



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
NÚCLEO DE ECOLOGIA AQUÁTICA E PESCA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA AQUÁTICA E PESCA



HELUSA KYARA SILVA BARROS

**Ecologia reprodutiva e alimentar de *Moenkhausia collettii* (Steindachner, 1882)
(Characiformes: Characidae) em riachos na Amazônia Oriental**

BELÉM-PA
2022

HELUSA KYARA SILVA BARROS

**Ecologia reprodutiva e alimentar de *Moenkhausia collettii* (Steindachner, 1882)
(Characiformes: Characidae) em riachos na Amazônia Oriental**

Plano de Dissertação apresentado ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aquática e Pesca da Universidade Federal do Pará, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Ecologia Aquática e Pesca.

Orientador: Prof. Dr. Bruno da Silveira Prudente

Coorientador: Prof. Dr. Thiago Augusto Pedroso
Barbosa

BELÉM-PA
2022

B277e Barros, Helusa Kyara Silva.
Ecologia reprodutiva e alimentar de *Moenkhausia collettii*
(Steindachner, 1882) (Characiformes: Characidae) em riachos na
Amazônia Oriental / Helusa Kyara Silva Barros. — 2022.
84 f. : il. color.

Orientador(a): Prof. Dr. Bruno da Silveira Prudente
Coorientador(a): Prof. Dr. Thiago Augusto Pedroso Barbosa
Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Pará, Núcleo
de Ecologia Aquática e Pesca da Amazônia, Programa de Pós-
Graduação em Ecologia Aquática e Pesca, Belém, 2022.

1. Autoecologia. 2. Dieta. 3. História de vida.
4. Ictiofauna. 5. Variáveis ambientais. I. Título.

HELUSA KYARA SILVA BARROS

**Ecologia reprodutiva e alimentar de *Moenkhausia collettii* (Steindachner, 1882)
(Characiformes: Characidae) em riachos na Amazônia Oriental**

Banca examinadora

Dr. Bruno da Silveira Prudente
Orientador-UFPA

Dr. Luciano Fogaça de Assis Montag
UFPA/ Titular - Interno

Dr^a Carla Ferreira Resende
UFC/ Titular - Externo

Dr^a Luisa Resende Manna
UERJ/ Titular - Externo

Dr^a Maria Auxiliadora Pantoja Ferreira
UFPA/ Suplente - Externo

Dr Tiago Magalhães da Silva Freitas
UFPA/ Suplente - Externo

DEDICATÓRIA

À minha mãe Dora, meu irmão Heitor, e minha avó Fátima, por serem minha grandeza e alicerce na vida.

AGRADECIMENTOS

Aos meus orientadores Dr. Bruno Prudente e Dr. Thiago Barbosa por toda paciência, atenção e disposição de orientação. Obrigada pelas valiosas contribuições neste trabalho e pelo incentivo para a finalização desta etapa acadêmica e pessoal.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão de bolsa durante o desenvolvimento deste projeto.

À Universidade Federal do Pará (UFPA) e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aquática e Pesca (PPGEAP), pela infraestrutura e oportunidade de realização desta pesquisa.

Agradeço a Universidade Federal Rural da Amazônia (UFRA) e ao Laboratório de Ecologia e Conservação da Amazônia (LABECA) e ao grupo de Ictiologia, pela disponibilidade e autorização de uso do laboratório, para o desenvolvimento deste trabalho, especialmente etapas de bancada.

Ao Dr. Luciano Montag e ao Laboratório de Ecologia e Conservação (LABECO), pela disponibilidade e autorização de uso do espaço para o processo de identificação dos itens alimentares.

À querida Dr^a Elane Giese junto ao Laboratório de Histologia e Embriologia Animal (LHEA) UFRA-Belém, pelo acolhimento, suporte e orientação nas análises histológicas. Obrigada pelas trocas diárias, que sem dúvidas foram fundamentais para mim.

As queridas Aline Silva e Alessandra Guimarães, pela amizade, carinho e acolhimento não somente durante minha estadia em Capitão Poço, mas em tantos outros momentos. Obrigada, meninas.

Ao Elivelton Oliveira pela amizade e suporte em etapas importantes desta dissertação.

À Nathália Rodríguez pela concessão de amostras que fazem parte do seu doutorado. Agradeço pela disponibilidade em discutir pontos importantes deste trabalho sempre que necessário.

Ao Matheus Santos, por todo incentivo, amor e cuidado, tão importantes durante os momentos difíceis até aqui.

As “Tilápias” Maria Clara, Viviane Santos, Larissa Pinheiro e Victoria Marena por todos os momentos de apoio e responsabilidades compartilhadas, e também pelos momentos de alegria e descontração nesta jornada, obrigada.

Agradeço à minha mãe Dora, pelo amor, confiança e incentivo. Junto ao meu irmão Heitor, são as

peessoas que mais acreditam e me encorajam todos os dias. À minha família que mesmo distante sempre se fazem presente, torcendo.

À todos que contribuíram de forma direta ou indireta para a realização deste trabalho, meus sinceros agradecimentos.

SUMÁRIO

RESUMO	12
ABSTRACT	13
INTRODUÇÃO GERAL	14
REFERÊNCIAS	18
CAPÍTULO 1 - Estratégia reprodutiva de <i>Moenkhausia collettii</i> (Steindachner, 1882) (Characiformes: Characidae) e seus preditores ambientais em riachos na Amazônia Oriental	23
RESUMO	23
ABSTRACT	24
INTRODUÇÃO.....	25
MATERIAL E MÉTODOS.....	27
Área de estudo	27
Coleta de dados	28
Procedimentos Laboratoriais	29
Análise de dados	30
RESULTADOS	31
DISCUSSÃO.....	37
AGRADECIMENTOS	42
REFERÊNCIAS	44
CAPÍTULO 2 - Ecologia alimentar de <i>Moenkhausia collettii</i> (Steindachner, 1882) (Characiformes: Characidae) em riachos na Amazônia Oriental: fatores ambientais e desenvolvimento corporal	51
RESUMO	51
ABSTRACT	52
INTRODUÇÃO.....	53
MATERIAL E MÉTODOS.....	56
Área de estudo	56
Coleta de dados	57
Procedimentos de laboratório	58
Análise de dados	59
RESULTADOS	60
DISCUSSÃO.....	67
AGRADECIMENTOS	72
CONCLUSÕES.....	73
REFERÊNCIAS	75
MATERIAL SUPLEMENTAR	83

LISTA DE FIGURAS

INTRODUÇÃO GERAL

Figura 1 Exemplar de *Moenkhausia collettii* (Steindachner, 1882) (Characiformes: Characidae). Fonte: Gilberto Salvador..... 15

CAPÍTULO 1 - Estratégia reprodutiva de *Moenkhausia collettii* (Steindachner, 1882) e seus preditores ambientais em riachos na Amazônia Oriental

Figura 2 Localização dos riachos (círculos pretos) onde foram amostrados os espécimes de *Moenkhausia collettii*, pertencentes à microbacia do rio Guamá, Capitão Poço, Pará.....25

Figura 3 Proporção sexual mensal de *Moenkhausia collettii* (Steindachner, 1882) amostrados em uma microbacia do rio Guamá, em Capitão Poço, Pará, entre abril de 2019 e março de 2020. A linha tracejada representa a precipitação mensal. O símbolo (*) indica diferenças significativas na proporção entre os sexos.....31

Figura 4 Relação peso-comprimento para a população de *Moenkhausia collettii* (Steindachner, 1882) amostrados em uma microbacia do rio Guamá, em Capitão Poço, Pará, entre abril de 2019 e março de 2020. A Linha preta caracteriza o ajuste resultante do modelo e os pontos cinzas representam cada espécime utilizado para a construção do modelo de crescimento.....32

Figura 5 Comprimento de primeira maturação sexual (L_{50}) para fêmeas (a) e machos (b) de *Moenkhausia collettii* (Steindachner, 1882) amostrados em uma microbacia do rio Guamá, em Capitão Poço, Pará, entre abril de 2019 e março de 2020.....33

Figura 6 Valores médios mensais do Índice gonadossomático de fêmeas (a) e machos (b) de *Moenkhausia collettii* (Steindachner, 1882), amostrados em uma microbacia do rio Guamá, em Capitão Poço, Pará, entre abril de 2019 e março de 2020.....33

Figura 7 Frequência dos estágios de maturação gonadal de fêmeas (a) e machos (b) de *Moenkhausia collettii* (Steindachner, 1882), amostrados em uma microbacia do Rio Guamá, em Capitão Poço, Pará, entre abril de 2019 e março de 2020. I: imaturo, EM: em maturação, MA: maduro, DE/ES: desovado/espermiado, RE: repouso.....34

Figura 8 a) Variação dos diâmetros de oócitos de 10 fêmeas de *Moenkhausia collettii*, pertencentes à microbacia do rio Guamá, Capitão Poço. A seta tracejada mostra o menor diâmetro de oócito maduro (tipo IV). b) Fotomicrografia de uma fêmea madura com oócitos de diferentes tamanhos (oócito estágio II e Vitelogênico IV). c) Gônada madura.....35

CAPÍTULO 2 - Ecologia alimentar de *Moenkhausia collettii* (Steindachner, 1882) em riachos na Amazônia Oriental: preditores ambientais e desenvolvimento corporal

Figura 9 Localização dos riachos (círculos pretos) onde foram amostrados os espécimes de *Moenkhausia collettii*, pertencentes à microbacia do Rio Guamá, Capitão Poço, Pará.....55

Figura 10 Valores médios mensais da Amplitude de nicho trófico de *Moenkhausia collettii* (Steindachner, 1882), amostrados em uma microbacia do rio Guamá, em Capitão Poço, Pará, entre abril de 2019 e março de 2020.....63

Figura 11 Valores médios mensais do Índice de Repleção (IRE%) de *Moenkhausia collettii* (Steindachner, 1882), amostrados em uma microbacia do rio Guamá, em Capitão Poço, Pará entre abril de 2019 e março de 2020.....64

MATERIAL SUPLEMENTAR

Figura S1 Variação mensal das variáveis físico-químicas da água e descritores estruturais dos riachos em uma em uma microbacia do rio Guamá, em Capitão Poço, entre abril de 2019 e março de 2020. A linha tracejada representa a precipitação acumulada mensal.....82

Figura S2 Variação mensal do Índice de importância alimentar (IA%) referente as categorias da dieta de *M. collettii*.....83

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1 - Estratégia reprodutiva de *Moenkhausia collettii* (Steindachner, 1882) e seus preditores ambientais em riachos na Amazônia Oriental

Tabela 1 Resultados dos Modelos Lineares Generalizados associando as variáveis do ambiente e os valores de IGS dos espécimes de *Moenkhausia collettii*, pertencentes à microbacia do rio Guamá, Capitão Poço.....36

CAPÍTULO 2 - Ecologia alimentar de *Moenkhausia collettii* (Steindachner, 1882) em riachos na Amazônia Oriental: preditores ambientais e desenvolvimento corporal

Tabela 2 Índice de importância alimentar (*IA%*) para os itens alimentares, suas categorias (em negrito) e suas origens (negrito e linha em destaque) e, que compuseram a dieta de *Moenkhausia collettii*.....60

Tabela 3 Estimativa dos parâmetros referente ao modelo (GLM) selecionado para a composição da dieta de *M. collettii*, representada pelas três categorias de maior importância (Formicidae, Diptera imaturo e Material Vegetal).....64

Tabela 4 Seleção de modelos (GLMs) e seus respectivos parâmetros para Amplitude de nicho – Shannon e Intensidade Alimentar – IRE%.....65

RESUMO

Os peixes de riachos da região tropical possuem uma enorme variedade de estratégias ecológicas, que estão diretamente relacionadas às características ambientais desses sistemas e às suas variações no tempo e no espaço. Nesse sentido, o presente trabalho teve como objetivo avaliar a influência de variações ambientais na ecologia reprodutiva e alimentar de *Moenkhausia collettii* em riachos na Amazônia Oriental. A coleta dos espécimes e a obtenção das variáveis ambientais ocorreram mensalmente, entre abril de 2019 e março de 2020. Os indivíduos foram mensurados quanto ao comprimento padrão, massa corporal e eviscerados para a retirada e avaliação de suas gônadas e estômagos. As gônadas foram caracterizadas macro e microscopicamente quanto ao sexo e estágio de maturação para definir a proporção sexual, tamanho médio de primeira maturação sexual, período de atividade reprodutiva, tipo de desova e fecundidade. Os estômagos foram analisados e seus itens devidamente identificados, sendo avaliados aspectos alimentares como: Índice de Importância Alimentar (IA%), Amplitude de Nicho Trófico e Índice de Repleção Estomacal (IRE%). A relação dos aspectos reprodutivos e alimentares com a variação temporal das condições ambientais dos riachos foram avaliados através de Modelos Lineares Generalizados. Quanto aos aspectos reprodutivos, a proporção sexual diferiu ao longo do período estudado, onde a espécie apresentou um crescimento alométrico positivo com machos maturando em menor comprimento que as fêmeas (♀: 25,12mm; ♂: 24,23mm), ambos com maior atividade de maturação gonadal durante os meses com maiores precipitações acumuladas. Foi observado uma desova total bem como baixa fecundidade ($616,9 \pm 116,15$; vitelogênicos) e oócitos pequenos ($0,66 \pm 0,06$ mm). Os GLMs mostraram as variáveis oxigênio dissolvido, condutividade, precipitação, vazão, profundidade, cobertura de dossel, banco de folha e raiz como fatores importantes para a reprodução a espécie, especialmente fêmeas, explicando 73% da variação do IGS. A dieta de *M. collettii* foi considerada onívora com tendência à insetivoria, Formicidae foi a categoria mais importante, seguida por Diptera imaturo e material vegetal. Os GLMs mostraram a relação da sua dieta com um conjunto de variáveis ambientais como precipitação, oxigênio dissolvido, condutividade, vazão, largura, profundidade, madeira, banco de folha e comprimento padrão. A amplitude de nicho e a intensidade alimentar aumentaram com o comprimento da espécie, bem como no período chuvoso, reforçando oportunismo trófico da espécie em riachos amazônicos.

Palavras-chave: Autoecologia, Dieta, História de Vida, Ictiofauna, Variáveis Ambientais

ABSTRACT

Tropical stream fish have a huge variety of ecological strategies, which are directly related to the environmental characteristics of these systems and their variations in time and space. In this sense, the present work aimed to evaluate the influence of environmental variations on aspects of the reproductive and feeding ecology of *Moenkhausia collettii* in streams in the Eastern Amazon. The collection of specimens and the collection of environmental variables took place monthly, between April 2019 and March 2020, in a standardized way. Individuals were measured for standard length, body mass and eviscerated for the removal and evaluation of their gonads and stomachs. The gonads were characterized macro and microscopically as to sex and stage of maturation to define sex ratio, mean size at first sexual maturation, period of reproductive activity, spawning type and fecundity. The stomachs were analyzed and their items duly identified, being evaluated dietary aspects such as: Food Importance Index (AI%), Trophic Niche Breadth and Stomach Repletion Index. The relationship of reproductive and feeding aspects with the temporal variation of the environmental conditions of the streams was evaluated through Generalized Linear Models. As for reproductive aspects, the sex ratio differed over the period studied, where the species showed a positive allometric growth with males maturing in shorter length than females (♀: 25.12mm; ♂: 24.23mm), both with greater activity. of gonadal maturation during the months with the highest accumulated rainfall. Total spawning as well as low fecundity (616.9 ± 116.15 ; vitellogenic) and small oocytes (0.66 ± 0.06 mm) were observed. The GLMs showed the variables dissolved oxygen, conductivity, precipitation, flow, depth, canopy, leaf bank and root cover as important factors for the reproduction of the species, especially females, explaining 73% of the variation in the IGS. The diet of *M. collettii* was considered omnivorous with a tendency to insectivory, Formicidae was the most important category, followed by immature Diptera and Plant material. The GLMs showed the relationship of their diet with a set of environmental variables such as precipitation, dissolved oxygen, conductivity, discharge, width, depth, wood, leaf bank and standard length. Niche breadth and food intensity increased with the length of the species, as well as in the rainy season, reinforcing trophic opportunism of the species in Amazonian streams.

Keywords: Autoecology, Diet, Life History, Ichthyofauna, Environmental Variables

INTRODUÇÃO GERAL

Estudos sobre a história de vida das espécies são fundamentais para compreender a maneira como estas participam do fluxo energético, seu papel ecológico em um determinado ambiente, além de refletir sua relação com as variações ambientais que ali ocorrem (Winemiller *et al.*, 2015). Dentre os principais elementos da história de vida de uma espécie, podemos destacar sua ecologia trófica, maneira pela qual as espécies obtêm sua energia, e suas estratégias e táticas reprodutivas, responsável por utilizar grande parte da energia obtida. A estratégia de uma espécie equivale à base genética que determina sua função no ambiente, independente das variações ambientais (Gross, 1996). Por outro lado, as táticas correspondem a características e/ou aspectos ecológicos fenotípicos, que resultam em mudanças comportamentais, morfológicas e/ou fisiológicas das espécies dentro das possibilidades de uma determinada estratégia, e que ocorrem principalmente em resposta a variações ambientais (Stearns, 1989; Gross, 1996;).

Estudos sobre a dinâmica reprodutiva de peixes são considerados fundamentais para o entendimento das estratégias de vida das espécies e seus aspectos evolutivos (Mazzoni & Silva, 2006; Lima *et al.*, 2017). Os teleósteos apresentam a maior diversidade de estratégias e táticas reprodutivas dentre os vertebrados (Vazzoler, 1996). A partir de um conjunto de táticas, como tamanho de primeira maturação sexual, período reprodutivo, tipo de desova, fecundidade, dentre outras, os peixes têm sido classificados nas estratégias, oportunista, de equilíbrio ou sazonal (Winemiller, 1989; Winemiller & Rose, 1992; Winemiller *et al.*, 2008). As táticas que compõem essas estratégias podem ser determinantes na permanência de espécies ou populações em um determinado local, uma vez que são moldadas por variações ambientais marcantes, como as variações pluviométricas em ecossistemas aquáticos da região tropical (Winemiller, 1989; Vazzoler & Menezes, 1992).

A estratégia alimentar de peixes neotropicais é, no geral, predominantemente oportunista, podendo ser modificada tão logo ocorram alterações na disponibilidade dos recursos alimentares utilizados (Lowe-McConnell, 1999; Abelha *et al.*, 2001; Röpke *et al.*, 2014). A dinâmica trófica da ictiofauna também expressa uma interação complexa entre comportamento, morfologia, fisiologia, dinâmica populacional e interações predador-presa (Silva *et al.*, 2012; Brodeur *et al.*, 2017). Quanto a morfofisiologia, os recursos utilizados podem variar em virtude das diferenças na demanda energética e das limitações morfológicas durante o desenvolvimento, restringindo o tamanho da presa consumida e interferindo na seletividade alimentar (Abelha *et al.*, 2001; Arim *et al.*, 2007; Dias *et al.*, 2017). Logo, estudos

de ecologia trófica baseados na análise do conteúdo estomacal das espécies torna-se uma ferramenta importante na compreensão das táticas adotadas pelos peixes diante das variações das condições ambientais causadas, tanto por fenômenos naturais, quanto por atividades antrópicas (Silva *et al.*, 2008; Ferreira *et al.*, 2012).

Em riachos tropicais, as variações ambientais naturais são fortemente influenciadas pelas chuvas locais, de intensidade e duração variadas, que causam um aumento no volume desses corpos d'água e inundam áreas adjacentes por apenas algumas horas (Pazin *et al.*, 2006; Espírito-Santo *et al.*, 2009; Espírito-Santo *et al.*, 2013). Esse cenário dinâmico, influencia diretamente na biologia dos peixes ali presentes. Considerando os aspectos reprodutivos, os peixes de riacho apresentam uma forte tendência à estratégia reprodutiva oportunista, com um período reprodutivo de longa duração (Kramer, 1978; Winemiller, 1989; Winemiller *et al.*, 2008). Do ponto de vista da ecologia trófica, as espécies presentes nesses ambientes demonstram uma forte dependência de recursos provenientes da vegetação ripária, que são carregados pelas chuvas, uma vez que esses riachos possuem baixa produtividade primária (Dala-Corte *et al.*, 2020).

A fauna de peixes de riachos amazônicos é composta principalmente por espécies de pequeno porte, como *Moenkhausia collettii* (Steindachner, 1882) (Figura 1), um peixe neotropical pertencente à família Characidae, com distribuição na América do Sul, ocorrendo em países como Brasil, Colômbia, Guiana Francesa, Guiana, Venezuela, Suriname e Peru (Lima *et al.*, 2003; Reis *et al.*, 2016). Essa espécie é caracterizada por apresentar corpo moderadamente alongado, medindo até seis comprimento de comprimento, apresentando como uma característica marcante uma larga faixa horizontal no olho (Queiroz *et al.*, 2013; Soares, 2013, 2020). *Moenkhausia collettii* é abundante na bacia Amazônica, onde é popularmente conhecida como lambari ou piaba. Estudos realizados com essa espécie descrevem seu hábito alimentar como onívoro (Señaris *et al.*, 2008; Silva, 2019). Quanto à reprodução, estudos com espécies congênicas sugerem uma estratégia sazonal, considerando a dinâmica de rios (Lourenço *et al.*, 2008; Hernandez, 2015), e oportunista em reservatórios e riachos amazônicos (Casimiro *et al.*, 2011; Sousa *et al.*, 2018). Contudo, as informações de padrões reprodutivos de *M. collettii*, e de outros peixes de riachos são escassos ou inexistentes, sendo necessários estudos que avaliem dinâmica temporal de seus aspectos biológicos, e sua relação com as características do ambiente em que vivem, especialmente os riachos amazônicos.



Figura 1 Exemplar de *Moenkhausia collettii* (Steindachner, 1882) (Characiformes: Characidae). Fonte: Gilberto Salvador.

As informações sobre a autoecologia de *M. collettii* permitirá evidenciar as relações entre suas táticas ecológicas e as mudanças ambientais naturais ocorridas nos ecossistemas de riacho ao longo do tempo, podendo tornar esta espécie uma importante indicadora dessa dinâmica ambiental (López-López & Sedeño-Díaz, 2015). A definição de espécies indicadoras é fundamental se considerarmos a alta vulnerabilidade desses ecossistemas e de sua biodiversidade frente a modificações antrópicas, ocorridas em diferentes escalas temporais e espaciais (Brejão *et al.*, 2018; Montag *et al.*, 2019; Borba *et al.*, 2020; Cantanhêde *et al.*, 2020). Ao mesmo tempo, esse tipo de estudo preenche uma importante lacuna de conhecimento sobre a biologia das espécies, principalmente em riachos amazônicos, que abrigam uma alta diversidade (Leal *et al.*, 2017; Leitão *et al.*, 2018; Santos *et al.*, 2019; Castro & Polaz, 2020; Frederico *et al.*, 2021).

Considerando a heterogeneidade ambiental de riachos amazônicos, bem como a combinação de fatores ambientais que atuam na dinâmica desses ambientes em diferentes escalas espaciais, com destaque para as chuvas locais, espera-se que as estratégias reprodutivas e alimentares de *Moenkhausia collettii* responda às variações ambientais dos riachos, evidenciando um oportunismo trófico ao consumir recursos periodicamente disponíveis, visando uma melhor obtenção da energia proveniente desses recursos no seu crescimento e reprodução.

Nesse contexto, a presente dissertação foi dividida em dois capítulos, sendo o primeiro intitulado “Estratégia reprodutiva de *Moenkhausia collettii* (Steindachner, 1882) (Characiformes: Characidae) e seus preditores ambientais em riachos na Amazônia Oriental”. Nesse capítulo, avaliaremos traços de história de vida da espécie, como proporção sexual, tamanho médio de primeira maturação sexual, período de atividade reprodutiva, fecundidade e

tipo de desova. Esse artigo terá como objetivo caracterizar a biologia reprodutiva de *M. collettii* e investigar se, e como esta pode ser influenciada por variações ambientais em riachos da Amazônia Oriental, Pará, Brasil.

O segundo capítulo é intitulado “Ecologia alimentar de *Moenkhausia collettii* (Steindachner, 1882) (Characiformes: Characidae) em riachos na Amazônia Oriental: preditores ambientais e desenvolvimento corporal”. Nesse estudo avaliaremos a ecologia alimentar da espécie como composição da dieta, amplitude de nicho trófico e intensidade alimentar, tendo como objetivo caracterizar a alimentação de *M. collettii* e testar se a dieta é afetada pelas variações ambientais dos riachos e pela variação ao longo do crescimento da espécie.

