mínimo de 0,0001 ml.

A variabilidade na composição da dieta das espécies entre as lagoas foi sintetizada a partir da análise de ordenação de coordenadas principais (PCoA) (Legendre & Legendre, 1998).

Para verificar se a composição da dieta das espécies difere entre as lagoas isoladas, e são similares entre as conectadas (predição i), foi utilizada uma análise de variância permutacional multivariada (PERMANOVA; Anderson, 2005) aplicada sobre uma matriz de dados de itens alimentares por estômago analisado, com valores de volume dos itens alimentares para cada espécie, analisando par a par cada conjunto de lagoas (conectadas e isoladas).

Foram utilizadas duas medidas para avaliar a amplitude do nicho trófico: a riqueza de itens alimentares na dieta e a distância média do centroide proveniente da análise de permutação de dispersões multivariadas (PERMDISP; Anderson, 2006). Visto que o aumento da amplitude de nicho em uma população pode ocorrer caso todos os indivíduos aumentem a amplitude ou se a variação na dieta entre os indivíduos da população aumenta (Abbey-Lee et al., 2013), a PERMDISP permite verificar diferenças na amplitude da dieta mensurando a dispersão espacial da dieta das populações (Correa & Winemiller, 2014). Para cada população foi analisada a distância média das amostras (indivíduos) em relação ao centroide do grupo (população). Se uma população tem uma distância média significativamente maior, então as dietas dos indivíduos são mais desiguais e, portanto, esta população apresenta uma dieta mais ampla em um *habitat* do que em outro. Para testar se a amplitude de nicho é menor nas lagoas isoladas (predição ii), cada lagoa foi tratada como réplica e foi realizado um teste-*t* para os dois aspectos avaliados (riqueza de itens alimentares e distância média do centroide), com exceção dos dados de riqueza de itens

para *S. notomelas* que não atingiram os pressupostos, sendo aplicado o teste não-paramétrico Mann-Whitney.

Para as análises de permutação foi utilizada a dissimilaridade de Bray-Curtis como medida de distância com dados transformados, obtidos com 9999 permutações aleatórias com unidades apropriadas, sendo as análises conduzidas no R 3.3.3 (R Core Team, 2017), usando o pacote *Vegan* (Oksanen et al., 2017), enquanto os testes de média foram realizados no Statistica 7.0 (STATSOFT 2005).

3 RESULTADOS

Para a avaliação da dieta foram analisados 230 estômagos, sendo 141 pertencentes à *Moenkhausia bonita* e 89 à *Serrapinnus notomelas*. A análise de ordenação dos dados de dieta mostrou, para ambas as espécies, separação mais evidente na dieta entre as lagoas isoladas, comparada às conectadas, principalmente no eixo1, que obteve a maior explicação da variação dos dados (Figura 2). Para *M. bonita* nas lagoas isoladas, o eixo 1 separou a maior parte dos indivíduos de LFEC e LCER (escores positivos; lagoas onde a espécie consumiu Daphniidae em grandes proporções) de LAUR e LCAP (escores negativos; lagoas onde houve maior consumo de pupa de Diptera) (Figura 2A). Em relação às lagoas conectadas, a ordenação mostrou uma grande similaridade na dieta de *M. bonita* entre as lagoas (Figura 2B). Para *S. notomelas*, nas lagoas isoladas, o eixo 1 separou os indivíduos de LPOU (escores positivos; lagoa onde houve predomínio de larva de Chironomidae na dieta) de LGEN e LCLA (escores negativos; lagoas onde o consumo de Zygnemaphyceae foi elevado) (Figura 2C). Além disso, o consumo elevado de vegetal superior em LGEN comparado à LCLA, levou à separação dessas lagoas no eixo 2 (Figura 2C). Nas lagoas conectadas a ordenação da dieta de *S. notomelas* separou, nos escores positivos do eixo 1, indivíduos de LLEO (onde a espécie consumiu predominantemente Zygnemaphyceae) de LGAR e LBIL, lagoas onde houve consumo expressivo de Cyanophyceae; o eixo 2 ainda separou LPVE (escores positivos) das demais lagoas, por causa do consumo elevado e exclusivo de sementes nesta lagoa (Figura 2D).

