



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

RAFAEL ROGÉRIO ROSA

Ecologia trófica de larvas de peixes neotropicais: interações intra e interespecíficas e relação predador-presa

Maringá
2021

RAFAEL ROGÉRIO ROSA

Ecologia trófica de larvas de peixes neotropicais: interações intra e interespecíficas e relação predador-presa

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 Ecologia e Limnologia.

Área de Concentração: Ecologia e Limnologia

Orientadora: Dr.^a Andréa Bialetzki

Coorientadora: Dr.^a Sybelle Bellay

Maringá
2021

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

R788e Rosa, Rafael Rogério, 1991-
Ecologia trófica de larvas de peixes neotropicais : interações intra e interespecíficas e relação predador-presa / Rafael Rogério Rosa. -- Maringá, 2021.
66 f. : il. (algumas color.).
Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2021.
Orientadora: Dr.^a Andréa Bialetzki.
Coorientadora: Dr.^a Sybelle Bellay.

1. Peixes de água doce - Larvas - Ecologia - Alimentação - Relação presa-predador - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. Ictioplâncton de água doce - Ecologia - Alimentação - Relação presa-predador - Planície de inundação - Alto rio Paraná. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

23. ed. - 597.146809816

RAFAEL ROGÉRIO ROSA

Ecologia trófica de larvas de peixes neotropicais: interações intra e interespecíficas e relação predador-presa

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 Ecologia e Limnologia e aprovada pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Dr.^a Andréa Bialezki
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof.^a Dr.^a Maristela Cavicchioli Makrakis
Universidade Estadual do Oeste do Paraná (UniOeste)

Prof. Dr. David Augusto Reynalte-Tataje
Universidade Federal da Fronteira Sul (UFFS)

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

Dr.^a Claudia Costa Bonecker
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Aprovada em: 29 de junho de 2020.

Local de defesa: Realizado em *home office*, via acesso remoto por videoconferência pelo aplicativo Google Meet, no endereço eletrônico meet.google.com/zzq-pyir-gbr, devido a situação do Covid-19.

*Dedico este trabalho aos meus pais pelo
apoio em todos os momentos da minha vida*

AGRADECIMENTOS

Agradeço em primeiro lugar a Deus pelo dom da vida, pela saúde perfeita e forças para alcançar todos os objetivos;

Agradeço aos meus pais e família que sempre estiveram ao meu lado em cada etapa da minha vida. As conversas de apoio, incentivo, amor, educação e por ensinarem que o homem é lembrado pelo seu caráter e respeito ao próximo;

Agradeço à minha orientadora Dr.^a Andréa Bialezki, pelo aprendizado nesses quatro anos de convivência, paciência e apoio incondicional, onde cresci como pessoa e profissional, contribuindo para o meu desenvolvimento;

À equipe do laboratório de Ecologia de Ictioplâncton: Miro, Eliana, Marcinha, Gazo, Eduardo Grou, Gabi e Ji, pelos conselhos, amizade, brincadeiras, trabalho em equipe, coletas de campo, parceria em artigos, laboratório e por todo apoio sempre;

Aos professores do PEA pela contribuição na minha formação acadêmica;

A todos os funcionários do NUPÉLIA: secretaria, biólogos, equipe de apoio de campo de Maringá e na base em Porto Rico (Tião, Chiquinho, Alfredo, Tato, Tuti, Valdecir, Valdenir e Gazo) que de maneira direta e indireta contribuíram para realização deste trabalho;

Agradeço ao Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia) e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA) da Universidade Estadual de Maringá por todo o suporte pessoal e logístico durante o doutorado.

Agradeço o pessoal da Biblioteca Setorial do Nupélia, Salete e João, por todo o suporte bibliográfico necessário para execução da tese e outros trabalhos.

À CAPES pelo fornecimento da bolsa e PROEX pela disponibilização de recursos;

À Dr.^a Sybelle Bellay pela amizade em todos esses anos (desde 2013), apoio incondicional, parcerias nos trabalhos desde a minha graduação e aceitando o convite de coorientação da tese.

Aos amigos Zeh Maria, Guilherme e Conrado por de alguma forma serem minha família aqui em Maringá. Aos amigos Rafa Tramonte, Matheus Baumgartner, Zé Bello, Helen, Cris, Dyego, Paulo, Gustavo e todos que compartilharam comigo momentos de alegria, experiências e apoio nesta etapa de doutorado.

Agradeço aos participantes da banca, que prontamente aceitaram contribuir com este trabalho. Suas sugestões foram muito valiosas.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001

Ecologia trófica de larvas de peixes neotropicais: interações intra e interespecíficas e relação predador-presa

RESUMO

A sobrevivência e o crescimento das larvas de peixes durante a ontogenia estão relacionados com a capacidade de se obter alimento adequado, o qual fornece subsídios para que os indivíduos alcancem a vida adulta. A capacidade de forrageamento, a disponibilidade e abundância de presas e o desenvolvimento morfológico, principalmente da capacidade natatória e acuidade visual são fatores preponderantes no sucesso reprodutivo. Analisou-se, os aspectos relacionados à alimentação durante a ontogenia das larvas de peixes de um sistema de planície de inundação, avaliando a capacidade de coexistência e a interação predador-presa. Especificamente os objetivos foram (1) analisar as variações inter e intraespecíficas da dieta de três espécies de peixes invasoras (*Auchenipterus osteomystax*, *Plagioscion squamosissimus* e *Hypophthalmus oremaculatus*) durante a sua ontogenia inicial e a relação com a coexistência; (2) aplicar uma nova abordagem em estudos de ecologia trófica durante a ontogenia, avaliando a interação e organização da rede predador-presa, usando como modelo *A. osteomystax*. As larvas apresentaram dietas distintas tanto inter, quanto intraespecificamente, baixa sobreposição alimentar a alta amplitude de nicho principalmente para *P. squamosissimus*. A coexistência das larvas destas espécies é possível provavelmente devido à baixa competição, diferenciação de guildas tróficas, particionamento de recursos e plasticidade trófica. Em relação à rede predador-presa, *A. osteomystax* apresentou estrutura aninhada, baixa conectância e um padrão de segregação no consumo de recursos. As larvas desta espécie alimentaram-se exclusivamente de insetos aquáticos, com impacto na robustez da rede quando ocorre a remoção de presas mais frequentes na dieta, aqui representada por pupa de Diptera e Chironomidae. A correlação entre variáveis morfológicas e as métricas de redes mostrou que a espécie assume uma posição mais generalista na rede conforme ocorre seu desenvolvimento, aumentando sua capacidade de predação. Ambos os estudos demonstraram a importância de se conhecer a interação espécie-*habitat* e os processos que regem a captura de presas, evitando a competição inter e intraespecífica através do particionamento de recursos e mudanças comportamentais e de forrageamento durante a ontogenia.

Palavras-chave: Alimentação de larvas. Ictioplâncton. Interação trófica. Planície de inundação.

Trophic ecology of neotropical fish larvae: intra and interspecific interactions and predator-prey relationship

ABSTRACT

The survival and growth of fish larvae during ontogeny are related to the ability to obtain adequate food, providing subsidies for individuals reach the adult age. The foraging capacity, availability and abundance of prey and morphological development, especially swimming performance and visual acuity are important factors in reproductive success. In this study, the aspects related to feeding during the ontogeny of fish larvae from a floodplain system were analyzed, evaluating the coexistence capacity and the predator-prey interaction. Specifically, the objectives were (1) to analyze the inter and intraspecific variations in the diet of three invasive fish species (*Auchenipterus osteomystax*, *Plagioscion squamosissimus* and *Hypophthalmus oremaculatus*) during their initial ontogeny and the relationship with coexistence; and (2) to apply a new approach in trophic ecology studies during ontogeny, evaluating the interaction and organization of the predator-prey network, using *A. osteomystax* as model. The larvae of invasive fish species had different diets inter and intraspecifically, low diet overlap and high niche breadth primarily for *P. squamosissimus*. The coexistence of larvae of these species is probably possible due to low competition, differentiation of trophic guilds, resource partitioning and trophic plasticity. Regarding the predator-prey network, *A. osteomystax* showed a nested structure, low connectivity and a pattern of segregation in resource consumption. The larvae fed exclusively on aquatic insects, impacting the robustness of the network when the most frequent prey in the diet is removed, here represented by Diptera and Chironomidae pupa. Furthermore, the correlation between metric variables and morphological networks showed that the species is of more general position as the network develops, increasing its capacity predation. Both studies demonstrated the importance of knowing the species-habitat interaction and the processes that govern prey capture, avoiding inter and intraspecific competition through resource partitioning and behavioral and foraging changes during ontogeny.

Keywords: Floodplain. Ichthyoplankton. Larvae feeding. Trophic interactions.

Tese elaborada e formatada conforme as normas de publicações científicas *Journal of Plankton Research* e *Aquatic Science*. Disponíveis em:

<https://academic.oup.com/plankt/pages/General_Instructions>

<<https://www.springer.com/journal/27/submission-guidelines>>

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	12
	REFERÊNCIAS	14
2	VARIAÇÕES INTER E INTRAESPECÍFICAS NA DIETA DE TRÊS ESPÉCIES DE LARVAS DE PEIXES INVASORES COMO FACILITADORES DA COEXISTÊNCIA	17
	RESUMO	17
	INTER AND INTRASPECIFIC VARIATIONS IN THE THREE INVASION LARVAL FISH DIET AS DRIVERS OF COEXISTENCE	18
	ABSTRACT	18
2.1	Introdução	19
2.2	Material e métodos	21
2.2.1	Área de estudo	21
2.2.2	Amostragens e análise de laboratório	22
2.2.3	Análise dos dados	23
2.2.3.1	<i>Composição da dieta</i>	23
2.2.3.2	<i>Sobreposição alimentar e amplitude de nicho</i>	23
2.3	Resultados	24
2.3.1	Composição da dieta	24
2.3.2	Sobreposição alimentar e amplitude de nicho.....	26
2.4	Discussão	28
2.5	Conclusão	31
	REFERÊNCIAS	32
	APÊNDICE A – Dados fisiográficos e resultados da composição e sobreposição alimentar entre as espécies invasoras e sua ontogenia	40
3	ONTOGENIA ALIMENTAR DE UM AUQUENIPTERIDEO DO ALTO RIO PARANÁ: UMA NOVA ABORDAGEM SOBRE A INTERAÇÃO PREDADOR-PRESA	42
	RESUMO	42
	ABSTRACT	43
3.1	Introdução	44
3.2	Material e métodos	46
3.2.1	Área de estudo	46
3.2.2	Amostragens e análise de laboratório	47

3.2.3 Composição da dieta	48
3.2.4 Rede predador-presa.....	48
3.3 Resultados.....	50
3.3.1 Composição da dieta	50
3.3.2 Rede predador-presa.....	51
3.4 Discussão.....	54
3.5 Conclusão.....	56
<u>REFERÊNCIAS</u>	57
APÊNDICE B - Dados fisiográficos e a relação entre variáveis morfológicas e os atributos da rede predador-presa.....	64
4 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	66

1 INTRODUÇÃO GERAL

O sucesso reprodutivo dos peixes é o principal elemento na manutenção dos estoques naturais, pois o recrutamento e a perpetuação da espécie dependem deste processo (Rondineli & Braga, 2010). Esse sucesso está relacionado a várias estratégias reprodutivas que podem englobar diferentes táticas reprodutivas (Vazzoler, 1996), que por sua vez, estão associadas às condições ambientais favoráveis ao desenvolvimento da prole, como tipo de desova, fecundidade e cuidado parental, condições abióticas, como temperatura, fotoperíodo e aumento do nível hidrométrico os quais são importantes gatilhos sincronizadores para o início da desova (Vazzoler, 1996; Bialecki et al. 1999; Baumgartner et al. 2008). Após a desova e a eclosão, o período larval é o mais crítico para a sobrevivência do indivíduo devido aos diferentes fatores que podem influenciar na sua mortalidade (Kamler, 1992).

Durante a ontogenia um dos principais fatores que agem no sucesso ou morte dos indivíduos é a alimentação. Os estudos sobre a ecologia trófica de larvas de peixes neotropicais ainda são incipientes e os aspectos comportamentais e a dieta das espécies durante a ontogenia necessitam ser esclarecidos. A alimentação dos peixes apresenta três fases: endógena, mista e exógena (Balon, 1986). Após a eclosão, a primeira alimentação é a endógena, onde os nutrientes são providos pelo vitelo via vitelogênese (Wourms, 1981). Este tipo de alimentação determina e altera toda a história de vida restante (Balon, 1986). A alimentação mista ou de transição é a fase onde as larvas iniciam a ingestão oral e a digestão no intestino, porém com a disponibilidade de vitelo, enquanto a larva aprende a desenvolver e ter eficiência na caça (Ivanona & Lopatko, 1984; Balon, 1986). Esta transição alimentar com o início da alimentação exógena, ou seja, a captura de presas disponíveis no ambiente, somado ao desenvolvimento morfológico é a chave para a sobrevivência e o crescimento do indivíduo (King, 2005; Nunn et al., 2007; Makrakis et al. 2008). Em casos onde a espécie não é capaz de se alimentar, com período de inanição longo entre o fim da absorção do saco vitelino e a captura de alimento, Blaxter & Hempel (1963) definiram como “ponto-de-não-retorno” (PRN), onde as larvas fatalmente morrem independente de alimento disponível após este período de inanição. A etapa final e definitiva na aquisição de recursos é a alimentação exógena, determinada pelas características fenotípicas da espécie na capacidade e formas de obter o alimento (Balon, 1986). Neste período ocorrem mudanças no uso de *habitat* e no alimento consumido, sendo que o tamanho dos indivíduos e as mudanças morfológicas e fisiológicas do trato digestório influenciam diretamente na capacidade de captura de recursos no ambiente e sua interação com outras espécies (Werner & Gilliam, 1984; King, 2004; Nunn et al. 2012).

A sincronização do período de reprodução e o início da alimentação exógena geralmente estão relacionados com alta disponibilidade de presas para o consumo, principalmente zooplâncton nos primeiros estágios de desenvolvimento (Gerking, 1984). A hipótese de “período crítico” destaca que a abundância de presas adequadas e a disponibilidade no momento em que as larvas iniciam a alimentação exógena são críticas para a sobrevivência da coorte (Hjort, 1914). A hipótese de *match/mismatch* proposta por Cushing (1990) propõe que os primeiros estágios de vida do peixe requerem uma grande quantidade de alimento para seu desenvolvimento, sendo que a persistência e o crescimento da espécie são determinados pelo sincronismo entre o período reprodutivo e alta disponibilidade de presas, processo esse que tem sido investigado e corroborado por diferentes autores (Durant et al. 2007, 2013; Silva & Bialecki, 2019). Em sistemas de planície de inundação, muitas espécies de peixes desovam quando a temperatura e o nível da água começam a aumentar, oferecendo melhores condições para sobreviver e aliado ao período onde a abundância de alimento é maior, aumentando sua capacidade de forrageamento e crescimento (Lowe-McConnel, 1975; Silva & Bialecki, 2019).

Esta relação predador-presa pode ser investigada de distintas maneiras, buscando compreender as interações biológicas, capacidade de predação, comportamentos e relação com o meio ambiente. Uma nova abordagem para investigar estas relações são as análises de redes ecológicas, que buscam compreender os mecanismos que governam as interações biológicas, avaliando o papel das espécies (nós) na conexão e implicação destas interações (*links*) na comunidade ou ecossistema (Pascual & Dunne, 2006). O papel de cada espécie na estrutura e organização da rede pode ser analisado através de medidas como conectância (ver Pimm, 1982), aninhamento (ver Ulrich & Almeida-Neto, 2012) e modularidade (ver Guimerà & Amaral, 2005a,b). O padrão de coocorrência (Gotelli, 2000) permite observar se as espécies ou uma população apresentam um padrão de segregação ou agregação no uso de recursos, ocupação de nicho e capacidade de forrageamento.

Com relação à capacidade de forrageamento das larvas, o desenvolvimento morfológico principalmente da natação e visão tem papel primordial no aumento da eficiência na captura de presas (Nunn et al. 2012). Interações inter e intraespecíficas de larvas das espécies de peixes podem apresentar sobreposição alimentar, justamente devido a baixa diferenciação morfológica, acarretando numa possível competição por recursos das espécies que ocupam o mesmo nicho (Ward et al. 2006; Nunn et al. 2012). Mediante o contexto analisado, este estudo teve como objetivo geral, avaliar aspectos da ontogenia alimentar de espécies de peixes, bem como as variações inter e intraespecíficas e a relação predador-presa.

O primeiro estudo analisa as diferenças inter e intraespecífica na dieta de larvas de espécies invasoras, observando a existência e a sobreposição no consumo de recursos, a amplitude de nicho das espécies e avaliando a coexistência no mesmo. O segundo estudo verifica os padrões gerais na interação predador-presa, aplicando análises de redes ecológicas usando como modelo larvas de *Auchenipterus osteomystax*, um abordagem inédita nos estudos de alimentação de larvas de peixes na região neotropical.

REFERÊNCIAS

- Balon, E. K. 1986. Types of feeding in the ontogeny of fishes and the life-history model. In: Simenstad, C. A. & Cailliet, G. M. (eds) **Contemporary studies on fish feeding: the proceedings of GUTSHOP '84**. Springer, Dordrecht, pp. 11-25.
- Baumgartner, G., Nakatani, K., Gomes, L. C., Bialezki, A., Sanches, P. V. & Makrakis, M. C. 2008. Fish larvae from the upper Paraná River: do abiotic factors affect larval density? **Neotropical Ichthyology** 6: 551-558.
- Bialezki, A., Sanches, P. V., Cavicchioli, M., Baumgartner, G., Ribeiro, R. P. & Nakatani, K. 1999. Drift of ichthyoplankton in two channels of the Paraná River, between Paraná and Mato Grosso do Sul States, Brazil. **Brazilian Archives of Biology and Technology** 42: 53-60.
- Blaxter, J. H. S. & Hempel, G. 1963. The Influence of egg size on herring larvae (*Clupea harengus* L.). **ICES Journal of Marine Science** 28: 211-240.
- Chambers, C. R. & Trippel, E. A. 1997. **Early life history and recruitment in fish populations**. Chapman & Hall, London. 596p.
- Cushing, D. H. 1990. Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match mismatch hypothesis. **Advances in Marine Biology** 26: 249-293.
- Durant, J. M., Hjermann, D. Ø., Ottersen, G. & Stenseth, N. C. 2007. Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. **Climate Research** 33: 271-283.
- Durant, J. M., Hjermann, D. Ø., Falkenhaug, T., Gifford, D. J., Naustvoll, L., Sullivan, B. K., Beaugrand, G. & Stenseth, N. C. 2013. Extension of the match-mismatch hypothesis to predator controlled systems. **Marine Ecology Progress Series** 474: 43-52.
- Gerking, S. D. 1994. **Feeding ecology of fish**. Academic Press, California. 416p.
- Gotelli, N. J. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. **Ecology** 81: 2606-2621.

