

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

GEUZA CANTANHÊDE DA SILVA

Peixes de pequeno porte associados à macrófitas aquáticas em uma planície
de inundação neotropical

Maringá
2010

GEUZA CANTANHÊDE DA SILVA

Peixes de pequeno porte associados à macrófitas aquáticas em uma planície
de inundação neotropical

Tese 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 Doutor em Ciências Ambientais
Área de concentração: Ciências Ambientais

Orientador: Prof.^a Dr.^a Norma Segatti Hahn
Co-orientador: Dr.^a Rosemara Fugi

Maringá
2010

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

S586p

Silva, Geuza Cantanhêde da , 1980-

Peixes de pequeno porte associados à macrófitas aquáticas em uma planície de inundação neotropical / Geuza Cantanhêde da Silva. -- Maringá, 2010.

67 f. : il. (algumas color.).

Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2010.

Orientador: Prof.^a Dr.^a Norma Segatti Hahn.

Co-orientador: Dr.^a Rosemara Fugi.

1. Peixes de água doce - Assembléia - Sobreposição de nicho - Partilha de recursos (alimento, tempo e espaço) - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. Peixes de água doce - Dieta alimentar - Macrófitas - Variação sazonal - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 3. Fauna associada - Peixes - Macrófitas aquáticas. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 22. ed. -597.15309816
NBR/CIP - 12899 AACR/2

FOLHA DE APROVAÇÃO

GEUZA CANTANHÊDE DA SILVA

Peixes de pequeno porte associados à macrófitas aquáticas em uma planície de inundação neotropical

Tese 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 Doutor em Ciências Ambientais pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Prof.^a Dr.^a Norma Segatti Hahn
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof.^a Dr.^a Milza Celi Fedatto Abelha
Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul

Prof.^a Dr.^a Márcia Russo
Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul

Prof.^a Dr.^a Cláudia Costa Bonecker
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Aprovada em: 16 de julho de 2010.

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

DEDICATÓRIA

Aos meus pais, Valdeci e Euza, pelo amor sem medidas, estão sempre presentes, embora distante; seus exemplos serão sempre meu referencial;

Aos meus irmãos, Valdeci Jr., Veuza e Ronilson, minha lembrança mais viva de alegria, amizade e união, por tudo que vocês representam na minha vida;

Ao meu marido, Éder, pelo apoio paciente e reconfortante nos momentos difíceis, pela felicidade e amor que preenchem nossas vidas diariamente;

AGRADECIMENTOS

A Deus por todas as conquistas e todos os obstáculos, pela força e otimismo sempre renovados;

À Prof. Dra. Norma Segatti Hahn, pelo privilégio de compartilhar comigo sua experiência e conhecimentos, pelo exemplo como professora e orientadora, pela amizade e respeito; serei eternamente grata por tudo que aprendi;

À Dra. Rosemara Fugi, pela amizade e o apoio, principalmente nos trabalhos de campo, pelas produtivas conversas sobre a tese, por seu otimismo, sempre oferecendo palavras de carinho e incentivo nos momentos difíceis;;

Ao Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz, pela valiosa contribuição em vários momentos do doutorado, por todos os ensinamentos e pela amizade;

A todos que participaram dos trabalhos de campo da tese, graduandos, pós-graduandos, professores e pescadores; gostaria de registrar gratidão especial ao “baiano”, à Claudinha, ao Ney e à Rô, os quais a convivência durante um ano de coleta me permite a liberdade de mencioná-los de maneira carinhosa;

Às “minhas meninas”, Camila, Natália e Juliana, minhas primeiras estagiárias, por toda a dedicação nos trabalhos de campo e no laboratório, pela identificação criteriosa dos conteúdos estomacais e, sobretudo, pela amizade;

Aos amigos do laboratório de alimentação, que transformaram o período de análise dos meus milhares de peixes em dias divertidos e descontraídos;

Ao Dr. Weferson Júnio da Graça e Dra. Carla Simone Pavanelli pela identificação dos peixes;

A todos que auxiliaram na identificação dos conteúdos estomacais dos peixes, especialmente à Carina Moresco e Nadson Ressayé e à Dra. Cláudia Bonecker, Dra Janete Higuti e Dra. Liliana Rodrigues;

A todos os colegas pós-graduandos, pela convivência e amizade, especialmente Almir Cunico, Carina Moresco, Dayani Bailly, Dirceu Baumgartner, Eveline Ferreira, Gustavo Zaia, Marlene Rodrigues, Marília Hauser, Michele Faveri, Nadson Ressayé, Raffael Tófoli, Rodrigo Fernandes, Sandra Moura e Werferson Júnio;

À Dayani, Josilaine, Michele e Sandra por suas valiosas amizades; apesar da distância vocês estarão sempre presentes em minha vida; vocês são especiais;

À Carina e Elaine, pela amizade e presença carinhosa em todos os momentos, partilhando alegrias e as angústias, especialmente da tese;

Aos funcionários da Biblioteca Setorial e da Coordenação do PEA, pela colaboração e pelo pronto atendimento, sempre de maneira cortês;

Ao Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia), pela estrutura disponibilizada, fundamental em todas as etapas da execução desse trabalho;

À Capes, pelo auxílio financeiro;

E a todos que contribuíram direta ou indiretamente para a realização deste trabalho.

Peixes de pequeno porte associados à macrófitas aquáticas em uma planície de inundação neotropical

RESUMO

Uma assembleia de peixes de pequeno porte de um ambiente raso da planície de inundação do alto rio Paraná foi investigada quanto à sua atividade diária (tempo), distribuição horizontal nos habitats (espaço) e a composição da dieta (alimento), para identificar qual das dimensões do nicho promove a coexistência desses peixes. Além disso, foi verificado se a dieta das espécies mais abundantes sofreram variações com as alterações do nível da água e em habitats com diferentes níveis de estruturação. De maneira geral, houve alta sobreposição nos horários de atividade, no uso do espaço e do alimento, sendo que os pares de espécies iguais ao longo de uma dimensão se distinguiram ao longo de outra, o que demonstra a importância da complementaridade de nicho para os peixes de pequeno porte. A dimensão trófica foi ligeiramente mais importante na segregação desse grupo ecológico. No período de águas baixas, as espécies exibiram dietas bem definidas, enquanto no período de águas altas, suas dietas foram semelhantes pelo aumento do consumo de cladóceros. Em habitats com vegetação, a dieta das espécies foi mais diversa, e na presença da macrófita de maior complexidade, *E. azurea*, essa variedade foi ainda maior para três das quatro espécies mais abundantes, o que ressalta a importância de estruturas complexas como fontes mais ricas em recursos alimentares. Nossos resultados demonstraram a importância da complementaridade de nicho para os peixes de pequeno porte e de avaliar suas dietas sobre diferentes condições temporais e espaciais, as quais promovem mudanças na disponibilidade dos recursos alimentares.

Palavras-chave: Macrófitas. Sobreposição de nicho. Ciclo hidrológico. Planície de inundação neotropical.

Small body fish associated with aquatic macrophyte in a neotropical floodplain

ABSTRACT

We assessed the diel activity (time), horizontal distribution in habitats (space) and diet composition (food) of small body fishes in a shallow lake of the Upper Paraná River floodplain to identify which niche dimension promotes species co-existence. Furthermore, was verified if the diet of the most abundant species varied with seasonal fluctuation of water level and changes of the structure of habitat. In general, there was an overlap of the activity times, use of space and food, and the identical pairs of species along a dimension differed in another one. Although all dimensions were relevant, the trophic dimension was slightly more important in segregating the species. During the low water period the species had well defined diets and during high water, their diets were similar and consume of cladocerans predominated. In vegetated habitats, the diet was more diverse and in the most complex macrophyte (*E. azurea* roots), this variety was still higher for three of the four species analyzed, suggesting that complex structures are important in furnishing richer sources of food. Our results show the importance of niche complementarity for small body fishes and importance of assessing their diet under different temporal and spatial conditions which promotes changes in the food resource availability.

Keywords: Macrophytes. Niche overlapping. Hydrological cycle. Floodplain neotropical.

Tese elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Ecology of Freshwater Fish*. Disponível em: <<http://www.wiley.com/bw/journal.asp?ref=0906-6691>>

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	11
2 CAPÍTULO I Tempo, espaço ou alimento: qual a dimensão do nicho que segrega os peixes de pequeno porte?.....	14
2.1 Resumo	15
2.2 <i>Abstract</i>	16
2.3 Introdução.....	17
2.4 Material e Métodos	19
2.4.1 Área de estudo	19
2.4.2 Amostragem	19
2.4.3 Análise dos dados	22
2.5 Resultados.....	24
2.6 Discussão	32
REFERÊNCIAS	36
3 CAPÍTULO II O efeito da variação do nível hidrológico e da complexidade de habitat sobre a dieta de espécies de peixes de pequeno porte	41
3.1 Resumo	42
3.2 <i>Abstract</i>	43
3.3 Introdução.....	44
3.4 Material e Métodos.....	46
3.4.1 Área de estudo	46
3.4.2 Amostragem	46
3.4.3 Análise da dieta	49
3.5 Resultados.....	51
3.6 Discussão	56
REFERÊNCIAS	60
4 CONSIDERAÇÕES FINAIS	67

1 INTRODUÇÃO

Nicho é um conceito amplamente utilizado em ecologia e recebeu várias definições ao longo das últimas décadas. Foi citado pela primeira vez em um trabalho de Joseph Grinnell (1917), como sendo “a posição ecológica dos organismos no mundo”. O autor idealizou a distribuição dos indivíduos na ausência de interação com outras espécies (conceito pré-interativo), sendo que os limites dessa distribuição foram impostos por barreiras físicas ou climáticas (Vandermeer 1972). Charles Elton desenvolveu, independentemente, um significado mais global ao termo, definindo o nicho de um organismo como sendo “seu papel no ambiente abiótico, suas relações com o alimento e seus inimigos” ou ainda “o lugar atual de um organismo na natureza em oposição ao seu lugar potencial na natureza” (um conceito pós-interativo) (Vandermeer 1972).

Hutchinson (1957) reformulou o conceito de nicho ecológico, incorporando estas duas linhas de definição e apresentando-o como um hipervolume com n dimensões. O autor usou uma linguagem precisa sobre a descrição de partilha de recursos quando afirmou que “a população de uma espécie pode ser caracterizada por sua posição ao longo de cada dimensão (de uma série de outras) envolvendo variáveis ambientais, tais como temperatura do ambiente, tamanho da presa, etc”; ou seja, intervalos de sobrevivência de uma população ao longo de cada dimensão (Schoener 1974).

Recentemente, Hubbell (2001) propôs a teoria da neutralidade da estrutura da comunidade como uma alternativa à tradicional teoria de nicho, para explicar os padrões de biodiversidade sem invocar diferenças entre as espécies. Para o autor, a teoria de nicho é inadequada para sistemas muito diversos, onde o número de espécies é muito maior que o número de recursos limitantes que a teoria assume que eles devam partilhar. Entretanto, a teoria de nicho moderna reconhece uma variedade de fatores que influenciam os padrões da estrutura da comunidade, os quais podem inclusive interagir uns com os outros, gerando uma série de interações e resultados e possibilitando a coexistência de um número muito alto de espécies (Mason et al. 2008). De acordo com Chase (2005), usando a teoria da neutralidade não é possível fazer predições sobre o papel das espécies no funcionamento do ecossistema, porque ela assume que o espaço é o único fator limitante e que todas as espécies são funcionalmente equivalentes. O autor afirma ainda que as desvantagens de usar uma abordagem mais complexa baseada na

teoria de nicho são superadas por uma variedade de questões em ecologia de comunidades que são nela tratadas e não o são na teoria neutral. Parece claro, portanto, que a omissão do nicho das espécies dos estudos, pode resultar em considerável perda de informação e levar a conclusões espúrias (Mason et al. 2008).

Assim, esta tese foi organizada em dois capítulos. No primeiro, intitulado “Tempo, espaço ou alimento: qual a dimensão do nicho que segrega os peixes de pequeno porte?”, foi investigada a atividade diária, a distribuição horizontal e a composição da dieta desses peixes, para identificar qual das dimensões do nicho promove sua coexistência. Considerando que a composição da dieta pode sofrer variações temporais e espaciais, as quais podem alterar a disponibilidade dos recursos alimentares, foi abordado no segundo capítulo “O efeito da variação do nível hidrológico e da complexidade de habitat sobre a dieta de espécies de peixes de pequeno porte”.

Os resultados do presente trabalho, juntamente com outros que já foram e que estão sendo executados na planície de inundação do alto rio Paraná, servirão de base para um diagnóstico dos aspectos mais relevantes da estrutura ictiofaunística e dos processos ecológicos vigentes na área. Estes estudos estão inseridos no Peld “*Pesquisas ecológicas de Longa Duração*” – Site 6, um projeto de grupos de excelência do Brasil, que visa levantar os padrões gerais de variação nas características físicas, químicas e biológicas nesse remanescente de várzea do rio Paraná. Foram contempladas as comunidades do fitoplâncton, perifiton, zooplâncton, bentos, peixes (ovos e larvas, parasitologia, ecologia de peixes), anfíbios, aves, além de Educação Ambiental. O projeto está sendo desenvolvido pelo Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aqüicultura/Nupélia, e é financiado pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq.

Referências

- Chase, J.M. 2005. Towards a really unified theory for metacommunities. *Functional Ecology* 19: 182–186.
- Grinnell, J. 1917. The niche-relationships of the California thrasher. *Auk* 34: 427-433.
- Hubbell, S.P. 2001. *The unified neutral theory of species abundance and diversity*. Princeton, NJ: Princeton University Press.

- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Springs Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 415–427.
- 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.
- Schoener, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27–38.
- Vandermeer, J.H. 1972. Niche theory. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 3: 107–132.

2 CAPÍTULO I

TEMPO, ESPAÇO OU ALIMENTO: QUAL A DIMENSÃO DO NICHOS QUE SEGREGA OS PEIXES DE PEQUENO PORTE?

Tempo, espaço ou alimento: qual a dimensão do nicho que segrega os peixes de pequeno porte?

2.1 Resumo - De modo geral, as espécies que coexistem na natureza podem segregar no tempo, no espaço e/ou por alimento. Considerando que ainda há controvérsias sobre a segregação ecológica em ambientes aquáticos, foram avaliadas a atividade diária (tempo), distribuição horizontal nos habitats (espaço) e a composição da dieta (alimento) de peixes de pequeno porte, para identificar qual das dimensões do nicho promove a coexistência das espécies. As amostragens dos peixes foram realizadas mensalmente, de outubro/07 a maio/08, em um ambiente raso da planície de inundação do alto rio Paraná, com armadilhas de sub-superfície revistadas a cada 4 horas. A atividade diária das espécies foi representada pela captura e grau médio de repleção estomacal a cada 4 horas. A dimensão espacial incluiu locais com ausência ou presença de macrófitas aquáticas em diferentes níveis de complexidade estrutural e a dieta foi avaliada pelo método volumétrico. De maneira geral, houve alta sobreposição nos horários de atividade, no uso do espaço e do alimento, sendo que os pares de espécies iguais ao longo de uma dimensão se distinguiram ao longo de outra, o que demonstra a importância da complementaridade de nicho para os peixes de pequeno porte. A dimensão trófica foi ligeiramente mais importante na segregação desse grupo ecológico, até porque a heterogeneidade espacial fornecida pelas macrófitas sofre alterações sazonais no ambiente estudado.

Palavras-chave: partilha de recursos; macrófitas; sobreposição de nicho; planície de inundação; Neotropical

Time, space or food: which niche dimension segregates small body species of fish?

2.2 Abstract - In general, species which co-exist in nature can segregate on time, space and/or for food. Considering that there are controversies about the ecological segregation in aquatic ecosystems, we assessed the diel activity (time), horizontal distribution in habitats (space) and diet composition (food) of small body fishes to identify which niche dimension promotes species co-existence. We sampled fishes every month, from October 2007 through May 2008, in a shallow lake of the Upper Paraná River floodplain, using minnow traps, which were visited every four hours during 24 hours. The diel activity was represented by caught and mean stomacal degree of repletion every four hours. The spatial dimension included locations with presence or absence of macrophytes with different levels of structural complexity. The diet was assessed through the volumetric method. In general, there was an overlap of the activity times, use of space and food, and the identical pairs of species along a dimension differed in another one. Thus, niche complementarity seems to be important for small body fishes. Although all dimensions were relevant, the trophic dimension was slightly more important in segregating the species.

Keywords: resource partitioning; macrophytes; niche overlapping; floodplain; Neotropical

2.3 Introdução

O uso dos recursos pelos organismos tem grande influência sobre as populações e nas interações da comunidade, na dinâmica da disponibilidade dos recursos e sobre o destino deles no ambiente (Ross 1986). Com isso, muitos estudos têm se concentrado nas diferentes maneiras com que as espécies de uma comunidade utilizam tais recursos. Em regiões tropicais, em função da elevada diversidade específica, esses estudos se tornam imprescindíveis para entender os mecanismos ecológicos que levam um grande número de espécies a coexistir e partilhar os recursos no ambiente. Para Schoener, (1974) o objetivo básico desses estudos é analisar os limites que a competição interespecífica impõe sobre o número de espécies que podem coexistir estavelmente. Tais limites, os quais impediriam que espécies similares ocasionassem a extinção local da outra, são contemplados no princípio da exclusão competitiva/limite de similaridade (MacArthur & Levins 1967), que afirma que duas espécies não podem coexistir por muito tempo se elas usarem similarmente os mesmos tipos de recursos. Nessa circunstância, uma espécie pode reduzir a abundância da outra em um habitat particular por deplecionar diretamente seus recursos, por interferir na sua habilidade em obter aquele tipo de recurso ou por gastar a energia obtida desse recurso em encontros agressivos (Schoener 1974).

De modo geral, espécies que coexistem na natureza podem segregar ao longo de várias dimensões do nicho, as quais estão simplificadas em três eixos principais: tempo, habitat e alimento (Pianka 1969). A competição pode, então, ser evitada pelo uso diferenciado de períodos de atividade, de ambientes explorados e de recursos alimentares. Assim, os nichos podem se sobrepor ou serem idênticos ao longo de uma dimensão e se distinguirem ao longo de outra, o que, nesse último caso, configura complementaridade de nicho (Schoener, 1974).

Quando as espécies demonstram intensa sobreposição de nicho, outros fatores podem promover a coexistência (May 1986). Inclusive, atualmente, a teoria de nicho reconhece uma variedade de fatores que influenciam os padrões da estrutura da comunidade, tais como variação temporal e espacial intrínseca e extrínseca, uso do espaço como recurso, efeito de predadores, parasitas, dentre outros (Mason et al. 2008). Tais fatores podem interagir uns com os outros, gerando uma série de resultados e possibilitando a coexistência de um número muito alto de espécies.