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. <https://doi.org/10.4025/actascibiolsci.v23i0.2696>
- Arim, M., Bozinovic, F., & A. Marquet, P. (2007). On the relationship between trophic position, body mass and temperature: reformulating the energy limitation hypothesis. *Oikos*, 116(9), 1524–1530. <https://doi.org/10.1111/J.0030-1299.2007.15768.X>
- Borba, G. C., Costa, F. R. C., Espírito-Santo, H. M. V., Leitão, R. P., Dias, M. S., & Zuanon, J. (2020). Temporal changes in rainfall affect taxonomic and functional composition of stream fish assemblages in central Amazonia. *Freshwater Biology*, 66(4), 753–764. <https://doi.org/10.1111/fwb.13675>
- Brejão, G. L., Hoeninghaus, D. J., Pérez-Mayorga, M. A., Ferraz, S. F. B., & Casatti, L. (2018). Threshold responses of Amazonian stream fishes to timing and extent of deforestation. *Conservation Biology*, 32(4), 860–871. <https://doi.org/10.1111/COBI.13061>
- Brodeur, R. D., Smith, B. E., McBride, R. S., Heintz, R., & Farley, E. (2017). New perspectives on the feeding ecology and trophic dynamics of fishes. *Environmental Biology of Fishes* 2017 100:4, 100(4), 293–297. <https://doi.org/10.1007/S10641-017-0594-1>
- Cantanhêde, L. G., Luiza-Andrade, A., Leão, H., & Montag, L. F. de A. (2020). How does conversion from forest to pasture affect the taxonomic and functional structure of the fish assemblages in Amazonian streams? *Ecology of Freshwater Fish*, 30(3), 334–346. <https://doi.org/10.1111/EFF.12589>
- Casimiro, A. C. R., Garcia, D. A. Z., de Almeida, F. S., & Orsi, M. L. (2011). Reproductive Aspects of *Moenkhausia intermedia* Eigenmann, 1908 (Pisces, Characidae) in the Upper Paraná River Basin, Brazil. *ISRN Zoology*, 2011, 1–8. <https://doi.org/10.5402/2011/802794>
- Castro, R. M. C., & Polaz, C. N. M. (2020). Small-sized fish: the largest and most threatened portion of the megadiverse neotropical freshwater fish fauna. *Biota Neotropica*, 20(1), 20180683. <https://doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2018-0683>
- Dala-Corte, R. B., Melo, A. S., Siqueira, T., Bini, L. M., Martins, R. T., Cunico, A. M., Pes, A. M., Magalhães, A. L. B., Godoy, B. S., Leal, C. G., Monteiro-Júnior, C. S., Stenert, C., Castro, D. M. P., Macedo, D. R., Lima-Junior, D. P., Gubiani, É. A., Massariol, F. C., Teresa, F. B., Becker, F. G., ... Roque, F. de O. (2020). Thresholds of freshwater biodiversity in response to riparian vegetation loss in the Neotropical region. *Journal of Applied Ecology*, 57(7), 1391–1402. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13657>
- Dias, T. S., Stein, R. J., & Fialho, C. B. (2017). Variações ontogenéticas e hábitos alimentares de um peixe anual Neotropical do sul do Brasil. *Iheringia. Série Zoologia*, 107. <https://doi.org/10.1590/1678-4766E2017020>
- Espírito-Santo, Helder, M.V., Rodríguez, M. A., & Zuanon, J. (2013). Reproductive strategies

- of Amazonian stream fishes and their fine-scale use of habitat are ordered along a hydrological gradient. *Freshwater Biology*, 58(12), 2494–2504. <https://doi.org/10.1111/FWB.12225>
- Espírito-Santo, Helder Mateus Viana, Magnusson, W. E., Zuanon, J., Mendonça, 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. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2427.2008.02129.X>
- Ferreira, A., Paula, F. R., 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. <https://doi.org/10.1111/J.1600-0633.2011.00518.X>
- Frederico, R., Cristine, V., Reis, S., Natacha, C., & Polaz, M. (2021). Conservação de Peixes de riacho: planejamento e políticas públicas. *Oecologia Australis*, 25(2), 546–564. <https://doi.org/10.4257/oeco.2021.2502.20>
- Gross, M. R. (1996). Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. *Trends in Ecology & Evolution*, 11(2), 92–98. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)81050-0](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)81050-0)
- Hernandes, M. (2015). *Variação temporal na reprodução de espécies de caracídeos de pequeno porte (Characiformes) associadas a bancos de herbáceas aquáticas em uma área de várzea na Amazônia Central brasileira*. Mestrado em Ciências Biológicas, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. Manaus, 54p.
- Kramer, D. L. (1978). Reproductive Seasonality in the Fishes of a Tropical Stream. *Ecology*, 59(5), 976–985. <https://doi.org/10.2307/1938549>
- Leal, C. G., Barlow, J., Gardner, T. A., Hughes, R. M., Leitão, R. P., Mac Nally, R., Kaufmann, P. R., Ferraz, S. F. B., Zuanon, J., de Paula, F. R., Ferreira, J., Thomson, J. R., Lennox, G. D., Dary, E. P., Röpke, C. P., & Pompeu, P. S. (2017). Is environmental legislation conserving tropical stream faunas? A large-scale assessment of local, riparian and catchment-scale influences on Amazonian fish. *Journal of Applied Ecology*, 55(3), 1312–1326. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13028>
- Leitão, R. P., Zuanon, J., Mouillot, D., Leal, C. G., Hughes, R. M., Kaufmann, P. R., Villéger, S., Pompeu, P. S., Kasper, D., de Paula, F. R., Ferraz, S. F. B., & Gardner, T. A. (2018). Disentangling the pathways of land use impacts on the functional structure of fish assemblages in Amazon streams. *Ecography*, 41(1), 219–232. <https://doi.org/10.1111/ECOG.02845>
- Lima, F. C. T., Malabarba, L. R., Buckup, P. A., Silva, J. F. P., Vari, R. P., & Harold, A. (2003). Genera incertae sedis in Characidae. In K. S. F. J. C. Reis RE (Ed.), *Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America* (Edipucrs, pp. 106–169). <https://ci.nii.ac.jp/naid/20000770031/>
- Lima, M. C. B. C., Lira, R. D. , Barros, N. H. C., Nascimento, W. S., & Chellappa, S. (2017).

- Biologia reprodutiva do peixe traíra, *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) (Characiformes: Erythrinidae) no açude Marechal Dutra, Rio Grande do Norte, Brasil. *Biota Amazônia (Biote Amazonie, Biota Amazonia, Amazonian Biota)*, 7(2), 21–25. <https://doi.org/10.18561/2179-5746/BIOTAAMAZONIA.V7N2P21-25>
- López-López, E., & Sedeño-Díaz, J. E. (2015). Biological Indicators of Water Quality: The Role of Fish and Macroinvertebrates as Indicators of Water Quality. *Environmental Indicators*, 643–661. https://doi.org/10.1007/978-94-017-9499-2_37
- Lourenço, L. D. S., Mateus, L. A., & Machado, N. G. (2008). Sincronia na reprodução de *Moenkhausia sanctaefilomenae* (Steindachner) (Characiformes: Characidae) na planície de inundação do rio Cuiabá, Pantanal Mato-grossense, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 25(1), 20–27. <https://doi.org/10.1590/S0101-81752008000100004>
- Lowe-McConnell, R. H. (1999). *Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais* (EDUSP). <https://www.edusp.com.br/livros/estudos-ecologicos-de-comunidades-de-peixes-tropicais/>
- Mazzoni, R., & Silva, A. P. F. (2006). Aspectos da história de vida de *Bryconamericus microcephalus* (Miranda Ribeiro) (Characiformes, Characidae) de um riacho costeiro de Mata Atlântica, Ilha Grande, Rio de Janeiro, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23(1), 228–233. <https://doi.org/10.1590/S0101-81752006000100016>
- Montag, L. F. A., Winemiller, K. O., Keppeler, F. W., Leão, H., Benone, N. L., Torres, N. R., Prudente, B. S., Begot, T. O., Bower, L. M., Saenz, D. E., Lopez-Delgado, E. O., Quintana, Y., Hoinghaus, D. J., & Juen, L. (2019). Land cover, riparian zones and instream habitat influence stream fish assemblages in the eastern Amazon. *Ecology of Freshwater Fish*, 28(2), 317–329. <https://doi.org/10.1111/EFF.12455>
- Pazin, V. F. V., Magnusson, W. E., Zuanon, J., & Mendonça, F. P. (2006). Fish assemblages in temporary ponds adjacent to “terra-firme” streams in Central Amazonia. *Freshwater Biology*, 51(6), 1025–1037. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2427.2006.01552.X>
- Queiroz, L., Torrente-Vilara, G., Ohara, W., Pires, T., Zuanon, J., & Doria, C. (2013). *Peixes do Rio Madeira* (Dialeto Latin Ameri..., Vol. 1). <https://www.researchgate.net/publication/290841749>
- 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(1), 12–47. <https://doi.org/10.1111/JFB.13016>
- Röpke, C. P., Ferreira, E., & Zuanon, J. (2014). Seasonal changes in the use of feeding resources by fish in stands of aquatic macrophytes in an Amazonian floodplain, Brazil. *Environmental Biology of Fishes*, 97(4), 401–414. <https://doi.org/10.1007/S10641-013-0160-4>
- Santos, L. L., Benone, N. L., Soares, B. E., Barthem, R. B., & Montag, L. F. A. (2019). Trait–environment relationships in Amazon stream fish assemblages. *Ecology of Freshwater Fish*, 28(3), 424–433. <https://doi.org/10.1111/EFF.12465>

- Señaris, J. C.; Lasso, C. A; Flores, A. L. (2008). Evaluación rápida de la biodiversidad de los ecosistemas acuáticos en el alto río Paragua, Estado Bolívar, Venezuela. *Bulletin of Biological Assessment*. 49. Conservation International, Arlington, VA, USA.
- Silva, C. C., Ferreira, E. J. G., & Deus, C. P. (2008). Dieta de cinco espécies de Hemiodontidae (Teleostei, Characiformes) na área de influência do reservatório de Balbina, rio Uatumã, Amazonas, Brasil. *Iheringia. Série Zoologia*, 98(4), 465–468. <https://doi.org/10.1590/S0073-47212008000400008>
- Silva, D. A., Pessoa, E. K. R., Costa, S. A. G. L., Chellappa, N. T., & Chellappa, S. (2012). Ecologia Alimentar de *Astyanax lacustris* (Osteichthyes: Characidae) na Lagoa do Piató, Assu, Rio Grande do Norte, Brasil. *Biota Amazônia*, 2(1), 74–82. <https://doi.org/10.18561/2179-5746/BIOTAAMAZONIA.V2N1P74-82>
- Silva, E. B. (2019). *Influência da pluviometria e ontogenia na dieta alimentar de Moenkhausia colletii (Steindachner, 1882) em pequenos riachos amazônicos*. Dissertação de Mestrado em Biologia Ambiental, Universidade Federal do Pará. Bragança, Pará. 92p.
- Soares, I. M. (2013). *Avaliação do status taxonômico de Moenkhausia colletti (Steindachner, 1882) e Moenkhausia copei (Steindachner, 1882) (Characiformes: Characidae)*. Mestrado em Diversidade Ecológica, Universidade Federal do Amazonas, Manaus, 96p.
- Soares, I. M. (2020). *Revisão taxonômica e Análise Filogenética morfológica do complexo de espécies Moenkhausia colletti (Characiformes: Characidae)*. Doutorado em Ciências Biológicas, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, 255p.
- Sousa, R. G. C., Mereles, M. A., Siqueira-Souza, F. K., Hurd, L. E., & Freitas, C. E. de C. (2018). Small dams for aquaculture negatively impact fish diversity in Amazonian streams. *Aquaculture Environment Interactions*, 10, 89–98. <https://doi.org/10.3354/AEI00253>
- Stearns, S. C. (1989). The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *BioScience*, 39(7), 436–445. <https://doi.org/10.2307/1311135>
- Vazzoler, A. E. A. M. (1996). Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática. In *EDUEM*.
- Vazzoler, A. E. A. M., & Menezes, N. A. (1992). Síntese de conhecimentos sobre o comportamento reprodutivo dos Characiformes da América do Sul (Teleostei, Ostariophysi). *Revista Brasileira de Biologia*, 52(4), 627–640.
- Winemiller, K. O., & Rose, K. A. (1992). Patterns of life-history diversification in North American fishes: implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49(10), 2196–2218. <https://doi.org/10.1139/F92-242>
- Winemiller, K. O., Agostinho, A. A., & Caramaschi, É. P. (2008). Fish Ecology in Tropical Streams. *Tropical Stream Ecology*, 107–III. <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(8), 737–751. <https://doi.org/10.1111/ELE.12462>

Winemiller, K. O. (1989). Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia*, 81(2), 225–241. <https://doi.org/10.1007/BF00379810>

CAPÍTULO 1¹ - Estratégia reprodutiva de *Moenkhausia collettii* (Steindachner, 1882) (Characiformes: Characidae) e seus preditores ambientais em riachos na Amazônia Oriental

RESUMO

Este trabalho objetivou caracterizar a estratégia reprodutiva de *Moenkhausia collettii* em riachos na Amazônia Oriental, avaliando a influência de variáveis ambientais locais na sua reprodução. Os espécimes foram amostrados mensalmente entre abril 2019 e março de 2020, sendo mensurados quanto ao comprimento padrão (Cp) e massa total (Mt) e eviscerados para a análise macro e microscópica das gônadas. A população amostrada foi caracterizada quanto à proporção sexual, relação peso-comprimento, tamanho médio de primeira maturação sexual, período reprodutivo, tipo de desova e fecundidade. Além disso, foi avaliada a influência de variáveis ambientais em relação ao período de maturação gonadal da espécie através de Modelos Lineares generalizados. Foram amostrados 286 indivíduos com proporção sexual de 1,86 fêmeas para cada macho. A espécie apresentou um crescimento alométrico positivo, onde os machos obtiveram menor tamanho de maturação do que as fêmeas (♀: 25,12mm; ♂: 24,23mm), apresentando um período reprodutivo prolongado, correspondente aos meses com maiores precipitações acumuladas. A espécie apresentou uma desova total bem como baixa fecundidade ($616,9 \pm 116,15$; vitelogênicos) e oócitos pequenos ($0,66 \pm 0,06$ mm). Os GLMs mostraram as variáveis oxigênio dissolvido, condutividade, precipitação, vazão, profundidade, cobertura de dossel, banco de folha e raiz como fatores importantes para a reprodução da espécie, especialmente fêmeas, explicando 73% da variação do IGS. Estes resultados indicam que a *M. collettii* possui tendência a uma estratégia mais oportunista, entretanto ao apresentar desova total poderia ocupar posição intermediária entre as estratégias oportunista e sazonal, sugestivo de uma evolução das especializações reprodutivas a variação ambiental estocástica dos riachos amazônicos.

Palavras-chave: Caracídeo, História De Vida, Hidrologia, Hábitat, Traços Reprodutivos

¹ Manuscrito a ser submetido para publicação e avaliação aos pares na revista *Ecology of Freshwater Fish* – Ver: <https://onlinelibrary.wiley.com/page/journal/16000633/homepage/forauthors.html>.

ABSTRACT

This study aimed to characterize the reproductive strategy of *Moenkhausia collettii* in streams in the Eastern Amazon, testing the influence of local environmental variables on its reproduction. The specimens were sampled monthly between April 2019 and March 2020, being measured for standard length (Cp) and total mass (Mt) and eviscerated for macro and microscopic analysis of the gonads. The sampled population was characterized in terms of sex ratio, weight-length ratio, mean size at first sexual maturation, reproductive period, spawning type and fecundity. Furthermore, the influence of environmental variables in relation to the period of gonadal maturation of the species was evaluated through Generalized Linear Models. 286 individuals were sampled with a sex ratio of 1.86 females for each male. The species showed a positive allometric growth, where males obtained smaller maturation size than females (♀: 25.12mm; ♂: 24.23mm), presenting a prolonged reproductive period, corresponding to the months with the highest accumulated rainfall. The species showed total spawning as well as low fecundity (616.9 ± 116.15 ; vitellogenic) and small oocytes (0.66 ± 0.06 mm). The GLMs showed the variables dissolved oxygen, conductivity, precipitation, discharge, depth, canopy, leaf bank and root cover as important factors for the reproduction of the species, especially females, explaining 73% of the variation in the IGS. These results indicate that *M. collettii* has a tendency towards a more opportunistic strategy, however, when presenting total spawning, it could occupy an intermediate position between the opportunistic and seasonal strategies, suggesting an evolution of reproductive specializations to stochastic environmental variation of Amazonian streams.

Keywords: Characid, Life History, Hydrology, Habitat, Reproductive Traits

INTRODUÇÃO

Avaliar a dinâmica reprodutiva da ictiofauna é essencial para o entendimento do seu desenvolvimento e dos mecanismos que possibilitam sua perpetuação no ambiente (Amadio *et al.*, 2012; Vazzoler, 1996). A teoria de história de vida prediz que o sucesso reprodutivo desses organismos é resultante das compensações evolutivas de custos versus benefícios no processo de adaptação a variações ambientais, estabelecida por uma forte interação entre fatores extrínsecos (ex. temperatura, pluviosidade, predação) e intrínsecos (ex. limitações morfológicas, fisiológicas) (Southwood, 1988; Stearns, 1992). No que diz respeito aos peixes teleósteos, sua perpetuação em ambientes distintos tem se mostrado diretamente relacionada a sua variedade de estratégias reprodutivas e táticas de ciclo de vida (Vazzoler, 1996).

As estratégias reprodutivas referem-se à base genética de características manifestadas pelos indivíduos de uma espécie, ao passo que as táticas são fenótipos que variam dentro dessas estratégias em resposta às flutuações no ambiente (Wootton, 1984; Gross, 1996). As estratégias de história de vida foram inicialmente propostas por Pianka (1970) que sugeriu a alocação das estratégias de vida dos organismos em um modelo de seleção r e K estrategistas, que vão de espécies de vida curta e grande esforço reprodutivo a indivíduos de vida longa e cuidado parental, reforçando que a seleção em habitats cronicamente limitados por recursos deve favorecer certas características. Posteriormente, Winemiller e Rose (1992) baseados nos *trade-offs* entre fecundidade, sobrevivência e duração da reprodução, classificaram os peixes de água doce nas estratégias: oportunista (pequeno porte, maturação precoce, desova múltipla, habitats variáveis); de equilíbrio (porte médio, oócitos grandes, cuidado parental, habitats estáveis); ou sazonal (porte grande, maturação tardia, ninhadas periódicas, habitats sazonais). Essas estratégias constituem um *continuum* trilateral em que posições intermediárias também podem ser observadas.

Dentro de cada estratégia reprodutiva é possível evidenciar inúmeras táticas adotadas pelas populações de peixes, que por sua vez, são moldadas por uma combinação de fatores ambientais (Vazzoler, 1996; Ribeiro & Moreira, 2012). Dentre eles, o regime hidrológico, considerado o principal impulsionador dos ecossistemas de água doce, estruturando seus atributos biofísicos e funções ecológicas, logo selecionando histórias de vida específicas dos organismos aquáticos ali presentes (Mims & Olden, 2012; Lyon *et al.*, 2021). Em rios tropicais, a dinâmica reprodutiva dos peixes é predominantemente sazonal, sendo determinada pelas altas pluviosidades e pelo alagamento periódico das planícies de inundação (Lowe-McConnell, 1999). A expansão do habitat aquático, no período de cheia, possibilita uma maior disponibilidade de alimento, abrigo e microhabitats propícios para reprodução destas espécies.

Estas, no geral, desovam quando o nível da água começa a subir, garantindo sucesso reprodutivo no período em que as condições e os recursos são mais favoráveis para a sobrevivência da prole (Bailly *et al.*, 2008; Lourenço *et al.*, 2008; Gonçalves *et al.*, 2013).

Ao contrário dos grandes rios, os riachos amazônicos não variam de forma gradativa e previsível. Nesses ambientes, a chuva local é considerada o principal agente modelador das características ambientais, causando inundações de curta duração que influenciam diretamente nas táticas reprodutivas da ictiofauna (Pazin *et al.*, 2006; Espírito-Santo *et al.*, 2009; Espírito-Santo *et al.*, 2013). A presença de uma variação ambiental mais imprevisível, somada ao pequeno porte dos peixes de riacho, contribuíram para generalizações sobre a estratégia de vida das espécies de peixe que utilizam esses ambientes, as quais têm sido classificadas como oportunista composta por uma maturação precoce, baixa fecundidade, desova múltipla e período reprodutivo prolongado. Essa estratégia permite que a ictiofauna maximize sua taxa intrínseca de crescimento populacional, contribuindo para uma maior aptidão na ocupação ou reocupação de ambientes ecologicamente instáveis (Kramer, 1978; Winemiller, 1989; Winemiller *et al.*, 2008; Castro, 2021).

Dentre as espécies de peixes que habitam os ecossistemas de riacho, os pequenos caracídeos estão entre os mais abundantes e são caracterizados por apresentarem uma estratégia reprodutiva oportunista, tendo maior tolerância a ambientes mais dinâmicos do ponto de vista ambiental (Winemiller, 1989). Um exemplo desses caracídeos é *Moenkhausia collettii* (Steindachner, 1882), um peixe neotropical, conhecido regionalmente como lambari ou piaba, abundante em riachos da região nordeste paraense, Amazônia Oriental (Silva, 2016). Estudos com espécies do gênero *Moenkhausia* sugerem que esses indivíduos possuem, curtos períodos reprodutivos e desova total em grandes rios (Lourenço *et al.*, 2008; Hernandez, 2015), e um longo período de atividade reprodutiva, bem como desova parcelada em reservatórios e riachos impactados por represamento (Casimiro *et al.*, 2011; Sousa *et al.*, 2018). Contudo, não há registros que caracterizem a dinâmica reprodutiva de *M. collettii*, nem mesmo a relação dessas táticas reprodutivas com variações ambientais estruturais ou físico-químicas ocorridas nos riachos que estas espécies habitam.

Os traços de história de vida da ictiofauna, em especial os aspectos reprodutivos, que constituem importantes aspectos do ciclo biológico, ainda são pouco compreendidos, principalmente quando se trata de espécies de pequeno porte (Souto *et al.*, 2017; Castro & Polaz, 2020). Além disso, os riachos da bacia amazônica ainda são pouco estudados, apesar de abrigarem metade de todas as espécies de peixes de água doce conhecidas para essa região (Santos *et al.*, 2019). Logo, o conhecimento da ecologia reprodutiva dos peixes de riachos

amazônicos é essencial, pois possibilita inferir sobre a relação entre as táticas reprodutivas das espécies e a variação das características ambientais do local onde vivem, sendo este conhecimento uma importante ferramenta para avaliação de qualidade ambiente a para o gerenciamento e conservação de espécies (Caramaschi *et al.*, 2021).

Nesse contexto, este estudo tem como objetivo caracterizar a estratégia reprodutiva de *Moenkhausia collettii* em riachos na Amazônia Oriental e testar a influência de variáveis ambientais locais na sua reprodução. Espera-se que a espécie apresente táticas reprodutivas que permitam classificá-la como oportunista, apresentando variações de acordo com as mudanças ambientais locais, com uma maior atividade reprodutiva nos períodos de maior precipitação e quando os riachos possuem uma maior profundidade média, devido à maior disponibilidade de abrigo, espaço e recursos alimentares (Winemiller, 1989; Wootton, 1990).

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

Este estudo foi conduzido em uma microbacia pertencente à margem esquerda da bacia do rio Guamá, que possui uma área de aproximadamente 12,4 km² localizada no município de Capitão Poço (01°33'34"S/ 47°07'55"W e 01°43'40"S/ 47°06'09"W), Mesorregião do Nordeste Paraense e Microrregião Guamá, Pará, Brasil (Figura 2).

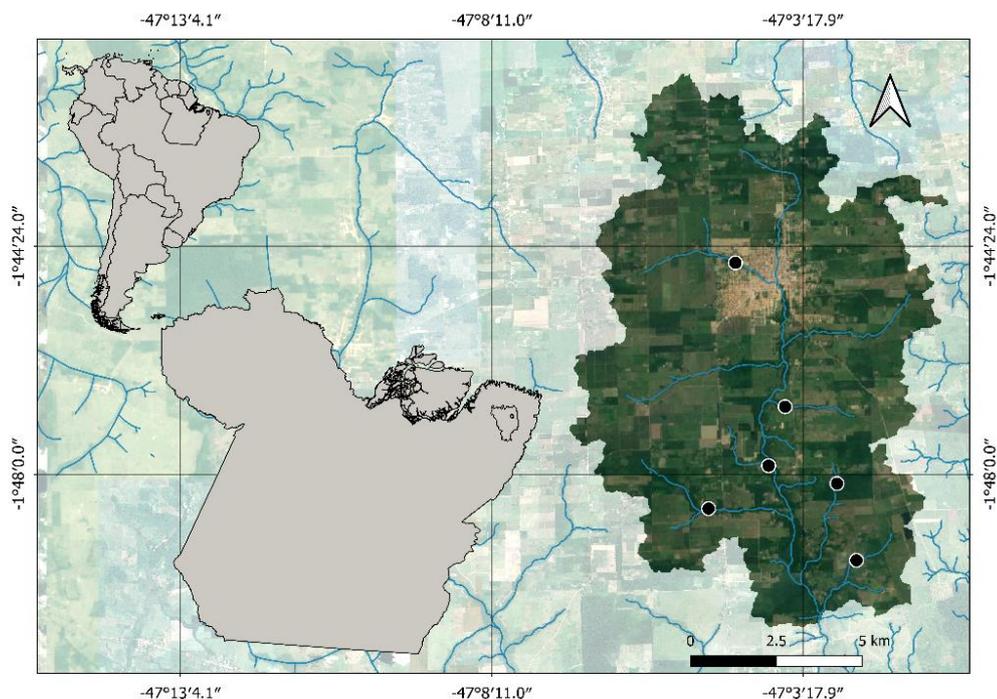


Figura 2 Localização dos riachos (círculos pretos) onde foram amostrados os espécimes de *Moenkhausia collettii*, pertencentes à microbacia do rio Guamá, Capitão Poço, Pará.

O clima da região é do tipo tropical úmido do subtipo *Af*, de acordo com a classificação de Köppen, adaptada por Peel et al. (2007). A precipitação média anual é de 2.449 mm, com um período de estiagem entre os meses de setembro a novembro, e um período mais chuvoso entre janeiro e junho (Santos, 2013; INMET, 2019). A temperatura média anual na região é de 26,9° C, com umidade relativa média do ar em torno de 85% (Pacheco & Bastos, 2001; IDESP, 2011).

A vegetação na região é do tipo Floresta Densa Latifoliada de platô, terraços e vegetação aluvial (IDESP, 2011). Entretanto, a paisagem atual é composta predominantemente por áreas de agricultura e pecuária, resultando em pequenos fragmentos de vegetação secundária e faixas estreitas de vegetação arbórea no entorno de seus cursos d'água, denominadas Áreas de Preservação Permanente (APP) segundo o art. 30 do Código Florestal Brasileiro, Lei nº12.651/12 (Silva *et al.*, 1999; Pacheco & Bastos, 2001; IDESP, 2011).

Coleta de dados

A caracterização ambiental dos riachos e a coleta dos espécimes de *M. collettii* foram realizadas mensalmente entre abril de 2019 a março de 2020, em seis riachos de primeira e segunda ordens, segundo a classificação de Strahler (1957). Os riachos amostrados apresentam estruturas físicas semelhantes, bem como a presença de atividades agropecuárias e faixas estreitas de vegetação arbórea na paisagem do seu entorno.