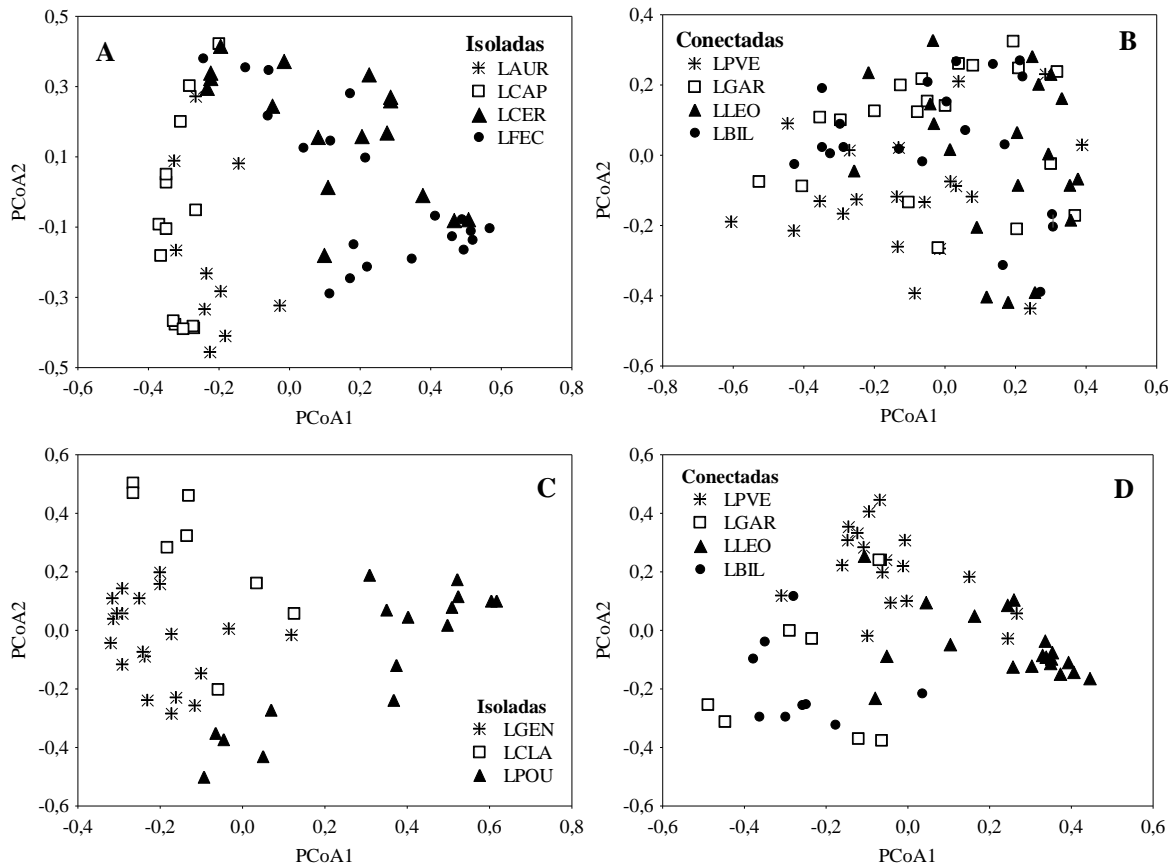


Figura 2 Ordenação (PCoA) dos dados de dieta de *Moenkhausia bonita* (A e B) e *Serrapinnus notomelas* (C e D), baseada no volume dos itens alimentares consumidos em lagoas conectadas e isoladas. Explicação dos dois primeiros eixos somados: 48% (A), 30% (B), 45% (C) e 46% (D)

A dieta de *M. bonita* nas quatro lagoas conectadas foi composta por 28 itens alimentares e, em média, por 19 itens, dos quais 11 ocorreram em todas as lagoas e 19 ocorreram em pelo menos três, enquanto que nas quatro lagoas isoladas *M. bonita* consumiu, em média, 12 itens, dos quais apenas quatro foram comuns nas quatro lagoas, e nove ocorreram em pelo menos três (Tabela 1). Seis itens, representados por insetos, foram exclusivos das lagoas conectadas, sendo a maioria de origem terrestre (Hymenoptera, Lepidoptera, Coleoptera e Odonata), enquanto apenas três itens ocorreram exclusivamente nas lagoas isoladas, todos de origem aquática (Daphniidae, Chaoboridae e larva de Odonata) (Tabela 1).

Tabela 1 Percentual volumétrico (%V) dos itens alimentares na dieta de *Moenkhausia bonita* em lagoas conectadas e isoladas na planície de inundação do alto rio Paraná. Valores entre parênteses mostram o número de estômagos analisados

Ítems	Lagoas conectadas				Lagoas isoladas			
	LBIL	LLEO	LGAR	LPVE	LAUR	LCAP	LCER	LFEC
	(20)	(20)	(20)	(20)	(10)	(14)	(17)	(20)
Diptera (P)	37,4	57,1	29,0	24,5	34,5	71,4	38,4	24,7
Hemiptera	18,0	5,2	15,7	26,5		5,8		
Vegetal aquático(F)	8,5	2,4	8,4	2,0	20,9	12,2	4,6	5,8
Ephemeroptera	8,1	0,4		1,4			0,9	
Hymenoptera	7,2	15,8	5,1	5,0				
Zygnemaphyceae	4,2	5,3	2,4	0,5	0,5		0,3	
Chydoridae	3,3	0,1	0,2	0,2	0,8		0,9	0,6
Lepidoptera (A)	3,1		2,6	19,3				
Chironomidae (L)	2,2	1,5	0,9	0,5	5,5	4,4	0,8	1
Collembola	1,7	0,6			1,4			
Bryozoa	1,1	0,3	0,2		4,2		0,3	0,2
Cyanophyceae	1,1	0,1	0,6		0,5			
Nematoda	0,5	0,1	0,4	0,1			0,3	
Moinidae	0,5	0,3	0,7		3,7			
Ostracoda	0,5						0,3	
Araneae	0,5	6,0		1,9		2,4		0,4
Coleoptera (L)	0,5	0,7	26,4	12,6				
Bosminidae	0,4	1,7		0,1	5,6		0,5	3,7
Acarina	0,4	0,6	0,6	0,5		1,4	0,1	
Ceratopogonidae(L)	0,4	0,1	0,7	1,4				
Harpacticoida	0,2	0,6				0,3	0,5	0,1
Calanoida	0,2						0,5	2,5
Daphniidae					0,5	1	48	48,7
Sididae		0,1						11,9
Odonata(A)			0,2					
Odonata(L)					21,9			
Chaoboridae(L)						1	3,6	0,4
Coleoptera(A)		1	5,9	3,5				

(P)= pupa; (F)= folha de vegetal superior; (L)= larva; (A)=adulto

Nas lagoas conectadas a dieta de *M. bonita* foi composta essencialmente por insetos que representaram em média 86% da dieta, com destaque para pupa de Diptera em todas as lagoas (valores variaram de 24,5% a 57,1% entre as lagoas), e Hemiptera que foi importante em três lagoas (valores variaram de 15,7% a 26,5% entre as lagoas) (Tabela 1). Além destes itens, destacaram-se vegetal aquático e Ephemeroptera em LBIL, Hymenoptera em LLEO, Lepidoptera e Coleoptera em LPVE, e Coleoptera em LGAR; com exceção da lagoa LLEO onde pupa de Diptera dominou a dieta (57,1%), nas demais lagoas não houve dominância de um item alimentar, sendo que outros insetos terrestres e aquáticos foram também importantes na dieta da espécie (Tabela 1). Os resultados da PERMANOVA (Tabela 2) mostraram que, para as lagoas conectadas, dos seis pares de lagoas testados, a dieta de *M. bonita* não diferiu somente entre LGAR e LPVE e entre LGAR e LBIL, resultado da similaridade no consumo de Diptera, Hemiptera, Hymenoptera e larva de Coleoptera (Tabela 1). Nas lagoas isoladas a dieta de *M. bonita* foi composta por insetos (quase que exclusivamente de origem aquática) que representaram em média 57% da dieta, e microcrustáceos que foram responsáveis, em média, por 32% da dieta. Ao contrário das lagoas conectadas, houve dominância de um item alimentar na dieta dessa espécie em três das quatro lagoas isoladas (Tabela 2). Na lagoa LCAP pupa de Diptera foi responsável por 71,4% da dieta, e nas lagoas LCER e LFEC Daphniidae foi o item alimentar dominante (48,0% e 48,7% da dieta, respectivamente) seguido por pupa de Diptera; na lagoa LAUR destacaram-se pupa de Diptera (34,5%), larva de Odonata (21,9%) e vegetal aquático superior (20,9%) (Tabela 1). A PERMANOVA mostrou que houve diferença significativa na dieta das populações de *M. bonita* entre todas as lagoas isoladas (Tabela 2).

