



ECOLOGIA TRÓFICA DE PEIXES DE RIACHO: UMA RELEITURA 20 ANOS DEPOIS

Katharina Eichbaum Esteves^{1}, José Marcelo Rocha Aranha² & Míriam Pilz Albrecht³*

¹ Centro de Pesquisa em Recursos Hídricos, APTA, Instituto de Pesca, Secretaria da Agricultura e Abastecimento do Estado de São Paulo. Avenida Francisco Matarazzo, 455, Água Branca, CEP 05001-900 São Paulo, SP, Brasil.

² Universidade Federal do Paraná, Setor de Palotina, Departamento de Biodiversidade, Laboratório de Ecologia de Vertebrados, Rua Pioneiro 2153, Jardim Dallas, CEP 85950-000, Palotina, PR, Brasil.

³ Universidade Federal do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia, Departamento de Ecologia, Laboratório de Ecologia de Peixes, Ilha do Fundão, CEP 21941-902, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

E-mails: kesteves.ke@gmail.com (*autora correspondente); aranha.marceloufpr@gmail.com; albrechtmp@gmail.com.

Resumo: A grande extensão e diversidade nas condições ecológicas de ecossistemas de riacho no Brasil são amplamente reconhecidas. Nas últimas duas décadas, estudos sobre a ictiofauna destes ambientes contribuíram para um avanço no conhecimento de questões relativas à alimentação e ecologia trófica, porém, o volume de informações hoje disponível, apesar de amplo, é ainda fragmentado. A partir de pesquisas em bancos de dados (*Scopus*, *Web of Science*, *ASFA* e *Scielo*), o presente artigo apresenta o estado da arte dos estudos sobre ecologia trófica de peixes de riachos no Brasil, um tema essencial para a compreensão do funcionamento desses ecossistemas. Foram analisados estudos que utilizam diferentes métodos e abordagens relativos à dieta, sua relação com a morfologia e com a variação ontogenética e partilha de recursos, além da influência de variações sazonais e espaciais, e dos impactos antrópicos sobre as relações tróficas. Por fim, são apontadas lacunas e perspectivas para estudos futuros, que compreendem respostas relacionadas às influências antrópicas, aspectos teóricos relacionados à ecologia trófica, bem como abordagens ainda pouco exploradas em estudos de peixes de riachos, que deverão auxiliar na melhor compreensão do funcionamento de riachos tropicais.

Palavras-chave: alimentação; ambientes aquáticos tropicais; guildas tróficas; ictiofauna; teias tróficas.

TROPHIC ECOLOGY OF STREAM FISHES: The great extent and diversity of ecological conditions of stream ecosystems in Brazil are widely recognized. In the last two decades, studies on stream fishes have contributed to the knowledge about their trophic ecology. However, the large amount of available information is still fragmented. This paper presents the state of the art of studies about feeding and trophic ecology of stream fishes in Brazil, an essential topic to understand ecosystem functioning. The presente study was based on searches on different databases (*Scopus*, *Web of Science*, *ASFA* and *Scielo*). Results included studies that used different methods and approaches to evaluate the diet of fish species and assemblages, their relationship with morphology and ontogenetic variation, resource partitioning, seasonal and spatial variations, and anthropic impacts on trophic interactions. Finally, knowledge gaps and perspectives for future studies on fish trophic ecology are pointed out, including responses to anthropic influences, theoretical aspects, and the use of underexplored approaches, which may improve our understanding of tropical streams.

Keywords: feeding; tropical aquatic environments; trophic guilds; ichthyofauna; food webs

INTRODUÇÃO

A alimentação dos animais afeta a transferência de energia, o desempenho individual dos predadores e presas, sua distribuição e abundância e, consequentemente, a estrutura das comunidades biológicas e o funcionamento dos ecossistemas. A descrição da alimentação ou dieta representa a base para o estudo da ecologia trófica, que busca entender as relações alimentares entre organismos em um ecossistema (Sabo & Gerber 2014). Os peixes, por se alimentarem de recursos de origem animal e vegetal disponíveis no ambiente aquático (Ortiz *et al.* 2011) e/ou terrestre (Vannote *et al.* 1980, Rezende & Mazzoni 2006), realizam diversas conexões alimentares, integrando informações de diferentes níveis tróficos e da interação entre esses ecossistemas.

A ecologia trófica de peixes inclui aspectos importantes para o entendimento das relações dentro de uma comunidade, como a amplitude de nicho trófico, posição trófica das espécies, o papel da alimentação no funcionamento dos processos ecossistêmicos, alterações ontogenéticas e ecomorfológicas, variações intrapopulacionais e especialização individual, quantificação das interações de predação e competição entre espécies, partilha de recursos, seletividade, dentre outros. Integrado às características e dinâmica do habitat, o estudo da ecologia trófica permite detectar respostas a variações naturais temporais (*e.g.* sazonais) e espaciais (*e.g.* gradiente longitudinal, uso de habitat em diferentes escalas) ou a alterações impostas por impactos antrópicos (*e.g.* poluição, destruição da vegetação ripária, espécies invasoras). Esses estudos podem permear diversos níveis de organização biológica, constituindo uma abordagem essencial para compreender os processos relacionados à manutenção da diversidade de espécies e o manejo sustentável de ambientes.

Os riachos são rios de pequena ordem, canalizados e vadeáveis (*wadeable*), com áreas de inundação não persistentes (Esteves & Aranha 1999), que apresentam alta heterogeneidade de microhabitat, alternando corredeiras e remansos. Diferenças locais da topografia, história geológica,

relações biogeográficas, sazonalidade da pluviosidade e aporte de material vegetal e animal são fatores que influenciam a fauna aquática, devendo ser considerados nos estudos que tratam da ecologia trófica de peixes.

Os riachos e a vegetação ripária são sistemas conectados por movimentos de organismos e fluxos de materiais orgânicos e inorgânicos (Baxter *et al.* 2005). Tais trocas fornecem subsídios energéticos para a manutenção dos peixes, que se alimentam direta e/ou indiretamente dessas fontes alóctones. Assim, a vegetação marginal atua sobre a organização trófica da ictiofauna em riachos através do sombreamento, aporte de material alóctone, e do provimento de serviços estruturais, como controle da erosão e manutenção da heterogeneidade de microhabitat (Baxter *et al.* 2005, Boulton *et al.* 2008).

Embora estudos sobre a ictiofauna de riacho tenham contribuído para avanços no conhecimento sobre ecologia trófica nas últimas duas décadas, algumas questões levantadas no capítulo sobre ecologia trófica (Esteves & Aranha 1999) da edição de 1999 da então *Oecologia Brasiliensis*, continuam atuais, tendo em vista que: (a) estudos em grandes rios e represas também aumentaram em número, especialmente resultantes de grandes projetos de monitoramento de hidrelétricas em todo o país; (b) riachos que ocupam uma grande superfície como os da Amazônia ainda continuam relativamente pouco estudados; (c) a destruição das zonas ripárias se agravou nas últimas décadas, pela maior ocupação humana através da intensificação de diversas atividades; (d) existe uma grande diversidade de riachos nos diferentes biomas que os tornam únicos; e (e) apesar de ser atualmente amplo, esse conhecimento adquirido é, ainda, fragmentado.

Além disso, nos últimos anos, novas ferramentas relacionadas ao estudo de ecologia trófica foram desenvolvidas, como Análises de Isótopos Estáveis (AIE) e outros traçadores bioquímicos (ver Albrecht *et al.* 2021), bem como técnicas moleculares (*Next Generation Sequencing* - NGS - Pompanon *et al.* 2012). Tais ferramentas permitiram avanços no conhecimento e levantamento de novas hipóteses no contexto da

ecologia trófica, ao incorporarem informações sobre a assimilação dos recursos ao invés de somente considerar o consumo pelos peixes (AIE) ou ao adicionarem precisão na identificação dos itens consumidos (NGS).

Apesar dos avanços verificados nas duas últimas décadas no que diz respeito ao estudo da ecologia trófica, ainda há carência de informações básicas sobre a história natural de peixes de riacho no Brasil, incluindo a sua biologia alimentar e suas respostas a variações naturais e antrópicas. É importante ressaltar que dados sobre a ecologia trófica dos peixes também são úteis para subsidiar outros campos de investigação como diversidade funcional (Casatti *et al.* 2015), Índices de Integridade Biótica (Jaramillo-Villa & Caramaschi 2008) e modelagem ecossistêmica (Christensen & Pauly 1992).

Neste estudo, analisamos as informações relativas à ecologia trófica de peixes de riacho disponíveis na literatura até maio de 2020, considerando-se as bases de dados *Scopus*, *Web of Science*, *Scielo* e *Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts (ASFA)*. Foram utilizadas diversas combinações de palavras-chave para as buscas, contendo (*fish**) AND (*stream*) AND (*feeding OR diet*) AND (outros termos de interesse). A partir do levantamento bibliográfico inicial foram selecionados os trabalhos mais relevantes para exemplificar os diferentes tópicos abordados, visando ilustrar os principais tipos de enfoque utilizados em estudos de ecologia trófica. Apresentamos o estado da arte dos estudos relacionados à ecologia trófica de peixes de riacho no Brasil, fornecendo uma síntese sobre os principais métodos e abordagens correntes e potenciais neste campo de estudo.