Em uma síntese da literatura, Schoener (1974) concluiu que em assembleias terrestres o habitat é o meio mais frequente de segregação ecológica, enquanto que Ross (1986), sugere que nas assembleias de organismos aquáticos a separação trófica é muito mais expressiva. Schoener (1974) argumenta que a aparente diferença na importância da segregação do alimento entre sistemas aquáticos e terrestres pode resultar da menor heterogeneidade de habitat, menor variação climática e maior mobilidade do recurso em sistemas aquáticos. Para peixes, Gerking (1994) afirma que em alguns casos a partição de alimento e de habitat andam juntas, já que a maioria dos peixes se alimenta na área imediata aos locais onde vivem. Além disso, muitas assembleias, principalmente em áreas alagáveis, são temporariamente estruturadas, usando um dado habitat apenas em parte do ano ou período do ciclo de vida (Almeida 2000).

Os estudos de partilha de recursos selecionam as espécies adotando uma das seguintes possibilidades: por grupo taxonômico, por guilda ou por espécies que ocupam um habitat particular. Estudos de assembleias ecológica ou taxonomicamente muito diferentes, tornam menos genuíno o entendimento do papel da partilha de recursos na estruturação da comunidade, além do que outras interações, como a relação presa-predador, aumentam em importância (Ross 1986). As espécies de peixes de pequeno porte compõem um grupo ecológico diverso, embora os estudos realizados no Brasil indiquem que a maioria pertença à família Characidae (Araújo-Lima et al. 1986; Delariva et al. 1994; Meschiatti et al. 2000; Agostinho et al. 2007). Esses peixes habitam preferencialmente a região litorânea dos ambientes aquáticos, onde encontram abrigo contra a predação, além de condições favoráveis de alimento e oxigênio dissolvido (Delariva et al. 1994).

Considerando as respostas controversas da segregação ecológica obtidas para assembleias aquáticas, selecionamos um ambiente raso da planície de inundação do alto rio Paraná para identificar qual dimensão do nicho segrega os peixes de pequeno porte. Para contemplar as três dimensões do nicho, foi avaliada a atividade alimentar diária (tempo), distribuição horizontal nos habitats (espaço) e a composição da dieta (alimento) das espécies. A hipótese desse trabalho é que a dimensão trófica é a mais frequente forma de segregação ecológica para peixes de pequeno porte. A dimensão espacial avaliou locais com ausência ou presença de macrófitas aquáticas em diferentes níveis de complexidade estrutural (*Nymphaea amazonum* Mart. & Zucc., *Cabomba furcata* Schult & Schult.f. e *Eichhornia azurea* (Sw.) Kunth; Dibble & Thomaz 2006), já que os corpos de água rasos que compõem a planície de inundação do alto rio Paraná

são marcados pela presença desta vegetação. Em tais ambientes, as macrófitas desempenham um papel importante em estruturar as assembleias de peixes (Vono & Barbosa 2001; Slade & Dibble 2005, Cantanhêde, 2009).

2.4 Material e Métodos

2.4.1 Área de estudo

O alto rio Paraná apresentava originalmente uma extensa planície de inundação, com 480 km de comprimento e mais que 20 km de largura. Em 1998, com a construção do reservatório de Porto Primavera, essa planície foi reduzida a um curto trecho (cerca de 230 km) entre o novo reservatório e o reservatório de Itaipu (22° 45'S; 53° 30'W) (Agostinho et al. 2004a; b). Representa ainda a principal porção livre de barramento do rio Paraná em território brasileiro, sendo que a alta variabilidade de habitats terrestres e aquáticos existentes nesta área é responsável por uma grande diversidade específica (mas de 3.000 espécies).

Os ressacos são ambientes formados por barras laterais com formato alongado, dispostos junto às margens do canal principal (Souza Filho & Stevaux 2004). O ressaco do Leopoldo (22° 45'24"S; 53°16'08"W) (Fig. 1), local onde foram feitas as amostragens desse estudo, é um ambiente raso, com 966,2 m de comprimento, profundidade média de 3,1 m, perímetro de 2.046,9 m e área de 2,95 ha. Conecta-se ao rio Paraná através de um canal com 15,0 m de largura. Suas margens são cobertas por mata, principalmente dos gêneros *Croton*, *Cecropia* e *Inga*. A região litorânea é colonizada principalmente pelas macrófitas *Eichhornia azurea*, *E. crassipes* (Mart.) Solms, *Salvinia auriculata* Aubl., *Potamogeton ferrugineus* Wedd., *Oxicaryum cubense* (Poeppig & Kunth) e *Polygonum* spp., com predomínio da primeira.

2.4.2 Amostragem

Os peixes foram capturados em quatro habitats distintos do ressaco do Leopoldo: áreas livres de vegetação (área aberta), e bancos de três espécies de macrófitas com diferentes arquiteturas - a enraizada com folhas flutuantes, *Nymphaea amazonum*; a submersa enraizada, *Cabomba furcata*; e a macrófita com caule flutuante e raiz emitida dos nós, com folhas emergentes *Eichhornia azurea*. Tais espécies apresentam também diferentes níveis de complexidade estrutural, sendo que *N. amazonum* é considerada a de menor nível e *E. azurea*, a de maior nível (Dibble &

Thomaz 2006). As coletas foram realizadas mensalmente, de outubro de 2007 a maio de 2008, período em que as três espécies de macrófitas co-ocorreram na área de estudo.

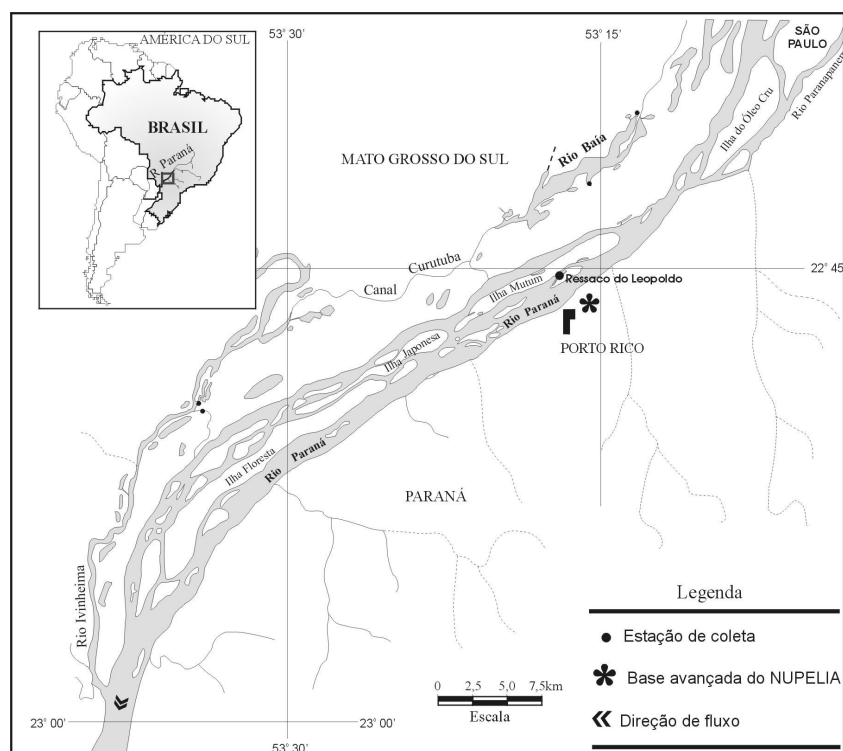


Fig. 1. Planície de inundação do alto rio Paraná, Paraná/Brasil, evidenciando o ressaco do Leopoldo.

As capturas foram realizadas por meio de uma armadilha quadrada de acrílico transparente (modelo fornecido por E. D. Dibble, Mississippi State University) (Fig. 2), cujas dimensões são de 0,3 x 0,3 x 0,3 m com aberturas afuniladas de 6 mm. As armadilhas são delineadas para capturas na região sub-superficial da coluna de água, onde flutuam, sendo que a parte inferior (aberturas) permanece totalmente submersa. A armadilha é bem adequada à captura dos peixes de pequeno porte associados às macrófitas, pois eles habitam as camadas superiores da coluna de água onde o oxigênio está mais disponível (Agostinho et al. 2007). É considerado um método passivo e, portanto, os peixes são capturados à medida que se deslocam na área (Oyakawa & Esteves 2004), sendo então impedidos de escapar em função do próprio desenho da armadilha (King 1995).

A cada coleta foi instalado um número variável armadilhas em cada um dos três tipos de macrófitas e na área aberta (ver Tabela 1), as quais foram operadas simultaneamente por 24 horas com revistas a cada 4 horas (7:00 - 11:00 - 15:00 - 19:00

- 23:00 - 3:00). Todos os peixes capturados foram anestesiados com eugenol (4-alil-2-metonifenol) e após, fixados em solução de formalina 10%. No laboratório os peixes foram identificados (Graça & Pavanelli 2007), medidos (comprimento padrão em milímetros) e contados. Somente as espécies com capturas totais superiores a 15 indivíduos foram analisadas: *Astyanax altiparanae* Garutti e Britski, 2000 (n = 34), *Aphyocharax dentatus* Eigenmann & Kennedy, 1903 (n = 114), *Cichla kelberi* Kullander & Ferreira 2006 (n = 47), *Hemigrammus marginatus* Ellis, 1911 (n = 677), *Moenkhausia* sp. (n = 531), *M. sanctaefilomenae* (Steindachner, 1907) (n = 17), *Pamphorichthys* sp. (n = 119) e *Serrapinnus notomelas* (Eigenmann, 1915) (n = 239), as quais, juntas, somaram 1778 indivíduos (a lista completa das espécies e suas respectivas abundâncias relativas está detalhada em Cantanhêde 2009). Os peixes capturados e utilizados nesse estudo possuem exemplar testemunho depositado na coleção de peixes do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aqüicultura (Nupélia/UEM).

Tabela 1. Número de armadilhas instaladas mensalmente em Área aberta, em bancos de *Nymphaea amazonum*, de *Cabomba furcata* e *Eichhornia azurea*.

Meses	Á. aberta	<i>N. amazonum</i>	<i>C. furcata</i>	<i>E. azurea</i>
Outubro	4	1	1	6
Novembro	3	2	3	4
Dezembro	3	3	3	3
Janeiro	3	3	3	3
Fevereiro	3	3	2	4
Março	3	3	1	6
Abril	3	3	3	4
Maio	3	-	4	5

Após a evisceração dos peixes, os estômagos foram avaliados, visualmente, quanto ao grau de repleção (enchimento) de acordo com a seguinte escala: vazios = GR0; parcialmente vazios (até 25% do volume ocupado) = GR1; parcialmente cheios (entre 25 e 75% de volume) = GR2; e repletos (entre 75 e 100%) = GR3. Os conteúdos estomacais foram identificados sob microscópio estereoscópico ao menor nível taxonômico possível. A dieta de cada espécie foi avaliada pelo método volumétrico, expresso pela relação entre o volume de cada item alimentar e o volume total de todos os itens, em porcentagem. O volume de cada item foi obtido em mm³ através de placa milimetrada e, posteriormente, transformado em ml (Hellawel & Abel 1971).

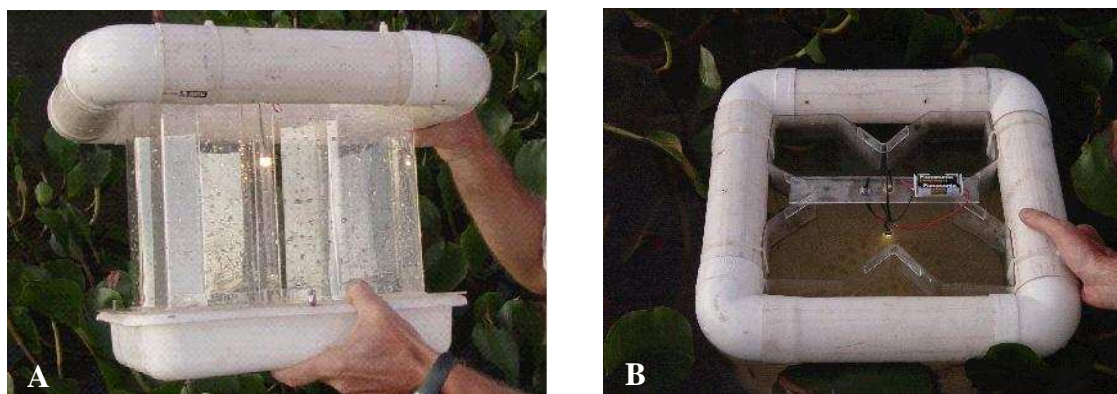


Fig. 2. Armadilha para a captura dos peixes; vista lateral (A) e superior (B).

Dados físicos e químicos da água tais como temperatura, pH, oxigênio dissolvido, condutividade elétrica e transparência da água foram registrados simultaneamente às amostragens. As variações apresentadas por esses fatores durante o período amostral não afetaram a distribuição dos peixes (ver Cantanhêde 2009).

2.4.3 Análise dos dados

Dimensão temporal e espacial

O uso do tempo foi avaliado através da atividade diária das espécies, a qual é representada pela captura (abundância relativa), e pela atividade alimentar através do grau médio de repleção estomacal (GR_m) a cada 4 horas. A abundância relativa foi considerada como o número de indivíduos capturados a cada 4 horas (os meses foram considerados as réplicas). Não foi usada CPUE (captura por unidade de esforço), já que o esforço amostral foi o mesmo entre os horários.

O grau médio de repleção estomacal (GR_m) foi expresso pela fórmula:

$$GR_m = (N_0 * 0) + (N_1 * 1) + (N_2 * 2) + (N_3 * 3) / N$$

onde: N_0 é o número de estômagos com GR0, N_1 é o número de estômagos com GR1, N_2 é o número de estômagos com GR2, e N_3 é o número de estômagos com GR3; N é o número total de indivíduos analisados. As análises de grau médio de repleção estomacal só foram realizadas para aquelas espécies em que foi possível calcular o GR_m para todos os horários (quando a espécie foi capturada em pelo menos dois meses em cada horário, possibilitando a obtenção de médias).

O uso do espaço foi avaliado pela abundância relativa das espécies em cada um dos quatro habitats investigados. Para essa dimensão, a abundância dos peixes foi indexada pela captura por unidade de esforço (CPUE; n° de ind.armadilha⁻¹.24h⁻¹), já que o número de armadilhas variou entre os habitats (25 em *Á. Aberta*, 18 em *N. amazonum*, 20 em *C. furcata* e 35 em *E. azurea*) (ver Tabela 1).

Para verificar se houve diferenças entre as médias das capturas e do grau médio de repleção entre os horários (dimensão temporal) e nas abundâncias médias das espécies entre os habitats (dimensão espacial) foram aplicadas análises de variância (ANOVA unifatorial). Antes, os pressupostos de normalidade e homocedasticidade foram testados por Shapiro-Wilk e Levene, respectivamente. Quando a ANOVA identificou diferenças significativas foi aplicado o teste de Tukey *a posteriori*, para verificar quais níveis (horários ou habitats) diferiram. Quando os pressupostos da ANOVA não foram atingidos foi utilizado o método de transformação de *rank* (Quinn & Keough 2002) aos dados. Depois de transformados, foi aplicado o modelo de ANOVA paramétrica (Conover & Iman 1981) aos dados escalonados, sendo previamente checada a homocedasticidade. Se, ainda assim, os pressupostos não foram alcançados, foi aplicada a análise de variância não-paramétrica (ANOVA de Kruskal-Wallis; Zar 1999; Quinn & Keough 2002). As análises de variância (ANOVA) foram feitas usando o *software* StatisticaTM 7.0. O nível de significância estatística adotado foi de $p < 0,05$.

Dimensão trófica

Para avaliar o uso do alimento pelas espécies, sumarizou-se a matriz de volume dos itens alimentares consumidos por meio de Análise de Correspondência (CA; Gauch Jr. 1982), em razão desta técnica de ordenação ser a mais apropriada quando a matriz de dados contém muitos zeros (Olden et al. 2001). A seguir, os escores do eixo 1 da CA foram plotados em gráfico. Para testar possíveis diferenças significativas na dieta das espécies (grupos pré-definidos), foi utilizado o procedimento de permutação de multiresposta (MRPP), um método não-paramétrico que testa diferenças multivariadas entre grupos pré-definidos (Zimmerman et al. 1985). A hipótese nula foi a de que não houve diferença na dieta entre as espécies. A significância do MRPP foi testada através de procedimento de randomização de Monte Carlo com 10.000 permutações.

O método de valor indicador (IndVal; Dufrêne & Legendre 1997) foi usado para detectar quais itens alimentares foram indicativos na dieta de cada espécie (grupo pré-

definido), por meio de suas frequências de ocorrência e abundâncias (volume). Para testar a significância do valor indicador de cada item, foi utilizado o procedimento de aleatorização de Monte Carlo com 10.000 permutações.

A CA, MRPP e IndVal foram calculados usando o *software* PC-ord[®] 4.0 (MacCune & Mefford 1999). O nível de significância estatística adotado para todas as análises foi de $p < 0,05$.

Para analisar a partilha do alimento entre as espécies, foi calculada a sobreposição alimentar interespecífica, com base na matriz da frequência volumétrica dos itens alimentares através do índice de Pianka (1973), descrito pela equação:

$$O_{jk} = \frac{\sum_{i=1}^n p_{ij} p_{ik}}{\sqrt{\sum_{i=1}^n p_{ij}^2 \sum_{i=1}^n p_{ik}^2}}$$

onde: O_{jk} = medida de sobreposição de nicho de Pianka, entre as espécies j e k ; P_{ij} = quanto representa a proporção do recurso “i” usado pela espécie “j”; P_{ik} = quanto representa a proporção do recurso “i” usado pela espécie “k”; n = número total de itens alimentares; i = item variando de 1 a “i”. A análise foi feita entre pares de espécies, sendo agrupados os volumes de cada item de todos os indivíduos de cada espécie.

2.5 Resultados

Dimensão temporal

As espécies apresentaram, no geral, maiores valores de captura nos horários diurnos, à exceção de *H. marginatus* que apresentou capturas expressivas até às 23h, sendo menos representativa no horário subsequente (23-3h) e no matutino (7-11h) (Fig. 3). *Cichla kelberi* e *Moenkhausia* sp. foi mais capturada nos horários de maior incidência de luz (11-15h), enquanto *H. marginatus* e *S. notomelas* foram mais abundantes nos horários crepusculares matutinos (3-7h) e vespertinos (15-19h). *Pamphorichthys* sp. foi mais capturada durante todo o período matutino. No entanto, as diferenças nas capturas das diferentes espécies entre os horários não foram significativas.

