



Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul
Unidade Universitária de Dourados
Programa de Pós- Graduação em Recursos Naturais

**CONCEITO DE NICHOS E USO DE RECURSOS ALIMENTARES: EVIDÊNCIA DE
ESPECIALIZAÇÃO INDIVIDUAL DE NICHOS EM LAMBARIS DO GÊNERO**

Astyanax

Gabriela Serra do Vale Duarte

DOURADOS – MS

JULHO/2016





**CONCEITO DE NICHOS E USO DE RECURSOS ALIMENTARES: EVIDÊNCIA DE
ESPECIALIZAÇÃO INDIVIDUAL DE NICHOS EM LAMBARIS DO GÊNERO
*Astyanax***

Gabriela Serra do Vale Duarte
Prof. Dr. Yzel Rondon Suárez

“Dissertação apresentada ao programa de Pós-Graduação em Recursos Naturais, área de concentração em Recursos Naturais, da Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul, como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em Recursos Naturais”.

DOURADOS – MS

JULHO/2016



D872c Duarte, Gabriela Serra do Vale

Conceito de nicho e uso de recursos alimentares: evidência de especialização individual de nicho em lambaris do gênero *Astyanax*/ Gabriela Serra do Vale Duarte. – Dourados, MS: UEMS, 2016.

68 f.

Dissertação (Mestrado) – Recursos Naturais – Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul, 2016.
Orientador: Prof. Dr. Yzel Rondon Suárez.

1. Especialização individual 2. Nicho 3. Recursos alimentares 4. Lambaris I. Título

CDD 23.ed. - 597

“... eu poderia mostrar por um extenso catálogo de fatos, que as peças que devem ser chamadas de importantes, se observadas sob um ponto de vista fisiológico ou classificatório, às vezes variam nos indivíduos da mesma espécie. Estou convencido de que o naturalista mais experiente ficaria surpreso com o número de casos de variabilidade, mesmo em partes importantes da estrutura...”

Charles R. Darwin

“Para onde quer que olhemos na natureza, encontramos singularidade.”

Ernst Mayr

“Nós e todos os animais ^{somos} máquinas criadas pelos nossos genes, os quais sobrevivem num ambiente altamente competitivo.”

Richard Dawkins

Dedico este trabalho à mulher honrada que me presenteou a vida e que me motiva diariamente a ser uma pessoa melhor, à minha mãe: Patrícia Serra do Vale.

AGRADECIMENTOS

De fato ao tomar ciência que me encontro entre o leigo e o especialista no assunto discutido neste trabalho, me conscientizo que aprendi muito mais durante esta jornada acadêmica do que meramente consegui transcrever nas linhas que seguem. Foram várias as situações que vivi e pessoas que conheci durante esta caminhada de seis anos, isto porque ainda que o mestrado tenha durado apenas 24 meses a ideia de me aventurar na vida acadêmica vem sendo cultivada desde o início da graduação e já neste início pude contar com a ajuda e a parceria de pessoas muito especiais que de alguma forma contribuíram para a obtenção do título de mestre que estou prestes a receber.

Agradeço à minha mãe, que me reanimou por muitas vezes ainda desde a graduação quando as coisas ficaram difíceis e que com todo seu carinho, apoio e otimismo me ajudou a chegar até aqui. Sou muito grata à Deus que me colocou em uma família que foi justamente nos momentos mais difíceis e nos que estive mais ausente que me acolheram de forma surpreendente e que sempre depositaram sua confiança e as melhores expectativas em mim.

Agradeço à todos os professores que passaram em minha vida, pois todos tem sua parcela na conquista que está por vir, mas um destes merece destaque, porque fui agraciada ao conhecer teu trabalho e sua personalidade tão de perto... meu orientador, Prof. Dr. Yzel Rondon Suárez, te agradeço por todo o investimento intelectual realizado e por compartilhar teu trabalho comigo. Admiro muito sua personalidade, ainda que me levaste pelas “pirambeiras” deste nosso Estado e me fizeste engordar vinte quilos (muitas risadas). Teus ensinamentos não ficarão apenas no âmbito profissional, pois são aprendizados para diversas situações que eu encontrarei ao longo da vida... aprendi que temos que ser apaixonados (ter tesão) pelo que fazemos, que precisamos ser ousados e intuitivos, que conhecimento se compartilha, que na falta de recursos existem adaptações técnicas (gambiarras), que é necessário ter capacidade de resolver problemas e que nem tudo são rosas...fazer o quê??? São coisas da vida...

E pensando que tudo que acontece de ruim de alguma forma nos ajuda a melhorar, ao vivenciar algumas adversidades (chuva, frio, fome, cansaço, mas muitas risadas) em um desses dias de trabalho de campo, pude conhecer a família da dona Luciene e do senhor Antônio e sou grata, pois com muita simplicidade ao me acolherem me demonstraram que para ser feliz não precisamos de muito.

E como espécie alguma pode ser considerada superior à outra agradeço à minha pequena Asha que mesmo com sua alma canina se fez presente e fundamental nesta jornada. Agradeço também à uma pessoa que tem se tornado muito especial, Elton S. dos Santos,

mesmo eu estando há pouco tempo em sua companhia e além de todo carinho e apoio realizou contribuições para finalização deste trabalho.

Agradeço muito por todos os colegas de trabalho (Laboratório de Ecologia de Peixes-UEMS) e amigos de jornada, mesmo os mais recentes (Fabiane, Lucilene, Maiane, Karina, Wagner, Gabriel, Lucas, Marcelo, Lidiane, Aryadne, Mundim, Mônica, Patrícia, Ana Paula, Élide, Kellen, Deisiane, Thiago, Roberta, Djalma e companhia) por todo apoio intelectual, discussões científicas e auxílio no trabalho de campo.

Dentre estes gostaria de agradecer de forma especial à minha irmã “gêmea”, Fabiane S. Ferreira que me presenteou com sua amizade e esteve ao meu lado quando eu já não podia contar com mais ninguém, ao Walmir B. F. Mundim Jr. que com seu coração enorme e seu jeito todo particular conquistou meu carinho e sem muito esforço deixou os dias de trabalho mais animados, tornando-os uma diversão ao viver um dia de cada vez, com leveza e muita descontração. Agradeço à Lucilene F. Viana que além da amizade em momentos complicados, ainda me presenteou com a concessão de considerável parte dos dados que compõem esta dissertação e à amizade e todo carinho de Mônica B. Jorge e Jaqueline S. Santos. Agradeço também aos amigos de foro mais íntimo Madson, Izabela, Sirlene e Waldir.

Agradeço à todos os funcionários e servidores do Centro Integrado de Monitoramento Ambiental – CINAM/UEMS, Vitor (Vitinho), Raimunda, Inês, Aloísio, Ilma, Elizangela, Rafael, Francisco, Chintia e Michele, pela convivência e todo apoio.

Agradeço ao Prof. Dr. Vinícius O. Ribeiro e aos alunos do Laboratório de Geoprocessamento – UEMS, Marcos Caceres, Leonardo L. Dos Santos, Emilia Konradt e Nélison F. Corrêa por todo o auxílio quanto à metodologia para realização do Índice de Vegetação (NDVI).

Agradeço à Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul (UEMS), pela oportunidade de formação e titulação acadêmica. À Capes pela concessão da bolsa de mestrado. À Fundect e ao CNPq pelo apoio financeiro aos vários projetos pelos quais foi possível a obtenção dos dados aqui analisados.

Obrigada à todos, que de alguma maneira contribuíram para a realização deste trabalho.

SUMÁRIO

Resumo.....	6
Abstract.....	7
Capítulo 1 - Considerações Gerais.....	9
Referências Bibliográficas.....	16
Capítulo 2 - Uso de recursos alimentares e especialização individual de nicho trófico por peixes de riachos em função de gradiente ambiental.....	21
Resumo.....	21
Abstract.....	22
Introdução.....	23
Materiais e Métodos.....	25
Área de estudo.....	25
Coleta de dados.....	26
Análise do conteúdo estomacal.....	27
Análise de dados.....	27
Resultados.....	33
Discussão.....	42
Considerações finais.....	52
Referências Bibliográficas.....	53
Apêndice.....	66

RESUMO

Os peixes utilizam ampla gama de itens alimentares, sendo que cada espécie pode ser mais especializada ou não na obtenção dos recursos alimentares, e o estudo da composição alimentar provê informações sobre o nicho trófico que as espécies ocupam e suas relações com o ambiente. Se tratando de espécies neotropicais é muito comum ocorrer variação dentro de uma população natural no uso de recursos alimentares, resultante do crescimento ontogenético, deslocamento para outros habitats, da disponibilidade de recursos sazonal, ou ainda por seleção ativa em função de preferências individuais. A variação intrapopulacional por sua vez pode ser ocasionada por fatores exógenos ou endógenos, onde indivíduos pertencentes à mesma classe etária, ao mesmo sexo e dentro da mesma localidade podem exibir variação no nicho. Esse fenômeno de especialização individual é conhecido por ter efeitos ecológicos e evolutivos generalizados, na medida em que os indivíduos de uma população podem variar no uso de recursos em decorrência de parâmetros ecológicos como a oportunidade ecológica, competição intra e interespecífica e predação. Desta maneira populações generalistas podem ser compostas por indivíduos especialistas, cujos nichos são subconjuntos do nicho populacional, sendo este fenômeno, geralmente, associado com a competição intraespecífica mediada por diminuições da abundância e diversidade de recursos e aumento da densidade de coespecíficos. Levando em consideração que são relativamente poucos os estudos sobre variações intraespecíficas do nicho trófico entre espécies aparentadas e os efeitos de variáveis ambientais sobre estas, esta dissertação analisa o efeito de variações temporais, espaciais, ontogenéticas e de fatores ambientais na dinâmica de utilização de recursos alimentares em escalas interespecíficas e intraespecíficas de três espécies de lambaris congêneres e evolutivamente relacionadas na bacia do rio Ivinhema, alto rio Paraná. As espécies apresentaram diferenças significativas entre suas composições e dinâmicas alimentares, sendo estas influenciadas por variações espaço-temporais e ontogenéticas. As espécies estudadas apresentaram especialização individual de nicho significativa, não havendo diferença no grau deste fenômeno entre estas, no entanto a direção do efeito dos fatores ambientais sobre a especialização trófica dos indivíduos foi diferente entre as espécies. Este resultado depende das especificidades fisiológicas de cada espécie, além do padrão de classificação de preferências dos recursos utilizados e das características ecológicas necessárias para sua ocorrência ao longo do gradiente ambiental em que se encontram. Mas em geral, as espécies analisadas apresentaram elevado grau de especialização individual de nicho trófico em ambientes mais heterogêneos, assim como em

ambientes com reduzida diversidade de recursos em decorrência de aumento de coespecíficos e/ou da perda de integridade ambiental.

Palavras-Chave: Especialização individual de nicho trófico, gradiente ambiental, competição, disponibilidade de recursos e densidade de coespecíficos.

ABSTRACT

The fishes consume wide range of food items, where each species may be more specialized, or not obtaining of food resources, and the study of feed composition provides information about the trophic niche that species occupy and their relationship with the environment. When it comes to neotropical species is very common occurs variation within a natural population in the use of food resources, resultant the ontogenetic growth, the displacement to other habitats, the seasonal availability of resources, or yet by active selection according to individual preferences. The intra-population variation, in turn, may be caused by exogenous or endogenous factors where individuals belonging to the same age bracket, the same sex and within the same locality can show variation in the niche. This individual specialization phenomenon is known to have generalized ecological and evolutionary effects, in the extent that the individuals of a population can vary in the use of resources resultant of parameters ecological, such as ecological opportunity, intra and interspecific competition and predation. This manner, generalists populations may be composed of specialists individuals, whose niches are subsets of the population niche, being this phenomenon generally associated with intraspecific competition mediated by decreases in abundance and diversity of resources and increase of conspecifics density. The heterogeneity along an environmental gradient qualitatively influence on the availability of food in the environment. Taking in consideration that there are relatively few the studies on intraspecific variations the trophic niche among related species and the effects of environmental variables on these, this dissertation analyzes the effect of temporal variations, spatial, ontogenetic and environmental factors in the dynamics of the food use resources in interspecific and intraspecific scales of three species of “lambaris” evolutionarily related congeners in Ivinhema river basin, upper Paraná river. The species showed significant differences between his compositions and dietary dynamics, which are influenced by spatio-temporal and ontogenetic variations. The species have individual specialization niche significant, no difference in the degree of this phenomenon among these, but the direction of the effect of environmental factors on the trophic specialization of individuals was different between species. This result depends on the

physiological characteristics of each species, beyond the classification preferences standard of used resources and ecological characteristics necessary for its occurrence along the environmental gradient in which they are. But in general, the analyzed species presented a high degree of individual specialization trophic niche in more heterogeneous environments, as well as in environments with limited diversity of resources due to increase in conspecifics and/or loss of environmental integrity.

Key-words: Individual specialization niche, environmental gradient, competition, availability of resources and conspecific density.

CAPÍTULO 1

CONSIDERAÇÕES GERAIS

De acordo com Chase & Leibold (2003) o conceito de nicho é um elemento importante em quase todos os aspectos do pensamento ecológico, principalmente quando se objetiva avaliar como as espécies participam no funcionamento do ecossistema a partir do estudo do comportamento, morfologia e fisiologia dos organismos individuais. Estes autores dizem que o conceito de nicho ecológico pode ser definido vagamente como as exigências ecológicas de uma espécie para sua existência em um determinado ambiente e seus impactos sobre este.

É amplamente aceito que o verdadeiro fundador do conceito de nicho foi Grinnell, que, em uma série de artigos, discutiu os nichos de uma variedade de espécies, incluindo tolerâncias fisiológicas, limitações morfológicas, requisitos abióticos, habitat, hábitos alimentares e relações com outros membros da comunidade (principalmente predadores) (GRINNELL, 1914; 1917; 1924; GRINNELL & SWARTH, 1913), tratando o nicho ecológico como uma propriedade do ambiente, definindo-o como o habitat que a espécie ocupa, englobando as condições ambientais mais adequadas para a sua sobrevivência (GRINNELL, 1917).

Por outro lado, o nicho também já foi definido como uma característica da espécie dentro de uma comunidade, assim como descrito por Elton (1927), o nicho de uma espécie seria o seu papel funcional na cadeia alimentar e seu impacto sobre o meio ambiente. Entretanto, os conceitos de Grinnell e de Elton são mais teóricos do que funcionais, o conceito de nicho só recebeu uma abordagem mais quantitativa após o trabalho Hutchinson (1957) que propôs um conceito no qual o nicho é um hipervolume n-dimensional onde cada dimensão corresponde a gama de fatores abióticos e bióticos utilizados por uma espécie. Além disso criou o conceito de nicho fundamental, que corresponde ao total de recursos disponíveis no ambiente com potencial de utilização pela espécie, e nicho realizado, definido como o subconjunto desses recursos que a espécie de fato utiliza.

Os modelos da teoria tradicional de nicho ecológico têm sido utilizados para estudar a ecologia de espécies ou de populações locais como um todo, tratando indivíduos coespecíficos como ecologicamente equivalentes (LEIBOLD, 1995; BOLNICK et al., 2003; SVANBÄCK & PERSSON, 2004; EVANGELISTA et al., 2014), partindo do pressuposto de que, por exemplo, diferentes indivíduos de uma população têm a mesma chance de conseguirem um determinado recurso (BOLNICK et al., 2003), independente das variações

que possam ocorrer dentro desta população. Esse pressuposto de equivalência entre os elementos traz a vantagem da simplicidade matemática (MURREL et al., 2004), pois facilita a construção de modelos mais complexos (ARAÚJO, 2007) sobre o comportamento das espécies, mas não reflete, necessariamente, a realidade biológica.

O nicho trófico dentro da população pode se diferenciar de várias maneiras, incluindo o dimorfismo sexual (SHINE, 1989; MARTINS et al., 2008), nichos ontogênicos (POLIS, 1984; WERNER & GILLIAM, 1984), polimorfismos discretos (SMITH & SKÚLASON, 1996; BINNING & CHAPMAN, 2010), seleção ativa dos alimentos preferidos, diferença na disponibilidade do recurso no espaço e no tempo (LOWE-MCCONNELL, 1999; PIRES et al., 2011) ou mesmo uma interação entre esses fatores. E ainda, conforme trabalhos recentes têm relatado, uma população pode variar seu nicho por meio de variações individuais (BOLNICK et al., 2002; BOLNICK et al., 2003; COSTA et al., 2008; ARAÚJO et al., 2011), sendo que esta variação intrapopulacional no uso de recursos é um fenômeno que ocorre em muitas populações de uma ampla gama de táxons (BOLNICK et al., 2003; ARAÚJO et al., 2011).

Essa hipótese de especialização individual foi proposta inicialmente por Van Valen (1965) e apoiada por estudos teóricos de Roughgarden (1972), e só começou a receber mais atenção apenas em 2000 com um interesse renovado na radiação adaptativa e especiação ecológica (MOUSSEAU et al., 2000; SCHLUTER, 2000; HALAMA & REZNICK, 2001), implicando na maneira como olhamos para as espécies chamadas generalistas, pois algumas populações generalistas podem ser na verdade formadas por indivíduos especialistas, cujos nichos são subconjuntos do nicho populacional (BOLNICK et al., 2003).

A especialização individual de nicho alimentar é de grande importância para predadores generalistas (SCHLUTER, 2001; BOLNICK et al., 2003; LICHSTEIN et al., 2007; TINKER et al., 2008; SCHINDLER et al., 2010; BOLNICK et al., 2011; WENNERSTEN & FORSMAN, 2012). Alguns autores dizem que esta especialização ajuda a manter elevada biodiversidade, aumentando a estabilidade da população (CHAMBERLAIN et al., 2005; SCHINDLER et al., 2010) e a probabilidade de coexistência das espécies (LICHSTEIN et al., 2007; BOLNICK et al., 2011), podendo ainda influenciar no fluxo de energia entre habitats, quebrando as ligações entre habitats quando os indivíduos usarem apenas um tipo de habitat (QUEVEDO et al., 2009) ou criando ligações quando os indivíduos compartilham um tipo de habitat comum, mas diferirem em seus tipos alternativos (ROSENBLATT & HEITHAUS, 2011). À nível evolutivo, a seleção natural pode atuar sobre esta especialização,

desenvolvendo polimorfismos para utilização de recursos, podendo favorecer a especiação (SCHLUTER, 2001; NOSIL, 2012).

Seguindo as convenções descritas nos trabalhos de Roughgarden (1972) e Bolnick et al. (2003) um indivíduo especialista é um indivíduo cujo nicho é substancialmente mais estreito do que nicho de sua população por razões não imputáveis ao seu sexo, idade, ou características morfológicas discretas.