Em cada riacho foi definido um trecho de 50 m, subdividido por seis transecções transversais, resultando em 5 seções longitudinais de 10 m cada. Antes da coleta dos espécimes, a jusante de cada trecho amostral, foram mensuradas características físico-químicas da água como: oxigênio dissolvido (%), condutividade elétrica ($\mu\text{S}/\text{cm}$), pH e temperatura (°C), utilizando um medidor multiparâmetro modelo AK88. Descritores estruturais foram avaliados a partir do Protocolo Padronizado do Projeto Igarapés (Mendonça *et al.*, 2005). A largura média do canal (m) foi obtida pelo cálculo da média de medidas obtidas nas seis transecções transversais equidistantes definidas em cada trecho. Em cada transecção transversal, a profundidade (cm) foi mensurada em cinco pontos equidistantes (margem esquerda, centro esquerda, talvegue, centro direita, margem direita). Nesses pontos também foi estimado visualmente a porcentagem do tipo de substrato, sendo eles: cascalho grosso, cascalho fino, areia, silte, madeira, raiz, matéria orgânica, banco de folha, e macrófita). A velocidade da corrente (m/s) foi determinada pela média do tempo de deslocamento de um objeto flutuante por uma distância de 1,5 m, calculada três vezes por riacho. A vazão (m^3/s) foi calculada usando a fórmula: $Q = A \cdot V_m$ onde, Q = vazão; V_m = velocidade média da corrente; A = área

transeccional média. A área média do transecto foi obtida por: $A_t = \sum^n i A_n$ onde, A_t = área do transecto dada pela somatória de $[(Z_1+Z_2)/2].I + [(Z_2+Z_3)/2].I + \dots$ onde, Z_n = profundidade média em cada segmento; I = largura de cada segmento. A cobertura do dossel foi registrada por fotografia digital em três pontos equidistantes em cada transecção transversal (margem esquerda, centro e margem direita) e posteriormente convertidas em escalas de preto e branco para obtenção do percentual de pixels pretos utilizando o software Image J. A precipitação acumulada de cada mês foi obtida através da somatória dos valores de precipitação diários da semana que antecedeu a coleta dos espécimes em cada riacho. Estes dados foram provenientes da estação meteorológica A248 do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET, 2019).

Para a coleta dos peixes foram utilizadas duas peneiras retangulares com dimensões de 80 por 60 cm e malhas de 2 mm entre nós opostos. O esforço amostral foi de 12 minutos em cada seção longitudinal, totalizando 60 minutos em cada riacho. Também foi utilizada uma rede de arrasto com 3 m de comprimento, 1,5 m de altura e 5 mm de malha entre nós opostos, com um esforço amostral de dois lances por seção longitudinal. Os espécimes coletados foram eutanasiados através de imersão em solução aquosa contendo Eugenol, fixados em formalina a 10% por 48 horas e, posteriormente, transferidos para álcool a 70%. A amostragem dos espécimes foi legalmente respaldada pela licença de número 63603, expedida pelo Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade - ICMBio, através do Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade - SISBIO, e regulamentada pelo Comitê de ética para uso Animal da Universidade Federal Rural da Amazônia (UFRA), através do processo de número 054/2018.

Procedimentos Laboratoriais

Em laboratório, os exemplares foram aferidos quanto ao comprimento padrão (C_p) em milímetros, utilizando um paquímetro com 0,01 mm de precisão, e quanto à massa corporal total (M_t) em gramas, com auxílio de uma balança analítica com precisão de 0,0001g. As gônadas foram obtidas através de uma incisão longitudinal realizada na região ventral e foram mensuradas quanto à sua massa (M_g), fixadas em formalina 10% e acondicionadas em álcool 70%. Os estágios de maturação gonadal e o sexo foram determinados macroscopicamente levando em consideração volume, cor e grau de vascularização das gônadas (Brown-Peterson *et al.*, 2011) e confirmados microscopicamente quando necessário.

As gônadas submetidas a rotina histológica para microscopia óptica passaram pelo processo de desidratação, inclusão em parafina, secção a 5 μ m de espessura e coloração em Hematoxilina-Eosina. Os estágios de maturação foram definidos de acordo com o tipo e

frequência de células das linhagens germinativa da oogênese e espermatogênese, bem como de acordo com a organização de estruturas gonadais, segundo a classificação proposta por Núñez e Duponchelle (2009). As fêmeas foram classificadas em cinco estágios gonadais: imatura, em maturação, madura, desovada e em repouso, enquanto os machos foram classificados nos estágios: imaturo, em maturação, maduro e espermiado.

Análise de dados

A proporção de machos e fêmeas na população foi avaliada através da análise de distribuição de frequência relativa, sendo calculada tanto para o período estudado como um todo, como para cada um dos meses amostrados. Possíveis diferenças na proporção sexual, foram avaliadas através do teste de Qui-quadrado (χ^2), com 5% de significância, considerando a hipótese nula de que a proporção sexual da população é de um macho para uma fêmea, como sugerido por Vazzoler (1996).

O padrão de crescimento de *M. collettii*, bem como possíveis diferenças desse padrão entre machos e fêmeas, foi calculado através da relação peso-comprimento obtida pela equação modificada por Huxley (1924), $Mt = a \cdot Cp^b$, onde Mt corresponde à massa total em gramas; Cp ao comprimento padrão; a ao coeficiente de proporcionalidade e b ao coeficiente de alometria. A equação foi ajustada por meio da rotina Solver do software Microsoft Office Excel 2016. Os resíduos proporcionais de machos e fêmeas foram comparados por meio de um teste t , para avaliar possíveis diferenças no tipo de crescimento (alométrico ou isométrico) entre os sexos.

O comprimento médio de primeira maturação sexual (L_{50}), o qual prediz em que comprimento 50% dos indivíduos da população estão engajados reprodutivamente, foi mensurado separadamente para machos e fêmeas, calculado através da distribuição das frequências relativas de indivíduos adultos (exceto indivíduos classificados como imaturos) por classe de comprimento. Essa distribuição é obtida pela equação logística, $P = 1 / (1 + e^{(r \cdot (Cp - L_{50}))})^{-1}$, onde P é a proporção de indivíduos adultos em cada classe de comprimento; r é a taxa de velocidade de mudança de indivíduos juvenis para adultos; Cp é o comprimento padrão em mm e o L_{50} é comprimento médio de primeira maturação sexual. A equação foi ajustada com base na ferramenta Solver do software Microsoft Office Excel® 2016.

A variação na atividade de maturação gonadal entre os períodos amostrados foi avaliada através do Índice Gonadossomático (IGS%), obtido pela equação, $IGS\% = \left(\frac{Mg}{Mt}\right) * 100$, onde Mg é a massa da gônada e Mt é a massa total do indivíduo (Nikolsky, 1963). Os valores de

IGS% foram avaliados quanto às premissas estatísticas de normalidade e homocedasticidade e testados quanto a sua variação mensal através do teste de Kruskal-Wallis seguido por um teste *a posteriori* de comparação múltipla de Wilcoxon considerando um nível de significância de 5%. Para essas análises foram desconsiderados os espécimes imaturos, uma vez que estes ainda não contribuem ativamente na reprodução da população. Para uma melhor definição do período de atividade reprodutiva da população, também foi avaliada a distribuição da frequência relativa dos diferentes estágios de maturação gonadal, separadamente para machos e fêmeas, verificando como se comportam ao longo dos doze meses amostrados.

O tipo de desova, que é caracterizado pelo modo em que as fêmeas liberam os oócitos maduros dentro de um período reprodutivo (Araujo, 2009; Vazzoler, 1996), foi avaliado através das distribuições de frequência de oócitos em intervalos de diâmetro de 10 fêmeas maduras ao longo do período estudado. A desova poderá ser definida como: total, para distribuições em dois grupos modais, ou parcelada, quando forem observadas mais de duas modas. Para este parâmetro, todos os oócitos foram dissociados e fotografados em estereomicroscópio Leica M125 com câmera DMC 2900, e mensurados quanto ao diâmetro através do Software Image J. Posteriormente, foi estimada a fecundidade, ou seja, o número de oócitos vitelogêncios (tipo IV segundo Núñez & Duponchelle, 2009), eliminados a cada desova (Vazzoler, 1996).

As variáveis ambientais físico-químicas e estruturais do hábitat (exceto precipitação) foram avaliadas quanto ao coeficiente de variação (CV) ao longo dos meses amostrados. Variáveis com CV inferior abaixo de 20% foram desconsideradas como variáveis preditoras da atividade reprodutiva, uma vez que não variaram ao longo do período estudado. A relação entre a atividade reprodutiva da espécie e as condições ambientais dos riachos foi avaliada através de Modelos Lineares Generalizados (Nicholls, 1989) construídos separadamente para machos e fêmeas, e que tiveram o Índice Gonadosomático (IGS%) como variável resposta e as variáveis físico-químicas da água e estruturais do hábitat como preditoras. Inicialmente foram gerados modelos globais submetidos a um Critério de Seleção de Akaike (AIC), que indicou as variáveis com maior capacidade preditora do IGS%. Posteriormente, os modelos selecionados foram biologicamente interpretados. Todas as análises foram realizadas considerando um nível de significância de 5%, utilizando o pacote MuMin (Barton, 2020), vegan (Oksanen *et al.*, 2020) e car (Fox & Weisberg, 2019) executados no software R (R Core Team, 2021).

RESULTADOS

Foram analisados 286 exemplares de *M. collettii*, dos quais 200 foram submetidos a rotina histológica para confirmação de sexo e estágio de maturação. Após esse procedimento

foi observado um total de 100 machos, 186 fêmeas. Para fêmeas, o comprimento padrão variou entre 14,13 e 46,03 mm (média = 30,69; desvio padrão = 7,40), enquanto a massa total variou entre 0,0408 e 2,373g ($0,742 \pm 0,534$). Para machos, o comprimento padrão variou entre 12,61 e 40,66 mm ($28,09 \pm 5,54$), enquanto a massa total variou entre 0,0305 e 1,6154g ($0,5013 \pm 0,2713$). A proporção sexual diferiu para o período amostrado como um todo ($\chi^2 = 25,86$; $gl=1$; $p < 0,05$), sendo 1,86 fêmeas para cada macho. Na avaliação mensal, a maior proporção de fêmeas foi registrada apenas nos meses de maio ($\chi^2=18$; $gl=1$; $p < 0,05$) com proporção de 4,0 fêmeas para cada macho, e agosto ($\chi^2=28,48$; $gl=1$; $p < 0,05$) com 9,75 fêmeas por macho (Figura 3).

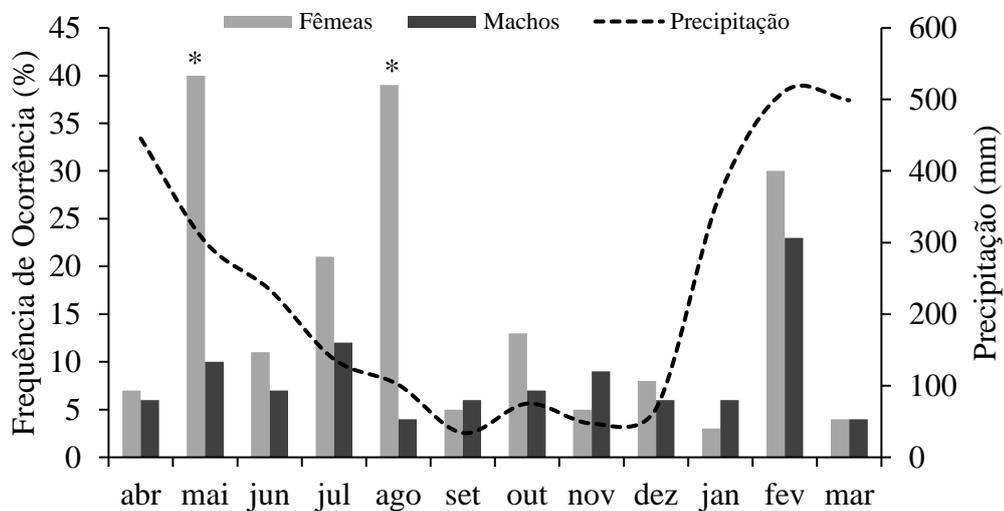


Figura 3 Proporção sexual mensal de *Moenkhausia collettii* (Steindachner, 1882) amostrados em uma microbacia do rio Guamá, em Capitão Poço, Pará, entre abril de 2019 e março de 2020. A linha tracejada representa a precipitação mensal. O símbolo (*) indica diferenças significativas na proporção entre os sexos.

O padrão de crescimento não diferiu entre fêmeas e machos ($t = -0,287$, $gl = 284$, $p > 0,05$), evidenciando um crescimento alométrico positivo ($b = 3,39$) para a população como um todo, o que indica um maior incremento proporcional em massa do que em comprimento, representado pelo modelo $0.000005.Cp^{3,39}$ (Figura 3). O comprimento médio de primeira maturação sexual (L_{50}) para fêmeas foi de 25 mm (Figura 5a), enquanto para machos este comprimento foi de 24 mm (Figura 5b).

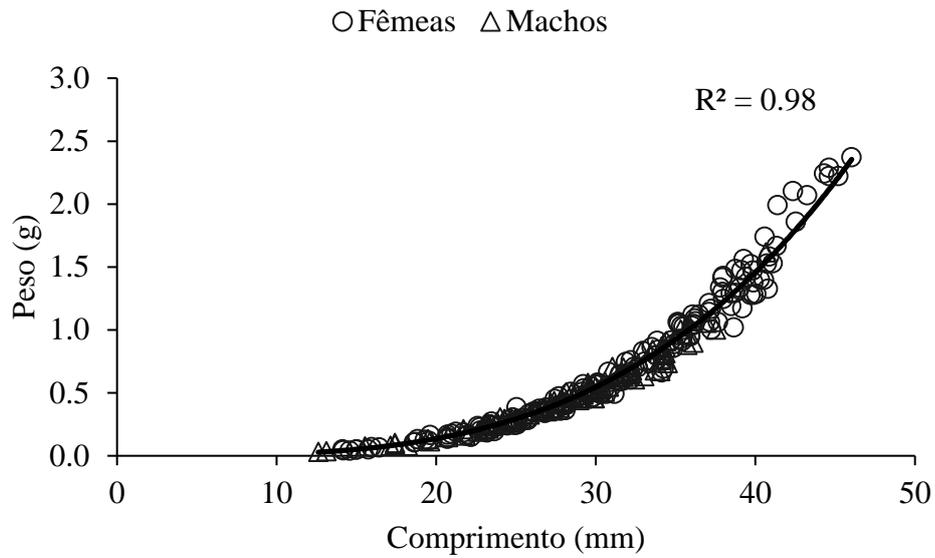


Figura 4 Relação peso-comprimento para a população de *Moenkhausia colletii* (Steindachner, 1882) amostrados em uma microbacia do rio Guamá, em Capitão Poço, Pará, entre abril de 2019 e março de 2020. A Linha preta caracteriza o ajuste resultante do modelo.

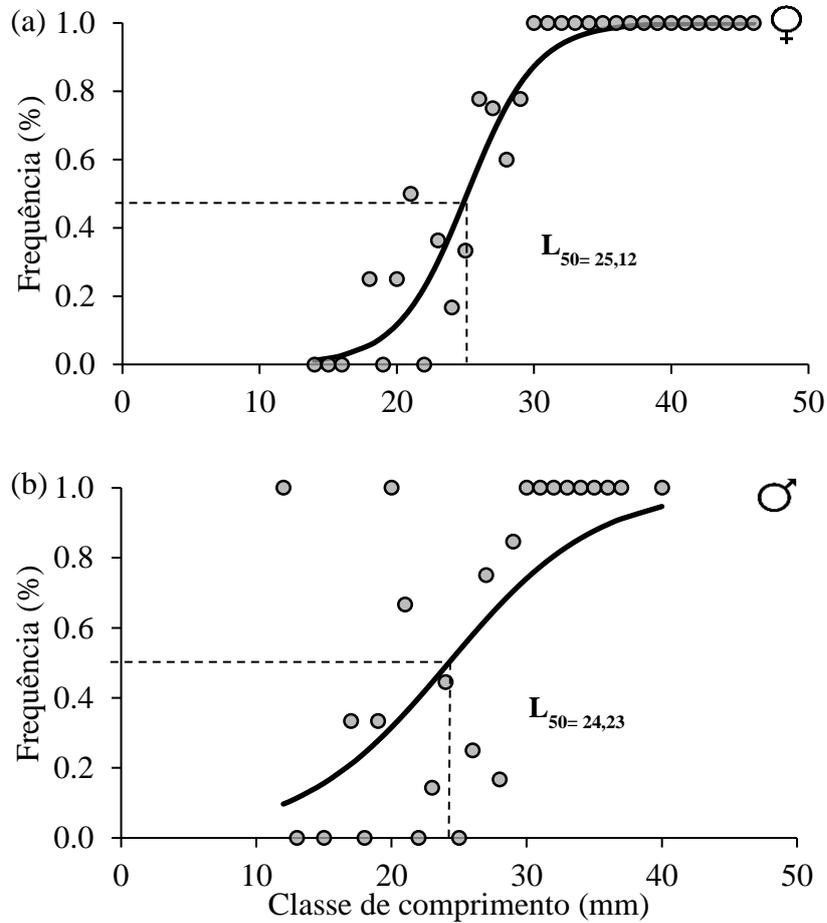


Figura 5 Comprimento de primeira maturação sexual (L_{50}) para fêmeas (a) e machos (b) de *Moenkhausia collettii* (Steindachner, 1882) amostrados em uma microbacia do rio Guamá, em Capitão Poço, Pará, entre abril de 2019 e março de 2020.

Para fêmeas a variação do IGS diferiu ao longo dos meses estudados ($H_{(11,124)} = 96,65$, $p < 0,05$) em consonância com dinâmica da precipitação local. Os maiores valores médios de IGS foram registrados em janeiro (IGS% = 3,38), fevereiro (IGS% = 9,95) e março (IGS% = 9,14) de 2020. Os menores valores médios ocorreram nos meses de junho (IGS% = 0,32), julho (IGS% = 0,33) e agosto (IGS% = 0,34) (Figura 6a). Machos evidenciaram atividade reprodutiva ao longo do período de estudo ($H_{(11,59)} = 47,38$ $p < 0,05$) com pico para os meses de maio em 2019 (IGS% = 1,01), fevereiro (IGS% = 1,16) e março (IGS% = 0,91) de 2020, e queda em agosto (IGS% = 0,20), outubro (IGS% = 0,02) e dezembro (IGS% = 0,13) (Figura 6b).

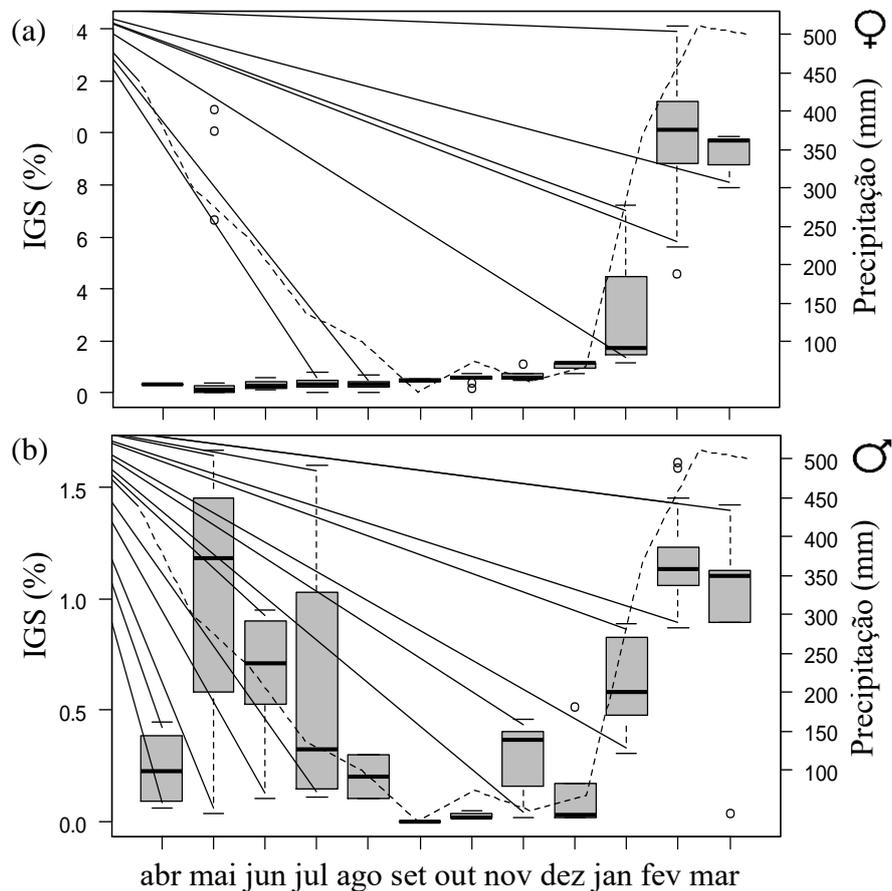


Figura 6 Valores médios mensais do Índice gonadosomático de fêmeas (a) e machos (b) de *Moenkhausia collettii* (Steindachner, 1882), amostrados em uma microbacia do rio Guamá, em Capitão Poço, Pará, entre abril de 2019 e março de 2020.

A variação da frequência dos diferentes estágios de maturação para ambos os sexos indicou uma maior atividade reprodutiva nos meses de maior precipitação. Fêmeas imaturas

foram predominantes em abril e setembro, já aquelas em maturação ocorreram em dezembro e janeiro. A presença de fêmeas maduras ocorreu somente de janeiro a maio, de 2020 (os meses mais chuvosos), representando cerca de 20% dos estágios gonadais. Fêmeas desovadas foram detectadas apenas em maio e junho, por outro lado, fêmeas em repouso foram observadas durante quase todo período de estudo, com maior frequência em novembro, não ocorrendo em janeiro, fevereiro e março de 2020 (Figura 7a). Foi observado uma maior proporção de machos imaturos no trimestre agosto, setembro e outubro, sendo o mês de setembro o menos chuvoso e com predominância dessa fase. Machos em maturação e maduros foram amostrados na maioria dos meses estudados, contudo, machos reprodutivos não ocorreram em agosto, setembro (apenas imaturos) e outubro de 2019, com maior frequência também nos meses de maior precipitação de janeiro a maio. O estágio espermiado foi frequente apenas em novembro e janeiro (Figura 7b).

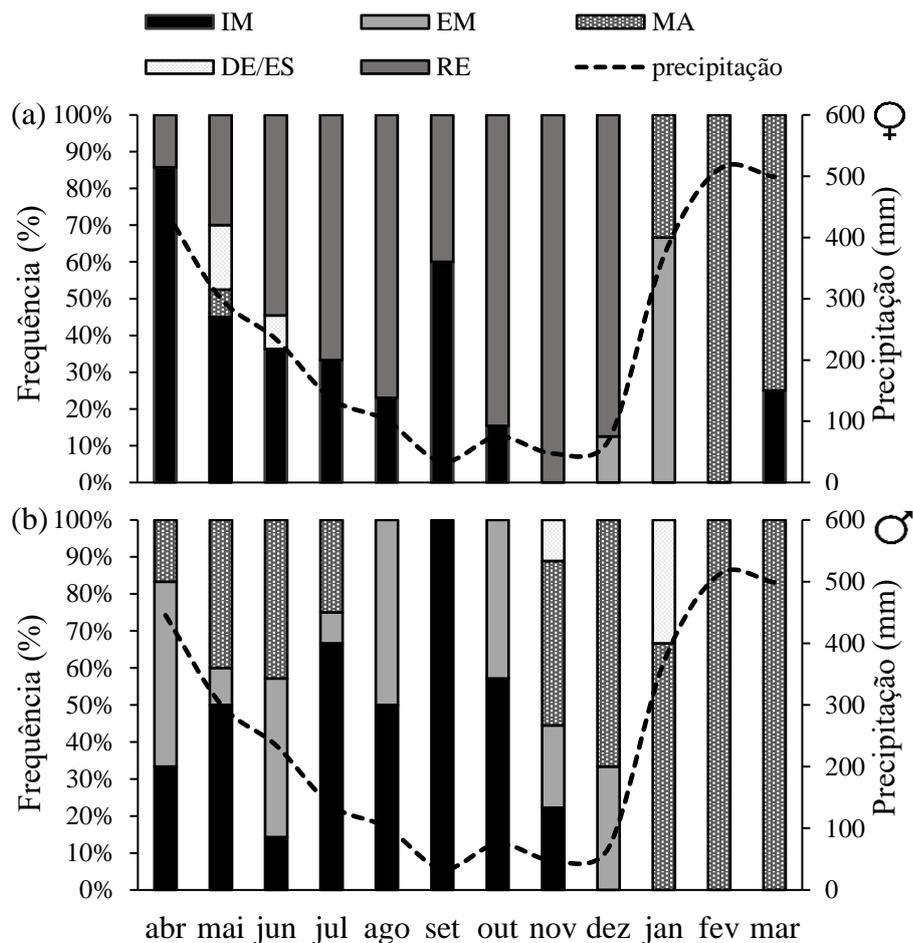


Figura 7 Frequência dos estágios de maturação gonadal de fêmeas (a) e machos (b) de *Moenkhausia collettii* (Steindachner, 1882), amostrados em uma microbacia do rio Guamá, em Capitão Poço, Pará, entre abril de 2019 e março de 2020. I: imaturo, EM: em maturação, MA: maduro, DE/ES: desovado/espermiado, RE: repouso.