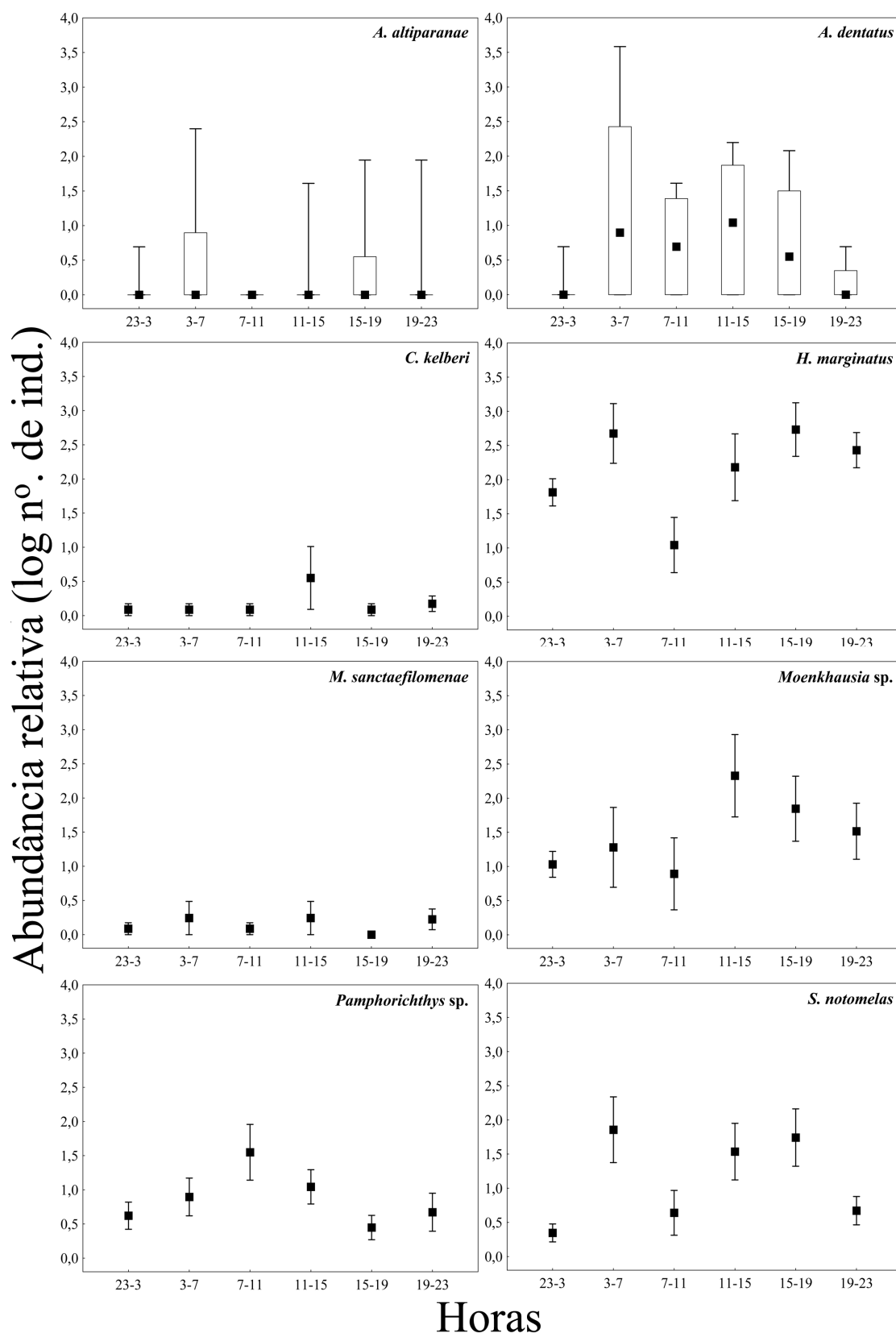


Fig. 3. Variação diária na captura das espécies de peixes no ressaco do Leopoldo, planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil, entre outubro de 2007 e maio de 2008. Para *A. altiparanae* e *A. dentatus*, os pontos representam medianas, as caixas representam os percentis (25% - 75%) e as barras verticais, valores mínimo e máximo. Para as demais espécies, os pontos representam média e as barras verticais, o erro padrão.

Apenas para quatro espécies foi possível analisar o grau de repleção médio/4h (Fig. 4). Todas apresentaram valores menores de *GRm* nos horários noturnos, principalmente entre 23-3h, enquanto nos horários diurnos os valores foram quase sempre acima de 2 (exceção para *Moenkhausia* sp. que apresentou média levemente inferior a 2 entre 11-15h), mostrando intensa atividade alimentar durante o dia. Diferenças significativas foram detectadas apenas para *H. marginatus* ($F_{5,36} = 4,5126$; $P = 0,0027$) e *Moenkhausia* sp. ($F_{5,29} = 4,4706$; $P = 0,0038$), espécies que apresentaram também variação do *GRm* semelhantes. O *GRm* entre 23-3h foi significativamente diferente daquele entre 15-19h para *H. marginatus* e *Moenkhausia* sp., e também daquele entre 7-11h para *Moenkhausia* sp. (Teste de Tukey, $p < 0,05$; Fig. 4). Assim, embora a sobreposição nos horários de atividade tenha sido alta, alguns pares de espécies exibiram segregação temporal quanto aos picos.

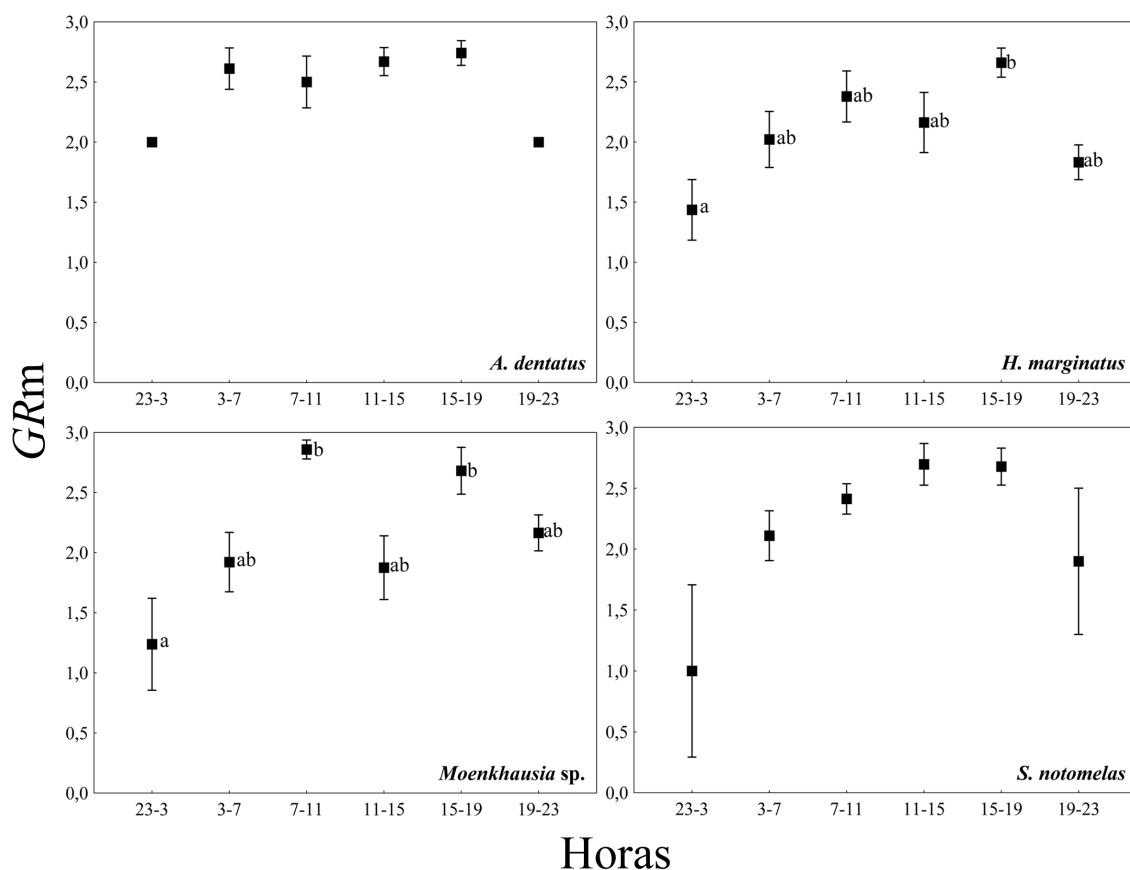


Fig. 4. Variação diária da atividade alimentar (representada pelo grau de repleção médio- *GRm*) das espécies de peixes capturadas no ressaco do Leopoldo, planície de inundação do alto rio Paraná/Brasil, entre outubro de 2007 e maio de 2008. Os pontos representam a média e as barras verticais, o erro padrão. Letras diferentes indicam médias que diferem estatisticamente (Teste de Tukey).

Dimensão Espacial

As capturas foram maiores nos habitats com bancos de *E. azurea* para quase todas as espécies, a exceção de *C. kelberi* que foi mais capturada em habitats com *N. amazonum*, e de *Moenkhausia* sp., mais capturada em *C. furcata* e *N. amazonum* (Fig. 5). Em área aberta foram capturados poucos indivíduos, sendo estes pertencentes às espécies *H. marginatus*, *Moenkhausia* sp. e *Pamphorichthys* sp. (Fig. 5). Foram observadas diferenças significativas na abundância de *A. dentatus* ($H_{3,31} = 16,9006$; $P = 0,0007$) e de *S. notomelas* ($H_{3,31} = 17,7551$; $P = 0,0005$) entre os habitats *N. amazonum* e *E. azurea* (Teste de Tukey, $p < 0,05$; Fig. 5). Para *Pamphorichthys* sp. ($F_{3,31} = 3,3878$; $P = 0,0324$), a área aberta foi significativamente diferente de *E. azurea*, enquanto que para *H. marginatus* ($F_{3,31} = 6,4056$; $P = 0,0020$) a área aberta, além de *E. azurea*, foi significativamente diferente de *C. furcata* (Teste de Tukey, $p < 0,05$; Fig. 5). Houve, portanto, segregação no uso do espaço das espécies *C. kelberi* e *Moenkhausia* sp. com as demais, embora não tenha sido significativa.

Dimensão Trófica

Do total de 1.778 indivíduos capturados, pertencentes às oito espécies mais abundantes, foi possível analisar o conteúdo estomacal de 1.276 (Tabela 2). Os itens mais consumidos pelas espécies, em ordem de importância, foram: microcrustáceos (Cladocera e Copepoda), insetos (Hemiptera e Hymenoptera) e algas (Zygnemaphyceae). *Astyanax altiparanae* e *M. sanctaefilomenae* consumiram principalmente insetos, sendo que representantes de Hemiptera foram predominantes nos conteúdos estomacais.

À exceção de *Pamphorichthys* sp., todas as demais espécies consumiram principalmente microcrustáceos. Copepoda foi o recurso mais importante apenas para *A. dentatus*. Cladocera foi muito consumido por *C. kelberi*, *S. notomelas*, *Pamphorichthys* sp., *H. marginatus* e *Moenkhausia* sp., sendo que para as duas últimas espécies, os Hymenoptera foram igualmente representativos na dieta (Tabela 2). A dieta de *Pamphorichthys* sp. e de *S. notomelas* foi composta, também, por diversos grupos de algas, principalmente Zygnemaphyceae e Oedogonophyceae, sendo que a primeira foi considerada herbívora, já que as algas foram mais importantes em sua dieta (57,39%) (Tabela 2).

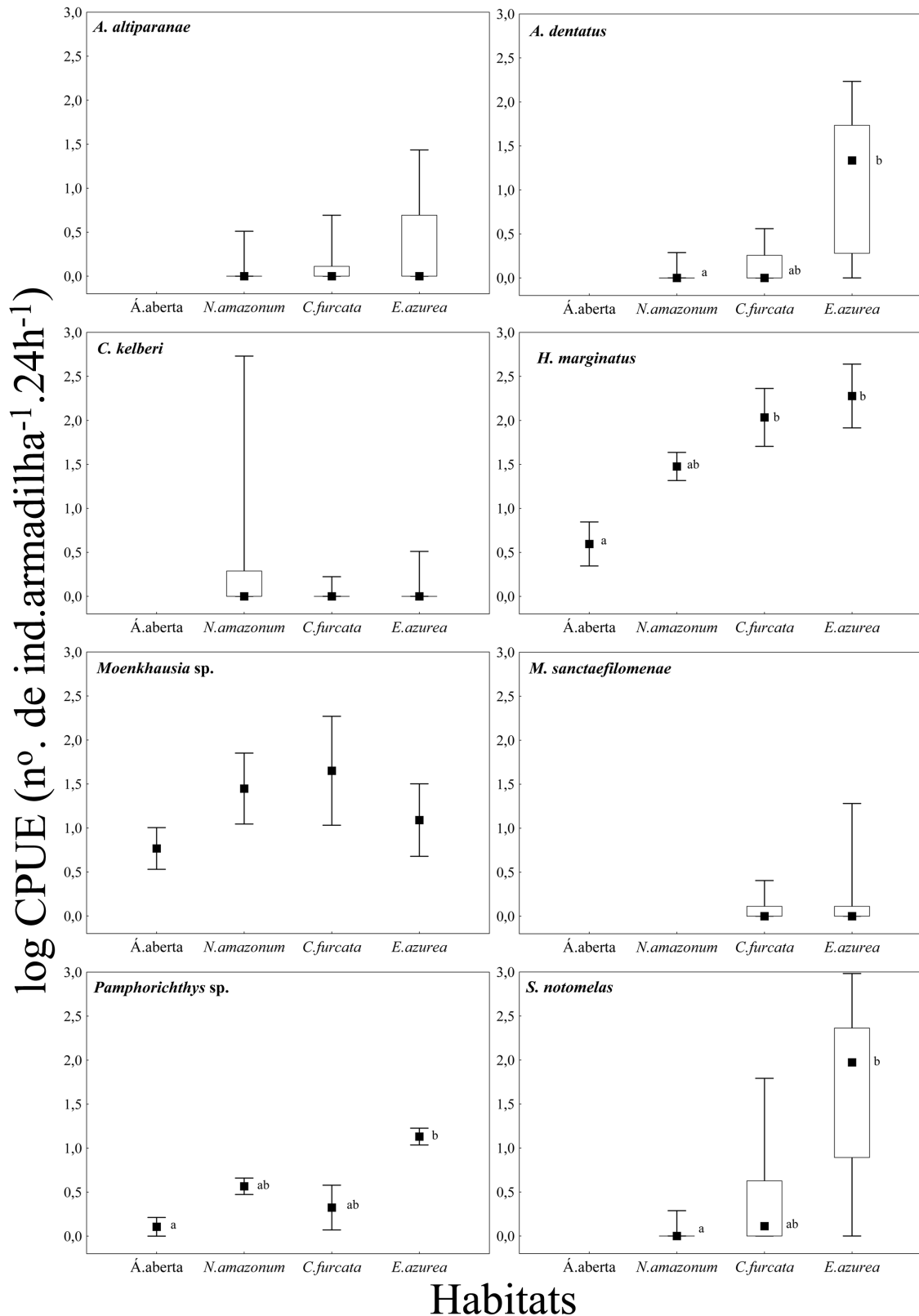


Fig. 5. Variação na captura por unidade de esforço (CPUE) das espécies de peixes nos diferentes habitats amostrados no ressaco do Leopoldo, planície de inundação do alto rio Paraná/Brasil, entre outubro de 2007 e maio de 2008. Para *H. marginatus*, *Moenkhausia sp.* e *Pamphorichthys sp.*, os pontos representam média e as barras verticais, o erro padrão. Para as demais espécies, os pontos representam a mediana, as caixas representam os percentis (25%-

75%) e as barras verticais, os valores mínimo e máximo. Letras diferentes indicam médias que diferem estatisticamente (Teste de Tukey).

Tabela 2. Composição da dieta (% de volume) das espécies de peixes capturadas no resaco do Leopoldo, planície de inundação do alto rio Paraná/Brasil, entre outubro de 2007 e maio de 2008. *A.alti* = *Astyanax altiparanae*; *A.dent* = *Aphyocharax dentatus*; *C.kelb* = *Cichla kelberi*; *H.marg* = *Hemigrammus marginatus*; *Moe sp* = *Moenkhausia sp.*; *M.sanc* = *Moenkhausia sanctaefilomenae*; *Pam sp* = *Pamphorichthys sp.*; *S.noto* = *Serrapinnus notomelas*; Cp (Máx-Min) = comprimento padrão máximo e mínimo em milímetros.

Itens alimentares	<i>A.alti</i>	<i>A.dent</i>	<i>C.kelb</i>	<i>H.marg</i>	<i>Moe sp</i>	<i>M.sanc</i>	<i>Pam sp</i>	<i>S.noto</i>
Número de indivíduos	21	104	15	453	373	13	101	196
Cp (Máx-Min)	17-43	14-40	20-49	12-38	27-39	17-35	6-27	13-32
Algas								
Zygnemaphyceae	0,32	0,02	0,47	0,04	0,67	0,03	27,77	14,04
Cyanophyceae	< 0,01	< 0,01		0,01	0,31	0,02	6,19	11,45
Oedogonophyceae	< 0,01	0,01		0,07	0,07		15,30	7,14
Bacillariophyceae		0,01		< 0,01	0,08		4,75	0,67
Chlorophyceae		< 0,01			0,08		3,35	0,29
Outras algas*			14,03	< 0,01	0,04	< 0,01	0,03	0,08
Zooplâncton								
Cladocera	6,82	8,91	85,50	28,43	36,68	6,86	20,60	62,83
Copepoda	3,14	45,69		0,49	3,55	0,15	3,96	0,49
Rotifera	< 0,01	0,83		0,64	0,79	< 0,01	2,15	0,35
Tecameba		0,03		0,01	0,37	0,38	0,86	0,53
Outros invertebrados**		0,35		1,91	1,38	0,77	2,25	0,32
Insetos								
Diptera/larva	2,27	7,81		3,09	3,85	5,25	11,27	1,35
Diptera/pupa	0,97	3,86		12,98	6,28	10,35	0,52	0,28
Diptera/adulto				1,80	0,85			0,06
Hemiptera	41,56	15,94		5,28	4,50	60,57		
Ephemeroptera	10,82	10,67		4,01	0,37	12,50	0,09	0,06
Hymenoptera	6,49	1,93		28,18	25,58			
Odonata		1,62		0,39	0,16			
Homoptera	2,16			1,47	0,68			
Outros insetos ***	22,18	1,60		5,58	7,17			
Restos de inseto	3,25	0,71		5,62	6,54	3,11	0,91	0,06

Outras algas * - incluem Crysophyceae, Euglenophyceae e Rodophyceae

Outros invertebrados** - incluem Acari, Aranae, Bivalvia, Conchostraca, Oligochaeta, Ostracoda e Nematoda

Outros insetos *** - incluem Coleoptera, Isoptera, Orthoptera, Collembola, Lepidoptera, Thysanoptera, Neuroptera e Trichoptera.

O gráfico feito com os escores do eixo 1 da Análise de Correspondência (autovalor: 0,828) mostrou uma nítida separação de *Pamphorichthys sp.* e de *S. notomelas* das demais espécies (Fig.6). A MRPP atestou diferenças significativas entre as espécies quanto à composição da dieta ($P < 0,05$; $A = 0,0752$).

O método de valor indicador detectou que as algas Zygnemaphyceae, Cyanophyceae e Oedogonophyceae foram indicativas da dieta de *S. notomelas*, enquanto que as Bacyllariophyceae e Chlorophyceae foram de *Pamphorichthys* sp. (Tabela 3). Dentre os microcrustáceos, os cladóceros foram indicativos da dieta de *S. notomelas* e os copépodos, de *A. dentatus*. Quanto aos insetos, pupas de Diptera e Hymenoptera foram indicativos para *H. marginatus*, enquanto os Hemiptera foram para *M. sanctaefilomenae*.