- Guimerà, R. & Amaral, L. A. N. 2005a. Functional cartography of complex metabolic networks. **Nature** 433: 895-900.
- Guimerà, R. & Amaral, L. A. N. 2005b. Cartography of complex networks: modules and universal roles. *Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment* 1-13.
- Hjort J. 1914. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe reviewed in the light of biological research. **Rapports et Procès-Verbaux Des Réunions Du Conseil International Pour l'Exploration de la Mer** 1: 5-38.
- Ivona, M. N. & Lopatko, A. M. 1984. Feeding behavior of pike *Esox lucius* (Esocidae), larvae from the progeny of a single pair of spawners. **Journal of Ichthyology** 23: 171-173
- Kamler, E. 1992. **Early life history of fish: An energetics approach**. Chapman & Hall, London. 267p.
- King, A. J. 2004. Ontogenetic patterns of habitat use by fishes within the main channel of an Australian floodplain river. **Journal of Fish Biology** 65: 1582-1603.
- King, A. J. 2005. Ontogenetic dietary shifts of fishes in an Australian floodplain river. **Marine and Freshwater Research** 56: 215-226.
- Lowe-McConnell, R. H. 1975. **Fish communities in tropical freshwaters**. Longman, New York. 337p.
- Makrakis, M. C., Nakatani, K., Bialecki, A., Gomes, L. C., Sanches, P. V. & Baumgartner G. 2008. Relationship between gape size and feeding selectivity of fish larvae from a Neotropical reservoir. **Journal of Fish Biology** 72: 1690-1707.
- Nunn, A. D., Harvey, J. P. & Cowx, I. G. 2007. The food and feeding relationships of larval and 0+ year juvenile fishes in lowland rivers and connected waterbodies. II. Prey selection and the influence of gape. **Journal of Fish Biology** 70: 743-757.
- Nunn, A. D., Tewson, L. H. & Cowx, I. G. 2012. The foraging ecology of larval and juvenile fishes. **Reviews in Fish Biology and Fisheries** 22: 377-408.
- Pascual, M. & Dunne, J. A. 2006. From small to large ecological networks in a dynamic world. In: Pascual, M. & Dunne, J.A. (eds) **Ecological networks: linking structure to dynamics in food webs**. Oxford University Press, pp. 3-24.
- Pimm, S. L. 1982. **Food webs**. Chapman & Hall, London. 219p.
- Rondineli, G. R. & Braga, F. M. S. 2010. Reproduction of the fish community of Passa Cinco Stream, Corumbataí River sub-basin, São Paulo State, Southeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology** 70: 181-188.

- Silva, J. C. & Bialetzki, A. 2019. Early life history of fishes and zooplankton availability in a Neotropical floodplain: Predator-prey functional relationships. **Journal of Plankton Research** 41: 63-75.
- Ulrich, W. & Almeida-Neto, M. 2012. On the meanings of nestedness: back to the basics. **Ecography** 35: 865-871.
- Vazzoler, A. E. A. M. 1996. **Biologia da reprodução de peixes teleósteos: Teoria e prática**. EDUEM, Maringá. 169p.
- Ward, A. J. W., Webster, M. M. & Hart, P. J. B. 2006. Intraspecific food competition in fishes. **Fish and Fisheries** 7:231–261.
- Werner, E. E. & Gilliam, J. F. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. **Annual Review of Ecology and Systematics** 15: 393-425.
- Wourms, J. P. 1981. Viviparity: the maternal-fetal relationship in fishes. **American Zoologist** 21: 473-515.

2 VARIAÇÕES INTER E INTRAESPECÍFICAS NA DIETA DE TRÊS ESPÉCIES DE LARVAS DE PEIXES INVASORES COMO FACILITADORES DA COEXISTÊNCIA

RESUMO

As estratégias alimentares e o comportamento das larvas de peixes apresentam uma alta complexidade e aliadas à distribuição espacial dos recursos alimentares, podem fornecer uma compreensão das relações ecológicas entre as espécies. Assim, nosso objetivo foi investigar as variações inter e intraespecíficas na dieta inicial de três espécies de peixes invasores da bacia do alto rio Paraná (*Auchenipterus osteomystax*, *Plagioscion squamosissimus* e *Hypophthalmus oremaculatus*). Diferenças significativas na dieta foram observadas entre as espécies e também durante a ontogenia. De acordo com a composição da dieta, as larvas foram classificadas nas seguintes guildas tróficas, insetívora (*A. osteomystax*) e zooplânctívora (*P. squamosissimus* e *H. oremaculatus*). Os resultados apontam ausência de sobreposição alimentar, ou seja, há baixa competição e particionamento dos recursos. A amplitude de nicho foi alta, principalmente para *P. squamosissimus*, possivelmente em função da alta plasticidade trófica e adaptação ao ambiente. A diferenciação de guildas tróficas e ocupação de nicho das larvas das três espécies invasoras lhes permitem uma maior eficiência na captura do alimento e coexistência. Consideramos que entender como as larvas de peixes respondem aos processos de procura e captura de presas durante a ontogenia e a influência no recrutamento é a chave de estudos futuros para medidas mitigatórias e controle das populações das espécies de peixes invasoras em ambientes naturais.

Palavras-chave: Alimentação de larvas; amplitude de nicho; ecologia trófica; planície de inundação

INTER AND INTRASPECIFIC VARIATIONS IN THE THREE INVASION LARVAL FISH DIET AS DRIVERS OF COEXISTENCE

ABSTRACT

The feeding strategies and behavior of fish larvae have a high complexity and added to the spatial distribution of food resources, they can provide an understanding of the ecological relationships between species. Thus, we investigate inter and intraspecific variations in the diet of three invasive fish species from the upper Paraná River basin (*Auchenipterus osteomystax*, *Plagioscion squamosissimus* and *Hypophthalmus oremaculatus*) during the early ontogeny. Significant differences in diet were observed between species and also during ontogeny. According to food composition, the larvae were classified into the following trophic guilds, insectivorous (*A. osteomystax*) and zooplanktivorous (*P. squamosissimus* and *H. oremaculatus*). The results point absence of food overlaps, that is, there is low competition and partitioning of resources. The niche breadth was high mainly for *P. squamosissimus*, possibly because high trophic plasticity and adaptation to the environment. The differentiation of trophic guilds and niche occupation of the larvae of the three invasive species allow them greater efficiency in food capture and coexistence. Believe that understanding how fish larvae respond to prey search and capture processes during ontogeny and the influence on recruitment is the key to future studies for mitigation measures and control of invasive fish species populations in natural environments.

Keywords: floodplain; larvae feeding; niche breadth; trophic ecology

2.1 Introdução

Os processos que regem a sobrevivência, o comportamento e o desenvolvimento das larvas de peixes são essenciais para compreender como as populações estão estabelecidas no ambiente natural e como alcançam a vida adulta. Sabe-se que a ontogenia inicial é a fase mais crítica para a sobrevivência dos peixes devido à alta taxa de mortalidade, sendo que menos de 1% sobrevive até o recrutamento (Chambers & Trippel, 1997). Fatores como a taxa de crescimento (Miller *et al.*, 1988) e as táticas reprodutivas dos adultos (Baumgartner *et al.*, 2004; Bailly *et al.*, 2008) influenciam a sobrevivência das larvas. A disponibilidade de alimento adequado ao longo da ontogenia, sincronizado com as mudanças morfo-fisiológicas das larvas, promovem o aumento da capacidade de forrageamento e também do processamento do alimento (Miller *et al.*, 1988; King, 2005).

A transição entre a alimentação endógena e exógena é o principal fator para a mortalidade das larvas (Kamler, 1992), sendo que o desenvolvimento do aparelho digestório, a capacidade natatória, a acuidade visual e a disponibilidade de alimento apropriado ao iniciar a alimentação exógena são fatores preponderantes para a sobrevivência das larvas neste momento da ontogenia (Porter & Theilacker, 1999; King, 2005; Rønnestad *et al.*, 2013). Nesta transição, existe um curto período que a larva é capaz de suportar a inanição entre a total absorção do saco vitelino e início da alimentação exógena. Após este intervalo, conhecido como “ponto-de-não-retorno” (PNR; Blaxter & Hempel, 1963), algumas larvas de espécies de peixes estão destinadas a morrer mesmo com a disponibilidade de alimento adequado.

Em relação à ecologia trófica, as larvas de peixes diferem dos seus adultos por diversos fatores, como a baixa capacidade natatória, o pouco desenvolvimento morfológico e também o tamanho (Gerking, 1994; Makrakis *et al.*, 2008) e ocupação de *habitats* e mesohabitats distintos em relação aos adultos. Assim, as estratégias alimentares e o comportamento das larvas são complexos, e em conjunto com a distribuição espacial de recursos alimentares, podem fornecer uma compreensão das relações ecológicas entre as espécies de peixes (Silva & Bialetzki, 2019). Por exemplo, a competição inter e intraespecífica por recursos alimentares podem ser determinantes para a sobrevivência, uma vez que as larvas mais desenvolvidas têm melhor capacidade de natação e visibilidade e são mais resilientes ao período de inanição (Makrakis *et al.*, 2008). Porém, a coexistência é possível devido ao particionamento no uso dos recursos para mitigar a competição, seja de espécies com requerimentos ecológicos semelhantes ou a facilitação na interação biológica (McCreadie & Bedwell, 2013; Wang *et al.*, 2015).

Existem algumas teorias que buscam entender os processos que regem a partição de recursos e a amplitude do nicho trófico para a coexistência das espécies (Ward *et al.*, 2006; Sá-Oliveira *et al.*, 2014; Quirino *et al.*, 2015). A teoria do forrageamento ótimo (TFO; Stephens & Krebs, 1986) prediz que a competição induz a espécie a mudar seu comportamento de forrageamento, ampliando ou reduzindo o nicho trófico em razão de fatores bióticos, como predação e competição (Gotelli & McCabe, 2002; Englund *et al.*, 2009), ou condições ambientais, como regime de cheias, temperatura e disponibilidade de alimento (Peres-Neto, 2004; Mouchet *et al.*, 2013). Da mesma forma, a segregação trófica pode ser alterada ao longo do tempo, em razão da flexibilidade e mudança na dieta das espécies e da flutuação na abundância sazonal de presas disponíveis (Abelha *et al.*, 2001; Silva *et al.*, 2017).

Ecossistemas de planície de inundação, caracterizados pela anastomose de rios, canais e lagoas, provêm condições favoráveis para o desenvolvimento inicial dos peixes (Humphries *et al.*, 1999; Reynalte-Tataje *et al.*, 2013). A dinâmica sazonal dos pulsos de inundação, alternando períodos de cheias e secas, promove a mudança nas características físicas e químicas dos ambientes e afeta toda a dinâmica trófica do ecossistema (Thomaz *et al.*, 2007), promovendo a flutuação na disponibilidade e abundância de recursos alimentares para os peixes. Para a TFO, quando os itens alimentares preferidos apresentam alta abundância, os consumidores tendem a restringir suas dietas (Stephens & Krebs, 1986), enquanto na escassez ou em elevada competição por recursos, um comportamento mais generalista pode ser favorecido, com o aumento da amplitude de nicho (Mouchet *et al.*, 2013).

Assim, identificar e quantificar a composição da dieta é primordial para entender o papel de cada espécie em um ambiente compartilhado, bem como compreender como os peixes interagem em relação a sua alimentação durante a ontogenia. Em regiões neotropicais e planícies de inundação, os estudos de ecologia trófica de larvas de peixes ainda são pouco explorados e concentrados principalmente em estudos de uma única espécie (Rossi, 2001; Santin *et al.*, 2004, 2005, 2015; Borges *et al.*, 2006; Suiberto *et al.*, 2009; Neves *et al.*, 2015; Picapedra *et al.*, 2018) e alguns multiespécies (Makrakis *et al.*, 2005, 2008; Mendonça *et al.*, 2015; Silva & Bialecki, 2019). A coexistência e a interação de espécies invasoras em relação à alimentação durante a ontogenia é uma lacuna nos estudos ecológicos e dependendo de como estas partilham os recursos, a interação trófica pode levar à coexistência ou a exclusão (Bøhn *et al.*, 2008; Ganassin *et al.*, 2020).

Em relação às espécies de peixes invasoras na bacia do alto rio Paraná, sabe-se que principal causa da proliferação, estabelecimento e homogeneização ocorreram após a

construção do reservatório de Itaipu, inundando a barreira natural geográfica de Sete Quedas e permitindo que espécies do baixo rio Paraná colonizassem a região do alto rio Paraná (Júlio Júnior *et al.* 2009; Vitule *et al.* 2011). Dentre estas espécies, foram selecionadas *Auchenipterus osteomystax* (Miranda-Ribeiro, 1918) e *Hypophthalmus oremaculatus* Nani & Fuster, 1974, consideradas quando adultas, insetívora e zooplânctívora, respectivamente. *Plagioscion squamosissimus* Heckel, 1840 foi introduzida na região por atividade humana de soltura em 1967 no rio Pardo, espalhando-se por toda bacia do rio Paraná (Cruz, 1990) e na planície de inundação (Baumgartner *et al.* 2010), sendo carnívora, quando adulta (Bennemann *et al.* 2006).

Neste contexto, o objetivo deste estudo foi investigar a dieta inicial de três espécies de peixes invasores em um ambiente de planície de inundação do alto rio Paraná durante o período de cheia. Desta forma, para o estudo foram formuladas duas predições: (i) existe diferenciação inter e intraespecífica na composição da dieta das larvas das espécies invasoras selecionadas ao longo da ontogenia; (ii) ocorre uma baixa sobreposição alimentar e alta amplitude de nicho entre as diferentes espécies invasoras e ao longo do seu desenvolvimento larval. As predições são baseadas na premissa de que larvas apresentam tempos distintos de início da alimentação exógena, bem como diferentes capacidades de captura de presas (Cushing, 1975; Makrakis *et al.*, 2005). Assim, considerando que o estudo foi realizado no período de cheia, quando se espera elevada disponibilidade de alimento (Quirino *et al.*, 2019), as diferentes espécies e estágios de desenvolvimento poderiam focar no consumo de seus recursos preferidos. As espécies invasoras são geralmente generalistas, fator que facilita o processo de estabelecimento na área introduzida (Olden *et al.*, 2006; Cathcart *et al.*, 2019).

2.2 Material e métodos

2.2.1 Área de estudo

O rio Ivinheima localiza-se na planície de inundação do alto rio Paraná e corre paralelo à margem direita do rio Paraná (Mato Grosso do Sul, Brasil), sendo que os trechos superiores e médios correm em direção norte-sul e o inferior, paralelo ao rio Paraná até convergir com o mesmo, possuindo uma extensão total de aproximadamente 230 km. A área estudada está inserida na região inferior do rio Ivinheima (22°48'00"S; 53°32'00"O e 22°59'10"S; 53°39'02"O), localizada dentro de uma unidade de conservação permanente, conhecida como Parque Estadual das Várzeas do Rio Ivinhema. De acordo com as características hidrológicas das estações de amostragens, foram realizadas coletas em diferentes biótopos, rio, remanso e lagoa (Fig. 1; Tabela S1 – Material Complementar).

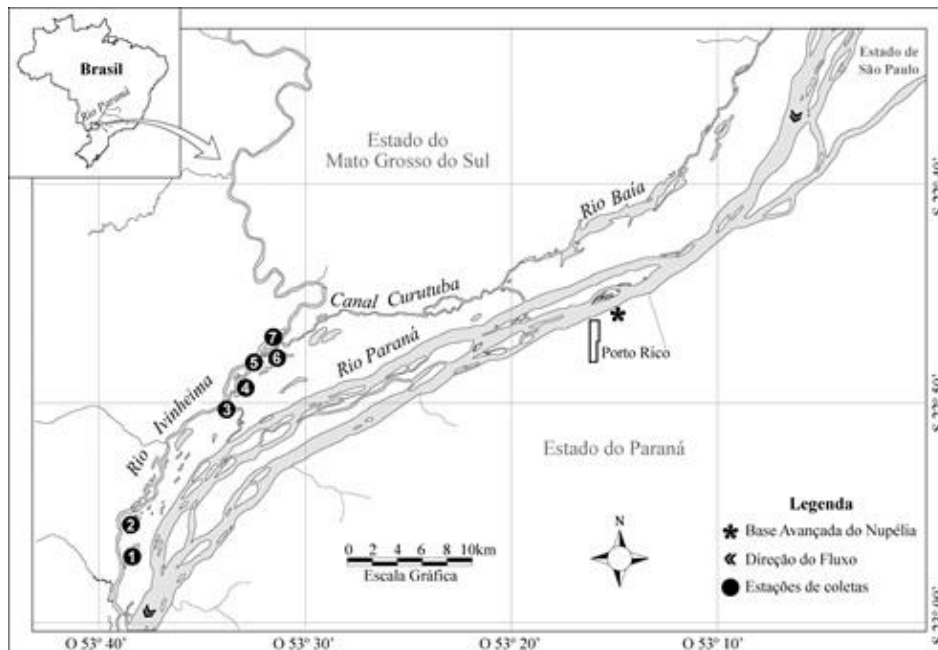


Figura 1. Estações de amostragens no rio Ivinheima, bacia do alto rio Paraná, MS, Brasil. (1- Rio Ivinheima III, 2- Lagoa do Pintado, 3- Boca da Lagoa dos Patos, 4- Lagoa dos Patos, 5- Boca da Lagoa do Finado Raimundo, 6- Rio Ivinheima II e 7- Lagoa do Finado Raimundo).

2.2.2 Amostragens e análise de laboratório

As coletas foram realizadas mensalmente durante o período de cheia (entre novembro de 2017 e fevereiro de 2018) regional (Thomaz *et al.* 2004), totalizando 320 amostras. Para as coletas das larvas de peixe foram utilizadas redes de plâncton do tipo cônico-cilíndrica, com malha 0,5 mm e fluxômetro acoplado à boca para a obtenção do volume de água filtrada. No rio Ivinheima, as redes foram fixadas a um cabo estendido perpendicularmente à superfície da água, sendo três redes de superfície (margens esquerda e direita e centro do rio), e duas de fundo, todas expostas por 15 minutos simultaneamente. Nas lagoas e remansos as redes foram arrastadas na superfície e fundo, por 10 minutos. Todas as coletas foram realizadas ao longo de um ciclo nictemeral, com intervalo de seis horas entre as amostragens (0:00, 06:00, 12:00 e 18:00 horas). Em todas as amostras obtidas adicionou-se eugenol (4-Alil-2-Metoxifenol), cujo objetivo foi eutanasiar os indivíduos e, só em seguida estas foram fixadas em formol diluído a 4%, tamponado com carbonato de cálcio.

Posteriormente em laboratório, as amostras de ictioplâncton foram triadas com auxílio de um estereomicroscópio e as larvas foram separadas e identificadas seguindo a técnica de sequência de desenvolvimento proposta por Ahlstrom & Moser (1976) e de acordo com Nakatani *et al.* (1997, 1998, 2001) e Bialecki *et al.* (2001). As espécies selecionadas para este estudo são três invasoras na bacia do alto rio Paraná: *H. oremaculatus*, *P. squamosissimus* e

A. osteomystax. Após a identificação, os indivíduos foram classificados de acordo com seu grau de desenvolvimento em estágios de pré-flexão (PF), flexão (FL) e pós-flexão (FP) (Ahlstrom *et al.*, 1976, modificado por Nakatani *et al.*, 2001).