A dieta de *S. notomelas* foi composta por 18 itens alimentares, e em média por 10 itens, tanto nas lagoas conectadas quanto nas isoladas, sendo que nas conectadas cinco itens ocorreram em todas as lagoas, e nas isoladas seis ocorreram em todas as lagoas (Tabela 3). Semente, Acarina, Chydoridae e Ostracoda ocorreram exclusivamente na dieta dessa espécie nas lagoas conectadas, e apenas Bosminidae foi exclusivo das lagoas isoladas (Tabela 3). *Serrapinnus notomelas* consumiu predominantemente algas filamentosas (que representaram em média 61% da dieta nas lagoas conectadas e 48% nas isoladas) e vegetal superior (34% e 25% nas lagoas conectadas e isoladas, respectivamente) em ambos os grupos de lagoas. A exceção foi a lagoa isolada LPOU, onde a dieta foi dominada por larvas de Chironomidae. Em todas as lagoas conectadas houve dominância de um único recurso; em LPVE sementes representaram 49,3% da

dieta, em LLEO algas Zygnemaphyceae representaram 48,1%, e em LGAR e LBIL destacou-se Cyanophyceae (59,7% e 70,0%, respectivamente); a dieta de *S. notomelas* nestas lagoas foi complementada basicamente por vegetal aquático superior (Tabela 3). O mesmo padrão foi observado nas lagoas isoladas: em LCLA algas Zygnemaphyceae foram responsáveis por 59,8% da dieta, em LPOU larvas de Chironomidae representaram 47,1% da dieta, enquanto em LGEN destacaram-se vegetal aquático (39,6%) e algas Zygnemaphyceae (36,4%); Bacillariophyceae complementou a dieta em LCLA, enquanto que vegetal aquático (28,4%) e pupa de Diptera (16,2%) complementaram em LPOU (Tabela 3). A PERMANOVA mostrou que a dieta de *S. notomelas* diferiu significativamente entre todos os pares de lagoas para ambos os grupos (conectadas e isoladas), com exceção de duas lagoas conectadas, LGAR e LBIL (Tabela 2), resultado do elevado consumo de Cyanophyceae em ambas (Tabela 3).

Tabela 2 Resultados da análise de variância permutacional multivariada (PERMANOVA) aplicada aos dados de dieta de *Moenkhausia bonita* e *Serrapinnus notomelas* entre lagoas isoladas e entre as lagoas conectadas da planície de inundação do alto rio Paraná

<i>Moenkhausia bonita</i>			
Lagoas conectadas		Lagoas isoladas	
Lagoas	PERMANOVA	Lagoas	PERMANOVA
LPVE x LGAR	$F_{(1,38)}; 1,92; p= 0,084$	LAUR x LCAP	$F_{(1,22)}; 5,95; p< 0,001$
LPVE x LLEO	$F_{(1,38)}; 5,52; p< 0,001$	LAUR x LCER	$F_{(1,25)}; 13,19; p< 0,001$
LPVE x LBIL	$F_{(1,38)}; 3,66; p= 0,0014$	LAUR x LFEC	$F_{(1,28)}; 15,21; p< 0,001$
LGAR x LLEO	$F_{(1,38)}; 3,77; p= 0,0021$	LCAP x LCER	$F_{(1,29)}; 16,98; p< 0,001$
LGAR x LBIL	$F_{(1,38)}; 1,88; p= 0,061$	LCAP x LFEC	$F_{(1,32)}; 30,53; p< 0,001$
LLEO x LBIL	$F_{(1,38)}; 3,61; p= 0,0008$	LCER x LFEC	$F_{(1,35)}; 8,76; p< 0,001$
<i>Serrapinnus notomelas</i>			
Lagoas conectadas		Lagoas isoladas	
Lagoas	PERMANOVA	Lagoas	PERMANOVA
LPVE x LGAR	$F_{(1,23)}; 5,65; p< 0,001$	LGEM x LCLA	$F_{(1,26)}; 8,06; p< 0,001$
LPVE x LLEO	$F_{(1,36)}; 7,04; p< 0,001$	LGEM x LPOU	$F_{(1,34)}; 19,61; p< 0,001$
LPVE x LBIL	$F_{(1,25)}; 6,57; p= 0,001$	LCLA x LPOU	$F_{(1,22)}; 10,72; p< 0,001$
LGAR x LLEO	$F_{(1,25)}; 20,00; p= 0,001$		
LGAR x LBIL	$F_{(1,14)}; 2,21; p= 0,102$		
LLEO x LBIL	$F_{(1,27)}; 23,74; p= 0,001$		

Tabela 3 Percentual volumétrico (%V) dos itens alimentares na dieta de *Serrapinnus notomelas* em lagoas conectadas e isoladas na planície de inundação do alto rio Paraná. Valores entre parênteses mostram o número de estômagos analisados

Itens	Lagoas conectadas				Lagoas isoladas		
	LPVE	LGAR	LLEO	LBIL	LGEN	LCLA	LPOU
	(18)	(7)	(20)	(9)	(20)	(8)	(16)
Semente	49,3						
Vegetal aquático(F)	20,5	22,1	35,3	11,9	39,6	8,2	28,4
Zygnemaphyceae	8,5	8,5	48,1	13,2	36,4	59,8	2,4
Cyanophyceae	8,3	59,7	9,2	70,0	11,1	3,1	
Diptera(P)	2,3	0,6			0,5	3,1	16,2
Chironomidae(L)	2,2			1,4	0,7	4,2	47,1
Cyclopoida	1,8					1	
Oedogonophyceae	1,6	2,7	3,7	0,4	6,4	3,1	1,0
Acarina	1,4						
Moinidae	0,9		0,8			1,0	0,5
Bacillariophyceae	0,9	5,8	1,9	3,1	4,6	15,5	0,5
Bryozoa	0,7		0,5				3,4
Nematoda	0,5				0,2		
Chydoridae	0,5	0,6	0,5				
Harpacticoida	0,2					1,0	
Ostracoda	0,2						
Araneae	0,2				0,5		
Bosminidae							0,5

(F)= folha de vegetal superior; (P)= pupa; (L)= larva

A amplitude do nicho trófico de *M. bonita* foi significativamente maior nas lagoas conectadas quando comparadas as isoladas, tanto em relação à riqueza de itens alimentares ($t_{(1,6)}= 3,65$; $p= 0,01$), quanto aos resultados da PERMDISP ($t_{(1,6)}= -2,71$; $p= 0,03$) (Figura 3A e B), que mostraram maior variação interindividual nas populações de *M. bonita* nas lagoas conectadas. Para *S. notomelas*, a riqueza de itens alimentares foi maior nas lagoas conectadas, enquanto os resultados da PERMDISP mostram maior amplitude de nicho nas lagoas isoladas, porém para ambas as medidas não houve diferença significativa entre os grupos de lagoas ($Z= -0,88$; $p= 0,37$ e $t_{(1,5)}= 1,00$; $p= 0,36$, respectivamente) (Figura 3C e D).