ASPECTOS METODOLÓGICOS

A ecologia trófica de peixes pode ser estudada através de diversos métodos. Tradicionalmente, têm-se usado análises de conteúdo estomacal ou intestinal (ACE), que resultam em dados qualitativos e quantitativos dos recursos consumidos. Os itens identificados podem ser analisados qualitativamente (frequência de ocorrência) e quantitativamente (métodos volumétricos - incluindo o método dos pontos, o numérico e o gravimétrico) (Hyslop 1980),

podendo estes métodos ser combinados em diversos índices ou gráficos (Silveira *et al.* 2019). A ACE fornece informações sobre o alimento consumido recentemente e, apesar de algumas limitações, é a melhor escolha se o foco é o estudo da comunidade ou das populações, pois caracteriza as interações tróficas entre os peixes e suas presas (Nielsen *et al.* 2018, Silveira *et al.* 2019).

Técnicas moleculares, como *Next Generation Sequencing* (Pompanon *et al.* 2012) prometem avanços nas análises de conteúdo estomacal, especialmente para aumentar a resolução na identificação dos itens consumidos até o nível específico, ao comparar os sequenciamentos de amostras de DNA total com bibliotecas de referência (*Barcode of Life Database*; *GeneBank*). É comum encontrar conteúdos muito digeridos ou fragmentados, seja pelo tempo decorrido entre a alimentação do peixe e sua captura, seja pelo modo de ingestão do alimento, fragmentando-o durante a mandibulação ou, ainda, por retirá-lo do ambiente já em pedaços, ou em decomposição. O aumento da resolução é vantajoso para desvendar interações reais entre as espécies dentro das comunidades e calcular com mais precisão os descritores das teias tróficas (Roslin & Majaneva 2016). Revisões que incluem o uso de técnicas moleculares em estudos sobre ecologia trófica podem ser encontrados em Roslin & Majaneva (2016), Nielsen *et al.* (2018) e Silveira *et al.* (2019). Até onde sabemos, estudos com peixes de riacho utilizando essas técnicas ainda não foram publicados, mas alguns estudos revelam o potencial das técnicas de DNA *metabarcoding* para peixes, especialmente os piscívoros, nos quais as presas estão frequentemente muito digeridas (*e.g.* Aguilar *et al.* 2017).

As informações fornecidas pela ACE podem ser complementadas pela análise dos isótopos estáveis (AIE) e outros traçadores bioquímicos, que permitem traçar a assimilação de recursos em mais longo prazo (ver Albrecht *et al.* 2021). Cada uma dessas ferramentas apresenta vantagens e desvantagens, e tem o potencial de gerar informações diferentes, que podem ser complementares. Os estudos aqui inseridos lidam, em sua maioria, com ACE, a técnica mais antiga e amplamente utilizada em estudos tróficos de peixes de riacho no Brasil.

Guildas tróficas

O termo “guilda” foi originalmente proposto e definido por Root (1967) como “um grupo de espécies que exploram a mesma classe de recursos ambientais de forma semelhante”. Embora algumas espécies possam ser facilmente enquadradas em guildas tróficas, muitas, especialmente na região tropical, apresentam grande flexibilidade na dieta, que pode variar espacial ou sazonalmente, bem como ao longo do ciclo de vida. A classificação em guildas varia de acordo com autor e ambiente estudado, sobretudo pelos diferentes critérios utilizados para designar as espécies que se alimentam de itens de origem animal. Consequentemente, uma única espécie pode ter várias designações de guilda, limitando a precisão e aplicabilidade do termo (González-Salazar *et al.* 2014).

Alguns estudos, como de Grossman *et al.* (1982), reconhecem até três papéis tróficos por espécie, em função da flexibilidade na dieta. Para o enquadramento das mesmas em guildas esses autores utilizam o critério de que 70 %, ou mais, dos itens pertençam a uma determinada categoria. Já González-Salazar *et al.* (2014), estudando outros grupos animais, consideraram três critérios principais para identificar cada guilda: tipo principal de alimento, substrato de forrageamento e período de atividade, todos relacionados a atributos morfológicos e fisiológicos das espécies, tais como formato do corpo, morfologia do trato digestivo e capacidade visual (Allan & Castillo 2007). Para classificar as espécies em guildas de forma mais objetiva, diferentes técnicas multivariadas (análises de componentes principais, análises de agrupamento e correlação canônica) têm sido propostas (Voigt *et al.* 2007), porém estas também apresentam algumas limitações (González-Salazar *et al.* 2014).

O número de estudos que trata da ecologia trófica de peixes de riacho no Brasil é elevado, com predominância de abordagens que envolvem estudos de comunidades. Com o intuito de detectar padrões tróficos em riachos de diferentes bacias hidrográficas brasileiras, foi realizado um levantamento considerando-se apenas trabalhos que abordam estudos autoecológicos e/ou de taxocenoses incluindo até quatro espécies, o que resultou na seleção de 34 estudos (Tabela 1). Os resultados foram agrupados e adaptados com

base na proposta de Allan & Castillo (2007), que consideram a classificação em guildas baseada apenas nos itens alimentares predominantes.

Com exceção da bacia Amazônica, a guilda dos insetívoros/catadores de superfície foi predominante em número de espécies nas diversas bacias, o que se deve ao grande número de estudos realizados com pequenos caracídeos como espécies do gênero *Astyanax*, *Bryconamericus*, *Knodus* e *Hemigrammus* (bacia do Paraná e rios costeiros), além de Rivulidae, como *Rivulus*, e Glandulocaudini, como *Mimagoniates*, nos rios costeiros. Na Amazônia, esta guilda incluiu espécies de *Moenkhausia*, *Bryconamericus*, *Creagrutus*, *Astyanax*, *Hemigrammus*, além de diferentes espécies de *Carnegiella* e *Gnatocharax*. Embora a maioria dessas espécies possua grande plasticidade trófica, o hábito de ingerir insetos autóctones e/ou alóctones tem sido amplamente relatado para estes caracídeos, como, por exemplo, para *Astyanax paranae* (Characiformes, Characidae) em riachos da bacia do Piracicaba (SP) (Ferreira *et al.* 2012). Características morfológicas dos caracídeos como corpo comprimido, olhos laterais e nadadeiras peitorais laterais superiores, torna-os bons nadadores, dependentes da visão, que habitam a coluna d'água, o que lhes permite a captura de material tanto na superfície como a meia-água (Ferreira 2007).

Peixes onívoros constituem uma das guildas mais importantes em ambientes de água doce (González-Bergonzoni *et al.* 2012) e incluem organismos que se alimentam de presas de mais de um nível trófico (Wootton 2017). Esses organismos exercem um papel importante nos fluxos de energia, na ciclagem de nutrientes e no ecossistema, funcionando como promotores da estabilidade (Kratina *et al.* 2012). A onivoria pode ser considerada uma resposta adaptativa às flutuações sazonais no nível de água em ambientes tropicais, o que influencia a disponibilidade de recursos (Winemiller 1990). Os itens alimentares consumidos são variados, incluindo desde recursos aquáticos como algas, invertebrados - principalmente insetos, e partes de outros peixes, como escamas, nadadeiras e filamentos de brânquias, até recursos de origem terrestre, como insetos, sementes, galhos e folhas (Allan & Castillo 2007). Com exceção da bacia Amazônica, a guilda

dos onívoros foi a segunda mais abundante (Tabela 1), incluindo lambaris dos gêneros *Astyanax* e *Knodus* (Characiformes, Characidae), bagres como *Taunaya bifasciata* (Siluriformes, Heptapteridae) e ciclídeos como *Laetacara* aff. *araguaiae* (Cichliformes, Cichlidae).

A guilda dos insetívoros bentônicos foi a mais abundante na bacia Amazônica, refletindo o estudo da dieta de espécies como *Pygidianops amphioxus* (Siluriformes, Trichomycteridae) (Carvalho *et al.* 2013). Em riachos rochosos na Amazônia, *Characidium* aff. *declivirostre* (Characiformes, Crenuchidae) e *Leptocharacidium omospilus* (Characiformes, Crenuchidae) se alimentaram de larvas e pupas de Chironomidae, Hydroptilidae, Hydropyschidae e Pyralidae (Fernandes *et al.* 2017), indicando comportamento de procura junto ao fundo e a tática do tipo “senta-e-espera”, empregadas por espécies do gênero *Characidium* (Aranha *et al.* 1998). Por outro lado, hábitos mais especializados, como herbivoria e piscivoria foram pouco relatados para as diferentes bacias consideradas, sendo essas guildas mais comuns na bacia Amazônica. Especializações tróficas podem ser consideradas exceções na estratégia alimentar dos peixes, sendo que a dinâmica dos recursos alimentares influencia a ocorrência de especialistas ou generalistas em um determinado habitat (Abelha *et al.* 2001).

Classicamente, diferentes tipos de peixes herbívoros têm sido reconhecidos como pastadores (*grazers*), que se alimentam de algas próximos ao substrato (juntamente com o material inorgânico), ou do perifíton (Keenleyside, 1979); podadores (*browsers*), que obtêm pedaços de plantas acima do substrato, e fitoplanctófagos, ausentes em riachos. Algumas espécies perifívoras possuem adaptações como dentes de diferentes formas e tamanhos, boca e lábios extremamente móveis utilizados para raspar, limar, ou morder algas de rochas, contribuindo para um pastejo eficiente das algas (Keenleyside 1979).

