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

MATHEUS HENRIQUE FERREIRA ALEIXO

A biomassa de macrófita como mediadora da relação entre peixes congêneres e invertebrados

Maringá
2021

MATHEUS HENRIQUE FERREIRA ALEIXO

A biomassa de macrófita como mediadora da relação entre peixes congêneres e invertebrados

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

Orientadora: Dr.ª Rosemara Fugi

Maringá
2021

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

A366b

Aleixo, Matheus Henrique Ferreira, 1995-
A biomassa de macrófita como mediadora da relação entre peixes congêneres e invertebrados / Matheus Henrique Ferreira Aleixo. -- Maringá, 2021.
37 f. : il.

Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2021.
Orientadora: Dr.ª Rosemara Fugi.

1. Ecologia trófica – Relação peixe-macrófita - Baía, Rio, bacia - Paraná (estado). 2. Ecologia de rio - *Habitat* – Complexidade estrutural. 3. Forrageamento ótimo, Teoria do. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. – 577.6416098162

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

MATHEUS HENRIQUE FERREIRA ALEIXO

A biomassa de macrófita como mediadora da relação entre peixes congêneres e invertebrados

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

COMISSÃO JULGADORA

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

Prof.ª Dr.ª Natalia Carneiro Lacerda dos Santos
Universidade do Estado de Santa Catarina (UDESC)

Dr.ª Janete Higuti
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (UEM**)**

Aprovada em: 16 de abril de 2021.
Local de defesa: Realizado em home office, via acesso remoto por Vídeo Conferência pelo aplicativo Google Meet, devido a situação do Covid-19.

AGRADECIMENTOS

Primeiramente gostaria de agradecer a minha família (minha mãe Jandira, meu pai David e minha irmã Aline) pelo apoio, amor e ensinamentos que me proporcionaram durante toda a minha vida.

A minha orientadora, Dr.ª Rosemara Fugi, que desde a graduação dedica sua paciência e confiança para me ensinar, contribuindo assim para o meu crescimento acadêmico e pessoal. Aos amigos de laboratório de Ecologia Trófica, Ana, Bárbara Isadora, Kátia, Karis, Luana, e Thiago, pelas contribuições e companheirismo. Obrigado por suportar alguns lapsos de loucura e compartilhar momentos felizes de muito bolo e risadas.

A cada amigo de Maringá, que tive o prazer de conhecer ao longo da minha estadia, seja na graduação, no mestrado ou em outros momentos pessoais. Estes que me acompanham sempre e que aguentam minhas lamentações, mas também compartilham comigo vários momentos felizes. Em especial gostaria de citar a Fernanda e Maria que considero como confidentes.

Aos amigos de Birigui, em especial Sabrina, Rogério e Alexandre. Apesar da distância devo agradecê-los por muitos momentos divertidos que passamos juntos.

A todas as pessoas que fazem ciência e lecionam, dedicando o tempo para o avanço tecnológico e científico no Brasil mesmo em momentos difíceis, especialmente aos que passaram pela minha vida e me proporcionaram evoluções acadêmicas eminentes.

Aos membros da banca avaliadora, pela disponibilidade e contribuições.

Ao Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia) e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA) pela infraestrutura. Aos acadêmicos e professores dos laboratórios de Macrófitas Aquáticas, Zooplâncton e Peixes (Museu), pelo auxilio na triagem e identificação taxonômica das plantas, invertebrados e peixes.

Aos funcionários da Biblioteca Setorial do Nupélia, Salete e João, pelo suporte e disposição.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa concedida.

A biomassa de macrófita como mediadora da relação entre peixes congêneres e invertebrados

RESUMO

Neste estudo verificou-se se a complexidade do *habitat*, avaliada por meio da biomassa de macrófitas, pode mediar a interação entre peixes e invertebrados, e ajudar a explicar a coexistência de espécies congêneres. Peixes e invertebrados foram amostrados em dez bancos de macrófitas com diferentes biomassas na planície de inundação do alto rio Paraná. Foram avaliadas a abundância e a riqueza de invertebrados, a dieta e a amplitude do nicho de *Moenkhausia bonita* e de *Moenkhausia forestii*, assim como a sobreposição da dieta entre as espécies. Com o incremento da biomassa de macrófitas houve uma ampliação na abundância de invertebrados, porém a riqueza não mostrou uma relação significativa com a biomassa. A dieta de ambas as espécies diferiu entre os bancos, tendo um decréscimo no consumo de invertebrados, principalmente aquáticos, e incremento no consumo de vegetal com o aumento da biomassa. Ademais, o consumo dos itens mostrou-se dependente da rentabilidade e acessibilidade deles no ambiente. A amplitude do nicho de ambas as espécies aumentou conforme houve um incremento na biomassa de macrófitas, porém não houve sobreposição do nicho entre elas. Os resultados mostraram que embora tenha ocorrido aumento na abundância de invertebrados, houve um decréscimo no consumo deste recurso, indicando que bancos com maior complexidade podem ser refúgios mais efetivos para os invertebrados aquáticos. Estes resultados indicaram o papel da complexidade do *habitat* em mediar a interação entre peixes e invertebrados, promovendo a coexistência entre eles, assim como a coexistência das espécies de peixes ecologicamente similares.

Palavras-chave: Relação predador-presa. Relação peixe-macrófita. Teoria do forrageamento ótimo. Rio Baía. Characidae. *Moenkhausia.*

Macrophyte biomass mediates congeneric fishes and invertebrates relationship

ABSTRACT

in the study it was verified if the habitat complexity, assessed through macrophyte biomass, can mediate the interaction between fish and invertebrates, and help to explain the coexistence of congeneric species. Fish and invertebrates were sampled in ten macrophytes stand with different biomasses in upper Paraná River floodplain. The abundance and richness of invertebrates, the diet and the niche breadth of *Moenkhausia bonita* and *Moenkhausia forestii* were evaluated, as well as the overlap of the diet between the congeneric species. With the increase in macrophyte biomass, there was an increase in the abundance of invertebrates, however, the richness did not show a significant influence from the biomass. The diet of both species differed between macrophytes stands with different biomasses, the main difference being the decrease in invertebrate consumption, mainly aquatic, and the increase in consumption of plants. In addition, the consumption of the items proved to be dependent on their profitability and accessibility in the environment. The niche breadth of both species increased with the increase in macrophyte biomass, but there was no overlap of the niche between them. The results showed that although there was an increase in the invertebrate abundance, there was a decrease in the consumption of this resource, indicating that more complex stands can be more effective refuges for aquatic invertebrates. These results reveal the role of habitat complexity in mediating the interaction between fish and invertebrates, promoting coexistence between them, which helps to explain also the coexistence of ecologically similar fish species.

Keywords: Predator-prey relationship. Fish-macrophyte relationship. Optimal foraging theory. Baía river. Characidae. *Moenkhausia*.

Dissertação elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Aquatic Sciences*. Disponível em: https://www.springer.com/journal/27

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO **7**

2 MATERIAL E MÉTODOS 10

2.1 Área de estudo 10

2.2 Amostragens 11

2.3 Procedimentos laboratoriais 12

2.4 Análise dos dados 13

3 RESULTADOS 14

4 DISCUSSÃO 21

REFERÊNCIAS 26

APÊNDICE A - Variáveis limnológicas nos diferentes bancos de macrófita. Média ± erro padrão e resultados do modelo linear generalizado entre os principais parâmetros limnológicos e os níveis de biomassa de macrófitas no rio Baía, Brasil. 34

APÊNDICE B - Correlograma de Mantel para os modelos de abundância e riqueza de invertebrados e para abundância das espécies de peixes congêneres. 35

APÊNDICE C - Resultados da análise de porcentagem de dissimilaridade (SIMPER) entre a dieta de *Moenkhausia bonita* e de *Moenkhausia forestii* em bancos de alta e baixa biomassa. 36

1 INTRODUÇÃO

A complexidade de *habitat* é determinada por diferentes tipos de elementos estruturais de constituição do *habitat* (Tokeshi e Arakaki 2012), sendo um fator determinante na diversidade biológica (MacArthur e MacArthur 1961). Em ambientes aquáticos, as macrófitas estão entre os principais componentes que incrementam a complexidade, influenciando diretamente a estruturação das comunidades (Dibble et al. 1996; Pelicice et al. 2008; Quirino et al. 2021). O *habitat* formado por plantas aquáticas são colonizados por uma vasta diversidade e densidade de pequenos peixes (Agostinho et al. 2007; Dibble e Pelicice 2010; Carniatto et al. 2017) que dependem destas plantas como refúgio (Prado et al. 2016; Priyadarshana et al. 2001) e local de alimentação e reprodução (Agostinho et al. 2007; Dias et al. 2017; Quirino et al. 2019; Thomaz e Cunha 2010) sendo que peixes e macrófitas estão ligados primariamente por interações tróficas que envolvem invertebrados (Schultz e Dibble 2012). A presença de macrófitas proporciona uma grande variedade de micro-habitat (Tokeshi e Arakaki 2012), assim a composição e a biomassa dos bancos de macrófitas são determinantes, por exemplo, para o aumento da riqueza e abundância de invertebrados, tendo em vista que os indivíduos são influenciados pelas estruturas oferecidas por diferentes espécies de plantas (Taniguchi et al. 2003; Warfe e Barmuta 2006; Yofukuji et al. 2021), o que pode determinar a disponibilidade de alimento para os peixes (Warfe e Barmuta 2006). Peixes que vivem associados a estas plantas são principalmente invertívoros (e.g. Casatti et al. 2003; Quirino et al. 2019) e apresentam como tática de forrageamento a exploração dos interstícios das raízes em busca de recursos (Casatti et al. 2003; Priyadarshana et al. 2001; Quirino et al. 2019). Assim, a complexidade das macrófitas também influencia o sucesso de forrageamento desses indivíduos (Sammons e Maceina 2006), auxiliando na coexistência das espécies (Geange e Stier 2010).

A riqueza e a densidade de peixes que utilizam bancos de macrófitas como local de alimentação podem ser influenciadas positivamente pela biomassa dos bancos em pequenas escalas espaciais (Pelicice et al. 2008; Dias et al. 2017) e, de maneira geral, espera-se que o aumento da complexidade nestes habitats tenha um efeito positivo no forrageamento dos peixes em virtude da maior disponibilidade de alimentos. A complexidade do *habitat* pode levar a mudanças nas interações competitivas (Priyadarshana et al. 2001) de acordo com a disponibilidade de recursos que podem oferecer, influenciando na coexistência das espécies (Tokeshi e Arakaki 2012; St. Pierre e Kovalenko 2014). Alguns estudos anteriormente demonstraram uma relação positiva entre o incremento da complexidade do *habitat*

proporcionado por macrófitas e a densidade de invertebrados (Thomaz et al. 2008; Mormul et al. 2011; Choi et al. 2015; Santos et al. 2020). Em *habitat* mais estruturados, as presas podem se esconder no meio das macrófitas, tornando um alimento de difícil acesso para o predador, diminuindo a seletividade alimentar e tornando o consumo das presas randômico (Figueiredo et al. 2015). Sendo assim, nos ambientes fisicamente mais estruturados, espera-se que os peixes consumam itens de maior disponibilidade, todavia em uma menor estruturação, onde se espera menor disponibilidade de alimento, os peixes podem selecionar presas energeticamente mais valiosas (Brooker et al. 2013). Estes comportamentos podem ser explicados segundo a teoria do forrageamento ótimo, que explicita que a escolha de diferentes presas se dá pelo balanço entre o ganho energético, a partir da ingestão da presa, e os custos metabólicos para a obtenção deste recurso (MacArthur e Pianka 1966).