As análises de sobreposição da dieta foram baseadas em 28 pares de espécies, das quais a maioria (18 pares) apresentou valores de sobreposição inferiores a 0,5 (Tabela 4). Os pares com maiores valores de sobreposição foram: *H. marginatus* x *Moenkhausia* sp. (ambos consumiram mais Cladocera e Hymenoptera; sobreposição de 0,96), *C. kelberi* x *S. notomelas* (que consumiram principalmente Cladocera; sobreposição de 0,94) e *A. altiparanae* x *M. sanctaefilomenae* (que consumiram principalmente Hemiptera; sobreposição de 0,87). O elevado consumo de Cladocera ocasionou significativa sobreposição da dieta de *Moenkhausia* sp. x *C. kelberi* (0,77) x *S. notomelas* (0,76) (Tabela 2 e 4). *Serrapinnus notomelas* sobrepôs sua dieta com um número maior de espécies (*C. kelberi*, *H. marginatus*, *Moenkhausia* sp. e *Pamphorichthys* sp.) (Tabela 4). Assim, houve segregação trófica entre algumas espécies e elevado consumo em comum de alguns itens entre outras.

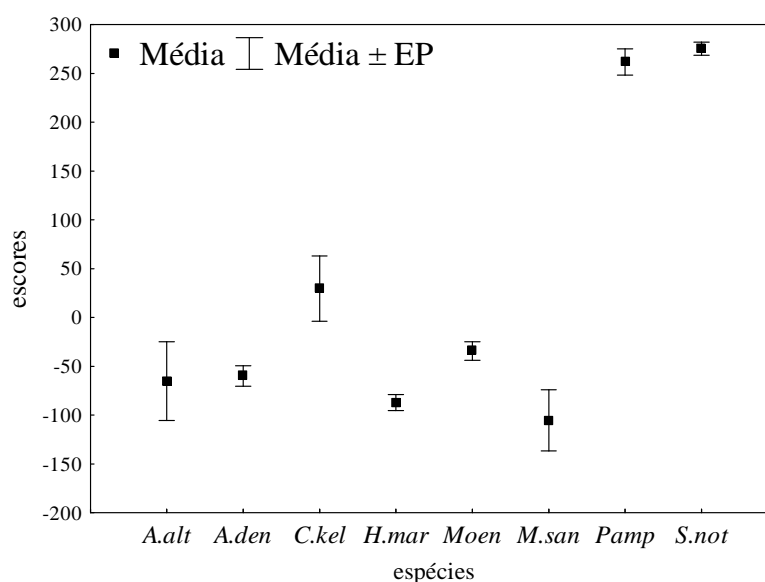


Fig. 6. Escores médios do eixo 1 da Análise de Correspondência feita com os dados de volume dos itens alimentares na dieta das espécies de peixes capturadas no ressaco do Leopoldo, planície de inundação do alto rio Paraná/Brasil, entre outubro de 2007 e maio de 2008.

Tabela 3. Resultados da análise de valor indicador, mostrando as abundâncias relativas, freqüências relativas e valor indicador de cada item alimentar para cada espécie de peixe (AA = *Astyanax altiparanae*, AD = *Aphyocharax dentatus*, CK = *Cichla kelberi*, HM = *Hemigrammus marginatus*, MO = *Moenkhausia* sp., MS = *Moenkhausia sanctaefilomenae*, PA = *Pamphorichthys* sp. e SN = *Serrapinnus notomelas*) do ressaco do Leopoldo, planície de inundação do alto rio Paraná/Brasil. Valores em negrito indicam valor indicador significativo ($p < 0,05$ no teste de permutação de Monte Carlo).

Itens alimentares	Abundância relativa								Freqüência relativa								Valor indicador							
	AA	AD	CK	HM	MO	MS	PA	SN	AA	AD	CK	HM	MO	MS	PA	SN	AA	AD	CK	HM	MO	MS	PA	SN
Zygnemaphyceae	1	0	0	0	3	0	21	75	5	10	0	7	25	8	78	71	0	0	0	0	1	0	16	54
Cyanophyceae	0	0	1	0	2	0	7	90	5	10	7	2	13	15	58	54	0	0	0	0	0	0	4	48
Oedogonophyceae	0	0	0	1	1	0	23	76	5	12	0	4	6	0	56	51	0	0	0	0	0	0	13	38
Bacyllariophyceae	0	0	0	0	4	0	48	48	0	13	0	3	14	0	65	42	0	0	0	0	1	0	31	20
Chlorophyceae	0	0	0	0	7	0	57	35	0	1	0	0	6	0	29	10	0	0	0	0	0	0	16	3
Cladocera	3	6	2	16	20	4	2	46	48	64	57	57	65	54	60	79	2	4	1	9	13	2	1	37
Copepoda	3	62	29	1	4	0	1	1	29	89	93	8	28	8	29	13	1	55	27	0	1	0	0	0
Diptera/pupa	2	13	0	36	17	30	0	1	5	16	0	39	22	31	1	2	0	1	0	14	4	10	0	0
Hemiptera	29	15	0	4	3	48	0	0	43	29	0	10	9	38	0	0	12	4	0	0	0	19	0	0
Hymenoptera	10	4	0	46	40	0	0	0	5	3	0	30	32	0	0	0	0	0	0	14	13	0	0	0

Tabela 4. Sobreposição alimentar entre as espécies de peixes capturadas no rêsaco do Leopoldo, planície de inundaçãõ do alto rio Paraná/Brasil, entre outubro de 2007 e maio de 2008. *A.alti* = *Astyanax altiparanae*; *A.dent* = *Aphyocharax dentatus*; *C.kelb* = *Cichla kelberi*; *H.marg* = *Hemigrammus marginatus*; *Moe sp* = *Moenkhausia sp.*; *M.sanc* = *Moenkhausia sanctaefilomenae*; *Pam sp* = *Pamphorichthys sp.*; *S. noto* = *Serrapinnus notomelas*.

Espécies	<i>A.alti</i>	<i>A.dent</i>	<i>C.kelb</i>	<i>H.marg</i>	<i>Moe sp</i>	<i>M.sanc</i>	<i>Pam sp</i>	<i>S.noto</i>
<i>A.alti</i>	-	0,4154	0,1358	0,3735	0,3516	0,8697	0,0952	0,1345
<i>A.dent</i>		-	0,1718	0,2448	0,2864	0,3854	0,2208	0,1768
<i>C.kelb</i>			-	0,6442	0,7737	0,1068	0,5034	0,9436
<i>H.marg</i>				-	0,9649	0,2661	0,3626	0,6270
<i>Moe sp</i>					-	0,2145	0,4463	0,7561
<i>M.sanc</i>						-	0,0827	0,1062
<i>Pam sp</i>							-	0,7050
<i>S.noto</i>								-

2.6 Discussão

As espécies de peixes exibiram, no geral, padrões de distribuição similares quanto ao tempo, sendo que algumas espécies sobrepuseram inclusive os horários de pico de atividade. Diferenças marcantes no horário de atividade das espécies podem requerer maiores diferenciações morfológicas, fisiológicas ou etológicas que normalmente ocorrem, por exemplo, dentro de um grupo funcional (Ross, 1986). Portanto, a partilha temporal pode refletir efeitos históricos, mais que a coevolução dentro de uma comunidade particular. Além disso, a dimensão temporal diária ou sazonal, parece ser menos importante que as demais dimensões por razões tais como, o número limitado de maneiras pelas quais o uso temporal dos recursos pode ser subdividido, a taxa de recorrência desse recurso e o balanço entre o prejuízo do recurso não ser utilizado por um intervalo de tempo *versus* pelo menos algum benefício dele ser usado (Schoener 1974).

A especialização temporal será importante quando a habilidade para processar o alimento é limitada em relação ao risco de ser predado durante o forrageio (Schoener 1974). Neste estudo, os peixes de pequeno porte demonstraram intensa atividade durante o dia. À noite, é possível que eles deixem os bancos de macrófitas e explorem as áreas sem vegetação, que na ausência de luz, se tornam locais menos arriscados quanto à ação dos predadores. Além do que, alguns organismos importantes como

alimento para esses pequenos peixes, como alguns microcrustáceos, realizam migrações horizontais, se aglomerando em áreas protegidas por vegetação durante o dia, mudando para áreas abertas à noite (Wojtal et al. 2003). O fato da maioria dos indivíduos capturados em área aberta ter ocorrido nos horários noturnos (88% dos indivíduos; Cantanhêde dados não publicados) confirmariam essas suposições.

Em ambientes aquáticos colonizados por macrófitas, os peixes de pequeno porte, por serem mais vulneráveis à predação, podem ocupar preferencialmente estas plantas (Agostinho et al. 2007; Pelicice et al. 2008; Barrientos & Allen 2008). Com isso, os ambientes mais estruturados são capazes de manter maior número de espécies de peixes e maior densidade (Vono & Barbosa 2001; Dibble et al. 2006; Agostinho et al. 2003; Pelicice et al. 2005). Nossos resultados confirmam esse padrão já que o maior número de indivíduos (e de espécies; ver Cantanhêde, 2009) foi capturado em habitats colonizados por *E. azurea*, a macrófita de maior complexidade estrutural dentre as amostradas (Dibble & Thomaz 2006); são exceções *Moenkhausia* sp., que foi mais capturada em *C. furcata*, e *C. kelberi*, mais capturada em *N. amazonum*. Por outro lado, o menor número de indivíduos (e de espécies; ver Cantanhêde, 2009) foi capturado em área aberta (apenas *H. marginatus*, *Moenkhausia* sp. e *Pamphorichthys* sp.), provavelmente um reflexo do alto risco de predação em áreas sem vegetação (Agostinho et al. 2007). A pressão de predação pode, portanto, confinar os pequenos peixes a tipos particulares de habitats (Werner et al. 1977; Chick & McIvor 1997), levando-os a segregar ao longo das demais dimensões do nicho, para evitar competição.

As análises da dimensão trófica indicaram que a dieta das espécies diferiu, apesar de vários pares de espécies apresentarem valores altos de sobreposição alimentar. *Astyanax altiparanae* e *M. sanctaefilomenae*, por exemplo, mostraram elevada sobreposição da dieta sendo que Hemiptera foi o principal alimento consumido por ambas. Além da sobreposição trófica, elas também não segregaram espacialmente, pois utilizaram principalmente bancos de *E. azurea*. Portanto, tais espécies atenderiam a muitos requisitos para serem consideradas potenciais competidores. Entretanto, essas espécies estão entre as menos abundantes da assembleia, o que diminui a taxa de encontro entre elas. De acordo com Pelicice & Agostinho (2006), a baixa frequência de co-ocorrência entre competidores potenciais seria uma das maneiras de prevenir forte competição trófica.

Para a maioria das espécies analisadas, os organismos zooplancônicos estiveram entre os itens mais consumidos. O zooplâncton pode se tornar amplamente abundante e disponível em períodos de cheia (Lansac-Tôha et al. 2004), quando os ambientes aquáticos recebem uma importante descarga de nutrientes e matéria orgânica suspensa (Sousa et al. 2010). Como esse estudo contempla alguns meses de cheia, o fato da maioria das espécies consumir zooplâncton, deve ser justificado pela disponibilidade desse recurso. *Aphyocharax dentatus* apresentou baixos valores de sobreposição alimentar, segregando das demais espécies por ser a única que consumiu, principalmente, copépodos. Os cladóceros foram os principais itens consumidos por *C. kelberi*, *H. marginatus*, *Moenkhausia* sp. e *S. notomelas*, o que foi a causa de alta sobreposição alimentar entre essas espécies. Vários estudos indicam que a sobreposição na dieta de espécies coexistentes é mais alta quando os recursos estão mais abundantes, especialmente nos períodos de cheia (Zaret & Rand 1971). A flexibilidade na dieta das espécies e a habilidade para captar recursos sazonalmente abundantes podem ser determinantes para a abundância delas na comunidade.

Cichla kelberi tem hábito alimentar piscívoro quando adulta (Fugi et al. 2008), mas os exemplares capturados nesse estudo eram jovens e se alimentaram basicamente de cladóceros. Como ocorreu quase que exclusivamente em habitats com *N. amazonum*, *C. kelberi* segregou das demais espécies quanto ao uso do habitat. No entanto, como parte dos indivíduos capturados foi proveniente de um cardume, estes resultados devem ser vistos com ressalvas.

Hemigrammus marginatus e *Moenkhausia* sp. são caracídeos morfologicamente muito semelhantes, e nas amostragens foram as espécies mais abundantes. Elas exibiram ainda, o mais alto valor de sobreposição alimentar da assembleia. No entanto, segregaram quanto ao uso do habitat: *H. marginatus* foi a espécie mais capturada em bancos de *E. azurea*, enquanto *Moenkhausia* sp. foi a mais capturada em *C. furcata*, *N. amazonum* e na área aberta. Kneitel & Chase (2004) afirmam que, quando o espaço é um recurso, mudanças regionais podem conduzir as espécies a coexistirem se elas alterarem suas habilidades para competir por recursos em um fragmento e colonizam fragmentos vazios. Isso pode ter ocorrido em nosso estudo, se considerarmos que as macrófitas *C. furcata* e *N. amazonum* colonizaram o ressaco muitos meses depois de *E. azurea*, sendo registradas somente a partir de outubro (Cantanhêde dados não publicados). Tilman (1994) ressalta que um grande número de espécies pode coexistir

em uma região quando novos habitats são criados, e as espécies mudam suas habilidades competitivas relativas para colonizar tais habitats.

As espécies *H. marginatus* e *Moenkhausia* sp. exibiram ainda segregação no uso do tempo: o pico de atividade da primeira foi nos horários crepusculares e da segunda foi nos horários de maior incidência de luz. Em um sistema competitivo, algumas espécies terão que segregar em mais dimensões para preservar a mínima sobreposição do recurso (Levins 1968; MacArthur 1965). Portanto, a segregação de nicho geralmente é multidimensional (Schoener, 1974) e, nesses casos, as similaridades das espécies ao longo de uma dimensão devem implicar em dissimilaridade ao longo de outra (hipótese da complementaridade de nicho) (Ross 1986).

Serrapinnus notomelas sobrepôs sua dieta com o maior número de espécies. Com *H. marginatus* e *Moenkhausia* sp., essa sobreposição foi relativamente alta em função do consumo de cladóceros. Além do alimento, *S. notomelas* e *H. marginatus* sobrepuseram o horário de atividade e o uso do habitat. Diferiram apenas quanto ao consumo de insetos (muito importante para *H. marginatus*) e de algas (importante para *S. notomelas*). Essa segregação ecológica sutil entre as espécies se aproxima do limite de similaridade predito pela Teoria das *species packing* (May & McArthur 1972). Como as espécies raramente têm *fitness* igual é provável que quando duas espécies com alta sobreposição co-ocorrem, uma delas será mais abundante (Mason et al. 2008), no nosso caso, *H. marginatus*.

Por outro lado, *S. notomelas* segregou sutilmente de *Moenkhausia* sp. ao longo das três dimensões do nicho, apesar do alto valor de sobreposição alimentar que apresentaram pelo consumo em comum de cladóceros. Já a sobreposição de *S. notomelas* com *Pamphorichthys* sp. foi alta pelo elevado consumo de algas, além dos cladóceros. Embora a segregação temporal tenha ocorrido, é importante ressaltar a partilha do recurso algas, evidenciado pela análise de valor indicador dos itens. As algas do tipo Zygnemaphyceae, Cianophyceae e Oedogoniophyceae foram indicadoras da dieta de *S. notomelas*, enquanto Bacylariophyceae e Chlorophyceae foram indicadoras para *Pamphorichthys* sp. Para Colwell & Futuyama (1971), o fato dos estudos empregarem maior subdivisão da dimensão alimento que das demais dimensões, o que afetaria os valores de sobreposição, poderia ser a causa da importância maior da segregação trófica em assembleias de peixes. Entretanto, de outra maneira, poderíamos atribuir intensas relações competitivas a espécies como essas que, na verdade, parecem

ter se ajustado evolutivamente para segregar de uma forma mais refinada ao longo de uma dimensão, evitando competição direta.

Analisando a assembleia, todas as dimensões do nicho se mostraram importantes para segregar os peixes de pequeno porte, embora o alimento tenha sido a principal. Verificando estudos realizados em riachos e lagos, Ross (1986) não detectou diferença significativa na importância das dimensões trófica e espacial. Comparando ambientes de água doce com ambientes marinhos, Horn (1972) diz que a diferença na quantidade de espaços disponíveis no mar (e conseqüente, maior probabilidade de limitação de recursos) resulta em maior segregação de habitat entre peixes de água doce que entre os marinhos. Em um estudo realizado em pequenos lagos nos Estados Unidos, Werner et al. (1977) concluíram que a segregação ecológica entre peixes litorâneos foi, principalmente, mediada pelo habitat. Em ambientes rasos, como o que foi utilizado nesse estudo, as estruturas submersas das macrófitas podem oferecer considerável diversidade de habitats (Dibble & Thomaz 2006). No entanto, as cheias são eventos marcantes que alteram, sazonalmente, a composição e abundância da vegetação aquática, especialmente de ambientes rasos, como relatado por Sousa et al. (2010) na planície de inundação do alto rio Paraná em 2007 (período próximo ao do nosso estudo). Os autores afirmam que as inundações afetam as macrófitas por desprender suas raízes do solo via movimentação do sedimento, além de reduzir a transparência da água. Nos meses subsequentes, com a diminuição do nível de água, as macrófitas gradativamente recolonizam esses ambientes. Portanto, se a magnitude da heterogeneidade de habitat fornecida pelas macrófitas sofre alterações sazonais, é natural que os peixes de pequeno porte segreguem ao longo das demais dimensões, exibindo inclusive casos de partilha refinada do alimento (como visto entre as algóvoras *S. notomelas* e *Pamphorichthys* sp.), o que evidencia a importância da complementaridade no uso do recurso como mecanismo estrutural dominante nessas assembleias.

REFERÊNCIAS

- Agostinho, A.A., Gomes, L.C. & Julio Jr., H.F. 2003. Relações entre macrófitas aquáticas e fauna de peixes. In: Thomaz, S.M. & Bini, L.M., eds. Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas. Maringá: EDUEM, pp. 261–277.