Para entender melhor essa variação entre indivíduos, Roughgarden (1974) propôs que, supondo que os recursos no ambiente sejam ordenáveis em um único eixo, como por exemplo, o comprimento das presas, o nicho total da população (total niche width - TNW) é a variância no tamanho de todas as presas capturadas, que pode ser dividida em dois componentes: o componente intra-individual (within-individual component - WIC), que é a diversidade média de presas na dieta de cada indivíduo, e o componente interindividual (between individual component - BIC), que é a variação entre os nichos médios individuais. Desta forma, quando a variação entre os indivíduos é grande, BIC representa a maior parte de TNW, sendo a razão WIC/TNW pequena (Figura 1).

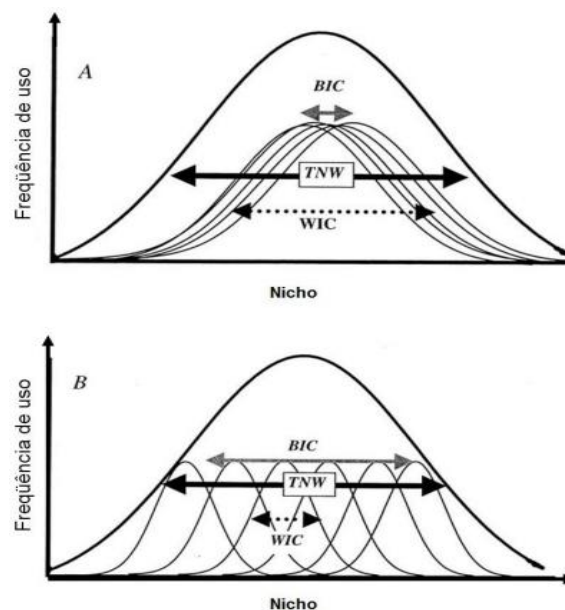


Figura 1. O nicho de uma população (curva espessa) pode ser subdividido nos nichos de cada um dos indivíduos que a compõe. Onde a amplitude do nicho total da população (TNW - curvas finas), a qual é dada pela soma do componente intra-individual (WIC - seta pontilhada) e do componente entre indivíduos (BIC - seta cinza). A: Em uma população de indivíduos generalistas, WIC representa a maior parte de TNW; B: a razão WIC/TNW é

pequena em uma população de indivíduos especialistas. (Modificada a partir de BOLNICK et al., 2003).

Considerando essa variação observada entre os nichos de indivíduos de uma mesma população, observa-se que este fenômeno desempenha expansão no nicho populacional (VAN VALEN, 1965; ROUGHGARDEN, 1972). Na figura 1, dois padrões alternativos de expansão do nicho populacional são demonstrados, onde uma população que usa uma faixa estreita de tamanhos de presas pode aumentar sua largura de nicho populacional (linhas em negrito) de duas maneiras: A) todas as amplitudes de nichos individuais (linhas finas) podem expandir resultando em nenhum aumento da variação do nicho entre os indivíduos. B) cada indivíduo possui uma largura de nicho limitada, divergindo entre si e conseqüentemente aumento da variação entre - indivíduos.

A base teórica para modelar a ocorrência e intensidade de variações interindividuais de nicho vem da teoria do forrageamento ótimo (STEPHENS & KREBS, 1986). Essa teoria supõem que os indivíduos classifiquem recursos entre prediletos e alternativos de acordo com o seu valor energético por unidade de tempo necessária para manipulação, que depende da característica dos recursos e da capacidade fenotípica dos indivíduos para capturar, manusear e de digerir esses recursos. Mas quando os recursos prediletos se tornam escassos, os indivíduos expandem seus nichos consumindo recursos anteriormente não utilizados. Desta forma a largura de nicho individual (WIC) depende da diversidade de recursos disponíveis (Oportunidade ecológica), características fenotípicas do indivíduo e abundância de recursos, por isso os indivíduos que co-ocorrem podem consumir recursos diferentes, causando variações de dieta entre si (BIC, o componente entre indivíduos da largura total de nicho).

Sob a ótica dessa teoria, a maioria dos estudos tem investigado o papel determinístico da competição como força atuante na escolha de recursos ótimos para os indivíduos (ARAÚJO et al., 2011), sendo que o aumento da densidade de coespecíficos e diminuições da quantidade de recursos ótimos disponíveis intensificam a competição intraespecífica, o que tende a aumentar a variação interindividual no uso de recursos (SVANBÄCK & PERSSON, 2004; SVANBÄCK & BOLNICK, 2005; TINKER et al., 2008; YEAKEL et al., 2009; SVANBÄCK et al., 2011).

A competição intraespecífica tende a reduzir a disponibilidade de recursos preferenciais, conduzindo os indivíduos a expandir seus nichos com recursos menos valiosos (aumento do WIC). Se todos os indivíduos preferirem o mesmo recurso do topo do ranking, mas recorrerem a diferentes recursos secundários, em seguida, com expansão dos seus nichos

individuais eles tenderão a divergir (Figura 2a). Como resultado, a competição intraespecífica pode aumentar a especialização individual, com o aumento do BIC mais rápido do WIC (levando a menor WIC / TNW). Alternativamente, os indivíduos podem, inicialmente, preferirem recursos diferentes, mas convergirem para recursos secundários comuns à medida que a competição se intensifica (Figura 2b), reduzindo, assim, BIC e a especialização individual.

Costa- Pereira (2013) ainda relata que a diminuição da diversidade de recursos motivada por condições ecológicas (e.g. sazonalidade) pode diminuir ou acabar com a disponibilidade dos recursos ótimos, também tende a aumentar o nível de especialização individual via incremento da competição intraespecífica, de maneira que tanto a riqueza quanto a abundância de recursos podem mediar variações na força de competição intraespecífica, atuando indiretamente no nível de especialização individual de populações.

Em uma situação de variação da diversidade de recursos, ao considerar que todos os indivíduos de uma população tenham o mesmo recurso predileto Costa-Pereira (2013) demonstra em seu trabalho que caso o recurso predileto deixe de estar disponível no ambiente, os indivíduos passarão a consumir recursos secundários com mesma ordem de preferência, não havendo nenhum efeito sobre o grau de especialização individual na população (Figura 2c).

Por outro lado, se os indivíduos, apesar de terem o mesmo recurso predileto, apresentarem diferentes preferências quanto aos recursos secundários, com a ausência do recurso preferido os indivíduos passarão a consumir recursos secundários diferentes, aumentando o grau de especialização individual com a diminuição da diversidade de recursos (Figura 2d). Mas se os indivíduos variarem quanto ao recurso predileto, com a diminuição da diversidade de recursos possivelmente haverá uma diminuição no grau de especialização individual na população, independente de apresentarem ou não a mesma ordem de preferência dos recursos secundários (Figura 2e). Isso ocorre porque a diminuição na diversidade de recursos retira os recursos prediletos de parte dos indivíduos da população, de modo que esses indivíduos passam a usar recursos secundários, aumentando assim a sobreposição de nicho entre os indivíduos.

Vários estudos têm examinado outros fatores que afetam a ocorrência e a intensidade de especialização individual, além da competição intraespecífica, como o tamanho de nicho (BOLNICK et al., 2007; ARAÚJO et al., 2009; DARIMONT et al., 2009), a competição interespecífica (BOLNICK et al., 2010), predação (ARAÚJO et al., 2011) e oportunidades ecológicas (eg. diversidade de recursos, ARAÚJO et al., 2011; COSTA-PEREIRA, 2013;

LAYMAN et al., 2015). Araújo et al. (2011) dizem que as interações ecológicas podem afetar diferencialmente WIC ou BIC, levando a variações no grau de especialização individual (WIC / TNW). Mas os parâmetros ecológicos que afetam a especialização individual são específicos das espécies (CLOYED & EASON, 2016), e a direção do efeito destes parâmetros sobre fenômeno é variável (ARAÚJO et al., 2011), pois depende do padrão de classificação de preferências das espécies e da natureza de sobreposição de dieta com espécies concorrentes (por exemplo, se competem por presas preferidas ou menos valiosas).

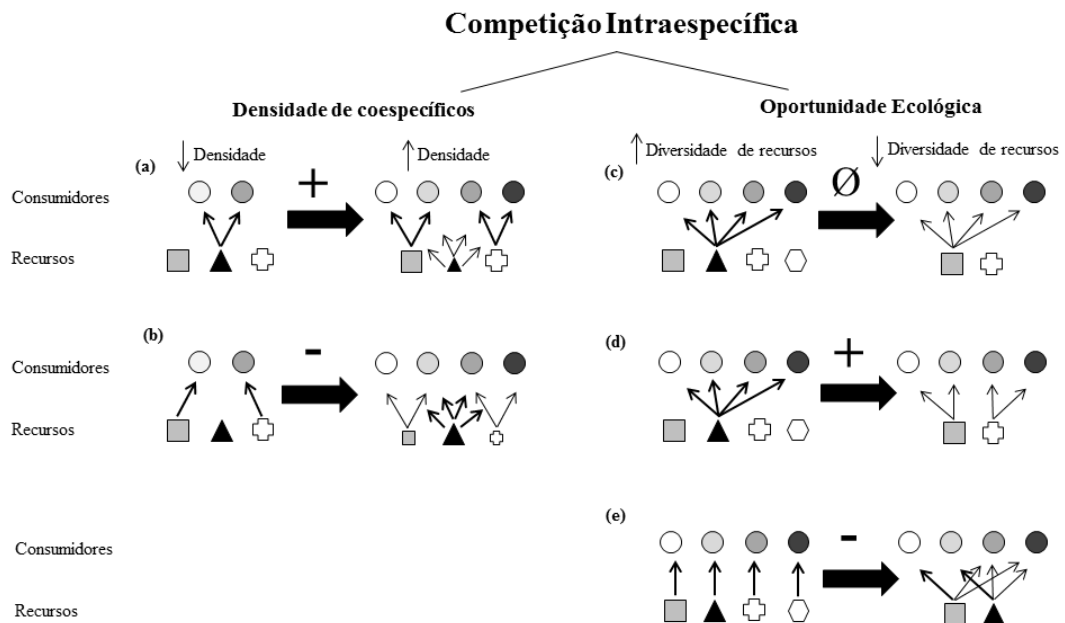


Figura 2. Ilustração de como a densidade de coespecíficos e a diversidade de recursos ótimos disponíveis intensificam a competição intraespecífica, baseada na teoria de forrageamento ótimo. Setas indicam uso de recurso pelo indivíduo consumidor (setas mais espessas indicam recurso predileto e as mais finas recursos alternativos). O sinal acima das setas horizontais indica o efeito da diminuição da diversidade de recursos sobre o grau de especialização individual da população (\emptyset = sem efeito, + = aumento, - = diminuição). (a) Consumidores com diferentes fenótipos (diferentes tons de cinza) partilham o mesmo recurso predileto, mas têm diferentes recursos alternativos. Com baixa densidade de consumidores, ambos os fenótipos consomem o recurso preferencial; em densidades mais elevadas, como o recurso preferido se torna escasso (triângulo tamanho menor) devido à maior competição intraespecífica, os consumidores adicionam recursos alternativos para suas dietas, aumentando o grau de especialização individual. (b) Consumidores com diferentes fenótipos podem ter recursos preferenciais distintas, de modo que mesmo em baixa densidade existem dietas distintas. Em densidades mais altas todos os indivíduos convergem para o mesmo recurso alternativo, reduzindo a variação dieta. (c) Todos os indivíduos consomem o mesmo

recurso alternativo quando o recurso predileto estiver ausente, não havendo variação no grau de especialização individual. (d) Todos os indivíduos têm o mesmo recurso predileto, mas variam em suas preferências quanto aos recursos secundários, aumentando o grau de especialização individual. (e) Os indivíduos variam quanto ao recurso predileto e indivíduos que tiveram seus recursos prediletos extintos, passam a utilizar os mesmos e ou diversos recursos secundários, diminuindo o grau de especialização individual. (Modificada a partir de ARAÚJO et al., 2011; COSTA-PEREIRA, 2013).

Além destes fatores citados anteriormente como causadores de variação intrapopulacional de nicho, alguns estudos relatam a influência de fatores ambientais no grau de especialização individual em populações animais. Layman et al. (2007) demonstraram um colapso de largura nicho trófico das populações de peixes *Lutjanus griseus* de estuários nas Bahamas em consequência da fragmentação destes habitats aquáticos causada por atividades humanas. O fenômeno encontrado por estes autores está relacionado com reduções significativas na diversidade de presas potenciais.

Binning & Chapman (2010) exploraram a relação entre a dieta e a morfologia de populações de *Astatoreochromis alluaudi* no sul de Uganda, através de um gradiente ambiental natural para determinar se a morfologia converge para escolha alimentar em sistemas naturais, ou se peixes com morfologias especializadas consomem dietas generalistas como previsto em estudos anteriores. Eles encontraram diferenças significativas na mandíbula faríngea e na morfologia muscular entre as populações, assim como diferenças nas dietas entre locais amostrados, no entanto a dieta não esteve correlacionada com qualquer morfologia ou variáveis ambientais, nem as variáveis ambientais estiveram correlacionadas com a variação morfológica.

Araújo et al. (2014) investigaram os efeitos da fragmentação dos ecossistemas sobre os padrões de uso de recursos para a espécie de peixe *Gambusia hubbsi* (família Poeciliidae) em zonas úmidas das Bahamas, sob perspectivas populacionais e individuais e relataram que devido a fragmentação houve uma elevada diminuição de piscívoros marinhos levando ao aumento das densidades populacionais *G. hubbsi*, o que conseqüentemente levou a baixar as taxas de crescimento médias, provavelmente como resultado da maior competição intraespecífica por alimento. Isto foi acompanhado por uma ampliação de nichos alimentares através de uma maior variação da dieta interindividual, sugerindo um efeito negativo da predação e um efeito positivo da competição intraespecífica sobre o grau de variação da dieta em populações naturais.

No entanto mais estudos são necessários para investigar a influência dos fatores ambientais sobre o grau de especialização individual, pois características ambientais podem exercer uma forte influência sobre a composição e estrutura das comunidades, e, assim, afetar a diversidade de presas disponíveis, dependendo da escala espacial, da heterogeneidade de habitats e do tamanho do nicho utilizado pelos indivíduos.

Em virtude da variação do nicho intrapopulacional ter efeitos profundos sobre as populações e as comunidades (TINKER et al., 2008; SCHINDLER et al., 2010; BOLNICK et al., 2011; WENNERSTEN & FORSMAN, 2012), e ser uma importante fonte de variação, sobre a qual a seleção natural pode atuar (SCHLUTER, 2001), torna-se evidente a importância da determinação da existência ou não de especialização trófica e performances individuais em populações da ictiofauna de riachos. Assim, no capítulo 2 investiguei se três espécies de *Astyanax* da bacia do rio Ivinhema apresentam diferenças na composição e dinâmica alimentar e qual o efeito de fatores ambientais sobre grau de especialização individual destas espécies.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARAÚJO, M. S. **Variação interindividual no uso do recurso em populações naturais: novos padrões e implicações**. 2007. 181p. Tese (Doutorado em Ecologia) - Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, São Paulo-SP, 2007.
- ARAÚJO, M. S.; BOLNICK, D. I.; MARTINELLI, L. A.; GIARETTA, A. A.; REIS, S. F. Individual-level diet variation in four species of Brazilian frogs. **Journal of Animal Ecology** v. 78, p. 848-856, 2009.
- ARAÚJO, M. S.; BOLNICK, D. I.; LAYMAN C. A. The ecological causes of individual specialisation. **Ecology letters** v. 14, p. 948-958, 2011.
- ARAÚJO, M. S.; LANGERHANS, R. B.; GIERY, S. T.; LAYMAN, C. A. Ecosystem fragmentation drives increased diet variation in an endemic livebearing fish of the Bahamas. **Ecology and evolution** v. 4, n. 16, p. 3298-3308, 2014.
- BINNING, S. A; CHAPMAN, L. J. Is intraspecific variation in diet and morphology related to environmental gradients? Exploring Liem's paradox in a cichlid fish. **Integrative Zoology** v. 5, p. 241-55, 2010.
- BOLNICK, D. I.; YANG, L. H.; FORDYCE, J. A.; DAVIS, J. M.; SVANBÄCK, R. Measuring individual-level resource specialization. **Ecology** v. 83, p. 2936-2941, 2002.

BOLNICK, D. I.; SVANBÄCK, R.; FORDYCE, J. A.; YANG, L. H.; DAVIS, J. M.; HULSEY, C. D.; FORISTER, M. L. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. **The American Naturalist** v. 161, p. 1–28, 2003.

BOLNICK, D. I.; SVANBÄCK, R.; ARAÚJO, M. S.; PERSSON, L. Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA** v. 104, p. 10075–10079, 2007.

BOLNICK, D. I.; INGRAM, T.; STUTZ, W. E.; SNOWBERG, L.; LAU, O. L.; PAULL, J. Ecological release from interspecific competition leads to decoupled changes in population and individual niche width. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences** v. 277, p. 1789–1797, 2010.

BOLNICK, D. I.; AMARASEKARE, P.; ARAÚJO, M. S.; BÜRGER, R.; LEVINE, J.; NOVAK, M.; RUDOLF, V. H. W.; SCHREIBER, S. J.; URBAN, M. C.; VASSEUR, D. A. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. **Trends in Ecology and Evolution** v. 26, p. 183–192, 2011.

CHAMBERLAIN, C. P.; WALDBAUER, J. R.; FOX-DOBBS, K.; NEWSOME, S. D.; KOCH, P. L.; SMITH, D. R.; CHURCH, M. E.; CHAMBERLAIN, S. D.; SORENSON, K. J.; RISEBROUGH, R. Pleistocene to recent dietary shifts in California condors. **Proceedings of the National Academy of Sciences on the United States of America** v. 102, p. 16707–16711, 2005.

CHASE, J. M.; LEIBOLD, M. A. **Ecological niches: linking classical and contemporary approaches**. Chicago-IL: University of Chicago Press, 2003. 212 p.

CLOYED, C. S.; EASON, P. K. Different ecological conditions support individual specialization in closely related, ecologically similar species. **Evolutionary Ecology** v. 30, n. 3, p. 379–400, 2016.

COSTA, G. C.; MESQUITA, D. O.; COLLI, G. R.; VITT, L. J. Niche expansion and the niche variation hypothesis: does the degree of individual variation increase in depauperate assemblages?. **The American Naturalist** v. 172, n. 6, p. 868–877, 2008.

COSTA-PEREIRA, R. **Dinâmica sazonal de variação fenotípica, na especialização individual e parasitária no lambari *Astyanax asuncionensis***. 2013. 96 p. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação) – Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campo Grande-MS, 2013.

