

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

KÁTIA YASUKO YOFUKUJI

**A diversidade de macrófitas altera a comunidade de invertebrados e a
dieta de peixes**

Maringá
2020

KÁTIA YASUKO YOFUKUJI

A diversidade de macrófitas altera a comunidade de invertebrados e a dieta de peixes

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
2020

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

Y54d Yofukuji, Kátia Yasuko, 1996-
A diversidade de macrófitas altera a comunidade de invertebrados e a dieta de peixes / Kátia Yasuko Yofukuji. -- Maringá, 2020.
32 f. : il. (algumas color.).
Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--
Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2020.
Orientadora: Dr.^a Rosemara Fugi.
1. Macrófitas aquáticas - Diversidade - Baía, Rio, Bacia - Paraná (Estado). 2. Comunidades, Ecologia de - Macrófitas aquáticas - Peixes - Alimentação. 3. Ecologia trófica - Nicho - Amplitude. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -581.76416098162

KÁTIA YASUKO YOFUKUJI

A diversidade de macrófitas altera a comunidade de invertebrados e a dieta de peixes

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 Ana Paula Vidotto Magnoni
Universidade Estadual de Londrina (UEL)

Dr.^a Danielle Katharine Petsch
Universidade Estadual de Maringá (Pós-Doutoranda PEA/ UEM)

Aprovada em: 18 de fevereiro de 2020.

Local de defesa: Auditório do Nupélia, Bloco H-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

AGRADECIMENTOS

À minha família, em especial aos meus pais, por me proporcionarem todas as condições necessárias para que eu pudesse viver e realizar meus sonhos e objetivos. Serei eternamente grata ao amor incondicional e aos valores que recebi.

À minha orientadora, Ro, pela confiança e oportunidade. Agradeço imensamente a todo o apoio, cuidado e paciência. Pelo exemplo enquanto mulher e pesquisadora, por ter me guiado em cada passo dessa etapa. É um privilégio ser sua orientada!

Aos amigos do laboratório de alimentação: Ana, Ba, Matheus, Isa e Thiago. Pelo companheirismo, as risadas garantidas e aos 'dias do bolo'. Muito grata em me sentir tão acolhida e poder contar com todos vocês. Obrigada pela paciência e por me ensinarem tanto!

Aos meus amigos da vida. Que privilégio poder compartilhar as diferentes fases da vida, e saber que estamos todos dispostos a sempre cuidar um do outro.

Ao meu grande amigo e *roomie*, Gu, que compartilhou comigo os anos de graduação, mestrado e agora nosso lar. Obrigada pela compreensão, paciência, amor e cumplicidade diários.

À todos que participaram de alguma maneira na coleta e identificação das macrófitas, peixes e invertebrados.

À Marlene, que mesmo longe, sempre esteve disposta a ajudar na identificação dos itens.

Aos membros da banca examinadora (titulares e suplentes), que prontamente aceitaram o convite para a contribuição do trabalho.

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

Aos professores do PEA/UEM que deixou um pouco de si e do seu conhecimento.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA), Nupélia e UEM, pelo apoio logístico e infraestrutura.

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

A diversidade de macrófitas altera a comunidade de invertebrados e a dieta de peixes

RESUMO

A diversidade de macrófitas aquáticas proporciona condições locais distintas, de modo a conter mais micro-habitat do que sistemas homogêneos, sustentando assim comunidades associadas diversas. Considerando que a diversidade destas plantas pode influenciar a comunidade de invertebrados e, conseqüentemente, a dieta de peixes associados, este estudo avaliou a influência da diversidade de macrófitas sobre a abundância, riqueza e diversidade de invertebrados, e sobre a dieta de *Moenkhausia forestii*. Peixes, invertebrados e macrófitas foram amostrados em bancos de macrófitas com diferentes diversidades, distribuídos ao longo de 14 km de extensão da região litorânea do rio Baía (planície de inundação do alto rio Paraná). Os bancos de macrófitas foram categorizados em diversidade baixa, média e alta, e todos apresentaram biomassa que não diferiram significativamente. Os invertebrados associados à macrófitas e os consumidos por *M. forestii* foram identificados e contados. Diferenças na abundância, riqueza e diversidade de invertebrados entre os níveis de diversidade de macrófitas (baixa, média e alta) foram testadas por uma ANOVA. Diferenças na composição da dieta de *M. forestii* entre os níveis de diversidade foram avaliadas por uma PERMANOVA. A riqueza, a diversidade e a abundância de invertebrados foram maiores em bancos de macrófitas com maior diversidade, porém para a abundância não houve diferença significativa entre os níveis de diversidade de macrófitas. A dieta de *M. forestii* diferiu significativamente entre os bancos, sendo que vegetal foi o recurso mais utilizado em baixa diversidade de macrófitas, invertebrado foi dominante em alta diversidade e vegetal e invertebrado foram importantes em média diversidade de macrófitas. Estes resultados indicam que as comunidades de invertebrados foram influenciadas pela diversidade de macrófitas, visto que comunidades mais ricas e diversas estiveram também associadas a bancos mais diversos destas plantas. As alterações constatadas na dieta de *M. forestii* também estiveram associadas à diversidade de macrófitas. A espécie passou de uma dieta onívora, em bancos de baixa diversidade, para uma dieta invertívora em bancos com alta diversidade de macrófitas. Assim, em um cenário onde haja mudanças nos atributos dessas plantas, e esses bancos passem a ser dominados por uma ou poucas espécies de macrófitas, é esperado que isso se reflita para os outros níveis tróficos, ainda que em uma escala local.

Palavras-chave: Atributos da comunidade. Ecologia trófica. Amplitude do nicho. *Moenkhausia forestii*.

Macrophyte diversity alters the invertebrate community and fish diet

ABSTRACT

The diversity of aquatic macrophytes provides different local conditions, containing more *microhabitat* than homogeneous systems, thus supporting diverse biotic communities. Considering that the diversity of these plants can affect the invertebrate community and, consequently, the associated fish diet, this study assessed the influence of macrophyte diversity on the abundance, richness, and diversity of invertebrates, and the diet of *Moenkhausia forestii*. Fish, invertebrates, and macrophytes were sampled in macrophyte stands with different diversities, distributed along with a 14 km extension of the coastal region of Rio Baía (Upper Paraná River floodplain). The stands were separated into low, medium and high diversity, and they all had biomass that did not differ significantly. The invertebrates associated with the macrophytes and those consumed by *M. forestii* were identified and counted. Differences in abundance, richness, and diversity of invertebrates between levels of macrophyte diversity (low, medium and high) were tested using an ANOVA. Differences in the composition of the *M. forestii* diet were tested using a PERMANOVA, and feeding selectivity was calculated using the Ivlev index. Richness, diversity, and abundance of invertebrates were greater in high diversity macrophyte stands, however, for abundance, there was no significant difference between the levels of macrophyte diversity. The diet of *M. forestii* differed significantly between stands, and aquatic plants were the most used resource in low diversity. Invertebrates were dominant in high diversity, while aquatic plants and invertebrates were important in medium diversity of macrophytes. These results indicate that invertebrate communities were influenced by the diversity of macrophytes since richer and more diverse communities were also associated with more diverse stands of these plants. Changes observed in the diet of *M. forestii* were also associated with the diversity of macrophytes. In a scenario where involving changes in the attributes of these plants, and these stands become dominated by one or a few species of macrophytes, it is expected that this will reflect on other trophic levels, even at a local scale.

Keywords: Community attributes. Trophic ecology. Niche breadth. *Moenkhausia forestii*.

Dissertação elaborada e formatada
conforme as normas da publicação
científica Hydrobiologia. Disponível em:
<<http://onlinelibrary.wiley.com/journal/16000633>>

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	9
2 MATERIAL E MÉTODOS	11
2.1 Área de estudo	11
2.1.1 Amostragem	12
2.1.2 Análise dos dados	12
3 RESULTADOS	14
4 DISCUSSÃO	20
REFERÊNCIAS	25

1 INTRODUÇÃO

Macrófitas compreendem um diverso mosaico de organismos que colonizam *habitat* aquáticos e de transição (Thomaz et al., 2010). Estas influenciam a estruturação e funcionamento desses sistemas mediante seu papel na produção de biomassa (Schneider et al., 2018), nos processos ecológicos, como armazenamento de nutrientes (Rejmankova, 2011; Tang et al., 2017), e também em atributos de outras comunidades associadas, como a diversidade, promovida pelo aumento da complexidade estrutural (Taniguchi et al., 2003; Thomaz & Cunha, 2010). De fato, macrófitas são consideradas componentes chave em ambientes aquáticos, levando, por exemplo, ao incremento da abundância e riqueza de diferentes táxons, como peixes e invertebrados (Petry et al., 2003; Rennie & Jackson, 2005; Cremona et al., 2008; Gallardo et al., 2017), já que propiciam substrato para forrageio (Jeffries, 1993; Taniguchi et al., 2003; Warfe & Barmuta, 2004) e diminuem a pressão de predação por reduzirem os encontros entre predador e presa (Fisher et al., 2012; Farina et al., 2014). Ademais, podem aumentar a fecundidade dos organismos devido à disponibilidade de recursos alimentares e abrigo (Sánchez-Botero & Araújo-lima, 2001; Sánchez-Botero et al., 2008).