Muitas vezes, a preferência alimentar está relacionada com a abundância do recurso alimentar e a acessibilidade deste (Quirino et al. 2017). Desta forma, pode ocorrer uma elevada sobreposição da dieta quando a abundância dos recursos alimentares é alta (Wiens 1993; Carniatto et al. 2017; Brandl et al. 2020). De acordo com De Leon et al. (2014) a sobreposição de recursos alimentares ocorre em condições temporais ou espaciais favoráveis (elevada disponibilidade de alimento), mas em condições limitantes de alimento ocorre o consumo de recursos preferenciais, para os quais as espécies são melhor adaptadas, o que provavelmente promove a coexistência local e regional. Assim, o uso dos recursos alimentares pode variar entre *habitat* com diferentes características para espécies de peixes estreitamente relacionadas, e potencialmente competidoras (Guo et al. 2014). Espera-se que as macrófitas aquáticas desempenhem um papel fundamental na mediação das interações predador-presa, que são bastante intensas entre peixes de pequeno porte e invertebrados, promovendo ou não refúgio para estas presas (Dieh 1988; Santos et al. 2020). Isto porque ao mesmo tempo que muitos invertebrados procuram abrigo e alimento nas macrófitas, pequenos peixes invertívoros também ocupam essas plantas pelo mesmo motivo (Quirino et al. 2021).

Na planície de inundação do alto rio Paraná várias espécies de peixes de pequeno porte (< 10 cm) colonizam bancos de macrófitas, que são utilizados como local para alimentação, reprodução e refúgio (Agostinho et al. 2007). Entre elas destacam-se, em abundância, espécies de *Moenkhausia* (Agostinho et al. 2007; Cunha et al. 2019; Quirino et al. 2019). *Moenkhausia bonita* Benine, Castro & Sabino 2004, uma espécie nativa altamente abundante nesta planície (Carniatto et al. 2017; Cunha et al. 2019; Granzotti et al. 2019), atualmente, coocorre com a não-nativa *Moenkhausia forestii* Benine, Mariguela & Oliveira

2009. Embora registrada recentemente, *M. forestii* tornou-se rapidamente abundante e ocupa vários ambientes na planície (Prado et al. 2016; Dias et al. 2017; Granzotti et al. 2019). Ambas habitam principalmente áreas litorâneas colonizadas por macrófitas (Granzotti et al. 2019; Quirino et al. 2019). Espécies deste gênero, incluindo *M. bonita* e *M. forestii,* possuem tática de forrageamento semelhante explorando os interstícios de macrófitas aquáticas em busca de alimento, principalmente invertebrados (Carniatto et al. 2017; Quirino et al. 2019).

A coexistência de espécies que usam um conjunto de recursos de maneira semelhante pode ser explicada por diversos mecanismos, como a tolerância ao estresse biótico, fuga do predador (MacArthur 1984; Mooney et al. 2008) e partilha de recursos como espaço, alimento e tempo (Hutchinson 1957; Schoener 1974; Polačik et al. 2014), sendo que, dentre essas dimensões do nicho, a partilha de alimento tem sido considerada a principal para organismos aquáticos (Schoener 1974; Ross 1986; Walker et al. 2013; Guo et al. 2014; Carniatto et al. 2017). Neste sentido, a coexistência de espécie congêneres, que geralmente têm requerimentos ecológicos semelhantes e tendem a apresentar interações mais fortes em um mesmo *habitat*, tem sido explicada pela segregação trófica, principalmente em condições de escassez de alimento (Carniatto et al. 2017; Alves et al. 2020; Brandl et al. 2020). No entanto, alguns trabalhos evidenciaram que uma alta disponibilidade de alimento pode reduzir a competição entre as espécies, permitindo que elas sobreponham o nicho alimentar (Keppeler et al. 2015; Carniatto et al. 2017).

A segregação trófica entre espécies de peixes congêneres tem sido evidenciada e sugerida como uma das causas da coexistência (Guo et al. 2014), no entanto, poucos estudos abordam o efeito potencial das características do *habitat* em mediar o uso de invertebrados por espécies de peixes estreitamente relacionadas e potencialmente competidoras. Neste contexto, o objetivo deste estudo foi verificar se a complexidade do *habitat* pode mediar a interação entre peixes e invertebrados e ajudar a explicar a coexistência de espécies congêneres de *Moenkhausia.* A hipótese deste trabalho é de que a complexidade do *habitat*, avaliada por meio da biomassa das macrófitas, afete a disponibilidade de invertebrados associados e a dieta das espécies congêneres. Foram testadas quatro predições: (i) a abundância e a riqueza de invertebrados são influenciadas positivamente pelo aumento da biomassa de macrófitas; (ii) a composição da dieta de *M. bonita* e *M. forestii* difere entre bancos de macrófitas com diferentes biomassas; (iii) a amplitude do nicho trófico de ambas as espécies amplie com o incremento da biomassa das macrófitas e (iv) a sobreposição da dieta entre *M. bonita* e *M. forestii* aumenta conforme aumenta a biomassa de macrófitas.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

O estudo foi desenvolvido na planície de inundação do alto rio Paraná, região que se situa na porção superior da Área de Proteção Ambiental das Ilhas e Várzeas do Rio Paraná, localizada no último trecho não represado do rio em território brasileiro. As amostragens foram realizadas no rio Baía (22º 43’23’’ S, 53º17’25’’ W) (Fig. 1), um tributário que varia de velocidade de curso conforme o ciclo hidrológico, permanecendo grande parte com um fluxo de água moderado (0,11 – 0,50 m/s) e que tem uma profundidade média de 3,2 metros (Lopes et al. 2015). A área amostrada apresenta extensa região litorânea, colonizada por uma grande quantidade e diversidade de plantas aquáticas e peixes (Lopes et al. 2015). Na região do estudo ocorrência de *Eichhornia azurea* (Sw.) Kunth, macrófita aquática é considerada a macrófita mais abundante (Padial et al. 2009), conferindo uma estruturação do *habitat* para invertebrados e pequenos peixes.

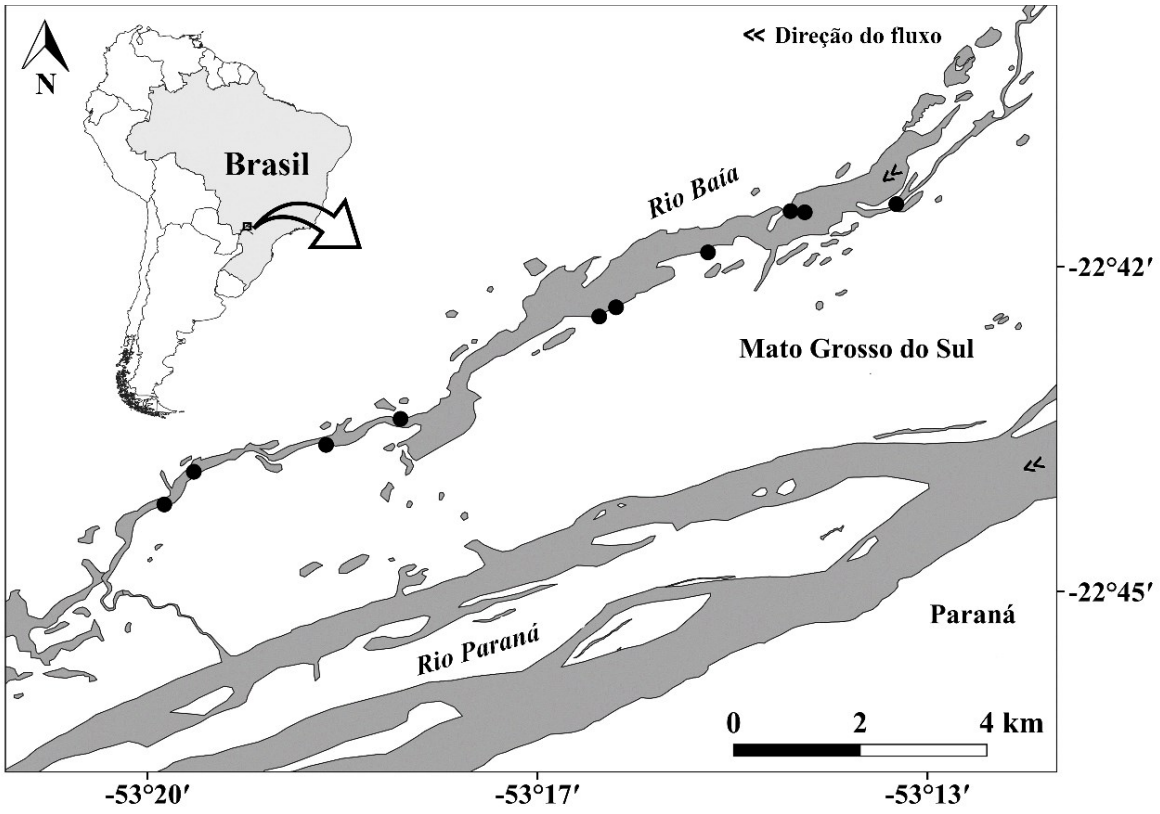


Fig. 1 Mapa da área de amostragem na planície de inundação do alto rio Paraná e pontos de coleta no rio Baía (•). EPSG: 4.618.

2.2 Amostragens

As amostragens foram realizadas entre os dias 5 e 10 de agosto de 2018, período de seca. Ao longo de um trecho de 13,7 km de extensão do Rio Baía foram amostrados 10 bancos multiespecíficos de macrófitas considerando uma distância mínima de 350 m entre eles. Para a seleção dos bancos foram utilizados dois critérios: ocorrência de *Eichhornia azurea*, macrófita aquática mais abundante na planície do alto Rio Paraná (Padial et al. 2009), e diferentes biomassas, avaliadas visualmente no campo e, posteriormente, confirmadas por meio do peso seco. Em cada banco foram realizadas amostragens simultâneas de macrófitas, invertebrados e peixes.

Em cada banco de macrófitas, as plantas foram amostradas utilizando-se um quadrado de 0,5 m x 0,5 m, e todo material vegetal contido a uma profundidade de 0,5 m foi removido, totalizando 10 unidades amostrais. As plantas foram transferidas para um balde plástico e lavadas em uma rede manual com malha de 160 μm, e os invertebrados retidos foram preservados em álcool 70% tamponado com tetraborato de sódio, para posterior identificação e quantificação (Campos et al. 2017; Yofukuji et al. 2021).

Os peixes foram amostrados com armadilhas quadradas de acrílico transparente do tipo *minnow* (ver detalhes em Dibble e Pelicice 2010; Cunha et al. 2011) que foram instaladas na área onde as macrófitas foram coletadas. Para um maior esforço amostral, foram instaladas três armadilhas em cada banco de macrófitas. Todas as 30 armadilhas foram instaladas às 7h e revistadas a cada 8 horas, totalizando 24 horas de esforço amostral. Os peixes capturados foram anestesiados com óleo de cravo, em conformidade com a prática ética e fixados com uma solução de 10% de formalina. A amostragem foi aprovada pelo Comitê de Ética no Uso de Animais da Universidade Estadual de Maringá (CEUA/UEM – Nº 5980040618). Posteriormente, em laboratório, os peixes foram identificados ao nível de espécie, de acordo com Ota et al. (2018), medidos, pesados e tiveram os estômagos retirados e conservados em formol 10% para análise da dieta.