Para cada espécie, foram analisados aleatoriamente o tubo digestório de 20 indivíduos de cada estágio de desenvolvimento (PF, FL e FP) ou todos os disponíveis. O conteúdo do tubo digestório foi analisado de acordo com a Frequência Numérica (%NF), que indica a abundância de um item alimentar em relação a abundância total de todos os estômagos (Hynes, 1950). Para os estágios de PF e FL foi analisado o conteúdo de todo o tubo digestório, enquanto para larvas em FP, onde se observa o início da diferenciação das estruturas (estômago e intestino), apenas 2/3 da porção anterior do tubo digestório foi analisado considerando o alto grau de digestão na sua porção final. Os itens alimentares foram identificados por meio de estereomicroscópico e microscópico óptico até o menor nível taxonômico possível, utilizando chaves de identificação específicas (Sendacz & Kubo, 1982; Reid, 1985; Elmoor-Loureiro, 1997).

2.2.3 Análise dos dados

2.2.3.1 Composição da dieta

Para avaliar possíveis diferenças significativas na composição da dieta entre as espécies e ao longo da sua ontogenia (predição i), foi empregado a Análise de Variância Multivariada Permutacional (PERMANOVA; Anderson, 2005). Para esta análise, foram utilizadas matrizes de recursos alimentares pelos indivíduos amostrados, com dados de abundância, a partir das quais foram construídas matrizes de similaridade usando o índice de Bray-Curtis. Em cada teste, 9.999 permutações aleatórias foram utilizadas para avaliar a significância do *pseudo-F* derivado da PERMANOVA. Essa análise foi realizada utilizando a função “adonis” do pacote “vegan” (Oksanen *et al.*, 2020) no programa R (R Core Team, 2020).

2.2.3.2 Sobreposição alimentar e amplitude de nicho

A sobreposição da dieta entre as espécies e entre os estágios de desenvolvimento (predição ii) foi calculada por tubo digestório para cada par de espécies, com base na matriz de frequência de itens alimentares. Para esta avaliação foi utilizado o Índice de Sobreposição Alimentar de Pianka (1974), descrito pela equação:

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

onde O_{jk} = medida da sobreposição de nicho de Pianka entre as espécies j e k ; P_{ij} = proporção de um item alimentar i na espécie da dieta j ; P_{ik} = proporção de um item alimentar i na dieta da espécie k ; n = número total de itens alimentares. Os valores de sobreposição variam de 0 (sem sobreposição) a 1 (sobreposição completa). Os valores acima de 0,6 foram considerados biologicamente significativos (modificado de Grossman, 1986; Corrêa *et al.*, 2011).

Para verificar diferenças na amplitude de nicho trófico entre as espécies (predição iii), foi utilizado o Teste de Homogeneidade de Dispersão Multivariada (PERMDISP, Anderson, 2004). Assim, a amplitude de nicho foi medida através da dispersão da dieta no espaço multivariado. Na PERMDISP, a distância média dos indivíduos para o centroide do grupo foi calculada para cada espécie, a partir da Análise de Coordenadas Principais (PCoA). O cálculo da PCoA foi realizado utilizando a medida de dissimilaridade de Jaccard aplicada sobre a mesma matriz usada para a PEMANOVA. A prerrogativa era que as diferenças na dispersão entre as espécies sugerem que algumas espécies têm dietas mais restritas (menor distância do centroide) ou mais amplas (maior distância do centroide) do que outras. Para testar essas diferenças, um F estatístico foi calculado, e o valor de p foi obtido através de 9.999 permutações. Comparações par a par da dispersão média entre as espécies foram realizadas utilizando 999 testes de permutação baseados na estatística t. Para essas análises, foram utilizadas as funções “betadisper” e “permutest” do pacote “vegan” (Oksanen *et al.*, 2020).

2.3 Resultados

2.3.1 Composição da dieta

Para avaliar a composição da dieta, foram analisados 146 tubos digestório dos indivíduos pertencentes às três espécies invasoras selecionadas, ao longo de sua ontogenia, levando em consideração os indivíduos disponíveis para cada estágio de desenvolvimento. No total, foram analisados 35 tubos digestório de *A. osteomystax* (PF = 07; FL = 20 e FP = 08), 60 de *P. squamosissimus* (PF = 20; FL = 20 e FP = 20) e 51 de *H. oremaculatus* (PF = 20; FL = 20 e FP = 11).

O espectro alimentar foi de 29 presas consumidas pelas larvas das três espécies (Tab. 1). Larvas de *A. osteomystax* apresentaram dieta predominantemente insetívora em todos os estágios larvais, com destaque para pupa de Diptera e Chironomidae (Tab. 1). No entanto, as larvas em PF ingeriram apenas esses dois recursos, enquanto as em FL e FP consumiram

maior variedade de insetos. *Hypophthalmus oremaculatus* consumiu principalmente cladóceros em todos os estágios de desenvolvimento (PF, FL e FP), enquanto *Plagioscion squamosissimus* consumiu principalmente cladóceros nos estágios de PF e FL (75% e 61,5% de frequência numérica, respectivamente) e copépodos (copepodites - Calanoida) no estágio de FP (67,48% de frequência numérica) (Tab. 1). Os cladóceros mais ingeridos por *P. squamosissimus* foram *Moina minuta* e *Bosminopsis deitersi*, enquanto *H. oremaculatus* ingeriu principalmente *Bosmina hagmanni* e *Ilyocryptus spinifer* (Tab. 1).

Tabela 1: Frequência numérica (N) das presas registradas no tubo digestório das larvas de *Auchenipterus osteomystax*, *Hypophthalmus oremaculatus* e *Plagioscion squamosissimus*, capturadas no rio Ivinheima, bacia do alto rio Paraná, MS, Brasil, entre novembro de 2017 e fevereiro de 2018. N=número de larvas analisadas em cada estágio de desenvolvimento. Valores em negrito representam a somatória de cada grupo alimentar no respectivo estágio larval.

Estágio larval (N)	<i>Auchenipterus osteomystax</i>			<i>Hypophthalmus oremaculatus</i>			<i>Plagioscion squamosissimus</i>		
	PF (02)	PF (10)	FL (20)	FP (19)	FL (19)	FP (08)	PF (11)	FL (08)	FP (19)
ROTIFERA			0,58				4,55	2,56	10,43
<i>Trichocerca</i> spp.							4,55	2,56	9,20
<i>Lecane</i> spp.			0,58						1,23
CLADOCERA		100	98,25	97,42			75	61,54	19,63
<i>Moina minuta</i>			11,70	10,73			20,45	20,51	3,07
<i>Bosmina hagmanni</i>		89,29	43,86	19,31				25,64	
<i>Bosminopsis deitersi</i>				0,86			34,09	2,56	0,61
<i>Ilyocryptus spinifer</i>		3,57	21,64	21,89					3,68
<i>Alonella</i> spp.		3,57	0,58	1,72					
<i>Ceriodaphnia cornuta</i>			1,75	7,73					1,23
<i>Ceriodaphnia</i> spp.			0,58	1,72					
<i>Daphnia gessneri</i>			2,92	4,29					
Não identificado*			15,20	18,45			20,45	12,82	9,82
Ovos		3,57		10,73					
COPEPODA			1,17	2,58			20,45	35,90	67,48
Copepodito Calanoida				2,58			20,45	35,90	66,87
Diaptomidae			0,58						
Cyclopoda			0,58						
Ovos									0,61
INSECTA	100				100	78,95			1,23
Pupa diptera	40				63,55	42,11			
Chironomidae	60				31,03	31,58			
Thysanoptera					0,49	1,17			
Plecoptera					3,45	1,17			
Ephemeroptera						0,58			
Trichoptera						0,58			
Collembola						1,17			

Larvas de coleoptera	0,49	
<i>Chaoborus</i> spp.		1,23
Não identificados*	0,99	
PEIXES		1,22
Characiformes		0,61
Anostomidae		0,61
OUTROS	21,05	
Ovo não identificado	21,05	

* item altamente digerido não foi possível uma identificação mais precisa

Conseqüentemente, a PERMANOVA mostrou diferenças significativas na composição da dieta entre as espécies (Bray Curtis pseudo-F = 15,16; $p < 0,001$) (Fig. 2; Tabela S2 – Mat. Supp). Em relação à ontogenia, a PERMANOVA também mostrou diferenças significativas no consumo de itens alimentares ao longo do desenvolvimento para *A. osteomystax* (Bray Curtis pseudo-F = 3,16; $p = 0,005$), *P. squamosissimus* (Bray Curtis pseudo-F = 2,35; $p < 0,001$) e *H. oremaculatus* (Bray Curtis pseudo-F 3,81; $p = 0,001$) (Tabela S3 – Mat. Supp).

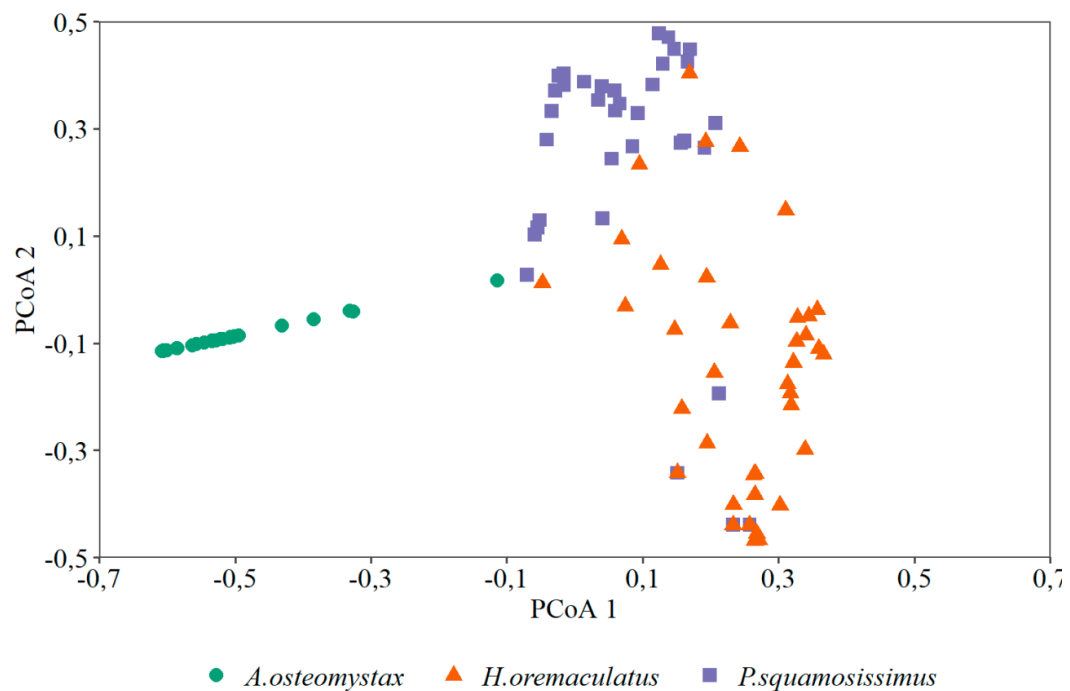


Figura 2. Ordenação da dieta de larvas de espécies de peixe invasores capturados no rio Ivinheima, bacia do alto rio Paraná, MS, Brasil, entre novembro de 2017 e fevereiro de 2018. Os dois primeiros eixos da PCoA explicam juntos 39%.

2.3.2 Sobreposição alimentar e amplitude de nicho

A análise de sobreposição de dieta baseada no índice de Pianka entre as espécies invasoras foi baixa ($< 0,6$) para todos os pares de combinações. Já em relação a sua ontogenia,

A. osteomystax, *P. squamosissimus* e *H. oremaculatus* tiveram altos valores de sobreposição (> 0,6) entre os estágios de desenvolvimento (Tab. 3).

Tabela 3. Sobreposição de dieta (índice de Pianka) durante a ontogenia de três espécies de peixe invasoras capturadas no rio Ivinheima, bacia do alto rio Paraná, MS, Brasil, entre novembro de 2017 e fevereiro de 2018. PF= pré-flexão, FL= flexão (FL) e FP= pós-flexão. *valores considerados biologicamente significativos (> 0,6).

Comparações entre a ontogenia das espécies	Índice de Pianka
<i>Auchenipterus osteomystax</i> FL vs. FP	0,91*
<i>Auchenipterus osteomystax</i> FL vs. PF	0,862*
<i>Auchenipterus osteomystax</i> FP vs. PF	0,873*
<i>Hypophthalmus oremaculatus</i> FL vs. FP	0,856*
<i>Hypophthalmus oremaculatus</i> FL vs. PF	0,859*
<i>Hypophthalmus oremaculatus</i> FP vs. PF	0,538
<i>Plagioscion squamosissimus</i> FL vs. FP	0,757*
<i>Plagioscion squamosissimus</i> FL vs. PF	0,608*
<i>Plagioscion squamosissimus</i> FP vs. PF	0,501

As espécies apresentaram uma grande variação no consumo de itens alimentares, que foi refletido em valores significativos na amplitude de nicho interespecífico, considerando a variação na dieta entre os indivíduos (Bray Curtis pseudo-F = 14,75; $p < 0,001$). Entre as três combinações possíveis, a amplitude de nicho diferiu entre todas as espécies (Fig. 3); onde *P. squamosissimus* e *H. oremaculatus* apresentaram as maiores amplitudes de nicho trófico (média da distância do centroide: 0,56, e 0,49, respectivamente).

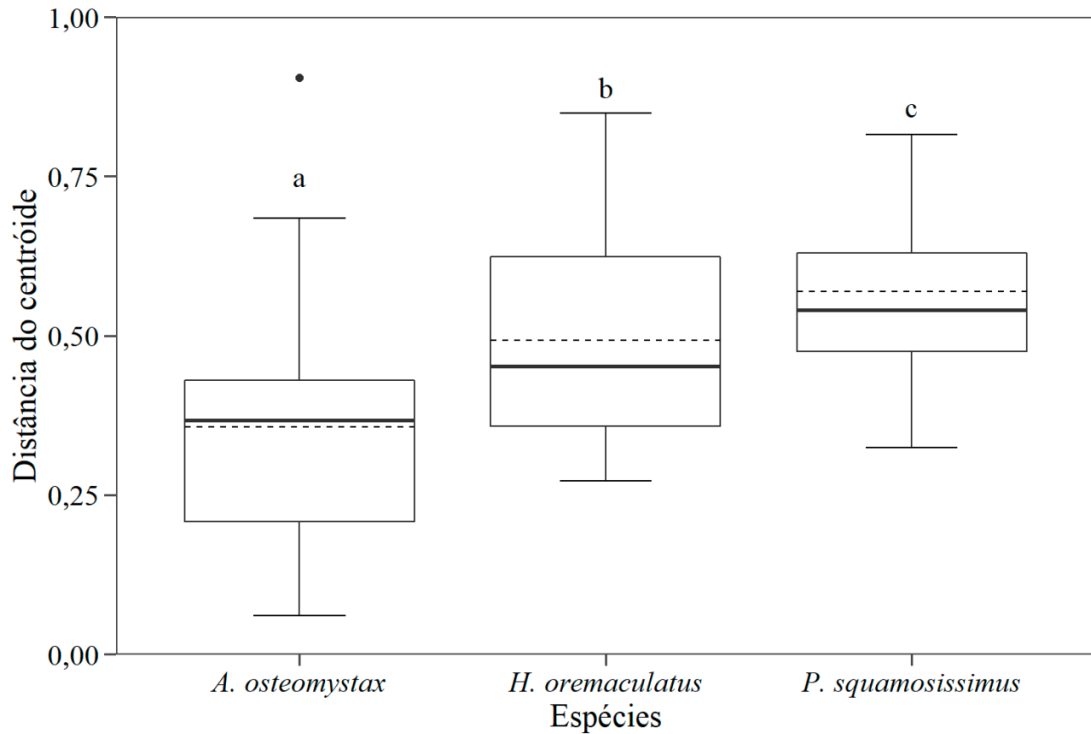


Figura 3. Variação na amplitude de nicho (distância do centróide) entre as larvas de peixes invasores capturadas no rio Ivinheima, bacia do alto rio Paraná, MS, Brasil, entre novembro de 2017 e fevereiro de 2018. Diferentes letras indicam diferenças significativas entre os pares das médias ($p \leq 0,05$). A linha transversal representa a mediana e a linha pontilhada representa a média.

2.4 Discussão

Os resultados mostraram diferenças inter e intraespecíficas na dieta inicial das espécies de peixes invasoras num ambiente de planície de inundação. A baixa sobreposição alimentar interespecífica é um indicativo de coexistência das larvas no espaço e tempo, as quais consomem presas distintas ou possivelmente, aquelas com alta disponibilidade no ambiente, sugerindo o particionando dos recursos disponíveis. A sobreposição alimentar intraespecífica das três espécies invasoras indica a preferência de itens alimentares ao longo do desenvolvimento larval, enquanto a plasticidade trófica e o comportamento alimentar generalista-oportunista podem explicar o maior valor para a amplitude de nicho das larvas de *P. squamosissimus*.

As diferenças inter e intraespecíficas observadas na composição das dietas corroboraram com a primeira premissa. Gerking (1994) menciona que as larvas de peixes de água doce têm como principal alimento o zooplâncton, devido ao seu baixo desenvolvimento morfológico. No entanto, apesar do zooplâncton ter sido um recurso muito utilizado pelas larvas analisadas, a dieta foi incrementada com outros itens disponíveis no meio, como insetos, possibilitando o enquadrando das espécies nas seguintes guildas tróficas (Elliott *et al.*,

2007; Delariva *et al.*, 2013): (i) Insetívora aquática (*A. osteomystax*) e (ii) Zooplantívora (*H. oreomaculatus* e *P. squamosissimus*).

É possível que algumas espécies apresentem durante sua ontogenia inicial uma tendência a consumir itens comuns aos adultos como em *Apareiodon affinis*, que é herbívora tanto nas fases larvais (Santin *et al.*, 2004) e também adulta (Casatti *et al.*, 2003). Tal comportamento pôde ser observado em *A. osteomystax*, que durante todo seu desenvolvimento inicial apresentou dieta predominantemente insetívora, semelhante aos seus adultos (Hahn *et al.* 1997, 2004). Similarmente, *H. oreomaculatus* que apresentou uma dieta inicial zooplantívora, sendo planctófago quando adulta (Abujanra & Agostinho, 2002). *Plagioscion squamosissimus*, por sua vez, apresenta plasticidade alimentar quando adulta, sendo enquadrada como piscívora (Hahn *et al.*, 1997b) e carnívora (Bennemann *et al.*, 2006; Costa *et al.*, 2009). Stefani & Rocha (2009) citam que esta espécie apresenta mudanças ontogenéticas evidentes, com a exploração de insetos aquáticos pelas classes mais jovens e uma dieta principalmente composta por peixes em indivíduos adultos. A mudança na dieta está relacionada principalmente as limitações na capacidade de natação e reduzida acuidade visual, aumentando seu espectro alimentar de acordo com o desenvolvimento morfológico (Neves *et al.*, 2015; Silva & Bialecki, 2019).