A diversidade dessas plantas é traduzida em diferentes formas de crescimento e fisiologia, o que proporciona condições locais distintas, de modo a conter mais microhabitats do que sistemas homogêneos, sustentando assim comunidades associadas diversas (Petry et al., 2003; Habib & Yousuf, 2015). Bancos diversos de macrófitas contemplam diferentes espécies com distintas arquiteturas (Thomaz et al., 2008), que podem abrigar as comunidades de acordo com o *habitat* que oferecem (Taniguchi et al., 2003; Tessier et al., 2004; Mormul et al., 2006; Debastiani-Júnior et al., 2016). Diferentes morfologias como, por exemplo, as apresentadas pelas formas submersas possuem arquiteturas complexas que oferecem ampla superfície para colonização do perifíton, influenciando a diversidade, biomassa, riqueza e abundância de outras comunidades associadas, como a de invertebrados, em função da elevada disponibilidade de recursos alimentares (Strayer & Malcom, 2007; Hansen et al., 2011). Do mesmo modo, porções submersas de macrófitas flutuantes apresentam sistemas complexos de raízes e rizomas que propiciam *habitat* para tantos outros organismos (Ohtaka et al., 2011; Tóth et al., 2012). Assim, uma mudança na diversidade dessas plantas pode modificar a composição e biomassa dos invertebrados, modificando indiretamente as relações biológicas entre as espécies (Warfe & Barmuta, 2004; Cremona et al., 2008; Thomaz & Cunha, 2010; De Ávila et al., 2011).

As comunidades de invertebrados associados às macrófitas possuem diferentes formas de vida com requisitos distintos (Mcabendroth et al., 2005; Khudhair et al., 2019), e estes podem perceber e usar o *habitat* de forma única (Stahr & Kaemingk, 2017). Fatores como a liberação de bioquímicos pelas macrófitas podem atrair, repelir, ou ser letal para os invertebrados (Habib & Yousuf, 2015), ou ainda afetar a composição de algas epifíticas que são utilizadas como recurso para estes animais (Wilson & Ricciardi 2009; Mormul et al. 2010). Estes podem ainda ser atraídos pela palatabilidade e conteúdo nutricional das plantas, os quais são determinados por suas características químicas e físicas (Elger et al., 2006; Jiménez-Ramos et al., 2018). Desse modo, a composição destas plantas pode também ser considerada um atributo que afeta a comunidade de invertebrados associados, já que os diferentes táxons podem ser afetados pela identidade da espécie de macrófita e a estrutura de *habitat* promovido por ela (Hansen et al., 2011; Bell et al., 2014).

Macrófitas e peixes estão primariamente ligados por interações tróficas que envolvem as comunidades de invertebrados (Schultz & Dibble, 2012), sendo que peixes de pequeno porte que possuem seu ciclo de vida associado a essas plantas apresentam comportamentos específicos de forrageio, como a alta exploração dos interstícios das raízes e o sucesso do forrageio depende da disponibilidade da presa e da interação predador-presa (Priyadarshana et al., 2001). Em função dessa relação, alterações nas comunidades dos invertebrados podem levar a alterações na dieta dos peixes, uma vez que bancos de macrófitas monoespecíficos, podem ter a heterogeneidade do ambiente reduzida, e alterar quali e quantitativamente os recursos alimentares para os peixes (Theel et al., 2008). Além disso, o uso de itens alimentares baseado na abundância e mesmo diversidade das presas pode levar a alterações quanto a expansão ou contração da dieta das populações (Svanbäck & Bolnick, 2007; Moreno-Rueda et al., 2018; Zhang et al., 2019), uma vez que a baixa abundância e diversidade de alimento pode modificar os padrões de forrageio e levar ao estreitamento da amplitude alimentar (Prejs & Prejs, 1987; Layman et al., 2007). Considerando que a diversidade de macrófitas pode afetar as comunidades associadas, este estudo teve como hipótese que a diversidade das macrófitas influencia os atributos da comunidade de invertebrados e a dieta de *Moenkhausia forestii* (Benine, Mariguela & Oliveira, 2009). Assim, testou-se as seguintes predições: i) os maiores valores de diversidade, riqueza e abundância serão encontrados nos maiores níveis de diversidade de macrófitas; ii) a dieta dos peixes difere entre bancos de macrófitas com diferentes níveis de diversidade e iii) a amplitude da dieta será maior nos bancos com maior diversidade de macrófitas. Estas predições se baseiam no fato de que bancos de macrófitas com diferentes diversidades podem oferecer diferentes

recursos para os peixes, alterando suas dietas, e que quanto mais diversos, sustentam também comunidades de invertebrados mais diversas, levando à maior amplitude do nicho alimentar dos peixes (Pelicice & Agostinho, 2006; Kliemann et al., 2019).

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 ($22^{\circ} 43'23''$ S, $53^{\circ}17'25''$ W – Fig. 1) que apresenta uma largura variável, com a margem coberta principalmente por vegetação herbácea de pastagem (Lopes et al., 2006). A região amostrada apresenta uma zona litorânea expressiva, com bancos de macrófitas aquáticas em quase todo o seu perímetro, e grande riqueza de espécies de macrófitas (e.g. *Paspalum repens* Berg. *Polygonum stelligerum* Cham., *Polygonum ferrugineum* Wedd., *Hydrocotyle ranunculoides* L.f., *Eichhornia azurea* Kunth, *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms, *Pistia stratiotes* L., (Thomaz et al., 2009).

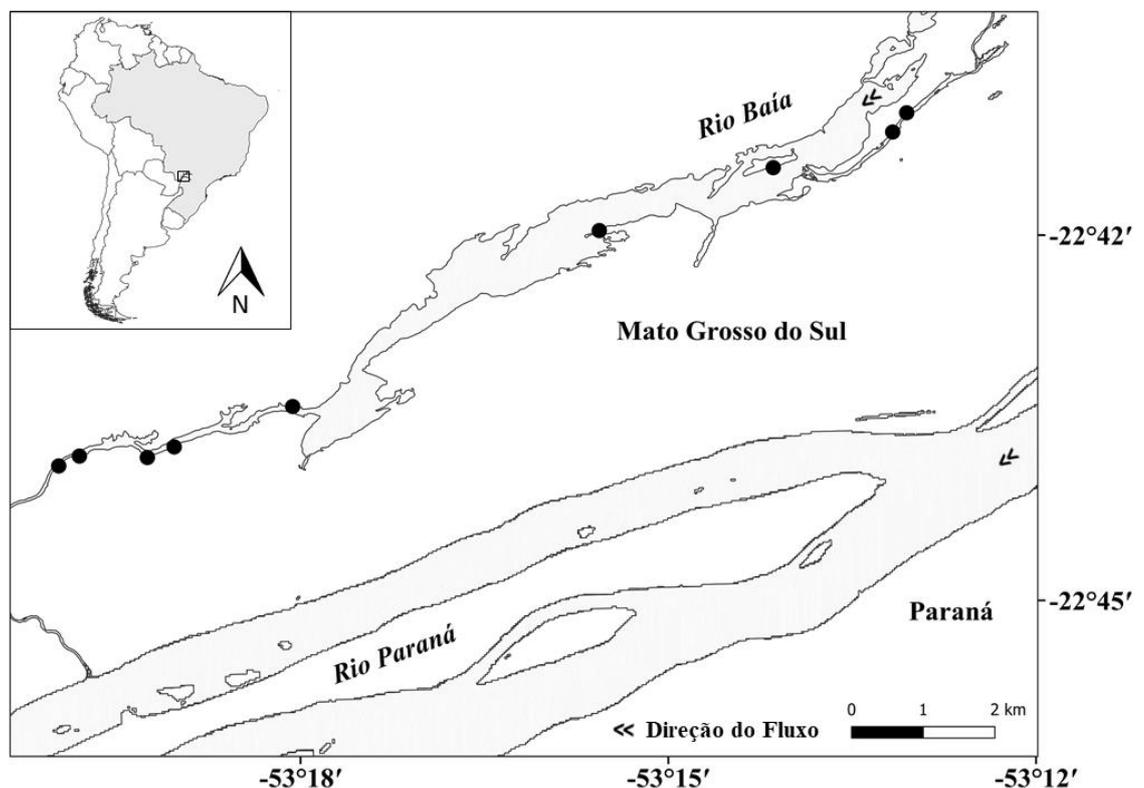


Fig. 1 Mapa com os locais de amostragem (pontos pretos) no rio Baía (planície de inundação do Alto Rio Paraná). EPSG: 4618. Mapa elaborado por Marcelo Henrique Schmitz.