DARIMONT, C. T.; PAQUET, P. C.; REIMCHEN, T. E. Landscape heterogeneity and marine subsidy generate extensive intrapopulation niche diversity in a large terrestrial vertebrate. **Journal of Animal Ecology** v. 78, p. 126–133, 2009.

ELTON, C. S. **Animal Ecology**. Nova York-NY: Macmillan Company, 1927. 200 p.

EVANGELISTA, C.; BOICHE, A.; LECERF, A.; CUCHEROUSSET, J. Ecological opportunities and intraspecific competition alter trophic niche specialization in an opportunistic stream predator. **Journal of Animal Ecology** v. 83, p. 1025-1034, 2014.

GRINNELL, J.; Swarth, H. S. An account of the birds and mammals of the San Jacinto area of southern California. **University of California Publications in Zoology** v. 10, p. 197– 406, 1913.

GRINNELL, J. An account of the mammals and birds of the lower Colorado River Valley: With especial reference to the distributional problems presented. **University of California Publications in Zoology** v. 12, p. 51–294, 1914.

GRINNELL, J. The niche-relationships of the California thrasher. **Auk** v. 34, p. 427–433, 1917.

GRINNELL, J. Geography and evolution. **Ecology** v. 5, p. 225–229, 1924.

HALAMA, K. J.; REZNICK, D. N. Adaptation, optimality, and the meaning of phenotypic variation in natural populations. In: ORZACK, S.; SOBER, E. **Adaptationism and Optimality**. Cambridge-MA, Cambridge University Press, 2001, p. 242-272.

HUTCHINSON, G. E. Concluding remarks. Cold Springs Harbor Symp. **Quantitative Biology** v. 22, p. 415–427, 1957.

LAYMAN, C. A.; QUATTROCHI, J. P.; PEYER, C. M.; ALLGEIER, J. E. Niche width collapse in a resilient top predator following ecosystem fragmentation. **Ecology letters** v. 10, n. 10, p. 937-944, 2007.

LAYMAN, C. A.; NEWSOME, S. D.; CRAWFORD, T. G. Individual-level niche specialization within populations: emerging areas of study. **Oecologia** v. 178, n. 1, p. 1 – 4, 2015.

LEIBOLD, M. A. The niche concept revisited: mechanistic models and community context. **Ecology** v. 76, p. 1371–1382, 1995.

LICHSTEIN, J. W.; DUSHOFF, J.; LEVIN, S. A.; PACALA, S. W. Intraspecific variation and species coexistence. **The American Naturalist** v. 170, p. 807-818, 2007.

LOWE-MCCONNELL, R. H. **Ecological studies in tropical fish communities**. Cambridge-CA, Cambridge University Press, 1999. 382 p.

MARTINS, E. G.; ARAÚJO, M. S.; BONATO, V.; REIS, S. F. Sex and season affect individual-level diet variation in the Neotropical marsupial *Gracilianus microtarsus* (Didelphidae). **Biotropica** v. 40, n. 1, p. 132-135, 2008.

MOUSSEAU, T. A.; SINERVO, B.; ENDLER, J. A. **Adaptive genetic variation in the wild**. New York-NY, Oxford University Press, 2000. 288 p.

MURRELL, D. J.; DIECKMANN, U.; LAW, R. On moment closures for population dynamics in continuum space. **Journal of Theoretical Biology** v. 229, p. 421-432, 2004.

NOSIL, P. 2012. **Ecological speciation**. New York-NY, Oxford University Press, 2012. 279 p.

PIRES, M. M.; GUIMARÃES JR., P. R.; ARAÚJO, M. S.; GIARETTA, A. A.; LOPES, J. C. L.; REIS, S. F. The nested assembly of individual-resource networks. **Journal of Animal Ecology** v. 80, p. 896-903, 2011.

POLIS, G. A. Age structure component of niche width and intraspecific resource partitioning: can age groups function as ecological species?. **The American Naturalist** v. 123, p. 541-564, 1984.

QUEVEDO, M.; SVANBÄCK, R.; EKLÖV, P. Intrapopulation niche partitioning in a generalist predator limits food web connectivity. **Ecology** v. 90, p. 2263-2274, 2009.

ROSENBLATT, A. E.; HEITHAUS, M. R. Does variation in movement tactics and trophic interactions among American alligators create habitat linkages?. **Journal of Animal Ecology** v. 80, p.786-798, 2011.

ROUGHGARDEN, J. Evolution of niche width. **The American Naturalist** v. 106, p. 683-718, 1972.

ROUGHGARDEN, J. Niche width, biogeographic patterns among *Anolis* lizard populations. **The American Naturalist** v. 108, p. 429-44, 1974.

SCHINDLER, D. E.; HILBORN, R.; CHASCO, B.; BOATRIGHT, C. P.; QUINN, T. P.; ROGERS, L. A.; WEBSTER, M. S. Population diversity and the portfolio effect in an exploited species. **Nature** v. 465, n. 7298, p. 609-612, 2010.

SCHLUTER, D. Ecological character displacement in adaptive radiation. **The american naturalist** v. 156, n. S4, p. S4-S16, 2000.

SCHLUTER, D.. Ecology and the origin of species. **Trends in ecology & evolution** v. 16, n. 7, p. 372-380, 2001.

SHINE, R. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. **The Quarterly Review of Biology** v. 64, n. 4, p. 419-461, 1989.

SMITH, T. B.; SKÚLASON, S. Evolutionary significance of resource polymorphisms in fishes, amphibians, and birds. **Annual Review of Ecology and Systematics** v. 27, p. 111–133, 1996.

STEPHENS, D. W.; KREBS, J. R. **Foraging theory**. Princeton-NJ, Princeton University Press, 1986. 249 p.

SVANBÄCK, R.; PERSSON, L. Individual diet specialization, niche width and population dynamics: implications for trophic polymorphisms. **Journal of Animal Ecology** v. 73, n. 5, p. 973-982, 2004.

SVANBÄCK, R.; BOLNICK, D.I. Intraspecific competition affects the strength of individual specialization: an optimal diet theory method. **Evolutionary Ecology Research** v. 7, p. 993-1012, 2005.

SVANBÄCK, R.; RYDBER, C.; LEONARDSSON, K.; ENGLUNG, G. Diet specialization in a fluctuating population of *Saduria entomon*: a consequence of resource or forager densities?. **Oikos** v. 120, p. 848-854, 2011.

TINKER, M. T.; BENTALL, G.; ESTES, J. A. Food limitation leads to behavioral diversification and dietary specialization in sea otters. **Proceedings of the National Academy of Sciences** v. 105, n. 2, p. 560-565, 2008.

VAN VALEN, L. Morphology variation and width of ecological niche. **The American Naturalist** v. 99, n. 908, p. 377-390, 1965.

WENNERSTEN, L.; FORSMAN, A. Population-level consequences of polymorphism, plasticity and randomized phenotype switching: a review of predictions. **Biological Reviews** v. 87, n.3, p. 756-767, 2012.

WERNER, E. E.; GILLIAM, J. F. The ontogenetic niche and species interactions in size-structure populations. **Annual Review of Ecology and Systematics** v.15, p. 393-425, 1984.

YEAKEL, J. D.; PATTERSON, B. D.; FOX-DOBBS, K.; OKUMURA, M. M.; CERLING, T. E.; MOORE, J. W.; KOCH, P. C.; DOMINY, N. J. Cooperation and individuality among man-eating lions. **Proceedings of the National Academy of Sciences** v. 106, p. 19040-19043, 2009.

CAPÍTULO 2

USO DE RECURSOS ALIMENTARES E ESPECIALIZAÇÃO INDIVIDUAL DE NICHOS TRÓFICOS POR PEIXES DE RIACHOS EM FUNÇÃO DE GRADIENTE AMBIENTAL

Resumo: Durante o ciclo de vida, muitos peixes experimentam alterações na sua alimentação, principalmente associadas à sua biologia e/ou a fatores ambientais. A teoria de nicho como originalmente concebida baseia-se no pressuposto de equivalência ecológica dos indivíduos de uma espécie ou população. Entretanto, é sabido que os indivíduos de uma população podem variar no uso de recursos e que essa variação pode ter importantes implicações ecológicas e evolutivas. Desta forma, neste trabalho investigamos se existem diferenças na composição e dinâmica alimentar de três espécies de *Astyanax* da bacia do rio Ivinhema, bem como os efeitos de fatores ambientais sobre o grau de especialização individual destas espécies. Os exemplares foram amostrados entre 2008 e 2015, sendo que de cada local foram obtidas as variáveis físico-químicas da água e para caracterizar a cobertura vegetal desses trechos foi utilizado o Índice de Vegetação por Diferença Normalizada (NDVI). Os conteúdos estomacais foram analisados por meio do método de pontos e do índice alimentar e com os dados de composição alimentar calculou-se o nível de especialização individual na dieta através da adaptação do Índice de Similaridade Proporcional (PSi) de Schoener e a amplitude de nicho total na população (TNW). A importância dos fatores ambientais sobre o grau de especialização individual foi quantificada por uma análise de árvore de regressão *boosted* (BRT). As espécies analisadas apresentaram flexibilidade na dieta, com um hábito alimentar onívoro, padrões distintos de composição e preferência alimentar e evidência significativa de especialização individual no uso de recursos alimentares. As variáveis que influenciam no aumento da especialização individual destas espécies, encontram-se intimamente relacionadas com as variáveis favoráveis às suas distribuições espaciais e ao aumento da heterogeneidade e degradação ambiental. Sugerimos então, que os indivíduos das espécies analisadas tornam-se mais especializados devido ao incremento de competição intraespecífica, em decorrência do aumento da densidade de coespecíficos em ambientes que apresentam conjuntos de características ótimas ao aumento da probabilidade de ocorrência dessas espécies; e da redução da abundância e da diversidade de recursos em detrimento da degradação ambiental. E ainda, devido ao aumento da heterogeneidade ambiental, que

permite os indivíduos consumirem diferentes itens entre si, por ocuparem porções distintas no corpo hídrico.

Palavras-chave: Especialização individual, fatores ambientais, flexibilidade alimentar, índice de vegetação (NDVI) e distribuição de espécies.

Abstract: During the life cycle, many fishes experience changes in their diet, mainly associated with their ontogeny and/or environmental factors. The niche theory as originally conceived is based on ecological presupposition of equivalence among individuals of a species or population. However, it is known that the individuals in a population can vary in the use of resources and that this variation important may have implications ecological and evolutionary. Thus, this study investigated whether there are differences in the feed composition and dynamics of three species of *Astyanax* of Ivinhema river basin, and the effects of environmental factors on the degree of individual specialization of these species. The specimens were sampled from 2008 to 2015, and in each site was obtained physicochemical parameters and to characterize the vegetation cover of these sites was utilized the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI). Stomach contents were analyzed by points method and by feed index and with food composition data it was calculated the level of individual specialization in the diet by means of adapting the Proportional Similarity Index (PSI) of Schoener and the Total Niche Width (TNW) of population. The importance of environmental factors on the degree of individual specialization was quantified by an analysis of Boosted regression tree (BRT). The species analyzed showed flexibility in diet, with omnivorous eating habits, different patterns of composition and food preference as to the origin of the resources consumed and significant evidence of individual specialization in the use of feed resources. The variables influencing increased the individual specialization of these species, are closely related with the variables favorable to their spatial distribution and increased heterogeneity and environmental degradation. We suggest then, that the individuals of the species analyzed become more specialized due to the increase of intraspecific competition, due to the increase of conspecific density in environments in environments presenting sets of great features to increase the probability of occurrence of these species; and reduce the abundance and diversity of resources in expense of environmental degradation. Also, because of increased environmental heterogeneity that allows individuals to consume items different from each other, occupy different portions of the water body.

Key-words: Specialization individual, environmental factors, feeding flexibility, vegetation index (NDVI) and species distribution.

INTRODUÇÃO

Ambientes que estejam sujeitos a mudanças hidrológicas abruptas, tais como riachos (JOHNSON & ARUNACHALAM 2012), desafiam a sobrevivência das espécies que os habitam. Desta forma, alterações na qualidade da água ou nas condições do ambiente aquático, causadas tanto por fenômenos naturais quanto por atividades antrópicas (FERREIRA et al., 2012a) podem afetar diretamente a disponibilidade de recursos alimentares (BONATO et al., 2012) e indiretamente outros componentes da cadeia trófica (ESTEVES & ARANHA, 1999).

A retirada da mata ciliar em riachos, por exemplo, pode impactar negativamente a biota aquática devido à degradação do habitat, que ao causar modificações na disponibilidade de presas (eg. macroinvertebrados aquáticos, vegetais e invertebrados terrestres) para os peixes (LORION & KENNEDY, 2009; CASATTI, 2010) pode levar à mudanças nas redes tróficas e à simplificação das cadeias alimentares (BOJSEN, 2005; CASATTI et al., 2009; LORION & KENNEDY, 2009). Essas mudanças quantitativas e qualitativas na oferta de recursos também ocorrem em resposta à variações espaço temporais, uma vez que locais e períodos diferentes apresentam condições abióticas distintas (ABELHA et al., 2001), relacionadas, principalmente, ao período de chuvas (ESTEVES & ARANHA, 1999) e às mudanças estruturais ao longo do gradiente longitudinal.

E como em riachos neotropicais, a diversidade de alimentos é elevada e altamente variável, existe uma predominância de espécies de peixes generalistas e oportunistas (ABELHA et al., 2001), que geralmente apresentam ampla adaptabilidade trófica, mudando sua dieta em resposta às oscilações na disponibilidade de recursos alimentares, para satisfazer as suas necessidades nutricionais (EVANGELISTA et al., 2014). Esta plasticidade alimentar reflete em modificações nos padrões tróficos populacionais, podendo levar à especialização do nicho dos indivíduos, devido a performances individuais no uso de recursos, que ocorrem em algumas populações generalistas, que na verdade são formadas por indivíduos especialistas (BOLNICK et al., 2003). Sendo os nichos dos indivíduos subconjuntos do nicho populacional, por razões não imputáveis ao seu sexo, idade, ou características morfológicas discretas (ROUGHGARDEN, 1972; BOLNICK et al., 2003).

Esta especialização individual de nicho trófico é um fenômeno que ocorre em muitas populações de uma ampla gama de táxons (BOLNICK et al., 2003; ARAÚJO et al., 2011), seus mecanismos de condução são demonstrados, principalmente, a partir de interações bióticas como a competição intra- e interespecífica e predação (SVANBÄCK & PERSSON, 2004; EKLÖV & SVANBÄCK, 2006; BOLNICK et al., 2010). No entanto, o grau de especialização individual também depende da diversidade e / ou disponibilidade de recursos alimentares (EVANGELISTA et al. 2014). Logo a diversidade de recursos que emerge de variações ambientais (ARAÚJO et al., 2011) pode modificar fortemente a ocorrência e/ou intensidade de especialização individual trófica (LAYMAN et al., 2007; QUEVEDO et al., 2009; ARAÚJO et al., 2011; EVANGELISTA et al., 2014), assim como o aumento de competição inter e intraespecífica e predação (ARAÚJO et al., 2014).

Os parâmetros ecológicos que afetam a especialização individual são específicos das espécies (CLOYED & EASON, 2016), e a direção do efeito destes parâmetros sobre este fenômeno é variável (ARAÚJO et al., 2011), pois depende do padrão de classificação de preferências das espécies e da natureza de sobreposição de dieta com espécies concorrentes (por exemplo, se competem por presas preferidas ou menos valiosas). Assim, é necessária a realização de mais estudos que investiguem a influência dos fatores ambientais sobre o grau de especialização individual, uma vez que características ambientais podem exercer uma forte influência sobre as interações bióticas e afetar a diversidade de presas disponíveis, dependendo da escala espacial, da heterogeneidade de habitats e do tamanho do nicho utilizado pelos indivíduos.

Os lambaris do gênero *Astyanax* são componentes importantes das comunidades de rios e riachos (ORSI et al., 2004; MEHANNA & PENHA, 2011), por apresentarem hábito alimentar onívoro, muitas vezes com caráter oportunista (ESTEVEVES, 1996; VILELLA et al., 2002), ocupando os mais diversos habitats nas bacias hidrográficas brasileiras, com mais de 100 espécies descritas (GARUTTI & BRITSKI, 2000; REIS et al., 2003) e apresentando grande capacidade de adaptação nestes sistemas ecológicos. São de grande importância na cadeia alimentar destes ecossistemas, pois tanto podem ser consumidores primários (alimentando-se de plantas e fitoplâncton), secundários ou terciários (ingerido zooplâncton, insetos e peixes), quanto podem servir de alimento para espécies de peixes de grande porte, mamíferos, répteis e aves piscívoras, além de serem elos para as espécies de metazoários parasitos alcançarem os seus hospedeiros definitivos (GARUTI & FIGUEIREDO-GARUTI, 1992; CASATTI et al., 2003; LIZAMA, 2003).

Desta forma, devido à ampla distribuição e abundância destas espécies de peixes do gênero *Astyanax* na bacia do rio Ivinhema, alto rio Paraná, a qual está localizada em uma região agroindustrial, propensa a sofrer impactos ambientais (OLIVEIRA et al., 2000; SIMÕES-ROCHA, 2013) em decorrência do desequilíbrio ambiental gerado por atividades antrópicas nessa região, investigamos a dieta de três espécies de *Astyanax* nesta bacia, trabalhando com a hipótese de que as variáveis ambientais ao longo do gradiente ambiental desta bacia influenciam na disponibilidade recursos alimentares dos riachos, devendo determinar a composição da dieta e o nível de especialização individual no uso dos recursos alimentares por essas espécies de lambaris. Com isso, investigamos se estas espécies congêneres apresentam: 1) dinâmica diferenciada na utilização de recursos alimentares; 2) especialização individual de nicho trófico significativa; 3) e, qual o efeito de fatores ambientais sobre o grau de especialização individual de nicho trófico dessas espécies.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo

O presente estudo foi desenvolvido na bacia do rio Ivinhema (Figura 1), alto rio Paraná, localizada na porção centro-sul do Estado de Mato Grosso do Sul, entre as latitudes de 21° e 23° S e as longitudes de 52°30' e 56° W (MATO GROSSO DO SUL, 1990), a qual é considerada a segunda maior bacia hidrográfica do Estado, com uma área de drenagem de 44.966,66 km², que abrange 25 municípios e cerca de 26% da população do Estado (MATO GROSSO DO SUL, 2006).

O rio Ivinhema percorre no sentido noroeste-sudeste, ao longo da região sudeste do Estado do Mato Grosso do Sul e tem como principais formadores os rios Vacaria e Brilhante que nascem na vertente oriental da Serra de Maracajú, a 550m de altitude (FORTES, 2005) e o rio Dourados que nasce no município de Antônio João, a 710 m de altitude.

