Heringeriana 13(2): 29–39. 2019.
http://revistas.jardimbotanico.ibict.br/
Jardim Botânico de Brasília

ISSN 1983-6996 Versão impressa
Heringeriana
ISSN 2359-165X Versão *on-line*

# "Comendo no mesmo prato": sobreposição de nicho trófico de duas espécies de peixes em riachos da bacia do alto rio Tocantins

Dianne Michelle Alves da Silva[1]*, Wadama Fernanda de Souza Oliveira[2], Jaqueline Pereira dos Santos[3], Fagner Junior Machado de Oliveira[4]

**RESUMO:** Espécies próximas filogeneticamente usam recursos similares e podem ser potenciais competidores. Porém, para minimizar a competição interespecífica, as espécies podem apresentar estratégias de divisão de recursos no espaço (entre habitats diferentes), no tipo de alimento consumido e no tempo (diferenças no período de atividade). Essas diferenças podem ser determinantes para a coexistência das espécies. Neste trabalho descrevemos a dieta e investigamos a sobreposição de nicho trófico entre duas espécies de peixes de riachos em dois períodos hidrológicos da bacia do alto rio Tocantins. Descrevemos a dieta das espécies a partir da análise do conteúdo estomacal e a preferência alimentar foi determinada pelo Índice de Importância Alimentar (IAi) para as duas espécies. *Knodus* aff. *chapadae* e *Hyphessobrycon heterorhabdus* preferem consumir invertebrados terrestres e aquáticos durante os dois períodos hidrológicos, embora consumam outros tipos de alimentos de origem vegetal ou animal. As duas espécies possuem uma alta sobreposição de nicho trófico, logo são potenciais competidoras por alimentos. Esses resultados indicam que a coexistência entre esses pequenos caracídeos é mediada por divergência em outras dimensões do nicho e não por diferenças na dieta. Como essas duas espécies possuem uma morfologia semelhante e são filogeneticamente próximas, acredita-se que haja entre elas certa segregação espaço-temporal, permitindo sua coexistência. Ao longo do tempo a coexistência entre essas duas espécies pode ser mantida por divergência na utilização de recursos ou pode haver a extinção local de uma das espécies por exclusão competitiva.

**Palavras-chave: estrutura trófica, particionamento de nicho, peixes de riacho.**

**ABSTRACT ("Eating from the same plate": trophic niche overlap of two fish species from streams in the Upper Tocantins River Basin):** Phylogenetically close species use similar resources and can be potential competitors. However, in order to minimize interspecific competition, species may present strategies for sharing resources in space (among different habitats), in food consumption and in time (differences in the activity period). These differences can be decisive for the coexistence of species. In this work, we describe the diet and investigate the trophic niche overlap of two stream fish species in two hydrological periods in the upper Tocantins River basin. We describe species diets from stomach content analysis and determine feeding preferences with the Alimentary Importance Index (IAi) for both species. *Knodus* aff. *chapadae* and *Hyphessobrycon heterorhabdus* preferred to consume terrestrial and aquatic invertebrates during the two



[1] Doutoranda em Ecologia pela Universidade de Brasília, Distrito Federal. E-mail: dianne.michelle.silva@gmail.com
[2,3] Graduada em Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Goiás, Campus de Porangatu, GO. E-mail: wadamafernanda1@gmail.com
[4] Doutor em Ecologia e Limnologia pelo Programa de pós-graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais, Universidade Estadual de Maringá, Paraná. E-mail: fagner_biologia@hotmail.com
* Autor para correspondência

hydrological periods, although they consumed other types of food with plant or animal origin. Both species have a high trophic niche overlap, so they potentially compete for food. These results show that the coexistence between these small characids is mediated by divergence in other niche dimensions and not by differences in their diets. For these two species have a similar morphology and are phylogenetically close, it is possible that there is certain space-time segregation between these species, allowing for their coexistence. Over time, coexistence between these two species can be maintained by divergence in resource use. Alternatively, competitive exclusion may drive one species to local extinction.

**Keywords: trophic structure, niche partitioning, stream fish.**

## INTRODUÇÃO

Compreender os mecanismos da natureza que permite a coexistência das espécies no espaço e tempo é um tema desafiador em estudos de ecologia. Relações interespecíficas acontecem em ambientes com mais de uma espécie e a coexistência entre elas em sua maior parte é marcada pela competição dos recursos disponíveis, por exemplo, espaço e alimento (MacArthur & Levins 1967, Filotas *et al*. 2010). Logo, mudanças ambientais e a competição por recursos podem afetar a dinâmica de nicho das espécies sobre os ecossistemas ao longo do tempo. O nicho é definido (*in sensu* Hutchinson 1959) como o conjunto de requerimento biológico de uma espécie para que possa ocupar um hábitat e se estabelecer, sendo constituído por n-dimensões (MacArthur & Levins 1967). A coexistência das espécies em ambientes neotropicais ocorre de forma complexa, uma vez que os trópicos têm a maior diversidade biológica do mundo.