Para caracterizar as condições abióticas em cada banco de macrófita, foram tomadas medidas de temperatura (°C), oxigênio dissolvido (mg/L), condutividade elétrica (μS/cm), turbidez (NTU) e pH (YSI digital meters) na subsuperfície da água próximo das armadilhas. As medidas foram tomadas no momento da instalação e em cada inspeção das armadilhas, sendo os dados combinados em uma média para cada banco amostrado. A fim de verificar se houve influência dos dados limnológicos nos resultados, foram realizados modelos lineares

generalizados com distribuição gaussiana para cada variável limnológica em função da biomassa de macrófita (Apêndice A), e nenhuma mostrou resultado significativo, não indicando influência nos dados.

2.3 Procedimentos laboratoriais

Todos os bancos de macrófitas foram lavados e secos até peso seco constante (PS) em estufa a 60 °C. Como medida de complexidade de *habitat* foi utilizada a densidade das macrófitas aquáticas a partir da biomassa, tendo em vista que a densidade esta é uma métrica importante de complexidade para as comunidades aquáticas (Tokeshi e Arakaki 2012). A medida de biomassa das plantas foi expressa em g de peso seco/0,125m3 (gPS/0,125m³), dado que os valores de profundidade permitem estimar o volume da coluna d'água na qual as plantas foram coletadas. Os valores variaram entre 45,8g PS/0,125m³ e 276,3g PS/0,125m³ (Tabela 1). Para a categorização, os bancos de macrófitas foram classificados em dois grupos: bancos com baixa biomassa (≤ 150g PS/0,125m³) e com alta biomassa (> 150 g PS/0,125m³). Os cinco bancos de biomassa baixa apresentaram valor médio de 101,01±37,35 gPS/0,125m³ e os cinco de alta 195,59±45,98 gPS/0,125m³. Um teste-t mostrou diferença significativa entre a biomassa dos bancos de baixa e alta biomassa ($t_{(8)} = -3,57$, $P = 0,007$).

Para determinar a abundância total dos invertebrados, estes foram identificados até o menor nível taxonômico possível com auxílio de chaves de identificação (McCafferty 1983; Elmoor-Loureiro 1997) e especialistas, e contados. Para expressar a abundância de invertebrados, foi utilizado o número total de invertebrados capturados em cada banco. Os invertebrados foram identificados em unidades taxonômicas com diferentes resoluções taxonômicas, assim, para a riqueza de invertebrados, foi considerada a soma dos diferentes táxons identificados por banco.

A composição da dieta foi determinada por meio de análise dos conteúdos estomacais, os quais foram identificados ao mesmo nível taxonômico dos invertebrados associados às macrófitas, com o auxílio de microscópio estereoscópico e óptico, e quantificados pelo método volumétrico (Hyslop 1980). O volume de cada item foi avaliado por meio de placa milimetrada na qual o volume é obtido em mm³ e posteriormente transformado em ml (Hellawell e Abel 1971).

2.4 Análise dos dados

As análises estatísticas e os gráficos foram realizados utilizando o *software* R 4.0 (R Core Team, 2020) usando diversos pacotes (detalhados ao longo da metodologia) para as análises, e o pacote ggplot2 para os gráficos (Wickham 2016). Valores de $P < 0,05$ foram considerados estatisticamente significativos.

Para verificar se a abundância e a riqueza de invertebrados são influenciadas positivamente pelo aumento da biomassa de macrófitas (predição i) foi realizado um modelo linear generalizado (GLM) tanto da abundância quanto da riqueza de invertebrados em função da biomassa de macrófita. Para verificar a existência de autocorrelação espacial nos modelos de abundância e riqueza de invertebrados, foi realizado um correlograma de Mantel (Mantel 1967; Legendre e Legendre 2012) utilizando os resíduos dos modelos em função da biomassa de macrófitas como distância ecológica e a latitude e longitude dos pontos de coleta como distância geográfica. Foi realizado um teste de permutação (n = 999) a partir da dissimilaridade de Bray-Curtis, com correção de Holm, para testar a existência de estruturação espacial significativa ($P < 0,05$). A análise foi feita utilizando a função "mantel.correlog" do pacote "Vegan" (Oksanen et al. 2019), e não mostrou autocorrelação espacial em nenhum modelo testado (Apêndice B).

Para testar diferenças na composição da dieta dos peixes entre os níveis de biomassa das macrófitas baixa e alta (predição ii), foi utilizada uma análise de variância permutacional multivariada (PERMANOVA; Anderson 2005) aplicada sobre uma matriz de dados de itens alimentares por estômago analisado, com valores do volume de itens alimentares. Como medida de dissimilaridade, foi utilizada a distância de Bray-Curtis. Foram realizadas 9.999 permutações para avaliar a significância do pseudo-F derivado da PERMANOVA. Para verificar quais presas mais contribuíram para diferenças na dieta entre os bancos de baixa e alta biomassa de macrófitas, foi utilizada a Análise de Porcentagens Similares (SIMPER; Clarke 1993) para ambas as espécies. Esta análise identifica os táxons que são principalmente responsáveis pelos padrões observados desagregando a similaridade de Bray-Curtis entre as amostras. Assim, maiores valores de um item pela análise indicam que este contribui fortemente para a dissimilaridade entre os grupos (Clarke 1993; Santos et al. 2020). Tanto a PERMANOVA quanto a SIMPER foram realizadas utilizando o pacote "vegan" (Oksanen et al. 2019).

A amplitude do nicho trófico de *M. bonita* e *M. forestii* foi avaliada por meio de duas abordagens: a riqueza de itens na dieta (*RI*) e o índice de diversidade de Shannon (Shannon 1948). A riqueza de itens refere-se à soma dos diferentes níveis taxonômicos identificados e mostra a adesão quantidade de itens diferentes ao longo do gradiente. O índice de Shannon foi calculado pela seguinte fórmula: $H' = -\sum p_i * \log p_i$ onde p_i é a proporção da dieta representada pelo item *i*. O índice leva em conta a abundância, riqueza e equitabilidade dos itens, quanto maior o valor do índice, mais diversa é a dieta, mostrando uma maior amplitude de nicho trófico.

Para avaliar a sobreposição da dieta entre *M. bonita* e *M. forestii* foi utilizado o índice de Schoener, que é calculado por: $S = 1 - 0{,}5 \left(\sum_{i=1}^{n} |P_{xi} - P_{yi}| \right)$, onde, P_{xi} e P_{yi} são as proporções (%volumétrico) do item alimentar *i* usado pelas espécies *x* e *y*, e n é o número total de itens alimentares. Os valores de sobreposição variam de 0 a 1, e valores > 0,6 são considerados biologicamente significativos (Zaret e Rand 1971).

O índice de Shannon (H') e a sobreposição (*S*) foram calculados para cada banco de macrófitas por meio do pacote "spaa" (Zhang 2016). Para verificar se *RI, H'* (predição iii) e *S* (predição iv) são positivamente correlacionadas com a biomassa das macrófitas, foram realizados modelos regressivos dos índices em função da biomassa de macrófita. Para *RI*, a fim de atender os pressupostos de normalidade e evitar a superdispersão dos resíduos, foram realizados modelos lineares generalizados (GLMs) com a família de distribuição de Poisson em função da biomassa de macrófitas, utilizando a função "glm" do pacote "stats" (R Core Team 2020). Para o modelo da diversidade de itens consumidos (*H'*) em função da biomassa de macrófitas foi utilizado um modelo linear com distribuição gaussiana utilizando a função "lm" do pacote "stats" (R Core Team 2020). Para o modelo da sobreposição do nicho trófico em função da biomassa, por se tratar de valores que variam de 0 a 1, foi utilizada uma β-regressão usando a função "betareg" do pacote "betareg" (Cribari-Neto e Zeileis 2010).

3 RESULTADOS

O número total de invertebrados amostrados foi 6.629, distribuídos em 37 diferentes taxa (Tabela 1). Insetos (44,5% do total amostrado) e microcrustáceos (42,2%) foram os mais abundantes. Quanto aos insetos associados, houve uma tendência de aumento na abundância nos bancos de maiores biomassas. Larvas de Chironomidae foram os insetos mais abundantes (32,9% do total amostrado), seguidos por larvas de Ceratopogonidae (5,3%). Alguns insetos

terrestres foram registrados, sendo Odonata adulto e Isoptera os mais abundantes entre eles. Microcrustáceos tiveram uma grande importância na abundância total dos invertebrados disponíveis e também seguiram uma tendência de aumento com o aumento da biomassa de macrófitas. Destacaram-se, Harpacticoida, Cyclopoida, Ostracoda e Chydoridae entre os microcrustáceos mais abundantes, considerando o total amostrado (12,4%, 12,1%, 10,2% e 6,8% da abundância total dos invertebrados, respectivamente). Em relação aos outros invertebrados, Amphipoda (5,91%) teve uma abundância alta na maioria dos bancos.

Tabela 1. Número de invertebrados amostrado em bancos de macrófitas com diferentes biomassas.

Invertebrados	**Biomassa dos bancos de macrófitas (gPS/0,125m³)**									
	45,8	**81,4**	**112,5**	**132,1**	**133,3**	**163,8**	**171,3**	**178,6**	**187,9**	**276,3**
Insetos	*159*	*68*	*38*	*373*	*46*	*180*	*889*	*771*	*326*	*100*
Aquático										
Diptera (P)			1	3	1	2	12	3	5	1
Ceratopogonidae (L)	16	2	3	193	3	1	25		104	2
Chaoboridae (L)	1									
Chironomidae (L)	134	44	26	90	28	138	783	737	125	78
Culicidae (L)			4	7						
Muscidae (L)							29	3		4
Sarcophagidae (L)					1	19	2	2		
Simuliidae (L)							4			
Coleoptera (L)				4		3	4	1		
Ephemeroptera	5	2	2	15			12	9		2
Hemiptera				15		4	2	1	9	
Lepidoptera (L)				1					6	
Plecoptera (L)				1						5
Trichoptera (L)			1	10	4	9	8	9	64	1
Terrestre										
Coleoptera (A)				1				1		
Diptera (A)				1				1		
Hymenoptera	2			1			1			5
Homoptera				1						
Isoptera		19	1				7	4		2
Odonata (A)	1			24	9	4			12	

Continuação da Tabela 1

Orthoptera				1					1	
Thysanoptera		1		5						
Microcrustáceos	*32*	*36*	*154*	*521*	*155*	*155*	*148*	*367*	*904*	*326*
Calanoida										1
Harpacticoida	2	17	37	218	28	30	77	249	53	111
Chydoridae	3	5	9	70		1	7		355	2
Cyclopoida	15	6	67	179	72	52	24		356	27
Daphniidae	3	1	6	3			8	9	16	3
Ostracoda	9	7	35	51	55	72	32	109	124	182
Outros invertebrados	*119*	*20*	*26*	*100*	*11*	*54*	*224*	*70*	*206*	*51*
Aquático										
Acarina	5	2		16		1	1		25	
Amphipoda	15	2	14	52		36	104		151	18
Bivalvia	3	3	4	7	10	11	5	12	14	8
Gastropoda				4	1	2	2		7	2
Hirudinea							3			2
Oligochaeta	75	2					83	44		6
Nematoda	16	9	7				22	12		13
Terrestre										
Araneae	3	2		3		1		1	2	
Collembola	2		1	18		3	4	1	7	2
TOTAL	310	124	218	994	212	389	1261	1208	1436	477

(A) = adulto; (L) = larva; (P) = pupa.

A abundância total de invertebrados foi influenciada positivamente pela biomassa de macrófitas (*Pseudo*-R^2 = 0,3; z = 2,39; *P* = 0,017) (Fig. 2a). Em contrapartida, apesar da tendência no aumento da riqueza de invertebrados conforme o aumento da biomassa (Fig. 2b), não houve resultado significativo no modelo da riqueza de invertebrados em função da biomassa de macrófitas (*Pseudo*-r^2 = 0,11; z = 1,11; *P* = 0,27).