Coleta de dados

As amostragens foram realizadas em 122 trechos de riachos, entre junho de 2008 e junho de 2015, em períodos de chuva (outubro a março) e seca (abril a setembro), com o auxílio de redes de arrasto (1,5 x 5 m), peneiras (0,8 x 1,2 m) com malha de aproximadamente 2 mm, redes de espera com diferentes malhas e pesca elétrica. No campo, os peixes foram anestesiados com óleo de cravo, o qual possui elevado teor de eugenol, posteriormente fixados em formalina a 10% e preservados em álcool etílico 70%. Em laboratório antes que os espécimes fossem dissecados foram obtidos dados biométricos, como

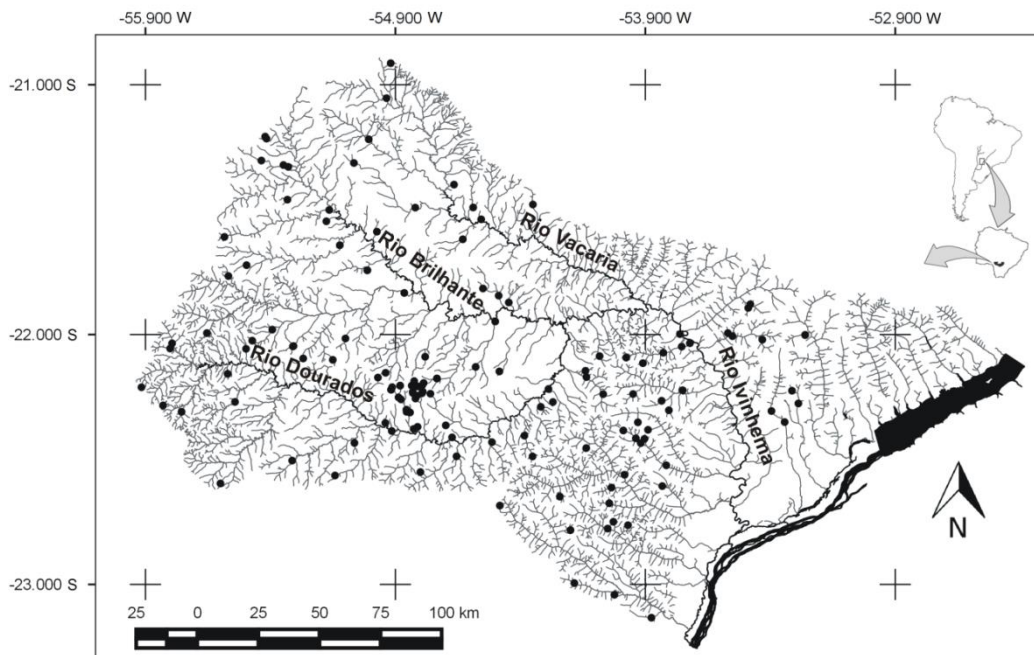


Figura 1. Locais de amostragem de espécies do gênero *Astyanax*, na bacia do rio Ivinhema, alto rio Paraná, entre 2008 e 2015.

comprimento padrão (CP) e peso total e posteriormente a dissecação identificou-se o sexo e obteve-se o peso do estômago de cada indivíduo. Em cada trecho de riacho foram obtidas as coordenadas geográficas, altitude e variáveis físico-químicas (oxigênio dissolvido, temperatura da água, condutividade elétrica da água, velocidade da correnteza, profundidade e largura média do riacho).

Com objetivo de caracterizar a cobertura vegetal desses trechos adquirimos imagens orbitais digitais gratuitas e georreferenciadas dos satélites Landsat 5 TM e Landsat 8 OLI por meio do Serviço de Levantamento Geológico Americano (USGS) <http://earthexplorer.usgs.gov//> - referentes aos pontos 224 e 225 e para ambos, as órbitas 75 e 76, com resolução espacial de 30 metros para as datas correspondentes ao período em que cada trecho de riacho foi amostrado, e calculamos o NDVI - Índice de Vegetação por Diferença Normalizada- (ROUSE et al., 1974) em um raio de 2 Km entorno dos mesmos, utilizando uma ferramenta de Sistema de Informações Geográficas – SIG, por meio do software livre *QuantumGIS* Brighton 2.6.1 (QGIS DEVELOPMENT TEAM, 2014). Este método determina o vigor da vegetação, pela razão entre a diferença e a soma do pico de refletância no infravermelho próximo (NIR) e a feição de absorção de luz na região do vermelho (R) utilizada na fotossíntese, permitindo identificar e diferenciar áreas com algum

tipo de vegetação e áreas sem cobertura vegetal. A fórmula para o cálculo do NDVI de acordo com Jensen (2009) é a seguinte:

$$NDVI = (NIR-R)/(NIR+R),$$

onde *NIR* (pico de refletância no infravermelho próximo) e *R* (feição de absorção de luz na região do vermelho) correspondem, respectivamente, às bandas 4 e 3 do Landsat 5 TM e às bandas 5 e 4 do Landsat 8.

Como registraram Melo et al. (2011), os valores de NDVI oscilam de -1 a +1. Quanto mais próximo de 1, maior a densidade da cobertura vegetal, ou seja, ela apresenta-se em seu estágio denso, úmido e bem desenvolvida. A água tem refletância no intervalo de comprimento de onda 0,63 – 0,69 µm maior do que no intervalo 0,76 – 0,90 µm, portanto, apresenta valores negativos, próximos a -1, no NDVI. As nuvens refletem de forma semelhante nos dois intervalos, portanto, espera-se que o valor do pixel seja bem próximo de zero. O solo exposto, ou com vegetação rala e esparsa, apresenta valores positivos, mas não muito elevados.

Análise do conteúdo estomacal

A composição da dieta das espécies estudadas foi determinada de acordo com o método de pontos utilizado por Lima-Junior e Goitein (2001), o qual utiliza como referência a Massa Padrão que equivale a quatro pontos, correspondendo à média aritmética das massas dos conteúdos estomacais de uma espécie, calculada com uma amostragem prévia e utilizada como um valor constante para todas as amostras da espécie em questão. Posteriormente, por meio de inspeção visual, os pontos totais atribuídos são divididos entre os itens alimentares de acordo com o volume relativo que estes ocupam no conteúdo estomacal.

Análise de dados

Devido a variabilidade das características ambientais ao longo da bacia do rio Ivinhema, alto rio Paraná, os trechos de riachos amostrados foram divididos em 3 sub-bacias: rio Brillhante, rio Dourados e rio Ivinhema (Tabela 1), sendo esta última composta pelos rios Vacaria e Ivinhema. E para verificar se estas sub-bacias diferem entre si, as variáveis ambientais foram logaritmizadas e posteriormente foi realizada a análise multivariada de variância (MANOVA) com um teste *a posteriori* de t^2 de Hotelling no software R (R CORE TEAM, 2015).

Tabela 1. Valores médios e erro padrão das variáveis ambientais dos riachos amostrados nas sub-bacias dos rios Brilhante, Dourados e Ivinhema da bacia do rio Ivinhema, alto rio Paraná. NDVI = Índice de Vegetação por Diferença Normalizada.

	Sub-bacia rio Brilhante	Sub-bacia rio Dourados	Sub-bacia rio Ivinhema
Altitude (m)	400,63 ± 13,3	420,83 ± 11,6	309,71 ± 12,29
Largura do riacho (m)	3,75 ± 0,46	3,23 ± 0,4	3,54 ± 0,42
Profundidade do riacho (m)	0,70 ± 0,08	0,57 ± 0,07	0,63 ± 0,07
Velocidade da correnteza (m/s²)	0,65 ± 0,06	0,63 ± 0,05	0,62 ± 0,05
Oxigênio dissolvido (mg/L)	6,84 ± 0,22	6,62 ± 0,19	6,58 ± 0,2
Temperatura da água (°C)	23,25 ± 0,5	24,12 ± 0,43	23,57 ± 0,45
Condutividade elétrica da água (µS/cm)	75,1 ± 12,3	100,15 ± 10,73	43,85 ± 11,4
NDVI	0,27 ± 0,01	0,25 ± 0,01	0,25 ± 0,01

De acordo com o modo de obtenção do recurso na coluna d'água, origem (alóctone ou autóctone), tipo (animal ou vegetal) e potencial de bioindicação, os itens das três espécies foram categorizados em 11 categorias alimentares (Tabela 2).

Tabela 2. Itens alimentares consumidos pelas espécies *Astyanax lacustris*, *Astyanax fasciatus* e *Astyanax paranae* na bacia do rio Ivinhema, alto rio Paraná e suas respectivas classificações em categorias alimentares. X = presença do item alimentar na dieta das espécies. * Categoria com potencial de bioindicação. ** Ordem de artrópodes pertencentes à classe Entognatha que foi agrupado com insetos alóctones, devido às semelhanças de modo de vida e pela maneira que é obtido por espécies de peixes.

Item alimentar	<i>A. lacustris</i>	<i>A. fasciatus</i>	<i>A. paranae</i>	Categoria alimentar
Algas (<i>Spirogyra</i> sp., <i>Batrachospermum</i> sp., Rodophyceae)	X	X	X	Algas
<i>Nitella</i> sp.		X		
Fragmentos de macrófitas aquáticas	X	X	X	Macrófitas aquáticas
Sementes		X		
Sementes de Poaceae	X			Vegetais terrestres
Fragmentos de vegetais terrestres (fragmentos de folhas e galhos)	X	X	X	

Aracnidae	X	X		Aracnídeos
Coleoptera	X	X	X	
Diptera	X	X	X	
Hymenoptera (Formicidae e Vespidae)	X	X	X	Insetos terrestres
Simulidae			X	
Fragmentos de insetos terrestres	X	X	X	
Collembola**			X	
Hemiptera	X	X	X	Insetos aquáticos
Larva de Culicidae	X			
Larva de Simulidae	X	X	X	
Pupa de Simulidae			X	
Larva de Chironomidae	X	X	X	
Pupa de Chironomidae		X		Larvas de Diptera*
Larva de Diptera			X	
Larva de Ceratopogonidae		X		
Larva de Tipulidae		X		
Larva de Empedidae		X	X	
Larva de Trichoptera (Hydroptilidae e Hydropsychidae)	X	X	X	EPT*
Larva de Ephemeroptera		X	X	
Larva de Odonata	X	X	X	
Larva de inseto		X	X	Outros macroinvertebra dos bentônicos
Larva de Lepidoptera	X	X		
Larva de Coleoptera		X	X	
Oligochaeta		X		
Nematoda	X	X	X	
Escamas	X	X	X	Peixes
Ovócitos	X		X	
Alevinos	X			
Tecameba			X	Protozoários
Cladóceras			X	
Copépoda			X	Zooplâncton
Ostracoda			X	
Sedimento (Substrato e sílica)	X	X	X	Sedimento
Total de itens	21	27	28	

Para cada uma das categorias alimentares por espécie foi mensurado a Frequência de Ocorrência, segundo a fórmula de Hyslop (1980):

$$F_i = 100 \left(\frac{n_i}{n} \right),$$

(F_i : Frequência de Ocorrência da categoria alimentar i na dieta dos indivíduos da amostra; n_i : número de estômagos da amostra contendo a categoria i ; n : número total de estômagos com conteúdo na amostra).

Para calcular a abundância relativa de cada categoria na dieta das espécies analisadas o somatório de pontos recebidos para cada categoria alimentar foi dividido pelo número total de estômagos com conteúdo na amostra, fornecendo assim a média dos valores atribuídos para cada categoria. Posteriormente, essa média foi empregada no cálculo do Índice de Análise Volumétrica, feito a partir da seguinte fórmula (LIMA-JUNIOR & GOITEIN, 2001):

$$V_i = 25M_i ,$$

(V_i : Índice de Análise Volumétrica da categoria alimentar i na dieta dos indivíduos da amostra; 25: constante de multiplicação para obtenção de um resultado percentual; M_i : média dos valores atribuídos para a categoria alimentar i na amostra).

Para determinar a importância relativa das categorias alimentares na dieta das espécies analisadas foi calculado o Índice Alimentar das mesmas, da seguinte forma (adaptado de KAWAKAMI & VAZZOLER, 1980):

$$IA_i = 100 \left(\frac{F_i * V_i}{\sum_{i=1}^n (F_i * V_i)} \right) ,$$

(IA_i : Índice Alimentar da categoria alimentar i na dieta dos indivíduos da amostra; F_i : Frequência de Ocorrência da categoria alimentar i na amostra; V_i : Índice de Análise Volumétrica da categoria alimentar i na amostra).

Para a análise ontogenética, os peixes foram agrupados arbitrariamente em classes de comprimento padrão (CLCP) de acordo com a variação de tamanho a cada 10 mm. Para avaliar se existem diferenças na composição alimentar entre machos e fêmeas, entre os períodos seco e chuvoso, entre as sub-bacias e entre as classes de comprimento padrão, foi realizada a análise multivariada não paramétrica de variância permutacional (PERMANOVA – ANDERSON, 2001; 2005) para cada espécie. O mesmo procedimento foi utilizado para testar a existência de diferença significativa na composição da dieta entre as três espécies de *Astyanax*. No presente estudo estes procedimentos foram realizados utilizando o índice de dissimilaridade de bray-curtis por meio do pacote “vegan”, no software R (R CORE TEAM, 2015) e a significância das variáveis (r^2) foi verificada por meio de um processo de randomização (999 permutações) com a função “adonis”.

Para estimar a sobreposição alimentar foi utilizada uma análise de agrupamento com o Índice Alimentar calculado para as categorias alimentares entre as espécies com o índice de dissimilaridade de Morisita-Horn e o método de ligação pelas médias não ponderadas (UPGMA), por meio do pacote “vegan” no software R (R CORE TEAM, 2015).

Uma vez que as espécies apresentaram diferença na composição alimentar entre sub-bacias, períodos e classes de comprimento padrão (ver em resultados Tabela 2), para avaliar se estas apresentam especialização individual significativa, os dados das espécies foram separados em subconjuntos de indivíduos de forma que todos teriam as mesmas condições de acesso ao recurso (que foram coletados na mesma sub-bacia e no mesmo período) e teriam a mesma capacidade de utilização do recurso (mesma classe de comprimento padrão), utilizando somente as amostras com mais de 3 indivíduos.

Desta forma, para cada um desses grupos criados (mesma sub-bacia, mesmo período e mesma classe de comprimento padrão) de cada espécie, foi calculado o Índice de Similaridade Proporcional (PS_i – SCHOENER, 1968; BOLNICK et al., 2002) com os dados de abundância relativa dos itens alimentares encontrados nos conteúdos estomacais:

$$PS_i = \sum_j \min(p_{ij}, p_{qj}),$$

(PS_i : Índice de Similaridade Proporcional da categoria alimentar i na dieta de cada indivíduo da amostra; p_{ij} : proporção do recurso j no nicho do indivíduo i ; p_{qj} : proporção do recurso j no nicho da população q).

Este índice mede a sobreposição de uso de recursos entre o indivíduo i e a população q , variando de zero, quando não há sobreposição de nicho entre os indivíduos, até um, quando há total sobreposição. A média dos valores calculados de PS_i de todos os indivíduos da população representa o nível médio de sobreposição de nicho entre indivíduos e a população como um todo. Esse valor é conhecido como índice IS (Prevalência de Especialização Individual na População) e é a principal métrica utilizada para quantificar o nível de especialização individual em populações (BOLNICK et al., 2002):

$$IS = \frac{\sum_i PS_i}{N},$$

(IS : Prevalência de Especialização Individual na População; PS_i : Índice de Similaridade Proporcional da categoria alimentar i na dieta de cada indivíduo da amostra; N : número total de indivíduos da amostra).

Os valores de *IS* próximos a zero indicam alta especialização individual na população, e valores tendendo a um indicam equivalência de nicho interindividual, mas uma alternativa mais intuitiva é utilizar o índice $V = 1 - IS$ (BOLNICK et al., 2007). O índice *V* varia de zero a um, e valores elevados indicam alta especialização individual na população. O nível de significância dos valores observados dos índices de sobreposição entre os indivíduos, foi obtido por meio de um procedimento não paramétrico de Monte Carlo com 999 reamostragens para gerar matrizes nulas de dieta com base na dieta observada da população (BOLNICK et al., 2002).

Em virtude deste índice de especialização individual ter sido calculado por grupos de indivíduos pertencentes a mesma sub-bacia, mesmo período pluviométrico e mesma classe de comprimento padrão e alguns destes não terem sido significativos, testamos se os valores obtidos deste índice tradicional de especialização individual diferiam do valor zero (indicativo de sobreposição total dos nichos individuais com o nicho da população), por meio de testes não paramétricos de Wilcoxon para uma amostra realizados no software R (R CORE TEAM, 2015), possibilitando testar a significância da especialização encontrada para cada espécie de *Astyanax*.

O cálculo da amplitude de nicho foi realizado por meio das métricas de nicho de Roughgarden (1972), sendo a amplitude total de nicho de uma população (*TNW* - Total Niche Width) correspondente à soma do componente intra-individual (*WIC* - Within Individual Component) e do componente entre-indivíduos (*BIC* - Between Individual Component) da amplitude de nicho. O componente intra-individual representa a média da amplitude dos nichos individuais e o componente entre indivíduos é a variância entre os nichos individuais, sendo assim:

$$TNW = WIC + BIC$$

$$TNW = Var(x_{ij})$$

$$WIC = \sum [Var(x_j/i)]$$

$$BIC = Var[\sum(x_j/i)],$$

onde, cada elemento x_{ij} é a abundância relativa da categoria *j* na dieta do indivíduo *i*.

Analisamos se as espécies de *Astyanax* diferem entre si quanto ao grau de especialização individual (*V*), variação interindividual de nicho (*WIC/TNW*) e amplitude total de nicho populacional (*TNW*) por meio de testes de Kruskal-Wallis no software R (R CORE TEAM, 2015).

Com o objetivo de testar a existência de diferença sobre o grau de especialização individual (V) quanto à variação temporal (período seco e chuvoso), espacial (sub-bacias) e ontogenética (classes de comprimento padrão) de cada espécie, realizamos ANOVAs fatoriais com permutações dos resíduos (em virtude da não normalidade dos dados) com teste *a posteriori* de Tukey no software R (R CORE TEAM, 2015).