Os ambientes aquáticos continentais neotropicais apresentam umas das maiores diversidades de peixes do mundo, somente no território brasileiro há cerca de 2.500 espécies (Levêque *et al*. 2008, Winemiller *et al*. 2008). Cerca de 50% (ca. 1.250 espécies) das espécies de peixes de água doce do Brasil são de pequenos portes e ocupam ambientes aquáticos menores, como os riachos (Castro *et al*. 2003). Com toda essa diversidade de peixes, a coexistência entre as espécies é um desafio, para que uma espécie possa conviver com outra em um mesmo espaço precisam divergir em pelo menos uma dimensão do seu nicho ecológico. As divergências no comportamento trófico, na preferência de substrato e na posição da coluna da água pode diminuir a sobreposição de nicho entre as espécies de peixes em riachos (Bührnheim 2002, Keppeler *et al*. 2015, Silva *et al*. 2017).

Os riachos são ambientes lóticos heterogêneos de baixa ordem (i.e., 1ª a 3ª ordem; *sensu* Strahler 1957) e a estrutura de seus hábitats variam ao longo do espaço e tempo (Vannote *et al*. 1980, Poff & Ward 1990). Os riachos são influenciados pela sazonalidade (i.e., seca e chuva) que promove mudanças na qualidade da água e estrutura dos hábitats (Espírito-Santo *et al*. 2009). Geralmente, no período de seca ocorre a redução no volume de água (Krupek *et al*. 2010) e, em algumas situações, pode haver interrupção do fluxo de água nos riachos. Nesse período, a disponibilidade de alimentos e de habitat torna-se restrita para as espécies. No período chuvoso, há maiores entradas de material alóctone e maior contribuição da matéria orgânica transportada por escoamento superficial (Tonin *et al*. 2017). Além disso, essa estação é associada a um aumento na

variedade de fontes de alimento disponíveis, levando a uma maior diversidade trófica ao consumidor e maior tamanhos dos nichos (Reid *et al*. 2012). As mudanças sazonais mudam a disponibilidade de alimentos, que, por sua vez, refletem nas relações tróficas das populações de peixes nesses ecossistemas (Teresa & Casatti 2012, Weliange *et al*. 2017, Silva-Gonçalves *et al*. 2018). Desta forma, o comportamento trófico das espécies é determinado em diferentes cenários nos riachos: (i) mudanças na entrada de recursos alóctones (i.e., material vegetal, insetos terrestres, detrito, entre outros), que pode variar com a condição da conservação das matas ciliares; e (ii) mudanças nos tipos de substratos (areia, silte, folhiço, cascalho e outros) ao longo do canal dos riachos, que podem influenciar a disponibilidade de invertebrados aquáticos e de perifíton, que colonizam superfícies sólidas em habitats aquáticos (Schlosser 1982, Zeni & Casatti 2014).

Embora os peixes tenham estratégias e características morfológicas diferentes que permitam elas explorarem alimentos e hábitats, a sobreposição do nicho é inevitável quando as espécies são de táxons próximos filogeneticamente. Espécies de peixes filogeneticamente próximas tendem a ter nichos mais similares e consequentemente competirem pelos mesmos recursos (MacArthur & Levins 1967, Winemiller *et al*. 2015). Por meio de informações da alimentação de populações de peixes, é possível investigar as potenciais interações interespecíficas (i.e., predação, competição, transferência de energia na cadeia) (Silva-Gonçalves *et al*. 2018). Espécies que vivem em simpatria e com similaridade anatômica e proximidade filogenética tendem a apresentar alto potencial competitivo (Cetra *et al*. 2011). Nesse cenário, são esperadas variações ecológicas como utilização distinta de hábitats e/ou partilha de recursos para coexistirem (Herder & Freyhof 2006).

Neste estudo, (i) comparamos a preferência alimentar e (ii) avaliamos a sobreposição alimentar entre duas espécies de peixes de riachos (*Knodus* aff. *chapadae* (Fowler, 1906) e *Hyphessobrycon heterorhabdus* (Ulrey, 1894). Também investigamos se a dieta e a sobreposição de nicho das duas espécies divergem ao longo dos períodos hidrológicos (i.e., seca e chuva). *Knodus* aff. *chapadae* e *Hyphessobrycon heterorhabdus* pertencem a ordem Characiformes e família Characidae. As espécies de peixes da família Characidae são bons modelos para avaliar padrões de nicho e de coexistência, pois são filogeneticamente próximos e é um dos grupos mais diversos e amplamente distribuídos em riachos e rios neotropicais (Reis *et al*. 2016, Silva *et al*. 2017).