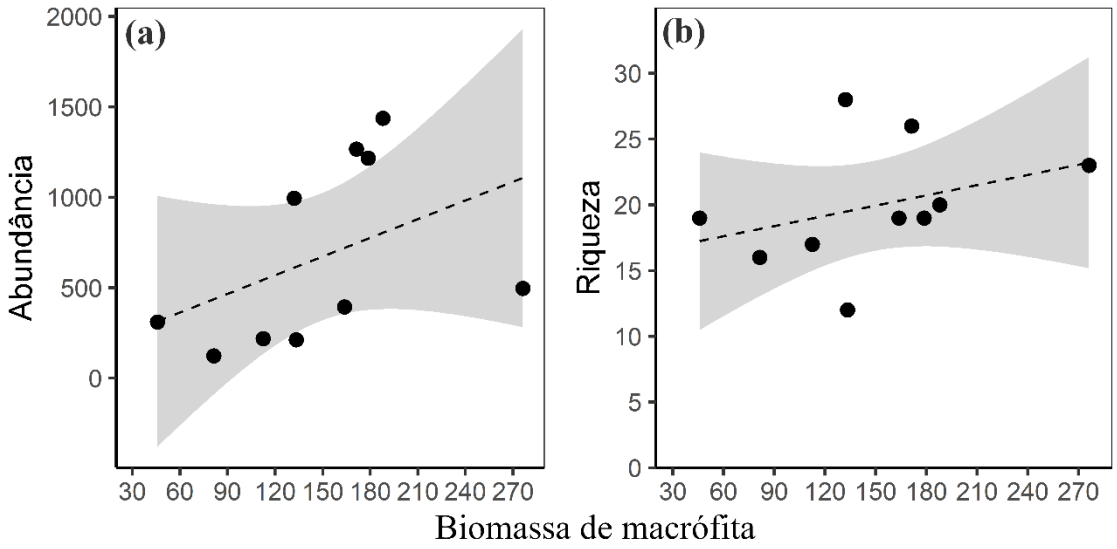


Fig. 2 Abundância (a) e riqueza (b) de invertebrados em função da biomassa de macrófitas aquáticas (gPS/0,125m³)

Foram amostrados 1.799 peixes, sendo 1.185 indivíduos de *M. bonita* e 614 de *M. forestii* (Tabela 2). Para avaliar a dieta, foram analisados 423 estômagos, sendo 215 de *M. bonita* e 208 de *M. forestii* (Tabela 2). Em bancos de baixa biomassa, 95,7% da dieta de *M. bonita* foi composta por invertebrados com predomínio de insetos (87,4% da dieta), destacando-se pupa de Diptera, que representou 52,2% da dieta, seguido por Hymenoptera (11,4%), Hemiptera (10,2%) e Coleoptera terrestre (8,5%) (Tabela 2). Microcrustáceos (7,1% da dieta) e vegetais (4,3%) complementaram a dieta de *M. bonita* em baixa biomassa de macrófitas. Nos bancos de alta biomassa, houve um decréscimo no consumo de invertebrados, que representaram 71,6% da dieta, e um incremento expressivo no consumo de vegetais, que representaram 28,4% da dieta. O consumo de insetos decresceu (52% da dieta), sendo que os consumidos em baixa biomassa de macrófitas foram menos consumidos em bancos de alta biomassa, como pupa de Diptera (24,7%), Hymenoptera (5,7%), Hemiptera (6,5%) e Coleoptera terrestre (5,4%) (Tabela 2). Por outro lado, alguns insetos terrestres, como Diptera adulto, Lepidoptera, Odonata, Orthoptera e Thysanoptera, foram consumidos apenas em bancos de alta biomassa de macrófitas, assim como as algas filamentosas (Tabela 2). Também foi observado um aumento no consumo de Daphniidae (10, 3%) e Araneae (4,5%) em bancos de alta biomassa de macrófitas. Os resultados da PERMANOVA indicaram que a dieta de *M. bonita* variou significativamente entre os níveis de baixa e alta biomassa de macrófitas (*Pseudo*-F $_{(1,213)}$ = 0,19; P = 0,0001), e a análise SIMPER mostrou que os itens que mais contribuíram para esta dissimilaridade foram pupa de Diptera, Daphniidae, Hemiptera, Coleoptera terrestre e Hymenoptera (84,2% de dissimilaridade cumulativa) (Apêndice C).

Tabela 2. Porcentagem volumétrica dos itens alimentares na dieta de *Moenkhausia bonita* e *Moenkhausia forestii* em bancos de baixa e alta biomassa de macrófitas. *N* representa o número de indivíduos amostrados e *n* o número de estômagos analisados. Os valores entre parênteses representam a variação do comprimento padrão dos indivíduos (mm). Itens com porcentagem acima de 10% foram destacados em negrito.

	Moenkhausia bonita		*Moenkhausia forestii*	
Itens alimentares	Baixa *N* =481 *n* = 71 (20,35-36,52)	Alta *N* =704 *n* = 144 (23,52-38,21)	Baixa *N* = 81 *n* = 63 (21,41-34,18)	Alta *N* =533 *n* = 145 (21,35-39,6)
Insetos	*87,37*	*51,26*	*51.54*	*40.52*
Aquáticos				
Diptera (P)	**52,2**	**24,7**	**11,9**	**17,8**
Ceratopogonidae (L)	0,92	0,16	0,31	0,05
Chironomidae (L)	1,16	0,71	0,40	0,85
Culicidae (L)		0,03		
Coleoptera (L)	1,11	0,52	0,98	0,57
Ephemeroptera (L)	1,02	0,75	2,33	0,46
Hemiptera	**10,2**	6,55	4,91	3,50
Odonata	0,91	1,00		2,27
Plecoptera		0,14	0,61	
Terrestres				
Coleoptera (A)	8,46	5,43	6,36	4,74
Diptera (A)		0,90	1,86	1,19
Hymenoptera	**11,4**	5,67	**12,6**	3,00
Lepidoptera (A)		1,68	5,12	1,55
Odonata (A)		0,39	0,61	0,64
Orthoptera		2,46	3,26	3,85
Thysanoptera		0,15	0,20	
Microcrustáceos	*7,13*	*11,54*	*0,42*	*0,1*
Bosminidae	0,05	0,87	0,02	0,01
Chydoridae		0,07	0,12	0,05
Daphniidae	6,89	**10,3**	0,03	0,01
Macrothricidae		0,03	0,17	
Moinidae		0,14	0,08	
Sididae	0,05	0,04		
Cyclopoida		0,03		
Harpacticoida	0,05	0,03		0,03
Ostracoda	0,09	0,02		
Outros invertebrados	*1,16*	*8,76*	*22,11*	*5,75*
Aquáticos				
Acarina		0,11	0,02	0,15
Decapoda		3,39	13,02	1,81
Nematoda		0,17		0,38
Terrestres				
Araneae	1,11	4,50	8,43	2,67
Collembola	0,05	0,59	0,64	0,74

Continuação da Tabela 2

Vegetais	*4,34*	*28,44*	*25,93*	*53,63*
Folhas	0,32	**21,0**	**18,2**	**40,7**
Frutos e sementes	3,10	2,44	2,03	4,15
Cyanophyceae		0,09	0,47	
Oedogoniophyceae		0,88	1,70	1,28
Zygnemaphyceae	0,92	4,05	3,48	7,52

(A) = adulto; (L) = larva; (P) = pupa.

Em bancos de baixa biomassa de macrófitas, a dieta de *M. forestii* foi composta predominantemente por invertebrados (74,1%), mas vegetal também foi um recurso importante, representando 26,0% da dieta (Tabela 2). Insetos contribuíram com 51,5%, destacando-se Hymenoptera (12,7%), pupa de Diptera (11,9%), Coleoptera terrestre (6,4) e Hemiptera (4,9%). Decapoda (13,0%) e Araneae (8,4%) também representaram uma parcela importante da dieta de *M. forestii* em baixa biomassa de macrófita (Tabela 2). Em bancos com alta biomassa, o consumo de invertebrados decresceu consideravelmente, representando 46,3% da dieta, enquanto o consumo de vegetal aumentou, contribuindo com 53,6% da dieta (Tabela 2). Insetos representaram 40,5% da dieta, com queda daqueles mais consumidos em baixa biomassa de macrófitas, como Hymenoptera (3,0%), Hemiptera (3,5%), Coleoptera terrestre (4,7%) e Lepidoptera (1,6%) (Tabela 2). Decapoda (1,8%) e Araneae (2,7%) também apresentaram uma queda na dieta. A exceção foi pupa de Diptera, que representou 17,8% da dieta. A PERMANOVA mostrou diferença significativa na dieta de *M. forestii* entre os níveis baixo e alto de biomassa de macrófitas (*Pseudo*-$F_{(1,205)}$ = 0,03; P = 0,0002), e a análise de SIMPER mostrou que os itens que mais contribuíram para esta dissimilaridade foram vegetais (folhas), pupa de Diptera, Hymenoptera, Coleoptera terrestre e algas Zygnemaphyceae (62,5% de dissimilaridade cumulativa) (Apêndice C).

A amplitude do nicho trófico, avaliada pela riqueza de itens alimentares, foi influenciada positivamente pelo aumento da biomassa de macrófitas tanto para *M. bonita* (*Pseudo*-R^2 = 0,87; z = 4,55; P < 0,001) quanto para *M. forestii* (*Pseudo*-R^2 = 0,47; z = 2,53; P = 0,01) (Fig. 3a). Todavia, a amplitude de nicho trófico avaliada por meio do índice de Shannon (H'), foi influenciada positivamente pela biomassa das macrófitas somente para *M. bonita* (R^2 ajustado = 0,33; P = 0,047), enquanto para *M. forestii* não houve influência significativa (R^2 ajustado = -0,11; P = 0,79) (Fig. 3b).

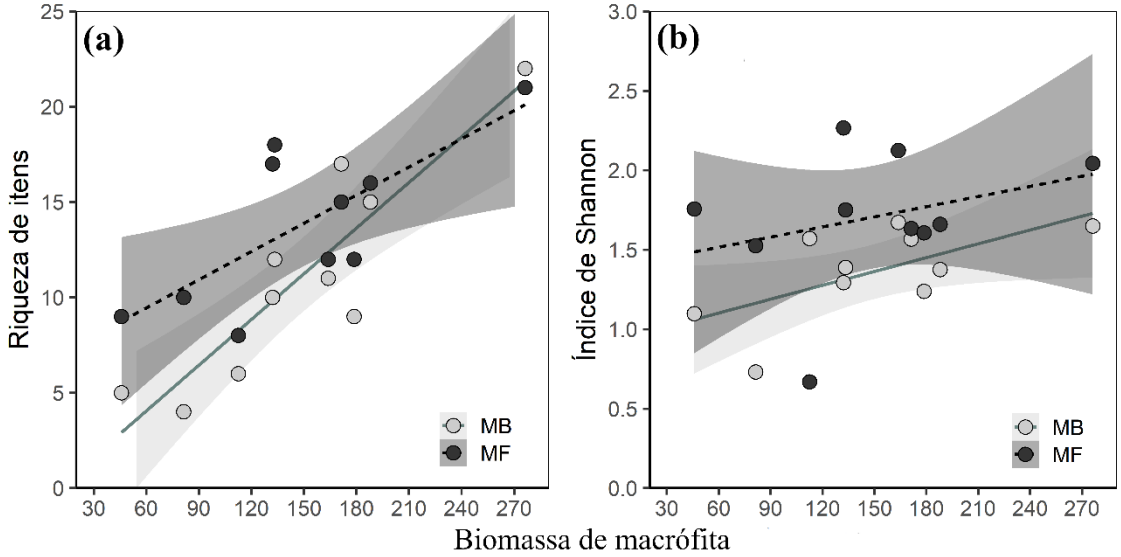


Fig. 3 Amplitude do nicho trófico de *Moenkhausia bonita* (MB) e *Moenkhausia forestii* (MF), avaliada por meio da riqueza de itens alimentares (a) e do Índice de Shannon (b), em função da biomassa de macrófitas (gPS/0,125m³).