A quantificação da importância dos fatores ambientais sobre o grau de especialização individual de nicho foi obtida por meio de análises de Árvores de Regressão *Boosted* (BRTs – *Boosted Regression Trees*). Este método fornece informação sobre a influência relativa de cada variável na variância explicada pelo modelo por meio de gráficos que mostram o efeito de cada variável após uma média sem a influência de todas as outras variáveis (ELITH et al., 2008). E recebe esse nome a partir dos dois algoritmos em que se baseia: árvores de regressão e reforço e têm suas origens na aprendizagem de máquina, podendo ser consideradas uma forma avançada de regressão (FRIEDMAN et al., 2000; ELITH & LEATHWICK, 2016) e em contraste com os métodos de regressão padrão que produzem um único modelo preditivo, encaixa vários modelos simples e combina-os para melhor previsão.

Estas análises foram executadas separadamente para cada espécie, utilizando o valor de especialização dos indivíduos ($1 - PSi$) como variável resposta e os fatores ambientais como variáveis explanatórias. Estas análises foram realizadas no software R (R CORE TEAM, 2015) por meio dos pacotes *gbm* e *dismo*. Após serem identificadas as configurações ideais conforme informações fornecidas por Elith et al. (2008) e Elith & Leathwick (2016) para a construção dos modelos por meio do método de validação cruzada, foram obtidos modelos com complexidade da árvore de 3 para *A. lacustris* e 2 para *A. fasciatus* e *A. paranae*, com taxas de aprendizagem de 0,001 e *bag fraction*: 0,5. Para a discussão dos resultados aplicamos um corte nas variáveis que apresentaram contribuição relativa abaixo de 10 % na variância explicada pelo modelo.

RESULTADOS

Foram analisados os conteúdos estomacais de 647 espécimes de *A. lacustris* (CP 21,8-110 mm), 262 de *A. fasciatus* (CP 22,4-93,7 mm), e 156 de *A. paranae* (CP 13,3-61,7 mm), sendo que na sub-bacia do rio Brillhante foram amostrados 142 de *A. lacustris*, 96 de *A. fasciatus* e 7 de *A. paranae*, na sub-bacia do rio Dourados 243 de *A. lacustris*, 145 de *A. fasciatus* e 58 de *A. paranae* e na sub-bacia do rio Ivinhema 262, 21 e 91, respectivamente.

É possível observar uma segregação espacial entre as espécies de lambaris da bacia do rio Ivinhema, porém em poucos casos espécies do mesmo gênero apresentaram-se no mesmo

trecho de riacho, sendo que *A. lacustris* e *A. fasciatus* ocorreram simultaneamente em 14,7% dos trechos de riachos amostrados, enquanto que *A. paranae* co-ocorreu 4,4 % com ambas as espécies citadas anteriormente, no entanto não houve coexistência das três espécies em nenhum local.

As sub-bacias diferem quanto as variáveis ambientais (Pillai's trace = 0,481; $p < 0,001$), sendo que a altitude ($F = 28,736$; $p < 0,001$) e a condutividade elétrica da água ($F = 9,033$; $p < 0,001$) são as variáveis (Figura 2) que predizem essa distinção. Os trechos de riachos da sub-bacia do rio Dourados, em sua maioria estão localizados na parte superior da bacia, com altitude média de 421 m e apresentam maiores valores de condutividade elétrica da água, com uma média de 100 $\mu\text{S}/\text{cm}$, mas não diferem significativamente ($F = 0,511$; $p = 0,844$) dos trechos de riachos da sub-bacia do rio Brilhante que apresentam altitude média de 401 m e condutividade elétrica da água média de 75,1 $\mu\text{S}/\text{cm}$.

No entanto os trechos de riachos da sub-bacia rio Ivinhema que se encontram na parte mais baixa da bacia com altitude média de 310 m e condutividade elétrica da água média de 43,8 $\mu\text{S}/\text{cm}$, diferem significativamente dos das sub-bacias do rio Dourados ($F = 9,587$; $p < 0,001$) e do rio Brilhante ($F = 8,159$; $p < 0,001$).

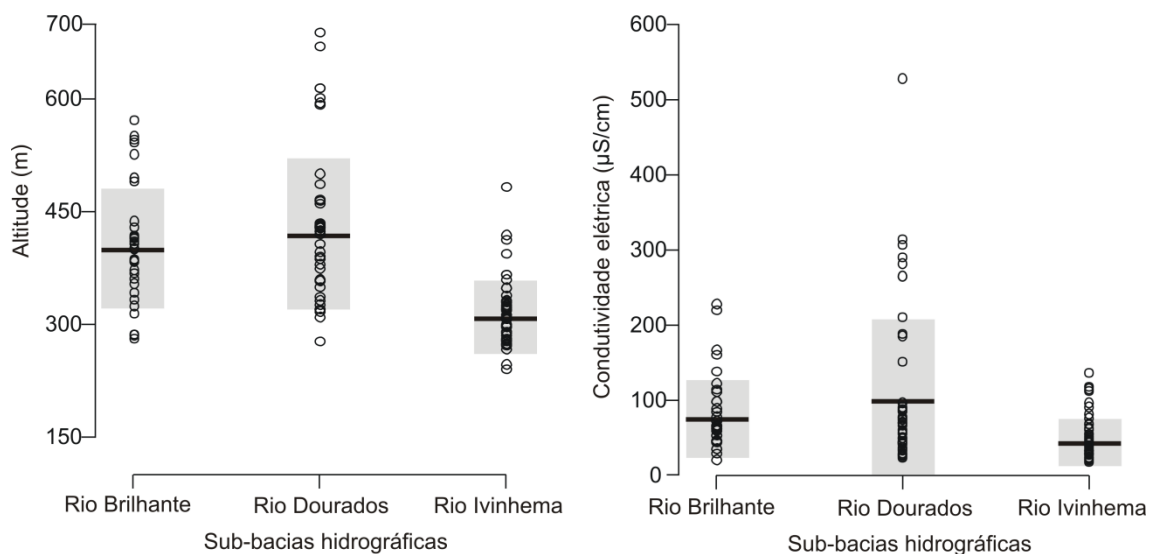


Figura 2. Valores médios (traços em negrito) e desvios padrões (barras em cinza) da altitude (à esquerda) e da condutividade elétrica da água (à direita) para as sub-bacias do rio Brilhante, rio Dourados e rio Ivinhema, alto rio Paraná, Mato Grosso do Sul.

As três espécies de lambarias analisadas apresentam diferença significativa em suas respectivas composições alimentares entre as classes de comprimento padrão (Tabela 3), em contrapartida a composição alimentar não diferiu entre machos e fêmeas em nenhuma das

espécies. Somente as espécies *A. fasciatus* e *A. paranae* apresentaram desigualdades em suas composições alimentares entre o período seco e chuvoso, enquanto apenas *A. lacustris* e *A. paranae* possuem diferentes composições alimentares entre as sub-bacias.

Tabela 3. Resultado das análises multivariadas não paramétricas de variâncias permutacionais, comparando a composição alimentar entre machos e fêmeas, entre os períodos seco e chuvoso, entre as sub-bacias e entre as classes de comprimento padrão (CLCP) para três espécies *Astyanax* da bacia do rio Ivinhema, alto rio Paraná, Mato Grosso do Sul.

	<i>A. lacustris</i>	<i>A. fasciatus</i>	<i>A. paranae</i>
CLCP	F=2,592; p=0,001	F=1,652; p=0,023	F=2,461; p=0,001
Períodos	F=0,159; p=0,940	F=7,240; p=0,001	F=4,858; p=0,001
Sexo	F=0,778; p=0,551	F=0,730; p=0,583	F=1,695; p=0,122
Sub-bacias	F=4,210; p=0,003	F=1,654; p=0,136	F=11,337; p=0,001

As espécies analisadas apresentaram um hábito alimentar onívoro em decorrência da flexibilidade em consumir diversos recursos alimentares. No entanto *A. fasciatus* e *A. paranae* apresentaram tendência a insetivoria, enquanto que *A. lacustris* apresentou tendência a herbívoros.

De maneira que a composição da dieta das três espécies de lambaris estudadas diferiu significativamente (F=78,7; p=0,001) entre si e ao considerarmos as categorias alimentares foi possível observar um padrão distinto de preferência entre as três espécies quanto à origem dos itens alimentares consumidos, assim como o tipo destes itens (Tabela 4; Figura 3).

Vegetais terrestres (47,8 % sementes da família Poaceae) foi a categoria alimentar mais importante para *A. lacustris*, seguida de insetos terrestres (66,33% de Coleoptera e 22,47% de Formicidae). Enquanto insetos terrestres foi mais importante na dieta de *A. fasciatus* e *A. paranae* (55,51% e 48,85% de Formicidae, respectivamente). A categoria algas foi a segunda mais importante para *A. paranae*, de forma que esta espécie mostrou consumir itens autóctones e alóctones do tipo vegetal e animal com importâncias similares, demonstrando flexibilidade na busca de recursos alimentares.

A análise de agrupamento apresentou coeficiente de correlação cofenética igual a 0,93, mostrando que as espécies *A. fasciatus* e *A. paranae* apresentam maior grau de sobreposição alimentar (0,60), mostrando assim maior similaridade entre si na intensidade da tomada de recursos alimentares, do que se comparadas com a espécie *A. lacustris* (0,49).

Tabela 4. Índice Alimentar (IA) das categorias alimentares consumidas por três espécies de *Astyanax* da bacia do rio Ivinhema, alto rio Paraná, Mato Grosso do Sul.

Categoria alimentar	Índice Alimentar (%)		
	<i>A. lacustris</i>	<i>A. fasciatus</i>	<i>A. paranae</i>
Algas	0,22	0,26	22,80
Macrófitas aquáticas	0,04	1,50	1,76
Vegetais terrestres	63,52	5,86	5,71
Aracnídeos	0,03	0,03	0,20
Insetos terrestres	24,17	86,17	34,60
Insetos aquáticos	< 0,01	0,16	4,78
Larvas de Diptera	1,82	1,61	9,15
EPT	0,07	1,13	5,20
Outros macroinvertebrados bentônicos	0,04	0,26	0,59
Peixes	3,21	0,14	0,99
Protozoários	0	0	< 0,01
Zooplâncton	0	0	0,01
Sedimentos	6,89	2,87	14,21

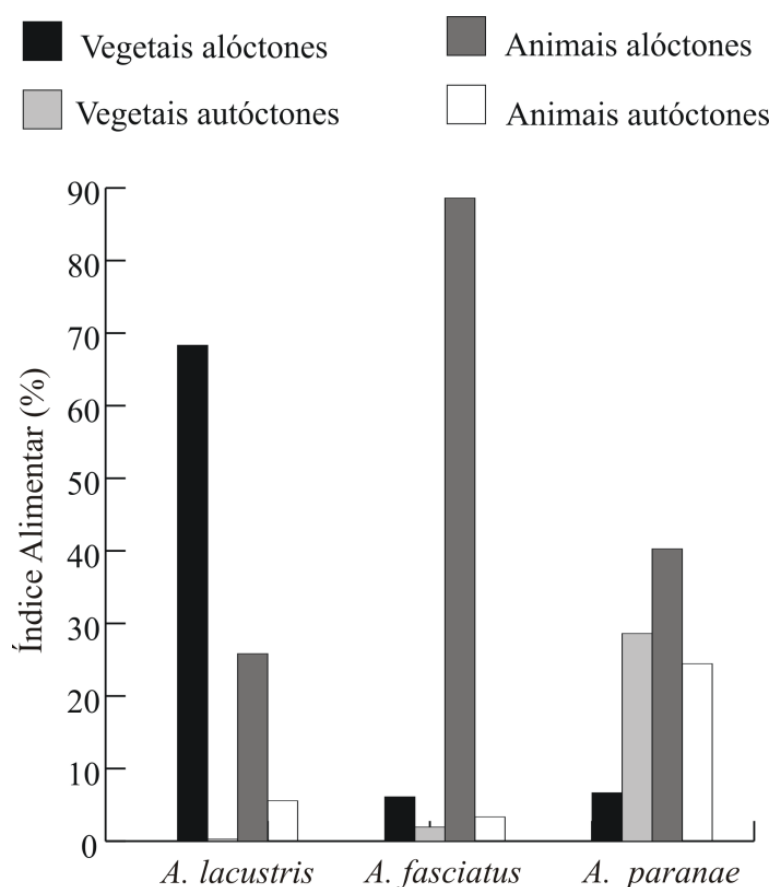


Figura 3. Índice Alimentar (IA) de itens alóctones e autóctones do tipo vegetal e animal por três espécies de *Astyanax* da bacia do rio Ivinhema, alto rio Paraná, Mato Grosso do Sul.

As espécies analisadas no presente estudo apresentaram evidência significativa de especialização individual (Tabela 5) no uso de recursos alimentares para a maioria dos subconjuntos de indivíduos analisados separadamente. Sendo que para *A. lacustris* a especialização individual foi significativa para 58,6 % dos indivíduos analisados com índice V variando de 0,19 a 0,70. Para *A. fasciatus* 52,8 % dos indivíduos analisados apresentaram especialização individual significativa, assim como para 44,8 % dos indivíduos de *A. paranae*. O índice V variou de 0,25 a 0,68 para *A. fasciatus* e de 0,18 a 0,75 para *A. paranae*. O resultado completo desse índice calculado para os subconjuntos de dados das três espécies de *Astyanax* encontra-se no Apêndice I.

O grau de especialização individual e a amplitude total de nicho populacional não diferiram estatisticamente ($H=0,266$; $p=0,875$ / $H=0,858$; $p=0,651$ / $H=0,367$; $p=0,832$; respectivamente) entre as três espécies analisadas. Os nichos individuais (WIC) das três espécies corresponderam a menos que 50% da amplitude total do nicho populacional, assim o componente de variação entre-indivíduos (BIC) teve maior contribuição ao TNW, revelando que a amplitude total do nicho populacional destas espécies se dá, principalmente, em virtude de dietas menos similares entre os indivíduos.

Tabela 5. Índice de especialização individual proposto por Bolnick et al. (2007) e índices de Roughgarden (1972) para três espécies de *Astyanax* da bacia do rio Ivinhema, alto rio Paraná, Mato Grosso do Sul. WIC = componente intra-individual, BIC = componente entre indivíduos, TNW = amplitude total do nicho populacional, V = índice de especialização individual.

Espécies	WIC	BIC	TNW	V
<i>A. lacustris</i>	0,93	1,22	2,15	0,47 (V = 11781; p < 0,01)
<i>A. fasciatus</i>	0,94	1,32	2,26	0,49 (V = 276; p < 0,01)
<i>A. paranae</i>	0,92	1,53	2,45	0,51 (V = 136; p < 0,01)

O grau de especialização individual de *A. lacustris* variou entre as sub-bacias ($F = 10,911$; $p < 0,001$) e entre as classes de comprimento padrão ($F = 7,859$; $p < 0,001$), sendo possível observar que as populações da sub-bacia do rio Dourados diferem significativamente

das sub-bacias dos rios Brilhante e Ivinhema ($p < 0,001$; $p = 0,002$, respectivamente), apresentando maior grau de especialização individual (Figura 4), assim como os indivíduos menores.

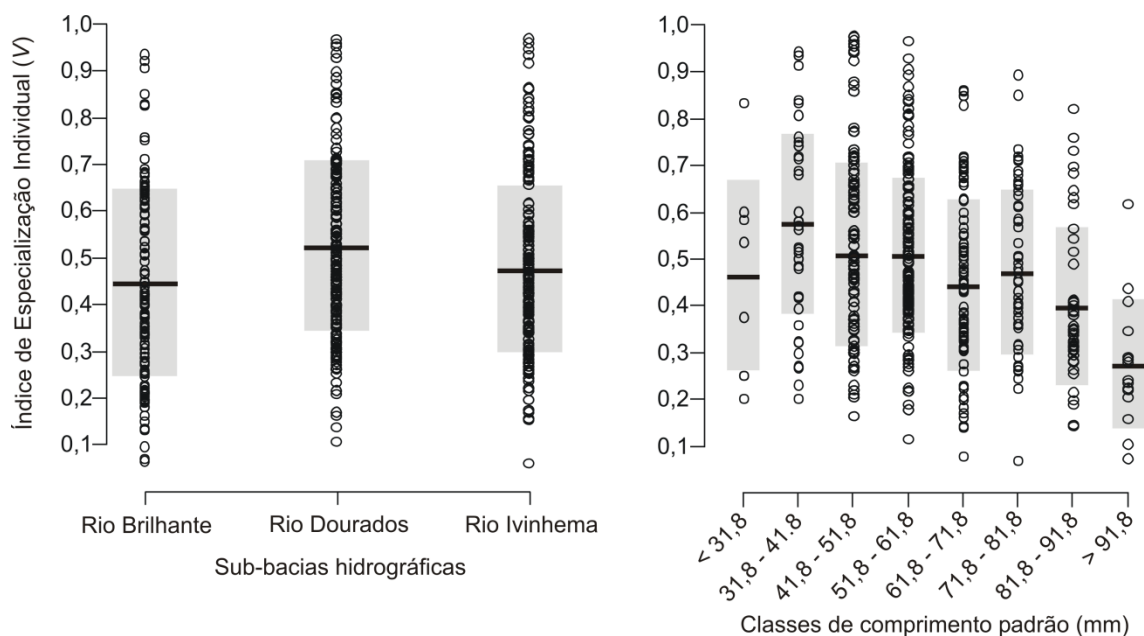


Figura 4. Valores médios (traços em negrito) e desvios padrões (barras em cinza) do índice de especialização individual (V) por sub-bacia (à esquerda) e por classe de comprimento padrão (à direita) de *A. lacustris* da bacia do rio Ivinhema, alto rio Paraná, Mato Grosso do Sul.

A espécie *A. fasciatus* apresentou diferença do grau de especialização individual entre os períodos seco e chuvoso ($F=15,59$; $p < 0,001$) e entre as sub-bacias ($F=6,25$; $p=0,003$). Sendo que apenas as sub-bacias do rio Brilhante e do rio Dourados diferem significativamente ($p=0,001$) quanto ao índice V , sendo este maior para as populações da sub-bacia do rio Dourados, assim como para o período seco (Figura 5).

O grau de especialização individual de *A. paranae* apresentou diferença significativa entre as sub-bacias ($F=12,03$; $p < 0,001$) e entre as classes de comprimento padrão ($F=3,81$; $p=0,015$), sendo possível observar que especialização individual diminui proporcionalmente ao aumento do comprimento padrão dos indivíduos desta espécie. Todas as sub-bacias diferem entre si (rio Dourados e rio Brilhante $p=0,0124$; rio Dourados e rio Ivinhema $p=0,005$; rio Brilhante e rio Ivinhema $p < 0,001$) quanto ao grau de especialização individual (Figura 6), sendo possível observar que as populações do rio Ivinhema apresentam maior índice V .