- Agostinho, A.A., Gomes, L.C., Veríssimo, S. & Okada, E.K. 2004a. Flood regime, dam regulation, and fish in the Upper Paraná River: effects on assemblage attributes, reproduction and recruitment. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 14: 11–19.
- Agostinho, A.A., Thomaz, S.M. & Gomes, L.C. 2004b. Threats of biodiversity in the floodplain of the Upper Paraná River: effects of hydrological regulation by dams. *Ecohydrology & Hydrobiology* 4: 255–268.
- Agostinho, A.A., Thomaz, S.M., Gomes, L.C. & Baltar, S.L.S.M.A. 2007. Influence of the macrophytes *Eichhornia azurea* on fish assemblage of the upper Paraná River floodplain (Brazil). *Aquatic Ecology* 41: 611–619.
- Almeida, V.L.L. de. 2000. Partilha de recursos alimentares entre peixes de água doce. Exame Geral de Qualificação, Universidade Estadual de Maringá, Maringá, 31pp.
- Araújo-Lima, C.A.R.M., Portugal, L.P.S. & Ferreira, E.G. 1986. Fish-macrophyte relationship in the Anavilhanas archipelago, a black water system in the Central Amazon. *Journal of Fish Biology* 29: 1-11.
- Barrientos, C.A. & Allen, M.S. 2008. Fish abundance and community composition in native and non-native plants following *Hydrilla* colonization at Lake Izabal, Guatemala. *Fisheries Management and Ecology* 15: 99–106.
- Cantanhêde, G. 2009. Assembleia de peixes de pequeno porte associada à complexidade estrutural em ambiente de água doce Neotropical. Exame Geral de Qualificação - Universidade Estadual de Maringá. 27p.
- Chick, J.H. & McIvor, C.C. 1997. Habitat selection by three littoral zone fishes: effects of predation pressure, plant density and macrophyte type. *Ecology of Freshwater Fish* 6: 27–35.
- Collwell, R.K. & Futuyma, D.J. 1971 On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52: 567–576.
- Conover, W.J. & Iman, R.L. 1981. Rank transform as a bridge between parametric and nonparametric statistics. *American Statistics* 35: 124–133.
- Delariva, R.L., Agostinho, A.A., Nakatani, K. & Baumgartner, G. 1994. Ichthyofauna associated to aquatic macrophytes in the upper Paraná river floodplain. *Revista UNIMAR* 16: 41-60.
- Dibble, E.D. & Thomaz, S.M. 2006. A simple method to estimate spatial complexity in aquatic plants. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49(3): 421–428.

- Dibble, E.D., Thomaz, S.M. & Padial, A.A. 2006. Spatial complexity measured at a multi-scale in three aquatic plant species. *Journal of Freshwater Ecology* 21: 230–247.
- Dufrêne, M. & Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67(3): 345–366.
- Fugi, R., Luz-Agostinho, K.D.G. & Agostinho, A.A. 2008. Trophic interaction between an introduced (peacock bass) and a native (dogfish) piscivorous fish in a Neotropical impounded river. *Hydrobiologia* 607: 143–150.
- Gauch Jr., H.G. 1982. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Gerking, S.D. 1994. *Feeding ecology*. San Diego, CA: Academic Press.
- Graça, W.J & Pavanelli, C.S. 2007. Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes. Maringá, PR: EDUEM.
- Hellawell, J.M. & Abel, R. A. 1971. A rapid volumetric method for the analysis of the food of fishes. *Journal of Fish Biology* 3: 29–37.
- Horn, M.H. 1972. The amount of space available for marine and freshwater fishes. *Fishery Bulletin* 70: 1295–1297.
- King M. 1995. *Fisheries biology, assessment and management*. Oxford, Fishing News Books.
- Kneitel, J.M. & Chase, J.M. 2004. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters* 7: 69–80.
- Lansac-Tôha, F.A., Bonecker, C.C. & Velho, L.F.M. 2004. Composition, species richness and abundance of the zooplankton community. In: Thomaz, S.M., Agostinho, A.A. & Hahn, N.S., eds. *The Upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. Leiden: Backhuys Publishers, pp. 145–190.
- Levins, R. 1968. *Evolution in changing environments*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- MacArthur, R.H. 1965. Patterns of species diversity. *Biological Reviews* 40: 510–533.
- MacArthur, R.H. & Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101: 377–385.
- MacCune, B. & Mefford, M.J. 1999. *PC-Ord: Multivariate analysis of ecological data (version 4)*. Gleneden Beach, OR: MjM Software Design.

- 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.
- May, R. 1986. The search of patterns in the balance of nature: advances and retreats. *Ecology* 67: 1115–1126.
- May, R.M. & MacArthur, R.H. 1972. Niche overlap as a function of environmental variability. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 69: 1109–1113.
- Meschiatti, J., Arcifa, M.S. & Fenerich-Verani, N. 2000. Fish communities associated with macrophytes in Brazilian floodplain lakes. *Environmental Biology of Fish* 58: 133–143.
- Olden, J.D., Jackson, D.A. & Peres-Neto, P.R. 2001. Spatial isolation and fish communities in drainage lakes. *Oecologia* 127: 572–585.
- Oyakawa, O.T. & Esteves, K.E. 2004. Métodos de amostragem de peixes de água doce. In Bicudo, C.E.M. & Bicudo, D.C., eds. *Amostragem em Limnologia*. São Carlos: RiMa, pp. 231–243.
- Pelicice, F.M. & Agostinho, A.A. 2006. Feeding ecology of fishes associated with *Egeria* spp. patches in a tropical reservoir, Brazil. *Ecology of Freshwater Fish* 15: 10–19.
- Pelicice, F.M., Agostinho, A.A. & Thomaz, S.M. 2005. Fish assemblages associated with *Egeria* in a tropical reservoir: investigating the effects of plant biomass and diel period. *Acta Oecologica* 27: 9–16.
- Pelicice, F.M., Thomaz, S.M. & Agostinho, A.A. 2008. Simple relationships to predict attributes of fish assemblages in patches of submerged macrophytes. *Neotropical Ichthyology* 6(4): 543–550.
- Pianka, E.R. 1969. Sympatry of desert lizards (*Ctenotus*) in western Australia. *Ecology* 50: 1012–1030.
- Pianka, E.R. 1973. The structure of lizards communities. *Annual review of Ecology and Systematics* 4: 53–74.
- Quinn, G.P. & Keough, M.J. 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Ross, S.T. 1986. Resource partitioning in fish assemblage: a review of field studies. *Copeia* 2: 352–388.

- Schoener, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27–38.
- Slade, J.G. & Dibble, E.D. 2005. Relationship between littoral zone macrophytes and the fish community in four urban Minnesota lakes. *Journal of Freshwater Ecology* 20: 635–640.
- Sousa, W.T.Z., Thomaz, S.M. & Murphy, K.J. 2010. Response of native *Egeria najas* Planch. and invasive *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle to altered hydroecological regime in a subtropical river. *Aquatic Botany* 92: 40–48.
- Souza Filho, E.E. & Stevaux, J.C. 2004. Geology and geomorphology of the Baía-Curutuba-Ivinheima river complex. In: Thomaz, S.M., Agostinho, A.A. & Hahn, N.S., eds. *The upper Paraná river and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. Leiden: Backhuys Publishers, pp. 1–29.
- Tilman, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75: 2–16.
- Vono, V. & Barbosa, F.A.R. 2001. Habitats and littoral zone fish community structure of two natural lakes in southeast Brazil. *Environmental Biology of Fishes* 61: 371–379.
- Werner, E.E., Hall, D.J., Laughlin, D.R., Wagner, D.J., Wilsmann L.A. & Funk, F.C. 1977. Habitat partitioning in a freshwater fish community. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34: 360–370.
- Wojtal, A., Frankiewicz, P., Izydorczyk, K. & Zalewski, M. 2003. Horizontal migration of zooplankton in a littoral zone of the lowland Sulejow Reservoir (Central Poland). *Hydrobiologia* 506–509: 339–346.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. NJ: Prentice Hall.
- Zaret, T.M. & Rand, A.S. 1971. Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. *Ecology* 52(2): 336–342.
- 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.

3 CAPÍTULO II

O EFEITO DA VARIAÇÃO DO NÍVEL HIDROLÓGICO E DA COMPLEXIDADE DE HABITAT SOBRE A DIETA DE ESPÉCIES DE PEIXES DE PEQUENO PORTE

O efeito da variação do nível hidrológico e da complexidade de habitat sobre a dieta de espécies de peixes de pequeno porte

3.1 Resumo - Fatores como a flutuação sazonal no nível da água e variação dos níveis de estruturação dos habitats afetam a distribuição e abundância de diversos organismos-alimento, e, conseqüentemente, podem ocasionar alterações na dieta dos peixes. Avaliou-se o efeito da variação do nível hidrológico pela composição mensal da dieta de *Aphyocharax dentatus*, *Hemigrammus marginatus*, *Moenkhausia* sp. e *Serrapinnus notomelas* em um ambiente raso da planície de inundação do alto rio Paraná, entre junho/07 e maio/08. O efeito da heterogeneidade de habitat foi examinado pela análise da dieta dessas espécies em bancos de macrófitas com diferentes níveis de complexidade estrutural (*Eichhornia azurea*, *Cabomba furcata* e *Nymphaea amazonum*) e em áreas sem vegetação. A captura dos peixes foi realizada com uma armadilha de sub-superfície e a dieta foi avaliada pelo método volumétrico. No período de águas baixas, as espécies exibiram dietas bem definidas: *Aphyocharax dentatus* foi zooplantívora, *H. marginatus* e *Moenkhausia* sp. foram insetívoras e *S. notomelas* foi algívora, enquanto no período de águas altas, suas dietas foram semelhantes pelo aumento do consumo de cladóceros. Em habitats com vegetação, a dieta das espécies foi mais diversa (menor dominância de um item), e na presença da macrófita de maior complexidade, *E. azurea*, essa variedade foi ainda maior para três das quatro espécies analisadas, o que ressalta a importância de estruturas complexas como fontes mais ricas em recursos alimentares. Nossos resultados demonstraram a importância de avaliar a dieta sobre diferentes condições temporais e espaciais, as quais promovem mudanças na disponibilidade dos recursos alimentares.

Palavras-chave macrófitas, alimentação, planície de inundação, Neotropical

Effects of water level oscillation and habitat complexity on diet of small body fishes

3.2 *Abstract* - Factors such as the seasonal fluctuation of water level and changes of the structure of habitat affect the distribution and the abundance of several organisms which serve as food for fish and as a consequence, they may influence the fish diet. We assessed the effect of water level fluctuations on composition of the monthly diet of *Aphyocharax dentatus*, *Hemigrammus marginatus*, *Moenkhausia* sp. and *Serrapinnus notomelas* in a shallow habitat of the Upper Paraná River floodplain, from June 2007 through May 2008. The effect of habitat heterogeneity was measured through the analysis of the diet of these species in stands dominated by macrophytes with different levels of structural complexity (*Eichhornia azurea*, *Cabomba furcata* and *Nymphaea amazonum*) and in areas devoided of vegetation. Fishes were caught with a minnow trap that remained in the water sub-surface and the diet was assessed by the volumetric method. During the low water period the species had well defined diets: *Aphyocharax dentatus* was zooplanktivorous, *H. marginatus* and *Moenkhausia* sp. were insectivorous while *S. notomelas* was algivorous. During high water, their diets were similar and consume of cladocerans predominated. In vegetated habitats, the diet was more diverse (lower dominance of a single item) and in the most complex macrophyte (*E. azurea* roots), this variety was still higher for three of the four species analyzed, suggesting that complex structures are important in furnishing richer sources of food. Our results show the importance of assessing the diet under different temporal and spatial conditions which promotes changes in the food resource availability.

Keywords: macrophyte, feeding, floodplain, Neotropical

3.3 Introdução

Distúrbios físicos e mudanças sazonais na qualidade de habitat alteram a heterogeneidade espacial em diferentes escalas e influenciam a dinâmica das populações, bem como as interações entre as espécies (Winemiller & Jepsen 1998). Em rios neotropicais, o regime de inundação é a principal força que determina a sazonalidade dos fatores abióticos e dos organismos (Lowe-McConnell 1987), alterando, conseqüentemente, a estrutura da comunidade e o funcionamento do ecossistema (Agostinho et al. 2004a). Na planície do alto rio Paraná, eventos de inundação de verão ainda ocorrem e variam substancialmente em amplitude e duração à cada ano, a despeito da considerável regulação do fluxo pelos reservatórios a montante (Thomaz et al. 2009).

Variações no ambiente podem resultar em mudanças na dieta dos peixes, uma vez que os organismos-alimento também sofrem alterações marcantes com a flutuação do nível da água (Poi de Neiff & Carignan 1997; Lansac-Tôha et al. 2004; Higuti et al. 2007; Algarte et al. 2009; Rosin et al. 2009; Bonecker et al. 2009). De acordo com Prejs & Prejs (1987), tais flutuações ocasionam abundância de alimento na estação chuvosa e escassez na estação seca. Por essa razão, o comportamento alimentar de um peixe deve ser visto sob várias condições, considerando que uma espécie especialista pode ser tornar generalista se uma fonte de alimento específica declina (Gerking 1994). Assim, estudos dos efeitos das mudanças hidrológicas sobre as assembleias de peixes podem elucidar mudanças qualitativas e quantitativas na dieta das espécies (Winemiller & Jepsen 1998; Hahn et al. 2004; Russo & Hahn 2006; Novakowski et al. 2008).

A maior parte da produção primária nas teias alimentares aquáticas é concentrada em bancos de macrófitas aquáticas (Winemiller & Jepsen 1998), pois suas estruturas submersas representam excelentes substratos para deposição de detritos, algas e bactérias, o que contribui para a instalação de muitos táxons de invertebrados (Poi de Neiff & Carignan 1997; De Marco Jr et al. 2001; Lansac-Tôha et al. 2003; Mazzeo et al. 2003; Takeda et al. 2003; Rodrigues & Bicudo, 2004). Com isso, muitos peixes são beneficiados nesses ambientes, em função da elevada diversidade de alimento (Araújo-Lima et al. 1986; Delariva et al. 1994; Meschiatti et al. 2000; Casatti et al. 2003; Russo & Hahn 2006; Pelicice & Agostinho 2006).

Macrófitas são, portanto, importantes componentes da zona litorânea em ambientes lênticos, onde desempenham um papel importante na estruturação das assembleias de peixes (Vono & Barbosa 2001; Slade et al. 2005). A complexidade

estrutural dessas plantas incrementa a heterogeneidade de habitats (Agostinho et al. 2007), criando abrigos contra a predação para pequenos peixes e invertebrados (Rozas & Odum 1988; Chick & McIvor 1994; Grenouillet et al. 2000; Kornijów et al. 2005). Geralmente habitats com maior complexidade estrutural suportam maior diversidade e/ou densidade de invertebrados (Stansfield et al. 1997; Meerhoff et al. 2003, 2007; Thomaz et al. 2008) e de peixes (Tonn & Magnuson 1982; Vono & Barbosa, 2001, Dibble et al. 2006, Agostinho et al. 2003, Pelecice et al. 2005). Apesar disso, não existem estudos que atestem se os peixes apresentam dieta mais diversa quando forrageiam em macrófitas com maior complexidade estrutural.

Os peixes de pequeno porte, que usam habitats litorâneos, frequentemente colonizados por diversas espécies de macrófitas (Delariva et al. 1994), podem ser importantes no entendimento da dinâmica trófica de planícies de inundação (Hahn et al. 2004), uma vez que funcionam como elos importantes entre produtores primários e predadores de topo nas teias alimentares (Russo & Hahn 2006; Corrêa et al. 2009). Dentre as espécies de pequeno porte, os caracídeos são considerados vulneráveis à predação e, por essa razão, encontram-se frequentemente associados à macrófitas (Delariva et al. 1994; Meschiatti et al. 2000; Pelicice et al. 2005; Agostinho et al. 2007). Na planície de inundação do alto rio Paraná, os caracídeos *Aphyocharax dentatus* Eigenmann & Kennedy, 1903, *Hemigrammus marginatus* Ellis, 1911, *Moenkhausia* sp. e *Serrapinnus notomelas* (Eigenmann, 1915) foram as espécies mais abundantes na região litorânea de um ambiente raso, sendo que quanto maior a complexidade estrutural dos habitats amostrados, maior a quantidade de indivíduos capturados (Cantanhêde 2009).

Dessa forma, esse estudo tem por objetivo avaliar variações temporais e espaciais na dieta de *A. dentatus*, *H. marginatus*, *Moenkhausia* sp. e *S. notomelas*, para testar as seguintes hipóteses: i) as espécies exibem alterações em suas dietas ao longo dos meses, devido à variação do nível hidrológico e ii) a estruturação de habitat afeta a composição da dieta dessas espécies. Quanto à variação temporal predizemos que a dieta das espécies no período de águas baixas é diferente da exibida em águas altas. Para inferir se a diversidade de alimento disponível é maior em habitats mais estruturados, predizemos ainda que os indivíduos capturados em habitats com maior complexidade consomem maior diversidade de itens alimentares. Para isso foram examinadas as dietas das espécies de peixes em habitats com diferentes níveis de estruturação: bancos das macrófitas *Eichhornia azurea* (Sw.) Kunth (mais complexa), *Cabomba furcata* Schult

& Schult.f. (complexidade intermediária) e *Nymphaea amazonum* Mart. & Zucc. (menos complexa), (Dibble & Thomaz 2006), além de áreas sem vegetação (ausência de complexidade).

3.4 Material e Métodos

3.4.1 Área de estudo

O alto rio Paraná apresentava originalmente uma extensa planície de inundação, com 480 km de comprimento e mais de 20 km de largura. Em 1998, com a construção do reservatório de Porto Primavera, essa planície foi reduzida a um curto trecho (cerca de 230 km) entre o novo reservatório e o reservatório de Itaipu (22°45'S 2°53'30"W) (Agostinho et al. 2004a e b). Representa ainda a principal porção livre de barramento do rio Paraná em território brasileiro, sendo que a alta variabilidade de habitats terrestres e aquáticos existente nesta área é responsável por uma grande diversidade específica.

Os ressacos são ambientes formados por barras laterais com formato alongado, dispostos junto às margens do canal principal (Souza Filho & Stevaux 2004). O ressaco do Leopoldo (22°45'24"S; 53°16'8"W) (Fig. 1), local onde foram feitas as amostragens desse estudo, é um ambiente raso, com 966,2 m de comprimento, profundidade média de 3,1 m, perímetro de 2.046,9 m e área de 2,95 ha. Conecta-se ao rio Paraná através de um canal com 15,0 m de largura, sendo, por essa razão, diretamente influenciado por suas oscilações de nível. Suas margens são cobertas por mata, principalmente por espécies dos gêneros *Croton*, *Cecropia* e *Inga*. A região litorânea é colonizada principalmente pelas macrófitas *Eichhornia azurea*, *E. crassipes* (Mart.) Solms, *Salvinia auriculata* Aubl., *Potamogeton ferrugineus* Wedd., *Oxicaryum cubense* (Poeppig & Kunth) e *Polygonum* spp., com predomínio da primeira.

3.4.2 Amostragem

As coletas foram realizadas mensalmente, de junho de 2007 a maio de 2008. Nesse período, a flutuação do nível da água não foi simétrica, ou seja, ocorreram vários pulsos de inundação e de seca (Fig. 2). No Rio Paraná, quando o nível da água ultrapassa 3,5 m (medidor localizado na Base Avançada de Pesquisas do Nupélia/UEM em Porto Rico: 22°45'53.20"S; 53°15'27.27"W), a conexão com a sua planície de inundação e seus habitats marginais aumenta consideravelmente (Agostinho et al. 2004b), e então considera-se que o sistema rio-planície está sob influência de inundação. Durante os períodos de águas altas, vários pulsos de inundação podem

ocorrer, oscilando entre duas semanas e três meses, com flutuações do nível da água entre 2,0 e 6,0m, quando são esperadas intensas mudanças bióticas e abióticas (Poi de Neiff & Carignan 1997; Thomaz et al. 2004). Em nosso estudo, no período de dezembro a maio, os níveis apresentaram picos próximos ou acima de 3,5m, e por essa razão foi considerado período de águas altas.