2.1.1 Amostragem

As amostragens foram realizadas em agosto de 2018 (período de seca) no Rio Baía, sendo amostrados peixes, invertebrados e macrófitas. No total, foram amostrados 30 bancos de macrófitas, distribuídos ao longo de 13,7 km de extensão da região litorânea do Rio Baía, com distância mínima aproximada de 350m entre os bancos de macrófitas. Os peixes foram coletados utilizando armadilhas do tipo *minnow trap* (e.g. Dibble & Pelicice, 2010; Cunha et al., 2011). Em cada banco de macrófitas foram instaladas três armadilhas a fim de aumentar o esforço amostral. As armadilhas foram posicionadas dentro dos bancos de modo a minimizar o efeito das espécies de peixes que transitam entre a área pelágica e a área estruturada pelas macrófitas. As armadilhas foram instaladas às 7h e revistadas a cada 8 horas, totalizando um esforço amostral de 24 horas. Os peixes capturados foram anestesiados com óleo de cravo, em conformidade com a prática ética, e fixados em formalina (10%). Posteriormente, foram identificados ao nível de espécie de acordo com Ota et al. (2018). A espécie de peixe utilizada neste estudo foi *Moenkhausia forestii*, um pequeno caracídeo que ocorre em abundância na planície de inundação do Alto Rio Paraná, sendo que invertebrados compõe parte de sua dieta (Quirino et al., 2017).

Em cada banco, as macrófitas foram amostradas usando um quadrado de 0,5 m x 0,5 m, e todo material vegetal contido até uma profundidade de 0,5 m foi removido. Os bancos foram selecionados com base em inspeção visual quanto a riqueza, e os atributos de riqueza e diversidade dessas plantas foram mensurados posteriormente em laboratório. Estas plantas foram transferidas para um balde plástico e lavadas a fim de coletar os invertebrados associados (Campos et al., 2017). O material retido no balde plástico foi filtrado através de uma rede manual com malha de 160 μm e preservado em álcool 70% tamponado com tetraborato de sódio (Campos et al., 2017). Após esta lavagem, as macrófitas foram levadas ao laboratório, onde as espécies foram identificadas, com o objetivo de determinar a diversidade e a riqueza em cada banco, separadas e secas até peso constante (PS) em estufa a 60 °C, e pesadas para obtenção da biomassa.

2.1.2 Análise dos dados

Para calcular a diversidade de macrófitas em cada banco, foi utilizado o exponencial do índice de Shannon-Wiener ($H1 = \exp H'$) (Jost, 2007), usando a biomassa de cada espécie de planta como abundância relativa. A exponenciação do índice de Shannon-Wiener indica o número efetivo de espécies, permitindo assim comparações lineares e mais intuitivas (Jost,

2007). O número efetivo de espécies representa a riqueza de espécies de uma comunidade teórica, equivalente em diversidade a uma comunidade amostrada com uma perfeita equitabilidade na abundância das espécies (Jost, 2007; MacDonald et al., 2017). Considerando que o objetivo do trabalho foi usar a diversidade de macrófitas como variável preditora, foram selecionados bancos com biomassas similares de modo que diferenças na comunidade de invertebrados e na dieta dos peixes pudessem ser atribuídas principalmente às diferenças na diversidade de macrófitas. Selecionamos três bancos de cada nível de diversidade de macrófitas: baixa, média e alta, cujos valores médios foram testados por uma ANOVA unifatorial para confirmar que diferem significativamente entre os níveis de diversidade. Os valores médios de biomassa para cada nível de diversidade também foram testados por uma ANOVA unifatorial para confirmar que não diferem significativamente entre os níveis de diversidade. Ainda, nesses bancos, *M. forestii* foi capturada em número suficiente para análise da dieta ($n \geq 10$). Dessa forma, os bancos de macrófitas foram tratados como réplicas, tendo como variável preditora a diversidade de macrófitas com três níveis (diversidade baixa, média e alta).

Os invertebrados associados às macrófitas foram identificados, ao menor nível taxonômico possível, com auxílio de chaves de identificação (McCafferty, 1983; Pérez, 1998) e especialistas, e contados. A abundância dos invertebrados foi expressa como número de indivíduos/grama de peso das plantas (gPS), e a diversidade pela exponenciação do Índice de Shannon-Wiener. Para testar a primeira predição, diferenças na abundância, riqueza e diversidade de invertebrados entre os níveis de diversidade de macrófitas foram testadas por de uma ANOVA unifatorial.

Para a análise da dieta, os peixes foram medidos (comprimento total e comprimento padrão), pesados e seus estômagos retirados. Apenas os estômagos que apresentaram conteúdo alimentar foram analisados sob microscópio estereoscópico e óptico, e os itens foram identificados, utilizando a mesma resolução taxonômica empregada para os invertebrados associados às plantas, e quantificados pelo método volumétrico (Hyslop, 1980). Para verificar se a composição da dieta de *M. forestii* difere entre os bancos de macrófitas com diferentes níveis de diversidade (predição ii) foi aplicada uma Análise de Variância Permutacional Multivariada (PERMANOVA; Anderson, 2005). Para tal, os dados de volume da dieta foram log transformados ($\log x+1$), de modo a reduzir a influência de itens raros, criando matrizes de dissimilaridade com a distância de Bray-Curtis. Foram realizadas 9999 permutações para avaliar a significância do pseudo-F derivado da PERMANOVA.

A largura do nicho trófico foi avaliada pela riqueza dos itens alimentares e do Índice de Levins (Krebs, 1989), utilizando-se a seguinte fórmula: $B = 1 / (\sum_{i=1}^n p_i^2)$, onde: B= amplitude do nicho trófico, p_i é a proporção em volume da presa i na dieta, e n é o número de itens alimentares. Os valores da amplitude variam de 1, quando uma espécie consome somente um tipo de alimento, a n , quando uma espécie consome de forma similar todos os itens alimentares, demonstrando assim, o nível relativo de especialização na dieta dos peixes. Para testar se os valores da amplitude do nicho trófico de *M. forestii* diferem entre os bancos de macrófitas com diferentes níveis de diversidade (baixa, média e alta – predição iii), foi realizada uma ANOVA para os valores de riqueza dos itens e valores do índice de Levins.

As análises de permutação e gráficos foram conduzidos no programa R usando os pacotes *vegan* e *ggplot2* (The R Project for Statistical Computing, <http://www.r-project.org/>) e os testes de médias no programa Statistica 7.0 (Statsoft, 2005).

3 RESULTADOS

Foi amostrado um total de 14 espécies de macrófitas nos nove bancos selecionados (Fig. 2), sendo observadas as formas de vida livres flutuantes, emergentes, epifíticas e enraizadas com caule flutuante. Dentre todas as espécies, *Eichhornia azurea* esteve presente nos três níveis de diversidade, compondo, em média, 93,2% da biomassa dos bancos com baixa diversidade, 48,6% dos bancos com diversidade média e 23,1% dos bancos com alta diversidade. A diversidade de macrófitas, considerada a variável preditora neste estudo, diferiu significativamente entre os bancos ($F_{2,6} = 49,46$; $P < 0,0001$; baixa x média: $P = 0,005$; média x alta: $P = 0,001$; alta x baixa: $P = 0,00006$), confirmando diferenças na diversidade de macrófitas entre os bancos classificados como de baixa ($expH' = 0,26 \pm 0,22$), média ($expH' = 0,77 \pm 0,07$) e alta ($1,45 \pm 0,07$) diversidade. Houve uma tendência de incremento da riqueza média de espécies de macrófitas com o aumento da diversidade (quatro, seis e oito espécies de macrófitas, respectivamente nos bancos de baixa, média e alta diversidade), no entanto, não houve diferença significativa na riqueza entre os níveis ($F_{2,6} = 1,42$; $P = 0,31$). Os valores médios da biomassa das macrófitas variaram de $132,06 \pm 43,6$ gPS/0,125 m⁻³ a $210,44 \pm 22,7$ gPS/0,125 m⁻³, e não diferiram significativamente entre os níveis de diversidade de macrófitas ($F_{2,6} = 0,53$; $P = 0,60$).