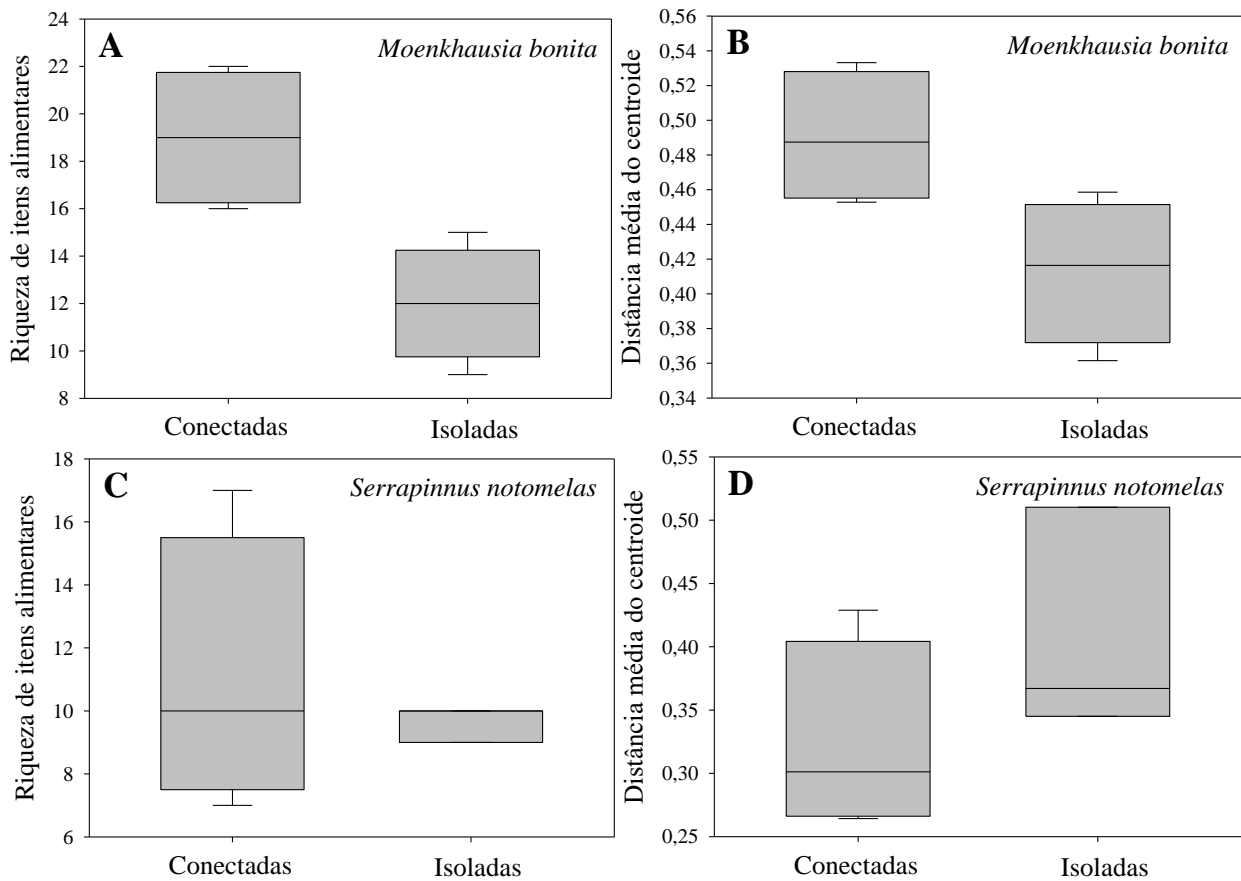


Figura 3 Valores médios e erro padrão da amplitude do nicho trófico de *Moenkhausia bonita* e *Serrapinnus notomelas* em lagoas conectadas e isoladas da planície de inundação do alto rio Paraná. A e C= riqueza de itens alimentares; B e D= distância média do centroide.

4 DISCUSSÃO

As dietas de *M. bonita* e *S. notomelas* diferiram entre todas as lagoas isoladas corroborando inteiramente nossa expectativa de que a dieta reflete as condições ambientais locais; porém, nas lagoas conectadas, onde se esperava que a dieta das espécies fosse similar, isso ocorreu apenas entre algumas lagoas, assim, a primeira predição foi parcialmente suportada pelos resultados. *Moenkhausia bonita* apresentou maior amplitude de nicho trófico nas lagoas conectadas, comparadas às isoladas, corroborando a segunda predição e evidenciando que a conexão entre os ambientes pode facilitar a dispersão dos organismos (refletindo um processo regional), aumentando a riqueza de espécies (Aoyagui & Bonecker, 2004; Zilli & Marchese, 2011; Goździewska et al., 2016) e, conseqüentemente, a amplitude do nicho trófico; porém para *S.*

notomelas não houve diferença na amplitude do nicho entre os tipos de lagoa, contrariando parcialmente a segunda predição.

No que se refere à primeira predição, o fato das espécies apresentarem dietas diferentes em todas as lagoas desconectadas está associado ao isolamento dos *habitats* no período de seca que torna a paisagem mais heterogênea e limita a dispersão dos organismos (Thomaz et al., 2007; Lopes et al., 2014; Bozelli et al., 2015; Lansac-Tôha et al., 2016). Além disso, nos ambientes isolados a influência de fatores locais (como flutuação de recursos, predação e competição) sobre as comunidades é mais intensa, estando elas mais sujeitas a extinções estocásticas (Junk et al., 1989; Heino & Muotka, 2006; Thomaz et al., 2007; Bozelli et al., 2015), ocasionando alta variabilidade entre as lagoas. Nestas condições, a disponibilidade de recursos alimentares entre as lagoas também é mais heterogênea, levando à variação espacial na dieta das espécies, como verificado para *M. bonita* e *S. notomelas*.