O índice de Schoener, que avaliou a sobreposição do nicho trófico entre *M. bonita* e *M. forestii*, apresentou valores menores que 0,6 em todos os bancos de macrófitas avaliados (Fig. 4). Desta forma, as espécies congêneres não apresentaram sobreposição biologicamente significativa em nenhum banco de macrófitas. Ainda, o modelo regressivo não mostrou influência significativa da biomassa de macrófita nos valores de sobreposição do nicho (*Pseudo*-R^2 = 0,13; z = 1,11; *P* = 0,27) (Fig. 4).

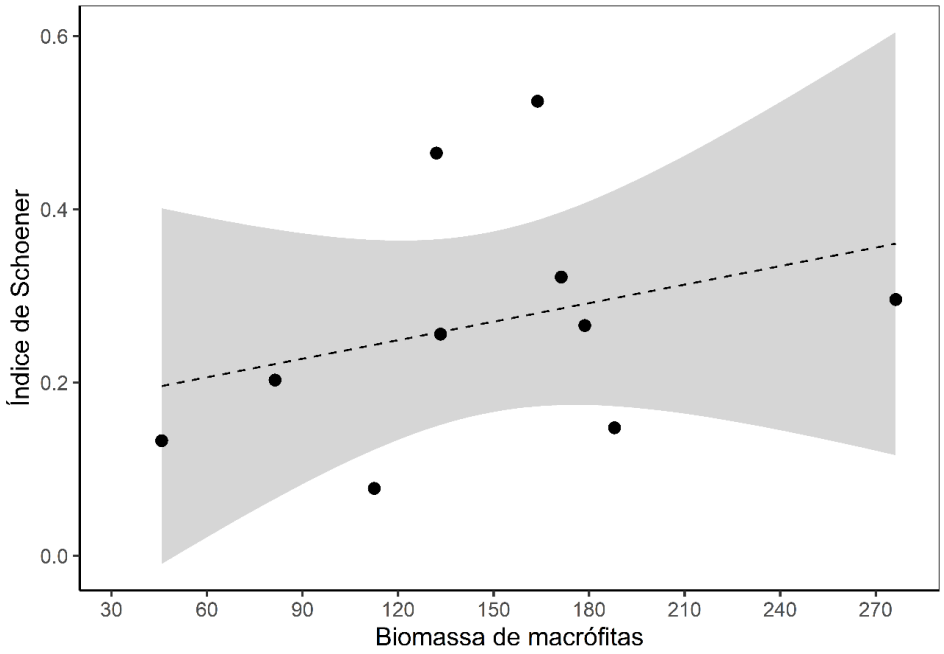


Fig. 4 Valores da sobreposição de nicho trófico entre *Moenkhausia bonita* e *Moenkhausia forestii* calculada pelo índice de Schoener (S) em função da biomassa de macrófitas (gPS/0,125m³).

4 DISCUSSÃO

Os resultados deste trabalho mostraram influência positiva da complexidade de *habitat*, mensurada pela biomassa de macrófitas, na abundância de invertebrados e na amplitude de nicho trófico de *M. bonita* e *M. forestii*. Ainda, a biomassa das macrófitas alterou significativamente a dieta de ambas as espécies de *Moenkhausia*. Quanto à riqueza de invertebrados disponíveis e a sobreposição de nicho trófico entre as espécies, a biomassa das macrófitas não apresentou influência significativa.

A abundância total de invertebrados, como esperado, aumentou com o incremento da biomassa de macrófitas, resultado que pode ser explicado pelo fato de que maiores biomassas indicam maior complexidade de *habitat* em pequenas escalas (Pelicice et al. 2008), aumentando o número de micro-habitat que propicia maior disponibilidade de alimento (p.ex. algas perifíticas e detritos orgânicos) e refúgio para os invertebrados (Taniguchi e Tokeshi 2004; Mormul et al. 2011; Ohtaka et al. 2011). De acordo com Dibble e Thomaz (2009), estes mecanismos podem atuar de forma simultânea, ou sinérgica, levando a um aumento na abundância de organismos e riqueza de espécies em *habitat* vegetados complexos. De fato, vários estudos têm mostrado que a densidade de invertebrados é afetada positivamente pela complexidade estrutural das macrófitas (Thomaz et al. 2008; Mormul et al. 2011; Choi et al. 2015; Santos et al. 2020). Em contrapartida, apesar da riqueza de invertebrados apresentar uma tendência de aumento no gradiente de biomassa os resultados não foram significativos, isto pode ser devido ao fato da riqueza de invertebrados estar mais associada a heterogeneidade de *habitat*, ou seja, com a diversidade de macrófitas do ambiente (Yofukuji et al. 2021).

Larvas de Chironomidae foram os invertebrados mais abundantes nas amostragens. Geralmente estas larvas são bentônicas e predominantes em planícies de inundação neotropicais (Higuti e Takeda 2002), mas algumas espécies são cosmopolitas e apresentam diferentes estratégias, como explorar os interstícios das macrófitas em busca de alimento (Silva e Henry 2018). A maior complexidade das macrófitas facilita a retenção de partículas favorecendo o acúmulo de matéria orgânica (Sueiro et al. 2012) e, consequentemente, o aumento da densidade de algas perifíticas (Osório et al. 2019) que são usadas como alimento por várias espécies de Chironomidae (Butakka et al. 2016). Ragonha et al. (2013) observaram incremento na abundância e riqueza de morfoespécies de Chironomidae na presença de macrófitas. Larvas de Ceratopogonidae, que ocuparam a segunda posição em abundância entre os insetos, também são comuns na associação com macrófitas, e utilizam estas plantas

como local e alimentação e refúgio (Ohtaka et al. 2011; Silva e Henry 2020). Insetos terrestres também foram registrados nas macrófitas, e indivíduos adultos de Odonata foram abundantes. Odonata pode usar macrófitas como local para postura de ovos (Franco e Takeda 2002) o que permite que sejam amostradas quando as macrófitas são coletadas. Inclusive, indivíduos adultos desta ordem são consumidos por peixes (Prado et al. 2016), fato também verificado aqui para *M. bonita* e *M. forestii.*

Microcrustáceos Cyclopoida, Harpacticoida e Ostracoda foram muito abundantes nas amostras de macrófitas. A influência destas plantas sobre a abundância de microcrustáceos tem sido amplamente demonstrada (Warfe e Barmuta 2006; Strzałek e Koperski 2019; Santos et al. 2020), sendo que o aumento da densidade de macrófitas proporciona um aumento na abundância de microcrustáceos, principalmente os considerados perifíticos (Choi et al. 2015; Strzałek e Koperski 2019), como várias espécies de Ostracoda (Higuti et al. 2017). Os Ostracoda seguiram o padrão do número total de invertebrados, com incremento da abundância em maiores biomassas de macrófitas, indicando que estes indivíduos são beneficiados nestas condições. De acordo com Matsuda et al. (2015) muitas espécies de Ostracoda não são nadadoras, assim é esperado que quanto mais estruturado o *habitat*, mais substrato estará disponível para locomoção e deposição de matéria orgânica, fatores indispensáveis para a sobrevivência destas populações. Quanto aos Cyclopoida, alguns são considerados planctônicos enquanto outros utilizam bancos de macrófitas como refúgio (Perbiche-Neves et al. 2014), sendo que na planície de inundação do alto rio Paraná algumas espécies são encontradas exclusivamente em bancos de macrófitas (Lansac-Tôha et al. 2002; Colares et al. 2013). Os Harpacticoida foram também abundantes e, embora possuam hábitos bentônicos (Takeda et al. 2001), o fato de os ambientes amostrados serem rasos com um contato das partes submersas das macrófitas com o fundo, provavelmente possibilitou sua elevada abundância nas amostras.

Apesar de funcionarem como refúgio para os invertebrados, as macrófitas aquáticas também podem funcionar como armadilha para eles, posto que peixes invertívoros também colonizam estas plantas em busca de seu alimento (Quirino et al. 2021). No entanto, a complexidade estrutural das macrófitas pode mediar a interação predador-presa (Diehl 1988; Padial et al. 2009; Santos et al. 2020; Quirino et al. 2021) promovendo a coexistência destes organismos, e nossos resultados mostraram algumas evidências deste processo. Para alguns invertebrados, a complexidade proporcionada pelas macrófitas foi importante como refúgio contra a predação pelas espécies de *Moenkhausia*, uma vez que apresentaram elevada

abundância, porém, foram praticamente ausentes na dieta de ambas as espécies. É o caso, por exemplo, das larvas de Chironomidae, Harpacticoida e Ostracoda. As estruturas submersas das macrófitas protegem muitas espécies de Chironomidae na fase de larva (Butakka et al. 2014), e muitas espécies de Ostracoda são perifíticas e associadas aos sistemas radiculares das macrófitas, como as espécies de *Eichhornia* (Higuti et al. 2017) que apresentam elevada complexidade (Agostinho et al. 2007), o que pode impedir a acessibilidade dos peixes a estes invertebrados, posto que representam uma barreira física. Assim, o uso dos micro-habitats por larvas de Chironomidae, Ostracoda e Harpacticoida indicam que eles funcionam como refúgios efetivos e explica a elevada abundância no ambiente e a inexpressiva participação na dieta das duas espécies de *Moenkhausia*.

A composição da dieta de *M. bonita* e *M. forestii* foi influenciada pela biomassa das macrófitas, corroborando nossa segunda predição. Embora com o aumento da biomassa das plantas tenha sido registrado um aumento significativo na abundância dos invertebrados aquáticos, uma das principais alterações na dieta de ambas as espécies de peixes foi o decréscimo no consumo de invertebrados, principalmente aquáticos, e o incremento no consumo de vegetais em bancos de alta biomassa. Estes resultados indicam que bancos com maior complexidade podem ser refúgios mais efetivos para os invertebrados aquáticos, uma vez que em menor complexidade de macrófitas a taxa de encontro entre o predador e a presa é maior, enquanto a maior complexidade das macrófitas deve funcionar como refúgios mais efetivos, mediando a interação predador-presa (Diehl 1988; Padial et al. 2009; Santos et al. 2020; Quirino et al. 2021). Assim, em alta biomassa estes peixes devem consumir recursos mais acessíveis, como os vegetais (folhas e algas) e alguns invertebrados terrestres.