As diferenças interespecíficas no espectro alimentar encontradas neste ambiente possibilita a interação de distintas populações de peixes, diferindo no consumo de presas e aumentando a possibilidade de sobrevivência e, conseqüentemente, o recrutamento (King, 2005; Nunn *et al.*, 2007). No cenário onde a distribuição desproporcional ou limitação de um recurso ocorre no ambiente, os efeitos competitivos e mudanças comportamentais podem acarretar na alteração da dieta dos peixes na presença de espécies competidoras (Wootton, 1990). As características de ocupação de *habitats* também influenciam na coexistência espacial, uma vez que larvas de espécies de peixes com características reofílicas dificilmente ocuparão os mesmos nichos ou *habitats* de espécies pelágicas ou bentônicas, limitando a competição (Nunn *et al.*, 2012). As mudanças na preferência por presas ao longo da ontogenia podem explicar a variação intraespecífica observada para as larvas das espécies invasoras. Embora ambas sejam classificadas como zooplântívoras nos primeiros estágios larvais, no decorrer do desenvolvimento de *P. squamosissimus*, outros itens passam a compor a dieta, como copépodos e larvas de peixes, corroborando os resultados encontrados por Makrakis *et al.* (2008) e Neves *et al.* (2015). Esta mudança de hábitos na dieta está relacionada ao desenvolvimento morfológico, disponibilidade de presas e o comportamento de forrageamento ao longo da ontogenia que discutiremos posteriormente.

Hypophthalmus oremaculatus também apresentou um padrão diferenciado de forrageamento durante a ontogenia. Esta espécie, planctívora quando adulta, se alimenta por filtração (Esteves, 2011), entretanto, Makrakis *et al.* (2005) sugerem que as larvas são inicialmente predadoras e a mudança de comportamento alimentar (filtrador) só ocorre em indivíduos juvenis, ou seja, as larvas analisadas neste estudo são aptas a captura ativa de suas presas. Porém, há de se considerar também a limitação no tamanho da boca (Makrakis *et al.*, 2008), que pode ter influenciado a dieta das larvas de *H. oremaculatus*, que de forma geral, foi composta basicamente de diferentes cladóceros de pequeno tamanho, principalmente *B. hagmanni* (larvas em pré-flexão e flexão) e *I. spinifer* (larvas em pós-flexão). Ambas são espécies abundantes localmente (Serafim Júnior *et al.*, 2003), porém apresentam diferenças quanto ao tamanho e a ocupação no hábitat, *B. hagmanni* mede cerca de 280 µm e é uma espécie pelágica (González *et al.*, 2008), enquanto *I. spinifer*, mede aproximadamente 530 µm e é litorânea ou vive associada a algum substrato (Elmoor-Loureiro, 2004).

As características espécie-específicas na dieta das larvas e a baixa sobreposição alimentar interespecífica corroboram com a segunda predição. A especialização no consumo de insetos para *A. osteomystax* e a diversidade de zooplâncton para *H. oremaculatus* e *P. squamosissimus* promove a coexistência, evitando a competição por meio do particionamento de recursos e possivelmente na distribuição espacial de presas (Juncos *et al.*, 2015). A teoria clássica de nicho (Hutchinson, 1957) prediz que a diferenciação no uso de recursos é um importante mecanismo para promover a evolução e diversificação das espécies. Em nosso estudo, a capacidade de *P. squamosissimus* em explorar diversos recursos, indica maior capacidade de forrageamento. Esta habilidade provavelmente facilitou sua coexistência com as espécies localmente nativas, evitando a competição de recursos no espaço e tempo (Polačik *et al.*, 2014). A especificidade encontrada nas larvas de *A. osteomystax* pode ser uma adaptação evolutiva em investir suas energias em um grupo mais limitado de recursos, porém com maior eficiência na captura, evitando a competição e gasto energético na captura de presas (Juncos *et al.*, 2015). No ponto de vista da teoria OFT, quando os itens alimentares preferenciais apresentam alta abundância, os consumidores tendem a restringir suas dietas, com comportamento especialista (Stephens & Krebs, 1986).

Ambientes de planície inundaçã, com regimes de cheias e conexões entre diferentes mesohabitats, promove a homogeneização e alta disponibilidade de recursos (Thomaz *et al.*, 2007). Tal perspectiva possivelmente explique a alta sobreposição alimentar intraespecífica em larvas de *A. osteomystax*, *H. oremaculatus* e *P. squamosissimus*. O fato de *A. osteomystax* ser insetívora durante toda sua ontogenia e inclusive na fase adulta (Hahn *et al.*

2004) indica um partilhamento destes recursos com alta abundância e disponibilidade no ambiente de planície de inundação, principalmente Chironomidae (Higuti, 2004; Ferrington, 2008). Assim, a demanda de suprimento da população de *A. osteomystax* que habitam o mesmo espaço, provavelmente é provida de abundante oferta de recursos no ambiente. Essa mesma prerrogativa se aplica para *P. squamosissimus*, pois a alta diversidade e densidade de zooplâncton na planície de inundação do alto rio Paraná (Lansac-Tôha *et al.* 2004) induz os indivíduos consumirem o mesmo item alimentar nos primeiros estágios larvais, devido ao baixo desenvolvimento morfológico.

Neste cenário de particionamento de recursos e comportamento de forrageamento, a segunda predição em relação à amplitude de nicho também foi corroborada. De fato, todas as três espécies invasoras deste estudo apresentaram altos valores de amplitude. A alta amplitude de nicho para as larvas de *P. squamosissimus* corrobora os resultados de outros estudos com esta espécie (Makrakis *et al.*, 2008; Silva & Bialezki, 2019). Alguns aspectos morfológicos citados anteriormente, como capacidade natatória e acuidade visual, somados a sua anatomia oral, do trato digestivo e posição da boca (Makrakis *et al.*, 2005), são fatores preponderantes para a diversidade de presas capturadas em nosso estudo. Estas características da morfologia da espécie permite explorar uma grande diferenciação de presas, desde as mais abundantes ou diferentes classes de tamanho (Makrakis *et al.*, 2008; Neves *et al.*, 2015). Adicionalmente, um mecanismo eficiente para manutenção da população desta espécie invasora da planície de inundação do alto rio Paraná é sincronizar o período de desova com grande abundância de presas, aumentando a taxa de sobrevivência durante a alimentação exógena e seu desenvolvimento larval (Silva & Bialezki, 2019).

2.5 Conclusão

Este estudo trouxe resultados importantes para a avaliação da coexistência de espécies invasoras em relação sua dieta durante a ontogenia. Este processo é crítico e demanda de condições ideais para a sobrevivência e crescimento do indivíduo, sendo que a alimentação tem um papel chave nesta etapa. As diferenças inter e intraespecífica e a baixa sobreposição alimentar entre as espécies indicam baixa competição e particionamento dos recursos. A elevada amplitude de nicho principalmente de *P. squamosissimus* está relacionada possivelmente, com a alta plasticidade trófica e adaptação ao ambiente, um dos mecanismos que ocorrem nos processos de invasão e estabelecimento de espécies invasoras. Provavelmente, a diferenciação de guildas tróficas e ocupação de nicho das espécies lhes permitem uma maior eficiência na captura do alimento. No entanto, acreditamos que mais

estudos precisam ser desenvolvidos com outras espécies de peixes de água doce, a fim de compreender melhor a coexistência das espécies em ambientes naturais, levando em consideração também a ontogenia. Conhecer como as larvas de peixes invasores respondem aos processos de procura e captura de presas durante a ontogenia e como isso influencia o recrutamento é a chave para estudos futuros, pois permite estabelecer melhores ferramentas capazes de propor medidas mitigatórias para o controle das populações das espécies de peixes invasores em ambientes naturais.

REFERÊNCIAS

- Abelha, M. Agostinho, A. A., & Goulart, E. (2001) Plasticidade trófica em peixes de água doce. *Acta Sci.*, **23**, 425–434.
- Abujanra, F. & Agostinho, A. A. (2002) Dieta de *Hypophthalmus edentatus* (Spix, 1829) (Osteichthyes, Hypophthalmidae) e variações de seu estoque no Reservatório de Itaipu. *Acta Sci. - Biol. Heal. Sci.*, **24**, 401–410.
- Ahlstrom, E. H., & Moser, H. G. (1976) Eggs and larvae of fishes and their role in systematic investigations in fisheries. *Rev. des Trav. l'Institut. des Pêches Marit.*, **40**, 379–398.
- Ahlstrom, E. H., Butler, J. L. & Sumida, B. Y. (1976) Pelagic stromateoid fishes (Pisces, Perciformes) of the eastern pacific: kinds, distributions and early life histories and observations on five of these from the northwest atlantic. *Bull. Mar. Sci.*, **26**, 285–402.
- Anderson, M. J. (2005) *PERMANOVA: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance*. Department of Statistics, University of Auckland.
- Anderson, M. J. (2004) *PERMDISP: a FORTRAN computer program for permutational analysis of multivariate dispersions (for any two-factor ANOVA design) using permutation tests*. Department of Statistics, University of Auckland.
- Bailly, D., Agostinho, A. A. & Suzuki, H. I. (2008) Influence of the flood regime ont the reproduction of fish species with different reproductive strategies in the Cuiabá River, Upper pantanal, Brazil. *River Res. Appl.*, **24**, 1218–1229.
- Baumgartner, G., Nakatani, K., Gomes, L. C., Bialezki, A., Sanches, V. P. & Makrakis, M. C. (2004) Identification of spawning sites and natural nurseries of fishes in the upper Paraná River, Brazil. *Environ. Biol. Fishes.*, **71**, 115–125.
- Bennemann, S. T., Capra, L. G., Galves, W. & Shibatta, O. A. (2006) Dinâmica trófica de *Plagioscion squamosissimus* (Perciformes, Sciaenidae) em trechos de influência da represa Capivara (rios Paranapanema e Tibagi). *Iheringia - Ser. Zool.*, **96**, 115–119.
- Bialezki, A., Baumgartner, G., Sanches, P. V., Galuch, A. V., Luvisuto, M. A., Nakatani, K.,

- Cavicchioli-Makrakis, M., Borges, M. E. E. (2001) Caracterização do desenvolvimento inicial de *Auchenipterus osteomystax* (Osteichthyes, Auchenipteridae) da bacia do rio Paraná, Brasil. *Acta Sci. Biol. Sci.*, **23**, 377–382.
- Blaxter, J. H. S. & Hempel, G. (1963) The influence of egg size on herring larvae (*Clupea harengus* L). *ICES J. Mar. Sci.*, **28**, 211–240.
- Bøhn, T., Amundsen, P-A. & Sparrow, A. (2008) Competitive exclusion after invasion? *Biol. Invasions.*, **10**, 359–368.
- Borges, R. Z., Assakawa, L. F., Cunha, A. B., Bialecki, A. & Nakatani, K. (2006) Morfologia do trato digestório e dieta de larvas de *Bryconamericus* aff. *iheringii* (Boulenger, 1887) (Osteichthyes, Characidae). *Acta Sci. Biol. Sci.*, **28**, 51–57.
- 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. *Braz. J. Biol.*, **63**, 213–222.
- Cathcart, C. N., Dunker, K. J., Quinn, T. P., Sepulveda, A. J., von Hippel, F. A., Wizik, A., Young, D. B. & Westley, P. A. H. (2019) Trophic plasticity and the invasion of a renowned piscivore: a diet synthesis of northern pike (*Esox lucius*) from the native and introduced ranges in Alaska, U.S.A. *Biol. Invasions.*, **21**, 1379–1392.
- Chambers, C. R. & Trippel, E. A. (1997) *Early life history and recruitment in fish populations*. Chapman & Hall, London, p. 596.
- Corrêa, C. E., Albrecht, M. P. & Hahn, N. S. (2011) Patterns of niche breadth and feeding overlap of the fish fauna in the seasonal Brazilian Pantanal, Cuiabá River basin. *Neotrop. Ichthyol.*, **9**, 637–646.
- Costa, S. A. G. L., Peretti, D., Júnior, J. E. M. P., Fernandes, M. A. & Júnior, A. M. G. (2009) Food spectrum and seasonal variation of the diet of *Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840) (Osteichthyes, sciaenidae) in Piató Lagoon, Assu, Rio Grande do Norte State, Brazil. *Acta Sci. - Biol. Sci.*, **31**, 285–292.
- Cruz, J. A., Moreira, J. A., Verani, J. R., Girardi, L. & Torloni, C. E. C. (1990) *Levantamento da ictiofauna e aspectos da dinâmica de populações de algumas espécies do reservatório de Promissão-SP (1ª. Etapa)*. CESP, São Paulo.
- Cushing, D. (1975) *Marine Ecology and Fisheries*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 278.
- Delariva, R. L., Hahn, N. S. & Kashiwaqui, E. A. (2013) Diet and trophic structure of the fish fauna in a subtropical ecosystem: Impoundment effects. *Neotrop. Ichthyol.*, **11**, 891–904.
- Elliott, M., Whitfield, A. K., Potter, I. C., Blaber, S. J. M., Cyrus, D. P., Nordlie, F. G. &

- Harrison, T. D. (2007) The guild approach to categorizing estuarine fish assemblages: A global review. *Fish Fish.*, **8**, 241–268.
- Elmoor-Loureiro, L. M. (1997) *Manual de Identificação de Cladóceros Límnicos do Brasil*. Universa, Brasília, p. 156.
- Elmoor-Loureiro, L. M. A. (2004) Phylogenetic relationships among families of the order Anomopoda (Crustacea, Branchiopoda, Cladocera). *Zootaxa*, **760**, 1–26.
- Englund, G., Johansson, F., Olofsson, P., Salonsaari, J. & Öhman, J. (2009) Predation leads to assembly rules in fragmented fish communities. *Ecol. Lett.*, **12**, 663–671.
- Esteves, F. A. (2011) *Fundamentos de limnologia*. Interciencia, Rio de Janeiro, p. 826.
- Ferrington, L. C. (2008) Global diversity of non-biting midges (Chironomidae; Insecta-Diptera) in freshwater. *Hydrobiologia* **595**, 445–447.
- Ganassin, M. J. M., García-Berthou, E., Rodrigues, A. C., Nascimento, C. P., Muniz, C. M., Baumgartner, M. T., Schmitz, M. H. & Gomes, L. C. (2020) The invasion of an alien characiform fish and the decline of a native congener in a Neotropical river-floodplain system. *Hydrobiologia*, **848**, 2189–2201.
- Gerking, S. D. (1994) *Feeding Ecology of Fish*. Academic Press, California, p. 416.
- González, E. J., Matsumura-Tundisi, T. & Tundisi, J. G. (2008) Size and dry weight of main zooplankton species in Bariri reservoir (SP, Brazil). *Brazilian J. Biol.*, **68**, 69–75.
- Gotelli, N. J. & McCabe, D. J. (2002) Species co-occurrence: A meta-analysis of J. M. Diamond's assembly rules model. *Ecology*, **83**, 2091–2096.
- Grossman, G. D. (1986) Food resources partitioning in a rocky intertidal fish assemblage. *J. Zool.*, **1**, 317–355.
- Hahn, N. S., Andrian, I. F., Fugi, R. & Almeida, V. L. L. (1997) Ecologia trófica. In: Vazzoler, A. E. A. M., Agostinho, A. A. & Hahn, N. S. (eds.), *A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos*, pp. 209-228.
- Hahn, N. S., Agostinho, A. A. & Goitein, R. (1997b). Feeding ecology of curvina *Plagioscion squamosissimus* (Hechel, 1840)(Osteichthyes, Perciformes) in the Itaipu reservoir and Porto Rico floodplain. *Acta Limnol. Bras.*, **9**, 11-22.
- Hahn, N. S., Fugi, R. & Andrian, I. F. (2004) Trophic ecology of the fish assemblages. In: Thomaz, S. M., Agostinho, A. A. & Hahn, N. S. (eds.), *Upper Paraná River and its Floodplain: physical aspects, ecology and conservation*, pp. 247-269.
- Higuti, J. (2004) Composition, abundance e habitats of benthic Chironomidae larvae. In: Thomaz, S. M. Agostinho, A. A. & Hahn N. S. (eds.), *The Upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation*, pp. 209-221.

- Humphries, P., King, A. J. & Koehn, J. D. (1999) Fish, flows and flood plains: Links between freshwater fishes and their environment in the Murray-Darling River system, Australia. *Environ. Biol. Fishes.*, **56**, 129–151.
- Hutchinson, G. E. (1957). The multivariate niche. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology.*, **22**, 415–421.
- Hynes, H. B. N. (1950) The good of fresh-water sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*), with a review of methods used in studies of the food of fishes. *J. Anim. Ecol.*, **19**, 36-58.
- Júlio Júnior, H. F., Tós, C. D., Agostinho, A. A. & Pavanelli, C. S. (2009) A massive invasion of fish species after eliminating a natural barrier in the upper Rio Paraná basin. *Neotrop. Ichthyol.*, **7**, 709–718.
- Juncos, R., Milano, D., Macchi, P. J. & Vigliano, P. H. (2015) Niche segregation facilitates coexistence between native and introduced fishes in a deep Patagonian lake. *Hydrobiologia*, **747**, 53–67.
- Kamler, E. (1992) *Early life history of fish: An energetics approach*. Chapman & Hall, London, p. 267.
- King, A. J. (2005) Ontogenetic dietary shifts of fishes in an Australian floodplain river. *Mar. Freshw. Res.*, **56**, 215–225.
- 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*, pp.146-180.
- Makrakis, M. C., Nakatani, K., Bialezki, A., Sanches, P. V., Baumgartner, G. & Gomes, L. C. (2005) Ontogenetic shifts in digestive tract morphology and diet of fish larvae of the Itaipu Reservoir, Brazil. *Environ. Biol. Fishes*, **72**, 99–107.
- Makrakis, M. C., Nakatani, K., Bialezki, A., Gomes, L. C., Sanches, P. V. & Baumgartner G. (2008) Relationship between gape size and feeding selectivity of fish larvae from a Neotropical reservoir. *J. Fish Biol.*, **72**, 1690–1707.
- McCreadie, J. W. & Bedwell, C. R. (2013) Patterns of co-occurrence of stream insects and an examination of a causal mechanism: Ecological checkerboard or habitat checkerboard?. *Insect Conserv. Divers.*, **6**, 105–113.
- Mendonça, M. M., Picapedra, P. H. S., Ferranato, M. C. & Sanches, P. V. (2015) Migração vertical diária de predadores (larvas de peixes planctívoras) e presas (zooplâncton) em uma lagoa tropical. *Iheringia - Ser. Zool.*, **105**, 174–183.