Nas lagoas conectadas onde, além da maior similaridade das condições ambientais, a dispersão dos organismos pode levar espécies pouco adaptadas a se estabelecerem em ambientes desfavoráveis, mascarando (ou enfraquecendo) os efeitos da seleção ambiental (perspectiva de metacomunidade conhecida como *mass effects* – Leibold et al., 2004), esperava-se maior similaridade na composição da dieta como resultado da similaridade na disponibilidade de alimento. Contudo, contrariamente às nossas expectativas, a dieta de ambas as espécies diferiu entre a maioria das lagoas conectadas a influência de outros fatores na dissimilaridade dos itens alimentares consumidos. Estes resultados podem estar associados a níveis intermediários de dispersão para as lagoas que permaneceram conectadas ao rio, e ao fato destas lagoas ainda apresentarem heterogeneidade ambiental; nestas condições, a estruturação das comunidades provavelmente é resultado da diferença de nicho entre as espécies, que levaria a seleção das mesmas nos ambientes de acordo com seus requisitos ambientais (perspectiva de *species sorting* - Leibold et al., 2004). Já foi mostrado que os preditores ambientais constituem o principal mecanismo estruturador de comunidades como fitoplâncton (Moresco et al., 2017), perifíton (Algate et al., 2014), zooplâncton (Dias et al., 2016) e macroinvertebrados bentônicos (Petsch et al., 2017) para lagoas situadas na mesma planície de inundação. Embora a conexão com o rio permita a chegada constante de novos organismos, em taxas de dispersão adequadas, o mecanismo *species sorting* poderia levar a uma forte associação entre as condições ambientais

locais e a estrutura das comunidades, refletindo em diferente disponibilidade de alimentos para *M. bonita* e *S. notomelas* entre as lagoas conectadas.

Lagoas pequenas e rasas, normalmente são consideradas como uma única unidade amostral, no entanto, estas podem apresentar um mosaico de micro-habitats com diferentes graus de complexidade e condições ambientais (Celewicz-Gołdyn & Kuczyńska-Kippen, 2017). Um exemplo são as macrófitas aquáticas, que constituem um importante micro-habitat em lagoas e são utilizadas como substrato para o perifiton (Leandrini et al., 2008; Murakami et al., 2009) e local de refúgio e alimentação para invertebrados (Thomaz et al., 2008; Dukowska & Grzybkowska, 2014; Kuczyńska-Kippen & Joniak, 2016). A estrutura e a distribuição destes organismos dependem das características dessa vegetação (como biomassa, complexidade e arranjo das espécies - Taniguchi et al., 2004; Thomaz et al., 2008; Ferreira et al., 2013; Choi et al., 2015) e, considerando que *M. bonita* e *S. notomelas* também forrageiam entre as macrófitas (Carniatto et al., 2014), é esperado que diferenças na composição e biomassa destas plantas, mesmo entre lagoas conectadas, forneçam de alguma forma diferentes recursos alimentares para os peixes. Neste sentido, mesmo em sistemas de lagoas altamente interligadas, as restrições do meio ambiente local podem estruturar as comunidades zooplancônicas (Cottenie et al., 2003). De acordo com Pedruski & Arnott (2011), para invertebrados aquáticos a conectividade atua como uma força homogeneizadora em escala regional, enquanto a heterogeneidade ambiental mantém as diferenças entre as comunidades em escala local.

Para *M. bonita*, diferentes recursos, como pupa de Diptera, microcrustáceo e Odonata, foram importantes em sua dieta em diferentes lagoas isoladas, refletindo a disponibilidade local dos recursos. Por exemplo, organismos zooplancônicos podem ser favorecidos em períodos de águas baixas e em ambientes isolados devido a maior produtividade primária e consequentemente maior disponibilidade de alimento (Fantin-Cruz et al., 2011; Goździewska et al., 2016), elevando a disponibilidade destes invertebrados para os peixes. Isso poderia explicar o fato da dieta de *M. bonita* em lagoas isoladas ser composta, em média, por 32% de microcrustáceos. Em função das elevadas taxas de predação dos peixes sobre os microcrustáceos, em comparação aos outros constituintes do zooplâncton, estudos já mostraram que esta predação seletiva pode levar a maior dominância dos rotíferos nestas comunidades (Fantin-Cruz et al., 2011, Alves et al., 2005).

Nas lagoas conectadas, embora tenham sido registradas diferenças na dieta entre a maioria delas, houve similaridade na dieta de *M. bonita* entre algumas lagoas, e a maioria dos itens alimentares foi comum para todas as populações dessas lagoas; além disso, dois recursos alimentares, pupa de Diptera e Hemiptera, foram, em geral, os mais consumidos. Como *M. bonita* explorou uma grande quantidade de itens nestas lagoas, aqueles que complementaram a dieta foram responsáveis pelas diferenças espaciais. Insetos de origem terrestre foram consumidos por essa espécie quase exclusivamente nesse tipo de lagoa, onde a vegetação ripária densa (ao contrário das lagoas isoladas) disponibiliza estes recursos para o ambiente aquático, e estes podem ser facilmente transportados à deriva entre os ambientes. O elevado consumo de pupa de Diptera nas lagoas conectadas pode estar ligado ao fato das pupas migrarem para a superfície antes dos adultos emergirem (Backenbury, 2000), o que pode facilitar a dispersão entre os ambientes. Além disso, o consumo de Diptera por todas as populações de *M. bonita*, inclusive nas lagoas isoladas, pode estar associado ao fato dos adultos alados apresentarem baixa limitação de dispersão por terra (De Bie et al., 2012; Petsch et al., 2017), e depositarem seus ovos em diversos ambientes. Entretanto, Árva et al. (2017) encontraram elevada influência espacial em assembleias de Chironomidae, mesmo em pequena escala, como resultado da limitação da dispersão por terra, ocasionada pelos fragmentos de vegetação terrestre de grande porte. Assim, o fato das pupas de Diptera e insetos terrestres terem sido mais consumidos por *M. bonita* nos locais conectados, indica que a dispersão aquática potencializa o movimento desses organismos entre ambientes.