Moenkhausia bonita consumiu predominantemente pupa de Diptera, seguido por Hemiptera aquático e pelos insetos terrestres Hymenoptera e Coleoptera, em bancos com baixa biomassa, os quais foram menos consumidos nos bancos de alta biomassa, onde vegetais (folhas e algas) tiveram participação expressiva na dieta. Ao contrário das larvas de Chironomidae que encontram refúgio nas partes submersas das macrófitas, como discutido acima, as pupas de Diptera (que muito provavelmente são de Chironomidae, dado a elevada abundância das larvas nas amostras) são mais vulneráveis à predação. Quando atingem a maturidade as pupas se movem para a superfície por meio da coluna da água ou rastejam pela vegetação antes de emergirem como adultos (Butakka et al. 2014), ficando com a mobilidade restrita à corrente (Bouchard e Ferrington 2011). Assim, em bancos de macrófitas com menor biomassa, as pupas ficam mais visíveis e disponíveis para os peixes na superfície, enquanto a

maior complexidade das macrófitas pode impedir o encontro entre os peixes e estas presas. Ainda, após emergirem como adultas deixam suas exúvias flutuantes sem mobilidade (Bouchard e Ferrington 2011; Kranzfelder et al. 2015), as quais também servem de alimento para os peixes. Isto explica o elevado consumo de pupa de Diptera, comparado ao consumo de larvas, e evidencia o papel das macrófitas em mediar a interação entre estes peixes e os Chironomidae, garantindo tanto o maior recrutamento de novos indivíduos, por protegerem suas larvas (Butakka et al. 2014), quanto a alimentação dos peixes na forma de pupa, principalmente em ambientes menos complexos. O fato de pupa de Diptera ter sido registrada em baixíssima abundância no ambiente está provavelmente associado ao método de coleta usado, que amostra principalmente organismos que colonizam as porções submersas das macrófitas.

O consumo expressivo de Coleoptera e Hymenoptera (ambos terrestres) por *M. bonita* também indicam maior taxa de encontro entre o predador e estas presas em bancos com menor biomassa de macrófitas, porque ao caírem na água, estas presas ficam à deriva na superfície e consequentemente, se tornam mais vulneráveis. Porém, outros insetos terrestres adultos, como Lepidoptera, Odonata e Orthoptera, ocorreram na dieta de *M. bonita* apenas em bancos de macrófitas de alta biomassa, assim como Decapoda, sugerindo que o maior tamanho destes invertebrados facilita a visualização pelo predador, mas este aspecto não foi avaliado neste trabalho. Cladóceros Daphniidae também foram mais consumidos em bancos de alta biomassa de macrófitas. Apesar do pequeno tamanho comparado aos insetos, estes são limnéticos, apresentam tamanho corporal superior aos outros cladóceros (Rizo et al. 2019) e baixa capacidade de natação (Drenner et al. 1978), além de possuírem olhos contrastantes sendo mais facilmente visualizados (Lima et al. 2017). Estas características os tornam mais vulneráveis em comparação, por exemplo, a outros microcrustáceos que podem se esconder mais facilmente nos interstícios das macrófitas (Iglesias et al. 2008; Strzałek e Koperski 2019). Esse pode ter sido o caso de Chydoridae, família abundante no ambiente, mas que apresenta aproximadamente 25% do tamanho corporal de Daphniidae (Rizo et al. 2019) e são de fato organismos principalmente associados às plantas do que à região limnética (Strzałek e Koperski 2019).

Embora a mediação das macrófitas tenha ocorrido para ambas as espécies de *Moenkhausia*, o comportamento de *M. forestii* difere de *M. bonita*, principalmente no consumo de vegetais, que constituiu a maior parte da alimentação nos bancos de maiores biomassas, indicando que esta espécie é mais eficiente no consumo de um recurso

extremamente disponível. Estudos mostram que *M. forestii* apresenta uma dieta oportunista, variando entre o consumo de itens de origem vegetal e animal dependendo da disponibilidade de alimentos, competição com outras espécies e heterogeneidade de *habitat* (Quirino et al. 2017, 2019; Yofukuji et al. 2021). Estes resultados estão de acordo com a Teoria do Forrageamento Ótimo (MacArthur e Pianka 1966), uma vez que este recurso pode ser mais rentável para a espécie devido à alta disponibilidade e a falta de mobilidade, demandando um gasto energético baixo para o forrageamento.

Houve um aumento riqueza de itens alimentares na dieta de ambas as espécies com o incremento da biomassa das macrófitas (corroborando a terceira predição), enquanto os valores da amplitude de nicho trófico, quando avaliados por meio do índice de Shannon, mostraram correlação positiva significativa apenas para *M. bonita*. Como a riqueza de invertebrados disponíveis nas macrófitas não aumentou com o aumento da biomassa das macrófitas, os resultados sugerem que a ampliação do nicho trófico em bancos de plantas com maior biomassa seja resultado da inclusão de itens menos comuns na dieta em função da menor acessibilidade aos itens frequentes, assim como relatado por Figueiredo et al. (2015). Ademais, o incremento na disponibilidade numérica dos invertebrados, certamente leva a maior oportunidade ecológica (Stroud e Losos 2016), o que pode ter influenciado também na ampliação do nicho.

A sobreposição da dieta das espécies não foi afetada significativamente pela biomassa das macrófitas, contrariando nossa predição iv, em razão de que esperávamos que uma maior disponibilidade de alimento encontrada em bancos de maior biomassa resultasse em dietas mais semelhantes. Os valores de sobreposição da dieta foram baixos (<0,6) em todos os bancos de macrófitas, considerando que valores acima 0,6 indicam sobreposição biologicamente significativa (Zaret e Rand 1971). Estes resultados mostram que as espécies de *Moenkhausia* se segregam em relação ao nicho trófico independente da complexidade do *habitat*. Espera-se que espécies filogeneticamente próximas e que apresentam requerimentos ecológicos similares, particionem os recursos quando estes são menos abundantes, permitindo a coexistência (Schoener 1974; Ross 1986; Alves et al. 2020). Todavia, quando os recursos são mais abundantes é esperado que possa ocorrer sobreposição sem prejuízo para as espécies (Brandl et al. 2020), em função da alta rentabilidade explicada pela Teoria do Forrageamento Ótimo (MacArthur e Pianka 1966). Porém, os resultados indicam a segregação da dieta mesmo quando recursos como invertebrados são numericamente mais abundantes (como nos bancos com maior biomassa de macrófitas), reforçando a ideia de que a maior biomassa das

plantas possa ser uma barreira para a acessibilidade de parte desses recursos. Desta forma, mesmo com uma amplitude de nicho maior para ambas há uma segregação no nicho trófico. Ainda, em bancos de maior biomassa há um aumento na população de ambas as espécies, e, desta forma, a segregação do nicho trófico se faz necessária para que as congêneres consigam forragear de forma que diminua a competição entre elas. Neste contexto, a disponibilidade de invertebrados pode ser considerada baixa para estas espécies, mesmo nos bancos com maiores abundâncias, justificando a segregação da dieta para evitar interações competitivas (Gause 1934). O elevado consumo de vegetal superior por *M. forestii* em bancos de maior biomassa é um exemplo que também reforça esta suposição.

Os resultados indicaram que a complexidade dos bancos de macrófita influenciou a comunidade de invertebrados e a dieta de peixes congêneres, organismos que utilizam estes habitats como locais de refúgio e de alimentação. O aumento da biomassa de macrófitas influenciou positivamente a abundância de invertebrados. Enquanto para invertebrados menores uma maior complexidade pode funcionar como refúgio, protegendo-os contra a predação de *M. bonita* e *M. forestii*, para invertebrados de maior tamanho uma maior complexidade funciona como armadilha, os tornando presas mais fáceis de capturar. O consumo dos itens por *M. bonita* e *M. forestii* são dependentes da abundância, do tamanho, da rentabilidade e da acessibilidade dos invertebrados fornecidos pela complexidade de *habitat*, e da competição entre as espécies. Enquanto *M. bonita* possuiu uma dieta invertívora em todos os bancos, *M. forestii*, por possuir uma dieta oportunista, consumiu principalmente itens de origem vegetal em bancos de alta biomassa, assim permitindo que houvesse um aumento na amplitude do nicho de ambas ao longo do gradiente de macrófitas, porém sem aumentar a sobreposição do nicho trófico. Desta forma, ambas as espécies consomem alguns itens em comum, porém apresentam particularidades na dieta para evitar um processo de exclusão competitiva em diferentes níveis de biomassa de macrófita. Assim, os resultados demonstraram o papel da complexidade do *habitat*, aqui representada pela biomassa de macrófitas, em mediar a interação entre peixes invertívoros e invertebrados, promovendo a coexistência entre estes organismos, auxiliando na explicar da coexistência das espécies de peixes ecologicamente similares.

REFERÊNCIAS

Agostinho AA, Thomaz SM, Gomes LC, Baltar SLSMA (2007) Influence of the macrophyte *Eichhornia azurea* on fish assemblage of the Upper Paraná River floodplain (Brazil). Aquat Ecol 41:611–619. https://doi.org/10.1007/s10452-007-9122-2

Anderson MJ (2005) PERMANOVA: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance. Department of Statistics, University of Auckland, p24

Alves GHZ, Cionek VM, Manetta GI et al (2020) Stable isotopes reveal niche segregation between native and non-native *Hoplias* in a Neotropical floodplain. Ecol Freshw Fish 29:602–610. https://doi.org/10.1111/eff.12536

Bouchard RW, Ferrington LC (2011) The effects of subsampling and sampling frequency on the use of surface-floating pupal exuviae to measure Chironomidae (Diptera) communities in wadeable temperate streams. Environ Monit Assess 181:205–223. https://doi.org/10.1007/s10661-010-1824-6

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

Brooker RM, Jones GP, Munday PL (2013) Within-colony feeding selectivity by a corallivorous reef fish: foraging to maximize reward? Ecol Evol 3:4109–4118. https://doi.org/10.1002/ece3.778

Butakka CMM, Trivinho-Strixino S, Pinha GD, Takeda AM (2014) Emergence of Chironomidae (Insecta: Diptera) in a floodplain lake of the upper Paraná River, Mato Grosso do Sul State, Brazil. Acta Sci Biol Sci 36:51–58. https://doi.org/10.4025/actascibiolsci.v36i1.19323

Butakka CMM, Ragonha FH, Train S et al (2016) Chironomidae feeding habits in different habitats from a Neotropical floodplain: exploring patterns in aquatic food webs. Braz J Biol 76:117–125. http://dx.doi.org/10.1590/1519-6984.14614

Campos R, Conceição EO, Pinto MB et al (2017) Evaluation of quantitative sampling methods in pleuston: an example from ostracod communities. Limnologica 63:36–41. https://doi.org/10.1016/j.limno.2017.01.002

Carniatto N, Fugi R, Thomaz SM (2017) Highly segregated trophic niche of two congeneric fish species in Neotropical floodplain lakes. J Fish Biol 90:1118–1125. https://doi.org/10.1111/jfb.13236

Casatti L, Mendes HF, Ferreira KM (2003) Aquatic macrophytes as feeding site for small fishes in the Rosana Reservoir, Paranapanema River, southeastern Brazil. Braz J Biol 63:213–22

Choi JY, Kim SK, Jeng KS, Joo GJ (2015) Detecting response patterns of zooplankton to environmental parameters in shallow freshwater wetlands: discovery of the role of macrophytes as microhabitat for epiphytic zooplankton. J Ecol Environ 38:133–143. https://doi.org/10.5141/ecoenv.2015.015

Clarke KR (1993) Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. Aust J Ecol 18:117–143. https://doi.org/10.1111/j.1442-9993. 1993.tb00438.x

Colares MAM, Bonecker CC, Simões NR et al (2013) Structure of the zooplankton communities in macrophytes stand of a Neotropical floodplain (the Paraná River, Brazil). Int Rev Hydrobiol 98:89–103. https://doi.org/10.1002/iroh.201301471

Cribari-Neto F, Zeileis A (2010) Beta Regression in R. J Stat Softw 34:1–24. https://doi.org/10.1201/9781315119403-7

Cunha ER, Thomaz SM, Evangelista HB et al (2011) Small-sized fish assemblages do not differ between a native and a recently established non-indigenous macrophyte in a Neotropical ecosystem. Nat Conserv 9:61–66. https://doi.org/10.4322/natcon.2011.007