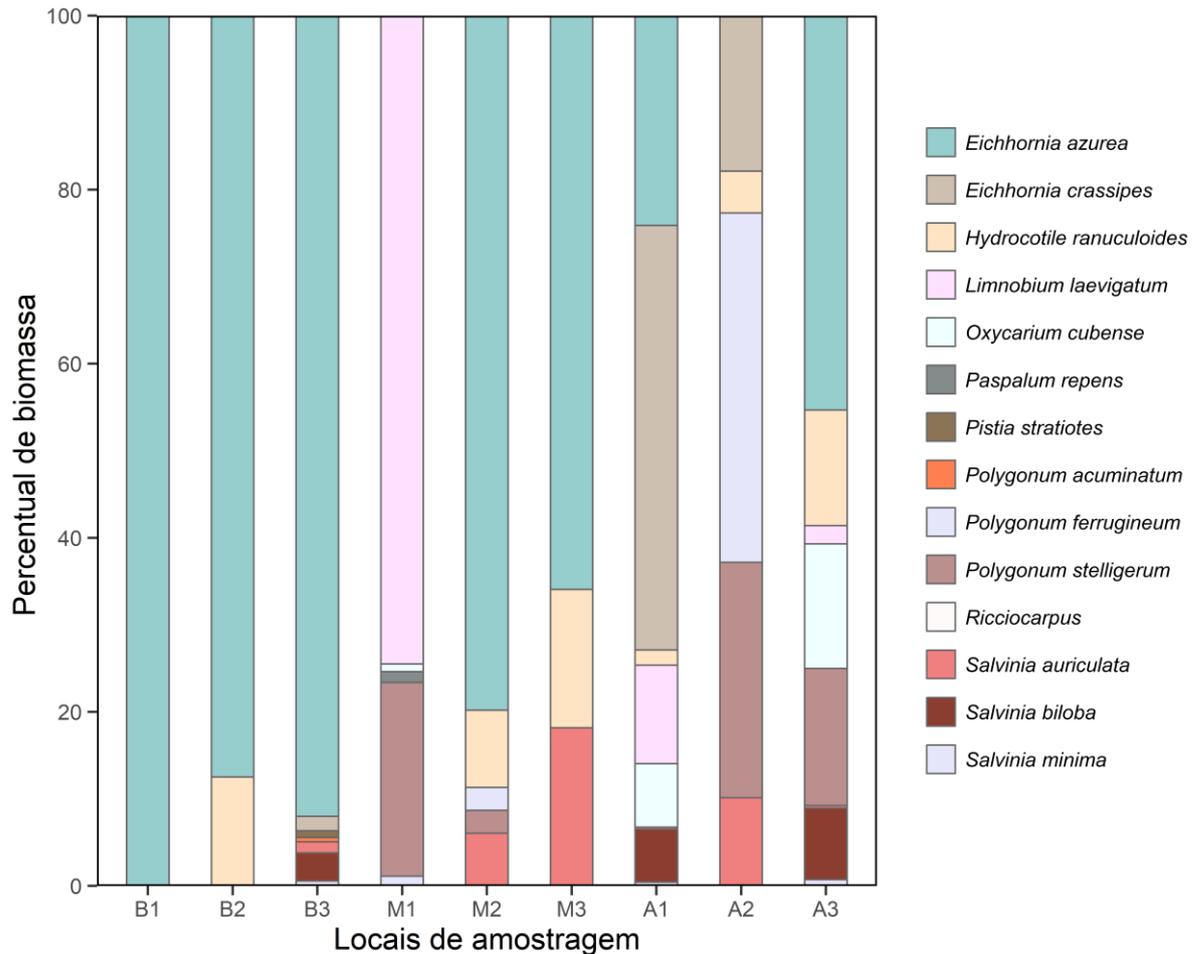


Fig. 2 Percentual de biomassa das espécies de macrófitas registradas nos bancos de (a) baixa, (b) média e (c) alta diversidade. As letras B, M e A indicam os três bancos de cada nível de diversidade (baixa, média e alta), respectivamente.

Registrou-se um total de 31 táxons de invertebrados associados, entre estes, dois pertencentes ao filo Mollusca (Bivalvia e Gastropoda), dois pertencentes ao filo Annelida (Hirudínea e Oligochaeta) e 27 pertencentes ao filo Arthropoda, distribuídos entre Crustacea (Amphipoda, Cyclopoida, Chydoridae, Daphniidae, Harpacticoida e Ostracoda), Arachnida (Acarina e Araneae), Collembola e Insecta (Tabela 1). Os táxons foram identificados em diferentes níveis taxonômicos, portanto, a riqueza taxonômica neste trabalho se refere ao somatório de unidades biológicas identificadas em diferentes níveis (Marshall et al., 2006). Vários estudos que estimam a riqueza de invertebrados de água doce têm demonstrado que há apenas um pequeno viés quando a riqueza é estimada de diferentes unidades taxonômicas (Marshall et al., 2006; Oliveira et al., 2020).

Os insetos foram os mais representativos em relação à riqueza taxonômica (10 ordens), sendo quatro ordens exclusivas dos bancos de alta diversidade (Homoptera, Plecoptera, Orthoptera e Thysanoptera) (Tabela 1). A diversidade de invertebrados associados foi menor em bancos com menor diversidade de macrófitas ($expH' = 5,47 \pm 0,31$), enquanto a maior diversidade de invertebrados foi observada em bancos com maior diversidade de macrófitas ($expH' = 9,49 \pm 0,42$) (Fig. 3). Houve diferença significativa na diversidade de invertebrados ($F_{2,6} = 9,05$; $P = 0,01$) entre bancos de baixa e alta diversidade de macrófitas ($P = 0,006$) e entre média e alta ($P = 0,02$), porém entre bancos de baixa e média diversidade de macrófitas não houve diferença ($P = 0,33$) (Fig. 3a). A riqueza taxonômica dos invertebrados foi influenciada pela diversidade das macrófitas (ANOVA: $F_{2,6} = 27,17$; $P = 0,0009$), diferindo entre os bancos de baixa e média diversidade ($P = 0,01$), média e alta diversidade ($P = 0,006$) e bancos de baixa e alta diversidade ($P = 0,0003$), respondendo de forma linear positiva a este atributo (Fig. 3b). As comunidades mais ricas foram registradas para bancos de alta diversidade de macrófitas (27 táxons), seguida pelos bancos de média diversidade (22 táxons), enquanto que bancos de baixa diversidade abrigaram as comunidades com menor riqueza (14,3 táxons) (Fig. 3b).

Em relação à abundância de invertebrados, foi contabilizado um total de 10.934 indivíduos, sendo 980 registrados em bancos com baixa diversidade de macrófitas, 5.827 com média diversidade e 4.127 com alta diversidade (Tabela 1). Larvas de Chironomidae, seguidas por Ostracoda, Cyclopoida e Amphipoda, foram os táxons que mais contribuíram em relação à abundância nos bancos de baixa diversidade (Tabela 1). Em bancos de média diversidade de macrófitas se destacaram, em ordem de importância numérica, Amphipoda e larvas de Chironomidae, enquanto em bancos de alta diversidade Amphipoda, Ceratopogonidae e larvas de Chironomidae foram os mais abundantes (Tabela 1). Considerando o valor médio do número de indivíduos/gPS de macrófita, observou-se que bancos com baixa diversidade de macrófitas tiveram consistentemente a menor abundância, enquanto que nos bancos de média e alta diversidade de macrófitas a abundância foi maior com valores semelhantes (Fig. 3c). No entanto, a abundância de invertebrados entre os diferentes níveis de diversidade de macrófitas não diferiu significativamente (ANOVA: $F_{2,6} = 3,66$; $P = 0,091$).

Tabela 1. Número total (N) e percentual (%) de invertebrados associados aos bancos de macrófitas de baixa, média e alta diversidade de espécies.

Táxon	Baixa		Média		Alta	
	N	%	N	%	N	%
Chironomidae (L)	262	26,73	1364	23,41	568	13,76
Ostracoda	175	17,86	393	6,74	151	3,66
Cyclopoida	167	17,04	623	10,69	483	11,70
Amphipoda	164	16,73	1744	29,93	861	20,86
Harpacticoida	112	11,43	248	4,26	381	9,23
Coleoptera (A)	15	1,53	17	0,29	33	0,80
Trichoptera (L)	15	1,53	114	1,96	147	3,56
Odonata (N)	14	1,43	79	1,36	64	1,55
Ceratopogonidae (L)	12	1,22	729	12,51	852	20,64
Bivalvia	10	1,02	25	0,43	18	0,44
Chydoridae	7	0,71	325	5,58	215	5,21
Diptera (P)	4	0,41	15	0,26	25	0,61
Sarcophagidae (L)	4	0,41			5	0,12
Araneae	4	0,41	8	0,14	17	0,41
Culicidae (L)	3	0,31	29	0,50	32	0,78
Ephemeroptera	2	0,20	5	0,09	69	1,67
Hemiptera	2	0,20	4	0,07	22	0,53
Collembola	2	0,20	19	0,33	32	0,78
Gastropoda	2	0,20	8	0,14	10	0,24
Diptera (A)	1	0,10	1	0,02	4	0,10
Coleoptera (L)	1	0,10	10	0,17	11	0,27
Lepidoptera (L)	1	0,10			3	0,07
Acarina	1	0,10	27	0,46	46	1,11
Daphniidae			15	0,26	12	0,29
Hymenoptera			1	0,02	8	0,19
Homoptera					1	0,02
Plecoptera					6	0,15
Orthoptera					2	0,05
Thysanoptera					10	0,24
Hirudinea			2	0,03	22	0,53
Oligochaeta			22	0,38	17	0,41
Total	980		5827		4127	

(A)= Adulto; (L) = larva; (N) = ninfa; (P) = pupa

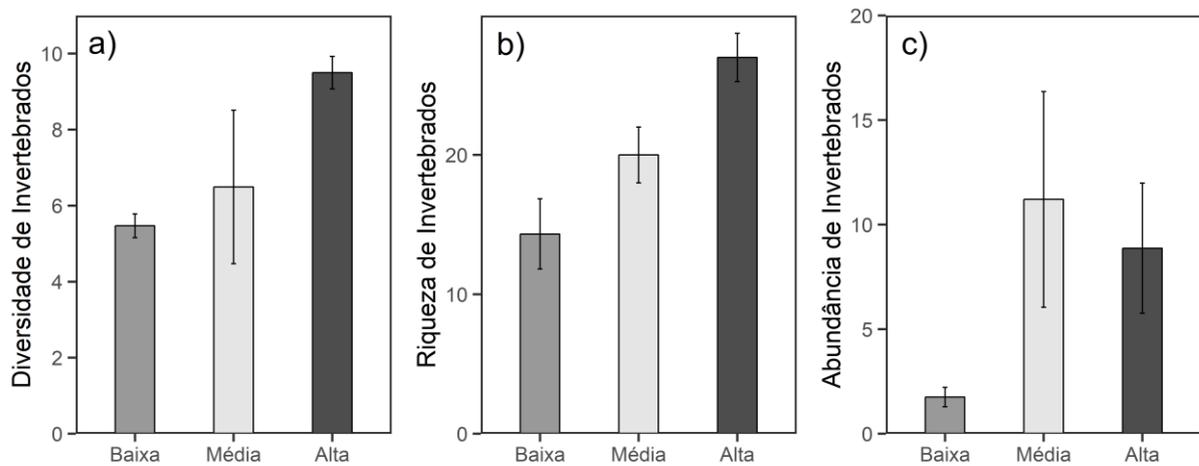


Fig. 3 Valores médios (\pm desvio padrão) da diversidade diversidade (exponencial do índice de Shannon-Wiener) (a), riqueza taxonômica (b) e abundância (número de indivíduos/gPS de macrófita) (c) de invertebrados associados a bancos de macrófitas de baixa, média e alta diversidade.