A dieta de *S. notomelas* variou entre as lagoas conectadas e entre as isoladas, sendo as algas filamentosas (Zygnemaphyceae, Cyanophyceae, Bacillariophyceae e Oedogonophyceae) e os vegetais superiores (folhas e sementes) consumidos em diferentes proporções entre elas. Estas algas constituem basicamente o perifíton, associado principalmente à macrófitas aquáticas (Murakami et al., 2009), sugerindo que diferenças na disponibilidade destes recursos para os peixes devem estar associadas a composição das macrófitas em cada ambiente. É amplamente aceito que alterações nas comunidades de plantas aquáticas têm consequências na estrutura do perifíton (Algarte et al., 2009; Souza et al., 2015), disponibilizando *habitats*, alterando as condições locais e influenciando interações de competição (Souza et al., 2015). Em lagoas da planície do alto rio Paraná, independentemente de suas conectividades, a riqueza do perifíton foi correlacionada positivamente com a riqueza de macrófitas aquáticas (Algarte et al., 2009; 2017) que apresentam diferentes composições entre lagoas conectadas e isoladas, e essa

heterogeneidade aumenta no período de seca, quando ocorre maior isolamento entre os ambientes com o canal principal do rio (Santos & Thomaz, 2007). De acordo com Algarte et al. (2017), provavelmente a variação na riqueza de espécies de macrófitas está relacionada a criação de diferentes tipos de substratos e condições ambientais requeridas por diferentes espécies de algas perifíticas. Neste contexto, a variação espacial na dieta de *S. notomelas* está provavelmente associada à composição de macrófitas de cada lagoa, ou seja, fatores locais influenciam a composição da dieta mesmo nas lagoas conectadas, mais do que a dispersão dos organismos. Este resultado é provavelmente decorrente do hábito algívoro de *S. notomelas* (Carniatto et al., 2014; Quirino et al., 2015; Costa & Rocha, 2017), pois uma vez que a disponibilidade e composição do perifíton depende da configuração das macrófitas, cujas assembleias são estruturadas espacialmente por apresentarem baixas taxas de dispersão (Padial et al., 2014), a dieta de *S. notomelas* também será espacialmente estruturada.

A amplitude do nicho trófico de *M. bonita* foi maior nas lagoas conectadas, o que suporta nossa expectativa baseada na maior riqueza e diversidade de presas encontradas nesses tipos de ambientes (Aoyagui & Bonecker, 2004; Algarte et al., 2009; Christian & Adams, 2014), resultado da dispersão que possibilita o intenso intercâmbio da fauna. Em contraste, a menor amplitude da dieta de *M. bonita* nas lagoas isoladas, mostrada pela menor riqueza e maior dominância de itens alimentares, provavelmente seja reflexo também da menor riqueza e da dominância desses organismos nas lagoas isoladas (Zilli & Marchese, 2011; Goździewska et al., 2016). Além da maior estabilidade ambiental, a limitação da dispersão e a área restrita dessas lagoas levam a eliminação de muitos táxons, por meio do aumento da competição, favorecendo a dominância de outros, o que contribui para a diminuição da diversidade de presas (Zilli & Marchese, 2011). Ao contrário de *M. bonita*, a amplitude do nicho trófico de *S. notomelas* não variou entre lagoas isoladas e conectadas, fato que pode estar relacionado ao hábito alimentar destas espécies, sendo a primeira invertívora e a segunda algívora. Assim, uma possível explicação é que a comunidade dos organismos utilizados como alimento por *S. notomelas* é estruturada de maneira diferente daquela ingerida por *M. bonita* e, nesse caso, a conectividade tem menor influência do que a composição de macrófitas de cada local, como discutido acima.

Em resumo, os resultados mostraram que a dieta de ambas as espécies é influenciada particularmente por fatores locais, como a heterogeneidade de micro-habitats que fornece diferentes recursos alimentares mesmo nas lagoas conectadas. No entanto, a conectividade com o

rio também permitiu um incremento de recursos alimentares na dieta de *M. bonita* (espécie invertívora) nas lagoas conectadas e, conseqüentemente, maior nicho trófico. Dessa forma, ressalta-se a importância da interação de fatores locais e regionais na estruturação das comunidades das presas, na qual a conectividade permite o aumento da riqueza de itens alimentares e a similaridade da dieta, mas as condições locais, como a estrutura do *habitat*, selecionam os itens, sendo a resposta da dieta dependente do hábito alimentar de cada espécie.

REFERÊNCIAS

- Abbey-Lee, R. N., Gaiser, E. E., & Trexler, J. C. (2013). Relative roles of dispersal dynamics and competition in determining the isotopic niche breadth of a wetland fish. *Freshwater Biology*, **58**, 780–792.
- Algarte, V. M., Siqueira, N. S., Murakami, E. A., & Rodrigues, L. (2009). Effects of hydrological regime and connectivity on the interannual variation in taxonomic similarity of periphytic algae. *Brazilian Journal of Biology*, **69**(2), 609–616.
- Algarte, V. M., Siqueira, T., Landeiro, V. L., Rodrigues, L., Bonecker, C. C., Rodrigues, L. C., ... Bini, L. M. (2017). Main predictors of periphyton species richness depend on adherence strategy and cell size. *PloS One*, **12**(7), e0181720.
- Algarte, V. M., Rodrigues, L., Landeiro, V. L., Siqueira, T., & Bini, L. M. (2014). Variance partitioning of deconstructed periphyton communities: does the use of biological traits matter?. *Hydrobiologia*, **722**(1), 279–290.
- Alves, G. M., Lansac-Tôha, F. A., Robertson, B., & Bonecker, C. C. (2005). Effect of the connectivity on the diversity and abundance of cladoceran assemblages in lagoons of the upper Paraná river floodplain. *Acta Limnol. Brasiliense*, **17**(3), 317–327.
- Anderson, M. J. (2005). PERMANOVA: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance. Auckland, NZL: Department of Statistics, University of Auckland.
- Anderson, M. J. (2006). Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics*, **62**(1), 245–253. DOI: 10.1111/j.1541-0420.2005.00440.x
- Aoyagui, A. S. M., & Bonecker, C. C. (2004). Rotifers in different environments of the Upper Paraná River floodplain (Brazil): richness, abundance and the relationship with connectivity. *Hydrobiologia*, **522**(1), 281–290.