- Miller, T. J., Crowder, L. B., Rice, J. A. & Marschall, E. A. (1988) Larval size and recruitment mechanisms in fishes: toward a conceptual framework. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **45**, 1657–1670.
- Mouchet, M. A., Burns, M. D. M., Garcia, A. M., Vieira, J. P. & Mouillot, D. (2013) Invariant scaling relationship between functional dissimilarity and co-occurrence in fish assemblages of the Patos Lagoon estuary (Brazil): Environmental filtering consistently overshadows competitive exclusion. *Oikos*, **122**, 247–257.
- Nakatani, K., Baumgartner, G. & Baumgartner, M. S. T. (1997) Larval development of *Plagioscion squamosissimus* (Heckel)(Perciformes, Sciaenidae) of Itaipu reservoir (Paraná River, Brazil). *Rev. Bras. Zool.*, **14**, 35–44.
- Nakatani, K., Baumgartner, G. & Latini, J. D. (1998) Morphological description of larvae of the mapara *Hypophthalmus edentatus* (Spix)(Osteichthyes, Hypophthalmidae) in the Itaipu reservoir (Parana River, Brazil). *Rev. Bras. Zool.*, **15**, 687–696.
- Nakatani, K., Agostinho, A. A., Baumgartner, G., Bialecki, A., Sanches, P. V., Makrakis, M. C. & Pavanelli, C. S. (2001) *Ovos e larvas de peixes de água doce: desenvolvimento e manual de identificação*. EDUEM, Maringá, p. 378.
- Neves, M. P., Delariva, R. L., Guimarães, A. T. B. & Sanches, P. V. (2015) Carnivory during Ontogeny of the *Plagioscion squamosissimus*: A successful non-native fish in a lentic environment of the Upper Paraná River basin. *PLoS ONE*, 1–15.
- Nunn, A. D., Harvey, J. P. & Cowx, I. G. (2007) The food and feeding relationships of larval and 0+ year juvenile fishes in lowland rivers and connected waterbodies. II. Prey selection and the influence of gape. *J. Fish Biol.*, **70**, 743–757.
- Nunn, A. D., Tewson, L. H. & Cowx, I. G. (2012) The foraging ecology of larval and juvenile fishes. *Rev. Fish Biol. Fish.*, **22**, 377–408.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P. R., O'Hara, R. B. *et al.* (2020) *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-7. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Olden, J. D., McCarthy, J. M., Maxted, J. T., Fetzer, W. W. & Zanden, M. J. V. (2006) The rapid spread of rusty crayfish (*Orconectes rusticus*) with observations on native crayfish declines in Wisconsin (U.S.A.) over the past 130 years. *Biol. Invasions*, **8**, 1621–1628.
- Peres-Neto, P. R. (2004) Patterns in the co-occurrence of fish species in streams: The role of site suitability, morphology and phylogeny versus species interactions. *Oecologia*, **140**, 352–360.
- Pianka, E. R. (1974) Niche overlap and diffuse competition. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, **71**,

- 2141–2145.
- Picapedra, P. H. S. Sanches, P. V. & Lansac-Tôha, F. A. (2018) Effects of light-dark cycle on the spatial distribution and feeding activity of fish larvae of two co-occurring species (Pisces: Hypophthalmidae and Sciaenidae) in a Neotropical floodplain lake. *Brazilian J. Biol.*, **78**, 763–772.
- Polačik, M., Blazek, R., Rezucha, R., Vrtílek, M., Tozzini, E. T. & Reichard, M. (2014) Alternative intrapopulation life-history strategies and their trade-offs in an African annual fish. *J. Evol. Biol.*, **27**, 854–865.
- Porter, S. M. & Theilacker, G. H. (1999) The development of the digestive tract and eye in larval walleye pollock, *Theragra chalcogramma*. *Fish. Bull.*, **97**, 722–729.
- Quirino, B. A., Carniatto, N., Gaiotto, J. V. & Fugi, R. (2015) Seasonal variation in the use of food resources by small fishes inhabiting the littoral zone in a Neotropical floodplain lake. *Aquat. Ecol.*, **49**, 431–440.
- Quirino, B. A., Carniatto, N., Thomaz, S. M. & Fugi, R. (2019) Small fish diet in connected and isolated lakes in a Neotropical floodplain. *Ecol. Freshw. Fish*, **28**, 97–109.
- R Core Team. (2020) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Reid, J. (1985) Chave de identificação e lista de referências bibliográficas para as espécies continentais sulamericanas de vida livre da ordem Cyclopoida (Crustácea Copepoda). *Bol. Zool.*, **9**, 17–143.
- Reynalte-Tataje, D. A., Agostinho, A. A. & Bialezki, A. (2013) Temporal and spatial distributions of the fish larval assemblages of the Ivinheima River sub-basin (Brazil). *Environ. Biol. Fishes*, **96**, 811–822.
- Rønnestad, I., Yúfera, M., Ueberschär, B., Ribeiro, L., Saele, Ø. & Boglione, C. (2013) Feeding behaviour and digestive physiology in larval fish: Current knowledge, and gaps and bottlenecks in research. *Rev. Aquac.*, **5**, 559–598.
- Rossi, L. M. (2001) Ontogenetic diet shifts in a neotropical catfish *Sorubim lima* (Schneider) from the River Paraná system. *Fish. Manag. Ecol.*, **8**, 141–152.
- Sá-Oliveira, J. C., Angelini, R. & Isaac-Nahum, V. J. (2014) Diet and niche breadth and overlap in fish communities within the area affected by an amazonian reservoir (Amapá, Brazil). *An. Acad. Bras. Cienc.*, **86**, 383–405.
- Santin, M., Bialezki, A. & Nakatani, K. (2004) Mudanças ontogênicas no trato digestório e dieta de *Apareiodon affinis* (Steindachner, 1879) (Osteichthyes, Parodontidae). *Acta Sci. Biol. Sci.*, **26**, 291–298.

- Santin, M., Di Benedetto, M., Bialezki, A., Nakatani, K. & Suiberto, M. R. (2005) Aspectos da dieta de larvas de *Astyanax janeiroensis* (Eigenmann, 1908) (Osteichthyes, Characidae) no reservatório de Guaricana, Rio Arraial, Estado do Paraná. *Bol. do Inst. Pesca*, **31**, 73–80.
- Santin, M., Lopes, T. M., Baggio, M. M., Agostinho, A. A. & Bialezki, A. (2015) Mudanças ontogênicas no trato digestório e na dieta de *Trachelyopterus galeatus*. *Bol. do Inst. Pesca*, **41**, 57–68.
- Sendacz, S. & Kubo, E. (1982) Copepoda (Calanoida e Cyclopoida) de Reservatórios do Estado de São Paulo. *Bol. Inst. Pesca*, **9**, 51–189.
- Serafim Júnior, M., Lansac-Tôha, F. A., Paggi, J. C., Velho, L. F. M. & Robertson, B. (2003) Cladocera fauna composition in a river-lagoon system of the Upper Paraná River floodplain, with a new record for Brazil. *Braz. J. Biol.*, **63**, 349–356.
- Silva, J. C., Gubiani, E. A., Neves, M. P. & Delariva, R. L. (2017) Coexisting small fish species in lotic neotropical environments: evidence of trophic niche differentiation. *Aquat. Ecol.*, **51**, 275–288.
- Silva, J. C. & Bialezki, A. (2019) Early life history of fishes and zooplankton availability in a Neotropical floodplain: Predator-prey functional relationships. *J. Plankton Res.*, **41**, 63–75.
- Stefani, P. M. & Rocha, O. (2009) Diet composition of *Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840), a fish introduced into the Tietê River system. *Brazilian J. Biol.*, **69**, 805–812.
- Stephens, D. & Krebs, J. (1986) *Foraging theory*. Princeton University Press, New Jersey, p. 262.
- Suiberto, M. R., Galuch, A. V., Bialezki, A. & Nakatani, K. (2009) Ontogenetic shifts in the digestive tube and diet of *Bryconamericus stramineus* Eigenmann, 1908 (Osteichthyes, Characidae). *Acta Limnol. Bras.*, **21**, 465–472.
- Thomaz, S. M., Pagioro, T. A., Bini, L. M., Roberto, M. C., & Rocha, R. R. A. (2004) Limnology of the Upper Paraná Floodplain habitats: patterns of spatio-temporal variations and influence of the water levels. In: Agostinho, A. A., Rodrigues, L., Gomes, L. C., Thomaz, S. M., & Miranda, L. E. (eds.), *Structure and functioning of the Paraná River and its floodplain*, pp. 37-42.
- Thomaz, S. M., Bini, L. M. & Bozelli, R. L. (2007) Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia*, **579**, 1–13.

- Vitule, J. R. S., Skóra, F. & Abilhoa, V. (2011) Homogenization of freshwater fish faunas after the elimination of a natural barrier by a dam in Neotropics. *Divers. Distrib.*, **18**, 111–120.
- Wang, M., Liu, F., Lin, P., Yang, S. & Liu, H. (2015) Evolutionary dynamics of ecological niche in three *Rhinogobio* fishes from the upper Yangtze River inferred from morphological traits. *Ecol. Evol.*, **5**, 567–577.
- Ward, A. J. W., Webster, M. M. & Hart, P. J. B. (2006) Intraspecific food competition in fishes. *Fish Fish.*, **7**, 231–261.
- Wootton, R. J. (1990) *Ecology of Teleost Fishes*. Chapman & Hall, London, p. 404.

APÊNDICE A – Dados fisiográficos e resultados da composição e sobreposição alimentar entre as espécies invasoras e sua ontogenia

Tabela S1. Dados fisiográficos das estações de amostragem localizadas no rio Ivinheima, bacia do alto rio Paraná, MS, Brasil.

Estação	Biótopo	Coordenadas
Lagoa do Finado Raimundo	Lagoa	22°47'46.20"S/53°32'16.59
Lagoa dos Patos	Lagoa	22°49'22"S/53°33'10"O
Lagoa do Pintado	Lagoa	22°56'46.31"S/53°38'32.19
Boca da Lagoa do Finado Raimundo	Remanso	22°48'6.75"S/53°32'38.72"
Boca da Lagoa dos Patos	Remanso	22°49'47.19"S/53°33'53.36
Rio Ivinheima II	Rio	22°48'2.12"S/53°32'20.66"
Rio Ivinheima III	Rio	22°56'55.12"S/53°39'1.28"

Tabela S2. Variações na composição da dieta entre as larvas de três espécies de peixes invasores do rio Ivinheima, bacia do alto rio Paraná, MS, Brasil, entre novembro de 2017 e fevereiro de 2018. * Valores de $p < 0,05$ foram considerados significativos.

Comparações entre as espécies	Índice de Bray-Curtis	
	Modelo F	Valor de p
<i>Auchenipterus osteomystax</i> vs. <i>Hypophthalmus oremaculatus</i>	45,132	0,0001*
<i>Auchenipterus osteomystax</i> vs. <i>Plagioscion squamosissimus</i>	30,192	0,0001*
<i>Hypophthalmus oremaculatus</i> vs. <i>Plagioscion squamosissimus</i>	14,955	0,0001*

Tabela S3. Variações na composição da dieta durante a ontogenia de três espécies de peixes invasores do rio Ivinheima, bacia do alto rio Paraná, MS, Brasil, entre novembro de 2017 e fevereiro de 2018. PF= pré-flexão, FL= flexão (FL) e FP= pós-flexão. * Valores de $p < 0,05$ foram considerados significativos.

Comparações entre a ontogenia das espécies	Índice de Bray-Curtis	
	Modelo F	Valor de p
<i>Auchenipterus osteomystax</i> FL vs. FP	1,836	0,118
<i>Auchenipterus osteomystax</i> FL vs. PF	4,535	0,014*
<i>Auchenipterus osteomystax</i> FP vs. PF	4,123	0,024*
<i>Hypophthalmus oremaculatus</i> FL vs. FP	2,411	0,025*
<i>Hypophthalmus oremaculatus</i> FL vs. PF	2,626	0,025*
<i>Hypophthalmus oremaculatus</i> FP vs. PF	7,105	0,001*
<i>Plagioscion squamosissimus</i> FL vs. FP	3,676	0,002*
<i>Plagioscion squamosissimus</i> FL vs. PF	2,955	0,008*
<i>Plagioscion squamosissimus</i> FP vs. PF	5,323	0,001*

Tabela S4. Sobreposição de dieta (índice de Pianka) entre as larvas de três espécies de peixes invasores do rio Ivinheima, bacia do alto rio Paraná, MS, Brasil, entre novembro de 2017 e fevereiro de 2018.

Comparações entre as espécies	Índice de Pianka
<i>Auchenipterus osteomystax</i> vs. <i>Hypophthalmus oremaculatus</i>	0
<i>Auchenipterus osteomystax</i> vs. <i>Plagioscion squamosissimus</i>	0
<i>Hypophthalmus oremaculatus</i> vs. <i>Plagioscion squamosissimus</i>	0,221

3 ONTOGENIA ALIMENTAR DE UM AUQUENIPTERIDEO DO ALTO RIO PARANÁ: UMA NOVA ABORDAGEM SOBRE A INTERAÇÃO PREDADOR-PRESA

RESUMO

A dieta de larvas de peixes pode variar entre as espécies e dentro de populações ao longo do desenvolvimento, baseada na disponibilidade adequada de presas no ambiente e na capacidade de forrageamento do predador. Assim, nosso objetivo é descrever a dieta de larvas de peixes baseada na interação e organização da rede predador-presa, usando como modelo a espécie *Auchenipterus osteomystax*. O consumo de presas foi exclusivamente de insetos aquáticos e não foram observadas diferenças significativas na dieta durante a ontogenia. A rede apresentou baixa conectância e modularidade, porém com estrutura aninhada, especialização complementar baixa e um padrão de segregação no uso de recursos entre os indivíduos. A robustez foi baixa quando ocorre a remoção de presas com maior frequência de consumo. A correlação entre as variáveis morfológicas e atributos da rede foi significativa e positiva para a abundância e força, enquanto a correlação com o rank de aninhamento foi negativa. Neste estudo, larvas de *A. osteomystax* tiveram uma dieta estruturada e equilíbrio na proporção de presas consumidas ao longo do desenvolvimento. A disponibilidade de recursos ideais para dieta, provavelmente seja o fator chave para o sucesso e sobrevivência nas primeiras fases de desenvolvimento. Em relação à morfologia, com o desenvolvimento larval, a espécie assume uma posição mais generalista na rede, aumentando a capacidade de predação. A utilização de uma nova abordagem em estudos de ecologia trófica de larvas de peixes aplicando as análises de redes pode auxiliar na compreensão das características individuais das larvas e avaliar o padrão das interações na população.

Palavras-chave: alimentação; ictioplâncton; peixe de água doce; região Neotropical; rede ecológica.

FEEDING ONTOGENY OF AN AUCHENIPTERID FROM THE UPPER PARANÁ RIVER: A NEW APPROACH TO PREDATOR-PREY INTERACTION

ABSTRACT

The diet of fish larvae can vary among species and within populations during development, based on the adequate availability of prey in the environment and the foraging capacity of the prey. Thus, our aim is to describe a diet of fish larvae based on the interaction and organization of the predator-prey network, using *Auchenipterus osteomystax* as a species model. Prey consumption was exclusively from aquatic insects and no significant differences were observed in the diet during ontogeny. The network showed low connectance and modularity, but with nested structure, specialization complementary low and a pattern of segregation in the use of resources between individuals. Robustness was low when the removal of prey with higher consumption frequency occurs. The correlation between morphological variables and network attributes was significant and positive for abundance and strength, while the correlation with nested rank was negative. In this study, *A. osteomystax* larvae had a structured diet and a balanced proportion of prey consumed throughout development. The availability of ideal dietary resources is likely to be the key factor for success and survival in the early stages of development. Regarding morphology, with larval development, the species assumes a more generalist position in the network, increasing its predation capacity. The use of a new approach in trophic ecology studies of fish larvae applying network analysis can help to understand the individual characteristics of larvae and assess the pattern of interactions in the population.

Keywords: ecology network; feeding; freshwater fish; ichthyoplankton; Neotropical region.

3.1 Introdução

Os peixes constituem um grupo de vertebrados com alta riqueza de espécies e com importância ecológica e econômica (Agostinho et al. 2004; Hoeinghaus et al. 2009; Toussaint et al. 2016). Em relação à ecologia trófica, existe uma grande diversidade de estratégias relacionadas à captura de alimentos, sendo as espécies classificadas em diferentes guildas tróficas, de acordo com a preferência e a composição da dieta (Agostinho et al. 1997a; Delariva et al. 2013). Deste modo, vários estudos buscam compreender como adultos se comportam quanto à sua alimentação, amplitude de nicho, sobreposição alimentar, coexistência, particionamento de recursos e a influência de variáveis morfológicas na captura de presa (Herder & Freyhof 2006; Braga et al. 2012; Correa & Winemiller 2014; Dias et al. 2017; Evans et al. 2019; Quirino et al. 2019). No entanto, possivelmente em razão da falta de informações sobre a ontogenia inicial da maioria das espécies de água doce ou mesmo pela complexidade inerente do estudo do ictioplâncton, o conhecimento sobre o comportamento e a alimentação durante as fases iniciais do desenvolvimento das espécies na região Neotropical ainda é incipiente (Reynalte-Tataje et al. 2020).

A dieta das larvas de peixes pode variar entre as espécies, dentro de populações ao longo do desenvolvimento e de acordo com a disponibilidade dos recursos no ambiente (Makrakis et al. 2005; Jackson & Lenz 2016; Silva & Bialecki 2019). O tamanho da larva, a morfologia da boca, a acuidade visual e a capacidade natatória são fatores cruciais na seleção do item a ser ingerido (Gerking 1994; Nunn et al. 2007; Makrakis et al. 2008). Entretanto, o tempo gasto pela larva em cada etapa do desenvolvimento, aliado ao seu pequeno tamanho impede a exploração de todos os itens alimentares disponíveis no meio (King 2005), contribuindo para as variações intraespecíficas na dieta. Adicionalmente, é importante considerar que as alterações na disponibilidade de presas especialmente daquelas mais consumidas podem modificar as taxas de sobrevivência das larvas. Isto devido a uma maior exposição aos predadores, dificuldades de captura, baixo valor nutricional e/ou baixa abundância de outros itens, assim como pela competição com outras larvas ou organismos que utilizam os mesmos itens como recurso alimentar (Nunn et al. 2007, 2012).

A disponibilidade e o tamanho da presa também é um importante fator na alimentação nos estágios iniciais dos peixes, o declínio na abundância de presas de tamanho apropriado pode desacelerar o crescimento ou provocar inanição (Graeb et al. 2004). No entanto, as estratégias alimentares das larvas na obtenção de recursos são complexas e necessitam ser esclarecidas. O comportamento de forrageamento durante a predação influencia na ocupação e amplitude de nicho das espécies de peixes ou de uma população (Englund et al. 2009; Nunn

et al. 2012). A interação predador-presa envolve múltiplas etapas de procura, localização, captura, ingestão e saciação (Zavala-Camin 1996). Estas etapas na seleção das presas envolvem lucratividade máxima no ganho de energia em relação ao tempo de manuseio de tipos e tamanho de presas (Pyke 1984). Larvas de peixes podem mudar de comportamento ao longo da ontogenia, sendo predador inicialmente e, posteriormente, filtrador como, por exemplo, *Hypophthalmus oremaculatus* (Makrakis et al. 2005); ou conforme o desenvolvimento morfofisiológico passa a explorar diferentes ambientes na captura ativa de presas maiores como observado em *Plagioscion squamosissimus* (Neves et al. 2015).