Para a avaliação da dieta, foram analisados 201 estômagos de *M. forestii* (67 por nível de diversidade de macrófitas). A composição da dieta de *M. forestii* diferiu significativamente entre os bancos de macrófitas com diferentes níveis de diversidade (pseudo- $F_{2,199} = 7,47$, $P < 0,001$; baixa x média: pseudo- $F = 3,5$, $P = 0,002$; baixa x alta: pseudo- $F = 13,6$, $P = 0,0001$; média x alta: pseudo- $F = 5,37$, $P = 0,0001$). De modo geral, a dieta de *M. forestii* foi composta por vegetal aquático e insetos (Tabela 2). Em bancos de baixa diversidade, vegetal aquático foi o item dominante, representando 51,26% do volume da dieta dos peixes, enquanto pupa de Diptera (16,77%) e Araneae (7,90%) foram os invertebrados mais consumidos. Com o aumento da diversidade dos bancos de macrófitas, o volume de vegetal aquático consumido por *M. forestii* decresceu consistentemente, representando 38,58% da dieta nos bancos com diversidade média, e 13,23% nos bancos com alta diversidade (Tabela 2). Nos bancos de média diversidade de macrófitas, além de vegetal, pupa de Diptera (14,47%) e Hemiptera (14,37%) foram os invertebrados mais consumidos, enquanto nos bancos de alta diversidade, pupa de Diptera (23,03%) foi o item mais consumido, seguido por Hymenoptera (15,63%), vegetal aquático (13,23%) e Araneae (9,17%). Alguns táxons foram consumidos exclusivamente em bancos de alta diversidade, como Thysanoptera, Plecoptera,

larvas de Coleoptera, Lepidoptera e Diptera (Sarcophagidae e Culicidae). Adicionalmente, observou-se que o percentual volumétrico de insetos terrestres foi maior em bancos de macrófitas com alta diversidade (29,13%), quando comparado aos demais bancos. A riqueza média de itens consumidos por *M. forestii* aumentou com o aumento da diversidade de macrófitas (13 itens em bancos de baixa diversidade, 13,6 em bancos de média diversidade e 15,3 itens em bancos de alta diversidade (Fig. 4). De forma semelhante, a amplitude do nicho trófico (índice de Levins) de *M. forestii* apresentou incremento com o aumento da diversidade das macrófitas (baixa diversidade = 3,09; média diversidade = 4,21; alta diversidade = 5,88) (Fig. 4). Contudo, a riqueza de itens alimentares na dieta e a amplitude do nicho trófico não diferiram significativamente entre os diferentes níveis de diversidade de macrófitas ($F = 0,35$, $P = 0,7$; $F = 2,68$, $P = 0,14$, respectivamente).

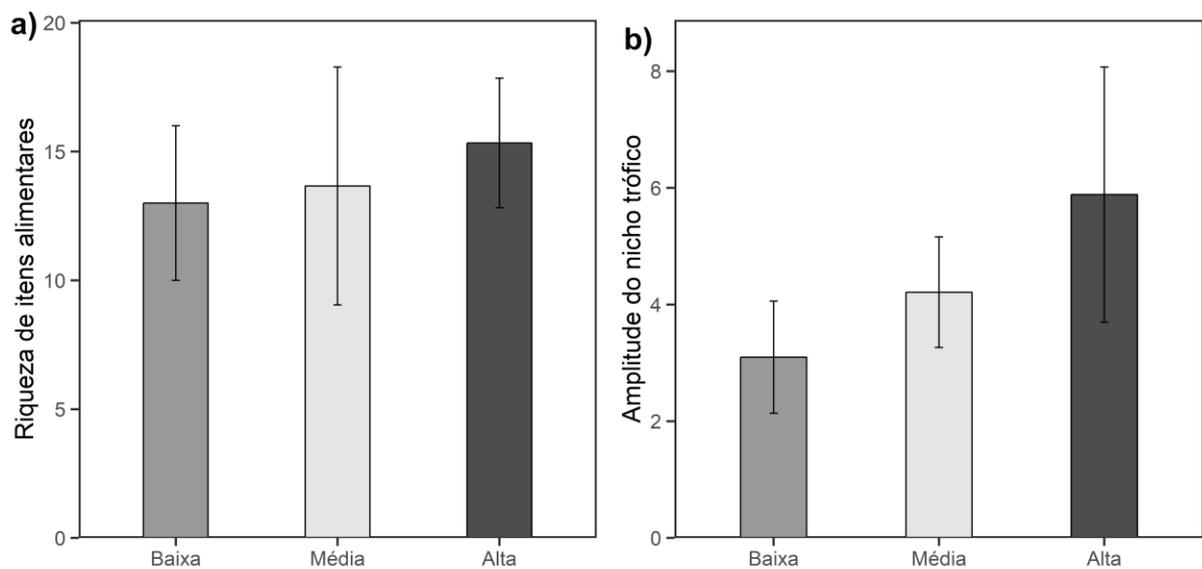


Fig. 4 Valores médios (\pm desvio padrão) da riqueza de itens alimentares na dieta (a) e amplitude do nicho trófico (Índice de Levins) (b) de *Moenkhausia forestii* associada a bancos de macrófitas de baixa, média e alta diversidade.

Tabela 2. Percentual volumétrico (V%) dos itens alimentares na dieta de *Moenkhausia forestii* em bancos de macrófitas de baixa, média e alta diversidade.

Item	Baixa (V%)	Média (V%)	Alta (V%)
Vegetal aquático	51,26	38,58	13,23
Diptera (P)	16,77	14,47	23,03
Araneae	7,90	4,06	9,17
Hemiptera	6,22	14,37	6,18
Coleoptera (A)	4,19	5,10	5,46
Orthoptera (A)	3,63	1,43	7,16
Hymenoptera	2,87	4,02	15,63
Diptera (A)	2,39	1,59	1,24
Lepidoptera (A)	1,40	5,08	4,90
Cladocera	1,23	0,35	2,02
Odonata (A)	0,63	0,32	
Collembola	0,42	0,27	0,56
Odonata (N)	0,41	0,76	0,30
Chironomidae (L)	0,31	0,21	0,18
Ephemeroptera	0,16	5,64	2,41
Ceratopogonidae	0,13	0,29	0,36
Acarina	0,06	0,22	
Copepoda	0,02	0,22	
Sarcophagidae (L)		0,16	0,18
Simuliidae (L)		0,16	
Culicidae (L)			1,71
Coleoptera (L)		1,20	2,08
Lepidoptera (L)			1,31
Trichoptera (A)		1,43	2,49
Plecoptera			0,17
Thysanoptera			0,20
Ostracoda		0,05	0,02

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

4 DISCUSSÃO

Os atributos das comunidades de invertebrados revelaram-se influenciados pela diversidade de macrófitas, visto que, comunidades mais ricas e diversas estiveram também associadas a bancos mais diversos destas plantas. Assim, nossas expectativas foram parcialmente corroboradas, uma vez que não houve diferença na abundância de invertebrados para os diferentes bancos. Contudo, este atributo teve valores consistentemente menores para os bancos de baixa diversidade de macrófitas. Comumente, a riqueza, a abundância e a

diversidade das comunidades associadas às macrófitas são correlacionadas a medidas de biomassa ou densidade das plantas (Warfe & Barmuta, 2004; Nakamoto et al., 2018), entretanto, os resultados apontam a importância do efeito da diversidade das macrófitas sobre a estrutura de comunidades associadas, uma vez que todos os bancos avaliados possuíam biomassas similares. Os componentes utilizados para mensurar a diversidade, como a riqueza e a equitabilidade, são importantes quando considerados em conjunto, visto que, mesmo bancos com uma maior riqueza, como visto para B3 (Fig. 1), a diversidade de organismos foi inferior, quando comparada a bancos de riquezas similares, o que pode ser justificado pela dominância de *Eichhornia azurea* neste local.