## MATERIAL E MÉTODOS

*Área de estudo*

O estudo foi realizado em cinco trechos de riachos, de primeira à quarta ordem pela classificação de Strahler (1957), localizados na microbacia do rio Montividiu, sistema do alto rio Tocantins, município de Montividiu, Goiás (Figura 1; Tabela 1). O clima da região apresenta uma estação seca de abril a setembro e uma estação chuvosa de outubro a março (Eiten 1972).

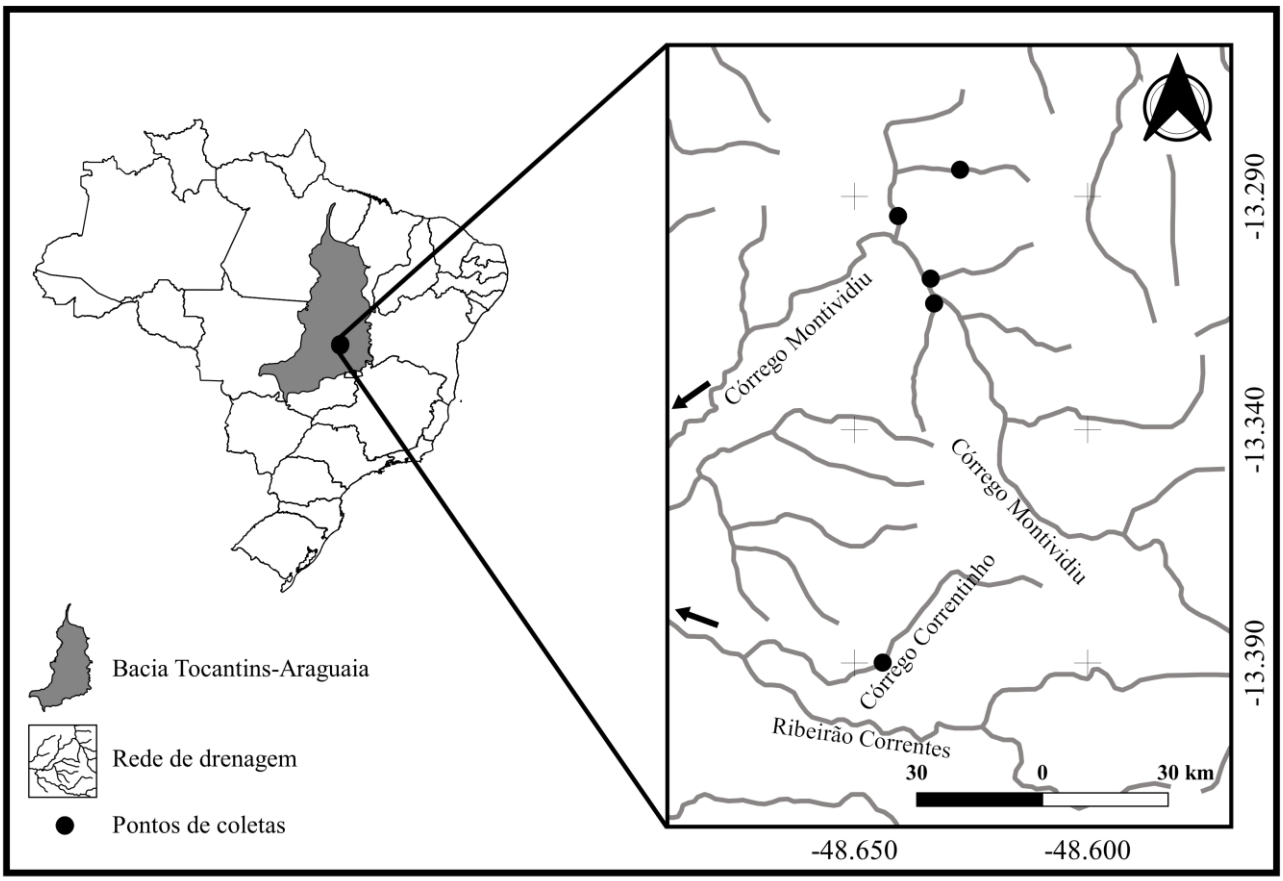



**Figura 1.** Localização dos riachos amostrados na bacia do alto do rio Tocantins.

**Tabela 1**. Coordenadas geográficas (projeção WGS84) e altitude (metros acima do nível do mar) dos riachos no alto rio Tocantins.

| Riacho | Latitude | Longitude | Altitude (m) | Ordem de Strahler |
|---|---|---|---|---|
| R01 | -13.312931 | -48.633253 | 420 | 2 |
| R02 | -13.308031 | -48.633697 | 419 | 3 |
| R03 | -13.284261 | -48.627342 | 437 | 2 |
| R04 | -13.294181 | -48.640642 | 416 | 3 |
| R05 | -13.389228 | -48.644342 | 452 | 3 |

Os riachos na região são relativamente bem preservados e a cobertura de vegetação natural às margens, em geral, são superiores a 30 metros. A cobertura vegetal em uma área de 80×80 metros é em média de 4984,684 m$^2$ (±2119,887; desvio-padrão). As coletas foram realizadas nos meses de setembro de 2012 (estação seca) e fevereiro de 2013 (estação chuvosa). As dimensões (largura e profundidade) e os substratos duros (i.e., areia, cascalho, rochas) e moles (i.e., galhos, folhiço e raízes) variam ao longo do espaço e tempo nos riachos (Tabela 2).