O número total de oócitos encontrados no ovário de *M. colettii*, independente da sua fase de desenvolvimento, variou de 540 a 933 ($687,8 \pm 122,48$), com diâmetros de 0,14 a 1,17 mm ($0,62 \pm 0,12$). De acordo com a distribuição de diâmetro dos oócitos, foi observado uma frequência bimodal, com dois lotes de oócitos em desenvolvimento sincrônico, onde os oócitos vitelogêncios ou tipo IV constituem cerca de 90% da fecundidade, indicando uma desova total. (Figura 8a). Essa configuração também foi considerada pela visualização macroscópica das gônadas e confirmada a partir dos cortes histológicos de fêmeas maduras, revelando a predominância de oócitos maduros caracterizados pela presença de um citoplasma preenchido por vitelo e núcleo pouco visível, além de um segundo lote em menor quantidade de oócitos em crescimento primário (Figura 8 b-c). A fecundidade, ou seja, o número de oócitos potencialmente liberados por fêmeas na próxima desova variaram de 463 a 828 ($616,9 \pm 116,15$), e o diâmetro desses oócitos foi de 0,48 a 1,17 mm ($0,66 \pm 0,06$) (Figura 8).

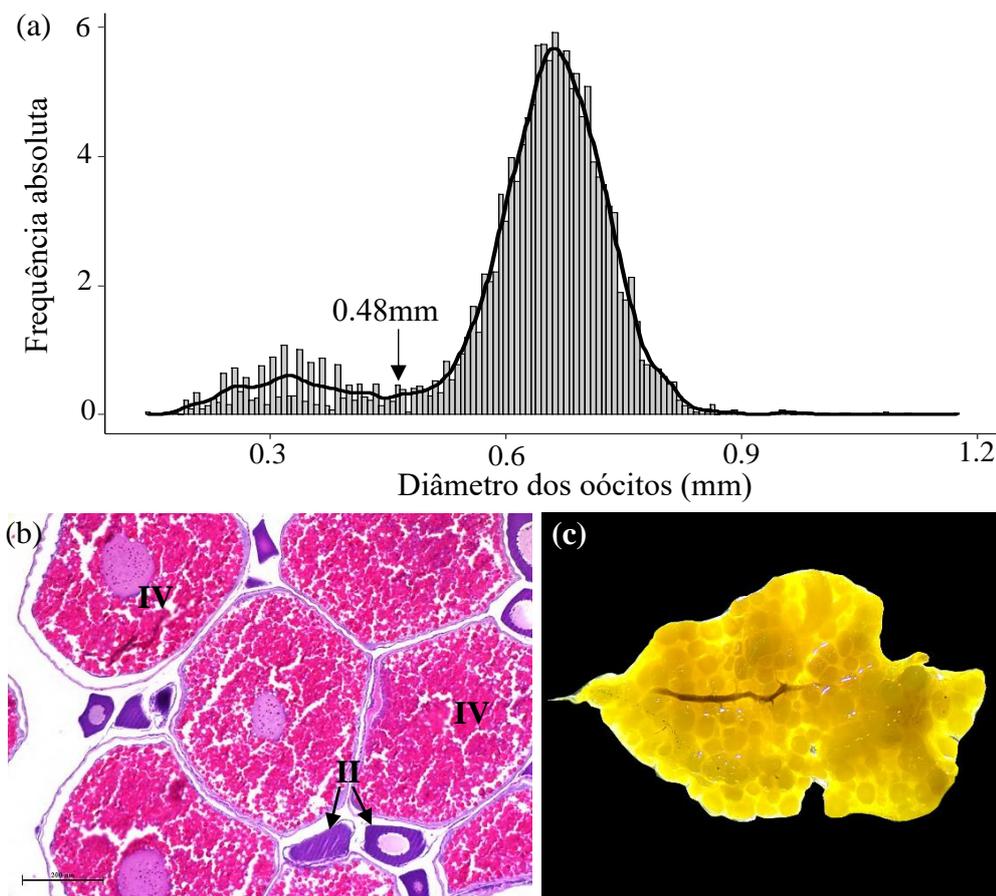


Figura 8 a) Variação dos diâmetros de oócitos de 10 fêmeas de *Moenkhausia colettii*, pertencentes à microbacia do rio Guamá, Capitão Poço. A seta tracejada mostra o menor diâmetro de oócito maduro (tipo IV). b) Fotomicrografia de uma fêmea madura com oócitos de diferentes tamanhos (oócito estágio II e Vitelogênico IV). c) Gônada madura.

Com base na pré-seleção das variáveis ambientais com baixos coeficientes de variação (<20%), foram excluídas as variáveis pH, temperatura, velocidade e os substratos de cascalho grosso e fino, areia, silte, matéria orgânica e macrófita. As demais variáveis foram incorporadas aos Modelos Lineares Generalizados (Figura S1). Ao testar o efeito ambiental na atividade reprodutiva da espécie, foram observados GLMs parcimoniosos, estatisticamente significativos ($p < 0,05$) para ambos os sexos selecionados pelo critério de AIC. No modelo construído para fêmeas, o critério de seleção excluiu as variáveis largura do canal e porcentagem de madeira, indicando a influência positiva das variáveis oxigênio dissolvido, condutividade elétrica, profundidade e precipitação, e negativa de vazão, dossel, porcentagem de raiz, explicando cerca de 73,5% da variação da atividade de maturação gonadal (AIC=798,1; Peso=0,135). Machos obtiveram um modelo eliminando a condutividade elétrica, vazão, dossel, profundidade, largura e madeira, porém explicando 53,5% da variação do IGS, com o aumento de oxigênio dissolvido e precipitação, e com a diminuição de banco de folha, raiz (AIC=81,7; Peso=0,066) (Tabela 1).

Tabela 1 Resultados dos Modelos Lineares Generalizados associando as variáveis do ambiente e os valores de IGS dos espécimes de *Moenkhausia collettii*, pertencentes à microbacia do rio Guamá, Capitão Poço.

Variável Resposta (IGS)	Modelos	Variáveis predictoras	β	Erro Padrão	t	p
Fêmeas $\alpha = -1,0685$	$R^2=0,7351$; $F=74,3$; $p < 0,05$	Oxigênio	0,022	0,006	3,518	<0,01
		Condutividade	0,098	0,045	2,169	<0,05
		Profundidade	0,034	0,010	3,464	<0,01
		Vazão	-2,256	0,462	-4,888	<0,01
		Dossel	-0,068	0,032	-2,150	<0,05
		Raiz	-0,175	0,028	-6,229	<0,01
		Precipitação	0,039	0,004	10,968	<0,05
Machos $\alpha = 0,4158$	$R^2=0,5352$; $F=29,5$; $p < 0,05$	Oxigênio	0,003	0,001	2,434	<0,05
		Banco de folha	-0,009	0,004	-2,317	<0,05
		Raiz	-0,013	0,006	-2,202	<0,01
		Precipitação	0,005	0,001	8,024	<0,01

DISCUSSÃO

As táticas reprodutivas evidenciadas para a espécie *M. collettii*, indica que esta possui uma forte tendência a uma estratégia reprodutiva oportunista, como descrito para peixes de

pequeno porte (Winemiller & Rose, 1992). Dentre as táticas reprodutivas observadas destacamos, o tamanho corporal reduzido, período reprodutivo prolongado, com duração de aproximadamente cinco meses, associado a um aumento no regime de chuvas, baixa fecundidade e uma desova total. Os indivíduos desta população também evidenciaram outras características comuns aos Teleósteos Neotropicais de água doce, como o fato de machos atingirem uma maturação sexual com comprimento padrão inferior ao de fêmeas (Rizzo & Bazzoli, 2020; Oliveira *et al.*, 2019; Alves *et al.*, 2020). Adicionalmente, a população apresentou um crescimento alométrico positivo, indicando um maior investimento proporcional em peso do que em comprimento.

A proporção sexual dos peixes pode variar ao longo do seu ciclo de vida em função de fatores como taxas natalidade, mortalidade, crescimento, comportamento (Vazzoler, 1996). No presente estudo, foi observado a maior proporção de fêmeas em relação aos machos para o período como um todo, com diferenças para os meses de maio e agosto. Esse predomínio de fêmeas é recorrente na literatura para populações de peixes tropicais (Gomes *et al.*, 2011; Fitz *et al.*, 2017; Araújo *et al.*, 2019; Alves *et al.*, 2020), e pode ser relacionado a táticas reprodutivas de alguns peixes de pequeno porte, como não apresentar cuidado parental e fecundidade externa, onde os machos formam haréns podendo fecundar oócitos proveniente de mais de uma fêmea, garantindo assim uma maior variabilidade genética e conseqüentemente um maior sucesso reprodutivo (Nikolsky, 1963). Outro fator associado a maior frequência das fêmeas é a diferente taxa de predação sobre os machos, ou ainda a vulnerabilidade das fêmeas em períodos pós liberação dos gametas (López-Rodríguez *et al.*, 2021; Suárez *et al.*, 2017).

A presença de uma maturação precoce é comum em caracídeos, e tem sido considerada uma tática importante para ocupação ou reocupação de ambientes dinâmicos quanto as condições ambientais, como os riachos (Castro, 2021). Em relação ao L_{50} , fêmeas e machos de *M. collettii* apresentaram um tamanho médio de primeira maturidade sexual que representou 54,3% e 59,9%, respectivamente, do maior comprimento registrado para cada sexo. Estes resultados corroboram estudos realizados com pequenos caracídeos neotropicais, cujo tamanho médio de primeira maturação sexual encontra-se entre 40% e 70% do comprimento padrão dessas espécies (Mazzoni *et al.*, 2005; Cardoso, 2012; Suárez *et al.*, 2017; Fagundes *et al.*, 2020). Os machos de *M. collettii* atingiram um comprimento de primeira maturação sexual inferior ao das fêmeas. De fato, é sugerido que fêmeas apesar do maior esforço reprodutivo, crescem mais rápido e atingem um maior comprimento de maturação que os machos, devido ao seu metabolismo de manutenção mais baixo, para mobilizar o ATP necessário para o

desenvolvimento do ovários, quando comparado ao desenvolvimento dos testículos (Dala-Corte & Azevedo, 2010; Pauly, 2019).

Neste estudo, *M. collettii* apresentou um período reprodutivo prolongando entre janeiro e maio com pico reprodutivo em fevereiro, onde a dinâmica das chuvas locais parece atuar como um gatilho biológico. A duração do período reprodutivo para caracídeos de pequeno porte pode variar de cinco a doze meses (Winemiller, 1989), entretanto apenas 20% reproduzem além dos seis meses (Azevedo, 2010). Trabalhos realizados com as espécies congênicas, *Moenkhausia sanctaefilomenae* (Lourenço et al., 2008), *Moenkhausia gracilima* e *Moenkhausia dichroua* (Hernandes, 2015), reforçam essa relação positiva entre atividade reprodutiva e aumento no nível das águas em planícies de inundação. Por outro lado, em riachos nota-se uma tendência dos peixes de pequeno porte em apresentarem um longo período de atividade reprodutiva como alternativa para maximizar a sobrevivência perante a imprevisibilidade das chuvas locais (Kramer, 1978). Ao passo que parece existir um balanço entre os riscos de reproduzir no período de aumentos bruscos no volume de água (“flash floods”), o que pode resultar na menor sobrevivência de juvenis, e a entrada de energia no sistema através de recursos alóctones, visto que a produtividade local dos riachos é baixa, ou ainda refúgios para desova (Espírito-Santo & Zuanon, 2016; Caramaschi & Brito, 2021).

O desenvolvimento sincrônico de oócitos em dois grupos, observado para *M. collettii*, demonstram que apenas dois lotes estão presentes nos ovários, sendo um destes considerado um estoque reserva predominantemente composto por oócitos em desenvolvimento inicial e um segundo lote composto predominantemente por oócitos em vitelogênese final, sugerindo uma desova total Vazzoler (1996). Aparentemente as espécies do gênero *Moenkhausia* não possui um padrão quanto ao tipo de desova, com populações de *Moenkhausia sanctaefilomenae* (Lourenço et al., 2008) e *Moenkhausia intermedia* (Casimiro et al., 2011) exibindo desova do tipo parcelada em rios e reservatórios da região centro-oeste e sul do Brasil respectivamente, e populações de *Moenkhausia gracilima* e *Moenkhausia dichroua* (Hernandes, 2015) evidenciando uma desova total em várzeas amazônicas. Por outro lado, alguns trabalhos descrevem a desova múltipla para peixes de pequeno porte em riachos amazônicos (Cardoso, 2012; Espírito-Santo et al., 2013; López-Rodríguez et al., 2021).

A desova total aqui descrita para *M. collettii* pode estar relacionada a flutuação no nível da água e poças marginais associadas, controlada pela chuva em riachos tropicais, que por sua vez fornecem uma maior disponibilidade de alimentos de origem alóctones e a formação de sítios de desova e locais de refúgio para indivíduos juvenis. Este padrão se assemelha ao padrão

observado nas planícies de inundação, entretanto em diferentes proporções espaciais e com uma menor previsibilidade temporal (Vazzoler & Menezes, 1992, Cardoso, 2012; Waddell & Crampton, 2020). Além disso, alguns representantes da família Characidae podem apresentar um gradiente entre as estratégias oportunista e periódica/sazonal, essa última representada por um período de reprodução mais curto e desova total (Winemiller, 1989; Azevedo, 2010). Essa mudança do suposto padrão aqui observado pela espécie estudada reforça a importância da dinâmica das características ambientais como modeladora da estratégia reprodutiva.

A fecundidade média do lote foi de 616 oócitos por fêmeas de *M. colettii* foi considerada baixa quando comparada a de uma espécie congênica como, *Moenkhausia intermedia*, com uma fecundidade de 9611 oócitos, em um reservatório da região sul do Brasil (Casimiro *et al.*, 2011) e de outros caracídeos de pequeno porte da mesma subfamília (Tetragonopiterinae) da espécie de estudo como, *Astyanax janeiroensis* (3169-18714 oócitos) (Mazzoni *et al.*, 2005), *Astyanax lacustris* (2436 oócitos) (Súarez *et al.*, 2017), por outro lado alta para o pequeno *Knodus moenkhausii* (100 oócitos) (Ceneviva-Bastos *et al.*, 2014). O diâmetro médio dos oócitos tipo IV foi de 0,66mm, sendo um tamanho pequeno e similar ao descrito em ambiente natural para *Moenkhausia intermedia* (0,71 mm; Casimiro *et al.*, 2011) e para *Moenkhausia oligolepis* em condições de laboratório (0,85 mm; Santos *et al.*, 2021). Segundo Azevedo (2010), aproximadamente 21% das espécies de caracídeos produzem de 500 a 1.000 oócitos, pois a fecundidade depende do volume da cavidade celomática para alojar os oócitos maduros e está relacionada ao tamanho corporal do indivíduo, logo uma fecundidade baixa e oócitos menores, são características de peixes de pequeno porte (Marshall *et al.*, 2021).

A reprodução de peixes de riacho depende de uma combinação de condições biológicas e ambientais em escala local (p. ex. oxigênio, condutividade, estrutura do canal) ou regional (ex. precipitação) (Lourenço *et al.*, 2015). A vazão, profundidade e precipitação foram as principais preditoras na variação do IGS de *M. colettii*. Este resultado corrobora a hipótese de Kramer (1978) que associa o aumento na atividade reprodutiva de peixes de riachos às variações ambientais resultante do aumento da precipitação local, pois com aumento da descarga no canal e consequente níveis de água mais altos, os peixes usufruem de diferentes micro-habitats potenciais para abrigo e forrageio, possivelmente facilitando o acúmulo de reservas energéticas para serem despendidas na reprodução (Lonzarich & Quinn, 1995; Borba *et al.*, 2020;). Em contrapartida, neste estudo foi observado uma relação negativa entre a atividade de maturação gonadal e a vazão, o que pode significar que a espécie se beneficia das variações ambientais momentâneas resultante do aumento das chuvas locais, não sendo tão beneficiada com o

aumento a posteriori da vazão, que por sua vez pode dificultar a sobrevivência de espécimes em estágios iniciais de desenvolvimento. Resultado semelhante é descrito por Vogel (2012) ao estudar caracídeos em um gradiente riacho-lagoa, observando que as espécies intensificavam o período reprodutivo de acordo com a diminuição da vazão, como uma adaptação para que a produção de juvenis coincida com um ambiente mais estável.

Neste estudo foi observado maior atividade de maturação gonadal com o aumento da cobertura de dossel o que reforça ainda mais a importância da manutenção dessa vegetação na manutenção das espécies que habitam os ecossistemas de riacho (Brejão *et al.*, 2021). A oferta de abrigos como bancos de folha e raízes nos leitos constituem microhabitats predominantes para peixes de pequeno porte, assim como *M. colletii*, sendo ainda mais frequentes nos substratos em decorrências da expansão marginal do canal e quando são carreados pelo escoamento lateral resultante das chuvas (Webster & Benfield, 1986; Manna *et al.*, 2017). Por outro lado, essa complexidade estrutural apresentou relação negativa com a maturação gonadal da espécie, o que pode estar associado a um ambiente que minimiza o gasto energético ou mesmo fornecimento de recurso alimentar em abundância durante esse período, sendo importantes na manutenção de indivíduos em estágios juvenis de desenvolvimento,

Neste estudo, a condutividade influenciou o desenvolvimento gonadal estabelecendo uma relação negativa, assim como o trabalho realizado por López-Rodríguez *et al.* (2021) ao avaliar a atividade reprodutiva de *Helogenes marmoratus* em riachos da bacia do rio Guamá. Altas condutividades parecem inibir a atividade reprodutiva (Alkins-Koo, 2000) geralmente atribuída a riachos com uso do solo dominado por pastagens e matas ciliares mais estreitas (Tanaka *et al.*, 2016), comuns na região estudada, somada a redução de diversidade e abundância de recursos alóctones para a espécie (Fernando & Suárez, 2020) possivelmente dificultam o armazenamento energético para maturação gonadal. Em riachos do sudeste brasileiro, essa variável é apontada como preditora da maturação gonadal de peixes, quando relacionada a uma combinação de diferentes fatores ambientais para cada espécie (Lourenço *et al.*, 2015).

Adicionalmente foi observado uma relação negativa do oxigênio dissolvido para os valores de IGS de fêmeas e positiva para machos, certamente este achado tem relação com a Teoria da limitação Brânquia-Oxigênio (GOLT) proposta por Pauly (2019, 2021), a qual defende que o tamanho do corpo dos peixes é limitado por área branquial, logo peixes maiores, como as fêmeas da espécie estudada, podem sofrer estresse respiratório pelo menor suprimento relativo de oxigênio induzindo a cascata hormonal que leva a maturação, pois é através do

metabolismo aeróbio que ocorre a síntese energética para a manutenção de processos fisiológicos como o desenvolvimento gonadal. Contudo, alguns estudos contrapõem essa teoria, predizendo que a seleção natural otimiza os custos evolutivamente previstos para reprodução, logo os peixes apresentariam adaptações fisiológicas sob variações ambientais em oxigênio dissolvido (Godoy, 2019; Marshall & White, 2019; Braz-Mota & Almeida-Val, 2021).

A dinâmica reprodutiva da espécie foi explicada por um conjunto de variáveis do hábitat como precipitação, vazão, profundidade, condutividade, oxigênio dissolvido, cobertura dossel bancos de folha e raiz. *M. collettii* apresentou táticas mais adequadas a uma estratégia oportunista pelo pequeno porte, baixa fecundidade e período reprodutivo prolongado associado a precipitação local, uma vez que a ação mecânica da chuva ou efeito indireto da inundação de áreas adjacentes pode fornecer nichos importantes para manutenção da população. Adicionalmente, a espécie também apresentou uma desova total, que é descrita para caracídeos amazônicos sazonais, logo a combinação dessas características poderia enquadrá-la em uma posição intermediária entre as estratégias oportunista e sazonal. De fato, algumas espécies de peixes aparentemente ocupam um espaço multivarido entre os pontos finais do *continuum* trilateral das estratégias reprodutivas, principalmente em ambientes estocásticos (Espírito-Santo *et al.*, 2013; López-Rodríguez *et al.*, 2021).

Apesar da atribuição de uma estratégia reprodutiva para *M. collettii*, ainda existem pontos importantes a serem explorados, como a padronização na terminologia e nos métodos para definição das estratégias reprodutivas de peixes, principalmente no que diz respeito a ictiofauna de riachos amazônicos, onde o conhecimento sobre a dinâmica temporal desses ambientes ainda é restrito, dificultando a compreensão sobre sua influência na história de vida desses organismos, mesmo que a precipitação seja considerada o principal agente modelador da reprodução dos peixes (Castro & Polaz, 2020; Caramaschi *et al.*, 2021; López-Rodríguez *et al.*, 2021). Posteriormente, estudos que avaliem, o investimento energético na reprodução, a embriogênese dos peixes e de caráter comparativo dentro de grupos, especialmente caracídeos de pequeno porte devem ser incentivados, por fornecerem uma visão integrada acerca da dinâmica reprodutivas em riachos.

AGRADECIMENTOS

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão de bolsa durante o desenvolvimento deste projeto. À Universidade Federal do Pará (UFPA) e

ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aquática e Pesca (PPGEAP) pela infraestrutura e oportunidade de realização desta pesquisa. Agradecemos também aos laboratórios: LABECA (UFRA/ Capitão Poço), LABECO (UFPA/Belém) e LHEA (UFRA/Bélem) pela disponibilidade e autorização de uso do espaço e equipamentos, para o desenvolvimento deste trabalho, especialmente etapas de bancada.

REFERÊNCIAS

- Alkins-Koo, M. (2000). Reproductive Timing of Fishes in a Tropical Intermittent Stream. *Environmental Biology of Fishes* 2000 57:1, 57(1), 49–66. <https://doi.org/10.1023/A:1007566609881>
- Alves, C. D., Vasconcelos, P. L., Rossi, R. M., Lima-Junior, S. E., & Suárez, R.Y. (2020). New approaches to basic population ecology studies: Revealing more complex patterns of a small Characidae that inhabit streams. *Ecology of Freshwater Fish*, 29(4), 574–587. <https://doi.org/10.1111/EFF.12533>
- Amadio, S., Ropke, C., Neves, R., & Santos, D. (2012). Efeito das modificações ambientais naturais e antrópicas na reprodução de peixes amazônicos. *Edição Especial Ciência Animal*, 22(1), 188–196.
- Araujo, B. R. (2009). Desova e fecundidade em peixes de água doce e marinhos. *Revista de Biologia e Ciências Da Terra*, 9(2), 24–31.
- Araújo, F. G., Nascimento, A. A., Gomes, I. D., Sales, A., & de Oliveira, B. A. C. (2019). Gonadal development and reproductive period of the characin *Astyanax aff. bimaculatus* (Characiformes: Characidae) in a tropical reservoir in southeastern Brazil. *Zoologia (Curitiba)*, 36. <https://doi.org/10.3897/ZOOLOGIA.36.E30610>
- Azevedo, M. A. (2010). Reproductive characteristics of characid fish species (teleostei, characiformes) and their relationship with body size and phylogeny. *Iheringia - Serie Zoologia*, 100(4), 469–482. <https://doi.org/10.1590/S0073-47212010000400020>
- Bailly, D., Agostinho, A. A., & Suzuki, H. I. (2008). Influence of the flood regime on the reproduction of fish species with different reproductive strategies in the Cuiabá River, Upper Pantanal, Brazil. *River Research and Applications*, 24(9), 1218–1229. <https://doi.org/10.1002/RRA.1147>
- Barton, K. (2020). MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.43.17. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>.
- Borba, G. C., Costa, F. R. C., Espírito-Santo, H. M. V., Leitão, R. P., Dias, M. S., & Zuanon, J. (2020). Temporal changes in rainfall affect taxonomic and functional composition of stream fish assemblages in central Amazonia. *Freshwater Biology*, 66(4), 753–764. <https://doi.org/10.1111/fwb.13675>
- Braz-Mota, S., & Almeida-Val, V. M. F. (2021). Ecological adaptations of Amazonian fishes acquired during evolution under environmental variations in dissolved oxygen: A review of responses to hypoxia in fishes, featuring the hypoxia-tolerant *Astronotus spp.* *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology*, 335(9–10), 771–786. <https://doi.org/10.1002/JEZ.2531>
- Brejão, G. L., Leal, C. G., & Gerhard, P. (2021). A ecologia de peixes de riacho sob a perspectiva da ecologia de paisagens. *Oecologia Australis*, 25(02), 475–493. <https://doi.org/10.4257/oeco.2021.2502.16>

- Brown-Peterson, N. J., Wyanski, D. M., Saborido-Rey, F., Macewicz, B. J., & Lowerre-Barbieri, S. K. (2011). A Standardized Terminology for Describing Reproductive Development in Fishes. *Changed Publisher: Wiley*, 3(1), 52–70. <https://doi.org/10.1080/19425120.2011.555724>
- Caramaschi, É. P., Fulgêncio, M., & Brito, G. (2021). Reprodução de peixes de riacho: Estado da arte, Métodos e Perspectivas. *Oecologia Australis*, 25(2), 323–343. <https://doi.org/10.4257/oeco.2021.2502.07>
- Cardoso, G. H. M. (2012). *Ecologia reprodutiva de peixes de riachos da Reserva Florestal Adolpho Ducke, Amazônia Brasileira*. Mestrado em Biologia de água doce e pesca interior. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, 73p.
- Casimiro, A. C. R., Garcia, D. A. Z., de Almeida, F. S., & Orsi, M. L. (2011). Reproductive Aspects of *Moenkhausia intermedia* Eigenmann, 1908 (Pisces, Characidae) in the Upper Paraná River Basin, Brazil. *ISRN Zoology*, 2011, 1–8. <https://doi.org/10.5402/2011/802794>
- Castro, R. M. C. E. (2021). Evolução da ictiofauna de riachos sul-americanos (Castro, 1999) revisitado após mais de duas décadas. *Oecologia Australis*, 25(2), 245. <https://doi.org/10.4257/OECO.2021.2502.02>
- Castro, R. M. C., & Polaz, C. N. M. (2020). Small-sized fish: the largest and most threatened portion of the megadiverse neotropical freshwater fish fauna. *Biota Neotropica*, 20(1), 20180683. <https://doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2018-0683>
- Ceneviva-Bastos, M., Taboga, S. R., & Casatti, L. (2014). Microscopic Evidence of the Opportunistic Reproductive Strategy and Early Sexual Maturation of the Small-Sized Characin *Knodus moenkhausii* (Characidae, Pisces). *Anatomia, Histologia, Embryologia*, 44(1), 72–80. <https://doi.org/10.1111/AHE.12112>
- Dala-Corte, R. B., & Azevedo, M. A. (2010). Reproductive biology of *Astyanax henseli* (Teleostei, Characidae) in the upper Rio dos Sinos, RS, Brazil. *Iheringia - Serie Zoologia*, 100(3), 259–266. <https://doi.org/10.1590/S0073-47212010000300012>
- Espírito-Santo, Helder M.V., & Zuanon, J. (2016). Temporary pools provide stability to fish assemblages in Amazon headwater streams. *Ecology of Freshwater Fish*, 26(3), 475–483. <https://doi.org/10.1111/EFF.12292>
- Espírito-Santo, Helder M.V., Rodríguez, M. A., & Zuanon, J. (2013). Reproductive strategies of Amazonian stream fishes and their fine-scale use of habitat are ordered along a hydrological gradient. *Freshwater Biology*, 58(12), 2494–2504. <https://doi.org/10.1111/FWB.12225>
- Espírito-Santo, Helder Mateus Viana, Magnusson, W. E., Zuanon, J., Mendonça, 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. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2427.2008.02129.X>