Conhecer a relação predador-presa durante a ontogenia é essencial para compreender a dinâmica desta interação, bem como entender como isso pode afetar as populações em ambientes naturais e a transferência de energia na cadeia trófica. Estas informações permitem propor medidas de manejo efetivas para a manutenção dos estoques naturais. Assim, o uso de ferramentas de análises de redes vem suportando estudos ecológicos com diversas abordagens sobre interações tróficas (Pascual & Dunne 2006; Das et al. 2018). Este tipo de abordagem contribui para avaliar a importância que cada espécie ou indivíduo (chamados de nós na rede) num conjunto de interações, visando verificar padrões de interações e a fragilidade à distúrbios na rede. Considerando peixes como predadores, análises de redes tróficas abordam especialmente indivíduos adultos cujas interações individuais são agrupadas em um nó que representa a espécie na rede e a interação com a presa (Gaichas & Francis 2008; Brandl et al. 2020). Realizar análises individuais ao longo da ontogenia é uma abordagem até o momento inédita em estudos do ictioplâncton na região neotropical, utilizando a aplicabilidade das métricas de redes.

A elevada ocorrência de *Auchenipterus osteomystax* (Miranda-Ribeiro) na maioria dos habitats da planície de inundação do alto rio Paraná (Agostinho et al. 1997b) permite a realização de estudos com foco nas interações predador-presa considerando a ontogenia. Conhecida popularmente como “palmito” e com distribuição nas bacias dos rios Tocantins e Prata (Ferraris Jr. & Vari 1999), esta espécie de Auchenipteridae possui quando adulta, um hábito alimentar baseado no consumo de insetos aquáticos (Hahn et al. 2004), entretanto, informações sobre a dieta de estágios larvais são escassas (Borges 2007). Em função destas lacunas, este trabalho foi desenvolvido com objetivo de conhecer a dieta de larvas de peixes baseada na interação e organização da rede predador-presa, usando como modelo *A. osteomystax*. Para isso, foram respondidas as seguintes questões: (i) O uso dos recursos alimentares pelas larvas, refletidas na conexão da rede, ocorre de forma estruturada? Qual o padrão de coocorrência? (ii) O consumo de diferentes itens alimentares promove uma rede

robusta? e (iii) Existe correlação entre as características das larvas na rede e a morfologia das larvas durante o desenvolvimento? Estas questões se baseiam nas premissas que durante o desenvolvimento larval ocorrem mudanças na composição de presas consumidas, uma vez que as larvas em estágios avançados tendem a apresentar uma dieta mais ampla em razão da capacidade maior de captura (King 2005; Neves et al. 2015). Conforme o desenvolvimento morfológico da larva, principalmente a capacidade natatória e a acuidade visual, há um incremento de sua capacidade de forrageamento e captura de presas (Nunn et al. 2012). A expectativa é que o uso de análises de redes possibilita a avaliação da estrutura das interações predador-presa, permita que as variáveis morfométricas das larvas sejam relacionadas com as características de cada larva e sua correlação com as métricas de redes levando em consideração a dieta inicial.

3.2 Material e métodos

3.2.1 Área de estudo

O rio Ivinheima está localizado na planície de inundação do alto rio Paraná e seu fluxo corre paralelo à margem direita do rio Paraná (Mato Grosso do Sul, Brasil), com os trechos superiores e médios correm na direção norte-sul e o inferior, paralelo ao rio Paraná até convergir com o mesmo, possuindo extensão total de aproximadamente 230 km. A área de estudo está inserida na região inferior do rio Ivinheima (22°48'00"S; 53°32'00"O e 22°59'10"S;53°39'02"O), localizada dentro da unidade conservação permanente denominada Parque Estadual das Várzeas do Rio Ivinhema. De acordo com as características hidrológicas das estações de amostragens, foram realizadas coletas nos diferentes biótopos: rio, remanso e lagoa (Fig. 1; Tabela S1 – Material Suplementar).

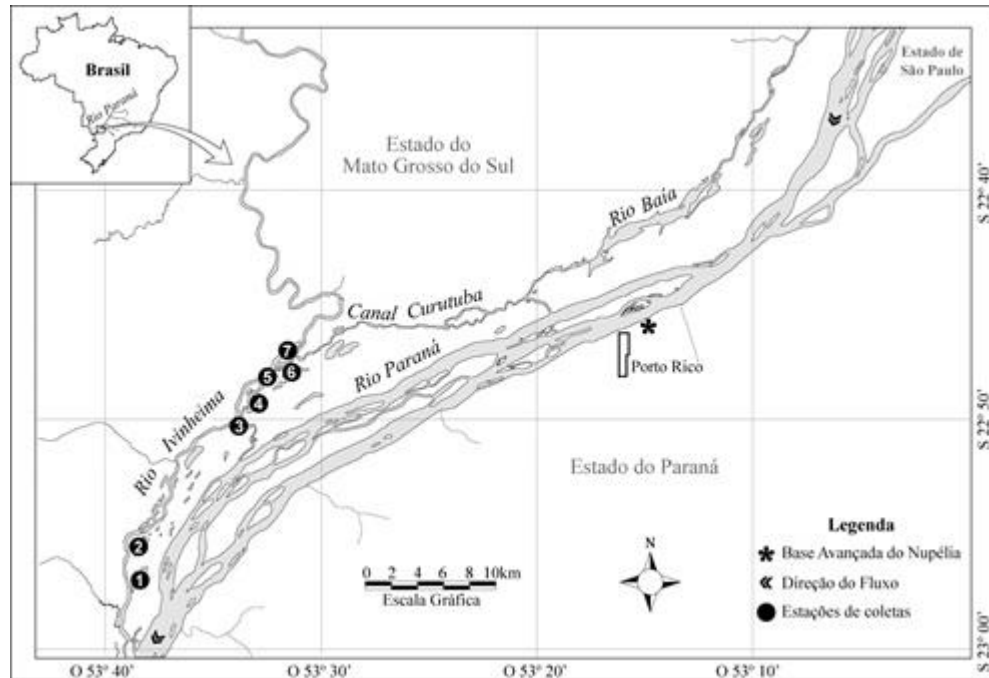


Figura 1. Estações de amostragens no rio Ivinheima, bacia do alto rio Paraná, MS, Brasil (1- Rio Ivinheima III, 2- Lagoa do Pintado, 3- Boca da Lagoa dos Patos, 4- Lagoa dos Patos, 5- Boca da Lagoa do Finado Raimundo, 6- Rio Ivinheima II, 7- Lagoa do Finado Raimundo).

3.2.2 Amostragens e análise de laboratório

As coletas foram realizadas mensalmente entre novembro de 2017 e fevereiro de 2018 totalizando 320 amostras considerando todos os pontos. Para as coletas das larvas foram utilizadas redes de plâncton do tipo cônico-cilíndrica, com malha 0,5 mm e fluxômetro acoplado à boca para a obtenção do volume de água filtrada. No rio Ivinheima, as redes foram fixadas a um cabo estendido perpendicularmente à superfície da água, sendo três redes de superfície (margens esquerda e direita e centro do rio), e duas de fundo (esquerda e centro do rio), todas expostas por 15 minutos simultaneamente. Nas lagoas e remansos as redes foram arrastadas na superfície e fundo, por 10 minutos. Todas as coletas foram realizadas ao longo de um ciclo nictemeral, com intervalo de seis horas entre as amostragens (0:00, 06:00, 12:00 e 18:00 horas). Em todas as amostras obtidas adicionou-se eugenol (4-Alil-2-Metoxifenol), cujo objetivo foi eutanasiar os indivíduos e, só em seguida estas foram fixadas em solução de formalina 4%, tamponada com carbonato de cálcio.

Posteriormente em laboratório, as amostras foram triadas com auxílio de um estereomicroscópio e as larvas foram separadas e identificadas seguindo a técnica de sequência de desenvolvimento proposta por Ahlstrom & Moser 1976 e de acordo com Bialecki et al. (2001) e Nakatani et al. (2001). Após a identificação, as larvas de *A. osteomystax* foram classificadas de acordo com seu grau de desenvolvimento em estágios de

pré-flexão (PF), flexão (FL) e pós-flexão (FP) (Ahlstrom et al. 1976, modificado por Nakatani et al. 2001).

3.2.3 Composição da dieta

Entre os indivíduos identificados, foram selecionados 20 de cada estágio de desenvolvimento ou todos os disponíveis, os quais foram mensurados (mm) com relação ao comprimento padrão, o tamanho do olho, o tamanho da maxila e a altura da cabeça, e em seguida tiveram o tubo digestório removido para análise. As medidas morfológicas foram realizadas utilizando estereomicroscópico (Olympus SZ61) com câmera digital acoplada (Opticam LOPT 18003, 18 megapixels), conectada a um software computacional OPHTD 3.7 (Opticam Microscopy Technology), onde as medições foram realizadas com precisão de 0,01 mm. Para a análise da dieta, foram utilizados os métodos de Frequência de Ocorrência (%FO), que representa a porcentagem de ocorrência de cada item alimentar em relação ao número total de estômagos com alimento; e Frequência Numérica (%NF), que indica a abundância de um item alimentar em relação a abundância total de todos os estômagos (Hynes 1950). Para as larvas em PF e FL foi analisado todo o conteúdo do tubo digestório, enquanto para aquelas em FP, onde se observa o início da diferenciação das estruturas (estômago e intestino), apenas 2/3 da porção anterior do tubo digestório foi analisado considerando o alto grau de digestão na sua porção final. Os itens da dieta foram identificados por meio de estereomicroscópico e microscópico óptico até o menor nível taxonômico possível, utilizando chaves de identificação específicas (Sendacz and Kubo 1982; Reid 1985; Elmoor-Loureiro 1997).

3.2.4 Rede predador-presa

Considerando o conteúdo alimentar de cada larva de *A. osteomystax* nas linhas e os itens alimentares nas colunas, foi organizada uma matriz que permitiu a análise da rede bipartida predador-presa, ou seja, para cada larva obteve-se o valor de abundância de cada item alimentar. Algumas análises foram desenvolvidas com base na presença e ausência dos itens no conteúdo analisado. Uma medida básica avaliada em uma rede é o grau (*degree*), que determina o número de interações de cada indivíduo em uma rede baseada na matriz de presença e ausência de interações (Jordano et al. 2003). Neste trabalho, a soma das presenças (variedade) de itens alimentares determina o grau (*degree*) de uma larva, ao mesmo tempo em que a soma das presenças de um determinado item entre os conteúdos analisados fornece o grau do item alimentar na rede.

As características estruturais da rede no consumo de presas pelas larvas de *A. osteomystax* refletido na conexão da rede predador-presas foram avaliadas através das medidas de conectância, aninhamento, modularidade e especialização complementar. A conectância (C; Pimm 1982) indica o quanto a rede é coesa, pois avalia a relação entre as interações observadas de predadores e presas em relação ao total de interações possíveis na rede (número de larvas analisadas multiplicado pelo número total de itens na rede). O aninhamento (NODF; (Almeida-Neto et al. 2008; Almeida-Neto & Ulrich 2011) verifica-se as presas observadas em cada tubo digestório analisado com pouca variedade de itens na rede constituem um subconjunto da dieta das larvas que apresentaram maior riqueza de presas em seus tubos digestórios. A modularidade (Guimerà & Amaral 2005a,b) avalia a presença de agrupamentos nos quais certas larvas apresentam dietas diferenciadas de outras, mesmo dentro da população. A especialização complementar da rede (H_2) é uma medida que permite avaliar o quanto às interações se distanciam da neutralidade, verificando a partição de nichos (Blüthgen et al. 2006; Blüthgen 2010). A conectância e a especialização complementar foram obtidas por meio do pacote bipartite (Dormann et al. 2021) do programa R (R Development Core Team 2020), com a função "networklevel", índice "connectance" e "H2", respectivamente. O índice NODF foi calculado com o pacote vegan considerando 1000 aleatorizações com o modelo nulo r1 (mantém os totais reais de linhas e colunas fixos nas aleatorizações da matriz qualitativa), função "oecosimu" e argumento "nestednodf" para indicar a função analisada. A modularidade foi calculada para linhas e colunas da matriz com o pacote rnetcarto (Doulcier & Stouffer 2015) e função "netcarto". Todas estas medidas apresentam valores de 0 a 1, com os valores próximos a zero indicando ausência da característica analisada ou baixos valores dos mesmos.

O padrão de coocorrência foi avaliado a fim de verificar possível segregação (ocorre quando com a ingestão de um item pode não ocorrer a ingestão de outro) ou agregação (ocorre quando diferentes itens são observados juntos) dos itens alimentares nos tubos analisados. O índice de coocorrência utilizado foi C-Score (Checkerboard score) (Stone & Roberts 1990) com 30000 aleatorizações com o algoritmo SIM9 (Gotelli 2000), o qual mantém fixos os totais qualitativos encontrados para as linhas e para as colunas na matriz transposta. Foi utilizado o programa Ecosim7 (Gotelli & Entsminger 2001) e o valor médio do índice esperado para as matrizes aleatórias quando significativamente distinto do valor real pode refletir um padrão de segregação (C-Score real > esperado) ou agregação (C-Score real < esperado).

O efeito de possíveis perdas ou indisponibilidade de presas durante a alimentação inicial na rede predador-presa foi avaliada de acordo com a robustez (Burgos et al. 2007) pelo pacote bipartite com as funções "second.extinct" e "robustness". Com essa análise foi possível avaliar o comportamento da rede em três cenários de perda de diversidade de presas: (i) cenário aleatório (método "r"), no qual foi avaliado o efeito da remoção ao acaso de presas da rede; (ii) cenário otimista (método "a"), o qual considerou os valores de abundância totais de cada item alimentar na rede e a remoção ocorreu considerando os itens do menor ao maior registro na rede; (iii) cenário pessimista (método "d"), o qual considera os valores de ocorrência de cada item na rede e a remoção se iniciou pelos itens com maior frequência na rede. Valores altos de robustez (próximos de 1) indicam que poucas larvas seriam impactadas inicialmente com a remoção de itens alimentares, enquanto valores baixos sugerem um rápido colapso na rede com a remoção de itens alimentares.

Utilizando os dados de comprimento padrão, o tamanho do olho, o tamanho da maxila e a altura da cabeça foram realizadas correlações (correlação por postos de Spearman, pelo Programa Statistica 7.0; Statsoft 2005) para verificar a existência de relação direta entre características morfológicas e as características das larvas na rede. Essas características foram: (i) grau; (ii) abundância; (iii) dependência - proporção que as interações entre uma larva e um item alimentar representa em relação ao total de interações realizadas na rede pela larva (ver Dormann 2011); (iv) força pode ser quantificada somando-se a susceptibilidade (= dependência) que as presas apresentam em relação a uma determinada larva (ver Bascompte et al. 2006); (v) rank de aninhamento - ordena as larvas de acordo com a generalidade que é medida pela posição na matriz aninhada, encontrando valores próximos de 0 para larvas generalistas e próximos a 1 no caso de interações especializadas (ver Dormann et al. 2021); (vi) especialização complementar d' - esta medida permitiu a comparação do quanto as interações de cada larva se distanciavam da neutralidade, avaliando a partição de recursos (ver Blüthgen et al. 2006; Blüthgen 2010). Estas características das larvas na rede foram obtidas (com exceção da abundância) com a função "specieslevel" e os índices "degree", "dependence", "species.strength", "nestedrank" e "d" do pacote bipartite, respectivamente. As análises foram consideradas significativas quando $p \leq 0,05$.

3.3 Resultados

3.3.1 Composição da dieta

Foram analisadas 35 larvas de *A. osteomystax* ao longo da sua ontogenia (PF = 7; FL = 20 e FP = 8). Seis larvas não apresentaram conteúdo alimentar e não foram consideradas nas

análises, representando aproximadamente 17% do total analisado. As presas consumidas foram predominantemente insetos aquáticos em todos os estágios de desenvolvimento, com destaque no consumo principalmente de pupa de Diptera e Chironomidae. As larvas em pré-flexão se alimentaram exclusivamente de pupa de Diptera e Chironomidae (100% frequência numérica e ocorrência), enquanto nos estágios de flexão e pós-flexão houve a inclusão no consumo de outros insetos da subclasse Pterygota, porém com alta ocorrência e abundância de pupa de Diptera e Chironomidae nos conteúdos analisados (Tab. 1).

Tabela 1. Variação das medidas morfométricas (mm) obtidas em larvas de diferentes estágios e Frequência numérica (N) e frequência de ocorrência (O) das presas registradas no tubo digestório de larvas de *Auchenipterus osteomystax*, amostradas no rio Ivinheima, bacia do alto rio Paraná, MS, Brasil, entre novembro de 2017 e fevereiro de 2018. N=número de indivíduos analisados em cada estágio larval; valor em negrito representam a somatória do grupo alimentar no respectivo estágio larval.

<i>Auchenipterus osteomystax</i>						
Estágio larval (N)	PF (02)		F (19)		FP (08)	
Comprimento padrão	5,36 - 6,10		6,25 - 9,85		7,88 - 12,63	
Diâmetro do olho	0,17 - 0,18		0,21 - 0,37		0,30 - 0,65	
Altura da cabeça	0,66 - 0,82		0,78 - 1,54		1,02 - 2,17	
Tamanho da maxila	0,34 - 0,40		0,39 - 0,82		0,62 - 1,05	
Frequência (%)	N	O	N	O	N	O
INSECTA	100	100	100	100	76,27	100
Pupa de Diptera	40	100	63,55	89,47	40,68	100
Chironomidae	60	100	31,03	73,68	30,51	100
Thysanoptera			0,49	5,26	1,13	25
Plecoptera			3,45	31,58	1,13	12,5
Ephemeroptera					0,56	12,5
Trichoptera					0,56	12,5
Collembola					0,56	12,5
Larvas de Coleoptera			0,49	5,26	1,13	25
<i>Chaoborus</i> spp.						
Não identificados*			0,99	5,26		

3.3.2 Rede predador-presa

Em relação à representação da rede predador-presa, a dieta de *A. osteomystax* foi constituída por 11 itens alimentares, com presença de um a seis diferentes itens e com abundância de um a 50 registros por larva analisada (Fig. 2). A ingestão de material vegetal e ovos não identificados foram considerados ocasional considerando a ecologia da espécie, desse modo optamos pela continuidade da denominação rede predador-presa.