- Árva, D., Tóth, M., Monzsár, A., & Specziár, A. (2017). The roles of environment, site position, and seasonality in taxonomic and functional organization of chironomid assemblages in a heterogeneous wetland, Kis-Balaton (Hungary). *Hydrobiologia*, **787**(1), 353–373.
- Batista-Silva, V. F., Boneto, D. D., Bailly, D., Abelha, M. C. F., & Kashiwaqui, E. A. L. (2011). Invertebrates associated to *Eichhornea azurea* Kunth in a lagoon of the Upper Paraná River: composition, community attribute and influence of abiotic factors. *Acta Limnologica Brasiliensia*, **23**(4), 376–385.
- Backenbury, J. (2000). Locomotory modes in the larva and pupa of *Chironomus plumosus* (Diptera, Chironomidae). *Journal of Insect Physiology*, **46**(12), 1517–1527.
- Beisner, B. E., Peres-Neto, P. R., Lindström, E. S., Barnett, A., & Longhi, M.L. (2006). The role of environmental and spatial processes in structuring lake communities from bacteria to fish. *Ecology*, **87**(12), 2985–2991.
- Bolnick, D. I., Ingram, T., Snowberg, L. K., Stutz, W. E., Lau, O. L., & Paull, J. S. (2010). Ecological release from interspecific competition leads to decoupled changes in population and individual niche widths. *Proceedings of the Royal Society*, **277**(1689), 1789–1797.
- Bortolini, J. C., Train, S., & Rodrigues, L. C. (2016). Extreme hydrological periods: effects on phytoplankton variability and persistence in a subtropical floodplain. *Hydrobiologia*, **763**(1), 223–236.
- Bozelli, R. L., Thomaz, S. M., Padial, A. A., Lopes, P. M., & Bini, L. M. (2015). Floods decrease zooplankton beta diversity and environmental heterogeneity in an Amazonian floodplain system. *Hydrobiologia*, **753**(1), 233–241.
- Carniatto, N., Fugli, R., Thomaz, S. M., & Cunha, E. R. (2014). The invasive submerged macrophyte *Hydrilla verticillata* as a foraging habitat for small-sized fish. *Natureza & Conservação*, **12**(1), 30–35
- Carniatto, N., Fugli, R., & Thomaz, S. M. (2017). Highly segregated trophic niche of two congeneric fish species in Neotropical floodplain lakes. *Journal of Fish Biology*, **90**(3), 1118–1125.
- Celewicz-Gołdyn, S., & Kuczyńska-Kippen, N. (2017). Ecological value of macrophyte cover in creating habitat for microalgae (diatoms) and zooplankton (rotifers and crustaceans) in small field and forest water bodies. *PloS One*, **12**(5), e0177317.
- Choi, J-Y., Kim, S-K., Jeng, K-S., & Joo, G-J. (2015). Detecting response patterns of zooplankton to environmental parameters in shallow freshwater wetlands: discovery of the role of macrophytes as microhabitat for epiphytic zooplankton. *Journal of Ecology and Field Biology*, **38**(2), 133–143.
- Christian, J. M., & Adams, G. L. (2014). Effects of pool isolation on trophic ecology of fishes in a highland stream. *Journal of Fish Biology*, **85**(3), 752–772.

- Correa, S. B., & Winemiller, K. O. (2014). Niche partitioning among frugivorous fishes in response to fluctuating resources in the Amazonian floodplain forest. *Ecology*, **95**(1), 210–224.
- Costa, I. D., & Rocha, V. M. (2017). Feeding ecology of *Serrapinnus notomelas* (Characiformes: Cheirodontinae) in small forest streams in the Machado River basin, Rondônia, Brazil. *Acta Amazonica*, **47**(1), 19–28.
- Cottenie, K., Michels, E., Nuytten, N., & De Meester, L. (2003). Zooplankton metacommunity structure: Regional vs. local processes in highly interconnected ponds. *Ecology*, **84**(4), 991–1000.
- De Bie, T., De Meester L., Brendonck, L., Martens, K., Goddeeris, B., Ercken, D., ... Declerck, S.A. (2012). Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecology letters*, **15**(7), 740–747.
- Dias, J. D., Simões, N. R., Meerhoff, M., Lansac-Tôha, F. A., Velho, L. F. M., & Bonecker, C. C. (2016). Hydrological dynamics drives zooplankton metacommunity structure in a Neotropical floodplain. *Hydrobiologia*, **781**(1), 109–125.
- Dibble, E. D., & Pelicice, F. M. (2010). Influence of aquatic plant-specific habitat on an assemblage of small Neotropical floodplain fishes. *Ecology of Freshwater Fish*, **19**(3), 381–389.
- Dukowska, M., & Grzybkowska, M. (2014). Coexistence of Fish Species in a Large Lowland River: Food Niche Partitioning between Small-Sized Percids, Cyprinids and Sticklebacks in Submersed Macrophytes. *PloS One*, **9**(11), e109927
- Fantin-Cruz, I., Loverde-Oliveira, S. M., Bonecker, C. C., Girad, P., & Motta-Marque, D. (2011). Relationship between the structure of zooplankton community and the water level in a floodplain lake from the Pantanal, MatoG rosso State, Brazil. *Acta Scientiarum Biological Sciences*, **33**(3), 271–279.
- Ferreiro, N., Giorgi, A., & Feijoo, C. (2013). Effects of macrophyte architecture and leaf shape complexity on structural parameters of the epiphytic algal community in a Pampean stream. *Aquatic Ecology*, **47**(4), 389–401.
- Goździewska, A., Glińska-Lewczuk, K., Obolewski, K., Grzybowski, M., Kujawa, R., Lew, S., & Grabowska, M. (2016). Effects of lateral connectivity on zooplankton community structure in floodplain lakes. *Hydrobiologia*, **774**(1), 7–21.
- Granado, D. C., & Henry, R. (2014). Phytoplankton community response to hydrological variations in oxbow lakes with different levels of connection to a tropical river. *Hydrobiologia*, **721**(1), 223–238.
- Guimarães, T. F. R., Hartz, S. M., & Becker, F. G. (2014). Lake connectivity and fish species richness in southern Brazilian coastal lakes. *Hydrobiologia*, **740**(1), 207–217.
- Heino, J., & Muotka, T. (2006). Landscape position, local environmental factors and the structure of molluscan assemblages of lakes. *Landscape Ecology*, **21**(4), 499–507.