Cunha ER, Winemiller KO, Silva JCB et al (2019) α and β diversity of fishes in relation to a gradient of habitat structural complexity supports the role of environmental filtering in community assembly. Aquat Sci 81:38. http://dx.doi.org/10.1007/s00027-019-0634-3

Dibble ED, Thomaz SM (2009) Use of fractal dimension to asses habitat complexity and its influence on dominant invertebrates inhabiting tropical and temperate macrophytes. J Freshw Ecol 24:93102. http://doi:10.1080/02705060.2009. 9664269

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 107:1–11. https://doi.org/10.1590/1678-4766E2017035

De Leon LF, Podos J, Gardezi T et al (2014) Darwin's finches and their diet niches: the sympatric coexistence of imperfect generalists. J Evol Biol 27:1093-1104. https://doi.10.1111/jeb.12383

Dibble ED, Killgore KJ, Harrel SL (1996) Assessment of fish-plant interactions. Am Fish Soc Symp 16:357–372

Dibble ED, Pelicice FM (2010) Influence of aquatic plant-specific habitat on an assemblage of small neotropical floodplain fishes. Ecol Freshw Fish 19:381–389. https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2010.00420.x

Diehl S (1988) Foraging efficiency of three freshwater fishes: effects of structural complexity and light. Oikos 53:207–214

Drenner RW, Strickler JR, O'Brien WJ (1978) Capture probability: the role of zooplankter escape in the selective feeding of planktivorous fish. J Fish Board Can 35:1370-1373. https://doi.org/10.1139/f78-215

Elmoor-Loureiro MLA (1997) Manual de identificação de cladóceros límnicos do Brasil. Editora Universo, Brasília

Figueiredo BRS, Mormul RP, Benedito E (2015) Structural complexity and turbidity do not interact to influence predation rate and prey selectivity by a small visually feeding fish. Mar Freshw Res 66:170–176. https://doi.org/10.1071/MF14030

Franco GMS, Takeda AM (2002) Spatial and temporal variation of Odonata larvae associated with macrophytes in two floodplain lakes from the upper Paraná River, Brazil. Acta Sci 24:345–351

Gause GF (1934) Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence. Science 79:16–17. https://doi.org/10.1126/science.79.2036.16-a

Geange SW, Stier AC (2010) Priority effects and habitat complexity affect the strength of competition. Oecologia 163:111–118. https://doi.org/10.1007/s00442-009-1554-z

Granzotti RV, Tavares RW, Rodrigues AC et al (2019) Environmental and geographic distance determining fish assemblage similarity in a floodplain: role of flow and macrophyte presence. Environ Biol Fishes 102:747–757. https://doi.org/10.1007/s10641-019-00868-5

Guo Z, Liu J, Lek S et al (2014) Trophic niche differences between two congeneric goby species: evidence for ontogenetic diet shift and habitat use. Aquat Biol 20:23–33. https://doi.org/10.3354/ab00530

Hellawell JM, Abel R (1971) A rapid volumetric method for the analysis of the food of fishes. J Fish Biol 3:29–37. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1971.tb05903.x

Higuti J, Campos R De, Martens K (2017) Periphytic community structure of Ostracoda (Crustacea) in the river-floodplain system of the Upper Paraná River. Acta Limnol Bras 29:e120. http://dx.doi.org/10.1590/S2179-975X12217

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. Braz J Biol 62:807–818. https://doi.org/10.1590/s1519-69842002000500010

Hutchinson GE (1957) Concluding remarks. Cold Spring Harb Symp Quant Biol 22:415–427. https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039

Hyslop EJ (1980) Stomach contents analysis-a review of methods and their application. J Fish Biol 17:411–429. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1980.tb02775.x

Iglesias C, Mazzeo N, Goyenola G et al (2008) Field and experimental evidence of the effect of *Jenynsia multidentata*, a small omnivorous-planktivorous fish, on the size distribution of zooplankton in subtropical lakes. Freshw Biol 53:1797–1807. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02007.x

Keppeler FW, Lanes LE, Rolon AS et al. (2015) The morphology-diet relationship and its role in the coexistence of two species of annual fishes. Ecol Freshw Fish 24:77-90. https://doi: 10.1111/eff.12127

Kranzfelder P, Anderson AM, Egan AT et al (2015) Use of Chironomidae (Diptera) surface-floating pupal exuviae as a rapid bioassessment protocol for water bodies. J Vis Exp 2015:1–9. https://doi.org/10.3791/52558

Lansac-Tôha FA, Velho LFM, Higuti J, Takahashi EM (2002) Cyclopidae (Crustacea, Copepoda) from the Upper Paraná River floodplain, Brazil. Braz J Biol 62:125–133. https://doi.org/10.1590/S1519-69842002000100015

Lima AF, Makrakis MC, Andrade FF et al (2017) Feeding selectivity in early life stages of *Rhamdia voulezi* under experimental conditions. Aquacult Res 48:1618-1628

Legendre P, Legendre L (2012) Numerical ecology, 3rd edn. Elsevier Science BV, Amsterdam

Lopes TM, Cunha ER, Silva JCB et al (2015) Dense macrophytes influence the horizontal distribution of fish in floodplain lakes. Environ Biol Fishes 98:1741–1755. https://doi.org/10.1007/s10641-015-0394-4

MacArthur RH (1984) Geographical Ecology: patterns in the distribution of species. Princeton University Press, Princeton

MacArthur RH, MacArthur JW (1961) On bird species diversity. Ecology 42:594–598. https://doi.org/10.2307/1932254

MacArthur RH, Pianka ER (1966) On optimal use of a patchy environment. Am Nat 100:603–609

Mantel N (1967) The detection of disease clustering and a generalized regression approach. Br Med J 27:209–220. https://doi.org/10.1136/bmj.2.2534.241-b

Matsuda JT, Lansac-Tôha FA, Martens K et al (2015) Association of body size and behavior of freshwater ostracods (Crustacea, Ostracoda) with aquatic macrophytes. Aquat Ecol 49:321-331. https://doi.10.1007/S10452-015-9527-2

McCafferty WP (1983) Aquatic entomology: The fishermen's and ecologists' illustrated guide to insects and their relative. Jones and Bartlett Learning Publishers, Boston

Mooney KA, Jones P, Agrawal AA (2008) Coexisting congeners: Demography, competition, and interactions with cardenolides for two milkweed-feeding aphids. Oikos 117:450–458. https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.16284.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

Ohtaka A, Narita T, Kamiya T et al (2011) Composition of aquatic invertebrates associated with macrophytes in Lake Tonle Sap, Cambodia. Limnology 12:137–144. https://doi.org/10.1007/s10201-010-0330-4

Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M et al (2019) vegan: Community ecology package. R package version 2.5-6. Retrieved from https://CRAN.R-project.org/packa ge=vegan

Osório NC, Cunha ER, Tramonte RP et al (2019) Habitat complexity drives the turnover and nestedness patterns in a periphytic algae community. Limnology 20:297–307. https://doi.org/10.1007/s10201-019-00578-y

Ota RR, Deprá GC, Graça WJ, Pavanelli CS (2018) Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes: revised, annotated and updated. Neotrop Ichthyol 16:1–111. https://doi.org/10.1590/1982-0224-20170094

Padial AA, Thomaz SM, Agostinho AA (2009) Effects of structural heterogeneity provided by the floating macrophyte *Eichhornia azurea* on the predation efficiency and habitat use of the small Neotropical fish *Moenkhausia sanctaefilomenae*. Hydrobiologia 624:161–170. https://doi.org/10.1007/s10750-008-9690-8

Pelicice FM, Thomaz SM, Agostinho AA (2008) Simple relationships to predict attributes of fish assemblages in patches of submerged macrophytes. Neotrop Ichthyol 6:543–550. https://doi.org/10.1590/S1679-62252008000400001

Perbiche-Neves G, Rocha CEF, Nogueira MG (2014) Estimating cyclopoid copepod species richness and geographical distribution (Crustacea) across a large hydrographical basin: comparing between samples from water column (plankton) and macrophyte stands. Zool 31:239–244. https://doi.org/10.1590/S1984-46702014000300005

Polačik M, Blažek R, Řežucha R et al (2014) Alternative intrapopulation life-history strategies and their trade-offs in an African annual fish. J Evol Biol 27:854–865. https://doi.org/10.1111/jeb.12359

Prado AVR, Goulart E, Pagotto JPA (2016) Ecomorphology and use of food resources: Inter- and intraspecific relationships of fish fauna associated with macrophyte stands. Neotrop Ichthyol 14:1–12. https://doi.org/10.1590/1982-0224-20150140

Priyadarshana T, Asaeda T, Manatunge J (2001) Foraging behaviour of planktivorous fish in artificial vegetation: the effects on swimming and feeding. Hydrobiologia 442:231–239. https://doi.org/10.1023/A:1017578524578

Quirino BA, Carniatto N, Guglielmetti R, Fugi R (2017) Changes in diet and niche breadth of a small fish species in response to the flood pulse in a Neotropical floodplain lake. Limnologica 62:126–131. https://doi.org/10.1016/j.limno.2016.10.005

Quirino BA, Carniatto N, Thomaz SM et al (2019) The amphibian macrophyte *Polygonum punctatum* as a temporary habitat and feeding ground for fish. Aquat Ecol 9:12. https://doi.org/10.1007/s10452-019-09700-9

Quirino BA, Lansac-Tôha FM, Thomaz SM et al (2021) Macrophyte stand complexity explains the functional α and β diversity of fish in a tropical river-floodplain. Aquat Sci 83:12 https://doi.org/10.1007/s00027-020-00768-2

R Core Team (2020) R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. http://www.r-proje ct.org/. Accessed Dec 2020

Ragonha FH, Pinha GD, Bilia CG et al. (2013) The influence of shoreline availability on the density and richness of chironomid larvae in Neotropical floodplain lakes. Bioikos 27:67-77.