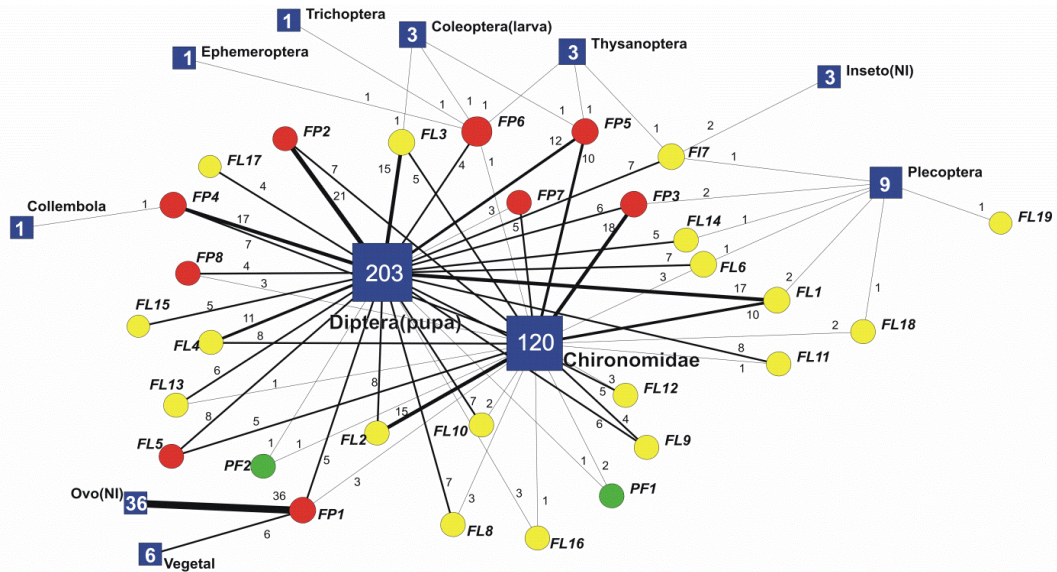


Figura 2. Rede predador-presa com as interações alimentares observada em larvas de *Auchenipterus osteomystax*, da bacia do alto rio Paraná, MS, Brasil. Os nós da rede representam cada indivíduo analisado (círculos), enquanto os itens alimentares registrados nos tubo digestório das larvas são representados pelos quadrados. O tamanho dos nós está relacionado com a importância (centralidade) do mesmo de acordo com o grau, isto é, número de interações (linhas ou *links* entre os nós). Os valores no interior dos quadrados indicam quantas vezes cada item foi registrado na rede e podem ser obtidos pela soma dos valores apresentados em cada linha a ele conectado. A espessura das linhas é proporcional ao número de registros dos itens nos estômagos. As cores dos círculos estão de acordo com os estágios de desenvolvimento das larvas: verde (PF - pré-flexão), amarelo (FL - flexão), vermelho (FP - pós-flexão). Os números após os códigos que identificam os estágios de desenvolvimento identificam cada indivíduo analisado.

A rede apresenta baixa conectância ($C=0,219$), é aninhada ($NODF_{rede}=50,884$, $p=0,02$; $NODF_{larvas}=52,053$, $p=0,046$; $NODF_{recursos}=42,262$, $p<0,001$) e sem indicativos de modularidade ($M_{larvas}=0,227$; $M_{recursos}=0,178$). A especialização complementar da rede (H_2) é de 0,3547. A análise de coocorrência revelou um padrão de segregação no uso de recursos ($C\text{-Score}_{observado}=4,472$; $C\text{-Score}_{esperado}=3,898$; $p_{segregação}=0,05$, $p_{agregação}=0,98$), indicando que o uso de certos itens alimentares pelas larvas tende a não ocorrer quando outro recurso já foi obtido. Na figura 2 é possível observar a tendência de segregação de itens menos frequentes na dieta das larvas, como Plecoptera que não ocorreu simultaneamente em conjunto de indivíduos de Diptera (pupa) e Chironomidae.

Considerando o modelo de exclusão aleatório dos itens da dieta de *A. osteomystax* observa-se que a rede apresentou robustez (R) = 0,678, enquanto para o modelo otimista foi observado $R = 0,9547$ e pessimista $R = 0,2886$. Assim, a robustez para o modelo pessimista foi cerca de 70% inferior ao otimista e 28% inferior ao aleatório, ou seja, como o esperado, a

remoção de itens com maior frequência (método pessimista) da rede predador-presa tem maior impacto na dieta da espécie (Fig. 3).

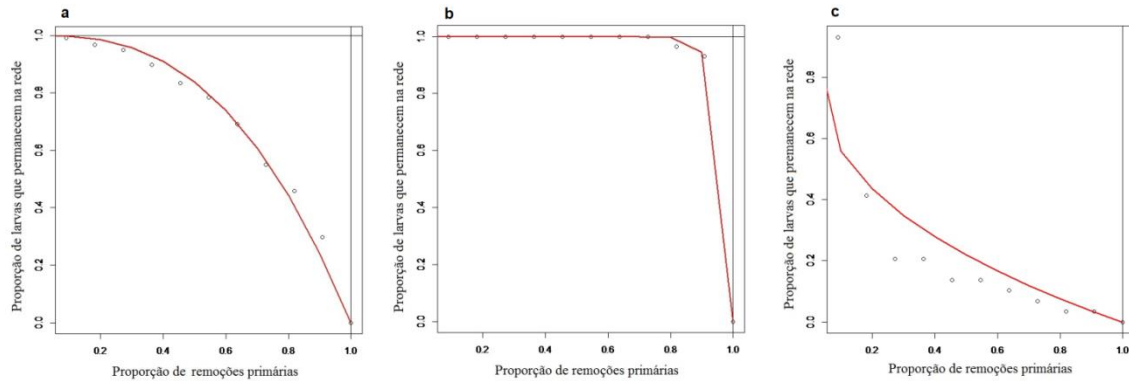


Figura 3. Curvas utilizando três critérios de remoção de itens alimentares das larvas de *Auchenipterus osteomystax*, da bacia do alto rio Paraná, MS, Brasil: a) aleatório; b) otimista e c) pessimista.

A correlação entre os dados de comprimento padrão, tamanho do olho, altura da cabeça e o tamanho da maxila e os valores que indicam a participação das larvas na rede (grau, abundância, dependência, força, rank de aninhamento e especialização complementar; Tabela S2 - Material Suplementar), mostrou que o grau apresentou correlação significativa apenas com o comprimento padrão, enquanto a dependência de pupas de Diptera e Chironomidae (a análise foi realizada apenas com valores de dependência destes dois itens, pois estes apresentaram maior centralidade na rede de acordo com o grau, ver Tabela S3 – Material Suplementar) e a especialização complementar não apresentaram correlação significativa com nenhuma das variáveis morfológicas analisadas (Tab. 2). A abundância e a força apresentaram correlações significativas e positivas com as variáveis morfológicas, enquanto a relação destas com o rank de aninhamento foi negativa (Tab. 2).

Tabela 2. Coeficiente de correlação por postos de Spearman (r_s) da relação entre variáveis morfológicas e características das larvas de *Auchenipterus osteomystax* na rede predador-presa. d' - Especialização complementar. Valores em negrito foram significativos $p \leq 0,05$.

	Grau	Abundância	Dependência pupa de Diptera	Dependência Chironomidae	Força	Rank de Aninhamento	d'
Comprimento padrão	0,374	0,641	- 0,109	0,055	0,503	- 0,538	0,305
Diâmetro do olho	0,309	0,606	- 0,085	0,115	0,421	- 0,454	0,222
Altura da cabeça	0,256	0,523	- 0,049	- 0,035	0,453	- 0,413	0,315
Tamanho da Maxila	0,240	0,525	- 0,164	0,160	0,459	- 0,409	0,264

3.4 Discussão

Os resultados demonstraram que a rede predador-presa tem uma estrutura aninhada, onde as larvas que apresentaram baixa riqueza no consumo de itens são subconjuntos daquelas que tiveram uma maior diversidade de captura. A especialização complementar da rede foi baixa, indicando que não ocorreu uma preferência por apenas uma única presa, e conforme ocorre o desenvolvimento das larvas de *A. osteomystax*, as proporções dos recursos consumidos mantêm-se semelhantes, independente da diversidade. Em relação à robustez, devido à alta frequência no consumo de pupas de Diptera e Chironomidae, uma eventual perda destes recursos pode impactar diretamente a alimentação e, conseqüentemente, na sobrevivência e crescimento da espécie nos ambientes da planície de inundação. A correlação entre a morfologia e o consumo das presas indica que a espécie assume uma posição mais generalista na rede, aumentando a capacidade de forrageamento devido ao desenvolvimento morfológico e melhoria na eficiência de captura, entretanto, mantém-se um equilíbrio na proporção de cada recurso consumido pela larva.

Auchenipterus osteomystax apresentou durante a sua ontogenia, uma dieta predominantemente insetívora, consumindo principalmente pupa de Diptera, Chironomidae e insetos da subclasse Pterygota, com hábito especialista na classe de presa consumida, porém generalista quando observamos a proporção destes itens por indivíduos. Em um estudo realizado com adultos da espécie na planície de inundação do alto rio Paraná, Hahn et al. (2004) observaram uma dieta composta somente por insetos aquáticos. Assim, com base nos resultados é possível afirmar que esta espécie pode ser caracterizada com insetívora durante todo seu ciclo de vida. A alta disponibilidade deste recurso nos ambientes estudados (Higuti 2004), a morfologia dos rastros branquiais, caracterizada por poucos rastros com tamanho reduzido e maior espessura (Borges 2007) e a boca do tipo terminal (Bialetzki et al. 2001), sugere à apreensão de alimentos maiores que podem ser capturados tanto na coluna da água, como também entre os bancos de macrófitas aquáticas, ambiente onde geralmente encontram-se as larvas de Chironomidae nos primeiros estágios, bem com as pupas de Diptera (Pinder 1995; Ferrington 2008; Mormul et al. 2011).

A elevada ocorrência, principalmente de Chironomidae e pupas de Diptera na dieta de *A. osteomystax*, foi provavelmente o responsável pelo aninhamento da rede e a ausência de indicativo de modularidade, ou seja, dietas mais ricas (maior diversidade) tendem a apresentar itens mais e menos frequentes, enquanto dietas mais pobres apresentariam em geral os itens mais comuns (abundantes). A presença marcante de itens comuns na dieta das larvas não gerou subgrupos de larvas diferenciadas pela composição de suas dietas, o que refletiu na

ausência de indicativo de modularidade. A especialização complementar foi baixa refletindo o uso proporcional dos recursos, bem como um padrão de segregação na coocorrência de presas ingeridas aparentemente é influenciado especialmente por itens menos frequentes na dieta. Indivíduos ao longo da ontogenia tendem a não consumir alguns itens simultaneamente, talvez evitando a competição intraespecífica por recursos e possibilitando a coexistência no mesmo *habitat* (Ward-Campbell & Beamish 2005; Neves et al. 2015). Entretanto, a disponibilidade e a abundância da presa são cruciais ao longo da alimentação exógena das larvas de peixes (Graeb et al. 2004; Nunn et al. 2007). Adicionalmente, o tamanho e a morfologia da presa também impactam no sucesso da alimentação, pois presas muito maiores do que a capacidade de ingestão, com morfologia de carapaça rígida ou ainda presença de espinhos, podem dificultar a captura, ingestão e digestão da presa. A taxa de mortalidade nesta fase de transição alimentar de endógena para exógena é alta e dependendo do tempo de inanição, este processo é irreversível e o indivíduo pode morrer (Chambers & Trippel 1997).

Neste contexto, foi observada a elevada dependência na rede de presas com alta frequência na dieta. A baixa robustez na rede pelo modelo pessimista mostra o impacto direto na sobrevivência e crescimento das larvas numa eventual indisponibilidade principalmente de pupas de Diptera e Chironomidae. Na planície de inundação do alto rio Paraná, estes organismos são muito abundantes e desempenham papel importante na cadeia trófica, pois são consumidores ativos e transferem a energia no ecossistema (Butakka et al. 2016). Esta transferência de energia na cadeia trófica ocorre porque invertebrados aquáticos providenciam um link entre produtores primários (planctônicos e bentônicos) e consumidores secundários, como as larvas de peixes (Sanseverino & Nessimian 2008). A distribuição de Chironomidae ocorre em todos ambientes da planície (rio, lagoas e remansos), ocupando o substrato e também associados à macrófitas aquáticas (Higuti & Takeda 2002; Mormul et al. 2011; Petsch et al. 2015). A reduzida disponibilidade destes recursos num eventual impacto antrópico, como por exemplo, perda de *habitat* natural, pode afetar drasticamente a sobrevivência de *A. osteomystax* nos estágios iniciais, causando uma possível falha no recrutamento e declínio populacional, caso a espécie não apresente plasticidade trófica ou capaz de se adaptar as novas condições do meio.

Em relação às correlações entre a morfometria e as características das larvas na rede, o padrão encontrado indica que ao longo do desenvolvimento das larvas, aumenta a capacidade de forrageamento e conseqüentemente a capacidade de predação (aumentando a diversidade e abundância dos itens e a força da larva na rede, com a dieta mais generalista), devido a melhor capacidade natatória, acuidade visual e captura de presas energeticamente mais vantajosas

(Makrakis et al. 2005; Nunn et al. 2012; Neves et al. 2015). Desta forma, os resultados indicam que as larvas apresentaram uma dieta equilibrada na proporção (numérica) de presas selecionadas e ingeridas (ausência de correlações entre as variáveis morfológicas e valores de d'). Adicionalmente, outras mudanças morfológicas durante a ontogenia de larvas de peixes como aperfeiçoamento dos sistemas motores, sensorial e digestivo favorecem para melhor capacidade no comportamento predatório (Yúfera & Darias 2007; Jackson & Lenz 2016).

3.5 Conclusão

A utilização de uma nova abordagem em estudos de ecologia trófica de larvas de peixes, aplicando as análises de redes de interação predador-presa contribuiu para o entendimento da dieta de *A. osteomystax*, considerando as características individuais das larvas na rede, permitindo a avaliação do padrão das interações no nível de população. A representação dos principais fatores que influenciam a relação da larva (predador) e a presa levando em consideração o efeito da ontogenia nesta interação é observada na figura 4. Neste estudo, larvas de *A. osteomystax* tiveram uma dieta estruturada e equilibrada na proporção de presas consumidas ao longo do desenvolvimento. A disponibilidade e a abundância de recursos ideais para dieta provavelmente seja o fator chave para o sucesso e sobrevivência nos primeiros estágios de desenvolvimento. Acredita-se que a morfologia e o tamanho da presa também influenciaram neste processo, entretanto ainda são necessários estudos futuros que indiquem a relação entre todas estas variáveis citadas acima. O impacto numa eventual perda na disponibilidade dos recursos mais consumido pode promover o colapso na população de larvas de *A. osteomystax*, caso a espécie não tenha uma maior plasticidade trófica. O desenvolvimento morfológico da espécie ao longo da ontogenia oferece maior sucesso na captura de presas, principalmente devido ao aumento da capacidade natatória e forrageamento, boca do tipo terminal e acuidade visual que permite a espécie obter o alimento na superfície da coluna d'água ou entre macrófitas aquáticas.

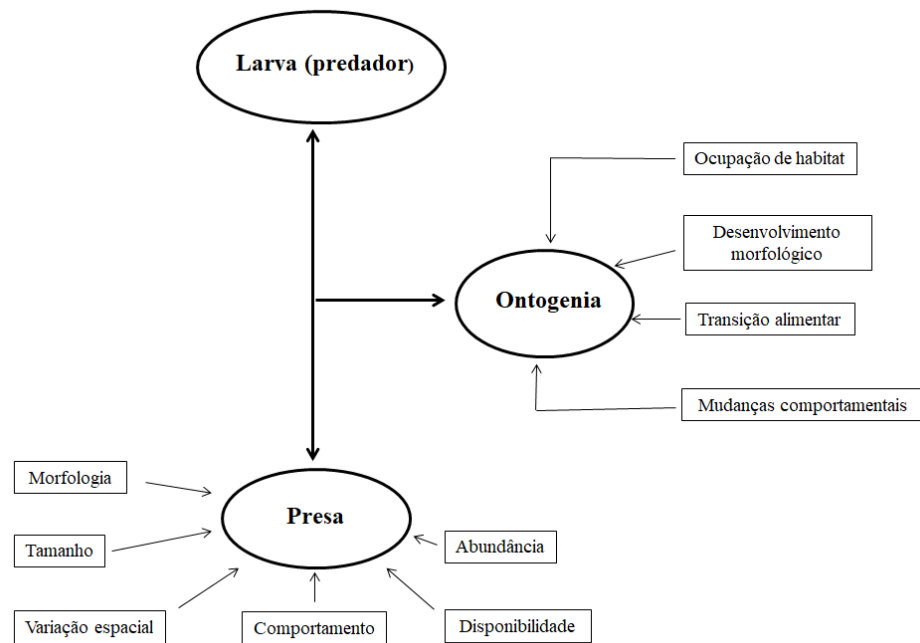


Figura 4. Principais fatores que influenciam as larvas de peixes (predador) durante a ontogenia na seleção de presas em ambiente natural. Adaptado de Nunn et al. (2012).

REFERÊNCIAS

- Agostinho AA, Hahn NS, Gomes LC, Bini LM (1997a) Estrutura trófica. In: Vazzoler AEAM, Agostinho AA, Hahn NS (ed) A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos limnológicos e socioeconômicos, EDUEM. Maringá, pp 229–248
- Agostinho AA, Júlio Junior HF, Gomes LC, Bini LM, Agostinho CS (1997b) Composição, abundância e distribuição espaço-temporal da ictiofauna. In: Vazzoler AEAM, Agostinho AA, Hahn NS (ed) A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos, EDUEM. Maringá, pp 179–208
- Agostinho AA, Gomes LC, Veríssimo S, Okada EK (2004) Flood regime, dam regulation and fish in the Upper Paraná River: Effects on assemblage attributes, reproduction and recruitment. *Rev Fish Biol Fish* 14:11–19. <https://doi.org/10.1007/s11160-004-3551-y>
- Ahlstrom EH, Butler JL, Sumida BY (1976) Pelagic stromateoid fishes (pisces, Perciformes) of the eastern pacific : kinds, distributions and early life histories and observations on five of these from the northwest atlantic. *Bull Mar Sci* 26:285–402
- Ahlstrom EH, Moser HG (1976) Eggs and larvae of fishes and their role in systematic investigations in fisheries. *Rev des Trav l’Institut des Pêches Marit* 40:379–398
- Almeida-Neto MA, Guimarães P, Guimarães PR, Loyola RD, Ulrich W (2008) A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and

- measurement. *Oikos* 117:1227–1239. <https://doi.org/10.1111/j.2008.0030-1299.16644.x>
- Almeida-Neto MA, Ulrich W (2011) A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environ Model Softw* 26:173–178. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2010.08.003>
- Anderson MJ (2005) PERMANOVA: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance. Department of Statistics, University of Auckland
- Bascompte J, Jordano P, Olesen JM (2006) Asymmetric Coevolutionary Networks Facilitate Biodiversity Maintenance. *Science* 312:431–433
- Bialetzki A, Baumgartner G, Sanches PV, Galuch AV, Luvisito MA, Nakatani K, Makrakis MC, Borges MEE (2001) Caracterização do desenvolvimento inicial de *Auchenipterus osteomystax* (Osteichthyes, Auchenipteridae) da bacia do rio Paraná, Brasil. *Acta Sci Biol Sci* 23:377–382. <https://doi.org/10.4025/actascibiolsci.v23i0.2692>
- Blüthgen N (2010) Why network analysis is often disconnected from community ecology: A critique and an ecologist's guide. *Basic Appl Ecol* 11:185–195. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2010.01.001>
- Blüthgen N, Menzel F, Blüthgen N (2006) Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecol* 6:1-12. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-6-9>
- Borges RZ (2007) Variação temporal e alimentação de larvas de *Auchenipterus osteomystax* (Miranda-Ribeiro, 1918) (Osteichthyes, Auchenipteridae) do rio Ivinheima, planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil. Dissertação. Universidade Estadual de Maringá
- Braga RR, Bornatowski H, Vitule JRS (2012) Feeding ecology of fishes: An overview of worldwide publications. *Rev Fish Biol Fish* 22:915–929. <https://doi.org/10.1007/s11160-012-9273-7>
- Brandl SJ, Casey JM, Meyer CP (2020) Dietary and habitat niche partitioning in congeneric cryptobenthic reef fish species. *Coral Reefs* 39:305–317. <https://doi.org/10.1007/s00338-020-01892-z>
- Burgos E, Ceva H, Perazzo RPJ, Devoto M, Medan D, Zimmermann M, Delbue AM (2007) Why nestedness in mutualistic networks? *J Theor Biol* 249:307–313. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2007.07.030>
- Butakka CMM, Ragonha FH, Train S, Pinha GD, Takeda AM (2016) Chironomidae feeding habits in different habitats from a Neotropical floodplain: exploring patterns in aquatic food webs. *Brazilian J Biol* 76:117–125. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.14614>
- Chambers CR, Trippel EA (1997) Early life history and recruitment in fish populations. Chapman & Hall, London.