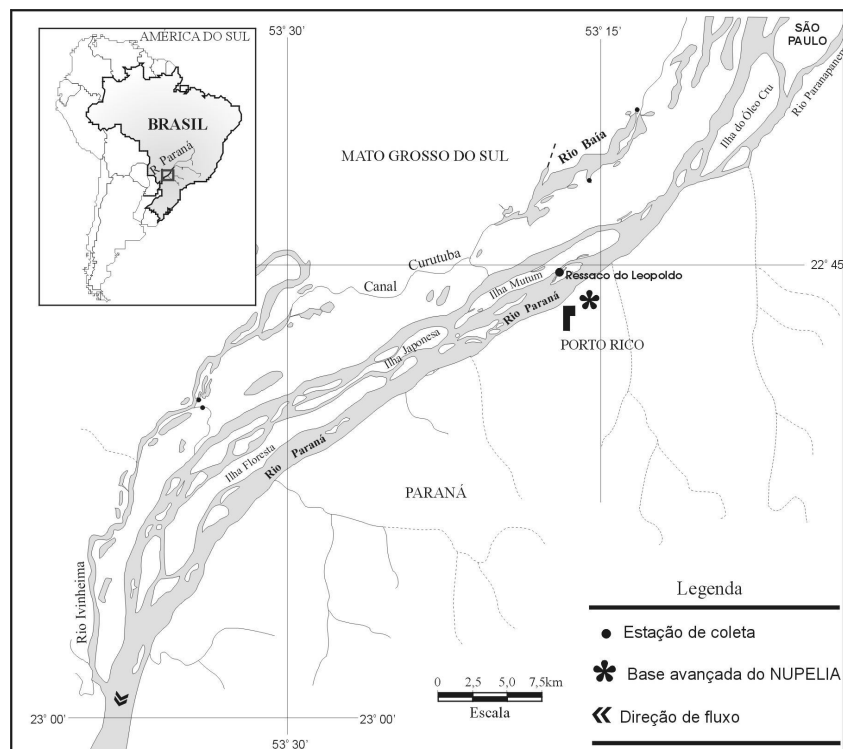


Fig. 1. Planície de inundação do alto rio Paraná, Paraná/Brasil, evidenciando o ressaco do Leopoldo.

Para a captura dos peixes foram selecionados quatro habitats no ressaco do Leopoldo. Áreas livres de vegetação (Área aberta) foram amostradas para representar habitats sem estruturação. Os demais habitats foram bancos de três espécies de macrófitas com diferentes arquiteturas e níveis de complexidade estrutural: *Eichhornia azurea*, com caule flutuante, raiz emitida dos nós e com folhas emergentes (maior complexidade), *Cabomba furcata*, submersa enraizada (complexidade intermediária) e *Nymphaea amazonum*, enraizada com folhas flutuantes (menor complexidade), (Dibble & Thomaz 2006). No entanto, *C. furcata* e *N. amazonum* só colonizaram o ressaco a partir de outubro. Assim, nos meses anteriores, as amostragens foram realizadas apenas em Área aberta e em bancos de *E. azurea*.

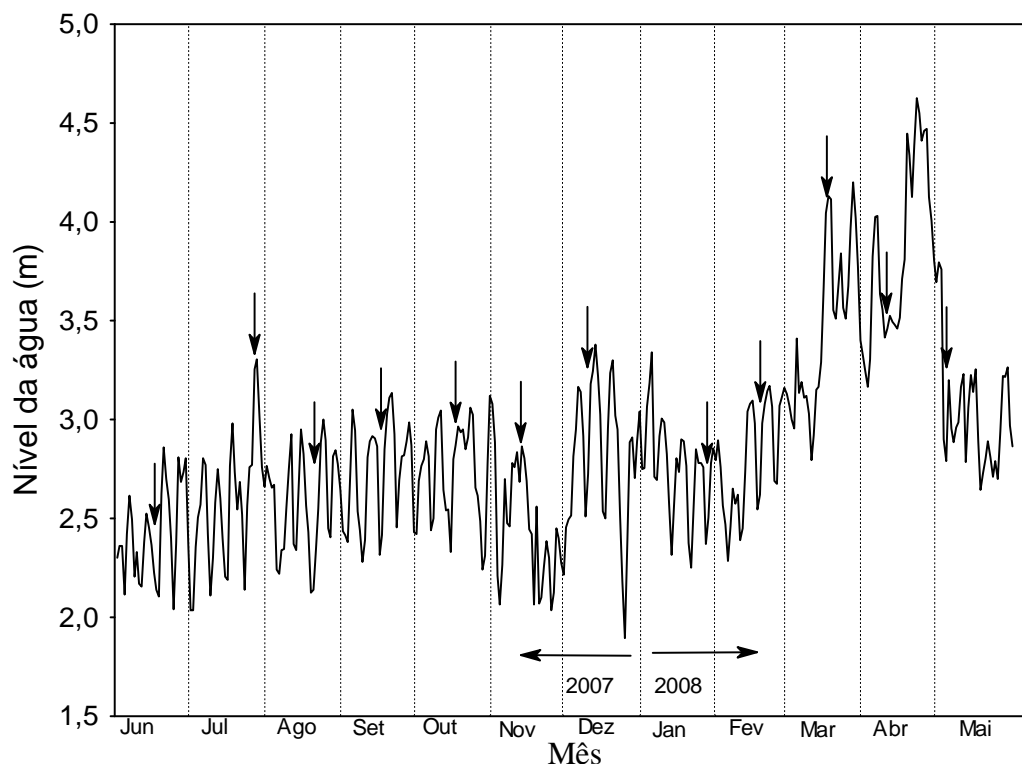


Fig. 2. Variação diária no nível de água do Rio Paraná, entre junho de 2007 e maio de 2008. As setas verticais indicam os dias das amostragens.

As capturas foram realizadas por meio de uma armadilha quadrada de acrílico transparente (modelo fornecido por E. D. Dibble, Mississippi State University), cujas dimensões são de 0,3 x 0,3 x 0,3 m com aberturas afuniladas de 6,0 mm. As armadilhas são delineadas para capturas na região sub-superficial da coluna de água, onde flutuam, sendo que a parte inferior (aberturas) permanece totalmente submersa. A armadilha é bem adequada à captura dos peixes de pequeno porte associados às macrófitas, pois eles habitam as camadas superiores da coluna de água onde o oxigênio está mais disponível (Agostinho et al. 2007). É considerado um método passivo e, portanto, os peixes são capturados à medida que se deslocam na área (Oyakawa & Esteves 2004), sendo então impedidos de escapar em função do próprio desenho da armadilha (King 1995). A cada coleta foi instalado um número variável armadilhas em cada um dos três tipos de macrófitas e na área aberta (ver Tabela 1), as quais foram operadas simultaneamente por 24 horas com revistas a cada 4 horas (7:00 - 11:00 - 15:00 - 19:00 - 23:00 - 3:00). Todos os peixes capturados foram anestesiados com eugenol (4-alil-2-metoxifenol) e após, fixados em solução de formalina 10%. Em laboratório os peixes foram identificados (Graça & Pavanelli 2007), contados e eviscerados para a retirada dos estômagos. Os exemplares de *H. marginatus* e *Moenkhausia* sp. capturados em junho e julho não foram

utilizados nas análises, pela dificuldade em distinguir os indivíduos jovens dessas espécies. Os peixes capturados e utilizados nesse estudo possuem exemplar testemunho depositado na coleção de peixes do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aqüicultura (Nupélia/UEM).

Tabela 1. Número de armadilhas instaladas mensalmente em bancos de *Eichornia azurea*, *Cabomba furcata*, *Nymphaea amazonum* e em Área aberta.

Meses	<i>E. azurea</i>	<i>C. furcata</i>	<i>N. amazonum</i>	Á. Aberta
Junho	5	-	-	5
Julho	7	-	-	5
Agosto	6	-	-	5
Setembro	6	-	-	5
Outubro	6	1	1	4
Novembro	4	3	2	3
Dezembro	3	3	3	3
Janeiro	3	3	3	3
Fevereiro	4	2	3	3
Março	6	1	3	3
Abril	4	3	3	3
Maio	5	4	-	3

3.4.3 Análise da dieta

Os conteúdos estomacais foram identificados sob microscópio estereoscópico ao menor nível taxonômico possível. A dieta de cada espécie foi avaliada pelo método volumétrico, expresso pela relação entre o volume de cada item alimentar e o volume total de todos eles, em porcentagem. O volume de cada item foi obtido em mm³ através de placa milimetrada e, posteriormente, transformado em ml (Hellawel & Abel 1971).

Variação temporal

A composição mensal da dieta das espécies foi plotada em gráfico para visualizar possíveis variações temporais nos itens mais consumidos. Para essa análise, foram considerados somente aqueles mais representativos (mais de 40% da dieta de pelo menos uma das espécies), sendo os demais agrupados em “outros”.

A matriz de volume dos itens alimentares registrados mensalmente nos conteúdos estomacais de cada uma das espécies foi sumarizada por uma Análise de Correspondência (CA; Gauch Jr. 1982). Esta técnica de ordenação é considerada mais apropriada quando a matriz de dados contém muitos zeros (Olden et al. 2001). Os escores do eixo 1 da CA foram plotados em gráfico. Para testar se houve diferenças

significativas na composição da dieta das espécies entre os grupos pré-definidos (meses), foi utilizado o procedimento de permutação de multiresposta (MRPP), um método não-paramétrico para testar diferenças multivariadas entre grupos pré-definidos (Zimmerman et al. 1985). A hipótese nula foi de que não houve diferença na composição da dieta de cada espécie entre os meses. A significância do MRPP foi testada através de procedimento de randomização de Monte Carlo com 10.000 permutações.

Varição espacial

As análises espaciais incluíram apenas os peixes capturados entre outubro e maio, período em que as três espécies de macrófitas co-ocorreram na área de estudo. Os possíveis efeitos da estruturação de habitat na dieta das espécies foram verificados pelo volume relativo dos itens alimentares consumidos em cada um deles. Foram considerados para essa análise, os itens que representaram mais de 1% da dieta total de pelo menos uma das espécies. Aqueles com valores inferiores a 1% foram agrupados nas categorias: “Outras algas”, “Outros invertebrados”, “Outros insetos aquáticos” ou “Outros insetos terrestres”; foram exceções os rotíferos e as tecamebas, que não foram agrupados porque, embora tenham apresentado volume inexpressivo, foram muito frequentes nos conteúdos estomacais.

Além disso, foi calculada a amplitude de nicho trófico de cada espécie em cada habitat, segundo o Índice de Levins (Krebs 1989) dado pela equação:

$$L = 1 / \left(\sum_{i=1}^n p_i^2 \right)$$

onde: L representa a amplitude do nicho trófico, p_i é a proporção do item alimentar i , e n é número de itens alimentares. Os valores da amplitude de nicho variam de 1 a n , sendo que valores elevados indicam uma ampla utilização dos recursos alimentares disponíveis.

Diferenças significativas na composição da dieta das espécies entre os habitats (grupos pré-definidos), foram verificadas por meio de procedimento de permutação de multiresposta (MRPP). A hipótese nula foi de que não houve diferença na composição da dieta de cada espécie entre os habitats. A significância do MRPP foi testada através de procedimento de randomização de Monte Carlo com 10000 permutações.

3.5 Resultados

Variação temporal

Foram analisados os conteúdos estomacais de 288 exemplares de *A. dentatus*, 699 de *H. marginatus*, 555 de *Moenkhausia* sp. e 590 de *S. notomelas*. A análise da variação mensal dos principais itens consumidos revelou alterações marcantes na dieta a partir de janeiro para *A. dentatus* e *S. notomelas* e a partir de fevereiro para *H. marginatus* e *Moenkhausia* sp. (Fig. 3).

Para *A. dentatus*, os copépodos foram os itens mais consumidos em quase todos os meses, chegando a compor 100% da dieta em abril. Os insetos, segundo item mais importante, passaram a ser os mais consumidos em dezembro (88%) e maio (99%), enquanto que os cladóceros, que representaram quase sempre menos que 10% do volume mensal, representaram cerca de 30% da dieta em junho e fevereiro (Fig. 3).

Para *H. marginatus* e *Moenkhausia* sp., os insetos foram os itens mais importantes. Para a primeira, são exceções somente os meses de fevereiro e abril, quando os cladóceros foram mais consumidos (86% e 79%, respectivamente). Para a segunda, a proporção de insetos e cladóceros foi mais equilibrada até janeiro (os insetos foram mais consumidos em agosto, outubro e novembro, e os cladóceros em setembro, dezembro e janeiro); sendo que a partir de então, os cladóceros passaram a totalizar mais de 80% da dieta (Fig. 3).

Para *S. notomelas*, algas foram os itens mais consumidos até o mês de dezembro, representando, quase sempre, mais de 70% do volume, voltando a dominar nos conteúdos estomacais em maio. A partir de dezembro, os cladóceros passaram a ser o principal item, totalizando mais de 85% da dieta (Fig. 3).

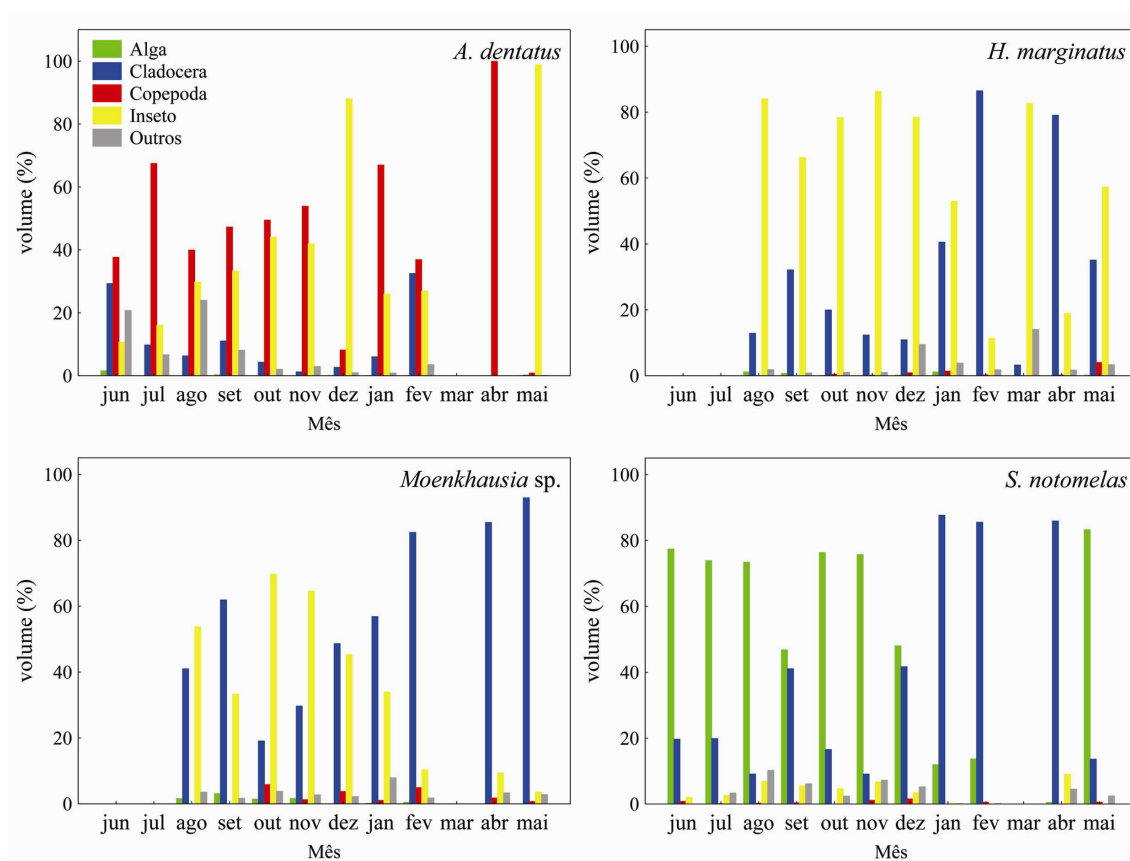


Fig. 3. Variação mensal da composição da dieta (% de volume) de *A. dentatus*, *H. marginatus*, *Moenkhausia sp.* e *S. notomelas*, capturados no ressaco do Leopoldo, planície de inundação do alto rio Paraná/Brasil, entre junho de 2007 e maio de 2008.

A análise de correspondência (escores da CA) revelou variações na dieta de todas as espécies ao longo dos meses, especialmente a partir de dezembro (de janeiro para *S. notomelas*) (Fig. 4). A MRPP confirmou que as diferenças temporais foram significativas para todas as espécies ($p < 0,05$; *A. dentatus*: $A = 0,09$, *H. marginatus*: $A = 0,08$, *Moenkhausia sp.*: $A = 0,11$ e *S. notomelas*: $A = 0,14$).

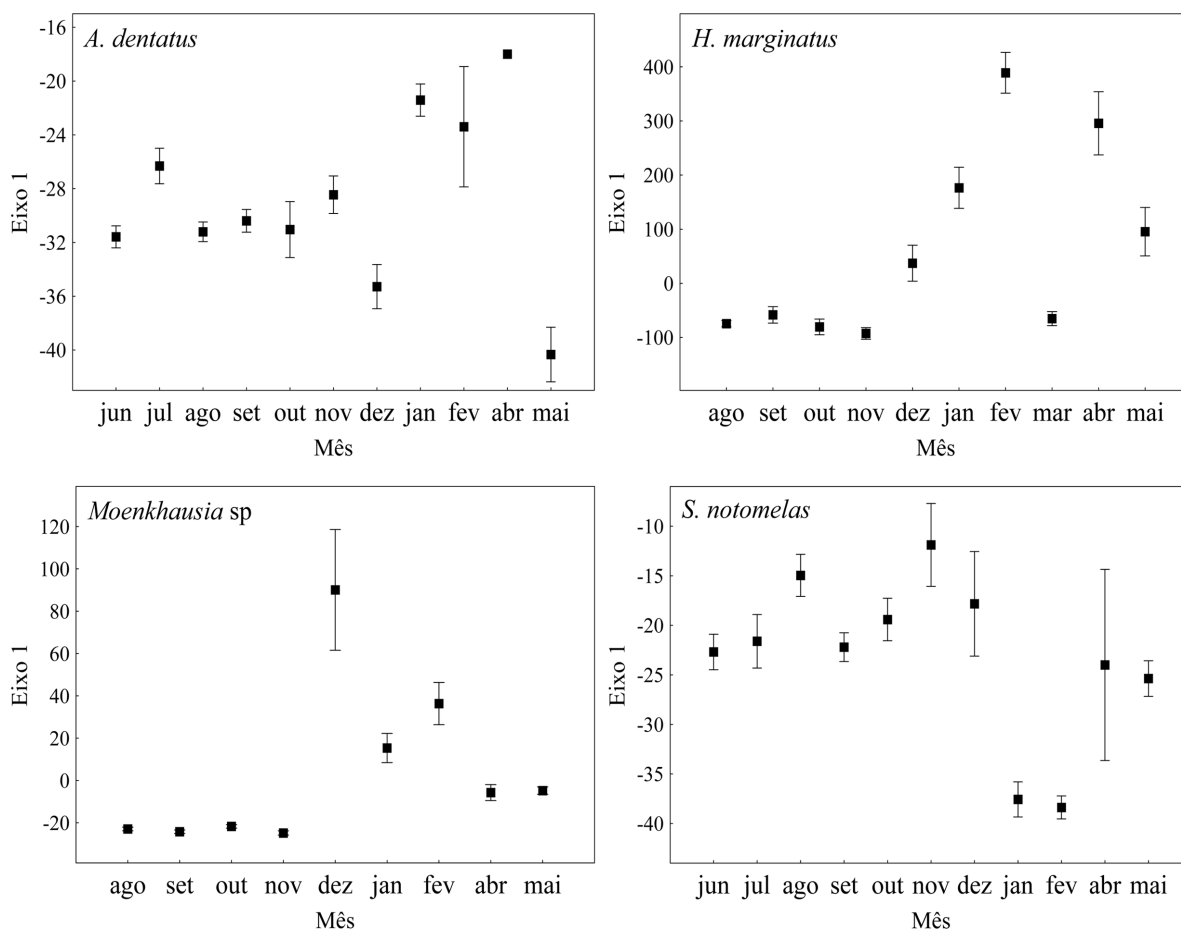


Fig. 4. Escores médios do eixo 1 da Análise de Correspondência representando os dados mensais de volume dos itens alimentares na dieta de *A. dentatus*, *H. marginatus*, *Moenkhausia* sp. e *S. notomelas*, capturadas no ressaco do Leopoldo, planície de inundação do alto rio Paraná/Brasil, entre junho de 2007 e maio de 2008.