- Hellawell, J. M., & Abel, R. (1971). A rapid volumetric method for the analysis of the food of fishes. *Journal of Fish Biology*, **3**(1), 29–37.
- Hyslop, E. J. (1980). Stomach contents analysis review of methods and their applications. *Journal of Fish Biology*, **17**(4), 411–429.
- Junk, W. J., Bayley, P. B., & Sparks, R. E. (1989). The flood pulse concept in river–floodplain systems. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, **106**, 110–127.
- Kuczyńska-Kippen, N., & Joniak, T. (2016). Zooplankton diversity and macrophyte biometry in shallow water bodies of various trophic state. *Hydrobiologia*, **774**(1), 39–51.
- Lansac-Tôha, F. M., Meira, B. R., Segovia, B. T., Lansac-Tôha, F. A., & Velho, L. F. M. (2016). Hydrological connectivity determining metacommunity structure of planktonic heterotrophic flagellates. *Hydrobiologia*, **781**(1), 81–94.
- Leandrini, J. A., Fonseca, I. A., & Rodrigues, L. (2008). Characterization of habitats based on algal periphyton biomass in the Upper Paraná River floodplain. *Brazilian Journal of Biology*, **68**(3), 503–509.
- Legendre, P., & Legendre, L. (1998). Numerical ecology. Amsterdam, NL: Elsevier Science.
- Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., ... Gonzalez, A. (2004). The metacommunity concept: a framework for multiscale community ecology. *Ecology Letters*, **7**(7), 601–613.
- Lopes, P. M., Bini, L. M., Declerck, S. A. J., Farjalla, V. F., Vieira, L. C. G., Bonecker, C. C., ... Bozelli, R. L. (2014). Correlates of zooplankton beta diversity in tropical lake. *PLoS one*, **9**(10), e109581.
- Miyazono, S., Aycock, J. N., Miranda, L. E., & Tietjen, T. E. (2010). Assemblage patterns of fish functional groups relative to habitat connectivity and conditions in floodplain lakes. *Ecology of Freshwater Fish*, **19**(4), 578–585.
- Murakami, E. A., Bicudo, D. C., & Rodrigues, L. (2009). Periphytic algae of the Garças Lake, Upper Paraná River floodplain: comparing the years 1994 and 2004. *Brazilian Journal of Biology*, **69**(2), 459–468.
- Moresco, G. A., Bortolini, J. C., Dias, J. D., Pineda, A., Jati, S., & Rodrigues, L. C. (2017). Drivers of phytoplankton richness and diversity components in Neotropical floodplain lakes, from small to large spatial scales. *Hydrobiologia*, **799**(1), 203–215.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., ... Wagner, H. (2017). Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.4-2. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Olden, J. D., Jackson, D. A., & Peres-Neto, P. R. (2001). Spatial isolation and fish communities in drainage lakes. *Oecologia*, **127**(4), 572–585.

- Padial, A. A., Ceschin, F., Declerck, S. A. J., De Meester, L., Bonecker, C. C., Lansac-Tôha, F. A., ... Bini, L. M. (2014). Dispersal ability determines the role of environmental, spatial and temporal drivers of metacommunity structure. *PloS One*, **9**(10), e111227.
- Pagioro, T. A., Roberto, M. C., Lansac-Tôha, F. A. (1997). Comparative limnological analysis of two lagoons on the floodplain of the Upper Paraná River, Brazil. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences* **23**(3): 229–239.
- Pedruski, M. T., & Arnott, S. E. (2011). The effects of habitat connectivity and regional heterogeneity on artificial pond metacommunities. *Oecologia*, **166**(1), 221–228.
- Petsch, D. K., Pinha, G. D., & Takeda, A. M. (2017). Dispersal mode and flooding regime as drivers of benthic metacommunity structure in a Neotropical floodplain. *Hydrobiologia*, **788**(1), 131–141.
- Pianka, E. R. (1974). Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **71**(5), 2141–2145.
- Quirino, B. A., Carniatto, N., Gaiotto, J. V., & Fugi, R. (2015). Seasonal variation in the use of food resources by small fishes inhabiting the littoral zone in a Neotropical floodplain lake. *Aquatic Ecology*, **49**(4), 431–440.
- R Core Team. (2017). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. URL <http://www.R-project.org/>
- Rodrigues, L. C., Simões, N. R., Bovo-Scomparin, V. M., Jati, S., Santana, N. F., Roberto, M. C., & Train, S. (2015). Phytoplankton alpha diversity as an indicator of environmental changes in a Neotropical floodplain. *Ecological Indicators*, **48**, 334–341.
- Röpke, C. P., Amadio, S. A., Winemiller, K. O., & Zuanon, J. (2016). Seasonal dynamics of the fish assemblage in a floodplain lake at the confluence of the Negro and Amazon Rivers. *Journal of Fish Biology*, **89**(1), 194–212.
- Santos, A. M., & Thomaz, S. M. (2007). Aquatic macrophytes diversity in lagoons of a tropical floodplain: the role of connectivity and water level. *Austral Ecology*, **32**(2), 177–190.
- Schneider, B., Cunha, E. R., Marchese, M., & Thomaz, S. M. (2015). Explanatory variables associated with diversity and composition of aquatic macrophytes in a large subtropical river floodplain. *Aquatic Botany*, **121**(2015), 67–75.
- Schoener, T. W. (1974). Resource partitioning in ecological communities. *Science*, **185**(4145), 27–39.
- Shurin, J. B., Cottenie, K., & Hillebrand, H. (2009). Spatial autocorrelation and dispersal limitation in freshwater organisms. *Oecologia*, **159**(1), 151–159.

Souza, M. L., Pellegrini, B. G., & Ferragut, C. (2015). Periphytic algal community structure in relation to seasonal variation and macrophyte richness in a shallow tropical reservoir. *Hydrobiologia*, **755**(1), 183–196.

Statsoft, Inc (2005) Statsoft, Inc STATISTICA: data analysis software system, version 7.1, 2005 <http://www.statsoft.com>

Taniguchi, H., Shigeru, N., & Tokeshi, M. (2003). Influences of habitat complexity on the diversity and abundance of epiphytic invertebrates on plants. *Freshwater Biology*, **48**(4), 718–728.

Thomaz, S. M., Bini, L. M., & Bozelli, R. L. (2007). Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia*, **579**(1), 1–137.

Thomaz, S. M., Dibble, E. D., Evangelista, L. R., Higuti, J., & Bini, L. M. (2008). Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. *Freshwater Biology*, **53**(2), 358–367.

Ward, J. V., Tockner, K., & Schiemer, F. (1999). Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity. *Regulated rivers: research & management*, **15**(1), 125–139.

Warfe, D. M., Pettit, N. E., Magierowski, R. H., Pusey, B. J., Davies, P. M., Douglas, M. M., & Bunn, S. E. (2013). Hydrological connectivity structures concordant plant and animal assemblages according to niche rather than dispersal processes. *Freshwater Biology*, **58**(2), 292–305.

Zilli, F. L., & Marchese, M. R. (2011). Patterns in macroinvertebrate assemblages at different spatial scales. Implications of hydrological connectivity in a large floodplain river. *Hydrobiologia*, **663**(1), 245–257.