Todavia, alguns autores têm enquadrado peixes pastadores de riacho como herbívoros-detritívoros (Esteves *et al.* 2008) visto que o detrito está geralmente associado a algas, tornando impossível determinar se o mesmo foi selecionado ou ingerido acidentalmente. Frutos e sementes são geralmente consumidos como parte de uma dieta que inclui diversos outros itens de origem

alóctone (*e.g.* Silva *et al.* 2017), não tendo sido relatado, no Brasil, consumo exclusivo destes itens em riachos, conforme é comum verificar em rios de maior porte ou em áreas de inundação na Amazônia (Waldhoff *et al.* 1996).

A guilda de piscívoros contém espécies com diferentes graus de especialização e que inclui, frequentemente, além do consumo de peixes inteiros ou de partes dos mesmos, a ingestão de micro e macroinvertebrados (Allan & Castillo 2007, Winemiller *et al.* 2008), que podem ser consumidos tanto na fase jovem como adulta. No levantamento realizado, essa guilda foi registrada em riachos somente na bacia Amazônica e incluiu espécies como *Batrachoglanis raninus* (Siluriformes, Pseudopimelodidae) e os caraciformes eritrínídeos *Hoplias malabaricus*, *Erythrinus erythrinus* e *Hoplerythrinus unitaeniatus* (Zuanon & Ferreira 2008) (Tabela 1).

Por fim, a guilda dos invertívoros, representada por espécies que se alimentam, além de insetos, de outros invertebrados aquáticos ou terrestres, foi mais frequente na bacia Amazônica. É considerada um componente importante de riachos neotropicais, pois representa um elo entre os invertebrados aquáticos e as espécies piscívoras (Ortiz *et al.* 2011). Espécies registradas nesta guilda incluíram *Rachoviscus crassiceps* (Characiformes, Characidae) em rios costeiros de Mata Atlântica, *Gymnotus refugio* (Gymnotiformes, Gymnotidae) na bacia do Gravataí (RS) e *Pygidianops amphioxus* (Siluriformes, Trichomycteridae) na bacia Amazônica, dentre outras.

Variações espaciais

Inúmeros trabalhos descrevem a estrutura trófica de peixes de riachos considerando as variações longitudinais (*e.g.* Esteves *et al.* 2008, Wolff *et al.* 2013, Vieira & Tejerina-Garro 2017). Os padrões encontrados podem diferir em função do tipo de riacho, porém, o gradiente produzido pela variação nos parâmetros físicos e bióticos contribui de forma expressiva para a formação de guildas tróficas ao longo do riacho (Vanotte *et al.* 1980). No Rio Paraitinga (Alto Tietê, SP), Esteves *et al.* (2008) verificaram variações na distribuição das guildas ao longo do eixo longitudinal, ocorrendo uma dominância de insetívoros e herbívoros-detritívoros nos trechos finais, onde áreas de pasto e eucalipto eram predominantes. Esse resultado

Tabela 1. Porcentagem de espécies pertencentes a diferentes guildas tróficas em diversas bacias hidrográficas brasileiras. Classificações baseadas em análises de conteúdo estomacal e nas guildas adaptadas de Allan & Castillo (2007). Outras bacias incluem aquelas em que houve pequeno número de estudos (Bacia do Paraíba do Sul e Bacia do Paraguai). Levantamento baseado em 34 estudos autoecológicos e/ou de taxocenoses.

Table 1. Percentage of species belonging to different trophic guilds in Brazilian hydrographic basins. Classifications based on stomach contents analysis and guilds adapted from Allan & Castillo (2007). Other basins include those with small number of studies (Paraíba do Sul River Basin and Paraguai River Basin). Survey based on 34 autoecological and/or taxocenosis studies.

Guildas	Itens predominantes	Bacia Amazônica	Alto Paraná	Bacia Litorânea	Outras
Piscívoro	Peixes, micro e macroinvertebrados	14,3			
Invertívoro	Macroinvertebrados, insetos adultos e larvas de insetos	21,4	14,3	7,7	16,7
Insetívoro/catador de superfície e coluna d'água	Insetos terrestres e larvas aquáticas, material de deriva, zooplâncton	14,3	42,9	30,8	33,3
Insetívoro/bentônico	Insetos imaturos	28,6	14,3	23,1	
Herbívoro	Frutos, sementes, matéria vegetal, algas	7,1			
Onívoro	Ampla diversidade de itens de origem animal e vegetal	14,3	28,6	23,12	33,3
Herbívoro-detrítivo	Perifíton e detrito			7,7	
Número de espécies registradas		14	7	13	6

foi atribuído a características específicas do habitat tais como baixa cobertura vegetal, alta velocidade da água, grande sinuosidade e maior profundidade.

Outros estudos utilizam escalas em nível de micro e/ou de mesohabitat, considerado uma unidade fisionômica homogênea, que resulta da interação entre forças hidrológicas e geomorfológicas (Jähnig *et al.* 2009). Estudos em diferentes mesohabitat em riachos do Alto Paraná mostraram dominância de peixes com dieta onívora em poções, e de pastadores, como *Hypostomus nigromaculatus* (Siluriformes, Loricariidae), e insetívoros bentônicos como *Pseudopimelodus pulcher* (Siluriformes, Pseudopimelodidae) e *Cetopsorhamdia iheringii* (Siluriformes, Heptapteridae) em corredeiras (Teresa & Casatti 2012), corroborando outros estudos que indicam que o aumento da variedade de itens alimentares disponíveis em poções

favorece a presença de espécies generalistas (Berkman & Rabeni 1987).

Na escala de paisagem, enquanto alguns estudos como os de Vieira *et al.* (2014) e Gonçalves *et al.* (2018) procuraram verificar os fatores que determinam a estrutura trófica em riachos de áreas naturais, a maioria dos trabalhos abordou a questão da influência antrópica sobre a estrutura trófica de peixes de riacho (Cruz & Cetra 2013, Manoel & Uieda 2018, Barbosa *et al.* 2020).

Variações sazonais

A sazonalidade tem sido considerada um aspecto importante na estruturação trófica da comunidade de peixes de riacho, especialmente pela interface de riachos com a vegetação ripária, que contribui com o aporte de material alóctone (Boulton *et al.* 2008). Em florestas tropicais, a produção da serapilheira pode ser sazonal, quando ocorre uma estação seca acentuada, ou não-sincronizada,

quando a produção é relativamente constante durante o ano (Gonçalves *et al.* 2006). No período chuvoso, além da ocorrência de modificações físicas, químicas e biológicas da água relacionadas ao aumento da vazão, grande quantidade de serapilheira e matéria orgânica acumulada da vegetação ripária pode ser transportada a jusante (Carvalho & Uieda 2010). Assim, flutuações na disponibilidade de alimento impõem novas condições de sobrevivência às espécies, causando mudanças quali e quantitativas em sua dieta. Ao mesmo tempo, inundações repentinas podem “lavar” os substratos, reduzindo a disponibilidade dos recursos bentônicos para os peixes (Pringle & Hamazaki 1997).

A ausência de variações sazonais na dieta dos peixes foi verificada em rios costeiros da Mata Atlântica (Esteves & Lobón-Cervía 2001, Gonçalves *et al.* 2018), em riacho do Alto Tietê (Esteves *et al.* 2008), e em riachos do Cerrado (Schneider *et al.* 2011). Outros estudos, por sua vez, verificaram mudanças sazonais na dieta de peixes em riachos do Paraná (Bonato *et al.* 2012), no Mato Grosso do Sul (Brandão-Gonçalves *et al.* 2010) e em igarapés amazônicos (Silva *et al.* 2016). Esses diferentes resultados indicam que a sazonalidade da dieta está relacionada a vários aspectos como regime pluviométrico e hidrológico, posição do riacho na bacia, uso do solo, integridade da floresta ripária, tipo de alimento disponível nas diferentes épocas do ano, sempre relacionado ao tipo de ecossistema estudado. De fato, diversos estudos indicam que, em riachos tropicais, os recursos alóctones diminuem na época seca, levando a uma maior ingestão de alimentos autóctones, período no qual também ocorre um aumento na densidade de peixes e das interações interespecíficas (Winemiller & Jepsen 1998).

Variações na dieta e morfologia

Estudos demonstram variação na dieta em função do tamanho do corpo (*e.g.* Dala-Corte 2016), forma do corpo (*e.g.* Mazzoni *et al.* 2010b) e estruturas anatômicas relacionadas à captura de alimento (*e.g.* Bonato *et al.* 2017). Dala-Corte *et al.* (2016) detectaram mudanças no comprimento padrão e do intestino de um lambari em um riacho costeiro do sul do Brasil, que podem ser individuais ou responder a variações no ambiente. Bonato *et al.* (2017) observaram que a posição da boca e

número de dentes podem estar relacionados ao tamanho dos itens capturados ou a uma dieta rica em vegetais, insetos aquáticos ou terrestres. A morfologia não deve ser considerada como determinante da dieta (*e.g.* Garcia *et al.* 2020), porém o estudo das variações morfológicas auxilia na compreensão da ecologia e segregação trófica de peixes de água doce (*e.g.* Silva *et al.* 2016).