Rizo EZ, Xu S, Tang Q et al (2019) A global analysis of cladoceran body size and its variation linking to habitat, distribution and taxonomy. Zool J Linn Soc 187:1119–1130. https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlz053

Ross ST (1986) Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies. Copeia 2:352–388

Sammons SM, Maceina MJ (2006) Changes in diet and food consumption of largemouth bass following large-scale hydrilla reduction in Lake Seminole, Georgia. Hydrobiologia 560:109–120. https://doi.org/10.1007/s10750-005-1163-8

Santos NG, Stephan LR, Otero A et al (2020) How free-floating macrophytes influence interactions between planktivorous fish and zooplankton in tropical environments? An in-lake mesocosm approach. Hydrobiologia 847:1357–1370. https://doi.org/10.1007/s10750-020-04194-1

Schoener TW (1974) Resource partitioning in ecological communities: Research on how similar species divide resources helps. Science 185:27–39

Schultz R, Dibble E (2012) Effects of invasive macrophytes on freshwater fish and macroinvertebrate communities: the role of invasive plant traits. Hydrobiologia 684:1–14. https://doi.org/10.1007/s10750-011-0978-8

Shannon CE (1948) A mathematical theory of communication. Bell Syst Techn Journ 27:379– 423. https://doi.org/10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x

Silva CV, Henry R (2018) Chironomidae larvae associated with *Eichhornia azurea* leaf detritus: decomposition community structure and colonization dynamics. Int Aquat Res 10:79–93. https://doi.org/10.1007/s40071-018-0190-9

Silva CV, Henry R (2020) Aquatic macroinvertebrate assemblages associated with two floating macrophyte species of contrasting root systems in a tropical wetland. Limnology 21:107–118. https://doi.org/10.1007/s10201-019-00588-w

St. Pierre JI, Kovalenko KE (2014) Effect of habitat complexity attributes on species richness. Ecosphere 5:1–10. https://doi.org/10.1890/ES13-00323.1

Stroud JT, Losos JB (2016) Ecological Opportunity and Adaptive Radiation. Annu Rev Ecol Evol Syst 47:507–532. https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-121415-032254

Strzałek M, Koperski P (2019) The effect of dense patches of *Stratiotes aloides* L. on the spatial structure of microcrustacean assemblages in an oxbow lake. Ecohydrol Hydrobiol 19:75–82. https://doi.org/10.1016/j.ecohyd.2018.08.003

Sueiro MC, Bortolus A, Schwindt E (2012) The role of the physical structure of *Spartina densiflora* Bring. in structuring macroinvertebrate assemblages. Aquatic Ecol 46:25-36. https://doi.10.1007/S10452-011-9379-3

Takeda AM, Rocha CEF, Stevaux JC (2001) The influence of water and sediment properties on the occurence of *Patamocaris* Dussar*t*, 1979 (Harpacticoida) in the upper Paraná River (Brazil). Hydrobiologia 453:403-409

Taniguchi H, Nakano S, Tokeshi M (2003) Influences of habitat complexity on the diversity and abundance of epiphytic invertebrates on plants. Freshw Biol 48:718–728. https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01047.x

Taniguchi H, Tokeshi M (2004) Effects of habitat complexity on benthic assemblages in a variable environment. Freshw Biol 49:1164–1178. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01257.x

Thomaz SM, Dibble ED, Evangelista LR et al (2008) Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. Freshw Biol 53:358–367. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01898.x

Thomaz SM, Cunha ER (2010) The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages' composition and biodiversity. Acta Limnol Bras 22:218–236. https://doi.org/10.4322/actalb.02202011

Tokeshi M, Arakaki S (2012) Habitat complexity in aquatic systems: fractals and beyond. Hydrobiologia 685:27–47. https://doi.org/10.1007/s10750-011-0832-z

Walker RH, Kluender ER, Inebnit TE, Reid AS (2013) Differences in diet and feeding ecology of similar-sized spotted (*Lepisosteus oculatus*) and shortnose (*Lepisosteus platostomus*) gars during flooding of a south-eastern US river. Ecol Freshw Fish 22:617–625. https://doi.org/10.1111/eff.12066

Warfe DM, Barmuta LA (2006) Habitat structural complexity mediates food web dynamics in a freshwater macrophyte community. Oecologia 150:141–154. https://doi.org/10.1007/s00442-006-0505-1

Wickham H (2016) ggplot2: Elegant graphics for data analysis. Springer-Verlag, New York

Wiens JA (1993) Fat times, lean times and competitions among predators. Trends Ecol Evol 8:348–349

Yofukuji KY, Cardozo ALP, Quirino BA et al (2021) Macrophyte diversity alters invertebrate community and fish diet. Hydrobiologia 848:1–15. https://doi.org/10.1007/s10750-020-04501-w

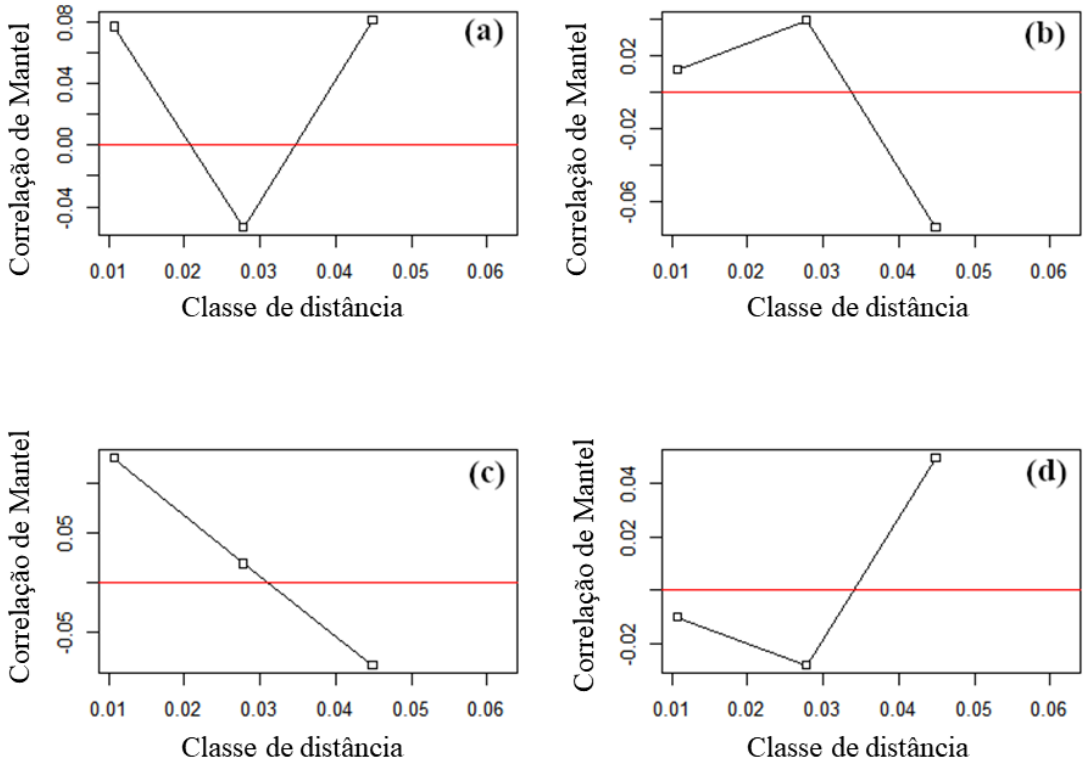
Zaret TM, Rand AS (1971) Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion. Ecology 52:336–342

Zhang J (2016) spaa: SPecies Association Analysis. R package version 0.2.1. https: //CRAN.R-project.org/package=spaa.

APÊNDICE A - Variáveis limnológicas nos diferentes bancos de macrófita. Média ± erro padrão e resultados do modelo linear generalizado entre os principais parâmetros limnológicos e os níveis de biomassa de macrófitas no rio Baía, Brasil.

Variável limnológica	**Média**	**Estimativa**	**R^2 ajustado**	**Valor de p**
Temperatura (ºC)	19,2±0,05	0,004	0,13	0,165
Oxigênio dissolvido (mg/L)	7,6±0,15	-0,01	0,10	0,191
Condutividade (µS/cm)	0,03±0,001	0,000001	-0,12	0,942
Turbidez (NTU)	38,4±3,05	-0,01	-0,12	0,947
pH	6,8±0,04	0,002	0,06	0,242

APÊNDICE B - Correlograma de Mantel para os modelos de abundância e riqueza de invertebrados e para abundância das espécies de peixes congêneres.



Correlograma de Mantel para os modelos de abundância de invertebrados (a), riqueza de invertebrados (b), abundância de *Moenkhausia bonita* (c) e abundância de *Moenkhausia forestii* (d). Significância obtidas a partir de 999 permutações utilizando a dissimilaridade de Bray-Curtis. Símbolos abertos indicam valores não significantes na correlação espacial dos pontos de coleta.

APÊNDICE C - Resultados da análise de porcentagem de dissimilaridade (SIMPER) entre a dieta de *Moenkhausia bonita* e de *Moenkhausia forestii* em bancos de alta e baixa biomassa.

Taxa	Similaridade media	Razão	Contribuição (%)	Contribuição cumulativa (%)
Moenkhausia bonita				
Diptera (P)	0.2880	1.18	36.71%	36.71%
Daphniidae	0.1618	0.68	20.63%	57.34%
Hemiptera	0.0951	0.53	12.12%	69.46%
Coleoptera (A)	0.0628	0.44	8.01%	77.47%
Hymenoptera	0.0527	0.43	6.71%	84.18%
Araneae	0.0421	0.36	5.36%	89.54%
Zygnemaphyceae	0.0155	0.27	1.98%	91.52%
Bosminidae	0.0147	0.23	1.87%	93.39%
Folhas	0.0143	0.17	1.82%	95.21%
Chironomidae (L)	0.0081	0.29	1.03%	96.24%
Lepidoptera (A)	0.0047	0.10	0.60%	96.84%
Orthoptera	0.0037	0.13	0.47%	97.31%
Coleoptera (L)	0.0033	0.16	0.43%	97.74%
Frutos e sementes	0.0030	0.18	0.39%	98.13%
Collembola	0.0025	0.23	0.31%	98.44%
Thysanoptera	0.0021	0.21	0.28%	98.72%
Ceratopogonidae (L)	0.0016	0.13	0.19%	98.91%
Acarina	0.0015	0.15	0.20%	99.11%
Cyclopoida	0.0013	0.08	0.16%	99.27%
Sididae	0.0011	0.11	0.13%	99.40%
Moinidae	0.0011	0.08	0.14%	99.54%
Ostracoda	0.0009	0.16	0.12%	99.66%
Culicidae (L)	0.0008	0.08	0.10%	99.76%
Chydoridae	0.0008	0.17	0.11%	99.87%
Nematoda	0.0004	0.08	0.05%	99.92%
Diptera (A)	0.0003	0.08	0.04%	99.96%
Ephemeroptera (L)	0.0002	0.08	0.02%	99.98%
Harpacticoida	0.0001	0.08	0.02%	100.00%
Moenkhausia forestii				
Folhas	0.2072	1.22	26.43%	26.43%
Diptera (P)	0.1128	0.96	14.40%	40.83%
Hymenoptera	0.0696	0.51	8.88%	49.71%
Coleoptera (A)	0.0509	0.48	6.50%	56.21%
Zygnemaphyceae	0.0491	0.47	6.27%	62.48%
Araneae	0.0435	0.41	5.55%	68.03%
Hemiptera	0.0363	0.45	4.62%	72.65%
Orthoptera	0.0328	0.28	4.18%	76.83%

Continuação do Apêndice C

Orthoptera	0.0328	0.28	4.18%	76.83%
Lepidoptera (A)	0.0317	0.28	4.05%	80.88%
Frutos e sementes	0.0308	0.49	3.94%	84.82%
Decapoda	0.0214	0.17	2.73%	87.55%
Diptera (A)	0.0176	0.28	2.24%	89.79%
Oedogoniophyceae	0.0174	0.30	2.22%	92.01%
Ephemeroptera (L)	0.0122	0.25	1.55%	93.56%
Collembola	0.0087	0.23	1.11%	94.67%
Chironomidae (L)	0.0073	0.22	0.94%	95.61%
Odonata (N)	0.0064	0.11	0.82%	96.43%
Odonata (A)	0.0055	0.14	0.70%	97.13%
Plecoptera	0.0051	0.17	0.65%	97.78%
Coleoptera (L)	0.0039	0.16	0.50%	98.28%
Cyanophyceae	0.0034	0.16	0.43%	98.71%
Ceratopogonidae (L)	0.0020	0.14	0.26%	98.97%
Thysanoptera	0.0020	0.12	0.25%	99.22%
Nematoda	0.0018	0.16	0.23%	99.45%
Macrothricidae	0.0013	0.13	0.16%	99.61%
Chydoridae	0.0011	0.25	0.14%	99.75%
Acarina	0.0008	0.36	0.10%	99.85%
Moinidae	0.0005	0.12	0.07%	99.92%
Daphniidae	0.0003	0.20	0.04%	99.96%
Bosminidae	0.0002	0.15	0.02%	99.98%
Harpacticoida	0.0001	0.10	0.02%	100.00%

(A)= adulto; (L)= larva; (P)=pupa; (N)= ninfa.