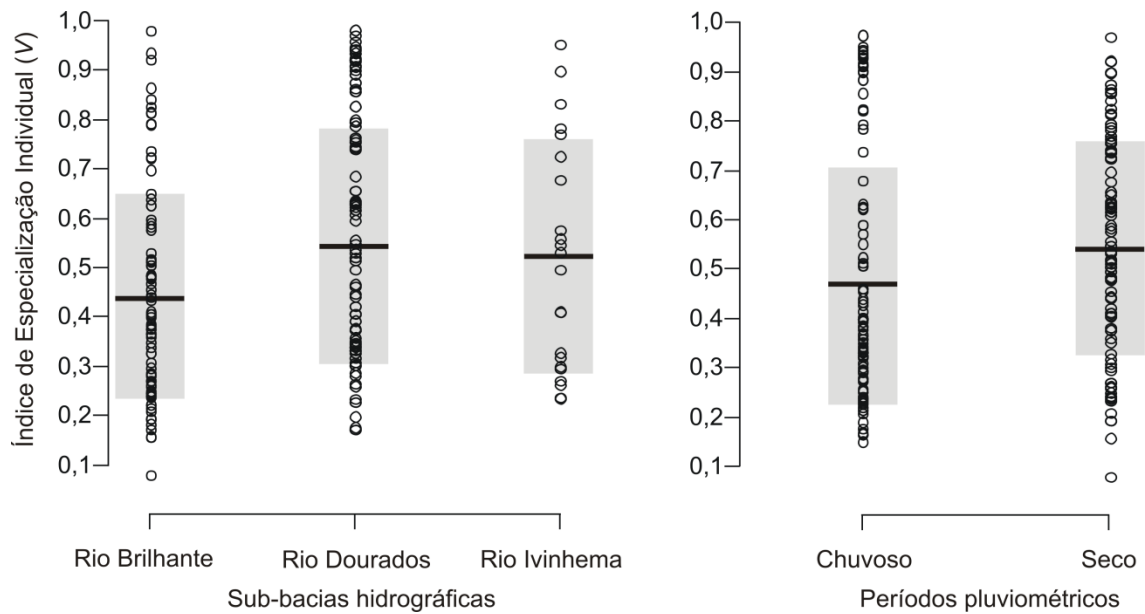


Figura 5. Valores médios (traços em negrito) e desvios padrões (barras em cinza) do índice de especialização individual (V) por sub-bacia (à esquerda) e por períodos (à direita) de *A. fasciatus* da bacia do rio Ivinhema, alto rio Paraná, Mato Grosso do Sul.

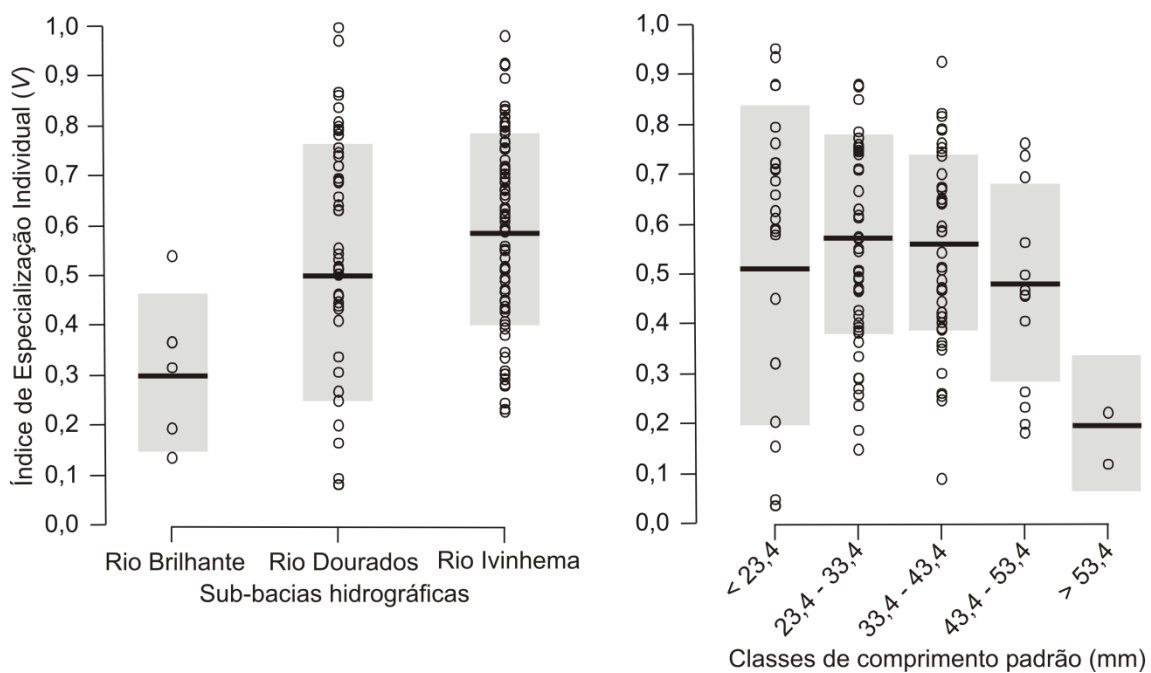


Figura 6. Valores médios (traços em negrito) e desvios padrões (barras em cinza) do índice de especialização individual (V) por sub-bacia (à esquerda) e por classes de comprimento padrão (à direita) de *A. paranae* da bacia do rio Ivinhema, alto rio Paraná, Mato Grosso do Sul.

As variáveis ambientais que mais influenciaram o grau de especialização individual da de *A. lacustris*, foram: o índice de vegetação - NDVI, a temperatura da água, a velocidade da correnteza e a altitude (Figura 7), de maneira que esta espécie pode apresentar maior grau de especialização individual em trechos de riachos com menor cobertura vegetal, com elevadas temperaturas e correnteza da água e em baixas altitudes. Ainda que a contribuição da demais variáveis analisadas tenham menor influência sobre índice V desta espécie, observa-se a probabilidade de aumento deste índice em locais mais estreitos e rasos, com condutividade elétrica da água acima de 100 $\mu\text{S}/\text{cm}$, com concentração de oxigênio dissolvido na água entre 7 e 8 mg/L.

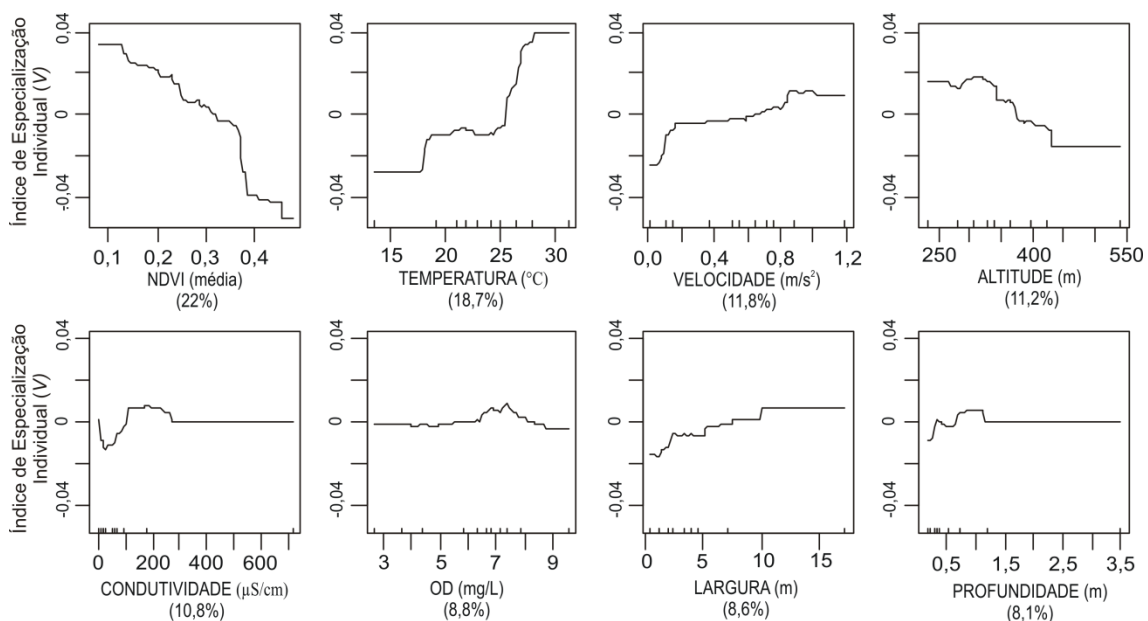


Figura 7. Efeito marginal das variáveis preditoras sobre os resíduos do índice de especialização individual (variável resposta apresentada como uma transformação sem dimensão) de *Astyanax lacustris* na bacia do rio Ivinhema, alto rio Paraná, Mato Grosso do Sul. Os valores entre parênteses representam a contribuição relativa de cada variável preditora sobre a variável resposta do modelo *boosted*. Rug plots na parte inferior de cada painel indicam as distribuições de observações com respeito à variável preditora. Variância explicada pelo modelo: 41,7 %.

Para a espécie *A. fasciatus* as variáveis que mais contribuíram para a variação em seu grau de especialização individual (Figura 8) foram, o oxigênio dissolvido e temperatura da água, o índice de vegetação - NDVI e profundidade média do trecho de riacho. Sendo possível observar maior grau de especialização individual em locais menos oxigenados, com

baixas temperaturas, com menor cobertura vegetal, mais profundos, com valores de condutividade elétrica da água entre 40 e 80 $\mu\text{S}/\text{cm}$, com correnteza acentuada, localizados na região superior da bacia e mais largos.

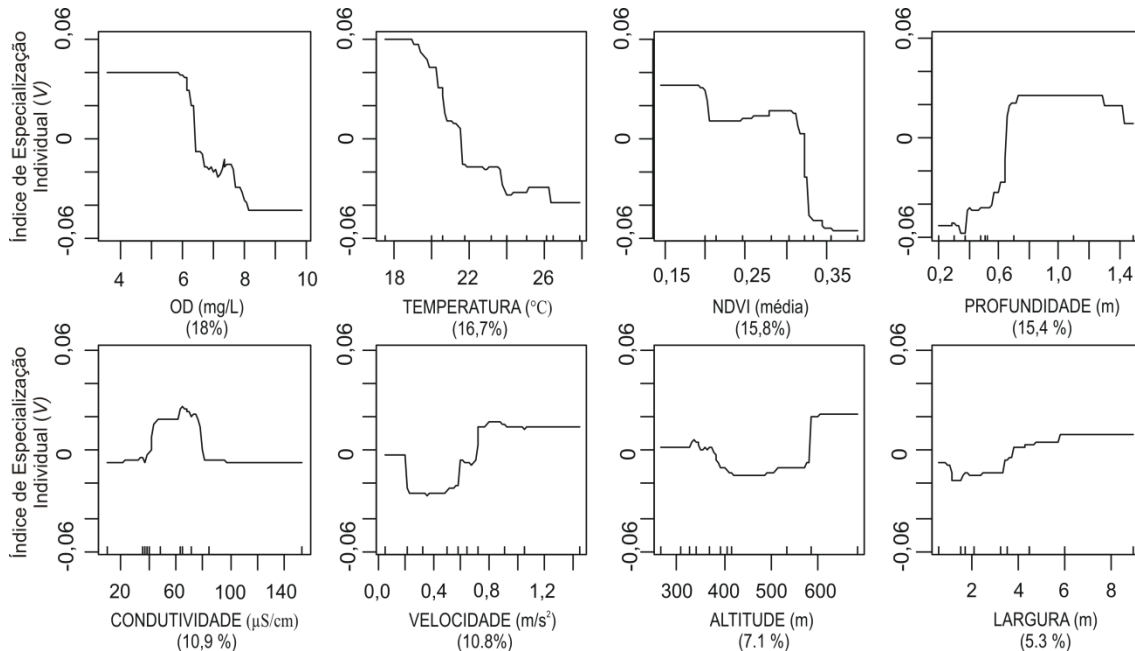


Figura 8. Efeito marginal das variáveis predictoras sobre os resíduos do índice de especialização individual (variável resposta apresentada como uma transformação sem dimensão) de *Astyanax fasciatus* na bacia do rio Ivinhema, alto rio Paraná, Mato Grosso do Sul. Os valores entre parênteses representam a contribuição relativa de cada variável preditora sobre a variável resposta do modelo *boosted*. Rug plots na parte inferior de cada painel indicam as distribuições de observações com respeito à variável preditora. Variância explicada pelo modelo: 50,7 %.

Ambientes com menor cobertura vegetal (NDVI), mais estreitos, menos oxigenados, com profundidades acima 0,5 m e velocidades entre 0,5 e 0,7 m/s^2 (Figura 9), elevam a probabilidade dos indivíduos de *A. paranae* apresentarem maiores graus de especialização individual.

Entre os modelos das BRTs gerados para as três espécies de *Astyanax* as variáveis NDVI, oxigênio dissolvido, temperatura da água e largura média do riacho foram as variáveis que mais contribuíram para a variação do grau de especialização individual dessas espécies.

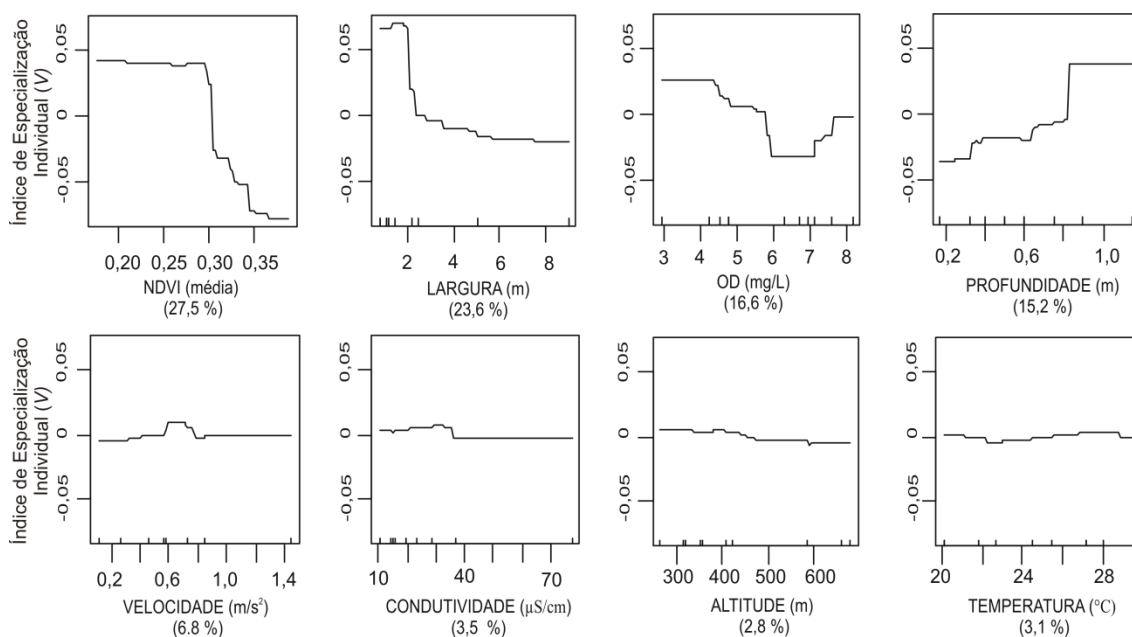


Figura 9. Efeito marginal das variáveis predictoras sobre os resíduos do índice de especialização individual (variável resposta apresentada como uma transformação sem dimensão) de *Astyanax paranae* na bacia do rio Ivinhema, alto rio Paraná, Mato Grosso do Sul. Os valores entre parênteses representam a contribuição relativa de cada variável preditora sobre a variável resposta do modelo *boosted*. Rug plots na parte inferior de cada painel indicam as distribuições de observações com respeito à variável preditora. Variância explicada pelo modelo: 64 %.

DISCUSSÃO

A análise das variáveis ambientais revelou um gradiente longitudinal claro desde as nascentes das sub-bacias que compõe a bacia do rio Ivinhema até sua foz. Devido, principalmente, aos riachos das sub-bacia do rio Dourados e do rio Brillhante que se localizam em altitudes superiores a dos riachos da sub-bacia do rio Ivinhema. Isto implica em uma grande variabilidade ambiental, uma vez que a altitude é um bom indicador de paisagem, capaz de representar múltiplos fatores ambientais (COOK et al., 2004; TONDATE & SÚAREZ, 2010), assim como o exposto pelo Conceito do Rio Contínuo (VANNOTE et al., 1980), que se refere a alterações fluviais funcionais decorrentes principalmente da posição longitudinal do corpo hídrico, influenciando diretamente nas suas condições morfológicas, e de outros fatores, tais como velocidade da correnteza, temperatura e disponibilidade de recursos (habitat e alimentação) para a biota aquática.

Além disso, as sub-bacias dos rios Brillhante e Dourados estão localizadas na segunda região mais populosa (888.997 habitantes) do Estado, em um cenário socioeconômico

regional de grande importância, ocupando uma área com base econômica fundamentada, principalmente, na agricultura e na pecuária (MATO GROSSO DO SUL, 2000). E com a expansão da fronteira agrícola, a situação ambiental desta região tem se agravado, como demonstra o estudo sobre a evolução do uso e cobertura do solo na região da sub-bacia do rio Dourados, realizado por Gonçalves et al. (2010), que relata taxas totais de áreas de vegetação nativa arbórea e de várzeas inferiores a 18% da área total desta sub-bacia, apresentando matriz predominantemente agrícola.

Estas duas sub-bacias apresentam ainda, vários trechos de riachos (e.g. Água Boa, Laranja Doce e Arara) que cortam a área peri-urbana e urbana desta região que recebem cargas poluidoras, poluição do deflúvio superficial rural e aporte de águas residuais industriais. Desta forma, sugerimos que os maiores valores médios de condutividade elétrica da água nestas sub-bacias, ocorram devido a maior densidade populacional e a expansão agrícola desta região.

Esta variabilidade ambiental ao longo da bacia do rio Ivinhema, caracterizada pela variação de descritores hidrológicos e aumento da degradação ambiental, representados pela altitude e condutividade elétrica da água, respectivamente, implica em alterações da dinâmica trófica dos peixes que habitam esta bacia. Tendo em vista que os padrões tróficos dos peixes são altamente influenciados pelas condições físico-químicas e bióticas ao longo de gradientes espaciais (neste caso, devido principalmente a variação de altitude e as perturbações antrópicas) e temporais, condicionando a preferência alimentar de muitas espécies à disponibilidade dos recursos (ZAVALA-CAMIN, 1996; BALASSA et al., 2004). Refletindo em plasticidade alimentar, onde a maioria das espécies pode mudar de um alimento para outro tão logo ocorram oscilações na abundância relativa do recurso alimentar, motivadas por alterações ambientais espaço-temporais (ABELHA et al., 2001).