A dieta pode também variar ao longo do ciclo de vida, o que está, em parte, associado a mudanças morfológicas que ocorrem ao longo do desenvolvimento, podendo representar uma forma de partilha de recursos limitados que viabiliza maior abundância da espécie no local (*e.g.* Russo *et al.* 2002). Estudos têm demonstrado variação ontogenética na dieta de peixes onívoros, com predomínio de itens animais na dieta dos indivíduos jovens, e de vegetais nos adultos (Vitule *et al.* 2008, Dala-Corte *et al.* 2016). Esse padrão acentua a onivoria na espécie, sendo, portanto, importante considerar o tamanho dos indivíduos nas amostras, pois diferenças na dieta da espécie podem estar refletindo variações ontogenéticas.

Assim, diferenças na dieta relacionadas ao tamanho do peixe podem sugerir que os indivíduos alteram o nicho trófico e o papel funcional ao longo do ciclo de vida (*e.g.* Dala-Corte 2016), sendo importante compreender esta dinâmica para uma correta descrição da estrutura e do funcionamento da comunidade.

Partilha de recursos

A partilha de recursos é descrita como um mecanismo importante que pode levar à diminuição da competição e viabilizar a coexistência de espécies (Ross, 1986). O habitat, o tempo e o alimento são as principais dimensões dessa partilha, sendo que a última é descrita como a mais importante em peixes (Ross, *op cit.*). A maioria dos estudos sobre este tema no Brasil está restrita às bacias do Rio Paraná, do Leste e Amazônica. Em outras bacias, essas informações são raras, o que representa uma lacuna a ser preenchida.

Diversos estudos sobre partilha de recursos têm focado nas relações intra ou interespecíficas, considerando um número variável de espécies. Tais estudos podem incluir grupos de espécies filogeneticamente e, portanto, morfológicamente muito próximas (Abilhoa *et al.* 2016), e buscam

verificar as relações dentro de guildas ou grupos taxonômicos próximos. Nessa abordagem, a partilha de recursos tróficos visa compreender essa dimensão do nicho, verificando as interações entre peixes em função das condições de conservação do ambiente (Bonato *et al.* 2012), morfologia dos peixes (da Silva *et al.* 2012) e ocupação do habitat (Aranha *et al.* 1998).

Comparações intraespecíficas usualmente são feitas entre jovens e adultos, relacionando as variações observadas à ontogenia ou à ocupação de diferentes habitats (*e.g.* Mazzoni *et al.* 2010). Outros estudos sugerem que as variações na dieta entre jovens e adultos podem favorecer a coexistência de indivíduos em um ambiente com recursos restritos (Barreto & Aranha 2006). Outro enfoque é o de variações intrapopulacionais no uso dos recursos que não estão relacionadas ao sexo, morfologia ou ontogenia, mas ao uso diferenciado de recursos entre os indivíduos (especialização individual - Araújo *et al.* 2011). Essa especialização individual fica evidente quando a amplitude de nicho trófico é mais estreita no indivíduo do que na população, e é apontada como um dos mecanismos que evita a competição intraespecífica por recursos (Araújo *et al.* 2011). Todavia, ainda existem diversas lacunas de conhecimento a serem preenchidas em relação à dieta e adaptações a pressões seletivas em peixes de riacho, sendo importante não deixar de lado a perspectiva de que o nicho das espécies é formado pelo nicho dos indivíduos, ou seja, deve-se considerar que a complexidade das interações começa no nível intrapopulacional.

A partilha de recursos alimentares também pode ocorrer sazonalmente, alternando entre períodos de maior e menor sobreposição dependendo do regime de cheia/seca e da disponibilidade de alimentos. Em riachos brasileiros, Tófoli *et al.* (2010) encontraram maior disponibilidade de recursos e maior sobreposição alimentar no período chuvoso que no período seco. Porém, são raros os estudos no Brasil que descrevem a disponibilidade de recursos para os peixes em riachos, o que representa uma grande lacuna a ser preenchida para agregar qualidade e precisão aos estudos de partilha de recursos.

Estrutura trófica

A estrutura trófica descreve o sistema ou organização dos organismos em diferentes níveis

tróficos, mostrando as relações alimentares entre produtores e consumidores em uma área e tempo definidos (Sabo & Gerber 2014). Essas relações podem ser resumidas em termos de composição e abundância de diferentes guildas tróficas, amplitude e sobreposição de nicho trófico ou representadas através de cadeias e teias tróficas. As cadeias tróficas são sequências lineares que ligam os níveis tróficos (Sabo & Gerber 2014), dos produtores aos predadores de topo, e podem ter diferentes comprimentos (número de níveis) no mesmo sistema. As teias tróficas possuem diversas cadeias que se ramificam e se interligam, formando uma rede que representa as ligações tróficas entre todas as espécies amostradas no habitat. Descrições de teias aquáticas completas, incluindo a alimentação de todos os organismos heterotróficos, são raras (Motta & Uieda 2005, Ceneviva-Bastos *et al.* 2012), porém o termo “teias tróficas” também tem sido utilizado para se referir às ligações tróficas diretas que levam os peixes (consumidores) até seus recursos (*e.g.* Winemiller 1990).

Diversos fatores influenciam as teias tróficas aquáticas, consideradas macrodescritores das interações da comunidade (Jepsen & Winemiller 2002). Esses incluem a história de vida, a estrutura em tamanho, a densidade populacional e o movimento dos organismos, que podem conectar diferentes elementos da paisagem (Winemiller & Jepsen 1998). Além disso, temas da ecologia de paisagem como variação espacial na qualidade do habitat, efeito de ecótonos e conexões da paisagem, escala e contexto espacial, têm sido considerados forças-chave para compreender a dinâmica da teia trófica local (Polis *et al.* 1997). Mudanças sazonais na qualidade e na disponibilidade de habitat também podem causar alterações na composição da biota, influenciando a dinâmica populacional e as interações tróficas entre espécies (Winemiller & Jepsen 1998).

Os estudos aqui analisados compreendem abordagens que: a) descrevem as teias tróficas de riacho através do estudo da alimentação de um ou mais tipos de organismos e o papel desempenhado pelos peixes nas mesmas, b) analisam a estrutura trófica da ictiofauna, relacionando suas variações com elementos da paisagem, eixo longitudinal ou nas escalas de micro ou mesohabitat. Esses estudos utilizam diferentes metodologias, como

análises de conteúdo estomacal, de isótopos estáveis ou uma combinação de ambos.

Estudos com teias tróficas baseadas em análises de dieta de peixes no Brasil incluem trabalhos desenvolvidos em riachos do Sudeste, como no Córrego Potreirinho, SP, caracterizado por ser um sistema baseado em detritos e alto grau de onivoria (Motta & Uieda 2008), incluindo os peixes. Na região noroeste do estado de São Paulo, as teias tróficas em dois riachos basearam-se principalmente em detritos, observando-se alto grau de onivoria, considerando-se um total de 139 espécies tróficas (Ceneviva-Bastos *et al.* 2012). Em relação à segunda abordagem, diversos trabalhos têm descrito a estrutura trófica da ictiofauna de riacho considerando as variações longitudinais (Luiz *et al.* 1998, Esteves *et al.* 2008, Nimet *et al.* 2015, Lopes *et al.* 2016, Wolff *et al.* 2013, Vieira & Tejerina-Garro 2017). Os padrões encontrados podem diferir em função do tipo de riacho, porém, de modo geral, é sabido que o gradiente produzido pela variação nos parâmetros físicos (por exemplo, vazão, largura do canal e cobertura vegetal) e bióticos contribui de forma expressiva para a formação de guildas tróficas ao longo do gradiente (Vanotte *et al.* 1980). Por outro lado, estudos em diferentes mesohabitat em riachos do Alto Paraná, mostraram dominância de peixes com dieta onívora em poções, de pastadores, como *Hypostomus nigromaculatus* (Siluriformes, Loricariidae), e de insetívoros bentônicos, como *Pseudopimelodus pulcher* (Siluriformes, Pseudopimelodidae) e *Cetopsorhamdia iheringii* (Siluriformes, Heptapteridae), em corredeiras (Teresa & Casatti 2012). Esses resultados corroboram estudos que indicam que o aumento da variedade de itens alimentares disponíveis em poções favorece a presença de espécies generalistas (Angermeier & Karr 1983, Berkman & Rabeni 1987).

A estrutura trófica também tem sido estudada através da descrição de grupos tróficos funcionais, que congregam espécies com características morfológicas semelhantes. Essas tendem a desempenhar as mesmas funções e ocupar os mesmos microhabitat, permitindo a comparação da estrutura trófica de diferentes ambientes, bacias hidrográficas e origens biogeográficas, e a compreensão dos processos que permitem a coexistência de um grande número de espécies

(Brejão *et al.* 2013). Esses autores, através de observações subaquáticas, descreveram a organização funcional da fauna de peixes em riachos da Amazônia baseando-se nas táticas alimentares e distribuição espacial.