- Fagundes, P. C., Dala-Corte, R. B., & Azevedo, M. A. (2020). Life history traits of a small-sized characid fish (*Diapoma alburnum*) in a subtropical river of Brazil Communities of aquatic insects of Southern Grasslands: diversity patterns and evaluation of impacts by habitat conversion View project Peixes da Bacia do Tramandaí View project. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 15(1), 39–48. <https://www.researchgate.net/publication/341832169>
- Fernando, A. M. E., & Suárez, Y. R. (2020). Resource use by omnivorous fish: Effects of biotic and abiotic factors on key ecological aspects of individuals. *Ecology of Freshwater Fish*, 30(2), 222–233. <https://doi.org/10.1111/eff.12578>
- Fitz, R. C., Rodenbusch, C. A., Dala-Corte, R. B., & Azevedo, M. A. (2017). Life history traits of *Characidium pterostictum* (Characiformes, Crenuchidae) along the longitudinal gradient of a Neotropical river in southern Brazil. *Iheringia. Série Zoologia*, 107. <https://doi.org/10.1590/1678-4766E2017002>
- Fox, J., & Weisberg, S. (2019). An Companion to Applied Regression, Third Edition. Thousand Oaks CASage. <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>
- Godoy, R. S. (2019). *Variação sazonal e preditores ambientais do balanço oxidativo em um peixe anual neotropical*. Mestrado em Biologia. Universidade do Vale do Rio dos Sinos. São Leopoldo, 69p.
- Gomes, I. D., Araújo, F. G., Uehara, W., & Sales, A. (2011). Reproductive biology of the armoured catfish *Loricariichthys castaneus* (Castelnau, 1855) in Lajes reservoir, southeastern Brazil. *Journal of Applied Ichthyology*, 27(6), 1322–1331. <https://doi.org/10.1111/J.1439-0426.2011.01874.X>
- Gonçalves, C. da S., Pereira Souza, U., Cop Ferreira, F., Peressin, A., & Braga, F. M. de S. (2013). Life-history strategies associated to reproduction of three *Hyphessobrycon* species (Characidae) in lentic environments of upper Paraná River basin. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 25(4), 398–405. <https://doi.org/10.1590/S2179-975X2013000400005>
- Gross, M. R. (1996). Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. *Trends in Ecology & Evolution*, 11(2), 92–98. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)81050-0](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)81050-0)
- Hernandes, M. (2015). *Variação temporal na reprodução de espécies de caracídeos de pequeno porte (Characiformes) associadas a bancos de herbáceas aquáticas em uma área de várzea na Amazônia Central brasileira*. Mestrado em Ciências Biológicas, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. Manaus, 54p.
- Huxley, J. S. (1924). Constant Differential Growth-Ratios and their Significance. *Nature* 1924 114:2877, 114(2877), 895–896. <https://doi.org/10.1038/114895a0>
- IDESP. (2011). *Instituto De Desenvolvimento Econômico, Social e Ambiental Do Pará-Capitão Poço. Governo do Estado do Pará*.
- INMET - Instituto Nacional de Meteorologia. (2019). <https://portal.inmet.gov.br/>. Acesso em:

28 jun. 2020.

- Kramer, D. L. (1978). Reproductive Seasonality in the Fishes of a Tropical Stream. *Ecology*, 59(5), 976–985. <https://doi.org/10.2307/1938549>
- Lonzarich, D. G., & Quinn, T. P. (1995). Experimental evidence for the effect of depth and structure on the distribution, growth, and survival of stream fishes. *Canadian Journal of Zoology*, 73(12), 2223–2230. <https://doi.org/10.1139/z95-263>
- López-Rodríguez, N. C., Leão, A. H. F., Rocha, R. M., Prudente, B. S., & Montag, L. F. A. (2021). Environmental influence on the reproductive strategy of *Helogenes marmoratus* (Siluriformes: Cetopsidae) in the Amazonian streams. *Neotropical Ichthyology*, 19(4). <https://doi.org/10.1590/1982-0224-2021-0092>
- Lourenço, L. D. S., Mateus, L. A., & Machado, N. G. (2008). Sincronia na reprodução de *Moenkhausia sanctaefilomenae* (Steindachner) (Characiformes: Characidae) na planície de inundação do rio Cuiabá, Pantanal Mato-grossense, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 25(1), 20–27. <https://doi.org/10.1590/S0101-81752008000100004>
- Lourenço, L. S., Souza, U. P., Fernandes, I. M., & Petreire, M. (2015). Spatiotemporal variation in life history traits of three small fishes in streams of south-eastern Brazil. *Fisheries Management and Ecology*, 22(2), 143–151. <https://doi.org/10.1111/fme.12114>
- Lowe-McConnell, R. H. (1999). *Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais* (EDUSP). 534p. <https://www.edusp.com.br/livros/estudos-ecologicos-de-comunidades-de-peixes-tropicais/>
- Lyon, J. P., Bird, T., Tonkin, Z., Raymond, S., Sharley, J., & Hale, R. (2021). Does life history mediate discharge as a driver of multi-decadal changes in populations of freshwater fish? *Ecological Applications*, 31(8), e02430. <https://doi.org/10.1002/EAP.2430>
- Manna, L. R., Rezende, C. F., & Mazzoni, R. (2017). Effect of body size on microhabitat preferences in stream-dwelling fishes. *Journal of Applied Ichthyology*, 33(2), 193–202. <https://doi.org/10.1111/JAI.13320>
- Marshall, D. J., & White, C. R. (2019). Aquatic Life History Trajectories Are Shaped by Selection, Not Oxygen Limitation. *Trends in Ecology and Evolution*, 34(3), 182–184. <https://doi.org/10.1016/J.TREE.2018.12.015>
- Marshall, D. J., Barneche, D. R., & White, C. R. (2021). How does spawning frequency scale with body size in marine fishes? *Fish and Fisheries*, 23(2), 316–323. <https://doi.org/10.1111/FAF.12617>
- Mazzoni, R., Mendonça, R. S., Caramaschi, E. P., Gomes, R. A., Ecologia, /, São, R., & Xavier, F. (2005). Reproductive biology of *Astyanax janeiroensis* (osteichthyes, characidae) from the Ubatiba river, Maricá, Rj, Brazil. *Brazilian Journal. Biology*, 65(4), 643–649.
- Mendonça, F. P., Magnusson, W. E., & Zuanon, J. (2005). Relationships Between Habitat Characteristics and Fish Assemblages in Small Streams of Central Amazonia. *Copeia*, 2005(4), 750–763.

- Mims, M. C., & Olden, J. D. (2012). Life history theory predicts fish assemblage response to hydrologic regimes. *Ecology*, *93*(1), 35–45. <https://doi.org/10.1890/11-0370.1>
- Nicholls, A. O. (1989). How to make biological surveys go further with generalised linear models. *Biological Conservation*, *50*(1–4), 51–75. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(89\)90005-0](https://doi.org/10.1016/0006-3207(89)90005-0)
- Nikolsky, G. . (1963). *The ecology of fishes*. Academic Press. [https://www.scirp.org/\(S\(351jmbntvnsjt1aadkozje\)\)/reference/referencespapers.aspx?referenceid=904039](https://www.scirp.org/(S(351jmbntvnsjt1aadkozje))/reference/referencespapers.aspx?referenceid=904039)
- Núñez, J., & Duponchelle, F. (2009). Towards a universal scale to assess sexual maturation and related life history traits in oviparous teleost fishes. *Fish Physiology and Biochemistry*, *35*(1), 167–180. <https://doi.org/10.1007/S10695-008-9241-2>
- Oksanen, J., Guillaume, F. B., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, R., Peter R. Minchin, R. B. O'Hara, Gavin L. Simpson, P., Solymos, M., Henry, H., Stevens, E. S., & Wagner, H. (2020). vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-7. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Oliveira, C. E., Auache-Filho, A. A., Damasio, D.N., Ghisi, C., & Michels-Souza, M. A. (2019). Reproductive indicators of the endemic species *Astyanax bifasciatus* (Teleostei: Characidae) in a tributary of the Lower Iguaçú River Basin, Brazil. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 47720. <https://doi.org/10.4025/actascibiolsci.v41i1.47720>
- Pacheco, N. A., & Bastos, T. X. (2001). Caracterização climática do município de Capitão Poço-PA. *Embrapa. Centro de Pesquisa Agroflorestral Da Amazônia Oriental*, *79*, 17.
- Pauly, D. (2019). Female Fish Grow Bigger-Let's Deal with It. *Trends in Ecology and Evolution*, *34*(3), 181–182. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.12.007>
- Pauly, D. (2021). The gill-oxygen limitation theory (GOLT) and its critics. *Science Advances*, *7*(2). https://doi.org/10.1126/SCIADV.ABC6050/SUPPL_FILE/ABC6050_SM.PDF
- Pazin, V. F. V., Magnusson, W. E., Zuanon, J., & Mendonça, F. P. (2006). Fish assemblages in temporary ponds adjacent to 'terra-firme' streams in Central Amazonia. *Freshwater Biology*, *51*(6), 1025–1037. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2427.2006.01552.X>
- Peel, M. C., Finlayson, B. L., & McMahon, T. A. (2007). Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences*, *11*(5), 1633–1644. <https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>
- Pianka, E. R. (1970). On r- and K-Selection. *The American Naturalist*, *104*(940), 592–597. <https://doi.org/10.1086/282697>
- R Development Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing [internet]. Vienna: R Foundation for Statistical Computing;. Available from: <https://www.R-project.org/>
- Ribeiro, C. da S., & Moreira, R. G. (2012). Fatores ambientais e reprodução dos peixes. *Revista*

- Da Biologia*, 8(1), 58–61. <https://doi.org/10.7594/REVBIO.08.10>
- Rizzo, E., & Bazzoli, N. (2020). Reproduction and embryogenesis. In *Biology and Physiology of Freshwater Neotropical Fish* (pp. 287–313). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-815872-2.00013-0>
- Santos, D. B. O. (2013). *Aplicação da rusle a uma pequena bacia hidrográfica da Amazônia*. Mestrado em Engenharia Civil. Universidade Federal do Pará, Belém, 54p.
- Santos, L. L., Benone, N. L., Soares, B. E., Barthem, R. B., & Montag, L. F. A. (2019). Trait–environment relationships in Amazon stream fish assemblages. *Ecology of Freshwater Fish*, 28(3), 424–433. <https://doi.org/10.1111/EFF.12465>
- Santos, R. S., Rodrigues, J. R., Cordeiro, J. G., Tercya, H., Leite, M., Costa, B. P. D., Da Silva Costa, R., Maximino, C., & Siqueira-Silva, D. H. De. (2021). Embryonic development of the fire-eye-tetra *Moenkhausia oligolepis* (Characiformes: Characidae). *Zygote*, 29(3), 194–198. <https://doi.org/10.1017/S0967199420000647>
- Silva, B. N. R., Silva, L. G. T., Rocha, A. M. A. ., & Sampaio, S. M. N. (1999). Interação biofísica e do uso da terra na dinâmica da paisagem do município de Capitão Poço-PA, em sistema de informação geográfica. *Embrapa Amazônia Oriental*, 10, 42.
- Silva, D. J. F. (2016). Variação temporal em assembleias de peixes em igarapés das drenagens costeiras do Nordeste do Pará, Amazônia Oriental. Dissertação (Mestrado em Biologia Ambiental). Universidade Federal do Pará. Bragança, Pará ,59p.
- Sousa, R. G. C., Mereles, M. de A., Siqueira-Souza, F. K., Hurd, L. E., & Freitas, C. E. de C. (2018). Small dams for aquaculture negatively impact fish diversity in Amazonian streams. *Aquaculture Environment Interactions*, 10, 89–98. <https://doi.org/10.3354/AEI00253>
- Southwood, T. R. E. (1988, March). Tactics, Strategies and Templets. *Oikos*, 52(1), 3. <https://doi.org/10.2307/3565974>
- Souto, C. N., Faria, T. M. de, Oliveira, H. F. de, Rosa, R. M., Silva, L. A. S., & Campos, M. A. F. (2017). Visão geral sobre reprodução de peixes teleósteos: da anatomia à sinalização molecular. *Pubvet*, 11(11), 1175–1187. <https://doi.org/10.22256/PUBVET.V11N11.1175-1187>
- Stearns, S. C. (1992). The Evolution of Life Histories. *Oxford University Press*, 6(2), 304–306. <https://doi.org/10.1046/J.1420-9101.1993.6020304.X>
- Strahler, A. N. (1957). Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Eos, Transactions American Geophysical Union*, 38(6), 913–920. <https://doi.org/10.1029/TR038I006P00913>
- Súarez, Y. R., Silva, E. A., & Viana, L. F. (2017). Reproductive biology of *Astyanax lacustris* (Characiformes: Characidae) in the southern Pantanal floodplain, upper Paraguay River basin, Brazil. *Environmental Biology of Fishes*, 100(7), 775–783. <https://doi.org/10.1007/S10641-017-0604-3/FIGURES/6>

- Tanaka, M. O., de Souza, A. L. T., Moschini, L. E., & de Oliveira, A. K. (2016). Influence of watershed land use and riparian characteristics on biological indicators of stream water quality in southeastern Brazil. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 216, 333–339. <https://doi.org/10.1016/J.AGEE.2015.10.016>
- Vazzoler, A. E. A. de M. (1996). *Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática*. In *EDUEM*. 169p.
- Vazzoler, A. E. A. M.; Menezes, N. A. (1992). *Síntese de conhecimentos sobre o comportamento reprodutivo dos Characiformes da América do Sul (Teleostei, Ostariophysi)*. *Revista Brasileira de Biologia*, 52(4), 627-640.
- Vogel, C. (2016). *Estratégias de história de vida de peixes neotropicais em diferentes tipos de habitat*. Mestrado em Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, 89p.
- Waddell, J. C., & Crampton, W. G. R. (2020). Environmental correlates of circannual breeding periodicity in a multi-species assemblage of Amazonian electric fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 103(3), 233–250. <https://doi.org/10.1007/S10641-020-00950-3/FIGURES/6>
- Webster, J. R., & Benfield, E. F. (1986). Vascular Plant Breakdown In Freshwater Ecosystems. , 567-594. <https://doi.org/10.1146/ANNUREV.ES.17.110186.003031>
- Winemiller, K. O., & Rose, K. A. (1992). Patterns of life-history diversification in North American fishes: implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49(10), 2196–2218. <https://doi.org/10.1139/F92-242>
- Winemiller, K. O., Agostinho, A. A., & Caramaschi, É. P. (2008). Fish Ecology in Tropical Streams. *Tropical Stream Ecology*, 107–III. <https://doi.org/10.1016/B978-012088449-0.50007-8>
- Winemiller, Kirk. O. (1989). Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia*, 81(2), 225–241. <https://doi.org/10.1007/BF00379810>
- Wootton, R. J. (1984). Introduction: tactics and strategies in fish reproduction. Pp. 1 -12. In: G. W. Potts; R. J. Wootton (Eds.). *Fish Reproduction: strategies and tactics*. Academic Press, London.
- Wootton, R. J. (1990). Ecology of Teleost Fishes. In *Ecology of Teleost Fishes* (Chapman and Hall). <https://doi.org/10.1007/978-94-009-0829-1>

CAPÍTULO 2² - Ecologia alimentar de *Moenkhausia collettii* (Steindachner, 1882) (Characiformes: Characidae) em riachos na Amazônia Oriental: fatores ambientais e desenvolvimento corporal

RESUMO

O presente estudo teve como objetivo avaliar a dieta de *Moenkhausia collettii* e investigar possíveis alterações em função das variações ambientais e de seu desenvolvimento corporal em riachos na Amazônia Oriental. Os espécimes foram amostrados mensalmente, entre abril de 2019 a março de 2020, sendo mensurados quanto ao comprimento padrão (Cp) e massa total (Mt) e eviscerados para a análise do conteúdo estomacal. Os itens alimentares foram identificados e agrupados em categorias sendo avaliados aspectos alimentares como: Índice de Importância Alimentar (IA%), Amplitude de Nicho Trófico e Índice de Repleção Estomacal (IRE%), avaliados em relação ao comprimento padrão da espécie e com relação as variáveis ambientais dos riachos mediante Modelos Lineares Generalizados (GLM). Foram avaliados 355 espécimes com comprimento padrão variando de 11,06 a 46,03mm e massa de 0,020 a 2,373g. Do total de estômagos analisados, 88 continham material em avançado estágio de decomposição e 12 estavam vazios. A dieta de *M. collettii* foi considerada onívora com tendência à insetivoria. Formicidae foi a categoria mais importante na dieta da espécie, seguida por Diptera imaturo e material vegetal. Os GLMs mostraram a relação da sua dieta com um conjunto de variáveis ambientais, tais como oxigênio dissolvido, condutividade, vazão, largura, profundidade, presença de madeira e banco de folha; e com o comprimento padrão. A amplitude de nicho e a intensidade alimentar aumentaram com o comprimento da espécie, assim como no período de maior precipitação, reforçando oportunismo trófico para a espécie. A interação de fatores bióticos e abióticos parece ser mais complexa para peixes onívoros, como a espécie estudada, pois ao acessar diferentes níveis tróficos, qualquer alteração nesses riachos pode afetar a qualidade ou disponibilidade de recursos.

Palavras-chave: Caracídeo, Dieta, Variáveis Ambientais, Microbacia, Igarapés Amazônicos

² Manuscrito a ser submetido para publicação e avaliação aos pares na revista *Journal of Fish Biology* – Ver: <https://onlinelibrary.wiley.com/page/journal/10958649/homepage/forauthors.html>.

ABSTRACT

The present study aimed to characterize the diet of *Moenkhausia collettii* and investigate possible changes due to environmental variations and its body development in streams in the Eastern Amazon. The specimens were sampled monthly, between April 2019 and March 2020, being measured for standard length (Cp) and total mass (Mt) and eviscerated for analysis of stomach contents. Food items were identified and grouped into categories, and dietary aspects were evaluated such as: Food Importance Index (AI%), Trophic Niche breadth and Stomach Repletion Index (IRE%), evaluated in relation to the standard length of the species and in relation to the environmental variables of streams using Generalized Linear Models (GLM). A total of 355 specimens with standard length ranging from 11.06 to 46.03mm and weight from 0.020 to 2.373g were evaluated. Of the total number of stomachs analyzed, 88 contained material in an advanced stage of decomposition and 12 were empty. The diet of *M. collettii* was considered omnivorous with a tendency to insectivory. Formicidae was the most important category in the diet of the species, followed by immature Diptera and Plant material. The GLMs showed the relationship of their diet with a set of environmental variables such as dissolved oxygen, conductivity, discharge, width, depth, wood, leaf bank and standard length. Niche breadth and food intensity increased with the length of the species, as well as in the period of greater precipitation, reinforcing trophic opportunism for the species. The interaction of biotic and abiotic factors seems to be more complex for omnivorous fish, such as the species studied, because when accessing different trophic levels, any change in these streams can affect the quality or availability of resources.

Keywords: Characids, Diet, Environmental Variables, Microbasin, Amazon streams

INTRODUÇÃO

Os peixes de águas continentais são caracterizados por apresentarem uma alta plasticidade alimentar associado ao alto oportunismo, o que contribui para que mudanças na dieta destas espécies ocorram de acordo com alterações estocásticas na abundância do recurso alimentar (Lowe-McConnell, 1999; Abelha *et al.*, 2001; Brandão-Gonçalves *et al.*, 2009; Röpke *et al.*, 2014). Desta forma, avaliar a dieta de peixes em seu ambiente natural tem se mostrado uma importante ferramenta para compreender a relação das espécies com a variação das condições ambientais, bem como, como as interações intra e interespecíficas em que essas espécies estão envolvidas (Gümüs *et al.*, 2002; Willis *et al.*, 2017).

Na região tropical a variação hidrológica é apontada como a principal moduladora de da ecologia de peixes, dentre estes, sua dinâmica alimentar (Winemiller & Jepsen, 1998). Em grandes rios amazônicos a dieta é fortemente influenciada por variações sazonais previsíveis e unimodais conhecidas como pulsos de inundação (Goulding, 1980; Lowe-McConnell, 1999). As planícies de inundação constituem sistemas ricos em nutrientes e, à medida que ocorre a expansão lateral dos ecossistemas aquáticos e conseqüentemente a inundação desses ecossistemas terrestres marginais, observa-se um aumento na disponibilidade e na heterogeneidade dos recursos alimentares utilizados pelas espécies de peixe ali presentes (JUNK *et al.* 1989).

Os riachos amazônicos também são sistemas diretamente afetados pela variação hidrológica, porém nesses ambientes essas variações são geralmente intensas, de curta duração e menos previsíveis, estando fortemente relacionadas aos regimes de chuvas locais, que desalojam os organismos aquáticos e seus recursos alimentares, carrega sedimentos para os corpos d'água e reestruturam os habitats (Sioli, 1984; Espírito-Santo *et al.*, 2009; Espírito-Santo *et al.*, 2013). Este cenário, assim como na dinâmica dos pulsos de inundação, é fundamental para o aumento do espectro alimentar dos peixes devido ao aumento no aporte de recursos alimentares oriundos dos ecossistemas terrestres adjacentes, como frutas, insetos terrestres, sementes e matéria orgânica (Rezende & Mazzoni, 2006; Uieda & Pinto, 2011). No caso dos riachos, esse aporte de torna-se ainda mais importante uma vez que a cobertura florestal proporcionada pela presença da vegetação ripária faz com que a produtividade primária desses ambientes seja predominantemente heterotrófica (Walker *et al.*, 1990; Peressin, 2013; Zeni *et al.*, 2017).

Por outro lado, a suscetibilidade dos riachos a eventos de precipitação repentina, além da alteração na descarga de água, pode influenciar em outros fatores desse ambiente, como

estrutura do canal e propriedade físico-químicas da água, fatores-chave para a sustentabilidade das comunidades aquáticas e importantes na manutenção das assembleias de peixes e dos organismos utilizados como alimento por muitas espécies de peixes (Barili *et al.*, 2011, Bertora *et al.*, 2021). Por exemplo, a integridade do canal, bem como a matéria orgânica proveniente da vegetação marginal contribui para a heterogeneidade do hábitat e para a manutenção de organismos consumidos pelos peixes (Zeni *et al.*, 2019), as características estruturais desses riachos (ex. largura, profundidade, velocidade) estão diretamente relacionadas a facilidade de acesso a esses itens de acordo com a estratégia de cada espécie (Santos *et al.*, 2019). Propriedades químicas da água, como oxigênio dissolvido, também podem ser decisivas tanto para o forrageamento e manutenção de espécies, pois a busca, captura, digestão e assimilação dos alimentos requer energia (Ferreira *et al.*, 2012, Franklin, 2014).

Os recursos alimentares utilizados pelas espécies de peixe também podem variar em virtude da demanda energética e da limitação morfológicas dos organismos durante o seu desenvolvimento, restringindo o tamanho da presa consumida e interferindo na seletividade alimentar (Abelha *et al.*, 2001; Arim *et al.*, 2007; Dias *et al.*, 2017). Indivíduos em fases iniciais do desenvolvimento, e, portanto, menores, têm sua posição trófica muitas vezes limitada pelo tamanho da boca, consumindo presas menores, enquanto indivíduos maiores tendem a consumir presas que satisfaçam a maior demanda por nutrientes em proporção direta ao aumento do metabolismo, devido, por exemplo, à necessidade da maturação gonadal para reprodução (Motta & Uieda, 2004; Arim *et al.*, 2007; Ballesteros *et al.*, 2009). Portanto, é comum encontrar diferenças na composição da dieta entre os peixes ao longo do seu crescimento corporal (Zhao *et al.*, 2014, Fernando & Suárez, 2020).

Considerando a variação na aquisição de recursos supracitada, pode-se citar a Teoria do Forrageamento Ótimo (TFO), que afirma que essa dinâmica é baseada em custos e benefícios, considerando aspectos fisiológicos (custo energético) e ambientais (predação, qualidade do habitat, disponibilidade de itens) (MacArthur & Pianka, 1966). Este cenário possibilita prever alterações no grau de especialização da dieta à medida que ocorrem mudanças na disponibilidade de presas, a energia obtida em cada presa e a facilidade de captura (MacArthur & Pianka, 1966). Quando os recursos são abundantes, os forrageadores podem selecionar os alimentos mais rentáveis do ponto de vista energético e, quando esses alimentos são escassos, expandem seu espectro alimentar adicionando recursos alternativos à dieta (Araújo *et al.*, 2019). Por outro lado, em regiões tropicais chuvas e/ou inundações temporárias durante a estação chuvosa geralmente aumentam a abundância e diversidade de recursos alimentares, sendo

associada a expansão de nicho trófico da ictiofauna (Costa-Pereira *et al.*, 2017; Neves *et al.*, 2021a)

De um modo geral, os peixes de riachos possuem áreas de vida restritas e baixas taxas de dispersão, respondendo fortemente a alterações no ambiente (Brejão *et al.*, 2018). Na região nordeste do Pará (Amazônia Oriental), existem poucos estudos voltados para a ecologia trófica de peixes de riachos (Brejão *et al.*, 2013). Dessa forma, avaliar o consumo de recursos ao longo da variação temporal das condições ambientais dos riachos permite realizar inferências sobre a relação entre as espécies e seus habitats, além de fornecer conhecimentos sobre os processos ecológicos dos sistemas aquáticos, que são importantes para as atividades de monitoramento e manejo das espécies ali presentes (Tófoli *et al.*, 2010; Soares *et al.*, 2020).