Os peixes foram coletados em trechos de 80 metros em cada riacho. As capturas dos peixes foram realizadas com rede de arrasto feita de telas de náilon (0,3 mm) e puçá no período matutino e o esforço amostral foi de uma hora para três coletores por trecho amostral. Os peixes coletados foram fixados em formol a 10% e, após 48 horas, transferidos para solução de álcool 70%.

**Tabela 2.** Variáveis estruturais ambientais dos riachos na estação seca e chuvosa no alto rio Tocantins. Média (M) e desvio-padrão (DP).

| Riacho | Estação | Profundidade (cm) | Largura (m) | Fluxo (m/s) | Areia (%) | Cascalho (%) | Seixo (%) | Rocha (%) | Argila (%) | Silte (%) | Galhos (%) | Folhiço (%) | Raizes (%) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| R01 | Seca | 22,200 | 1,546 | 2,567 | 0,061 | 0,028 | 0,000 | 0,172 | 0,111 | 0,006 | 0,006 | 0,594 | 0,028 |
| R02 | Seca | 25,311 | 1,441 | 2,222 | 0,156 | 0,037 | 0,092 | 0,067 | 0,011 | 0,000 | 0,000 | 0,571 | 0,067 |
| R03 | Seca | 8,956 | 1,870 | 0,278 | 0,267 | 0,283 | 0,067 | 0,000 | 0,000 | 0,011 | 0,028 | 0,333 | 0,011 |
| R04 | Seca | 10,911 | 1,336 | 0,000 | 0,278 | 0,356 | 0,011 | 0,006 | 0,000 | 0,011 | 0,011 | 0,328 | 0,000 |
| R05 | Seca | 8,000 | 3,750 | 0,000 | 0,078 | 0,000 | 0,006 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,472 | 0,000 |
| | **M** | **15,076** | **1,988** | **1,013** | **0,168** | **0,141** | **0,035** | **0,049** | **0,024** | **0,006** | **0,009** | **0,460** | **0,021** |
| | **DP** | **8,068** | **1,005** | **1,272** | **0,102** | **0,166** | **0,042** | **0,074** | **0,049** | **0,006** | **0,012** | **0,127** | **0,028** |
| R01 | Chuva | 23,330 | 1,502 | 21,233 | 0,389 | 0,000 | 0,033 | 0,033 | 0,328 | 0,000 | 0,000 | 0,022 | 0,000 |
| R02 | Chuva | 26,433 | 1,959 | 25,500 | 0,444 | 0,000 | 0,089 | 0,044 | 0,000 | 0,000 | 0,022 | 0,022 | 0,378 |
| R03 | Chuva | 11,407 | 1,836 | 58,333 | 0,056 | 0,539 | 0,317 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,028 | 0,089 | 0,000 |
| R04 | Chuva | 26,000 | 3,286 | 42,444 | 0,311 | 0,261 | 0,356 | 0,022 | 0,006 | 0,000 | 0,028 | 0,000 | 0,011 |
| R05 | Chuva | 39,222 | 3,890 | 24,144 | 0,461 | 0,117 | 0,033 | 0,300 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,028 | 0,000 |
| | **M** | **25,278** | **2,494** | **34,331** | **0,332** | **0,183** | **0,166** | **0,080** | **0,067** | **0,000** | **0,016** | **0,032** | **0,078** |
| | **DP** | **9,906** | **1,034** | **15,774** | **0,165** | **0,226** | **0,158** | **0,124** | **0,146** | **0,000** | **0,014** | **0,033** | **0,168** |

*Análise da dieta*

Para caracterizar a dieta dos peixes, analisamos o conteúdo estomacal de 10 indivíduos de cada espécie por riacho e estação. Os estômagos foram dissecados e os conteúdos analisados sob microscópio estereoscópio. A identificação, volume e a ocorrência foram determinados pelo método de Hyslop (Hyslop 1980). Identificamos e classificamos os itens alimentares nas seguintes categorias: detrito, invertebrados terrestres, invertebrados aquáticos, escamas e nadadeiras, algas filamentosas, material vegetal, frutos e sementes, e crustáceo. As medidas de volume do conteúdo gástrico e de cada item foram medidas em placa de Petri milimetrada, sendo convertida, ao final, em mililitros.