Estudos Experimentais

Embora estudos experimentais *in situ* possam demonstrar a relação de causa-efeito entre as variáveis manipuladas, esta abordagem tem sido pouco utilizada. Ceneviva-Bastos & Casatti (2014) testaram os efeitos do sombreamento sobre a estrutura trófica da ictiofauna e sugeriram que o sombreamento artificial não seria eficaz em promover nem aporte de materiais alóctones à teia trófica aquática, nem o aumento da heterogeneidade do habitat, concluindo que a restauração da vegetação ripária é essencial para comunidades de riachos. Manzotti *et al.* (2020), em riachos do Alto Paraná, demonstraram que a instalação de microhabitat artificiais aumentou a diversidade do habitat e abundância de algumas espécies, contudo, sem alterar a riqueza, diversidade e características funcionais da comunidade. Esses resultados confirmam que a restauração experimental de riachos impactados, em escala local e temporal curta, pode não promover as condições e atributos desejados na comunidade de peixes.

Apesar da promessa de resultados significativos para a compreensão de relações causa-efeito, estudos experimentais ainda são escassos, principalmente por dificuldades logísticas e de estrutura. É necessário conseguir um local com segurança e estabilidade para evitar interferência externa ou distúrbios diversos que possam inviabilizar o experimento, além de recursos para a montagem e acompanhamento do mesmo.

Impactos antrópicos

No Brasil, estudos sobre o efeito de diversas modificações ambientais na ecologia trófica de peixes de riacho aumentaram desde a última década. O presente levantamento detectou que grande parte dos estudos tem focado dois grandes temas: as modificações no uso do solo, com ênfase no papel da zona ripária e os efeitos da urbanização sobre a dieta de peixes e, em menor número, comparações da dieta entre habitat com diferente complexidade estrutural, onde os fatores

que influenciam as variações sobre a dieta não são especificados.

Em regiões de cultivo de cana no estado de São Paulo, onde a vegetação ripária varia em função da atividade agrícola, Santos *et al.* (2015) verificaram que, em riachos com mata secundária, os insetívoros foram predominantes, enquanto onívoros e carnívoros ocorreram igualmente entre locais com diferentes condições ripárias. Detritívoros como *Phalloceros* spp. ocorreram especialmente em locais com predomínio de cana-de-açúcar. Tais resultados são esperados, pois, conforme a degradação é intensificada, as espécies de topo são as primeiras a desaparecer (Wichert & Rapport 1998). Na bacia do Piracicaba, SP, Ferreira *et al.* (2012), observaram que dois caracídeos apresentaram grande flexibilidade na dieta em resposta às diferentes condições ripárias, como também verificado em riachos do Cerrado por Leite *et al.* (2015).

Em um estudo que utilizou isótopos estáveis para investigar a assimilação de recursos por cinco espécies abundantes em riachos de Cerrado em situação de diferentes usos do solo, incluindo pastagens e plantio de cana-de-açúcar, a maioria das espécies apresentou pequena variação dos recursos assimilados entre os locais e apenas *Astyanax altiparanae* (Characiformes, Characidae) incorporou novos recursos alimentares em riachos alterados (Carvalho *et al.* 2015). Nesses riachos, Carvalho *et al.* (2017) observaram que comunidades de peixes sob influência da cana-de-açúcar apresentaram a menor amplitude de nicho isotópico (ver Albrecht *et al.* 2021), demonstrando que o uso do solo altera a composição isotópica de consumidores e recursos, podendo influenciar negativamente a estrutura das teias tróficas aquáticas.

Estudos abordando o efeito da urbanização têm registrado aumento da frequência e magnitude das flutuações na disponibilidade de recursos alimentares, o que influencia a estratégia de aquisição e escolha do alimento (Stasko *et al.* 2015). Na bacia do Paraná foi demonstrado que a espécie invasora *Poecilia reticulata* (Cyprinodontiformes, Poeciliidae) apresentou espectro alimentar mais amplo e maior diversidade de presas nos riachos pouco urbanizados (Ganassin *et al.* 2019). Situação semelhante foi verificada para *Imparfinis mirini* (Siluriformes, Heptapteridae), em que

maior diversidade de presas na dieta ocorreu em riachos rurais e peri-urbanos (Tófoli *et al.* 2013). Esses estudos, bem como aqueles realizados em outros continentes, indicam que a urbanização altera a disponibilidade de alimento, aumenta a presença de espécies invasoras e causa mudanças no tamanho corporal, no crescimento e na fecundidade (Marques *et al.* 2019). Todavia, os mecanismos ecológicos e evolutivos que atuam sobre a estrutura trófica em ecossistemas urbanos ainda necessitam ser melhor investigados, incluindo-se um melhor conhecimento de como a mudança nos predadores de topo, a introdução de mesopredadores e de onívoros não nativos podem afetar os níveis tróficos inferiores.

Outra abordagem, ainda pouco utilizada em riachos brasileiros, está relacionada aos efeitos do tipo cascata trófica (*top-down*; Northcote 1988), quando os peixes regulam a dinâmica dos organismos dos níveis tróficos inferiores, selecionando presas e/ou influenciando a ciclagem de nutrientes (Shurin *et al.* 2002), ou quando os níveis tróficos superiores são afetados pela disponibilidade de recursos basais (*bottom up*; McIntosh *et al.* 2005). No Brasil, poucos estudos abordam essas questões em riachos, podendo ser citado o estudo de Motta & Uieda (2008), que realizaram experimentos de exclusão de peixes e seus efeitos sobre a quantidade de matéria orgânica e algas, e Winckler-Sosinski *et al.* (2008), que verificaram que a densidade de Plecoptera aumentou em locais onde a truta-arco-íris foi excluída. Essas abordagens podem fornecer informações importantes sobre os efeitos da mudança de composição das comunidades sobre a estrutura dos ecossistemas e a abundância de vários organismos (Myers *et al.* 2007).

A poluição por plásticos, que podem ser ingeridos pelos peixes durante a alimentação, é um tema que tem ganhado atenção nos últimos anos. Ribeiro-Brasil *et al.* (2020) encontraram fragmentos de nano, micro ou mesoplásticos no trato gastrointestinal das 14 espécies de peixes de pequeno porte analisadas em igarapés amazônicos, e Garcia *et al.* (2020) encontraram microplásticos (< 0,5 mm) em dez espécies em riachos urbanizados do sul do Brasil. A ingestão de plásticos pode afetar processos fisiológicos, alterar o comportamento de predação, o desempenho natatório e a atividade intestinal (Wen *et al.* 2018),

além de acelerar os processos de bioacumulação nas cadeias tróficas (Mattsson *et al.* 2014).

Impactos em escala global, como as mudanças climáticas, podem atuar de duas maneiras deletérias sobre comunidades aquáticas: causando extinções diretas de espécies ou causando desestruturas progressivas das comunidades por alterações na amplitude de distribuição de espécies em consequência das alterações previstas no regime de chuvas e padrões de temperatura (Oberdorff *et al.* 2015). Os peixes podem ser afetados de ambas as formas, porém, no segundo caso, poderiam ser prejudicados especialmente pelas alterações na distribuição de recursos alimentares. Assim, modificações na distribuição de espécies decorrentes de mudanças climáticas globais podem alterar a estrutura e composição das comunidades de peixes, e as interações competitivas e de predação, resultando na modificação da estrutura trófica.

CONCLUSÃO

Os resultados aqui apresentados indicam que, embora existam estudos sobre ecologia trófica de peixes em praticamente todos os biomas brasileiros, a maior parte deles ainda se concentra na região Sudeste. Alguns riachos como os de Cerrado, os intermitentes, e aqueles com condições limnológicas peculiares, como riachos de águas pretas da Mata Atlântica e da Amazônia, merecem maior atenção.

Estudos sobre a estrutura trófica da ictiofauna, variação espacial, sazonal, ontogenética e o efeito de diferentes impactos antrópicos indicam grande variabilidade nos resultados. Isso está relacionado às complexas inter-relações entre os diferentes componentes bióticos e abióticos de riachos, à variedade de ecossistemas e impactos humanos e às diferenças no desenho metodológico utilizado. Além disso, a identificação de fatores bióticos e abióticos que atuam de forma isolada devem ser melhor investigados, incluindo a obtenção de informações mais precisas dos regimes de vazão de diferentes tipos de riachos, a identificação espacial de gradientes químicos e físicos (incluindo turbidez, teor de nutrientes e de matéria orgânica) e o registro de espécies invasoras.

Estudos que abordam o papel das espécies

invasoras na ecologia trófica dos peixes e nas teias tróficas aquáticas são escassos, demandando maior atenção em vista das alterações que podem causar nas comunidades pela predação direta, competição com nativas e efeitos indiretos nas redes alimentares. Embora estudos de natureza experimental sejam ainda incipientes no Brasil, estes poderão ajudar na compreensão das influências diretas e indiretas de fatores bióticos e abióticos sobre a ecologia e interações tróficas da ictiofauna de riachos. Além disso, a identificação mais precisa e a melhor quantificação das fontes alimentares em escala temporal e espacial, a avaliação do conteúdo de energia e das eficiências de assimilação pelos peixes poderão contribuir para o avanço do conhecimento desses importantes ecossistemas.