Variação Espacial

Aphyocharax dentatus e *S. notomelas* foram capturadas apenas em bancos de *C. furcata* e *E. azurea*. Para *H. marginatus* e *Moenkhausia* sp. foi possível comparar a dieta entre todos os habitats (Tabela 2).

***Aphyocharax dentatus*.** Os indivíduos capturados em bancos de *E. azurea* consumiram, principalmente, copépodos Calanoida (42% da dieta) e, em menor proporção, hemípteros aquáticos (15%) e efemerópteros (11%). Já para os indivíduos capturados em *C. furcata*, os copépodos Calanoida predominaram, totalizando 72% da dieta. Observa-se que os indivíduos capturados em bancos de *E. azurea* apresentaram uma dieta mais diversificada do que aqueles capturados em bancos de *C. furcata*, o que refletiu em valor de amplitude de nicho trófico maior no primeiro habitat (4,44 em *E.*

azurea e 0,13 em *C. furcata*) (Fig. 5). A MRPP não detectou diferenças significativas na dieta de *A. dentatus* entre esses habitats ($p = 0,80$; $A = 0,09$).

***Hemigrammus marginatus*.** Para os indivíduos capturados em *E. azurea*, insetos e cladóceros foram igualmente importantes na dieta. Himenópteros e pupas de dípteros totalizaram 20% e 12%, respectivamente, enquanto os cladóceros Sididae e Daphnidae corresponderam a 19% e 12%, respectivamente. Nos demais habitats, predominaram insetos: 42% de himenópteros para os indivíduos capturados em *C. furcata*, 47% para aqueles capturados em *N. amazonum* e 41% de pupa de dípteros para os de Área aberta (Tabela 2). Os valores de amplitude de nicho trófico nos diferentes habitats confirmaram maior diversidade da dieta para os indivíduos capturados em *E. azurea* (Fig. 5). A MRPP identificou que as diferenças observadas na dieta dessa espécie, entre os habitats, foram significativas ($p < 0,05$; $A = 0,07$).

***Moenkhausia* sp.** A dieta dos indivíduos capturados nos bancos de macrófitas foi composta, principalmente, por himenópteros (27% da dieta em bancos de *E. azurea*, 28% em bancos de *C. furcata* e 25% de *N. amazonum*). Além destes insetos, foram, também, representativos na dieta os cladóceros: Bosminidae para indivíduos capturados em *E. azurea* e em *C. furcata* (15% em cada), Sididae para aqueles capturados em *E. azurea* e em *N. amazonum* (15% e 19%, respectivamente) e Daphnidae para os coletados nos três bancos de macrófitas (13% em *E. azurea*, 11% em *C. furcata* e 14% em *N. amazonum*) (Tabela 2). Já em Área aberta, 74% da dieta foi composta por cladóceros Daphnidae, o que refletiu em um valor muito baixo de amplitude de nicho trófico neste habitat quando comparado àqueles com vegetação (Fig. 5). A MRPP apontou diferenças significativas na dieta da espécie entre os habitats ($p < 0,05$; $A = 0,13$).

***Serrapinnus notomelas*.** Cladóceros Sididae predominaram na dieta desta espécie em habitats colonizados por *E. azurea*, totalizando 55% da dieta. Além desse item, as algas Zygnemaphyceae e Cianophyceae corresponderam a 13% e 12% do volume da dieta, respectivamente. Em *C. furcata*, cladóceros Sididae representaram 26% da dieta e as algas Zygnemaphyceae e Oedogonophyceae, 26% e 20%, respectivamente (Tabela 2). Apesar da dieta de *S. notomelas* ter sido aparentemente semelhante entre os habitats, a dominância de cladóceros nos conteúdos estomacais de indivíduos capturados em *E.*

azurea ocasionou uma redução expressiva no valor de amplitude de nicho trófico nessa macrófita (Fig. 5) . Apesar da referida semelhança, a MRPP identificou diferenças significativas na dieta entre esses habitats ($p < 0,05$; $A < 0,01$).

Tabela 2. Composição da dieta (% de volume) de *A. dentatus*, *H. marginatus*, *Moenkhausia* sp. e *S. notomelas*, capturados nos habitats colonizados por *E. azurea* (Eazu), *C. furcata* (Cfur) ou *N. amazonum* (Nama), ou em Área aberta (Áabe), no rêsaco do Leopoldo, planície de inundaçã do alto rio Paraná/Brasil, entre outubro de 2007 e maio de 2008. *Aphyocharax dentatus* e *S. notomelas* foram capturadas somente em habitats colonizados por *E. azurea* ou *C. furcata*.

Itens alimentares	<i>A. dentatus</i>		<i>H. marginatus</i>				<i>Moenkhausia</i> sp.				<i>S. notomelas</i>	
	Eazu	Cfur	Eazu	Cfur	Nama	Áabe	Eazu	Cfur	Nama	Áabe	Eazu	Cfur
Número de indivíduos	98	5	287	110	39	17	96	208	45	23	179	17
Algas												
Cyanophyceae	<0,01		0,02	<0,01		<0,01	0,83	0,14	0,35	0,17	11,98	1,61
Oedogonophyceae	0,01		0,01	0,24	0,07	<0,01	0,17	0,06	<0,01	<0,01	6,40	19,61
Zygnemaphyceae	0,03	0,01	0,05	0,04	<0,01		1,22	0,53	0,35	0,65	13,32	25,62
Outras algas*	0,01		0,01	<0,01			0,41	0,15	0,17		0,91	3,37
Cladocera												
Bosminidae	0,55	1,47	6,36	3,74	0,36	1,48	14,74	14,84	7,92	2,42	1,94	0,91
Chydoridae	0,26		0,09	0,02	0,02		2,54	0,04	0,06	0,02	0,64	0,30
Daphnidae	3,03	0,29	12,56	1,84	13,03	16,08	13,09	11,17	13,78	73,97	6,45	3,03
Sididae	5,08		18,79	5,89	4,08	8,73	14,58	2,11	19,11	3,37	55,44	26,06
Copepoda												
Calanoida	42,31	72,46	0,57	0,25			1,92	3,29	1,51	1,30	0,38	2,34
Cyclopoida	2,31	0,15	0,10	0,02			0,37	1,21	0,45			
Rotifera	0,80	1,77	0,42	0,34	0,50	6,95	0,81	0,46	1,35	2,88	0,29	1,18
Tecameba	0,04	0,01	0,01	0,02			0,32	0,40	0,49	0,01	0,39	3,08
OutInvertebrados**	0,54	8,33	0,07	0,11	0,02		0,19	0,12	0,26	0,06	0,21	1,46
Insetos												
Diptera/larva	8,03		4,48	1,09	0,52	3,09	3,20	4,33	3,25	2,23	1,10	5,56
Diptera/pupa	3,96		12,32	12,82	8,54	41,33	6,65	6,06	8,31	2,79	0,21	1,46
Ephemeroptera	10,87	2,52	2,02	10,60	2,01		0,25	0,45	0,11	0,43	0,06	
Hemiptera aquático	14,60	12,62	7,27	2,75	1,46		2,96	4,21	8,26	2,46		
Outros aquáticos***			1,47	0,67			0,03	3,39	0,34			
Coleoptera terrestre	1,15		0,51	1,49				1,68	1,18			
Diptera/adulto			2,14	0,92	0,59	6,80	0,27	0,71	1,93	2,09	0,07	
Hemiptera terrestre	1,36		0,19	0,05				0,29				
Homoptera			0,50	0,77	7,21			1,12				
Hymenoptera	1,98		19,72	41,66	46,68	2,69	26,64	27,74	24,68	0,19		
Isoptera	0,49		3,31	5,68	2,35			5,27	2,11			
Odonata	1,67			0,38	2,18			0,03	1,20			
Outros terrestres****			0,38	0,13			0,27	0,62				
Restos de inseto	0,73		5,27	6,28	6,53	2,64	7,08	7,32	2,05	4,94	0,06	
Aranae	0,07		1,19	1,26	3,87	10,21	0,56	1,93	0,03	0,02	0,08	
Itens vegetais	0,31		0,19	0,95			0,91	0,35	0,75		0,08	4,39

Outras algas * - incluem Bacillariophyceae, Chlorophyceae, Crysophyceae, Euglenophyceae e Rodophyceae.

Outros invertebrados** - incluem Acari, Cladocera Macrothricidae e Moinidae, Conchostraca, Copepoda Harpacticoida, Oligochaeta, Ostracoda e Nematoda.

Outros aquáticos*** - incluem Collembola, larva de Lepidoptera, Neuroptera e Trichoptera.

Outros terrestres**** - incluem Neuroptera, Orthoptera, Thysanoptera.

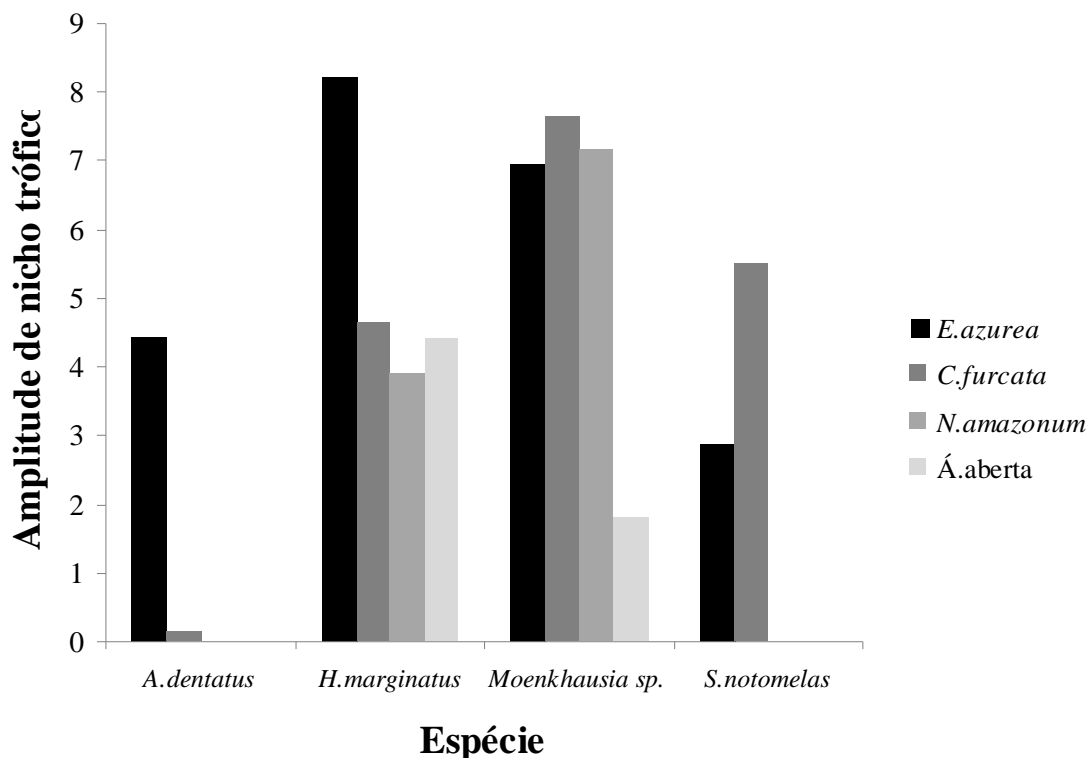


Fig. 5. Amplitude de nicho trófico para *A. dentatus*, *H. marginatus*, *Moenkhausia sp.* e *S. notomelas*, capturados nos habitats colonizados por *E. azurea*, *C. furcata* ou *N. amazonum*, ou em Área aberta, no ressaco do Leopoldo, planície de inundação do alto rio Paraná/Brasil, entre outubro de 2007 e maio de 2008. *Aphyocharax dentatus* e *S. notomelas* foram capturadas somente em habitats colonizados por *E. azurea* ou *C. furcata*.

3.6 Discussão

As espécies aqui estudadas exibiram padrões bem definidos no consumo do alimento, especialmente no período de junho à novembro, quando ocorreram pequenas oscilações no nível da água (águas baixas). *Aphyocharax dentatus* se comportou como zooplancívora, *H. marginatus* e *Moenkhausia sp.* como insetívoras e *S. notomelas* como algívora. Outros trabalhos confirmam tais hábitos alimentares para essas espécies ou suas congêneres (Casatti et al. 2003; Pelicice & Agostinho, 2006; Hahn & Loureiro-Crippa, 2006; Russo & Hahn 2006; Neiff et al. 2009). No período subsequente, com o aumento das flutuações do nível de água, todas as espécies apresentaram mudanças em suas dietas. No geral, o consumo de cladóceros aumentou consideravelmente entre os meses de janeiro e maio, coincidindo com o seu incremento no ambiente, principalmente em fevereiro (Bonecker dados não publicados). Para Griffiths (1975), as presas mais abundantes no ambiente devem ser também as mais numerosas na dieta, o que certamente conduz a uma queda nos custos da procura por alimento, a um aumento

em sua tomada e a uma maximização no ganho de energia. Lansac-Tôha et al. (2004) comentam que a maior diversidade de táxons do zooplâncton na planície do alto rio Paraná no período de águas altas pode ser atribuída à inundação das margens, que por sua vez, aumenta o número de habitats, incorporando aqueles isolados durante o período de águas baixas.

Dentre as quatro espécies, *A. dentatus* foi a única que consumiu predominantemente copépodos. Tais presas exibem reação ativa de escape (Winfield et al. 1983), e por essa razão, acabam sendo subexploradas (Kornijów et al. 2005). Assim, *A. dentatus* parece ser um predador eficaz na captura desse microcrustáceo, possivelmente em função de sua ampla abertura bucal (Britski et al. 2007), uma vez que eles foram mais consumidos inclusive nos meses de elevada abundância de cladóceros no ambiente. Os insetos foram o segundo grupo mais consumido por *A. dentatus*, e a predação de copépodes, quase exclusiva, pode ser uma estratégia para evitar competição com as insetívoras *H. marginatus* e *Moenkhausia* sp., já que em outros estudos, espécies do gênero *Aphyocharax* foram consideradas insetívoras em períodos de águas baixas (Russo & Hahn 2006; Novakowski et al. 2008).

Hemigrammus marginatus e *Moenkhausia* sp. são caracídeos morfológicamente muito semelhantes e exibiram variações muito similares em suas dietas. Durante todo o período de estudo, os insetos e os cladóceros foram os itens mais consumidos, sendo que as proporções desses itens para *Moenkhausia* sp. foram mais equilibradas. O consumo de insetos no período de águas baixas e de organismos zooplanctônicos em águas altas também foi registrado por Casatti et al. (2003) para algumas espécies de peixes de pequeno porte, dentre elas, *H. marginatus*.

O hábito alimentar algívoro de *S. notomelas* é amplamente mencionado em outros estudos (Casatti et al. 2003; Hahn & Loureiro-Crippa 2006; Pelicice & Agostinho 2006) e sua morfologia exhibe adaptações para o consumo de vegetais. Seus dentes são multicuspidados, largos e robustos, adaptados para raspar perifíton dos talos de macrófitas e seu intestino é longo e delgado, típico de espécies que se alimentam de itens de difícil digestão (Hahn & Loureiro-Crippa 2006). Apesar disso, a espécie demonstrou nítido oportunismo trófico no período de águas altas, quando os cladóceros representaram mais de 85 % em sua dieta.

Quanto à variação espacial, é esperado que as macrófitas com maior complexidade estrutural ofereçam uma diversidade maior de itens alimentares, já que dispõem de maior área para deposição de detritos e para a colonização por algas,

bactérias e diversos invertebrados (Stansfield et al. 1997; Meerhoff et al. 2003, 2007; Thomaz et al. 2008). Além disso, habitats mais estruturados oferecem refúgio contra os predadores para diversos organismos (Burks et al. 2001; Meerhoff et al. 2007). A diversidade de itens consumidos por *A. dentatus* foi, aparentemente, maior em bancos da macrófita de maior complexidade, embora esse resultado possa ser efeito do número de indivíduos coletados em *E. azurea*. Apesar dos copépodos Calanoida terem sido os itens mais consumidos por essa espécie, tanto em *E. azurea* como em *C. furcata*, na primeira foram também importantes os insetos aquáticos (hemípteros e efemerópteros). Iglesias et al. (2007) afirmam que copépodos ciclopóides estão associados, principalmente, com macrófitas submersas (dia e noite), enquanto calanóides se distribuem homogeneamente no ambiente. Por essa razão, é difícil constatar a influência das macrófitas sobre a riqueza de copépodes no plâncton, visto que os calanóides são preferencialmente planctônicos (Lansac-Tohâ et al. 2004). De fato, tais copépodos estiveram distribuídos em todos os locais amostrados na nossa área de estudo, no entanto, as densidades foram superiores em habitats colonizados por *E. azurea* (Bonecker dados não publicados). É importante mencionar ainda que, dentre os itens consumidos por *A. dentatus*, os de origem terrestre foram pouco frequentes, o que reforça a importância das áreas com vegetação como fornecedores de alimento para essa espécie.

A dieta de *H. marginatus* foi claramente mais diversificada em habitats colonizados por *E. azurea*, onde foram importantes os himenópteros, pupas de dípteros e cladóceros Sididae e Daphnidae. Meschiatti & Arcifa (2002) afirmam que os insetos aquáticos, microcrustáceos e rotíferos são as presas mais consumidas por peixes que vivem em macrófitas e no seu entorno, e também, supostamente, as mais abundantes. O elevado consumo de himenópteros, deve ser reflexo do carreamento de itens terrestres para o ambiente aquático, uma vez que é comum o registro de insetos terrestres nos conteúdos estomacais dos peixes no período de águas altas (Pinto & Uieda 2007) pois esses itens podem ficar retidos entre raízes e galhos da vegetação aquática (Rocha et al. 2009). Nos bancos de *C. furcata* e *N. amazonum*, o consumo de himenópteros foi ainda maior, ultrapassando 40% da dieta. Por meio de observação subaquática, Casatti et al. (2003) verificaram que, de fato, *H. marginatus* captura dípteros associados às macrófitas, e, às vezes, insetos terrestres tomados na superfície. Em áreas sem vegetação, mais de 40% da dieta de *H. marginatus* foi composta por pupas de dípteros, as quais devem ter sido consumidas na superfície durante o período em que estes

insetos, estavam emergindo. Como a maioria dos indivíduos de *H. marginatus* de área aberta foi capturada nos horários noturnos (87%) (Cantanhêde dados não publicados), esse consumo deve ser justificado pela disponibilidade das pupas, que geralmente emergem à noite para a superfície (superfície).