Ambientes fluviais neotropicais como a bacia do rio Ivinhema, que apresentam alta e variável diversidade de recursos alimentares para ictiofauna, tendem a apresentar predominância de espécies de peixes generalistas e oportunistas (ABELHA et al., 2001). Sendo este comportamento muito comum em pequenos caracídeos nectônicos (CENEVIVA-BASTOS et al., 2010; FERREIRA et al., 2012a), como os lambaris do gênero *Astyanax* (BENNEMANN et al., 2005; SOUZA & LIMA-JUNIOR, 2013), que demonstram adaptabilidade trófica ao utilizarem suas características morfológicas e comportamentais para obterem recursos alimentares alternativos quando ocorrem mudanças na disponibilidade de recursos, resultantes de mudanças ambientais naturais ou antrópicas (FERREIRA et al., 2012a).

No entanto apesar desse oportunismo trófico, os lambaris do gênero *Astyanax* têm sido relatados na literatura como onívoros (FERREIRA, 2007), com tendências à herbivoria (ADRIAN et al., 2001; CASSEMIRO et al., 2002), à insetivoria (CASATTI, 2002; FERREIRA, 2007; FERREIRA et al., 2012b) e à detritivoria em reservatórios (ABELHA et al., 2006). Assim como os resultados encontrados no presente trabalho, que embora as espécies analisadas tenham apresentado amplo espectro alimentar, estas também apresentaram em suas dietas o predomínio de certo recurso.

De maneira que os recursos alóctones vegetais seguidos de insetos foram os mais importantes para *A. lacustris*, assim como os resultados encontrados por Viana et al. (2013), Souza & Lima-Junior (2013) e Moraes et al. (2013). Enquanto que os recursos alóctones representados principalmente por insetos, predominaram na dieta de *A. fasciatus* (UIEDA et al., 1987; ROQUE et al., 2003; CASATTI, 2002) e de *A. paranae* (UIEDA et al., 1997; ESTEVES et al., 2008; FERREIRA et al., 2012b), também, sendo compatíveis com os resultados de outros trabalhos.

O predomínio de recursos alóctones na dieta desses pequenos caracídeos nectônicos está relacionado ao fato deles utilizarem predominantemente a área marginal, como abrigo e local de forrageamento, devido às características morfológicas (e.g. corpo comprimido, olhos laterais e nadadeira peitoral lateral superior) que apresentam. Estas características torna-os bons nadadores de meia água (CASATTI et al., 2001; FERREIRA, 2007), permitindo que explorem toda a coluna de água e tenham várias táticas alimentares (CASATTI & CASTRO, 2006), no entanto apresentam maior habilidade para capturar presas transportadas pela correnteza do meio da água até a superfície (ABILHOA et al., 2008; FERREIRA et al., 2012a).

Esses recursos alóctones são considerados a base da cadeia alimentar em riachos, mesmo quando os organismos fazem uso de recursos autóctones (FERREIRA et al., 2012b). E seu elevado consumo reflete a importância da vegetação ripária, porque estes são incorporados no corpo hídrico, principalmente por meio de chuvas e ventos que passam pela vegetação ciliar (GREGORY et al., 1991; SABINO & DEUS E SILVA, 2004). É oportuno, ainda, enfatizar a importância de insetos terrestres, que esteve presente expressivamente na dieta das três espécies analisadas, assim como relatado para outros caracídeos pequenos nos trabalhos de Casatti (2002), Ceneviva-Bastos & Casatti (2007), Abilhoa et al. (2008) Borba et al. (2008), Ceneviva-Bastos et al. (2010) e Ferreira et al. (2012b).

Além das respostas de adaptabilidade trófica exibidas por muitas espécies de peixes frente às mudanças na disponibilidade de recursos decorrentes de variações ambientais espaço-temporais, a maioria dessas espécies de peixes, ainda apresentam plasticidade em suas dietas, em função do crescimento ontogenético e da seleção ativa de preferências individuais (ROCHE & ROCHA, 2005). Logo, ao analisar os componentes da variação da dieta separadamente é possível obter informações sobre como diferentes fatores ambientais (sazonalidade e habitat) e/ou biológicos (características morfológicas, biológicas e comportamentais) determinam a composição da dieta (HOVDE et al., 2002; CHASSOT et al., 2008; QUEVEDO et al., 2009; PUSEY et al., 2010).

A composição da dieta varia ao longo da ontogenia porque as mudanças morfológicas advindas do crescimento afetam estruturas morfológicas associadas com a alimentação (e.g. largura e altura da boca) e conseqüentemente promovem mudanças na dieta. Por isso, peixes maiores são capazes de consumir presas maiores em conseqüência do aumento na eficiência de manuseio e capacidade de busca (MITTELBACH, 1981; HAIRSTON & HAIRSTON, 1993; BROSE et al., 2006), além da necessidade de apoiarem exigências energéticas crescentes (WAINWRIGHT & RICHARD, 1995; ARIM et al., 2010) e diminuir a competição intraespecífica por alimentos com os juvenis (WERNER & GILLIAM, 1984; PERSSON, 1988; MITTELBACH & PERSSON, 1998).

O fato que observamos no presente trabalho dos peixes maiores serem menos especializados em conseqüência de maior sobreposição de nicho entre si, provavelmente ocorra em virtude desses indivíduos apresentarem nichos mais amplos que os indivíduos juvenis, pois o crescimento ontogenético pode resultar em um aumento na riqueza de presas consumidas. Isso ocorre porque, mesmo quando presas maiores são incluídas na dieta de indivíduos maiores de espécies generalistas, presas menores continuam a ser uma parte importante da dieta (WOODWARD & HILDREW, 2002; LAUFER et al., 2009; ARIM et al., 2010).

A variação da dieta dos peixes ao longo do tempo e do espaço, característica da região neotropical, se dá principalmente devido à heterogeneidade dos recursos alimentares ao longo de escalas temporais (WARBURTON et al., 1998; MÉRONA & RANKIN-DE-MÉRONA, 2004; GINTER et al., 2012; NUNN et al., 2012) e ao longo de gradientes espaciais (MITTELBACH et al., 1992; VINNI et al., 2000; SVANBÄCK & EKLÖV, 2002; PLATELL et al., 2007; FRANCIS & SCHINDLER, 2009) que tendem a apresentar variações naturais de descritores ambientais locais. Essa variação no tempo está relacionada ao regime de chuvas que provoca mudanças nas condições ambientais que alteram a disponibilidade dos recursos,

a eficácia com que as diferentes espécies os utilizam e as relações inter e intra-específicas, como competição e predação (ESTEVEES & ARANHA, 1999).

O fato de *A. fasciatus* ter sido a única espécie a apresentar variação no grau de especialização individual entre os períodos pluviométricos, provavelmente ocorra em virtude desta espécie ter sua dieta baseada quase que exclusivamente por insetos alóctones, que tem sua disponibilidade influenciada diretamente pela variação temporal. Na estação chuvosa, época de maior disponibilidade de presas (ARAÚJO, 2007), o maior aporte de recursos alóctones aumenta a disponibilidade do recurso preferencial para *A. fasciatus*, possibilitando que os indivíduos partilhem o recurso preferido, diminuindo a amplitude dos nichos individuais (WIC) e aumentando suas sobreposições (BIC), explicando então o baixo grau de especialização individual de nicho para as população desta espécie na estação chuvosa. No entanto no período seco com a escassez de recursos, os indivíduos tendem a segregar seus nichos individuais se especializando em determinada categoria de presa em decorrência do aumento da competição intraespecífica (BOLNICK et al., 2002; SVANBÄCK & BOLNICK, 2007), aumentando assim a parcela de contribuição do componente de variação entre indivíduos (BIC) no nicho total da população (TNW).

E devido ao fato de ambientes aquáticos em regiões urbanas apresentarem maior concentração de nutrientes (fósforo e nitrogênio), correspondentes do tratamento de esgoto ineficiente e descarga de efluentes ilegais (PAUL & MEYER, 2008; ALEXANDRE et al., 2009; DAGA et al., 2012) é que *A. lacustris* e *A. fasciatus* apresentaram elevados valores de especialização individual de nicho na sub-bacia do rio Dourados. Isto reflete a influencia da urbanização sobre a diversidade de recursos, posto que esta sub-bacia é composta por muitos córregos que cortam a área urbana e apresentam as maiores médias de condutividade elétrica da água (100 μ S/cm), refletindo na diminuição da integridade ambiental e que consequentemente diminuição da diversidade de recursos.

Já a elevada especialização individual de *A. paranae* da sub-bacia do rio Ivinhema, ocorre em detrimento desta espécie apresentar maior probabilidade de ocorrência e subsequente maiores densidades coespecíficos em trechos de riachos com baixos valores de condutividade elétrica (<100 μ S/cm, Simões-Rocha 2013), assim como a baixa condutividade média (42,8 μ S/cm) encontrada nesta sub-bacia. Esta variação espacial sobre o grau de especialização individual de nicho das três espécies decorre do incremento de competição intraespecífica que leva os indivíduos a ampliarem seus nichos para recursos secundários diferentes entre si, aumentando a especialização individual na população (ARAÚJO et al., 2011).

Ao analisar os principais resultados dos modelos *boosted* gerados para as três espécies de *Astyanax* algumas hipóteses foram criadas para explicar os efeitos distintos das variáveis ambientais sobre o grau de especialização individual de nicho destas espécies. Elas foram baseadas em fatores que refletem a integridade e a heterogeneidade ambiental dos trechos de riachos analisados, assim como fatores intimamente relacionados ao padrão de distribuição espacial destas espécies ao longo do gradiente longitudinal encontrado na bacia do rio Ivinhema.

O índice de vegetação (NDVI) e o oxigênio dissolvido estão entre as variáveis que mais contribuem para a variação do grau de especialização individual destas espécies, estando estas variáveis negativamente correlacionadas com o aumento de especialização de nicho dos indivíduos dentro de suas respectivas populações. Sendo possível observar que ambientes com vegetação mais esparsa, com maior quantidade de solo exposto e com baixas concentrações de oxigênio dissolvido levam ao aumento da especialização individual destas espécies.

Tal resultado mostra que alterações na estrutura dos habitat pelo desmatamento, na bacia hidrográfica, alteram a dinâmica trófica das espécies de peixes (JOHNSON, 2002; CETRA & PETRERE-JUNIOR, 2006; FELIPE & SÚAREZ, 2010), pois estas influenciam a disponibilidade de recursos alimentares para peixes de riachos. Uma vez que a vegetação ciliar é uma importante fonte de energia e material para o corpo hídrico, devido ao incremento de recursos alóctones (ex: folhas, frutos, sementes, invertebrados terrestres) diretamente consumidos pelos peixes (GOMIERO & BRAGA, 2008) e contribuição para a formação material orgânico em partículas que é processado pelos invertebrados aquáticos que são ingeridos por várias espécies de peixes (GREGORY et al., 1991, ESTEVES & ARANHA, 1999; PUSEY & ARTHINGTON, 2003).

Além disso, a quantidade de vegetação ciliar implica diretamente na concentração de oxigênio dissolvido encontrada no riacho, pois matas ciliares mais estreitas estão associadas a menores concentrações de oxigênio dissolvido na água (TANAKA et al., 2016), devido a maior exposição do corpo hídrico à radiações solares e subsequente aumento de temperatura que diminui a solubilidade desse gás, e ainda, devido ao incremento de matéria orgânica proveniente de lixiviação de fertilizantes de áreas de agropecuária, aumentando a demanda biológica de oxigênio. Essas diminuições da concentração de oxigênio dissolvido também refletem em diminuições da diversidade de recursos alimentares para espécies de peixes de riachos, pois este gás é essencial para o metabolismo respiratório da maioria dos organismos aquáticos, podendo atuar como fator limitante para a ocorrência de grupos específicos, como

alguns invertebrados aquáticos, por exemplo, que fazem parte da dieta das espécies analisadas.

Dentre a variedade de fatores que influenciam os contextos ecológicos prováveis em que a especialização individual na dieta possa surgir (ARAÚJO et al., 2011) a competição intraespecífica tem sido amplamente estudada (SVANBÄCK & PERSSON 2004; SVANBÄCK & BOLNICK, 2007; TINKER et al., 2008; AGASHE & BOLNICK, 2010), no entanto a abundância e a riqueza de presas disponíveis para os consumidores também pode promover a especialização individual dentro de uma população, pois diminuições na quantidade de recursos ótimos disponíveis intensificam a competição entre coespecíficos, tendendo a aumentar a variação interindividual no uso de recursos (SVANBÄCK & BOLNICK, 2005; YEAKEL et al., 2009; SVANBÄCK et al., 2011), em decorrência dos indivíduos se diversificarem comportamentalmente no uso de micro-habitat (KOBLEK et al., 2009) e/ou utilizarem novas ou menos tipos de presas preferidas (TINKER et al., 2008; YEAKEL et al., 2009; SVANBÄCK et al., 2011; CLOYED & EASON, 2016).

Nesse sentido, tanto a abundância quanto a riqueza de recursos (COSTA-PEREIRA, 2013; EVANGELISTA et al., 2014) podem mediar variações na força de competição intraespecífica, e então, atuar indiretamente no nível de especialização individual de populações. Entretanto, além do efeito atrelado à competição, a diversidade de recursos pode ter um efeito direto sobre os nichos individuais/populacionais que independe da intensidade da competição intraespecífica (COSTA-PEREIRA, 2013).

O fato das espécies terem apresentado maior grau de especialização individual de nicho em ambientes mais profundos (*A. fasciatus* e *A. paranae*) e com correnteza da água mais intensa (*A. lacustris* e *A. fasciatus*) representa o efeito da heterogeneidade ambiental sobre a variação de nicho trófico dessas espécies, uma vez que ambientes com essas características tendem a apresentar maior quantidade de habitats e de refúgios, permitindo a segregação de indivíduos (ex: segregação ontogenética; CARVALHO et al., 2007; SUZUKI & ORSI, 2008) na coluna d'água, de maneira a minimizar os efeitos da competição intraespecífica e da predação. Consequentemente os recursos disponíveis nestes diferentes habitats existentes no corpo hídrico tendem a ser diferentes, aumentando assim a diferença entre os indivíduos. O volume de um rio é considerado um bom descritor da diversidade de habitats (GORMAN & KARR, 1978) e o aumento da correnteza também propicia alterações físicas, construindo e desconstruindo habitats, devido ao arraste de troncos e galhos e a modificação do substrato.

No entanto alterações na estrutura física dos habitats levam a alterações estruturais nas comunidades de peixes (SMITH et al., 1997; SÚAREZ & PETRERE-JUNIOR, 2005), pois

as espécies exibem padrões distintos de abundância e distribuição, refletindo aspectos de sua biologia e o efeito restritivo das condições ambientais que determinam esses padrões (BROWN, 2003). E ao analisar o efeito da velocidade da correnteza sobre a especialização individual de nicho de *A. lacustris*, é possível observar que há pouco incremento de especialização com o aumento desta variável, isso decorre desta espécie ser pouco amostrada em locais com forte correnteza, devido principalmente às suas características morfológicas (corpo mais alto). Já para *A. fasciatus* há um aumento significativo da especialização individual em ambientes com correntezas mais elevadas. Isso se relaciona ao fato desta espécie apresentar maior probabilidade de ocorrência em locais como estes, em consequência de sua habilidade (maior hidrodinâmica) para colonizar ambientes com águas velozes, permitindo que os indivíduos desta espécie colonize e explore recursos dos mais variados habitats desse ambiente.

Essas mudanças estruturais e variações de habitats físicos ao longo do eixo longitudinal de um rio podem ser atribuídas ao aumento gradual da complexidade do habitat (GORMAN & KARR, 1978) e as mudanças físicas e químicas da água, tal como proposto pelo Conceito de rio contínuo (VANNOTE et al., 1980). Este conceito postula que, em sistemas lóticos, variáveis físicas apresentar um gradiente contínuo de montante para jusante. As comunidades biológicas ajustam-se a essas variáveis através da substituição de espécies para utilizarem a energia de forma mais eficiente.

Essa diferença de distribuição entre as espécies devido à correnteza da água está associada à outra variável determinante para a ocorrência destas espécies, a altitude. A altitude é uma variável determinante para distribuição de espécies de peixes (SÚAREZ & PETRERE-JÚNIOR, 2005; VALÉRIO et al., 2007), pois ela age como um filtro ambiental para a migração de espécies, e alguns espécies que ocorrem na porção superior da bacia mostram uma clara diferenciação das partes mais baixas da bacia (GERHARD et al., 2004; SÚAREZ & PETRERE-JÚNIOR, 2007; VALÉRIO et al., 2007; TONDATO & SÚAREZ, 2010). *Astyanax lacustris*, geralmente encontra-se associado a ambiente da parte mais baixa da bacia (BENNEMANN et al., 2005) e com menor correnteza da água (LANGEANI et al., 2005) devido a menor declividade do canal do riacho. Enquanto que *A. fasciatus* ocorre preferencialmente em locais mais altos (BENNEMANN et al., 2005; VALÉRIO et al., 2007) e com maior correnteza (LANGEANI et al., 2005).

Essa variação altimétrica reflete sobre a temperatura desses riachos (TONDATO & SÚAREZ, 2010), reforçando o padrão de aumento de especialização individual de nicho em ambientes com características favoráveis para a ocorrência das espécies estudadas. Sendo

possível observar que os indivíduos de *A. lacustris* são mais especializados em riachos de planície, assim como em riachos com que temperatura da água mais elevada, em detrimento da maior radiação solar recebida por riachos da parte baixa da bacia. Enquanto que os indivíduos de *A. fasciatus* se especializam mais em riachos da parte alta, que são os que apresentam menores temperaturas da água.

Já os indivíduos de *A. paranae* são mais especializados em trechos de riachos mais estreitos, isso se dá em detrimento desta espécie ocorrer predominantemente em riachos de cabeceira (GARUTTI & BRITSKI, 2000; VILELLA et al., 2002; PAVANELLI & CARAMASCHI, 2003; BENEDITO-CECILIO et al., 2004) com elevada densidade de coespecíficos.

Outra característica de ambientes com pouca vegetação e maior parte de solo exposto é o aumento da entrada de sedimentos do solo, aumentando assim a deposição de partículas finas no corpo hídrico e conseqüentemente elevando os valores de condutividade elétrica da água (REZENDE et al., 2014). E ainda, ambientes antropizados (particularmente áreas urbanizadas), sem vegetação (JUN et al., 2011) que apresentem descarga de efluentes tratados inadequadamente, fontes difusas de matéria orgânica e inorgânica também resultam em aumento das concentrações de nutrientes da água e alteando a condutividade elétrica (MYKRÄ et al., 2008).