Cabe ressaltar que os estudos de variações sazonais e espaciais e efeitos antrópicos na estrutura trófica da comunidade, abrangem, de modo geral, curtos períodos, sendo recomendável a realização de estudos de longa duração. Diversos processos atuam em escala de anos ou décadas, como introdução de espécies exóticas, eutrofização, mudanças na vazão, uso do solo, urbanização e mudanças climáticas, e, portanto, estudos de longa duração podem fornecer informações sobre o estado de conservação das comunidades. Da mesma forma, a maior parte dos estudos tem se concentrado na escala local, sendo importante incluir abordagens multi-escala em escala de bacia ou microbacia para compreender a organização trófica das comunidades aquáticas.

Outras questões envolvem conceitos como a relação entre número de níveis tróficos e a produtividade, a integração de dados em abordagens ecossistêmicas e das teias tróficas na perspectiva das comunidades. Ferramentas de modelagem ecossistêmica como Ecopath também devem ser consideradas, em vista dos poucos trabalhos existentes até o momento no Brasil. Outra abordagem integrada consiste na investigação das teias tróficas no âmbito da Teoria de Redes, que estuda as relações entre os nós (consumidores e recursos), devendo contribuir para o avanço no conhecimento de processos que ocorrem em riachos brasileiros.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos aos dois revisores anônimos pelos comentários e sugestões apresentadas.

REFERÊNCIAS

- Abelha, M. C. F., Agostinho, A. A., Goulart, E. 2001. Plasticidade trófica em peixes de água doce. *Acta Scientiarum, Biological Sciences*, 23(2), 425–434. DOI:10.4025/actascibiolsoci.v23i0.2696
- Abilhôa V., Valduga M. O., Frehse F. A., & Vitule J. R. S. 2016. Use of food resources and resource partitioning among five syntopic species of *Hypostomus* (Teleostei: Loricariidae) in an Atlantic Forest river in southern Brazil. *Zoologia*. 33(6), e20160062. DOI:10.1590/S1984-4689zool-20160062
- Aguilar, R., Ogburn, M. B., Driskell, A. C., Weigt, L. A., Groves, M. C., Hines, A. H. 2017. Gutsy genetics: identification of digested piscine prey items in the stomach contents of sympatric native and introduced warmwater catfishes via DNA barcoding. *Environmental Biology of Fishes*, 100, 325–336. DOI 10.1007/s10641-016-0523-8
- Albrecht, M. P., Reis, A. S., Neres-Lima, V., & Zandoná, E. 2021. Isótopos estáveis e outras ferramentas em estudos tróficos de peixes de riachos tropicais. *Oecologia Australis*, 25(2), 283–301. DOI: 10.4257/oeco.2021.2502.05
- Allan J. D., & Castillo M. M. 2007. *Stream Ecology. Structure and Function of Running Waters*, 2nd ed., Dordrecht: Springer, p. 436
- Aranha, J. M. R., Takeuti, D. F., & Yoshimura, T. M. 1998. Habitat use and food partitioning of the fishes in a coastal stream of Atlantic Forest, Brazil. *Revista de Biologia Tropical*, 46, 955–963.
- Araújo, M. S., Bolnick, D. I., & Layman, C. A. 2011. The ecological causes of individual specialization. *Ecology Letters*, 14, 948–958. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2011.01662.x
- Barbosa, A. S., Pires, M. M., & Schulz, U. H. 2020. Influence of Land-Use Classes on the Functional Structure of Fish Communities in Southern Brazilian Headwater Streams. *Environmental Management* 65, 618–629. DOI: 10.1007/s00267-020-01274-9
- Barreto, A. P., & Aranha, J. M. R. 2006. Alimentação de quatro espécies de Characiformes de um riacho da Floresta Atlântica, Guaraqueçaba, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23 (3), 779–788
- Baxter, C. V., Fausch, K. D. & W. Saunders, C. 2005. Tangled webs: reciprocal flows of invertebrate prey link streams and riparian zones. *Freshwater Biology*, 50, 201–220.
- Berkman, H.E., & Rabeni, C.F. 1987. Effect of siltation on stream fish communities. *Environmental Biology of Fishes*, 18, 285–294. DOI: 10.1007/BF00004881
- Bonato, K. O., Delariva, R. L., & da Silva, J. C. 2012. Diet and trophic guilds of fish assemblages in two streams with different anthropic impacts in the northwest of Paraná, Brazil. *Zoologia*, 29(1), 27–38. DOI:10.1590/S1984-46702012000100004
- Bonato, K. O., Burress, E. D., & Fialho, C. B. 2017. Dietary differentiation in relation to mouth and tooth morphology of a neotropical characid fish Community. *Zoologischer Anzeiger*, 267, 31–40. DOI:10.1016/j.jcz.2017.01.003
- Boulton, A. J., Boyero, L., Covich, A. P., Dobson, M., Lake, P. S., & Pearson, R. 2008. Are tropical streams ecologically different from temperate streams. In: Dudgeon, D. (Ed.). *Tropical Stream Ecology*. pp. 257–284. Amsterdam: Elsevier Inc.
- Brandão-Gonçalves, L., de Oliveira, S. A., & Lima-Junior, S. E. 2010. Hábitos alimentares da ictiofauna do Córrego Franco, Mato Grosso do Sul, Brasil. *Biota Neotropica*, 10(2), 22–30. DOI:10.1590/S1676-06032010000200001
- Brejão, G. L., Gerhard, P., & Zuanon, J. 2013. Functional trophic composition of the ichthyofauna of forest streams in eastern Brazilian Amazon. *Neotropical Ichthyology*, 11(2), 361–373. DOI: 10.1590/S1679-62252013005000006
- Carvalho, D. R., Castro, D., Callisto, M., Moreira, M. Z., & Pompeu, P. S. 2015. Isotopic variation in five species of stream fishes under the influence of different land uses. *Journal of Fish Biology*, 87(3), 559–578.
- Carvalho, D. R., Castro, D., Callisto, M., Moreira, M. Z., & Pompeu, P. S. 2017. The trophic structure of fish communities from streams in the

- Brazilian Cerrado under different land uses: an approach using stable isotopes. *Hydrobiologia*, 795, 199–217. DOI:10.1007/s10750-017-3130-6
- Carvalho, E.M., & Uieda, V.S. 2010. Input of litter in deforested and forested areas of a tropical headstream. *Brazilian Journal of Biology*, 70 (2), 283–288.
- Carvalho, M. S., Zuanon, J., & Ferreira, E. J. G. 2013. Diving in the sand: the natural history of *Pygidianops amphioxus* (Siluriformes: Trichomycteridae), a miniature catfish of Central Amazonian streams in Brazil. *Environmental Biology of Fishes*, 97(1), 59–68. DOI:10.1007/s10641-013-0123-9
- Casatti, L., Teresa, F.B., Zeni, J.O., Ribeiro, M.D. Brejão, G.L., & Ceneviva-Bastos, M. 2015. More of the same: high functional redundancy in stream fish assemblages from tropical agroecosystems. *Environmental Management*, 55(6), 1300–1314. DOI: 10.1007/s00267-015-0461-9
- Ceneviva-Bastos, M., Casatti, L., & Uieda, V. S. 2012. Can seasonal differences influence food web structure on preserved habitats? Responses from two Brazilian streams. *Community Ecology*, 13(2), 243–252. DOI:10.1556/ComEc.13.2012.2.15
- Ceneviva-Bastos, M., & Casatti L. 2014. Shading effects on community composition and food web structure of a deforested pasture stream: Evidences from a field experiment in Brazil. *Limnologia*, 46, 9–21. DOI:10.1016/j.limno.2013.11.005
- Christensen, V., & Pauly, D.1992. ECOPATH II — a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling*, 61, 169–185. DOI:10.1016/0304-3800(92)90016-8
- Cruz, B. B., Teshima, F. A., & Cetra, M. 2013. Trophic organization and fish assemblage structure as disturbance indicators in headwater streams of lower Sorocaba River basin, São Paulo, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 11(1), 171–178. DOI: 10.1590/S1679-62252013000100020
- da Silva, J. C., Delariva, R. L., & Bonato, K. O. 2012. Food-resource partitioning among fish species from a first-order stream in northwestern Paraná, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 10(2), 389–399. DOI: 10.1590/S1679-62252012005000008
- Dala-Corte, R. B., Silva, E. R. S., & Fialho, C. B. 2016. Diet-morphology relationship in the stream-dwelling characid *Deuterodon stigmaturus* (Gomes, 1947) (Characiformes: Characidae) is partially conditioned by ontogenetic development. *Neotropical Ichthyology*, 14(2): e150178. DOI:10.1590/1982-0224-20150178
- Esteves, K. E., & Aranha, J. M. R. 1999. Ecologia trófica de peixes de riachos. *Oecologia Brasiliensis*, 06(01), 157–182. DOI:10.4257/oeco.1999.0601.05
- Esteves, K. E., Lobo, A. V. P., & Faria, M. D. R. 2008. Trophic structure of a fish community along environmental gradients of a subtropical river (Paraitinga River, Upper Tietê River Basin, Brazil). *Hydrobiologia*, 598(1), 373–387. DOI:10.1007/s10750-007-9172-4
- Esteves, K. E., & Lobón Cerviá, J. 2001. Composition and trophic structure of a fish community of a clear water Atlantic rainforest stream in southeastern Brazil. *Environmental Biology of Fishes*, 62(4), 429–440.
- Fernandes, S., Leitão, R. P., Dary, E. P., Guerreiro, A. I. C., Zuanon, J., & Bührnheim, C. M. 2017. Diet of two syntopic species of Crenuchidae (Ostariophysi: Characiformes) in an Amazonian rocky stream. *Biota Neotropica*, 17(1), 1–6. DOI:10.1590/1676-0611-bn-2016-0281
- Ferreira, A., De Paula, F. R., De Barros Ferraz, S. F., Gerhard, P., Kashiwaqui, E.A.L., Cyrino, J. E. P., & Martinelli, L. A. 2012. Riparian coverage affects diets of characids in neotropical streams. *Ecology of Freshwater Fish*, 21(1), 12–22. DOI:10.1111/j.1600-0633.2011.00518.x
- Ferreira, K.M. 2007. Biology and ecomorphology of stream fishes from the rio Mogi-Guaçu basin, Southeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 5(3), 311–326. DOI:10.1590/S1679-62252007000300012
- Ganassin, M. J. M., Frota, A., Muniz, C. M., Baumgartner, M. T., & Hahn, N. S. 2019. Urbanisation affects the diet and feeding selectivity of the invasive guppy *Poecilia reticulata*. *Ecology of Freshwater Fish*, 29(2), 252–265. DOI:10.1111/eff.12511
- Garcia, T.D., Quirino, B.A., Pessoa, L.A., Cardozo, A. L. P., & Goulart, E. 2020. Differences in ecomorphology and trophic niche segregation of two sympatric heptapterids