Ambientes colonizados por macrófitas influenciam a diversidade e composição da comunidade de invertebrados de diferentes maneiras (Tóth et al., 2012; Habib & Yousuf, 2015). Assim, a presença de alguns táxons comuns e abundantes para todos os bancos, como Amphipoda, larvas de Diptera (Chironomidae e Ceratopogonidae) e Ostracoda pode ser explicada em parte pela alta disponibilidade de recursos comum para estes grupos, que se alimentam de matéria orgânica particulada e de perifíton, como também pelo refúgio que as plantas podem oferecer (Mormul et al., 2006; Marçal & Callil, 2008; Tóth et al., 2012). No entanto, com o incremento da diversidade de macrófitas, outros grupos de invertebrados se fizeram presente, o que pode ser atribuído a pluralidade de microhabitat que estas plantas passam a oferecer.

Bancos mais diversos de macrófitas, com distintas formas de vida e crescimento, podem efetivamente proporcionar uma alta diversidade de recursos alimentares e microhabitat, quando comparados a bancos monoespecíficos ou com dominância de uma ou poucas espécies, favorecendo a coexistência de diferentes táxons (Choi et al., 2014; Celewicz-Goldyn & Kuczynska-Kippen, 2017). Macrófitas emergentes, submersas ou livre flutuantes podem estruturar o ambiente de maneiras heterogêneas, oferecendo *habitat* mais ou menos complexos, com maior ou menor retenção de detritos orgânicos e distintas características físico-químicas (Fontanarrosa et al., 2013; Walker et al., 2013; Stephan et al., 2019). Nossos resultados mostraram que bancos mais diversos foram compostos por plantas com morfologias diversas (macrófitas livre flutuantes, emergentes e epifíticas), e a comunidade de invertebrados pode estar distribuída em função dos diferentes *habitat* que estas plantas podem fornecer (Bell et al., 2014; Boelter et al., 2018). Macrófitas livre flutuantes como, por exemplo *Salvinia*, fornecem *habitat* submerso e aéreo (Fontanarrosa et al., 2013; Gallardo et al., 2017), podendo sustentar a presença de espécies aquáticas/terrestres como Coleoptera e

terrestres como Orthoptera, Thysanoptera, Hymenoptera e Collembola, que foram táxons encontrados em maior abundância ou exclusivamente nos bancos de média e alta diversidade, sendo estes bancos cobertos por uma porcentagem mais expressiva de macrófitas livre flutuantes.

Ainda, cada espécie de macrófita apresenta múltiplas funções enquanto substrato, refúgio e alimento, as quais podem determinar a distribuição dos táxons (Thomaz & Cunha, 2010; Lusardi et al., 2018). No entanto, a colonização destas plantas pode ser limitada pela biologia dos organismos, e os diferentes grupos de invertebrados podem ter preferências por diferentes espécies de macrófitas, e mesmo plantas que sejam estruturalmente similares, não provêm necessariamente *habitat* equivalentes para os invertebrados (van Onsem et al., 2010; Zuo et al., 2015; Sipaúba-Tavares et al., 2017; Carniatto et al., 2020). Por exemplo, algumas espécies de macrófitas apresentam uma alta concentração de compostos químicos que reduzem a digestibilidade e palatabilidade de seus tecidos vivos, tais como do gênero *Eichhornia* (Stripari & Henry, 2002; Mormul et al., 2006), que na ausência de outras espécies pode determinar a estrutura da comunidade de invertebrados e limitar aos que conseguem utilizar eficientemente esta planta como recurso. Este fato foi também demonstrado em nosso estudo, uma vez que bancos de baixa diversidade que foram compostos majoritariamente por *E. azurea* apresentaram também os menores valores para os atributos taxonômicos da comunidade de invertebrados. Isso pode ser em razão de uma baixa variedade ou inacessibilidade de recursos e menor concentração de oxigênio, que são fatores que limitam a persistência destes organismos no ambiente (Kornijów et al., 2010; Santino et al., 2010; Teixeira et al., 2015).

Outra possível explicação para que comunidades de plantas mais diversas sustentem comunidades associadas também mais diversas, pode ser dada em função da complementariedade de nicho e efeito de amostragem (Chase & Leibold, 2003; Fargione et al., 2007). O primeiro implica que diferenças taxonômicas das macrófitas podem fornecer uma maior heterogeneidade de recursos para os animais associados, que em virtude disso passam a sustentar uma comunidade de invertebrados também mais diversa. Ao passo que o efeito de amostragem ocorre quando a diversidade de invertebrados, presentes em uma comunidade também diversa, é influenciada principalmente por uma ou muitas espécies de macrófitas, que ao acaso, tem maiores chances de estarem presentes quando em comunidades diversas (Parker et al., 2001; Nakamoto et al., 2018; Stephan et al., 2019).

Em relação à dieta dos peixes, as expectativas foram corroboradas, uma vez que foram constatadas alterações na dieta associada a diversidade dos bancos de macrófitas. Em bancos de baixa diversidade, *M. forestii* consumiu predominantemente vegetal aquático enquanto houve um incremento no consumo de invertebrados e uma diminuição no consumo de vegetal conforme a diversidade de macrófitas aumentou, sendo que invertebrados dominaram a dieta de *M. forestii* em bancos com alta diversidade de macrófitas (87% da dieta). Assim, alterações nas comunidades de invertebrados devido às mudanças na composição e atributos das comunidades das plantas, podem levar a alterações nas interações tróficas entre as espécies (Strayer et al., 2003). A presença de novos táxons e maior abundância dos invertebrados teve reflexo na dieta de *M. forestii*, indo de uma dieta onívora (consumo de vegetais e invertebrados em proporções similares) em bancos com baixa diversidade de macrófitas, a uma dieta predominantemente invertívora em bancos com alta diversidade de macrófitas. A diferença na composição da dieta *M. forestii* pode estar associada ao fato de que animais que conseguem se alimentar em mais de um nível trófico, consumindo recursos vegetais e animais, tendem a consumir recursos com a maior concentração de nutrientes, preferindo de maneira geral consumir presas animais a plantas. Neste cenário, material vegetal é consumido na falta ou escassez de recursos de origem animal, assim o incremento de diferentes táxons de invertebrados na dieta dessa espécie com o aumento da diversidade dos bancos pode explicar as alterações na dieta (Dorenbosch & Bakker, 2011; Guinan et al., 2015; Zhang et al., 2018).

De modo geral, houve o consumo de invertebrados em comum entre os bancos com diferentes diversidades de macrófitas, tais como pupa de Diptera, que teve uma participação expressiva em todos os bancos amostrados. Este fato pode estar associado ao ciclo de vida deste grupo, que migra para a superfície antes de emergirem como adultos, o que os tornam vulneráveis a predação (Adler & Courtney, 2019). Pupa de Diptera não foi um item com elevada abundância no ambiente, porém isto pode ser resultado do viés de amostragem, que capturou principalmente os organismos presentes na porção submersa das macrófitas. Larvas de Diptera, por outro lado, que foram abundantes no ambiente, podem indicar a alta abundância deste táxon em outros estágios de vida, como em forma de pupa, e explicar o alto consumo deste item, como visto por Quirino et al (2017) que encontraram resultados similares para a dieta de *M. forestii*. Além disso, o benefício deste recurso pode ser maior para cumprir suas demandas nutricionais, do que outros táxons abundantes porém de difícil acesso ou digestibilidade (Fall & Fiksen, 2019). Outros itens também foram importantes na dieta como Hemiptera, Coleoptera, Hymenoptera e Orthoptera, dependendo da diversidade dos bancos.

Insetos aquáticos como Hemiptera e Coleoptera podem representar uma fonte alimentar de maior qualidade, por possuírem menor quantidade de quitina quando comparado aos organismos terrestres (Cauchie, 2002), enquanto insetos terrestres (Hymenoptera e Orthoptera) apresentam maior densidade energética (Francis & Schindler, 2009; Sullivan et al., 2014). O incremento de itens terrestres na dieta em bancos de alta diversidade pode ser atribuído a maior abundância destes grupos nestes bancos, facilitando o encontro entre predador e presa, e desta forma, obtendo ainda um balanço positivo entre a energia gasta na procura e captura da presa e a energia obtida no seu consumo, como predito na Teoria de Forrageamento Ótimo (Emlen, 1966; MacArthur & Pianka, 1966).

A amplitude do nicho trófico de *M. forestii*, ao contrário do esperado, não diferiu entre os bancos com diferentes diversidades de macrófitas. Apesar de incluir novos itens na dieta em bancos de média e alta diversidade, o que poderia indicar a expansão do nicho, não houve diferença entre os diferentes níveis de diversidade de macrófitas. Este fato pode estar relacionado à dominância de itens na dieta mesmo em bancos com maior diversidade de macrófitas. Fatores bióticos como a competição durante os períodos de seca podem influenciar a expansão ou contração do nicho, visto que estas épocas em relação à cheia são caracterizadas por condições de escassez de alimento (Prejs & Prejs, 1987; Junk et al., 1989), e a redução no tamanho do nicho está de acordo com a teoria clássica de nicho, que considera que a amplitude do nicho trófico reduz quando as populações estão expostas a competição interespecífica e ao risco de predação, que podem alterar os padrões de forrageio da espécie (Van Valen, 1965). Logo, a abundância de presas pode afetar o nicho trófico quando a seleção do item é baseada na frequência do mesmo e os ambientes estão sujeitos a variações sazonais na disponibilidade de recursos, de modo que o estreitamento do nicho pode servir de estratégia para amenizar situações de intensa sobreposição (Carniatto et al., 2017; Quirino et al., 2017).