No presente estudo, a espécie utilizada como modelo na compreensão da variação na dieta de peixes de riacho foi *Moenkhausia colletii*, um caracídeo de pequeno porte, abundante em riachos da Mesorregião Nordeste Paraense (Silva, 2016). Esta espécie habita preferencialmente a coluna d'água onde forrageiam ativamente em cardumes de 3 à 30 indivíduos (Brejão *et al.*, 2013). Sua dieta é onívora, com consumo de itens de diferentes níveis tróficos (ex. invertebrados, especialmente insetos, algas filamentosas e material vegetal alóctone) (Señaris *et al.*, 2008; Brejão *et al.*, 2013; Kemenes & Forsberg 2014; Röpke *et al.*, 2014). Contudo, não foi avaliado a relação de sua dieta com a variação temporal das condições ambientais de riachos amazônicos, nem a possível variação na aquisição de itens ao longo do seu desenvolvimento.

Tendo em vista as informações supracitadas, o presente estudo tem como objetivo avaliar a ecologia trófica de *Moenkhausia colletii* em riachos na Amazônia Oriental, respondendo às seguintes perguntas: Qual a influência das variações ambientais e do desenvolvimento corporal da espécie na composição da dieta, amplitude de nicho trófico e intensidade alimentar de *M. colletii* em riachos na Amazônia oriental? Considerando que peixes neotropicais comumente apresentam mudanças em sua dieta relacionadas ao seu desenvolvimento e às oscilações ambientais, espera-se que a dieta da espécie mude ao longo do seu crescimento, em virtude das diferenças morfológicas e de demandas energéticas relacionadas ao metabolismo e que a espécie tenha um hábito mais oportunista durante o período chuvoso, quando observa-se uma maior variedade e disponibilidade de recursos no canal principal desses riachos, principalmente alóctones e oriundos de trechos à montante (Winemiller, 1989; Quirino *et al.*, 2017).

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

Este estudo foi realizado em uma microbacia com uma área de aproximadamente 12,4 km² que drena a margem esquerda do rio Guamá, nos limites do município de Capitão Poço, Mesorregião do Nordeste Paraense e Microrregião Guamá, Pará, Brasil (Figura 2). A região tem um clima caracterizado como tropical úmido do subtipo *Af*, de acordo com a classificação de Köppen, adaptada por Peel *et al.* (2007), denominado como chuvoso entre janeiro e junho, com uma baixa precipitação acumulada entre setembro e novembro, e precipitação média anual de 2.449 mm (Santos, 2013; INMET, 2019). A temperatura média anual na região é de 26,9° C, com umidade relativa média do ar em torno de 85% (Pacheco & Bastos, 2001; IDESP, 2011).

A vegetação local é classificada como Floresta Densa Latifoliada de platô, terraços e vegetação aluvial (IDESP, 2011). A paisagem é composta atualmente por áreas agrícolas e pastagem de gado, com remanescentes zonas de vegetação secundária e faixas estreitas de vegetação arbórea, consideradas Áreas de Preservação Permanente (APP) pelo art. 30 do Código Florestal Brasileiro, Lei nº12.651/12 (Silva *et al.*, 1999; Pacheco & Bastos, 2001; IDESP, 2011).

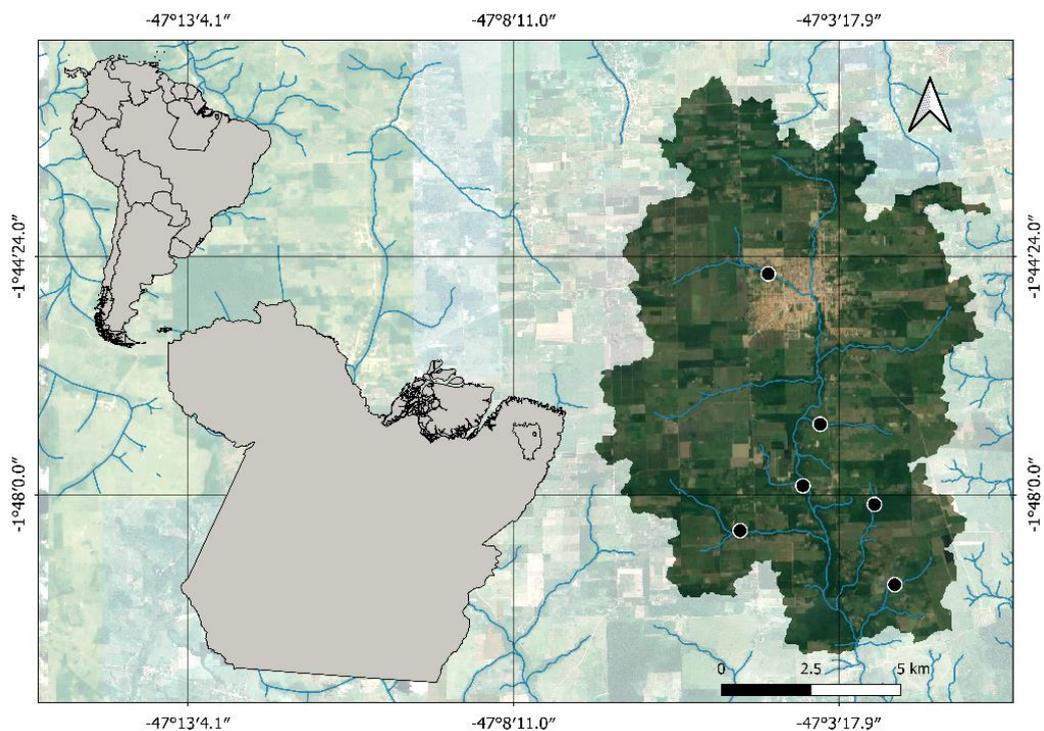


Figura 9 Trechos amostrais (círculos pretos) dos riachos onde foram capturados os espécimes de *Moenkhausia collettii*, pertencentes à microbacia do rio Guamá, Capitão Poço, Pará.

Coleta de dados

A caracterização ambiental dos riachos e a coleta dos espécimes de *M. collettii* foram realizadas mensalmente entre abril de 2019 a março de 2020, em seis riachos de primeira e segunda ordens, segundo a classificação de Strahler (1957). Os riachos amostrados apresentam estruturas físicas semelhantes, bem como a presença de atividades agropecuárias e faixas estreitas de vegetação arbórea na paisagem do seu entorno.

Em cada riacho foi definido um trecho de 50 m, subdividido por seis transecções transversais, resultando em cinco seções longitudinais de dez metros cada. Antes da coleta dos espécimes, a jusante de cada trecho amostral, foram mensuradas características físico-químicas da água como: oxigênio dissolvido (%), condutividade elétrica ($\mu\text{S}/\text{cm}$), pH e temperatura ($^{\circ}\text{C}$), utilizando um medidor multiparâmetro modelo AK88. Descritores estruturais foram avaliados a partir do Protocolo Padronizado do Projeto Igarapés (Mendonça *et al.*, 2005). A largura média do canal (m) foi obtida pelo cálculo da média de medidas obtidas nas seis transecções transversais equidistantes definidas em cada trecho. Em cada transecção transversal, a profundidade (cm) foi mensurada em 5 pontos equidistantes (margem esquerda, centro esquerda, talvegue, centro direita, margem direita). Nesses pontos também foi estimado visualmente a porcentagem do tipo de substrato, sendo eles: cascalho grosso, cascalho fino, areia, silte, madeira, raiz, matéria orgânica, banco de folha, e macrófita). A velocidade da corrente (m/s) foi determinada pela média do tempo de deslocamento de um objeto flutuante por uma distância de 1,5 m, calculada três vezes por riacho. A vazão (m^3/s) foi calculada usando a fórmula: $Q = A \cdot V_m$ onde, Q = vazão; V_m = velocidade média da corrente; A = área transeccional média. A área média do transecto foi obtida por: $A_t = \sum^n i A_n$ onde, A_t = área do transecto dada pela somatória de $[(Z_1+Z_2)/2] \cdot I + [(Z_2+Z_3)/2] \cdot I + \dots$ onde, Z_n = profundidade média em cada segmento; I = largura de cada segmento. A cobertura do dossel foi registrada por fotografia digital em três pontos equidistantes em cada transecção transversal (margem esquerda, centro e margem direita) e posteriormente convertidas em escalas de preto e branco para obtenção do percentual de pixels pretos utilizando o software Image J. A precipitação acumulada de cada mês foi obtida através da somatória dos valores de precipitação diários da semana que antecedeu a coleta dos espécimes em cada riacho. Estes dados foram provenientes da estação meteorológica A248 do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET, 2019).

Para a coleta dos peixes foram utilizadas duas peneiras retangulares com dimensões de 80 por 60 cm e malhas de 2 mm entre nós opostos. O esforço amostral foi de 12 minutos em

cada seção longitudinal, totalizando 60 minutos em cada riacho. Também foi utilizada uma rede de arrasto com 3 m de comprimento, 1,5 m de altura e 5 mm de malha entre nós opostos, com um esforço amostral de dois lances por seção longitudinal. Os espécimes coletados foram eutanasiados através de imersão em solução aquosa contendo Eugenol, fixados em formalina a 10% por 48 horas e, posteriormente, transferidos para álcool a 70%. A amostragem dos espécimes foi legalmente respaldada pela licença de número 63603, expedida pelo Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade - ICMBio, através do Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade - SISBIO, e regulamentada pelo Comitê de ética para uso Animal da Universidade Federal Rural da Amazônia (UFRA), através do processo de número 054/2018.

Procedimentos de laboratório

Em laboratório, os exemplares foram mensurados quanto ao comprimento padrão (Cp) em milímetros, utilizando um paquímetro com 0,01 mm de precisão. A massa corporal total (Mt) em gramas foi mensurada com uso de uma balança analítica com precisão de 0,0001 g. Em seguida, os estômagos foram retirados a partir de uma incisão longitudinal na região ventral, sendo aferidos quanto à sua massa (Mest) em gramas e conservados em álcool 70%. O conteúdo estomacal foi triado sob estereomicroscópio e os itens alimentares identificados até o menor nível taxonômico possível, de acordo com literatura especializada (Hamada & Ferreira-Keppler, 2012; Hamada *et al.*, 2014, Baccaro *et al.*, 2015) e auxílio de especialistas.

Os itens foram agrupados em 27 categorias alimentares definidas de acordo com a origem do item (autóctone e alóctone) e baseadas em critérios taxonômicos. As categorias autóctones foram: Megaloptera imaturo, Coleoptera imaturo, Diptera imaturo, Ephemeroptera imaturo, Odonata imaturo, Plecoptera imaturo, Trichoptera imaturo, Hemiptera imaturo, Lepidoptera imaturo, Prostigmata, Cladocera, Oligochaeta, Zooplâncton e Escama; As categorias alóctones foram: Aranae, Collembola, Psocoptera, Isoptera, Coleoptera adulto, Diptera adulto, Ephemeroptera adulto, Odonata adulto, Trichoptera adulto, Hemiptera adulto, Hymenoptera, material vegetal e fragmento de inseto.

Para o cálculo do Índice de Importância Alimentar (IA%) e Amplitude de nicho, descritos a seguir, foram utilizados somente os estômagos com itens identificáveis, já para mensurar a intensidade de obtenção de recurso, foram considerados todos os estômagos, com exceção dos vazios.

Análise de dados

Os itens e as categorias alimentares foram avaliados quanto à frequência de ocorrência ($Fo_i\%$; Hyslop, 1980), utilizando a equação: $Fo_i = (ni/N) * 100$ onde: n_i representa o número de estômagos contendo o item i e N é o número total de estômagos analisados. Ademais, foi calculado o volume relativo, que consiste em contabilizar a proporção de quadrículos ocupados por um determinado item em uma placa de petri sobre um papel milimetrado com precisão de 1mm^3 ($Vo\%$; adaptado de Hynes, 1950; Hyslop, 1980), sendo o volume obtido pela equação: $Vo\% = (V_i/V_t) * 100$, onde: V_i corresponde ao número de quadrículos ocupados pelo item i e V_t número total de quadrículos ocupados por todos os itens nos estômagos analisados.

Os valores de $Fo_i\%$ e $Vo\%$ foram combinados para o cálculo do Índice de Importância Alimentar ($IA\%$; Kawakami & Vazzoler, 1980), que avalia a importância de determinada categoria alimentar na dieta da espécie. Este índice foi obtido de acordo com a equação: $IA\% = (Fo_i\% * Vo\% * / \sum Fo_i\% * Vo\%) * 100$. Onde: $IA\%$ representa o Índice de Importância Alimentar do item i ; $Fo_i\%$ a frequência de ocorrência do item i e $Vo\%$ o volume relativo do item i . O $IA\%$ foi calculado por item, por categoria alimentar e para origens autóctone e alóctone. Esses cálculos também foram realizados tanto para o período de coleta como um todo, como separadamente para os meses amostrados.

A matriz com os volumes absolutos das 27 categorias alimentares foi utilizada para o cálculo da amplitude de nicho trófico assim como para testar os efeitos de outras variáveis na composição alimentar. A amplitude de nicho trófico foi obtida através do Índice de diversidade de Shannon, de acordo com Bolnick *et al.* (2002), e a intensidade na obtenção de recurso foi avaliada através do Índice de Repleção Estomacal ($IRE\%$; Zavala-Camim, 1996) obtido pela equação: $IRE\% = (M_{est} / M_t) * 100$, onde: M_{est} representa a massa total do estômago e M_t a massa total do espécime.

Uma pré-seleção das variáveis físico-químicas da água e estruturais do hábitat (exceto precipitação) foi realizada, sendo inicialmente excluídas aquelas com coeficiente de variação inferior a 20% para o período de estudo como um todo.

Com o intuito de investigar a influência do comprimento padrão dos espécimes e das variáveis ambientais na composição da dieta, amplitude de nicho trófico e intensidade alimentar, foram construídos cinco Modelos Lineares Generalizados (GLM) globais. Três desses modelos foram construídos tendo como variável resposta o volume das três categorias

alimentares mais importantes segundo o valor de IA% calculado para o período estudado como um todo. O quarto e quinto modelo tiveram como variáveis resposta a amplitude de nicho trófico e a intensidade alimentar respectivamente. Os modelos globais foram submetidos ao critério de seleção de *Akaike* (AIC), sendo os modelos selecionados utilizados para interpretação biológica dessas relações entre variáveis preditoras e variável resposta. Todas as análises foram realizadas considerando um nível de significância de 5%, utilizando o pacote MuMin (Barton, 2020), vegan (Oksanen *et al.*, 2020) e car (Fox & Weisberg, 2019) executados no software R (R Core Team, 2021).

RESULTADOS

Foram avaliados 355 espécimes de *Moenkhausia colletii*, com comprimento padrão variando de 11,06 a 46,03mm (média = 27,81; desvio padrão = 7,35mm) e massa de 0,020 g a 2,373 g ($0,550 \pm 0,457$ g). Do total de estômagos analisados, 88 continham material em avançado estágio de decomposição, e, portanto, utilizados apenas na avaliação da intensidade alimentar, e 12 estavam vazios.

A dieta da espécie foi predominante composta por itens de alóctone (IA = 68,73), seguida por itens de origem autóctones (IA% = 31,27). Para o período de estudo como um todo, as categorias alimentares de maior importância foram Formicidae (IA%= 39,79), Diptera imaturo (IA%= 36,06), material vegetal (IA%= 7,97) Isoptera (*Nasutitermes sp*) (IA%= 5,90), fragmento de inseto alóctone (IA%= 4,01), Trichoptera imaturo (IA%= 2,68) e Diptera adulto (IA%= 1,14),. As demais categorias somaram cerca de 2,42% da importância alimentar da espécie (Tabela 1).

Quanto a variação temporal, no mês mais chuvoso que corresponde a fevereiro, as categorias de maior relevância foram Diptera imaturo (IA%= 50,10), Formicidae (IA%= 40,25) e Material vegetal (IA%= 3,01), já os itens mais importantes foram, Larva Chironomidae (IA%= 38,17), Formicidae (IA%= 20,82) Pupa de Diptera (IA%= 17,35). No mês de menor precipitação, setembro, foi observado maior importância das categorias Diptera imaturo (IA%= 43,47), Larva Lepidoptera (IA%= 26,08) e Formicidae (IA%= 21,73). Quanto aos itens, destacarm-se Larva Chironomidae (IA%= 62,79), Formicidae (IA%= 34,88) e Larva Tabanidae (IA%= 2,32). Dados detalhados com relação a variação de todos os meses amostrados estão no material suplementar (Figura S2).

Formicidae	79.82	43.93	21.72	60.13	15.76	21.74	8.53	24.59	16.44	30.30	40.26	0.42	39.79
Formicidae*	31.58	23.52	-	46.91	0.68	16.67	-	1.37	1.06	17.60	20.82	-	16.79
Pseudomyrmecinae	15.79	13.17	5.30	2.93	1.30	-	-	-	-	1.60	1.30	-	4.36
Formicinae	-	6.88	6.62	-	5.68	-	39.15	6.85	6.35	26.40	5.86	-	8.05
Myrmicinae (<i>Crematogaster</i>)	29.61	8.47	53.31	17.10	1.67	-	5.96	24.66	4.23	12.00	5.86	4.17	15.50
Material vegetal	4.88	24.11	10.40	0.28	1.41	4.35	1.04	19.67	-	2.65	3.45	42.37	7.98
Fragmento de inseto	1.33	0.96	55.97	0.35	1.69	-	0.14	-	-	1.14	3.02	17.80	4.01

Com relação a amplitude de nicho trófico (H'), a espécie *M. collettii* apresentou uma dieta mais generalista correspondendo aos meses de maior precipitação, com maior valor médio em janeiro ($H' = 0,78$), seguido pelos meses de março ($H' = 0,63$) e maio ($H' = 0,59$). Por outro lado, a dieta foi mais especialista, com menores valores médios ocorrendo nos meses de fevereiro ($H' = 0,22$), setembro ($H' = 0,22$) e dezembro ($H' = 0,25$) (Figura 10). Foi observado um aumento da intensidade alimentar (IRE) também de acordo com a precipitação local. Os maiores valores médios de IRE foram registrados em abril (IRE% = 6,49), maio (IRE% = 4,99) e janeiro (IRE% = 4,00). A diminuição da intensidade alimentar, logo com menores valores médios foi registrada para os meses de novembro (IRE% = 1,94), fevereiro (IRE% = 2,49) e março (IRE% = 2,76) (Figura 11).

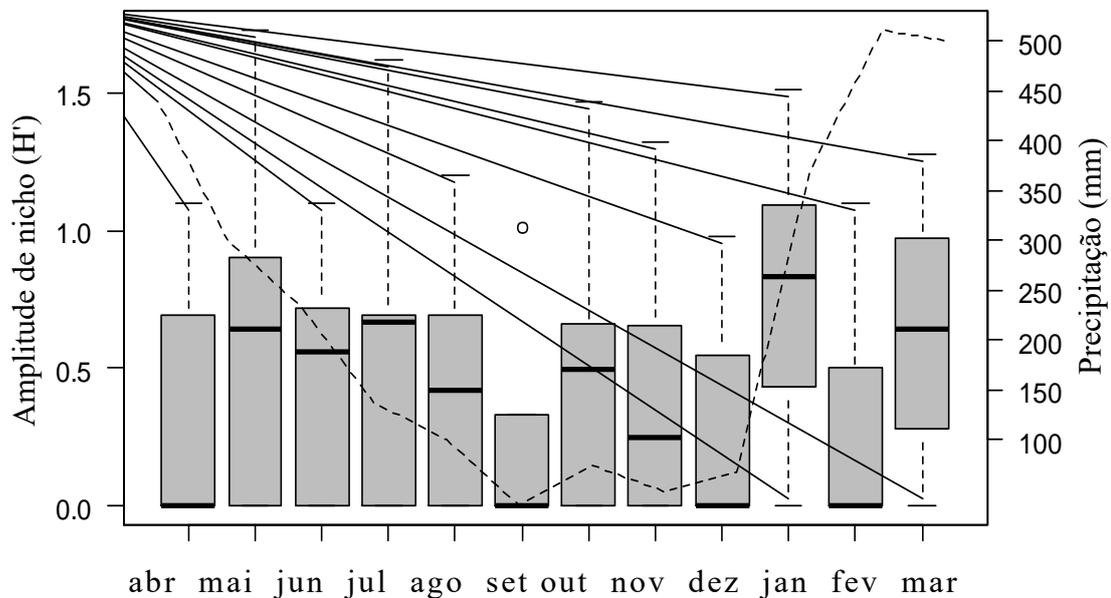


Figura 10 Valores médios mensais da Amplitude de nicho trófico de *Moenkhausia collettii* (Steindachner, 1882), amostrados em uma microbacia do rio Guamá, em Capitão Poço, Pará, entre abril de 2019 e março de 2020.

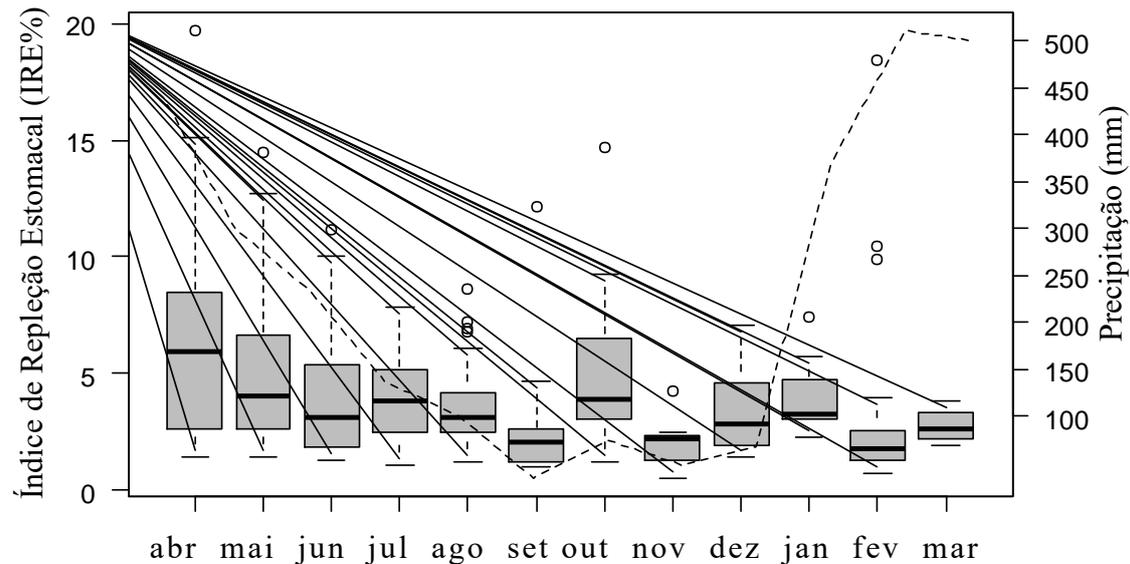


Figura 11 Valores médios mensais do Índice de Repleção (IRE%) de *Moenkhausia collettii* (Steindachner, 1882), amostrados em uma microbacia do rio Guamá, em Capitão Poço, Pará entre abril de 2019 e março de 2020.

Com base na pré-seleção das variáveis ambientais com baixos coeficientes de variação (<20%), foram excluídas as variáveis pH, temperatura, velocidade e os substratos de cascalho grosso e fino, areia, silte, matéria orgânica e macrófita. As demais variáveis foram incorporadas aos Modelos Lineares Generalizados (Figura S1). Os GLMs selecionados através do critério de AIC para as categorias de maior importância na dieta da espécie indicaram que 2% do consumo de Formicidae, teve influência positiva da vazão média do canal e negativa da porcentagem de madeira no leito ($R^2= 0,02$; $F=3,63$; $p < 0,05$). Já a variação no consumo de Diptera foi em 6% explicado pela diminuição das variáveis oxigênio dissolvido e profundidade média, e aumento na porcentagem banco de folha e de madeira no canal ($R^2= 0,06$; $F=5,72$; $p < 0,05$). Por fim, 5% da variação no consumo da categoria Material vegetal foi explicado pelo aumento do comprimento padrão, oxigênio dissolvido e vazão média, e diminuição da condutividade, e da largura média ($R^2= 0,05$; $F= 4,12$; $p < 0,05$) (Tabela 3).

Tabela 3 Estimativa dos parâmetros referente ao modelo (GLM) selecionado para a composição da dieta de *M. collettii*, representada pelas três categorias de maior importância (Formicidae, Diptera imaturo e Material Vegetal).