- (Teleostei: Siluriformes) *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 42, e49835. DOI:10.4025/actasciobiolsci.v42i1.49835
- Garcia, T. D., Cardoso, A.L.P., Quirino, B.A., Yofukuji, K.Y., Ganassin, M. J. M. dos Santos, N.C.L., & Fugi, R. 2020. Ingestion of Microplastic by Fish of Different Feeding Habits in Urbanized and Non-urbanized Streams in Southern Brazil. *Water, Air and Soil Pollution*, 231–434. DOI: 10.1007/s11270-020-04802-9
- Gonçalves Jr., J. F., França, J.S., & Callisto, M. 2006. Dynamics of allochthonous organic matter in a tropical Brazilian headstream. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 49(6), 967–973. DOI:10.1590/S1516-89132006000700014
- Gonçalves, C. S., de Souza Braga, F. M., & Casatti, L. 2018. Trophic structure of coastal freshwater stream fishes from an Atlantic rainforest: evidence of the importance of protected and forest-covered areas to fish diet. *Environmental Biology of Fishes*, 101(6), 1–16. DOI:10.1007/s10641-018-0749-8
- González-Bergonzoni, I., Meerhoff, M., Davidson, T. A., Teixeira de Mello, F., Baattrup-Pedersen, A., & Jeppesen, E. 2012. Meta- analysis shows a consistent and strong latitudinal pattern in fish omnivory across ecosystems. *Ecosystems*, 15, 492–503. DOI: 10.1007/ s10021-012-9524-4
- González-Salazar, C., Martínez-Meyer, E., & López-Santiago, G. 2014. A hierarchical classification of trophic guilds for North American birds and mammals. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85(3), 931–941. DOI: 10.7550/rmb.38023
- Grossman, G.D., Moyle, P.B., & Whitaker, J.O. 1982. Stochasticity in structural and functional characteristics of na Indiana stream fish assemblage: A test of community theory. *American Naturalist*, 120, 423–454.
- Hyslop, E.J. 1980. Stomach contents analysis - a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* 17, 411–429.
- Jähnig, S., Lorenz, A., Hering, D. 2009. Restoration effort, habitat mosaics, and macroinvertebrates - does channel form determine community composition? *Aquatic Conservation*, 19(2),157–169. DOI: 10.1002/aqc.976
- Jaramillo-Villa, U., & Caramaschi, E. P. 2008. Índices de Integridade Biótica usando peixes de água doce: uso nas regiões tropical e subtropical. *Oecologia Brasiliensis* 12 (3), 442–463. DOI:10.4257/oeco.2008.1203.06
- Jepsen, D. B., & Winemiller, K. O. 2002. Structure of tropical river food webs revealed by stable isotope ratios. *Oikos*, 96(1), 46–55. DOI: 10.1034/j.1600-0706.2002.960105.x
- Keenleyside, M.H.A. 1979. *Zoophysiology, diversity and adaptation in fish behaviour*. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. p. 208.
- Kratina, P., LeCraw, R. M., Ingram, T., & Anholt, B. R. 2012. Stability and persistence of food webs with omnivory: Is there a general pattern? *Ecosphere*, 3 (6), 1–18. DOI:10.1890/ES12-00121.1
- Leite, G. F. M., Silva, F. T. C., Gonçalves, J. F. J., & Salles, P. 2015. Effects of conservation status of the riparian vegetation on fish assemblage structure in neotropical headwater streams. *Hydrobiologia*, 762(1), 223–238. DOI:10.1007/s10750-015-2351-9
- Luiz, E., Agostinho, A., Gomes, L., & Hahn, N. 1998. Ecologia trófica de peixes em dois riachos da bacia do rio Paraná. *Revista Brasileira de Biologia*, 58(2), 273–285.
- Manoel, P. S., & Uieda, V. S. 2018. Effect of the riparian vegetation removal on the trophic network of a Neotropical stream fish assemblage. *Revista Ambiente e Água*, 13(1), e2088. DOI: 10.4136/1980-993X
- Manzotti, A. R., Ceneviva-Bastos M., Teresa F. B., & Casatti L. 2020. Short-term response of fish assemblages to instream habitat restoration in heavily impacted streams. *Neotropical Ichthyology*, 18(1): e190052. DOI:10.1590/1982-0224-2019-0052
- Mattsson, K., Ekvall, M. T., Hansson, L., Linse, S., Malmendal, A., & Cedervall, T. 2014. Altered behavior, physiology, and metabolism in fish exposed to polystyrene nanoparticles. *Environmental Science & Technology*, 49, 553–561. DOI:10.1021/es5053655
- Mazzoni, R., Moraes, M., Rezende, C. F., & Miranda, J. C. 2010. Alimentação e padrões ecomorfológicos das espécies de peixes de riacho do alto rio Tocantins, Goiás, Brasil. *Iheringia, Série Zoologia*, 100 (2),162–168. DOI:10.1590/S0073-47212010000200012

- McIntosh, A. R., Greig, H. S., McMurtrie, S. H., Nyström, P., & Witerbourn, M. J. 2005. Top-down and bottom-up influences on populations of a stream detritivore. *Freshwater Biology*, 50, 1206–1218 <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01394>.
- Motta, R. L., & Uieda, V. S. 2005. Food web structure in a tropical stream ecosystem. *Austral Ecology*, 30, 58–73. DOI: 10.1111/j.1442-9993.2005.01424.x
- Motta, R. L., & Uieda, V. S. 2008. Independent and interactive effects of a top and an intermediate fish species on the food web structure of a tropical stream. *Community Ecology*, 9(1), 73–82. DOI:10.1556/ComEc.9.2008.1.9
- Myers, R. A., Baum, J. K., Shepherd, T. D., Powers, S. P., & Peterson, C. H. 2007. Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a Coastal Ocean. *Science*, 315, 1846–1850. DOI:10.1126/science.1138657
- Nimet, J., Delariva, R. L., Wolff, L. L., & Silva, J. C. da. 2015. Trophic structure of fish fauna along the longitudinal gradient of a first-order rural stream. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 27(4), 381–393. DOI: 10.1590/s2179-975x2915
- Northcote, T.G. 1988. Fish in the structure and function of freshwater ecosystems: a “top-down” view. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 45, 361–379.
- Nielsen, J. M., Clare, E. L., Hayden, B., Brett, M. T., & Kratina, P. 2018. Diet tracing in ecology: Method comparison and selection. *Methods in Ecology and Evolution*, 9, 278–291. DOI:10.1111/2041-210X.12869
- Oberdorff, T., Ezequel, C. J., Campero, M., Carvajal-Vallejos, F., Cornu, J. F., Dias, M. S., F. Duponchelle, F., Maldonado-Ocampo, J. A., Ortega, H.; Renno, J. F., Tedesco, P. A. 2015. Opinion Paper: how vulnerable are Amazonian freshwater fishes to ongoing climate change? *Journal of Applied Ichthyology*, 31 (4), 4–9. DOI:10.1111/jai.12971
- Ortiz, M., Martín, R., & López-Ordaz, A. 2011. Variación espacial y temporal en la composición de la dieta de peces invertívoros en un río neotropical, Venezuela. *Revista de Biología Tropical*, 59(3), 1217–1231.
- Polis, G. A., Anderson, W. B., & Holt, R. D. 1997. Toward an integration of landscape and food web ecology: The Dynamics of Spatially Subsidized Food Webs. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28(1), 289–316.
- Pompanon, F., Deagle, B. E., Symondson, W. O. C., Brown, D. S., Jarman, S. N., Taberlet, P. 2012. Who is eating what: diet assessment using next generation sequencing. *Molecular Ecology*, 21, 1931–1950. DOI:10.1111/j.1365-294X.2011.05403.x
- Pringle, C. M., & Hamazaki, T. 1997. Effects of fishes on algal response to storms in a tropical stream. *Ecology* 78, 2432–2442.
- Rezende, C. F. & Mazzoni, R. 2006. Disponibilidade e uso de recursos alóctones por *Bryconamericus microcephalus* (Miranda-Ribeiro) (Actinopterygii, Characidae), no córrego Andorinha, Ilha Grande, Rio de Janeiro, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23 (1), doi.org/10.1590/S0101-81752006000100014
- Roslin, T. & Majaneva, S. 2016. The use of DNA barcodes in food web construction—terrestrial and aquatic ecologists unite! *Genome* 59, 603–628. DOI: 10.1139/gen-2015-0229
- Ribeiro-Brasil, D. R. G., Torres, N. R., Picanço, A. B., Sousa, D. S., Ribeiro, V. S., Brasil, L. S., & Montag, L. F. A. 2020. Contamination of stream fish by plastic waste in the Brazilian Amazon. *Environmental Pollution*, 266 (1), 115241. DOI:10.1016/j.envpol.2020.115241
- Root, R. B. 1967. The niche exploitation pattern of the Blue-Gray Gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37, 317–350. DOI: 10.2307/1942327
- Ross, S. T. 1986. Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies. *Copeia*, 1986 (2), 352–388. DOI:10.2307/1444996
- Russo, M. R., Ferreira A., & Dias, R. M. 2002. Disponibilidade de invertebrados aquáticos para peixes bentófagos de dois riachos da bacia do rio Iguaçu, Estado do Paraná, Brasil. *Acta Scientiarum* 24 (2), 411–417. DOI:10.4025/actascibiols.v24i0.2313
- Sabo, J. L., & Gerber, L. R. 2014. Trophic ecology. *Access Science*. Retrieved August 4, 2020, from <https://doi.org/10.1036/1097-8542.711650>
- Santos, F. B., Ferreira, F. C., & Esteves, K. E. 2015. Assessing the importance of the riparian zone for stream fish communities in a sugarcane dominated landscape (Piracicaba River Basin,