Em síntese, foi demonstrado que a diversidade de macrófitas influencia a comunidade de invertebrados, e essas mudanças tem consequências na dieta de *M. forestii*. Com o aumento da diversidade de macrófitas, houve também um incremento no consumo de invertebrados por *M. forestii*, que passou de uma dieta onívora em bancos de baixa diversidade, para uma dieta predominantemente invertívora em bancos com alta diversidade de macrófitas. Assim, ressalta-se a importância da diversidade dessas plantas, que estruturam o ambiente e podem alterar a dinâmica das comunidades associadas. Em um cenário onde haja mudanças nos atributos dessas plantas, e esses bancos passem a ser dominados por uma

ou poucas espécies de macrófitas, é esperado que isso se reflita para os outros níveis tróficos, ainda que em uma escala local.

REFERÊNCIAS

Adler, P. H., & G. W. Courtney, 2019. Ecological and societal services of aquatic Diptera. *Insects* 10: 1–23.

Anderson, M. J., 2005. PERMANOVA: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance. Auckland, NZL: Department of Statistics, University of Auckland.

Bell, N., T. Riis, A. M. Suren, & A. Baattrup-Pedersen, 2014. Distribution of invertebrates within beds of two morphologically contrasting stream macrophyte species. *Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie* 183: 309–321.

Boelter, T., C. Stenert, M. M. Pires, E. S. F. Medeiros, & L. Maltchik, 2018. Influence of plant habitat types and the presence of fish predators on macroinvertebrate assemblages in southern Brazilian highland wetlands. *Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie* 192: 65–77.

Campos, R., E. de Oliveira da Conceição, M. B. de Oliveira Pinto, A. P. dos Santos Bertoncin, J. Higuti, & K. Martens, 2017. Evaluation of quantitative sampling methods in pleuston: An example from ostracod communities. *Limnologica Elsevier GmbH*. 63: 36–41.

Carniatto, N., R. Fugi, B. A. Quirino, E. R. Cunha, & S. M. Thomaz, 2020. An invasive and a native macrophyte species provide similar feeding habitat for fish. *Ecology of Freshwater Fish* 112–120.

Carniatto, N., R. Fugi, & S. M. Thomaz, 2017. Highly segregated trophic niche of two congeneric fish species in Neotropical floodplain lakes. *Journal of Fish Biology* 90: 1118–1125.

Cauchie, H. M., 2002. Chitin production by arthropods in the hydrosphere. *Hydrobiologia* 470: 63–96.

Celewicz-Goldyn, S., & N. Kuczynska-Kippen, 2017. Ecological value of macrophyte cover in creating habitat for microalgae (diatoms) and zooplankton (rotifers and crustaceans) in small field and forest water bodies. *PLoS ONE* 12: 1–14.

- Choi, J. Y., K. S. Jeong, S. K. Kim, G. H. La, K. H. Chang, & G. J. Joo, 2014. Role of macrophytes as microhabitats for zooplankton community in lentic freshwater ecosystems of South Korea. *Ecological Informatics Elsevier B.V.* 24: 177–185.
- Cremona, F., D. Planas, & M. Lucotte, 2008. Biomass and composition of macroinvertebrate communities associated with different types of macrophyte architectures and habitats in a large fluvial lake. *Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie* 171: 119–130.
- De Ávila, A. C., C. Stenert, & L. Maltchik, 2011. Partitioning macroinvertebrate diversity across different spatial scales in southern Brazil coastal wetlands. *Wetlands* 31: 459–469.
- Debastiani-Júnior, J. R., L. M. A. Elmoor-Loureiro, & M. G. Nogueira, 2016. Habitat architecture influencing microcrustaceans composition: a case study on freshwater Cladocera (Crustacea, Branchiopoda). *Brazilian Journal of Biology* 76: 93–100.
- Emlen, J. M., 1966. The Role of Time and Energy in Food Preference. *The American Naturalist* 100: 611–617.
- Fall, J., & Ø. Fiksen, 2019. No room for dessert: A mechanistic model of prey selection in gut-limited predatory fish. *Fish and Fisheries* 63–79.
- Fargione, J., D. Tilman, R. Dybzinski, J. H. R. Lambers, C. Clark, W. S. Harpole, J. M. H. Knops, P. B. Reich, & M. Loreau, 2007. From selection to complementarity: Shifts in the causes of biodiversity-productivity relationships in a long-term biodiversity experiment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274: 871–876.
- Farina, S., R. Arthur, J. F. Pagès, P. Prado, J. Romero, A. Vergés, G. Hyndes, K. L. Heck, S. Glenos, & T. Alcoverro, 2014. Differences in predator composition alter the direction of structure-mediated predation risk in macrophyte communities. *Oikos* 123: 1311–1322.
- Fisher, J. C., W. E. Kelso, & D. A. Rutherford, 2012. Macrophyte mediated predation on hydrilla-dwelling macroinvertebrates. *Fundamental and Applied Limnology* 181: 25–38.
- Fontanarrosa, M. S., G. N. Chaparro, & I. O’Farrell, 2013. Temporal and spatial patterns of macroinvertebrates associated with small and medium-sized free-floating plants. *Wetlands* 33: 47–63.
- Francis, T. B., & D. E. Schindler, 2009. Shoreline urbanization reduces terrestrial insect subsidies to fishes in North American lakes. *Oikos* 118: 1872–1882.

- Gallardo, L. I., R. P. Carnevali, E. A. Porcel, & A. S. G. Poi, 2017. Does the effect of aquatic plant types on invertebrate assemblages change across seasons in a subtropical wetland? *Limnetica* 36: 87–98.
- Guinan, M. E., K. L. Kapuscinski, & M. A. Teece, 2015. Seasonal diet shifts and trophic position of an invasive cyprinid, the rudd *Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus, 1758), in the upper Niagara river. *Aquatic Invasions* 10: 217–225.
- Habib, S., & A. R. Yousuf, 2015. Effect of macrophytes on Phytophilous macroinvertebrate community: A review. *Journal of Entomology and Zoology Studies* 3: 377–384.
- Hansen, J. P., S. A. Wikström, H. Axemar, & L. Kautsky, 2011. Distribution differences and active habitat choices of invertebrates between macrophytes of different morphological complexity. *Aquatic Ecology* 45: 11–22.
- Hyslop, E. J., 1980. Stomach contents analysis review of methods and their applications. *Journal of Fish Biology* 17: 411–429.
- Jeffries, M., 1993. Invertebrate Colonization of Artificial Pondweeds of Differing Fractal Dimension. *Oikos* 67: 142–148.
- Jiménez-Ramos, R., F. G. Brun, L. G. Egea, & J. J. Vergara, 2018. Food choice effects on herbivory: Intra-specific seagrass palatability and inter-specific macrophyte palatability in seagrass communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 204: 31–39.
- Jost, L., 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88: 2427
- Junk, W. J., Bayley, P. B., & R. E. Sparks, 1989. The flood pulse concept in river–floodplain systems. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, 106, 110–127.
- Khudhair, N., C. Yan, M. Liu, & H. Yu, 2019. Effects of Habitat Types on Macroinvertebrates Assemblages Structure: Case Study of Sun Island Bund Wetland. *BioMed Research International*.
- Kornijów, R., D. L. Strayer, & N. F. Caraco, 2010. Macroinvertebrate communities of hypoxic habitats created by an invasive plant (*Trapa natans*) in the freshwater tidal Hudson River. *Fundamental and Applied Limnology* 176: 199–207.

- Lopes, C. D. A., A. C. E. A. De Faria, G. I. Manetta, & E. Benedito-Cecilio, 2006. Caloric density of aquatic macrophytes in different environments of the Baía river subsystem, Upper Paraná river floodplain, Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49: 835–842.
- Lusardi, R. A., C. A. Jeffres, & P. B. Moyle, 2018. Stream macrophytes increase invertebrate production and fish habitat utilization in a California stream. *River Research and Applications* 34: 1003–1012.
- MacArthur, R. H., & E. R. Pianka, 1966. On Optimal Use of a Patchy Environment *The American Naturalist*, 100: 603-609
- MacDonald, Z. G., S. E. Nielsen, & J. H. Acorn, 2017. Negative relationships between species richness and evenness render common diversity indices inadequate for assessing long-term trends in butterfly diversity. *Biodiversity and Conservation Springer Netherlands* 26: 617–629.
- Marçal, S., & C. Callil, 2008. Structure of invertebrates community associated with *Eichhornia crassipes* Mart. (Solms-Laubach) after the introduction of *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Bivalvia, Mytilidae) in the Upper Paraguay River, MT, Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia* 20: 359–371.
- Marshall, J. C., A. L. Steward, & B. D. Harch, 2006. Taxonomic resolution and quantification of freshwater macroinvertebrate samples from an Australian dryland river: The benefits and costs of using species abundance data. *Hydrobiologia* 572: 171–194.
- Mcabendroth, A. L., P. M. Ramsay, A. Foggo, S. D. Rundle, D. T. Bilton, & L. Mcabendroth, 2005. Does Macrophyte Fractal Complexity Drive Invertebrate Diversity, Biomass and Body Size Does macrophyte fractal drive invertebrate complexity diversity, biomass and body size distributions? *Oikos* 279–290.
- McCafferty, W. P., 1983. *Aquatic entomology: the fishermen's and ecologists' illustrated guide to insects and their relative*. Jones and Bartlett Learning Publishers, Boston.
- Mormul, R. P., L. A. Vieira, S. Pressinatte, A. Monkolski, & A. M. Dos Santos, 2006. Sucessão de invertebrados durante o processo de decomposição de duas plantas aquáticas (*Eichhornia azurea* e *Polygonum ferrugineum*). *Acta Scientiarum - Biological Sciences* 28: 109–115.