*Análise dos dados*

Para determinar a importância de categoria alimentar para cada espécie, usamos o Índice de Importância Alimentar (IAi) (Kawakami & Vazzoler 1980). O IAi consiste na seguinte fórmula:

$$\mathbf{IAi} = \frac{\mathbf{FiXVi}}{\sum_{\mathbf{i=1}}^{\mathbf{L}} \mathbf{FiXVi}} \mathbf{X100}$$

Em que: IAi = índice alimentar; i = 1, 2, ... n = determinado item alimentar; Fi = frequência de ocorrência (%) de cada item; Vi = volume (%) de cada item.

Para avaliar as possíveis diferenças na composição da dieta entre *Knodus* aff. *chapadae* e *Hyphessobrycon heterorhabdus*, utilizamos a Análise de Variância Multivariada Permutacional (PERMANOVA; em inglês, *Permutational Multivariate Analysis of Variance*) (Anderson 2001). Para compor a análise de variância, transformamos os dados de alimentação em log(x+1) e posteriormente construímos a matriz de distância baseada no índice de Bray-Curtis. Nós comparamos a composição das duas espécies de peixes em três modelos: (i) uma análise total, onde comparamos a dieta de todos indivíduos independente da estação; (ii) comparamos a dieta somente da estação de seca e (iii) comparamos a dieta somente da estação chuvosa. Adotamos o nível de significância de 5% ($p<0,05$).

Estimamos a sobreposição na dieta entre as espécies através do índice de sobreposição de nicho de Pianka (1973). O índice pode variar de 0 (nenhuma sobreposição) a 1 (sobreposição total). O índice de sobreposição de nicho é dado pela fórmula:

$$\boldsymbol{O_{ij}} = \sum_{i}^{n} \boldsymbol{P_{ij}} \cdot \boldsymbol{P_{ik}} \; / \; \sqrt{\sum_{i}^{n} \boldsymbol{P_{ij}^2} \cdot \sum_{i}^{n} \boldsymbol{P_{ik}^2}}$$

Onde $O_{jk}$ é a medida sobreposição de nicho entre as espécies j e k; $P_{ij}$ é a proporção do recurso i consumido pela espécie j; $P_{ik}$ é a proporção do recurso i consumido pela espécie; e n é o número total de recursos. As análises foram feitas no programa R (R Core Team 2018). Utilizamos o pacote *vegan* (Oksanen *et al.* 2015) para fazer a PERMANOVA e o pacote *EcosimR* para calcular o índice de Pianka (Gotelli *et al.* 2015).

## RESULTADOS E DISCUSSÃO

Em riachos do alto rio Tocantins, a dieta de *H. heterorhabdus* e *K.* aff. *chapadae* é composta por seis categorias alimentares amplas. Ambas espécies consomem preferencialmente invertebrados terrestres e aquáticos, respectivamente, durante todo o ano (Tabela 3). Os invertebrados-terrestres e aquáticos chegam a compor mais de 90% da dieta de ambas as espécies, esses valores podem sugerir uma alta competição entre *H. heterorhabdus* e *K.* aff. *chapadae* por esses recursos alimentares. A família

Characidae é caracterizada por espécies que apresentam plasticidade na utilização dos recursos alimentares, assim exploram diversos itens alimentares. Essa plasticidade na alimentação pode servir de estratégia para minimizar a competição (Abelha *et al.* 2001).

**Tabela 3.** Índice de Importância Alimentar (IAi) das seis categorias de itens consumidos por *Hyphessobrycon heterorhabdus* e *Knodus* aff. *chapadae* em riachos do alto do rio Tocantins nas estações seca e chuvosa. Siglas: **DT** = detrito; **IT** = invertebrados terrestres; **IA** = invertebrados aquáticos; **EN** = escamas e nadadeiras; **AF** = algas filamentosas; **MV** = material vegetal; **FS** = frutos e sementes; e **CO** = crustáceos.

| | **Estação** | **DT** | **IT** | **IA** | **EN** | **AF** | **MV** | **FS** | **CO** |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *H. heterorhabdus* | Seca | - | 53,314 | 42,546 | 1,106 | 0,088 | 1,151 | 1,792 | - |
| *K.* aff. *chapadae* | | - | 55,293 | 42,566 | 0,247 | 0,058 | 1,452 | 0,364 | 0,016 |
| *H. heterorhabdus* | Chuva | - | 75,217 | 21,068 | - | 0,013 | 3,700 | 0 | - |
| *K.* aff. *chapadae* | | 0,771 | 67,298 | 21,225 | - | 1,591 | 8,238 | 0,874 | - |

Não foram encontradas diferenças significativas na composição da dieta entre *H. heterorhabdus* e *K.* aff. *chapadae* em nenhuma das observações, teste global (i.e., sem considerar os períodos hidrológicos) (PERMANOVA; pseudo-F = 0,60; p = 0,962), teste para estação seca (pseudo-F = 0,60, p = 0,918) e para estação chuvosa (pseudo-F = 0,10, p = 0,974). No geral, as duas espécies apresentaram uma alta sobreposição de nicho (Ojk = 0,77). A sobreposição do nicho trófico entre *H. heterorhabdus* e *K.* aff. *chapadae* é maior no período chuvoso ($O_{jk}$ = 0,83), porém, se mantém alta no período de seca ($O_{jk}$ = 0,73).