- Southeast Brazil). *Environmental Biology of Fishes*, 98, 1895–1912. DOI:10.1007/s10641-015-0406-4
- Schneider, M., de Aquino, P. de P. U., Silva, M. J. M., & Fonseca, C. P. 2011. Trophic structure of a fish community in Bananal stream sub basin in Brasília National Park, Cerrado biome (Brazilian Savanna), DF. *Neotropical Ichthyology*, 9(3), 579–592. DOI:10.1590/s2179-975x0618
- Shurin, J. B., Borer, E. T., Seabloom, E. W., Anderson K., Blanchette, C. A., Broitman, B., Cooper, S. D., Halpern, B. S. 2002. A cross-ecosystem comparison of the strength of trophic cascades. *Ecology Letters*, 5, 785–791. DOI:10.1046/j.1461-0248.2002.00381.x
- Silva, J. C., Gubiani, É. A., Neves, M. P., & Delariva, R. L. 2017. Coexisting small fish species in lotic neotropical environments: evidence of trophic niche differentiation. *Aquatic Ecology*, 51(2), 275–288. DOI:10.1007/s10452-017-9616-5
- Silva, N. C. S., Costa, A. J. L., Louvise, J., Soares, B. E., Reis, V.C.S., Albrecht, M.P. Caramaschi, E.P. 2016. Resource partitioning and ecomorphological variation in two syntopic species of Lebiasinidae (Characiformes) in an Amazonian stream. *Acta Amazonica* 46(1), 25–36. DOI:10.1590/1809-4392201501024
- Silveira, E. L., Semmar, N., Cartes, J. E., Tuset, V. M., Lombarte, A., Ballester, E. L. C., & Vaz-dos -Santos, A. M. 2019. Methods for Trophic Ecology Assessment in Fishes: A Critical Review of Stomach Analyses. *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture*, 1–36. DOI:10.1080/23308249.2019.1678013
- Stasko, A. D., Johnston, T. A., & Gunn, J. M. 2015. Effects of water clarity and other environmental factors on trophic niches of two sympatric piscivores. *Freshwater Biology*, 60, 1459–1474. DOI:10.1111/fwb.12581
- Teresa, F. B., & Casatti, L. 2012. Influence of forest cover and mesohabitat types on functional and taxonomic diversity of fish communities in Neotropical lowland streams. *Ecology of Freshwater Fish*, 21(3), 433–442. DOI:10.1111/j.1600-0633.2012.00562.x
- Tófoli, R. M., Alves, G. H. Z. Z., Higuti, J., Cunico, A. M., & Hahn, N. S. 2013. Diet and feeding selectivity of a benthivorous fish in streams: responses to the effects of urbanization. *Journal of Fish Biology*, 83(1), 39–51. DOI:10.1111/jfb.12145
- Tófoli, R. M., Hahn, N. S., Alves, G. H. Z., & Novakowski, G. C. 2010. Uso do alimento por duas espécies simpátricas de *Moenkhausia* (Characiformes, Characidae) em um riacho da Região Centro-Oeste do Brasil. *Iheringia, Sér. Zool.*, 100(3), 201–206. DOI:0.1590/S0073-47212010000300003.
- Vannote, R. L., Minshall, G.W., Cummins, K.W., Sedell, J. R. & Cushing, C. E. 1980. The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37, 130–137.
- Vieira, T. B., & Tejerina-Garro, F. L. 2014. Avaliação das assembleias de peixes de riachos de diferentes ordens na Bacia do Alto rio Paraná, Brasil Central. *Iheringia - Serie Zoologia*, 104(2), 175–183.
- Voigt, W., J. Perner and T. H. Jones. 2007. Using functional groups to investigate community response to environmental changes: two grassland case studies. *Global Change Biology* 13, 1710–1721. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2007.01398.x
- Vitule, J. R., Braga, M. R., & Aranha, J. M. R. 2008. Ontogenetic, spatial and temporal variations in the feeding ecology of *Deuterodon langei* Travassos, 1957 (Teleostei: Characidae) in a Neotropical stream from the Atlantic rainforest, southern Brazil. *Neotropical Ichthyology* 6(2), 211–222. DOI:10.1590/S1679-62252008000200008
- Waldhoff, D., Saint-Paul, U. & Furch, B. 1996. Value of fruits and seeds from the floodplain forests of central Amazonia as food resource for fish. *Ecotropica*, 2, 143–156.
- Wen, B., Zhang, N., Jin, S., Chen, Z., Gao, J., Liu, Y., Liu, H., & Xu, Z. (2018). Microplastics have a more profound impact than elevated temperatures on the predatory performance, digestion and energy metabolism of an Amazonian cichlid. *Aquatic Toxicology*, 195, 67–76. DOI: 10.1016/j.aquatox.2017.12.010
- Wichert G., & Rapport, D. 1998. Fish community structure as a measure of degradation and rehabilitation of Riparian systems in an agricultural drainage basin. *Environmental Management*, 22, 425–443. DOI:10.1007/s002679900117
- Winckler-Sosinski, L.T., Silveira, T.C.L., Schulz,

- U.H., & Schwarzbald, A. 2008. Interactions between benthic macroinvertebrates and fishes in a low order stream in Campos de Cima da Serra, RS, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 68(4), 695–701. DOI:10.1590/S1519-69842008000400003
- Winemiller, K.O., & Jepsen, D.B. 1998. Effects of seasonality and fish movement on tropical river food webs. *Journal of Fish Biology*, 53, 267–296. DOI:10.1111/j.1095-8649.1998.tb01032.x
- Winemiller, K. O. 1990. Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks. *Ecological Monographs*, 60, 331–367. DOI: 10.2307/1943061
- Winemiller, K. O., Agostinho, A. A., Caramaschi, É. P. 2008. Fish Ecology in Tropical Streams. In: Dudgeon, D. (Ed.). *Tropical Stream Ecology*. pp: 107–140. Amsterdam: Elsevier Inc.
- Wolff, L.L., Carniatto, N., & Hahn, N. S. 2013. Longitudinal use of feeding resources and distribution of fish trophic guilds in a coastal Atlantic stream, southern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 11(2), 375–386. DOI:10.1590/S1679-62252013005000005.
- Wootton, K. L. 2017. Omnivory and stability in freshwater habitats: Does theory match reality? *Freshwater Biology*, 62(5), 821–832. DOI: 10.1111/fwb.12908
- Zuanon, J., & Ferreira, E. 2008. Feeding Ecology of Fishes in the Brazilian Amazon - A Naturalistic Approach. In: Cyrino, J. E. P., Bureau, D. P. & Kapoor, B. G. (Eds.). *Feeding and Digestive Functions in Fishes*. pp: 1–34. Jersey, Plymouth: Science Publishers.

Submitted: 13 August 2020

Accepted: 19 March 2021

*Associate Editors: Érica Pellegrini Caramaschi,
Rosana Mazzoni e
Rafael Pereira Leitão*