- Mormul, R. P., Thomaz, S. M., Silveira, M. J. & Rodrigues, L., 2010. Epiphyton or macrophyte: which primary producer attracts the snail *Hebetancylus moricandi*? American Malacological Bulletin 28: 127-133.
- Nakamoto, K., J. Hayakawa, T. Kawamura, M. Kodama, H. Yamada, T. Kitagawa, & Y. Watanabe, 2018. Phylogenetically diverse macrophyte community promotes species diversity of mobile epi-benthic invertebrates. Estuarine, Coastal and Shelf Science Elsevier 207: 56–62.
- Ohtaka, A., T. Narita, T. Kamiya, H. Katakura, Y. Araki, S. Im, R. Chhay, & S. Tsukawaki, 2011. Composition of aquatic invertebrates associated with macrophytes in Lake Tonle Sap, Cambodia. Limnology 12: 137–144.
- Parker, J. D., J. E. Duffy, & R. J. Orth, 2001. Plant species diversity and composition: Experimental effects on marine epifaunal assemblages. Marine Ecology Progress Series 224: 55–67.
- Pelicice, F. M., & A. A. Agostinho, 2006. Feeding ecology of fishes associated with *Egeria* spp. patches in a tropical reservoir, Brazil. Ecology of Freshwater Fish 15: 10–19.
- Pérez, G. R., 1998. Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del Departamento de Antioquia. Editorial Presencia, Colombia.
- Petry, P., P. B. Bayley, & D. F. Markle, 2003. Relationships between fish assemblages, macrophytes and environmental gradients in the Amazon River floodplain. Journal of Fish Biology 63: 547–579.
- Prejs, A., & K. Prejs, 1987. Feeding of tropical freshwater fishes: seasonality in resource availability and resource use. Oecologia 71: 397–404.
- Quirino, B. A., N. Carniatto, R. Guglielmetti, & R. Fugli, 2017. Changes in diet and niche breadth of a small fish species in response to the flood pulse in a Neotropical floodplain lake. Limnologica Elsevier GmbH. 62: 126–131.
- Rejmankova, E., 2011. The role of macrophytes in wetland ecosystems. Journal of Ecology and Environment 34: 333–345.
- Rennie, M. D., & L. J. Jackson, 2005. The influence of habitat complexity on littoral invertebrate distributions: Patterns differ in shallow prairie lakes with and without fish. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 62: 2088–2099.

Röpke, C. P., E. Ferreira, & J. Zuanon, 2014. Seasonal changes in the use of feeding resources by fish in stands of aquatic macrophytes in an Amazonian floodplain, Brazil. *Environmental Biology of Fishes* 97: 401–414.

Sánchez-Botero, J. I., & C. A. R. M. Araújo-lima, 2001. As macrófitas aquáticas como berçário para a ictiofauna da várzea do rio Amazonas. *Acta Amazonica* 31: 437–447.

Sánchez-Botero, J. I., C. A. R. M. Araujo-Lima, & D. S. Garcez, 2008. Effects of types of aquatic macrophyte stands and variations of dissolved oxygen and of temperature on the distribution of fishes in lakes of the amazonian floodplain. *Acta Limnologica Brasiliensia* 20: 45–54.

Santino, M. B. da C., I. Bianchini Junior, & M. H. Okawa, 2010. The fate of *Eichhornia azurea* (Sw.) Kunth. detritus within a tropical reservoir. *Acta Limnologica Brasiliensia* 22: 109–121.

Schneider, B., E. R. Cunha, M. Marchese, & S. M. Thomaz, 2018. Associations between macrophyte life forms and environmental and morphometric factors in a large sub-tropical floodplain. *Frontiers in Plant Science* 9: 1–10.

Schultz, R., & E. Dibble, 2012. Effects of invasive macrophytes on freshwater fish and macroinvertebrate communities: The role of invasive plant traits. *Hydrobiologia* 684: 1–14.

Sipaúba-Tavares, L. H., C. B. Anatriello, A. Milstein, R. N. Millan, & B. Scardoeli-Truzzi, 2017. Macrophyte - environment relationships during a monospecific and a multispecific massive invasion in a fishpond. *Tropical Plant Research* 4: 471–479.

Stahr, K. J., & M. A. Kaemingk, 2017. An evaluation of emergent macrophytes and use among groups of aquatic taxa. *Lake and Reservoir Management Taylor & Francis* 33: 314–323.

Stephan, L. R., B. E. Beisner, S. G. M. Oliveira, & M. S. M. Castilho-Noll, 2019. Influence of *Eichhornia crassipes* (Mart) solms on a tropical microcrustacean community based on taxonomic and functional trait diversity. *Water (Switzerland)* 11:2423.

Strayer, D. L., C. Lutz, H. M. Malcom, K. Munger, & W. H. Shaw, 2003. Invertebrate communities associated with a native (*Vallisneria americana*) and an alien (*Trapa natans*) macrophyte in a large river. *Freshwater Biology* 48: 1938–1949.

Strayer, D. L., & H. M. Malcom, 2007. Submersed vegetation as habitat for invertebrates in the Hudson River estuary. *Estuaries and Coasts* 30: 253–264.

Stripari, N. D. L., & R. Henry, 2002. The invertebrate colonization during decomposition of *Eichhornia azurea* kunth in a lateral lake in the mouth zone of Paranapanema River into Jurumirim Reservoir (São Paulo, Brazil). *Brazilian Journal of Biology* 62: 293–310.

Sullivan, M. L., Y. Zhang, & T. H. Bonner, 2014. Carbon and nitrogen ratios of aquatic and terrestrial prey for freshwater fishes. *Journal of Freshwater Ecology* 29: 259–266.

Tang, Y., S. F. Harpenslager, M. M. L. Van Kempen, E. J. V. Verbaarschot, L. M. J. M. Loeffen, J. G. M. Roelofs, A. J. P. Smolders, & L. P. M. Lamers, 2017. Aquatic macrophytes can be used for wastewater polishing but not for purification in constructed wetlands. *Biogeosciences* 14: 755–766.

Taniguchi, H., S. Nakano, & M. Tokeshi, 2003. Influences of habitat complexity on the diversity and abundance of epiphytic invertebrates on plants. *Freshwater Biology* 48: 718–728.

Teixeira, M. C., M. P. Budd, & D. L. Strayer, 2015. Responses of epiphytic aquatic macroinvertebrates to hypoxia. *Inland Waters* 5: 75–80.

Tessier, C., A. Cattaneo, B. Pinel-Alloul, G. Galanti, & G. Morabito, 2004. Biomass, composition and size structure of invertebrate communities associated to different types of aquatic vegetation during summer in Lago di Candia (Italy). *Journal of Limnology* 63: 190–198.

Thomaz, S. M., & E. R. da Cunha, 2010. The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages' composition and biodiversity. *Acta Limnologica Brasiliensia* 22: 218–236.

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

Tóth, M., A. Móra, B. Kiss, G. Dévai, & A. Specziár, 2012. Are macrophyte-dwelling chironomidae (Diptera) largely opportunistic in selecting plant species? *European Journal of Entomology* 109: 247–260.

- Valen, L. Van, 1965. Morphological Variation and Width of Ecological Niche. *The American Naturalist*, 99: 377-390.
- van Onsem, S., S. de Backer, & L. Triest, 2010. Microhabitat-zooplankton relationship in extensive macrophyte vegetations of eutrophic clear-water ponds. *Hydrobiologia* 656: 67–81.
- Walker, P. D., S. Wijnhoven, & G. van der Velde, 2013. Macrophyte presence and growth form influence macroinvertebrate community structure. *Aquatic Botany Elsevier B.V.* 104: 80–87.
- Warfe, D. M., & L. A. Barmuta, 2004. Habitat structural complexity mediates the foraging success of multiple predator species. *Oecologia* 141: 171–178.
- Zhang, P., R. F. Van Den Berg, C. H. A. Van Leeuwen, B. A. Blonk, & E. S. Bakker, 2018. Aquatic omnivores shift their trophic position towards increased plant consumption as plant stoichiometry becomes more similar to their body stoichiometry. *PLoS ONE* 13: 1–13.
- Zuo, S., K. Wan, & S. Ma, 2015. Combined effect of predatory zooplankton and allelopathic aquatic macrophytes on algal suppression. *Environmental Technology (United Kingdom)* 36: 54–59.