- Correa SB, Winemiller KO (2014) Niche partitioning among frugivorous fishes in response to fluctuating resources in the Amazonian floodplain forest. *Ecology* 95:210–224. <https://doi.org/10.1890/13-0393.1>
- Das P, Mukherjee S, Kar S, Das U, Kar D, Aditya G (2018) Zooplankton as dietary component of selected freshwater fish: Network analysis based on gut content. *AAFL Bioflux* 11:232–244
- Delariva RL, Hahn NS, Kashiwaqui EAL (2013) Diet and trophic structure of the fish fauna in a subtropical ecosystem: Impoundment effects. *Neotrop Ichthyol* 11:891–904. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252013000400017>
- Dias RM, Ortega JCG, Gomes LC, Agostinho AA (2017) Trophic relationships in fish assemblages of Neotropical floodplain lakes: selectivity and feeding overlap mediated by food availability. *Iheringia - Ser Zool* 107:1–11. <https://doi.org/10.1590/1678-4766E2017035>
- Dormann CF (2011) How to be a specialist? Quantifying specialisation in pollination networks. *Netw Biol* 1:1–20.
- Dormann CF, Fruend J, Gruber B (2021) bipartite: visualizing bipartite networks and calculating some (ecological) indices. R package version 2.16. Disponível em: <https://github.com/biometry/bipartite>
- Doucier G, Stouffer D (2015) Rnetcarto: fast network modularity and roles computation by simulated annealing. R package version 0.2.4.
- Elmoor-Loureiro LM. (1997) Manual de Identificação de Cladóceros Límnicos do Brasil, Universa. Brasília
- Englund G, Johansson F, Olofsson P, Salonsaari J, Öhman J (2009) Predation leads to assembly rules in fragmented fish communities. *Ecol Lett* 12:663–671. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01322.x>
- Evans KM, Kim LY, Schubert BA, Albert JS (2019) Ecomorphology of Neotropical electric fishes: an integrative approach to testing the relationships between form, function and trophic ecology. *Integr Org Biol* 1:1–16. <https://doi.org/10.1093/iob/obz015>
- Ferraris Jr. CJ, Vari RP (1999) The South American catfish genus *Auchenipterus* Valenciennes, 1840 (Ostariophysi: Siluriformes: Auchenipteridae): monophyly and relationships, with a revisionary study. *Zool J Linn Soc* 126:387–450. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1999.tb00156.x>
- Ferrington LC (2008) Global diversity of non-biting midges (Chironomidae; Insecta-Diptera) in freshwater. *Hydrobiologia* 595:447–455. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9130-1>

- Gaichas SK, Francis RC (2008) Network models for ecosystem-based fishery analysis: a review of concepts and application to the Gulf of Alaska marine food web. *Can J Fish Aquat Sci* 65:1965–1982. <https://doi.org/10.1139/F08-104>
- Gerking SD (1994) *Feeding Ecology of Fish*. Academic Press, California
- Gotelli NJ (2000) Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81:2606–2621. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[2606:NMAOSC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[2606:NMAOSC]2.0.CO;2)
- Gotelli NJ, Entsminger GL (2001) *EcoSim: Null models software for ecology*. Version 7.0. Acquired Intelligence Inc, & Kesey-Bear. Disponível em <http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>
- Graeb BDS, Dettmers JM, Wahl DH, Cáceres CE (2004) Fish size and prey availability affect growth, survival, prey selection and foraging behavior of larval Yellow Perch. *Trans Am Fish Soc* 133:504–514. <https://doi.org/10.1577/t03-050.1>
- Guimerà R, Amaral LAN (2005a) Cartography of complex networks: modules and universal roles. *J Stat Mech Theory Exp* 1–13. <https://doi.org/10.1088/1742-5468/2005/02/P02001>
- Guimerà R, Amaral LAN (2005b) Functional cartography of complex metabolic networks. *Nature* 433:895–900. <https://doi.org/10.1038/nature03286.1>
- Hahn NS, Fugi R, Andrian IF (2004) Trophic ecology of the fish assemblages. In: Thomaz SM, Agostinho AA, Hahn NS (ed) *Upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation*, Backhuys Publisher, Leiden, pp 247–269
- Herder F, Freyhof J (2006) Resource partitioning in a tropical stream fish assemblage. *J Fish Biol* 69:571–589. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2006.01126.x>
- Higuti J, Takeda AM (2002) Spatial and temporal variation in densities of chironomid larvae (Diptera) in two lagoons and two tributaries of the upper Paraná River floodplain, Brazil. *Brazilian J Biol* 62:807–818. <https://doi.org/10.1590/s1519-69842002000500010>
- Higuti J (2004) Composition, abundance e habitats of benthic Chironomidae larvae. In: Thomaz SM, Agostinho AA, Hahn NS (ed) *The Upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. Backhuys Publishers, Leiden, pp. 209-221.
- Hoeinghaus DJ, Agostinho AA, Gomes LC, Pelicice FM, Okada EK, Latini JD, Kashiwaqui EAL, Winemiller KO (2009) Effects of river impoundment on ecosystem services of large tropical rivers: embodied energy and market value of artisanal fisheries. *Conserv Biol* 23:1222–1231. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01248.x>
- Hynes HBN (1950) The food of fresh-water sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*), with a review of methods used in studies of the food of fishes. *J Anim Ecol* 19:36–58. <https://doi.org/10.2307/1570>

- Jackson JM, Lenz PH (2016) Predator-prey interactions in the plankton: larval fish feeding on evasive copepods. *Sci Rep* 6:1–11. <https://doi.org/10.1038/srep33585>
- Jordano P, Bascompte J, Olesen JM (2003) Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecol Lett* 6:69–81. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00403.x>
- King AJ (2005) Ontogenetic dietary shifts of fishes in an Australian floodplain river. *Mar Freshw Res* 56:215–225. <https://doi.org/10.1071/MF04117>
- Makrakis MC, Nakatani K, Bialetzki A, Sanches PV, Baumgartner G, Gomes LC (2005) Ontogenetic shifts in digestive tract morphology and diet of fish larvae of the Itaipu Reservoir, Brazil. *Environ Biol Fishes* 72:99–107. <https://doi.org/10.1007/s10641-004-6596-9>
- Makrakis MC, Nakatani K, Bialetzki A, Gomes LC, Sanches PV, Baumgartner G (2008) Relationship between gape size and feeding selectivity of fish larvae from a Neotropical reservoir. *J Fish Biol* 72:1690–1707. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.01845.x>
- Mormul RP, Thomaz SM, Takeda AM, Behrend RD (2011) Structural complexity and distance from source habitat determine invertebrate abundance and diversity. *Biotropica* 43:738–745. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2011.00762.x>
- Nakatani K, Agostinho AA, Baumgartner G, Bialetzki A, Sanches PV, Makrakis MC, Pavanelli CS (2001) *Ovos e larvas de peixes de água doce: desenvolvimento e manual de identificação*, EDUEM. Maringá
- Neves MP, Luciana R, Tereza A (2015) Carnivory during ontogeny of the *Plagioscion squamosissimus*: a successful non-native fish in a lentic environment of the Upper Paraná River basin. *PLoS One* 1–15. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0141651>
- Nunn AD, Harvey JP, Cowx IG (2007) The food and feeding relationships of larval and 0+ year juvenile fishes in lowland rivers and connected waterbodies. II. Prey selection and the influence of gape. *J Fish Biol* 70:743–757. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01335.x>
- Nunn AD, Tewson LH, Cowx IG (2012) The foraging ecology of larval and juvenile fishes. *Rev Fish Biol Fish* 22:377–408. <https://doi.org/10.1007/s11160-011-9240-8>
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, kindt R, Legendre P, McGlenn D, Minchin PR, O'hara RB, et al (2020) *vegan: Community ecology package*. R package version 2.5-7. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Pascual M, Dunne JA (2006) *Ecological networks: linking structure to dynamics in food webs*, Oxford Uni. New York

- Petsch DK, Pinha GD, Dias JD, Takeda AM (2015) Temporal nestedness in Chironomidae and the importance of environmental and spatial factors in species rarity. *Hydrobiologia* 745:181–193. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2105-0>
- Pimm SL (1982) *Food Webs*. Chapman & Hall, London
- Pinder LCV (1995) Biology of the eggs and first-instar larvae. In: Armitage PD, Cranston PS, Pinder LCV (ed) *The Chironomidae, biology and ecology of nonbiting midges*. Chapman & Hall, London, pp 87-106.
- Pyke GH (1984) Optimal foraging theory a critical review. *Annu Rev Ecol Syst* 15:523–575.
- Quirino BA, Carniatto N, Thomaz SM, Fugi R (2019) Small fish diet in connected and isolated lakes in a Neotropical floodplain. *Ecol Freshw Fish* 28:97–109. <https://doi.org/10.1111/eff.12434>
- Reid J (1985) Chave de identificação e lista de referências bibliográficas para as espécies continentais sulamericanas de vida livre da ordem Cyclopoida (Crustácea Copepoda). *Bol Zool* 9:17–143
- Reynalte-Tataje DA, Lopes CA, Massaro MV, Hartmann PB, Sulzbacher R, Santos JA, Bialetzki A (2020) State of the art of identification of eggs and larvae of freshwater fish in Brazil. *Acta Limnol Bras* 32:e6. <https://doi.org/10.1590/s2179-975x5319>
- R Core Team (2020) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponível em: <https://www.R-project.org/>
- Sanseverino AM, Nessimian JL (2008) Larvas de Chironomidae (Diptera) em depósitos de folhiço submerso em um riacho de primeira ordem da Mata Atlântica (Rio de Janeiro, Brasil). *Rev Bras Entomol* 52:95–104. <https://doi.org/10.1590/S0085-56262008000100017>
- Sendacz S, Kubo E (1982) Copepoda (Calanoida e Cyclopoida) de Reservatórios do Estado de São Paulo. *Bol Inst. Pesca, São Paulo* 9:51–189
- Silva JC, Bialetzki A (2019) Early life history of fishes and zooplankton availability in a Neotropical floodplain: predator-prey functional relationships. *J Plankton Res* 41:63–75. <https://doi.org/10.1093/plankt/fby045>
- Statsoft (2005) *Statistica: data analysis software system. Version 7.1*. Disponível em: www.statsoft.com.
- Stone L, Roberts A (1990) Oecologia the checkerboard score and species distributions. *Oecologia* 85:74–79
- Toussaint A, Charpin N, Brosse S, Villéger S (2016) Global functional diversity of freshwater fish is concentrated in the Neotropics while functional vulnerability is widespread. *Sci*

Rep 6:1–9. <https://doi.org/10.1038/srep22125>

Ward-Campbell BMS, Beamish FWH (2005) Ontogenetic changes in morphology and diet in the snakehead, *Channa limbata*, a predatory fish in western Thailand. *Environ Biol Fishes* 72:251–257. <https://doi.org/10.1007/s10641-004-1744-9>

Yúfera M, Darias MJ (2007) The onset of exogenous feeding in marine fish larvae. *Aquaculture* 268:53–63. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2007.04.050>

Zavala-Camin LA (1996) Introdução aos estudos sobre alimentação natural em peixes., EDUEM. Maringá

APÊNDICE B – Dados fisiográficos e a relação entre variáveis morfológicas e os atributos da rede predador-presa

Tabela S1. Dados fisiográficos das estações de amostragem localizadas no rio Ivinheima, bacia do alto rio Paraná, MS, Brasil.

Estação	Biótopo	Coordenadas
Lagoa do Finado Raimundo	Lagoa	22°47'46.20"S/53°32'16.59"O
Lagoa dos Patos	Lagoa	22°49'22"S/53°33'10"O
Lagoa do Pintado	Lagoa	22°56'46.31"S/53°38'32.19"O
Boca da Lagoa do Finado Raimundo	Remanso	22°48'6.75"S/53°32'38.72"O
Boca da Lagoa dos Patos	Remanso	22°49'47.19"S/53°33'53.36"O
Rio Ivinheima II	Rio	22°48'2.12"S/53°32'20.66"O
Rio Ivinheima III	Rio	22°56'55.12"S/53°39'1.28"O

Tabela S2. Valores das variáveis morfométricas das larvas de *Auchenipterus osteomystax* (comprimento padrão, tamanho do olho, altura da cabeça e o tamanho da maxila - em milímetros) e dos valores que indicam a participação das larvas na rede predador-presa (grau, abundância, força, rank de aninhamento e especialização complementar- d') amostradas no rio Ivinheima, bacia do alto rio Paraná, MS, Brasil, entre novembro de 2017 e fevereiro de 2018. siglas: PF - pré-flexão; FL - flexão; FP - pós-flexão. Os números após as siglas indicam os indivíduos de cada fase larval.

	Comprimento Padrão	Diâmetro do olho	Altura da cabeça	Tamanho da maxila	Grau	Abundância	Força	Rank de aninhamento	d'
PF1	5,36	0,17	0,82	0,34	2	3	0,022	0,821	0,037
PF2	6,1	0,18	0,66	0,4	2	2	0,013	0,893	0,000
FL1	8,32	0,34	1,02	0,55	3	29	0,389	0,143	0,052
FL2	7,97	0,34	1,36	0,67	2	23	0,164	0,357	0,103
FL3	8,05	0,37	1,16	0,61	3	21	0,449	0,250	0,065
FL4	9,85	0,34	1,54	0,82	2	19	0,121	0,393	0,041
FL5	6,25	0,24	1,02	0,65	2	13	0,081	0,429	0,030
FL6	6,5	0,25	0,78	0,39	3	11	0,171	0,286	0,039
FL7	7,27	0,27	1,08	0,67	4	11	1,479	0,107	0,299
FL8	7,27	0,33	1,07	0,73	2	10	0,059	0,464	0,032
FL9	7,27	0,35	1,01	0,69	2	10	0,063	0,500	0,029
FL10	7,75	0,26	0,97	0,66	2	9	0,051	0,536	0,042
FL11	7,46	0,31	0,86	0,44	2	9	0,048	0,571	0,076
FL12	6,77	0,21	0,87	0,45	2	8	0,050	0,607	0,025
FL13	7,43	0,33	0,89	0,64	2	7	0,038	0,679	0,057
FL14	7,39	0,27	1,2	0,66	2	6	0,136	0,750	0,152
FL15	7,47	0,37	1,23	0,66	1	5	0,025	0,929	0,119
FL16	6,73	0,31	1,26	0,53	2	4	0,023	0,786	0,010
FL17	6,67	0,23	1,05	0,46	1	4	0,020	0,964	0,108
FL18	7,24	0,28	0,97	0,77	2	3	0,128	0,857	0,260
FL19	7,06	0,26	1,01	0,49	1	1	0,111	1,000	0,586
FP1	11,9	0,59	1,79	0,89	4	50	2,050	0,036	0,706
FP2	12,63	0,65	2,17	1,05	2	28	0,162	0,321	0,065
FP3	9,09	0,42	1,69	0,89	3	26	0,402	0,179	0,154
FP4	9,27	0,41	1,6	0,86	3	25	1,142	0,214	0,076
FP5	9,97	0,42	1,54	0,78	4	24	0,809	0,071	0,067
FP6	7,88	0,3	1,16	0,64	6	9	2,695	0,000	0,316
FP7	9,8	0,39	1,02	0,62	2	8	0,056	0,643	0,060
FP8	10,4	0,49	1,99	0,96	2	7	0,045	0,714	0,026

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Em relação aos desafios que estudos de ictioplâncton proporcionam, os resultados observados nesta tese fornecem uma visão sobre como as espécies interagem entre si durante a ontogenia na obtenção de alimento e a importância da disponibilidade da presa neste processo. No primeiro estudo, a diferenciação de guildas tróficas mesmo durante a ontogenia é um importante fator para evitar a competição de recursos, evitando a sobreposição alimentar, o particionamento de recursos e possibilitando a coexistência de larvas de espécies de peixes invasoras. A alta amplitude de nicho, principalmente de *P. squamosissimus*, confere uma maior plasticidade trófica e capacidade de se estabelecer no ambiente, superando esse filtro biológico e garantindo o sucesso reprodutivo. A partir destes resultados, recomenda-se que mais estudos sejam desenvolvidos com outras espécies nativas e invasoras de peixes de água doce, a fim de compreender melhor a coexistência das espécies no meio onde vivem e como este processo pode afetar o funcionamento neste ambiente e também na transferência de energia entre os diferentes níveis tróficos.

No segundo estudo, destaca-se a importante relação da larva (papel de predador) e sua interação com as presas, utilizando uma abordagem de redes ecológicas, uma ferramenta nova aplicada nos estudos de ictioplâncton na região Neotropical. Essa inovação busca mostrar através de outras perspectivas como os indivíduos de uma população interagem com as presas durante a alimentação. Neste trabalho foi utilizado o *Auchenipterus osteomystax* como modelo de estudo, porém estudos futuros com outras espécies são necessários para aumentar o conhecimento sobre a biologia comportamental e morfológica das larvas de peixes durante a predação ao longo da sua ontogenia. *Auchenipterus osteomystax* apresenta um hábito alimentar exclusivamente insetívoro, visto que geralmente espera-se que larvas principalmente em estágios iniciais alimentem-se de zooplâncton. Os resultados obtidos que os indivíduos desta população apresentaram uma dieta estruturada e equilíbrio na proporção de presas consumidas ao longo do desenvolvimento, susceptibilidade na rede principalmente numa eventual indisponibilidade de recursos consumidos com maior frequência, podendo causar um impacto na sobrevivência e desenvolvimento de *A. osteomystax*. Por fim, a correlação entre variáveis morfológicas e as métricas de redes demonstrou que ao longo do desenvolvimento, os indivíduos adquirem maior capacidade de forrageamento e predação, apresentando um hábito generalista na rede, mantendo um equilíbrio na proporção de presas consumidas.