A sobreposição na dimensão trófica do nicho entre as *H. heterorhabdus* e *K.* aff. *chapadae* indica que elas competem diretamente pelos mesmos recursos alimentares disponíveis e se mantem durante os períodos hidrológicos. Mesmo com alta sobreposição na dieta entre as duas espécies, elas coexistem nesses riachos. Como observado por Silva & Teresa (2017), essas espécies possuem traços funcionais semelhantes. Logo, essas espécies funcionalmente semelhantes coexistem por particionamento de nicho (Correa & Winemiller 2014). Desta maneira, as espécies devem divergir em outras dimensões do nicho, como a compartimentação do espaço e/ou utilização de horários diferentes de forrageio (Hutchinson 1959, Silva et al. 2017), a fim de diminuir a competição.

Observamos que *H. heterorhabdus* e *K.* aff. *chapadae* possuem abundâncias diferentes entre as estações (Figura 2), com *K.* aff. *chapadae* mantendo as populações mais abundantes durante o período chuvoso. A maior similaridade na dieta das duas espécies na seca pode indicar uma maior competição por alimento neste período, a competição interespecífica direta e indireta pode afetar a dinâmica populacional. Portanto, espécies que têm melhores estratégias de aquisição de recursos e de reprodução podem permanecer por mais tempo no ambiente. Neste cenário a longo prazo pode haver uma exclusão da espécie *H. heterorhabdus* por competição, uma vez que *K.* aff. *chapadae* apresenta uma densidade populacional maior ou podem apresentar divergência na

utilização do recurso (Zaret & Rand 1971, Mouchet et al. 2013).

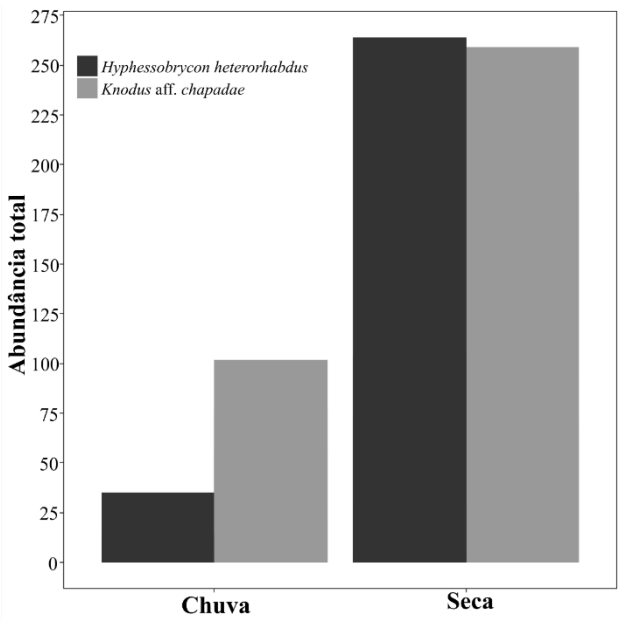



**Figura 2**. Abundância total das espécies *Hyphessobrycon heterorhabdus* e *Knodus* aff. *chapadae* para os períodos hidrológicos nos riachos do alto rio Tocantins.

## CONCLUSÃO

Considerando-se os resultados obtidos neste estudo para as espécies de caracídeos, *Hyphessobrycon heterorhabdus* e *Knodus* aff. *chapadae*, pode-se inferir que elas coexistem no mesmo ambiente, partilhando os recursos alimentares, seja em aspectos relativos à dieta ou diferenças espaço-temporais da utilização dos recursos. Ao longo tempo, devido às forças evolutivas e à heterogeneidade do meio, a competição por recursos levaria a mudanças em sua utilização, e consequente diferenciação do nicho trófico, permitindo com que as espécies coexistam por adotarem estratégias diferenciadas na obtenção de recursos, evitando assim a competição. Em outro cenário evolutivo, a sobreposição de nicho trófico pode conduzir uma extinção local de uma das espécies por exclusão competitiva. As informações obtidas podem contribuir para preencher lacunas e avançar no conhecimento básico sobre essas espécies em sistemas aquáticos lóticos.

## AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem a equipe do Laboratório de Ciências Biológicas (UEG/Porangatu) e ao Laboratório de Biogeografia e Ecologia Aquática (UEG/Anápolis) pela coleta de dados; ao taxonomista Fernando Rogério de Carvalho pela identificação de peixes e a FAPEG (201210267000703) pelo financiamento da pesquisa. DMAS e FJMO agradecem à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa concedida.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abelha, M.C.F., Agostinho, A.A. & Goulart, E. (2001) Plasticidade trófica de peixes de água doce. *Acta Scientiarum. Biological Sciences* 23(2): 425-434. Disponível em: http://repositorio.uem.br:8080/jspui/handle/1/5256

Anderson, M.J. (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26: 32–46. DOI: https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x.