Para os indivíduos de *Moenkhausia* sp., a diversidade de itens consumidos foi igualmente elevada nos habitats com vegetação. Nas três espécies de macrófitas, os himenópteros e os cladóceros planctônicos Bosminidae, Sididae e Daphnidae, foram os mais representativos na dieta, sendo registrados em menor proporção diversos insetos aquáticos e terrestres e outros invertebrados. Iglesias et al. (2007) registraram elevadas abundâncias de *Bosmina longirostris* (Bosminidae) e *Diaphanosoma birgei* (Sididae) em bancos de macrófitas (principalmente submersas) de um lago raso subtropical. Estudando um reservatório raso, Meschiatti & Arcifa (2002) concluíram que microcrustáceos foram relativamente mais importantes para juvenis de peixes como itens alimentares nas macrófitas que em áreas sem vegetação. No entanto, os indivíduos de *Moenkhausia* sp. capturados em Área aberta no presente estudo, tiveram 73% da dieta composta por cladóceros Daphnidae, o que resultou em uma amplitude de nicho trófico muito menor do que aquelas registradas em habitats com vegetação. Inclusive, os cladóceros dessa família, representados quase exclusivamente por *Daphnia gessneri*, foram os únicos microcrustáceos importantes na dieta das espécies capturadas em Área aberta. De acordo com Stansfield et al. (1997), *Daphnia* realiza migração horizontal em ambientes rasos para procurar refúgio entre estruturas na zona litoral durante o dia, e à noite, possivelmente explora áreas sem vegetação.

Serrapinnus notomelas foi a única espécie em que a amplitude de nicho trófico em *E. azurea* foi menor que em *C. furcata*, reflexo do consumo dominante no primeiro habitat de cladóceros Sididae. Esses microcrustáceos tem tamanho médio (Bonecker, comunicação pessoal), o que facilita sua captura por estratégia visual. Assim, são frequentemente encontrados na zona litoral buscando refúgio nas macrófitas (Iglesias et al. 2007), tanto que foram muito predados também em bancos de *C. furcata*. Além dos cladóceros, deve-se destacar o consumo, em ambos os habitats, de algas Zygnemaphyceae, Oedogonophyceae e Cyanophyceae. Estudos realizados nesta mesma planície indicaram o desenvolvimento de espécies destas três classes de algas associadas a *E. azurea* (Murakami et al. 2009).

Já é conhecido que a arquitetura de macrófitas de diferentes espécies altera substancialmente a diversidade de organismos (Thomaz et al. 2008). Nossos resultados

sugerem que macrófitas com maior complexidade são habitats mais favoráveis quanto à oferta de alimento. Em macrófitas mais complexas, as dietas das espécies exibiram menor dominância de determinado item (exceção de *S. notomelas*) e consequente consumo de diversos itens em menor proporção, evidenciando o efeito da complexidade estrutural no incremento da diversidade de recursos alimentares consumidos.

Concluimos que a variação no nível de água e a presença e complexidade de macrófitas afetaram substancialmente a composição da dieta dos peixes residentes. No período de águas baixas, as espécies exibiram dietas bem definidas e com o aumento das flutuações do nível de água, todas passaram a consumir cladóceros em grandes proporções, em função do aumento da densidade desses microcrustáceos no ambiente. Em habitats com vegetação, a dieta das espécies foi mais diversa, e na presença da macrófita de maior complexidade *E. azurea*, isso ocorreu para três das quatro espécies analisadas. Considerando a adaptabilidade trófica da maioria das espécies de peixes, esses resultados ressaltam a importância de avaliar a dieta sob diferentes condições temporais e espaciais, as quais promovem mudanças na disponibilidade dos recursos alimentares.

REFERÊNCIAS

- Agostinho, A.A., Gomes, L.C. & Julio Jr., H.F. 2003. Relações entre macrófitas aquáticas e fauna de peixes. In: Thomaz, S.M. & Bini, L.M., eds. Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas. Maringá: EDUEM, pp. 261-277.
- Agostinho, A.A., Thomaz, S.M. & Gomes, L.C. 2004a. Threats of biodiversity in the floodplain of the Upper Paraná River: effects of hydrological regulation by dams. *Ecohydrology & Hydrobiology* 4: 255-268.
- Agostinho, A.A., Gomes, L.C., Veríssimo, S. & Okada, E.K. 2004b. Flood regime, dam regulation, and fish in the upper Paraná River: effects on assemblage attributes, reproduction and recruitment. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 14: 11-19.
- Agostinho, A.A., Thomaz, S.M., Gomes, L.C. & Baltar, S.L.S.M.A. 2007. Influence of the macrophytes *Eichhornia azurea* on fish assemblage of the upper Paraná River floodplain (Brazil). *Aquatic Ecology* 41: 611-619.

- 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: 609-616.
- Araújo-Lima, C.A.R.M., Portugal, L.P.S. & Ferreira, E.G. 1986. Fish-macrophyte relationship in the Anavilhanas archipelago, a black water system in the Central Amazon. *Journal of Fish Biology* 29: 1-11.
- Bonecker, C.C., Aoyagui, A.S.M. & Santos, R.M. 2009. The impact of impoundment on the rotifer communities in two tropical floodplain environments: interannual pulse variations. *Brazilian Journal of Biology* 69: 529-537.
- Britski, H.A., Silimon, K.Z.S. & Lopes, B.S. 2007. Peixes do pantanal – Manual de identificação. Brasília: Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária – EMBRAPA. 2^a ed.
- Burks, R.L., Jeppesen, E. & Lodge, D.M. 2001. Littoral zone structures as *Daphnia* refugia against fish predators. *Limnology and Oceanography* 46: 230-237.
- Cantanhêde, G. 2009. Assembleia de peixes de pequeno porte associada à complexidade estrutural em ambiente de água doce Neotropical. Exame Geral de Qualificação - Universidade Estadual de Maringá/UEM. 27p.
- Casatti, L., Mendes, H.F. & Ferreira, K.M. 2003. Aquatic macrophytes as feeding site for small fishes in the Rosana reservoir, Paranapanema River, southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 63: 213-222.
- Chick, J.H. & McIvor, C.C. 1994. Patterns in the abundance and composition of fishes among beds of different macrophytes: viewing a littoral zone as a landscape. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51: 2873-2882.
- Côrrea, C.E., Hahn, N.S & Delariva, R.L. 2009. Extreme trophic segregation between sympatric fish species: the case of small sized body *Aphyocharax* in the Brazilian Pantanal. *Hydrobiologia* 635: 57-65.
- Delariva, R.L., Agostinho, A.A., Nakatani, K. & Baumgartner, G. 1994. Ichthyofauna associated to aquatic macrophytes in the upper Paraná river floodplain. *Revista UNIMAR* 16: 41-60.
- De Marco Jr, P., Araújo, M.A.R., Barcelos, M.K. & Santos, M.B.L. dos. 2001. Aquatic invertebrates associated with the water-hyacinth (*Eichhornia crassipes*) in a eutrophic reservoir in tropical Brasil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 36: 73-80.

- Dibble, E.D. & Thomaz, S.M. 2006. A simple method to estimate spatial complexity in aquatic plants. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49: 421-428.
- Gauch Jr., H.G. 1982. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Gerking, S.D. 1994. *Feeding ecology*. San Diego, CA: Academic Press.
- Graça, W.J & Pavanelli, C.S. 2007. Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes. Maringá, PR: EDUEM.
- Grenouillet, G., Pont D. & Olivier, J.M. 2000. Habitat occupancy patterns of juvenile fishes in a large lowland river: interactions with macrophytes. *Archiv für Hydrobiologie* 149: 307-326.
- Griffiths, D. 1975. Prey availability and food of predators. *Ecology* 56, 1209-1214.
- 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* 28: 359-364.
- Hahn, N.S., Fugi, R. & Andrian, I. de F. 2004. Trophic ecology of the fish assemblages. In: Thomaz, S.M., Agostinho, A.A. & Hahn, N.S., eds. *The Upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. Leiden: Backhuys Publishers, pp. 247-269.
- Hellawell, J.M. & Abel, R.A. 1971. A rapid volumetric method for the analysis of the food of fishes. *Journal of Fish Biology* 3: 29-37.
- Higuti, J., Machado Velho, L.F., Lansac-Tôha, F.A. & Martens, K. 2007. Pleuston communities are buffered from regional flood pulses: the example of ostracods in the Paraná River floodplain, Brazil. *Freshwater Biology* 52:1930-1943.
- Iglesias, C., Goyenola, G., Mazzeo, N., Meerhoff, M., Rodó, E. & Jeppesen, E. 2007. Horizontal dynamics of zooplankton in subtropical lake Blanca (Uruguay) hosting multiple zooplankton predator and aquatic plant refuges. *Hydrobiologia* 584: 179-189.
- King M. 1995. *Fisheries biology, assessment and management*. Oxford: Fishing News Books.
- Kornijów, R., Vakkilainen, K., Horppila, J., Loukkanen, E. & Kairesalo, T. 2005. Impacts of a submerged plant (*Eloidea canadensis*) on interactions between roach (*Rutilus rutilus*) and its invertebrate prey communities in a lake littoral zone. *Freshwater Biology* 50: 262-276.
- Krebs, C.J. 1989. *Ecological Methodology*. New York: Harper and Row.

- Lansac-Tôha, F.A., Machado Velho, L.F. & Bonecker, C.C. 2003. Influência de macrófitas aquáticas sobre a estrutura da comunidade zooplanctônica. In: Thomaz, S.M. & Bini, L.M. Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas. Maringá: EDUEM, pp. 231-242.
- Lansac-Tôha, F.A., Bonecker, C.C. & Velho, L.F.M. 2004. Composition, species richness and abundance of the zooplankton community. In: Thomaz, S.M., Agostinho, A.A. & Hahn, N.S., eds. The Upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation. Leiden: Backhuys Publishers, pp. 145-190.
- Lowe-McConnell, R.H. 1987. Ecological Studies in Tropical Fish Communities. Cambridge, England: Cambridge University Press, 382 pp.
- Mazzeo, N., Rodríguez-Galego, L., Kruk, C., Meerhoff, M., Gorga, J., Lacerot, G., Quintans, F., Loureiro, M., Larrea, D. & García-Rodríguez, F. 2003. Effects of *Egeria densa* Planch. beds on a shallow lake without piscivorous fish. *Hydrobiologia* 506/509: 591-602.
- Meerhoff, M., Mazzeo, N., Moss, B. & Rodríguez-Galego, L. 2003. The structuring role of free-floating versus submerged plants in a subtropical shallow lake. *Aquatic Ecology* 37: 377-391.
- Meerhoff, M., Iglesias, C., Teixeira de Mello, F., Clemente, J.M., Jensen, E., Lauridsen, T.L. & Jeppesen, E. 2007. Effects of habitat complexity on community structure and predator avoidance behaviour of littoral zooplankton in temperate versus subtropical shallow lakes. *Freshwater Biology* 52: 1009-1021.
- Meschiatti, A.J., Arcifa, M.S. & Fenerich-Verani, N. 2000. Fish communities associated with macrophytes in Brazilian floodplain lakes. *Environmental Biology of Fish* 58: 133-143.
- Meschiatti, A.J. & Arcifa, M.S. 2002. Early life stages of fish and the relationships with zooplankton in a tropical Brazilian reservoir: Lake Monte Alegre. *Brazilian Journal of Biology* 62: 41-50.
- 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: 459-468.
- Neiff, J.J., Poi de Neiff, A. & Cãnon Verón, M.B. 2009. The role of vegetated areas on fish assemblage of the Paraná River floodplain: effects of different hydrological conditions. *Neotropical Ichthyology* 7: 39-48.

- Novakowski, G.C., Hahn, N.S. & Fugi, R., 2008. Diet seasonality and food overlap of the fish assemblage in a pantanal pound. *Neotropical Ichthyology* 6: 567-576.
- Olden, J.D., Jackson, D.A. & Peres-Neto, P.R. 2001. Spatial isolation and fish communities in drainage lakes. *Oecologia* 127: 572-585.
- Oyakawa, O.T. & Esteves, K.E. 2004. Métodos de amostragem de peixes de água doce. In Bicudo, C.E.M. & Bicudo, D.C., eds. *Amostragem em Limnologia*. São Carlos: RiMa, pp. 231-243.
- Pelicice, F.M., Agostinho, A.A. & Thomaz, S.M. 2005. Fish assemblages associated with *Egeria* in a tropical reservoir: investigating the effects of plant biomass and diel period. *Acta Oecologica* 27: 9-16.
- Pelicice, F.M. & Agostinho, A.A. 2006. Feeding ecology of fishes associated with *Egeria* spp. patches in a tropical reservoir, Brazil. *Ecology of Freshwater Fish* 15: 10-19.
- Pinto, T.L.F. & Uieda, V.S. 2007. Aquatic insects selected as food for fishes of a tropical streams: are there spatial and seasonal differences in their selectivity? *Acta Limnologica Brasiliensia* 19: 67-78.
- Poi de Neiff, A. & Carignan, R. 1997. Macroinvertebrates on *Eichhornia crassipes* roots in two lakes of the Paraná River floodplain. *Hydrobiologia* 345: 185-196.
- Prej & Prejs
- Rocha, F.C. da, Casatti, L., Carvalho, F.R. & Silva, A.M. da. 2009. Fish assemblages in stream stretches occupied by cattail (Typhaceae, Angiospermae) stands in Southeast Brazil. *Neotropical Ichthyology* 7: 241-250.
- Rodrigues, L. & Bicudo, D.C. 2004. Periphytic algae. In: Agostinho, AA., Rodrigues, L., Gomes, L.C. & Thomaz, S.M. eds. *Structure and functioning of the Paraná river and its floodplain: LTER - Site6 (PELD- Sítio 6)*. Maringá: EDUEM, pp. 125-144.
- Rosin, G.C., Oliveira-Mangarotti, D.P., Takeda, A.M. & Butakka, C.M.M. 2009. Consequences of dam construction upstream of the Upper Paraná River floodplain (Brazil): a temporal analysis of the Chironomidae community over an eight-year period. *Brazilian Journal of Biology* 69: 591-608.
- Rozas, L.P. & Odum, W.E. 1988. Occupation of submerged aquatic vegetation by fishes: testing the roles of food and refuge. *Oecologia* 77: 101-106.
- Russo, M.R. & Hahn, N.S. 2006. Importance of zooplankton in the diet of a small fish in lagoons of the Upper Paraná River floodplain, Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia* 18: 357-366.

- Slade, J.G., Dibble, E.D. & Smiley Jr., P.C. 2005. Relationship between littoral zone macrophytes and the fish community in four urban Minnesota lakes. *Journal of Freshwater Ecology* 20: 635-640.
- Souza-Filho, E.E. & Stevaux, J.C. 2004. Geology and geomorphology of the Baía-Curutuba-Ivinheima river complex. In: Thomaz, S.M., Agostinho, A.A. & Hahn, N.S., eds. *The upper Paraná river and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. Leiden: Backhuys Publishers, pp. 1-29.
- Stansfield, J.H., Perrow, M.R., Tench, L.D., Jowitt, A.J.D. & Taylor, A.A.L. 1997. Submerged macrophytes as refuges for grazing Cladocera against fish predation: observations on seasonal changes in relation to macrophyte cover and predation pressure. *Hydrobiologia* 342/343: 229-240.
- Takeda, A.M., Souza-Franco, G.M. de, Melo, S.M. de & Monkolski, A. 2003. Invertebrados associados às macrófitas aquáticas da planície de inundação do alto rio Paraná (Brasil). In: Thomaz, S.M. & Bini, L.M., eds. *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. Maringá: EDUEM, pp. 231-242.
- Thomaz, S.M., Bini, L.M., Pagioro, T.A., Murphy, K.J., Santos, A.M. dos & Souza, D.C. 2004. Aquatic macrophytes: diversity, biomass and composition. In: Thomaz, S.M., Agostinho, A.A. & Hahn, N.S., eds. *The upper Paraná river and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. Leiden: Bachuys Publishers, pp. 331-352.
- 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: 358-367.
- Thomaz, S.M., Carvalho, P., Padial, A.A. & Kobayashi, J.T. 2009. Temporal and spatial patterns of aquatic macrophyte diversity in the Upper Paraná River floodplain. *Brazilian Journal of Biology* 69: 617-625.
- Tonn, W.M. & Magnuson, J.J. 1982. Patterns in the species composition and richness of fish assemblages in northern Wisconsin Lakes. *Ecology* 63: 1149-1166.
- Vono, V. & Barbosa, F.A.R. 2001. Habitats and littoral zone fish community structure of two natural lakes in southeast Brazil. *Environmental Biology of Fishes* 61: 371-379.
- Winemiller, K.O. & Jepsen, D.B. 1998. Effects of seasonality and fish movement on tropical river food webs. *Journal of Fish Biology* 53: 267-296.

- Winfield, I.J., Peirson, G., Cryer, M. & Townsend C.R. 1983. The behavioural basis of prey selection by underyearling bream (*Abramis brama* (L.)) and roach (*Rutilus rutilus* (L.)). *Freshwater Biology* 13: 139-149.
- 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.

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A assembleia de peixes de pequeno porte do ambiente estudado exibiu alta sobreposição nos horários de atividade, no uso do espaço e do alimento, sendo que os pares de espécies iguais ao longo de uma dimensão se distinguiram ao longo de outra, o que demonstrou a importância da complementaridade de nicho. A dimensão trófica foi ligeiramente mais importante na segregação desse grupo ecológico, até porque a heterogeneidade espacial fornecida pelas macrófitas sofre alterações sazonais com a oscilação do nível hidrológico no ambiente estudado. É natural, portanto, que os peixes de pequeno porte segreguem ao longo das demais dimensões, exibindo inclusive casos de partilha refinada do alimento, o que evidencia a importância da complementaridade no uso do recurso como mecanismo estrutural dominante nessas assembleias.

Foi possível verificar também que a dieta dos peixes de pequeno porte foi substancialmente afetada pela variação no nível de água e pela presença e complexidade de macrófitas aquáticas. No período de águas baixas, as espécies exibiram dietas bem definidas e com o aumento das flutuações do nível de água, todas passaram a consumir cladóceros em grandes proporções, em função do aumento da densidade desses microcrustáceos no ambiente. Em habitats com vegetação, a dieta das espécies foi mais diversa, e na presença da macrófita de maior complexidade *E. azurea*, isso ocorreu para três das quatro espécies analisadas. Considerando a adaptabilidade trófica da maioria das espécies de peixes, esses resultados ressaltam a importância de avaliar a dieta sob diferentes condições temporais e espaciais, as quais promovem mudanças na disponibilidade dos recursos alimentares.