Formicidae				
Variáveis explicativas	Coefficiente	Erro Padrão	valor t	valor de p
Intercepto	2,245	0,564	3,981	< 0,05
Vazão média	1,278	0,585	2,185	< 0,05
Madeira	-0,146	0,080	-1,820	0,070

AIC: 1380,2; Peso: 0,090

Diptera imaturo				
Variáveis explicativas	Coefficiente	Erro Padrão	valor t	valor de p
Intercepto	1,244	0,896	1,389	0,166
Oxigênio dissolvido	-0,010	0,005	-1,776	0,076
Profundidade média	-0,034	0,010	-3,496	< 0,05
Banco de folha	0,054	0,018	2,994	< 0,05
Madeira	0,119	0,070	1,691	0,092

AIC: 1242,6; Peso: 0,027

Material vegetal				
Variáveis explicativas	Coefficiente	Erro Padrão	valor t	valor de p
Intercepto	0,488	0,969	0,504	0,614
Comprimento padrão	0,062	0,020	3,196	< 0,05
Oxigênio dissolvido	0,015	0,0050	3,081	< 0,05
Condutividade elétrica	-0,080	0,373	-2,144	< 0,05
Largura média	-0,412	0,131	-3,124	< 0,05
Vazão média	2,292	0,647	3,541	< 0,05

AIC: 1136,4; Peso: 0,052

A amplitude de nicho trófico de *M. collettii* teve 8% da sua variação afetada pelo aumento do oxigênio dissolvido e vazão média, e pela diminuição do comprimento padrão, condutividade, e da largura média ($R^2= 0,08$; $F=5,42$; $p < 0,05$). Por fim, a intensidade alimentar de *M. collettii* foi o componente da ecologia trófica mais afetado pelas características ambientais mensuradas sendo 38% da variação dessa intensidade explicada positivamente pelo aumento da precipitação, oxigênio dissolvido, cobertura de dossel, porcentagem de madeira e banco de folha no leito, assim como pela diminuição do comprimento padrão da espécie e profundidade média dos riachos ($R^2= 0,38$; $F= 32,02$; $p < 0,05$) excluindo as variáveis condutividade, largura média do canal, vazão e raiz (Tabela 4).

Tabela 4 Seleção de modelos (GLMs) e seus respectivos parâmetros para Amplitude de nicho – Shannon e Intensidade Alimentar – IRE%.

Amplitude de nicho - Índice de Shannon				
Variáveis explicativas	Coefficiente	Erro Padrão	valor t	valor de p
Intercepto	1,147	0,189	6,045	< 0,05
Comprimento padrão	-0,011	0,004	-2,789	< 0,05
Oxigênio dissolvido	0,001	0,000	1,876	0,061
Condutividade elétrica	-0,014	0,007	-1956	0,051
Largura média	-0,068	0,025	-2,637	< 0,05
Vazão média	0,1864	0,126	1,471	0,142

AIC: 304,6; Peso: 0,008

Intensidade alimentar - IRE%				
Variáveis explicativas	Coefficiente	Erro Padrão	valor t	valor de p
Intercepto	7,519	1,436	5,234	< 0,05
Comprimento padrão	-0,231	0,018	-12,25	< 0,05
Oxigênio dissolvido	0,007	0,004	1,487	0,138
Profundidade média	-0,037	0,007	-5,234	< 0,05
Dossel	0,047	0,029	1,683	0,103
Madeira	0,169	0,055	3,069	< 0,05
Banco de folha	0,054	0,016	3,256	< 0,05
Precipitação	0,007	0,003	2,293	< 0,05

AIC: 1546,2; Peso: 0,041

DISCUSSÃO

Os resultados aqui encontrados sugerem que *Moenkhausia collettii* tem um hábito onívoro com tendência a insetivoria devido ao consumo de itens de origem animal e vegetal, mas com uma possível preferência por insetos de origem alóctone. Estudos anteriores enfatizam a onivoria para a *M. collettii*, que demonstrou um consumo elevado de algas filamentosas, fragmentos vegetais, invertebrados aquáticos e insetos alóctones (Señaris *et al.*, 2008, Kemeses & Forsberg, 2014, Röpke *et al.*, 2014; Silva, 2019). A ictiofauna dessa guilda, ao se alimentar em mais de um nível trófico, consegue por vezes equilibrar sua dieta, alterando o consumo de alimentos mais abundantes e menos nutritivos, ou aqueles mais nutritivos e escassos (Kratina *et al.*, 2012). Além disso, peixes neotropicais, sobretudo os caracídeos, apresentam plasticidade alimentar, motivada por alterações ambientais espaço-temporais (Abelha *et al.*, 2001; Portella *et al.*, 2017; Neves *et al.*, 2021a).

A contribuição de itens de origem alóctone, cerca de 68% da dieta, corrobora com a baixa produção primária de riachos tropicais e sua dependência da vegetação terrestre adjacente, tão importante nos processos ecossistêmicos de fluxo de energia e de espiral de nutrientes (Caramaschi *et al.*, 2021). Esta é fonte direta e indireta de alimento para peixes desses ecossistemas, fornecendo itens como frutas, insetos terrestres, sementes e matéria orgânica (Uieda & Pinto, 2011, Zeni & Casatti 2014, Benone *et al.*, 2020). Outro fator que pode explicar a predominância de itens alóctones e a tática de forrageamento da espécie, ocupando a coluna d'água e margens do canal, para capturar itens à deriva na superfície ou arrastados pela corrente (Abelha *et al.* 2001, Brejão *et al.* 2013).

Insetos terrestres são comumente relatados como subsídio importante para peixes de riachos, principalmente as formigas devido à sua alta representatividade na macrofauna das

florestas amazônicas (Fittkau & Klinge 1973; Gonçalves *et al.*, 2013, Cardoso & Couceiro, 2017). A categoria Formicidae foi a mais expressiva na dieta de *M. collettii* para o período de estudo como um todo. A mesma situação foi relatada para as espécies congêneras *Moenkhausia dichroua* e *Moenkhausia sanctaefilomenae* no riacho Cancela, estado do Mato Grosso, Brasil, independente de período hidrológico (Tófoli *et al.*, 2010), *Moenkhausia bonita* em riachos menos impactados na bacia do Alto Paraguai (Fuentes, 2011) e *Moenkhausia lopesi* em uma sub-bacia do rio Queima-Pé, estado do Mato Grosso, Brasil (Maceno *et al.*, 2016). O resultado obtido nesse estudo reforça a íntima relação com a vegetação marginal que abriga uma diversidade de invertebrados terrestres que são carreados pela chuva, vento, ou alagamento das margens, possibilitando o incremento da dieta dos peixes (Small *et al.*, 2013; Roussel *et al.*, 2021). Por outro lado, dentre os formicídeos encontrados, houve uma abundância considerável do gênero *Crematogaster* (Myrmicinae), característico de áreas antropizadas (Solar *et al.*, 2016; Andersen, 2019). Isso pode ser explicado pela forte presença de atividades antrópicas ao longo da microbacia estudada, cuja vegetação natural é quase que restrita as áreas de proteção permanente nas margens desses cursos d'água.

O consumo de insetos imaturos, com destaque para dípteros é comum para as espécies congêneras como *Moenkhausia forestii* (Quirino *et al.*, 2015; Cardozo *et al.*, 2021) *Moenkhausia dichroua* (Moraes *et al.*, 2013). Neste estudo, a ocorrência de larvas e pupas de Diptera, foi a segunda categoria mais importante na dieta de *M. collettii*, especialmente a família Chironomidae, que é reconhecida por sua tolerância à degradação ambiental, sendo comuns na alimentação de peixes em riachos antropizados (Peressin *et al.*, 2018; Mendes *et al.*, 2021). Sua disponibilidade também está relacionada à sua diversidade ecológica, ocorrência em diversos habitats e posição crítica nas teias alimentares (ex. produção secundária; fluxo de energia), sendo substitutos para muitos grupos em ecossistemas aquáticos (Ramírez & Pringle, 1998; Nicacio & Juen, 2015). Silva (2019) ao estudar a espécie *M. collettii* em riachos da Mesorregião Nordeste Paraense, constatou a importância de itens autóctones na composição da dieta, principalmente quironomídeos em diferentes fases de desenvolvimento, algo que foi corroborado nos resultados deste trabalho.

O terceiro item em importância foi material vegetal. Essa importância pode estar associada à forte influência da vegetação ciliar que contribui para o aporte de detritos alóctones. O material orgânico entra nos riachos diretamente pela serapilheira vertical ou lateralmente do solo da floresta (Webster & Benfield, 1986). Adicionalmente, é importante ressaltar que, embora os riachos amostrados possuam evidências de antropização além das áreas de

preservação permanente, o aporte de itens de origem alóctone (ex. material vegetal) também pode estar relacionada com a montante dos trechos amostrados, em áreas de maior integridade (Vannote *et al.*, 1980, Dala-Corte *et al.*, 2016a). Trabalhos realizados com caracídeos em riachos tropicais localizados em áreas de pastagem mostraram que é possível vincular a dieta ao assoreamento dos canais, onde há trechos densamente gramados evidenciando a presença de vegetais no estômago dos peixes (Casatti *et al.*, 2009; Ferreira *et al.*, 2012).

Quanto a variação temporal da importância dos itens alimentares, foi observado em um período chuvoso o predomínio de Diptera imaturo, Formicidae e material vegetal. A relevância de dípteros pode estar relacionado a sua alta disponibilidade no ambiente, considerado uma das principais ordens de insetos aquáticos consumidos por peixes de riacho (Cardoso & Couceiro, 2017). Nos períodos de maior precipitação ocorre a incorporação de itens alóctones na dieta da ictiofauna, como formicídeos e material vegetal, carreados de áreas adjacentes principalmente pelas bruscas e repentinas flutuações no nível da água (Tofoli *et al.*, 2010; Toni *et al.*, 2017). Nos períodos de estiagem as categorias mais importantes foram Diptera imaturo, larva Lepidoptera e Formicidae. A maior porcentagem de categorias autóctones em períodos de estiagem pode estar relacionada a diminuição do aporte de itens alóctones nesses períodos, levando a uma maior ingestão dessas pequenas larvas disponíveis no canal (Correa & Winemiler, 2014; Esteves *et al.*, 2021). Silva *et al.* (2017) observou resultado semelhante ao avaliar a coexistência de peixes de pequeno porte em ambientes lóticos neotropicais incluindo *Moenkhausia intermedia*, observou sua dieta composta por dípteros imaturos, outros invertebrados aquáticos e Formicidae na estação chuvosa, enquanto na estação seca a predominância foi de larvas de insetos aquáticos.

Tendo em vista a influência de algumas variáveis ambientais na composição da dieta de *M. collettii*, os resultados dos GLMs mostraram que Formicidae variou de acordo com períodos de maior vazão dos riachos e com a diminuição da porcentagem de madeira no canal, como sugerido por Fernando e Suarez (2020) ao avaliarem a composição alimentar do caracídeo *Astyanax lineatus*, onde foi registrado uma maior proporção de itens alóctones em riachos com maior vazão em decorrência das chuvas intensas, tornando possível a incorporação de insetos terrestres nesse ecossistema. A categoria Diptera imaturo variou com o aumento na porcentagem dos bancos de folha e madeira, pois esses substratos formam microhabitats nos leitos dos riachos, principalmente áreas de remanso, que servem como abrigo e alimento para esses macroinvertebrados (Vannote *et al.*, 1980; Rezende, 2007). Além disso, a diminuição de oxigênio dissolvido foi importante devido dípteros serem tolerantes a ambientes anóxicos (Zou

et al., 2019) e baixa profundidade que pode estar relacionado a distribuição vertical desses organismos para ambientes rasos, assim como em estratos superficiais de folhiços (Hussain & Pandit, 2012).

Os fragmentos vegetais foram consumidos principalmente por indivíduos maiores, certamente relacionado a maior dentição, abertura bucal e tratos intestinais longos, sendo morfológicamente capazes de ingerir itens de maior tamanho e de difícil digestão (Winemiller *et al.*, 2008; Burrell *et al.*, 2016). Estudos anteriores demonstram a variação ontogenética na dieta de peixes onívoros, com predomínio de itens vegetais para adultos, justificando que a combinação de características morfológicas que produz maior fitness para esses indivíduos pode ser condicionado pelo tamanho do corpo e, portanto, pode mudar ao longo do desenvolvimento (Manna *et al.*, 2012; Dala-Corte *et al.*, 2016b). Adicionalmente, esse material vegetal foi recorrente riachos mais estreitos e nos períodos de maior vazão, onde os fragmentos afundam e se acumulam sob a água, possivelmente carreados pelo alagamento das margens (Brejão *et al.* 2013).

Com relação a amplitude de nicho, foi observada uma dieta mais generalista da espécie nos meses de maior precipitação, em riachos com maior concentração de oxigênio e aumento de vazão. Um maior grau de onivoria para caracídeos, com amplitude da dieta, pode ocorrer na estação chuvosa, devido a variação estocástica na descarga de água e expansão do hábitat, favorecendo o aumento na quantidade e diversidade de recursos alóctones que chegam aos riachos, bem como a disponibilidade de novos nichos a serem explorados (Winemiller *et al.*, 2008; Quirino *et al.*, 2017; Neves *et al.*, 2021b). Além disso, indivíduos com menor comprimento apresentaram maior amplitude de nicho. Embora seja observado a predominância de insetos autóctones (larvas e pupas) na dieta de peixes juvenis devido as limitações morfológicas (ex. tamanho da boca, capacidade natatória) e energéticas, o maior espectro alimentar pode estar relacionado a alta disponibilidade e diversidade de insetos aquáticos á deriva nos canais dos riachos (Winemiller *et al.*, 2008; Baldasso *et al.*, 2019). Por outro lado, foi observada uma dieta mais especialista oscilando entre meses mais e menos chuvosos, bem como em riachos estreitos e com baixa condutividade. O que que prevalece é a oportunidade ecológica (ou seja, a diversidade de recursos disponíveis) como principal fator que molda a amplitude de nicho trófico dos peixes (Sánchez-Hernández *et al.*, 2020).

A intensidade alimentar de *M. collettii* foi maior no período chuvoso. Esse período proporciona maior conectividade com o ecossistema terrestre, e o aporte de itens proveniente da vegetação ripária permitindo alta heterogeneidade e disponibilidade de recursos para a

ictiofauna (Uieda & Pinto 2011). Esse aspecto é descrito tanto para a espécie congênica *Moenkhausia forestii* em um lago da planície de inundação do alto rio Paraná (Quirino *et al.*, 2015), como para outros caracídeos neotropicais, como *Astyanax asuncionensis* em riachos da bacia do rio Cuiabá, Estado do Mato Grosso (Borba *et al.* (2008), *Hyphessobrycon heterorhabdus* em riachos da Floresta Nacional de Caxiuanã, Pará (Benone *et al.*, 2020), *Psalidodon bifasciatus* e *Psalidodon gymnodontus* em um riacho do Baixo Iguaçu, Paraná. (Neves *et al.*, 2021b). Em contrapartida, a diminuição da intensidade de obtenção de recurso, ocorreu em ambos os períodos. De fato, as flutuações na disponibilidade quali- e quantitativa de alimento impõem novos nichos a serem explorados pelas espécies. Ao passo que, inundações repentinas podem moldar a disponibilidade dos recursos autóctones para os peixes, como insetos aquáticos em múltiplos estágios de desenvolvimento, associados ao substrato do canal (Pringle & Hamazaki, 1998 Silva *et al.*, 2012; Esteves *et al.*, 2021).

A intensidade de obtenção de recurso variou em função do aumento de oxigênio dissolvido, profundidade, cobertura de dossel, madeira, banco de folha, precipitação. Estudos demonstram que as condições físico-químicas da água ou estruturais do hábitat tem papel modulador na heterogeneidade do ambiente, logo influenciando o suprimento de recursos alimentares e processos de obtenção (Zeni & Casatti, 2014). Em contrapartida, foi verificado uma relação negativa entre a intensidade alimentar e o comprimento dos espécimes. Como sugerido por Vazzoler (1996), espécimes juvenis tendem a ter uma intensidade alimentar elevada devido ao investimento energético em crescimento enquanto indivíduos maiores antes do período reprodutivo tendem a se alimentar de itens mais específicos, e portanto, sem a necessidade de grandes quantidades, permitindo armazenamento de energia para investir na maturação gonadal, esta por sua vez, ao ocupar grande parte da cavidade abdominal pode contribuir para a diminuição na intensidade alimentar desses indivíduos (Vazzoler 1996, Ballesteros *et al.*, 2009). Este padrão foi condizente em riachos mais rasos, onde esses organismos ocupam microhábitats próximo as margens (Dala-Corte & Fries, 2018).

Neste contexto, o estudo permitiu explorar a dinâmica alimentar de *M. collettii* e como a variação temporal das condições ambientais dos riachos e do desenvolvimento da espécie são determinantes na sua composição, amplitude de nicho e intensidade alimentar. Como esperado, a espécie apresentou uma dieta mais oportunista, pelo hábito onívoro fazendo uso de itens de diferentes níveis tróficos principalmente no período chuvoso, quando se observa uma maior variedade e disponibilidade de recursos nesses riachos, estabelecendo relação com um conjunto de variáveis como oxigênio dissolvido, condutividade, vazão, largura, profundidade, madeira,

banco de folha e comprimento padrão. *M. collettii* apresentou maior amplitude de nicho nos períodos mais chuvosos, e foi mais especialista nos meses de menor e maior precipitação. A amplitude de nicho obteve relação negativa com o comprimento da espécie. Também foi observado maior intensidade alimentar no período chuvoso e dietas distintas entre indivíduos de diferentes tamanhos, onde indivíduos maiores obtiveram menor intensidade alimentar, consumindo presas maiores (ex. material vegetal), enquanto peixes menores apresentaram maior obtenção de recurso, alimentando-se de presas menores (ex. Diptera imaturo).

Por fim foi observado que a manutenção de faixas de vegetação no entorno dos riachos pode estar garantindo a heterogeneidade ambiental e disponibilidade temporal dos recursos alóctones, especialmente os insetos terrestres como as formigas, importantes na dieta e comum para peixes neotropicais. Dessa forma, estudos posteriores que combinem o método tradicional de análise estomacal, uso de isótopos estáveis, assim como atributos ecomorfológicos, seriam importantes como forma robusta para o entendimento da ecologia trófica da ictiofauna frente as alterações naturais ocorridas no ambiente em que vivem. À medida que a influência de fatores bióticos e abióticos é mais complexa para peixes onívoros, como a espécie estudada, pois ao acessar diferentes níveis tróficos, qualquer alteração nesses riachos pode afetar a qualidade ou disponibilidade de recursos (Fernando & Suárez 2020; Neves *et al.* 2021b).

AGRADECIMENTOS

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão de bolsa durante o desenvolvimento deste projeto. À Universidade Federal do Pará (UFPA) e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aquática e Pesca (PPGEAP) pela infraestrutura e oportunidade de realização desta pesquisa. Agradecemos também aos laboratórios: LABECA (UFRA/ Capitão Poço), LABECO (UFPA/Belém) e LHEA (UFRA/Bélem) pela disponibilidade e autorização de uso do espaço e equipamentos, para o desenvolvimento deste trabalho, especialmente etapas de bancada.

CONCLUSÕES

M. collettii apresentou táticas mais adequadas a uma estratégia oportunista pelo pequeno porte, baixa fecundidade e período reprodutivo prolongado associado a precipitação local, uma vez que a ação mecânica da chuva ou efeito indireto da inundação de áreas adjacentes pode fornecer nichos importantes para manutenção da população. Adicionalmente, a espécie também apresentou uma desova total, que é descrita para caracídeos amazônicos sazonais, logo a combinação dessas características poderia enquadrá-la em uma posição intermediária entre as estratégias oportunista e sazonal. O conjunto de variáveis do hábitat como, vazão, profundidade, condutividade, oxigênio dissolvido, cobertura dossel bancos de folha e raiz, foram selecionadas como preditoras, entretanto vale ressaltar que essas variáveis são geralmente influenciadas pela dinâmica de precipitação local estocástica em riachos amazônicos, o que também contribui para que os peixes de pequeno porte desses ecossistemas ocupem um espaço multivariado entre os pontos finais do *continuum* trilateral das estratégias reprodutivas.

No aspecto alimentar foi observado que a espécie consome uma alta diversidade de itens alimentares de origem animal e vegetal, mas com uma provável preferência por insetos de origem alóctone, portanto é sugerido que *Moenkhausia collettii* tem um hábito onívoro com tendência a insetivoria. Na variação temporal dos itens, observamos maior importância alóctone no período chuvoso e autóctone no período de estiagem, destacando os formicídeos e dípteros imaturos respectivamente. A dieta da espécie foi relacionada com um conjunto de variáveis como oxigênio dissolvido, condutividade, vazão, largura, profundidade, madeira, banco de folha e comprimento padrão. *M. collettii* apresentou maior amplitude de nicho nos períodos mais chuvosos, e foi mais especialista nos meses de menor e maior precipitação. Também foi observado maior intensidade alimentar no período chuvoso e relação negativa com o comprimento da espécie, o que está relacionado ao investimento energético de juvenis e armazenamento no período reprodutivo dos espécimes adultos.

Neste contexto, o estudo permitiu explorar a dinâmica autoecológica de *M. collettii* e sua relação com a variação temporal das condições ambientais de riachos da Amazônia Oriental. Além disso, foi observado que nesses ambientes com variação sazonal menos previsível e fortemente influenciado principalmente por chuvas locais, as condições imediatas (locais e temporais) seriam importantes tanto nos traços de história de vida pela sincronia reprodutiva, quanto na dieta da espécie, uma vez que esse cenário possibilita maior disponibilidade de recursos como abrigo, alimento e áreas de desova para perpetuação desses

indivíduos no ambiente. Essas informações são cruciais para avaliações de viabilidade populacional e de caráter comparativo dentro de grupos, especialmente os caracídeos de pequeno porte de riachos.

REFERÊNCIAS

- Abelha, M.C.F.; Agostinho, A.A.; & Goulart, E. (2001). Plasticidade trófica em peixes de água doce. *Acta Scientiarum. Biological Sciences* 23: 425–434.
- Andersen, A.N. 2019. Responses of ant communities to disturbance: Five principles for understanding the disturbance dynamics of a globally dominant faunal group. *Journal of Animal Ecology* 88: 350–362.
- Araújo, M. S., Bolnick, D. I., & Layman, C. A. (2011). The ecological causes of individual specialisation. *Ecology Letters* , 14, 948–958.
- Arim, M.; Bozinovic, F.; A. & Marquet, P. (2007). On the relationship between trophic position, body mass and temperature: reformulating the energy limitation hypothesis. *Oikos* 116: 1524–1530.
- Baccaro, F.B.; Feitosa, R.M.; Fernandez, F.; Fernandes, I.O.; Izzo, T.J.; & Souza, J.L.P. (2015). *Guia para os gêneros de formigas do Brasil*. ed. INPA, Manaus, 388p.
- Baldasso, M. C., Wolff, L. L., Neves, M. P., & Delariva, R. L. (2019). Ecomorphological variations and food supply drive trophic relationships in the fish fauna of a pristine neotropical stream. *Environmental Biology of Fishes*, 102, 783–800.
- Ballesteros, T.M.; Torres-Mejia, M.; & Ramírez-Pinilla, M.P. (2009). How does diet influence the reproductive seasonality of tropical freshwater fish? A case study of a characin in a tropical mountain river. *Neotropical Ichthyology* 7: 693–700.
- Barili, E.; Agostinho, A.A.; Gomes, L.C.; & Latini, J.D. (2011). The coexistence of fish species in streams: Relationships between assemblage attributes and trophic and environmental variables. *Environmental Biology of Fishes* 92: 41–52.
- Barton, K. (2020). MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.43.17.
- Benone, N.L.; Lobato, C.M.C.; Soares, B.E.; & Montag, L.F. A. (2020). Spatial and temporal variation of the diet of the flag tetra *Hyphessobrycon heterorhabdus* (Characiformes: Characidae) in streams of the Eastern Amazon. *Neotropical Ichthyology* 18: 1–16.
- Bertora, A.; Grosman, F.; Sanzano, P.; & Rosso, J.J. (2021). Fish assemblage structure in a Neotropical urbanised prairie stream exposed to multiple natural and anthropic factors. *Ecology of Freshwater Fish* 31: 224–242.
- Bolnick, D.I.; Yang, L.H.; Fordyce, J.A.; Davis, J.M.; & Svanback, R. (2002). Measuring Individual-Level Resource Specialization. *Ecology* 83: 2936.
- Borba, C. D. S., Fugi, R., Agostinho, A. A., & Novakowski, G. C. (2008). Dieta de *Astyanax asuncionensis* (Characiformes, Characidae), em riachos da bacia do rio Cuiabá, Estado do Mato Grosso. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 30.
- Brandão-Gonçalves, L.; Lima-Junior, S.E.; & Suarez, Y.R. (2009). Hábitos alimentares de *Bryconamericus stramineus* Eigenmann, 1908 (Characidae), em diferentes riachos da sub-

- bacia do Rio Guiráí, Mato Grosso do Sul, Brasil. *Biota Neotropica* 9: 135–143.
- Brejão, G.L.; Gerhard, P.; & Zuanon, J. (2013). Functional trophic composition of the ichthyofauna of forest streams in eastern Brazilian Amazon. *Neotropical Ichthyology* 11: 361–373.
- Brejão, G.L.; Hoeninghaus, D.J.; Pérez-Mayorga, M.A.; Ferraz, S.F.B.; & Casatti, L. (2018). Threshold responses of Amazonian stream fishes to timing and extent of deforestation. *Conservation Biology* 32: 860–871.
- Burress, E.D.; Holcomb, J.M.; Bonato, K.O.; & Armbruster, J.W. (2016). Body size is negatively correlated with trophic position among cyprinids. *Royal Society Open Science* 3.
- Caramaschi, É. P., Mazzoni, R., & Leitão, R. P. (2021). Editorial Volume Especial. *Ecologia de Peixes de Riacho*. Oecologia Australis (pp. 1–12).
- Cardoso, A.C.; & Couceiro, S.R.M. (2017). Insects in the diet of fish from Amazonian streams, in western Pará, Brazil. *Marine and Freshwater Research* 68: 2052–2060.
- Cardozo, A.L.P.; Quirino, B.A.; Yofukuji, K.Y.; Ferreira Aleixo, M.H.; & Fugi, R. (2021). Habitat complexity and individual variation in diet and morphology of a fish species associated with macrophytes. *Ecology of Freshwater Fish* 30: 184–196.
- Casatti, L.; Ferreira, C.P.; & Carvalho, F.R. (2009). Grass-dominated stream sites exhibit low fish species diversity and dominance by guppies: An assessment of two tropical pasture river basins. *Hydrobiologia* 632: 273–283.
- Correa, S. B., & Winemiller, K. O. (2014). Niche partitioning among frugivorous fishes in response to fluctuating resources in the Amazonian floodplain forest. *Ecology*, 95, 210–224.
- Costa-Pereira, R., Tavares, L. E. R., de Camargo, P. B., & Araújo, M. S. (2017). Seasonal population and individual niche dynamics in a tetra fish in the Pantanal wetlands. *Biotropica*, 49, 531–538.
- Dala-Corte, R. B., Silva, E. R., & Fialho, C. B. (2016b). Diet-morphology relationship in the stream-dwelling characid *Deuterodon stigmaturus* (Gomes, 1947) (Characiformes: Characidae) is partially conditioned by ontogenetic development. *Neotropical Ichthyology*, 14.
- Dala-Corte, R.B.; & Fries, L. (2018). Inter and intraspecific variation in fish body size constrains microhabitat use in a subtropical drainage. *Environmental Biology of Fishes* 101: 1205–1217.
- Dala-Corte, R.B.; Giam, X.; Olden, J.D.; Becker, F.G.; Guimarães, T. de F.; & Melo, A.S. (2016a). Revealing the pathways by which agricultural land-use affects stream fish communities in South Brazilian grasslands. *Freshwater Biology* 61: 1921–1934.
- Dias, T.S.; Stein, R.J.; & Fialho, C.B. (2017). Variações ontogenéticas e hábitos alimentares de