Bührnheim, C.M. (2002) Heterogeneidade de habitats: rasos x fundos em assembléias de peixes de igarapés de terra firme na Amazônia Central, Brasil. *Revista brasileira de Zoologia* 19: 889–905. DOI: http://dx.doi.org/10.1590/S0101-81752002000300026

Castro, R.M.C., Casatti, L., Santos, H.F., Fereirra, K.M., Ribeiro, A.C., Benine, R.C., Dardis, G.Z.P., Melo,

A.L.A., Stopiglia, R., Abreu, T.X., Bockmann, F.A., Carvalho, M., Gibran, F.Z. & Lima, F.C.T. (2003) Estrutura e composição da ictiofauna de riachos do rio Paranapanema, Sudeste e Sul do Brasil. *Biota Neotropica* 3: 1–31.
DOI: https://doi.org/10.1590/S1676-06032003000100007

Cetra, M., Rondineli, G.R., & Souza, U.P. (2011) Compartilhamento de recursos por duas espécies de peixes nectobentônicas de riachos na bacia do rio Cachoeira (BA). *Biota Neotropica* 11(2): 87-95,
DOI: https://doi.org/10.1590/S1676-06032011000200010

Correa, S.B. & Winemiller, K.O. (2014). Niche partitioning among frugivorous fishes in response to fluctuating resources in the Amazonian floodplain forest. *Ecology* 95(1): 210-224.
DOI: https://doi.org/10.1890/13-0393.1

Eiten, G. (1972) The Cerrado Vegetation of Brazil. *Botanical Review* 38: 201–341.
DOI: https://doi.org/10.1007/BF02859158

Espírito-Santo, H.M.V., Magnusson, W. E., Zuanon, J., Mendonca, F.P. & Landeiro, V. L. (2009) Seasonal variation in the composition of fish assemblages in small Amazonian forest streams: evidence for predictable changes. *Freshwater Biology* 54(3): 536-548.
DOI: https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02129.x.

Filotas, E., Grant, M., Parrott, L. & RIKVOLD, P.A. (2010) The effect of positive interactions on community structure in a multi-species metacommunity model along an environmental gradient. *Ecological Modelling* 221: 885–894.
DOI: http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.12.005.

Fowler, H.W. (1906) Further knowledge of some heterognathous fishes. Part I. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 58(2): 293-351. Disponível em: https://www.jstor.org/stable/4063124

Gotelli, N.J., Hart, E.M. & Ellison, A.M. (2015) *EcoSimR: Null model analysis for ecological data.* R Package version 0.1.0. Disponível em: https://github.com/gotellilab/EcoSimR (acesso em: 29 Ago 2017).

Herder, F. & Freyhof, J. (2006) Resource partitioning in a tropical stream fish assemblage. *Journal of Fish Biology* 69(2): 571-589.
DOI: https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2006.01126.x.

Hutchinson, G.E. (1959) Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of Animals? *The American Naturalist* 93: 145–159.
DOI: http://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/282070.

Hyslop, E.J. (1980) Stomach contents analysis-a review of methods and their application. *Journal of fish biology* 17(4): 411-429.
DOI: https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1980.tb02775.x.

Kawakami, E. & Vazzoler, G. (1980) Método gráfico e estimativa de índice alimentar aplicado no estudo de alimentação de peixes. *Boletim do Instituto Oceanográfico* 29(2): 205–207.
DOI: http://dx.doi.org/10.1590/S0373-55241980000200043.

Keppeler, F.W., Lanés, L.E.K., Rolon, A.S., Stenert, C., Lehmann, P., Reichard, M. & Maltchik, L. (2015) The morphology-diet relationship and its role in the

coexistence of two species of annual fishes. *Ecology of Freshwater Fish* 24: 77–90.
DOI: http://doi.wiley.com/10.1111/eff.12127.

Lévêque, C., Oberdorff, T., Paugy, D., Stiassny, M.L.J. & Tedesco, P.A. (2008) Global diversity of fish (Pisces) in freshwater. *Hydrobiologia* 595(1): 545-567.
DOI: https://doi.org/10.1007/s10750-007-9034-0.

MacArthur, R.H. & Levins, R. (1967) The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist* 101: 377–385. DOI: https://doi.org/10.1086/282505.

Mouchet, M.A., Burns, M.D.M., Garcia, A.M., Vieira, J.P. & Mouillot, D. (2013) Invariant scaling relationship between functional dissimilarity and co-occurrence in fish assemblages of the Patos Lagoon estuary (Brazil): Environmental filtering consistently overshadows competitive exclusion. *Oikos* 122: 247–257.
DOI: https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20411.x.

Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H. & Wagner, H. (2015). *vegan: Community Ecology Package*. R Package. Disponível em: http://cran.r-project.org/package=vegan.

Pianka, E.R. (1973) The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4:53-74.

Poff, N.L. & Ward, J.V. (1990) Physical habitat template of lotic systems: Recovery in the context of historical pattern of spatiotemporal heterogeneity. *Environmental Management* 14: 629–645.
DOI: http://link.springer.com/10.1007/BF02394714.

R Core Team. (2018) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna. Disponível em: http://www.r-project.org/.

Reid, D., Armstrong, J.D. & Metcalfe, N.B. (2012) The performance advantage of a high resting metabolic rate in juvenile salmon is habitat dependent. *Journal of Animal Ecology* 81(4): 868-875.
DOI: https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.01969.x

Reis, R.E., Albert, J.S., Di Dario, F., Mincarone, M.M., Petry, P. & ROCHA, L.A. (2016) Fish biodiversity and conservation in South America. *Journal of fish biology* 89: 12–47.
DOI: http://doi.wiley.com/10.1111/jfb.13016.

Schlosser, I.J. (1982) Fish community structure and function along two habitat gradients in a headwater stream. *Ecological Monographs* 52: 395–414.
DOI: http://doi.wiley.com/10.2307/2937352.

Silva, D.M.A.D. & Teresa, F.B. (2017) Response of fish communities to intense drought in Brazilian savanna streams. *Revista Ambiente & Água* 12(4): 618-628.
DOI: http://dx.doi.org/10.4136/ambi-agua.2093.

Silva, J.C., Gubiani, E.A., Neves, M.P. & Delariva, R.L. (2017) Coexisting small fish species in lotic neotropical environments: evidence of trophic niche differentiation. *Aquatic Ecology* 51: 275–288.

DOI: http://link.springer.com/10.1007/s10452-017-9616-5.

Silva-Gonçalves, C., Braga, F.M.S. & 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): 933-948.
DOI: https://doi.org/10.1007/s10641-018-0749-8.

Strahler, A.N. (1957) Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Transactions American Geophysical Union* 38(6): 913-920.
DOI: https://doi.org/10.1029/TR038i006p00913

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: https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2012.00562.x.

Tonin, A.M., Gonçalves Jr, J.F., Bambi, P., Couceiro, S.R.M., Feitoza, L.A.M., Fontana, L.E., Hamada, N., Hepp, L.U., Lezan-Kowalczuk, V.G., Leite, G.F.M., Lemes-Silva, A.L., Lisboa, L.K., Loureiro, R.C., Martins, R.T., Medeiros, A.O., Morais, P.B., Moretto, Y., Oliveria, P.C.A., Pereira, E.B., Ferreira, L.P., Pérez, J., Petrucio, M.M., Reis, D.F., Rezende, R.S., Roque, N., Santos, L.E.P., Siegloch, A.E., Tonello, G. & Boyero, L. (2017) Plant litter dynamics in the forest-stream interface: precipitation is a major control across tropical biomes. *Scientific Reports* 7(1): 1-14.
DOI: http://dx.doi.org/10.1038/s41598-017-10576-8.

Ulrey, A. (1894). Preliminary descriptions of some new South American Characinidae. *American Naturalist* 28(61): 611.

Vannote, R.L., Minshall, W.G., Cummins, K.W., Sedell, J.R. & Cushing, C.E. (1980) The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 130–137.
DOI: https://doi.org/10.1139/f80-017.

Weliange, W.S., Amarasinghe, U.S., Vijverberg, J., Leichtfried, M. & Füreder, L. (2017) A comparative analysis on the effects of river discharge on trophic interactions in two tropical streams. *International Review of Hydrobiology* 102(1-2): 3-14.
DOI: https://doi.org/10.1002/iroh.201601866.

Winemiller, K.O., Agostinho, A.A. & Caramaschi, É.P. (2008) Fish ecology in tropical streams. In: Dudgeon, D. (Ed.) *Tropical stream ecology.* Academic Press, pp. 107-146.
DOI: https://doi.org/10.1016/B978-012088449-0.50007-8

Winemiller, K.O., Fitzgerald, D.B., Bower, L.M. & Pianka, E.R. (2015) Functional traits, convergent evolution, and periodic tables of niches. *Ecology Letters* 18: 737–751.
DOI: http://doi.wiley.com/10.1111/ele.12462.

Zaret, T.M. & Rand, A.S. (1971) Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. *Ecology* 52(2): 336-342.
DOI: https://doi.org/10.2307/1934593

Zeni, J.O. & Casatti, L. (2014) The influence of habitat homogenization on the trophic structure of fish fauna in tropical streams. *Hydrobiologia* 726: 259–270.

DOI: https://doi.org/10.1007/s10750-013-1772-6.