- um peixe anual Neotropical do sul do Brasil. *Iheringia. Série Zoologia* 107.
- Espírito-Santo, H.M.V.; Magnusson, W.E.; Zuanon, J.; Mendonça, 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: 536–548.
- Espírito-Santo, H.M.V.; Rodríguez, M.A.; & Zuanon, J. (2013). Reproductive strategies of Amazonian stream fishes and their fine-scale use of habitat are ordered along a hydrological gradient. *Freshwater Biology* 58: 2494–2504.
- Esteves, K. E., Aranha, J. M. R., & Albrecht, M. P. (2021). Ecologia trófica de peixes de riacho: uma releitura de 20 anos. *Oecologia Australis*, 25, 282
- Fernando, A.M.E.; & Suárez, Y.R. (2020). Resource use by omnivorous fish: Effects of biotic and abiotic factors on key ecological aspects of individuals. *Ecology of Freshwater Fish* 30: 222–233.
- Ferreira, A.; de Paula, F.R.; de Barros Ferraz, S.F.; Gerhard, P.; Kashiwaqui, E.A.L.; & Cyrino, J.E.P.(2012). Riparian coverage affects diets of characids in neotropical streams. *Ecology of Freshwater Fish* 21: 12–22.
- Fittkau, E. J; & Klinge, H. (1973). On biomass and trophic structure of the central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica*, 5: 2-14.
- Fox, J., & Weisberg, S. (2019). An Companion to Applied Regression, Third Edition. Thousand Oaks CASage.<https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>
- Franklin, P.A. (2014). Dissolved oxygen criteria for freshwater fish in New Zealand: a revised approach. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 48: 112–126.
- Fuentes, C.A.R. (2011). *Estrutura ecomorfológica e trófica de peixes de riachos: comparação entre ambientes com diferentes graus de conservação e entre bacias hidrográficas*. Dissertação de Mestrado em Biologia Animal, Universidade Estadual Paulista. Bragança, São José do Rio Preto.157p.
- Gonçalves, A.F.G.; Prudente, B. da S.; Carvalho Filho, F. da S.; & Montag, L.F. A. (2013). Feeding ecology of Dash-dot Tetra *Hemigrammus belottii* (Steindachner 1882) (Characiformes: Characidae) in the streams of the Urucu River basin, central,Brasil. *Biota Neotropica* 13: 141–147.
- Goulding, M. 1980. *The fishes and the forest : explorations in Amazonian natural history*. Berkeley: University of Califórnia Press, 279p.
- Gümüs, A.; Yilmaz, M.; & Polat, N. (2002). Relative importance of food items in feeding of *Chondrostoma regium* (Heckel, 1843,) and its relation with the time of annulus formation. *Turkish Journal of Zoology* 26: 271–278.
- Hamada, N.; & Ferreira-Keppler, R.L. (2012). *Guia ilustrado de insetos aquáticos e semiaquáticos da Reserva Florestal Ducke*. Editora da Universi ed. Manaus, 198p.
- Hamada, N.; Nessimian, J.L.; & Querino, R.B. (2014). *Insetos aquáticos na Amazônia*

- brasileira: taxonomia, biologia e ecologia*. In: Editora do INPA.724p.
- Hussain, Q.A.; & Pandit, A.K. (2012). Macroinvertebrates in streams: A review of some ecological factors. *International Journal of Fisheries and Aquaculture* 4.
- Hynes, H.B.N. (1950). The Food of Fresh-Water Sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*), with a Review of Methods Used in Studies of the Food of Fishes. *The Journal of Animal Ecology* 19: 36.
- Hyslop, E.J. (1980). Stomach contents analysis—a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* 17: 411–429.
- IDESP. 2011. *Instituto De Desenvolvimento Econômico, Social e Ambiental Do Pará- Capitão Poço. Governo do Estado do Pará*. Belém, 1–47p.
- INMET, 2019 - *Instituto Nacional de Meteorologia*. (<https://portal.inmet.gov.br/>). Accessed on 28 Jun. 2020.
- Junk, W. J.; Bayley, P. B.; & Sparks, R. E. (1989). The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Journal of Fishers and Aquatic* 106: 110-127.
- Kawakami, E.; & Vazzoler, G. (1980). Método gráfico e estimativa de índice alimentar aplicado no estudo de alimentação de peixes. *Boletim do Instituto Oceanográfico* 29: 205–207.
- Kemenes, A.; & Forsberg, B.R. (2014). Factors influencing the structure and spatial distribution of fishes in the headwater streams of the Jaú River in the Brazilian Amazon. *Brazilian Journal of Biology* 74: S023–S032.
- 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: 1–18.
- Lowe-McConnell, R.H. 1999. *Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais*. EDUSP ed.534p.
- MacArthur, R.H.; & Pianka, E.R. (1966). On Optimal Use of a Patchy Environment. *The American Naturalist* 100: 603–609.
- Maceno, J.F.S.; Godoi, D.S. de; Cardoso, W.; Nunes; Duarte, C.R.A & Jacyntho, L.A. (2016). Ecologia de *Moenkhausia lopesi*, (Britski & Silimon, 2001), (Characiformes: Characidae), da sub-bacia do rio queima-pé em tangará da serra-MT. *Enciclopédia biosfera* 13: 1214.
- Manna, L. R., Rezende, C. F., & Mazzoni, R. (2017). Effect of body size on microhabitat preferences in stream-dwelling fishes. *Journal of Applied Ichthyology*, 33, 193–202.
- Mendes, T.P.; Esposito, M.C.; da Silva Carvalho-Filho, F.; Juen, L.; Alvarado, S.T.; & Sousa, J.R.P. (2021). Necrophagous flies (Diptera: Calliphoridae and Sarcophagidae) as indicators of the conservation or anthropization of environments in eastern Amazonia, Brazil. *Journal of Insect Conservation* 25: 719–732.
- Mendonça, F.P.; Magnusson, W.E.; & Zuanon, J. (2005). Relationships Between Habitat Characteristics and Fish Assemblages in Small Streams of Central Amazonia. *Copeia*

2005: 750–763.

- Moraes, M.; Rezende, C.F.; & Mazzoni, R. (2013). Feeding ecology of stream-dwelling Characidae (Osteichthyes: Characiformes) from the upper Tocantins River, Brazil. *Zoologia* 30: 645–651.
- Motta, R.L.; Uieda, V.S. 2004. Dieta de duas espécies de peixes do Ribeirão do Atalho, Itatinga, SP | Revista Brasileira de Zoociências. *Revista Brasileira de Zoociências* 6: 191–2005.
- Neves, M. P.; Kratina, P.; Delariva, R. L.; Jones, J. I.; & Fialho, C. B. (2021b). Seasonal feeding plasticity can facilitate coexistence of dominant omnivores in Neotropical streams. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 31: 417-432.
- Neves, R. C., Borges, P. P., Zeni, J. de O., Casatti, L., & Teresa, F. B. (2021a). Generalist populations formed by generalist individuals: A case of study on the feeding habits of a neotropical stream fish. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 33.
- Nicacio, G.; & Juen, L. (2015). Chironomids as indicators in freshwater ecosystems: an assessment of the literature. *Insect Conservation and Diversity* 8: 393–403.
- Oksanen, J., Guillaume, F. B., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlenn, R., Peter R. Minchin, R. B. O'Hara, Gavin L. Simpson, P., Solymos, M., Henry, H., Stevens, E. S., & Wagner, H. (2020). vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-7.
- Pacheco, N.A.; & Bastos, T.X. (2001). Caracterização climática do município de Capitão Poço-PA. *Embrapa. Centro de Pesquisa Agroflorestal da Amazônia Oriental*: 17.
- Peel, M.C.; Finlayson, B.L.; & McMahon, T.A. (2007). Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences* 11: 1633–1644.
- Peressin, A. (2013). *Impactos da urbanização na ictiofauna de riachos da parte superior da bacia do alto rio paranapanema (SP), Brasil*. Dissertação de Mestrado em Diversidade Biológica e Conservação, Universidade Federal de São Carlos, Sorocaba, 85p.
- Peressin, A.; da Silva Gonçalves, C.; & Cetra, M. (2018). Ichthyofauna diet changes in response to urbanization: the case of upper Paranapanema River basin (Brazil). *Urban Ecosystems* 21: 795–803.
- Portella, T.; Lobón-Cerviá, J.; Manna, L.R.; Bergallo, H.G.; & Mazzoni, R. (2017). Eco-morphological attributes and feeding habits in coexisting characins. *Journal of Fish Biology* 90: 129–146.
- Quirino, B.A.; Carniatto, N.; Gaiotto, J.V.; & Fugi, R. (2015). Seasonal variation in the use of food resources by small fishes inhabiting the littoral zone in a Neotropical floodplain lake. *Aquatic Ecology* 49: 431–440.
- Quirino, B.A.; Carniatto, N.; Guglielmetti, R.; & Fugi, R. (2017). Changes in diet and niche breadth of a small fish species in response to the flood pulse in a Neotropical floodplain lake. *Limnologica* 62: 126–131.
- R Development Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing

- [internet]. Vienna: R Foundation for Statistical Computing;. Available from: <https://www.R-project.org/>
- Ramírez, A., & Pringle, C. M. (1998). Structure and production of a benthic insect assemblage in a neotropical stream. *Journal of the North American Benthological Society*, 17, 443–463.
- Ramírez, A.; & Pringle, C.M. (1998). Structure and production of a benthic insect assemblage in a neotropical stream. *Journal of the North American Benthological Society* 17: 443–463.
- Rezende, C.F. (2007). Estrutura da comunidade de macroinvertebrados associados ao folhiço submerso de remanso e correnteza em igarapés da Amazônia Central. *Biota Neotropica* 7: 301–305.
- Rezende, C.F.; & Mazzoni, R. (2006). Contribuição da matéria autóctone e alóctone para a dieta de *Bryconamericus microcephalus* (Actinopterygii, Characidae), em dois trechos de um riacho de Mata Atlântica, Rio de Janeiro, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 23: 58–63.
- Röpke, C.P.; Ferreira, E.; & Zuanon, J. 2014. Seasonal changes in the use of feeding resources by fish in stands of aquatic macrophytes in an Amazonian floodplain, Brazil. *Environmental Biology of Fishes* 97: 401–414.
- Roussel, J.M.; Covain, R.; Vigouroux, R.; Allard, L.; Treguier, A.; & Papa, Y. (2021). Fish communities critically depend on forest subsidies in small neotropical streams with high biodiversity value. *Biotropica* 53: 1096–1108.
- Sánchez-Hernández, J.; Finstad, A.G.; Arnekleiv, J.V.; Kjærstad, G.; & Amundsen, P.A. (2020). Beyond ecological opportunity: Prey diversity rather than abundance shapes predator niche variation. *Freshwater Biology* 66: 44–61.
- Santos, D.B.O. 2013. *Aplicação da rusle a uma pequena bacia hidrográfica da Amazônia*. Dissertação (Mestrado em Engenharia Civil). Universidade Federal do Pará, Belém, 82p.
- Santos, L.L.; Benone, N.L.; Soares, B.E.; Barthem, R.B.; & Montag, L.F.A. (2019). Trait–environment relationships in Amazon stream fish assemblages. *Ecology of Freshwater Fish* 28: 424–433.
- Señaris, J. C.; Lasso, C. A; & Flores, A. L. (2008). Evaluación rápida de la biodiversidad de los ecosistemas acuáticos en el alto río Paragua, Estado Bolívar, Venezuela. *Bulletin of Biological Assessment*. 49. Conservation International, Arlington, VA, USA.
- Silva, B.N.R.; Silva, L.G.T.; Rocha, A.M.A.; & Sampaio, S.M.N. (1999). Interação biofísica e do uso da terra na dinâmica da paisagem do município de Capitão Poço-PA, em sistema de informação geográfica. *Embrapa Amazônia Oriental* 10: 42.
- Silva, D. A., Pessoa, E. K. R., Costa, S. A. G. L., Chellappa, N. T., & Chellappa, S. (2012). Ecologia Alimentar de *Astyanax lacustris* (Osteichthyes: Characidae) na Lagoa do Piató, Assu, Rio Grande do Norte, Brasil. *Biota Amazônia*, 2, 74–82.

- Silva, D. J. F. (2016). *Variação temporal em assembleias de peixes em igarapés das drenagens costeiras do Nordeste do Pará, Amazônia Oriental*. Dissertação de Mestrado em Biologia Ambiental, Universidade Federal do Pará. Bragança, Pará. 59p.
- Silva, E. B. 2019. *Influência da pluviometria e ontogenia na dieta alimentar de Moenkhausia collettii (Steindachner, 1882) em pequenos riachos amazônicos*. Dissertação de Mestrado em Biologia Ambiental, Universidade Federal do Pará. Bragança, Pará. 92p.
- 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, 275–288.
- Sioli, H. (1984). The Amazon and its main affluents: Hydrography, morphology of the river courses, and river types. In: *Sioli H. (Ed) The Amazon: Limnology and Landscape Ecology of a Mighty Tropical River and Its Basin, Dordrecht*, Dr. W. Junk Publish... ed.Springer, Dordrecht, p.127–165.
- Small, G. E.; Torres, P.J.; Schweizer, L.M.; Duff, J.H.; & Pringle, C.M. (2013). Importance of Terrestrial Arthropods as Subsides in Lowland Neotropical Rain Forest Stream Ecosystems. *Biotropica* 45: 80–87.
- Soares, B.E.; Benone, N.L.; Rosa, D.C.O.; & Montag, L.F.A. (2020). Do local environmental factors structure the trophic niche of the splash tetra, *Copella arnoldi*? A test in an Amazonian stream system. *Acta Amazonica* 50: 54–60.
- Solar, R.R.C.; Barlow, J.; Andersen, A.N.; Schoereder, J.H.; Berenguer, E.; & Ferreira, J.N. (2016). Biodiversity consequences of land-use change and forest disturbance in the Amazon: A multi-scale assessment using ant communities. *Biological Conservation* 197: 98–107.
- Strahler, A. N. (1957). Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Eos, Transactions American Geophysical Union*, 38: 913-920.
- Tófoli, R.M.; Hahn, N.S.; Z Alves, G.H.; & Novakowski, G.C. (2010). Uso do alimento por duas espécies simpátricas de *Moenkhausia* (Characiformes, Characidae) em um riacho da Região Centro-Oeste do Brasil. 100: 201–206.
- Tonin, A. M., Gonçalves, J. F., Bambi, P., Couceiro, S. R. M., Feitoza, L. A. M., Fontana, L. & Boyero, L. (2017). Plant litter dynamics in the forest-stream interface: precipitation is a major control across tropical biomes. *Scientific Reports* 2017 7:1, 7, 1–14.
- Uieda, V.; & Pinto, T. (2011). Feeding selectivity of ichthyofauna in a tropical stream: space-time variations in trophic plasticity. *Web of Science* 12: 31–39.
- 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.
- Vazzoler, A.E.A. de M. 1996. *Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática*. Maringá, 169p.

- Walker, I.; Henderson, P.; Sterry P. (1990). On the patterns of biomass transfer of the benthic fauna in a Amazonian blackwater river, as evidenced by P32 label experiment. *Hydrobiologia*, 12: 23-34.
- Webster, J. R., & Benfield, E. F. (1986). Vascular Plant Breakdown In Freshwater Ecosystems.
- Willis, T. V.; Wilson, K.A.; & Johnson, B.J. (2017). Diets and Stable Isotope Derived Food Web Structure of Fishes from the Inshore Gulf of Maine. *Estuaries and Coasts* 40: 889–904.
- Winemiller, K.O. (1989). Ontogenetic diet shifts and resource partitioning among piscivorous fishes in the Venezuelan ilanos. *Environmental Biology of Fishes* 26: 177–199.
- 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.
- Winemiller, K.O.; Agostinho, A.A.; & Caramaschi, É.P. (2008). Fish Ecology in Tropical Streams. *Tropical Stream Ecology*: 107–III.
- Zavala-Camim, L.A. (1996). *Introdução aos estudos sobre alimentação natural em peixes*. In: Eduem (Ed.) 129p.
- 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.
- Zeni, J.O.; Pérez-Mayorga, M.A.; Roa-Fuentes, C.A.; Brejão, G.L.; & Casatti, L. (2019). How deforestation drives stream habitat changes and the functional structure of fish assemblages in different tropical regions. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 29: 1238–1252.
- Zhao, T.; Villéger, S.; Lek, S.; & Cucherousset, J. (2014). High intraspecific variability in the functional niche of a predator is associated with ontogenetic shift and individual specialization. *Ecology and Evolution* 4: 4649–4657.
- Zou, W.; Cai, Y.; Tolonen, K.T.; Zhu, G.; Qin, B.; & Peng, K. (2019). The adaptations to tube-dwelling life of *Prosilocerus akamusi* (Diptera: Chironomidae) larvae and its eutrophication-tolerant mechanisms. *Limnologica* 77: 125684

MATERIAL SUPLEMENTAR

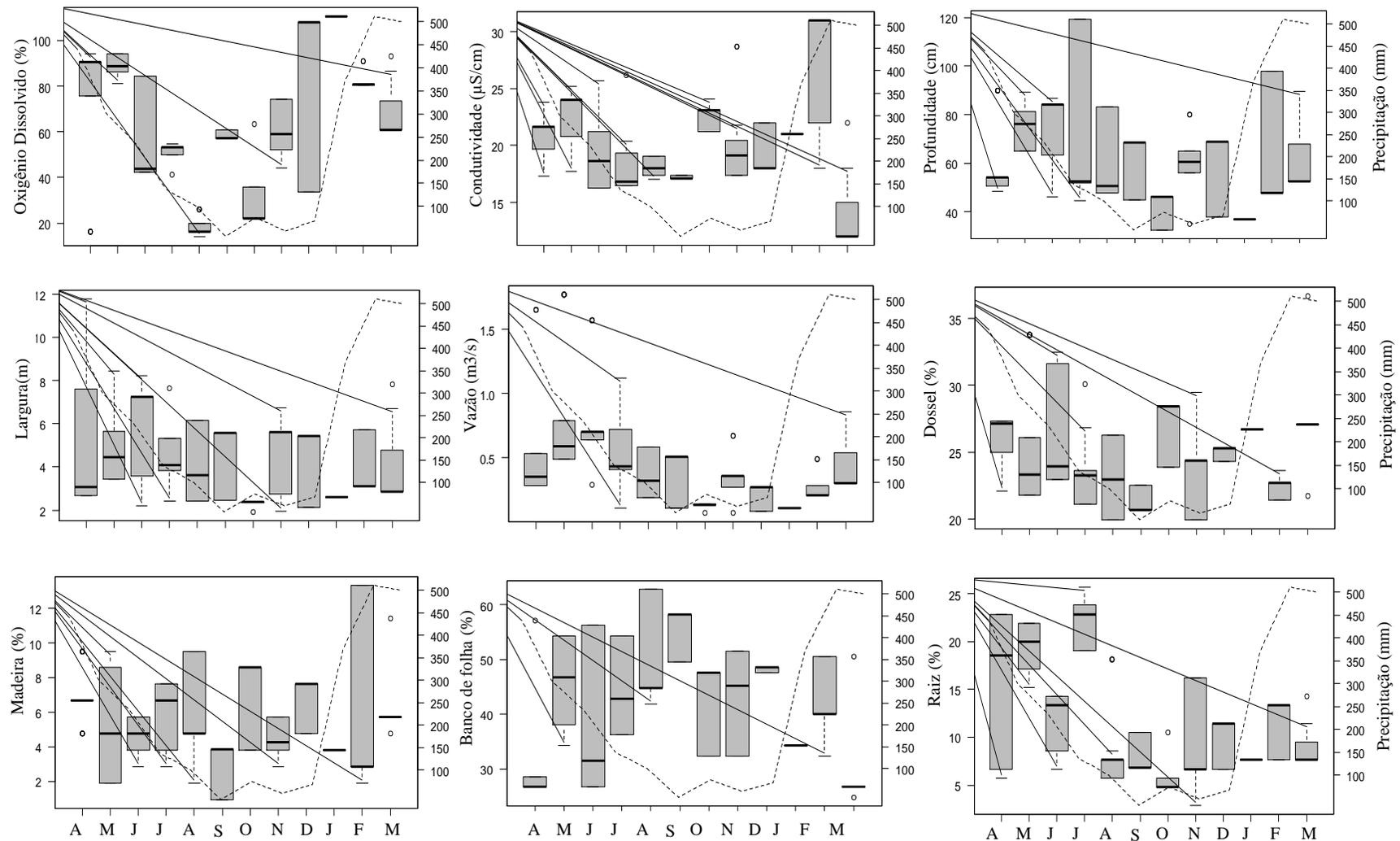


Figura S1 Variação mensal das variáveis físico-químicas da água e descritores estruturais dos riachos em uma em uma microbacia do Rio Guamá, em Capitão Poço, entre abril de 2019 e março de 2020. A linha tracejada representa a precipitação acumulada mensal.

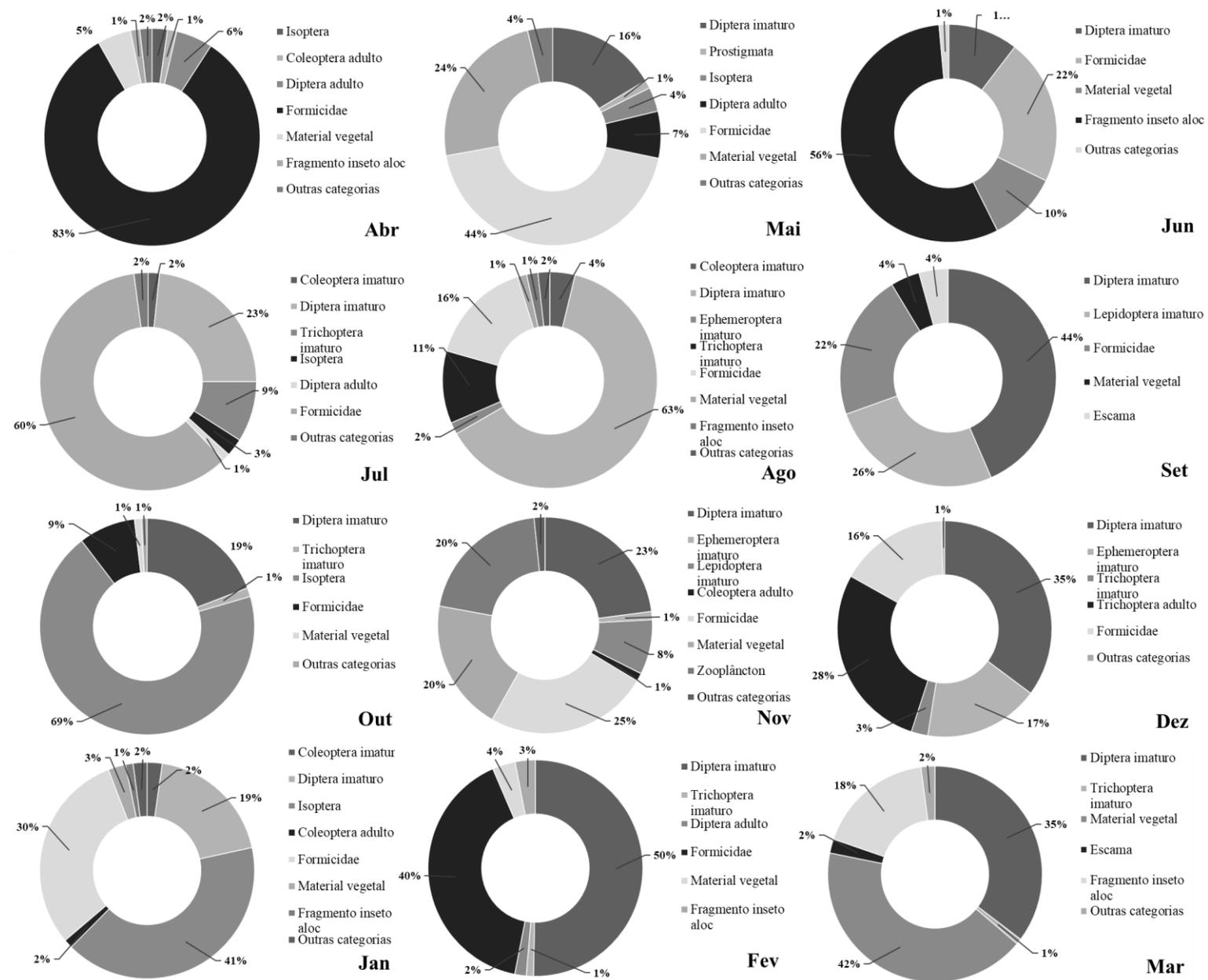


Figura S2 Variação mensal do Índice de importância alimentar (IA%) referente as categorias da dieta de *M. collettii*.