Elevados níveis de condutividade (acima de $100 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$) em decorrência de despejo de resíduos orgânicos está associada, em geral, a ambientes impactados (CETESB, 2009), pois comprometem a qualidade da água, prejudicando às comunidades de peixes (VIANA et al., 2013) homogeneizando as comunidades aquáticas (OLIVEIRA & BENNEMANN, 2005; CUNICO et al., 2006; ALEXANDRE et al., 2009; FELIPE & SÚAREZ, 2010). Isso muitas vezes leva a perda de espécies nativas mais exigentes e ao aumento da abundância de espécies tolerantes à perda de qualidade da água. E conseqüentemente diminui diretamente os recursos disponíveis ou afetam indiretamente a outros componentes da cadeia trófica (ESTEVEES & ARANHA, 1999).

Ao observarmos maior especialização dos indivíduos de *A. lacustris* em ambientes com condutividade elevada ($100\text{-}250 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$), sugerimos que isso ocorra devido ao fato desta espécie tolerar a redução da integridade ambiental (LIMA-JUNIOR et al., 2006; VIANA et al., 2013) em ambientes urbanizados, apresentando elevada densidade populacional devido a diminuição de espécies competidoras. Enquanto que *A. fasciatus* ao apresentar maior especialização individual de nicho em ambientes com condutividade elétrica

da água inferior a $100 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$, indica que esta espécie não tolera a perda de integridade ambiental, devendo apresentar maiores densidades em locais mais íntegros.

Sugerimos que estas variáveis que aumentam a probabilidade de ocorrência dessas espécies proporcionem o aumento da abundância de coespecíficos, levando ao aumento da competição intraespecífica, de forma que ao apresentarem maiores graus de especialização individual de nicho, possibilita um aumento da estabilidade da população e da probabilidade de coexistência com outras espécies. Assim como mostram os resultados dos trabalhos de Svanbäck Persson (2004) que observaram indivíduos de perca (*Perca fluviatilis*) e o de Svanbäck e Bolnick (2007) que replicaram densidades de ocorrência natural de *Gasterosteus aculeatus* (esgana-gato), demonstrando que os indivíduos destas espécies se especializaram mais quando a competição intraespecífica foi alta em decorrência da maior densidade de coespecíficos.

No entanto os trabalhos disponíveis na literatura que relacionam diversidade de recursos ao grau de especialização individual demonstram efeitos variados deste parâmetro ecológico, assim como o estudo de Herrera et al. (2008) com morcegos frugívoros da espécie *Rousettus aegyptiacus* que demonstra que esta espécie apresentou maior grau de especialização individual durante a primavera, quando havia um maior número de espécies de plantas frutíferas. Enquanto que o trabalho de Tinker et al. (2008) revelou que lontras marinhas se especializaram quando o alimento foi limitado e foram generalistas quando este não foi limitado.

Essa inconsistência dos parâmetros ecológicos sobre o grau de especialização individual ocorre devido às respostas diferenciadas que espécies distintas possam apresentar a essas condições ecológicas (CLOYED & EASON, 2016). Desta forma sugerimos que as espécies analisadas no presente estudo apresentem altos valores de especialização individual em ambientes que possuam características que aumentam a probabilidade de ocorrência destas, que leva ao aumento de coespecíficos, respondendo assim à densidade da população nestes sistemas naturais (SVANBÄCK & PERSSON, 2004; HUSS et al., 2008; SVANBÄCK et al., 2008; SVANBÄCK & PERSSON, 2009; FRÉDÉRICH et al., 2010; ARAÚJO et al., 2011).

E além do aumento da competição intraespecífica, decorrente do aumento da densidade populacional, a redução da diversidade de presas (SVANBÄCK & BOLNICK, 2007; ARAÚJO et al., 2008; 2011), seja esta por aumento da densidade de consumidores ou da baixa integridade ambiental, também pode levar ao incremento da especialização individual nas populações destas espécies, uma vez que o aumento da competição

intraespecífica em populações naturais é associado a dois mecanismos distintos, o aumento da densidade de coespecíficos ou diminuição da abundância e riqueza de recursos ótimos (COSTA-PEREIRA, 2013).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

As espécies de *Astyanax* analisadas no presente trabalho possuem dinâmica e composição alimentar distintas, com diferentes contribuições dos recursos alimentares quanto ao seu tipo (animal e vegetal) e a sua origem (alóctone e autóctone). Além disso, variações sazonais, espaciais e ontogenéticas mostram ter importantes implicações sobre a utilização de recursos alimentares por estas espécies.

Os indivíduos dessas espécies de lambaris mostraram-se especializados na exploração de pequenas frações dos recursos totais utilizados pela população como um todo, não havendo distinção no grau dessa especialização entre as espécies. No entanto a direção do efeito dos fatores ambientais sobre a disponibilidade de recursos alimentares e a densidade de coespecíficos foi variável entre as espécies.

Essa inconstante contribuição dos fatores ambientais é dependente das especificidades fisiológicas de cada espécie, além do padrão de classificação de preferências dos recursos utilizados e das características ecológicas necessárias para sua ocorrência ao longo do gradiente ambiental em que se encontram, definido principalmente pela variação de altitude e integridade ambiental, representada aqui pela condutividade elétrica da água, oxigênio dissolvido e pelo índice de vegetação.

As populações de peixes analisadas tendem a apresentar elevado grau de especialização ambiental em ambientes mais heterogêneos que possibilitam maior segregação dos indivíduos entre os diversos habitats e consequentemente a utilização de recursos diferentes, e também em ambientes que tenham reduzida diversidade de recursos em decorrência de aumento de coespecíficos e/ou da perda de integridade ambiental. Neste caso apresentar especialização individual de nicho é uma estratégia importante para essa espécie generalistas, pois esse padrão de utilização de recursos aumenta a estabilidade da população e a probabilidade de coexistência com outras espécies, podendo ainda influenciar no fluxo de energia entre habitats.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABELHA, M. C. F.; AGOSTINHO, A. A.; GOULART, E. Plasticidade trófica em peixes de água doce. **Acta Scientiarum. Biological Sciences** v. 23, n. 2, p. 425-434, 2001.
- ABELHA, M. C. F.; GOULART E.; KASHIWAQUI, E. A. L.; SILVA, M. R. *Astyanax paranae* Eigenmann, 1914 (Characiformes: Characidae) in the Alagados Reservoir, Paraná, Brazil: diet composition and variation. **Neotropical Ichthyology** v. 4, n. 3, p. 349- 356, 2006.
- ABILHOA, V.; DUBOC, L. F.; AZEVEDO-FILHO, D. P. A comunidade de peixes de um riacho de Floresta com Araucária, alto rio Iguaçu, sul do Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia** v. 25, n. 2, p. 238-246, 2008.
- ANDRIAN, I. F.; SILVA, H. B. R.; PERETTI, D. Dieta de *Astyanax bimaculatus* (Linnaeus, 1758) (Characiformes, Characidae), da área de influência do reservatório de Corumbá, Estado de Goiás, Brasil. **Acta Scientiarum. Biological Sciences** v. 23, p. 435-440, 2008.
- AGASHE, D.; BOLNICK D. I. Intraspecific genetic variation and competition interact to influence niche expansion. **Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences** v. 277, p. 2915-2924, 2010.
- ALEXANDRE, C. V.; ESTEVES, K. E.; MELO, M. A. M. M. Analysis of fish communities along a rural-urban gradient in a neotropical stream (Piracicaba river basin, São Paulo, Brazil). **Hydrobiologia** v. 641, n. 1, p. 97-114, 2009.
- ANDERSON, M. J. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. **Austral ecology** v. 26, n. 1, p. 32-46, 2001.
- ANDERSON, M. J. **Permutation ANOVA: A FORTRAN Computer Program for Permutational Multivariate Analysis of Variance**. Auckland-NZ, Department of Statistics, University of Auckland, 2005. 24 p.
- ARAÚJO, M. S. **Variação interindividual no uso do recurso em populações naturais: novos padrões e implicações**. 2007. 181p. Tese (Doutorado em Ecologia) - Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, São Paulo-SP, 2007.
- ARAÚJO, M. S.; GUIMARAES JR., P. R.; SVANBÄCK, R.; PINHEIRO, A.; GUIMARÃES, P.; REIS, S. F. D.; BOLNICK, D. I. Network analysis reveals contrasting effects of intraspecific competition on individual vs. population diets. **Ecology** v. 89, n. 7, p. 1981-1993, 2008.
- ARAÚJO, M. S.; BOLNICK, D. I.; MARTINELLI, L. A.; GIARETTA, A. A.; REIS, S. F. Individual-level diet variation in four species of Brazilian frogs. **Journal of Animal Ecology** v. 78, p. 848-856, 2009.

ARAÚJO, M. S.; BOLNICK, D. I.; LAYMAN C. A. The ecological causes of individual specialisation. **Ecology letters** v. 14, p. 948-958, 2011.

ARAÚJO, M. S.; LANGERHANS, R. B.; GIERY, S. T.; LAYMAN, C. A. Ecosystem fragmentation drives increased diet variation in an endemic livebearing fish of the Bahamas. **Ecology and evolution** v. 4, n. 16, p. 3298-3308, 2014.

ARIM, M.; ABADES S, R.; LAUFER, G.; LOUREIRO M.; MARQUET, P.A. Food web structure and body size: trophic position and resource acquisition. **Oikos** v. 119, p. 147-153, 2010.

BALASSA, G. C.; FUGI, R.; HAHN, S.; GALINA, A. B. Dieta de espécies de Anostomidae (Teleostei, Characiformes) na área de influência do reservatório de Manso, Mato Grosso, Brasil. **Iheringia, Série Zoologia** v. 94, n. 1, p. 77-82, 2004.

BENEDITO-CECILIO, E.; MINTE-VERA, C. V.; ZAWADZKI, C. H.; PAVANELLI, C. S.; RODRIGUES, F. H. G.; GIMENES, M. F. Ichthyofauna from the Emas National Park region: composition and structure. **Brazilian Journal of Biology** v. 64, n. 3, p. 371-382, 2004.

BENNEMANN, S. T.; GEALH, A. M.; ORSI, M. L.; SOUZA, L. M. Ocorrência e ecologia trófica de quatro espécies de *Astyanax* (Characidae) em diferentes rios da bacia do rio Tibagi, Paraná, Brasil. **Iheringia** v. 95, n. 3, p. 247-254, 2005.

BOJSEN, B.H. Diet and condition of three fish species (Characidae) of the Andean foothills in relation to deforestation. **Environmental Biology of Fishes** v. 73, p. 61–73, 2005.

BOLNICK, D. I.; YANG, L. H.; FORDYCE, J. A.; DAVIS, J. M.; SVANBÄCK, R. Measuring individual-level resource specialization. **Ecology** v. 83, p. 2936–2941, 2002.

BOLNICK, D. I.; SVANBÄCK, R.; FORDYCE, J. A.; YANG, L. H.; DAVIS, J. M.; HULSEY, C. D.; FORISTER, M. L. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. **The American Naturalist** v. 161, p. 1–28, 2003.

BOLNICK, D. I.; SVANBÄCK, R.; ARAÚJO, M. S.; PERSSON, L. Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA** v. 104, p. 10075–10079, 2007.

BOLNICK, D. I.; INGRAM, T.; STUTZ, W. E.; SNOWBERG, L.; LAU, O. L.; PAULL, J. Ecological release from interspecific competition leads to decoupled changes in population and individual niche width. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences** v. 277, p. 1789–1797, 2010.

BONATO, K. O.; DELARIVA, R. L.; SILVA, J. C. Diet and trophic guilds of fish assemblages in two streams with different anthropic impacts in the northwest of Paraná, Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia** v. 29, n. 1, p. 27-38, 2012.

BORBA, C. S.; FUGI, R.; AGOSTINHO, A. A.; NOVAKOWSKI, G. C.. Dieta de *Astyanax asuncionensis* (Characiformes, Characidae), em riachos da bacia do rio Cuiabá, Estado do Mato Grosso. **Acta Scientiarum, Biological Sciences** v. 30, n. 1, p. 39-45, 2008.

BROSE, U. et al. Consumer-resource body-size relationships in natural food webs. **Ecology** v. 87, n. 10, p. 2411-2417, 2006.

BROWN, B. L. Spatial heterogeneity reduces temporal variability in stream insect communities. **Ecology Letters** v. 6, n. 4, p. 316-325, 2003.

CARVALHO, C. D. D.; CORNETA, C. M.; UIEDA, V. S. Schooling behavior of *Mugil curema* (Perciformes: Mugilidae) in an estuary in southeastern Brazil. **Neotropical Ichthyology** v. 5, n. 1, p. 81-83, 2007.

CASATTI, L.; LANGEANI, F.; CASTRO, R. M. C. Peixes de riacho do Parque Estadual Morro do Diabo, bacia do alto rio Paraná, SP. **Biota Neotropica** v. 1, n. 1, p. 1-15, 2001.

CASATTI, L. Alimentação dos peixes em um riacho do Parque Estadual Morro do Diabo, bacia do alto rio Paraná, sudeste do Brasil. **Biota Neotropica** v. 2, n. 2, p. 1-14, 2002.

CASATTI, L.; MENDES, H. F.; FERREIRA, K. M. Aquatic macrophytes as feeding site for small fishes in the Rosana Reservoir, Paranapanema River, Southeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology** v. 63, n. 2, p. 213-222, 2003.

CASATTI, L.; CASTRO, R. Testing the ecomorphological hypothesis in a headwater riffles fish assemblage of the rio São Francisco, southeastern Brazil. **Neotropical Ichthyology** v. 4, n. 2, p. 203-214, 2006.

CASATTI, L.; FERREIRA, C. P.; CARVALHO, F. R. Grass-dominated stream sites exhibit low fish species diversity and dominance by guppies: an assessment of two tropical pasture river basins. **Hydrobiologia** v. 632, p. 273-283, 2009.

CASATTI, L. Alterações no Código Florestal Brasileiro: impactos potenciais sobre a ictiofauna. **Biota Neotropica** v. 10; n. 4, p. 31-34, 2010.

CASSEMIRO, F. A. S.; HAHN, N. S.; FUGI, R. Avaliação da dieta de *Astyanax altiparanae* Garutti & Britski, 2000 (Osteichthyes, Tetragonopterinae) antes e após a formação do reservatório de Salto Caxias, estado do Paraná, Brasil. **Acta Scientiarum** v. 24, n. 2, p. 419-425, 2002.

CENEVIVA-BASTOS, M.; CASATTI, L. Oportunismo alimentar de *Knodus moenkhausii* (Teleostei, Characidae): uma espécie abundante em riachos do noroeste do Estado de São Paulo, Brasil. **Iheringia, Série Zoologia** v. 97, n. 1, p. 7-15, 2007.

CENEVIVA-BASTOS, M.; CASATTI, L.; ROSSA-FERES, D. D. Meso and microhabitat analysis and feeding habits of small nektonic characins (Teleostei: Characiformes) in Neotropical streams. **Zoologia** v. 27, n. 2, p. 191-200, 2010.

CETESB - COMPANHIA DE TECNOLOGIA DE SANEAMENTO AMBIENTAL. **Qualidade das águas interiores no Estado de São Paulo**: significado ambiental e sanitário das variáveis de qualidade das águas e dos sedimentos e metodologias analíticas e de amostragem. São Paulo-SP, Relatório técnico (Apêndice A), 2009. 44 p.

CETRA, M.; PETRERE-JÚNIOR., M. Fish assemblage structure of the Corumbataí River Basin, São Paulo State, Brazil: Characterization and anthropogenic disturbances. **Brazilian Journal of Biology** v. 66, n. 2A, p. 431-439, 2006.

CHASSOT, E.; ROUYER, T.; TRENKEL, V. M.; GASCUEL, D. Investigating trophic-level variability in Celtic Sea fish predators. **Journal of Fish Biology** v. 73, n. 4, p. 763-781, 2008.

CLOYED, C. S.; EASON, P. K. Different ecological conditions support individual specialization in closely related, ecologically similar species. **Evolutionary Ecology** v. 30, n. 3, p. 379-400, 2016.

COOK, R. R.; ANGERMEIER, P.; FINN, D.; POFF, N.; KRUEGER, K. Geographic variation in patterns of nestedness among local stream fish assemblages in Virginia. **Oecologia** v. 140; n. 4, p. 639-649, 2004.

COSTA-PEREIRA, R. **Dinâmica sazonal de variação fenotípica, na especialização individual e parasitária no lambari *Astyanax asuncionensis***. 2013. 96 p. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação) – Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campo Grande-MS, 2013.

CUNICO, A.; AGOSTINHO, A.; LATINI, J. Influência da urbanização sobre as assembléias de peixe em três córregos de Maringá. **Revista Brasileira de Zoologia** v. 23, n. 40, p. 1101-1110, 2006.

DAGA, V. S.; GUBIANI, É. A.; CUNICO, A. M.; BAUMGARTNER, G. Effects of abiotic variables on the distribution of fish assemblages in streams with different anthropogenic activities in southern Brazil. **Neotropical Ichthyology** v. 10, n. 3, p. 643-652, 2012.

EKLÖV, P.; SVANBÄCK, R. Predation risk influences adaptive morphological variation in fish populations. **The American Naturalist** v.167, p. 440–452, 2006.

- ELITH, J.; LEATHWICK, J. R.; HASTIE, T. A working guide to boosted regression trees. **Journal of Animal Ecology** v. 77, n. 4, p. 802-813, 2008.
- ELITH J.; LEATHWICK J. 2016. Boosted Regression Trees for Ecological Modelling. Tutorial Online, 9 de Janeiro de 2016, 22 p. Disponível em:: <http://cran.r-project.org/web/packages/dismo/vignettes/brt.pdf>.
- ESTEVEES, K. E. Feeding ecology of three *Astyanax* species (Characidae, Tetragonopterinae) from a floodplain lake of Mogi-Guaçu River, Paraná River Basin, Brazil. **Environmental Biology of Fishes** v. 46, p. 83-101, 1996.
- ESTEVEES, K. E.; ARANHA, J. M. R. Ecologia trófica de peixes de riachos. **Série Oecologia Brasiliensis** v. 6, n. 1, p. 157-182, 1999.
- ESTEVEES, K. E.; LOBO, A. V. P.; FARIA, M. D. R. Trophic structure of a fish community along environmental gradients of a subtropical river (Paraitinga River, Upper Tietê River Basin, Brazil). **Hydrobiologia** v. 598, p. 373-387, 2008.
- EVANGELISTA, C.; BOICHE, A.; LECERF, A.; CUCHEROUSSET, J. Ecological opportunities and intraspecific competition alter trophic niche specialization in an opportunistic stream predator. **Journal of Animal Ecology** v. 83, p.1025-1034, 2014.
- FELIPE, T. R. A.; SÚAREZ, Y. R. Caracterização e influência dos fatores ambientais nas assembleias de peixes de riachos em duas microbacias urbanas, Alto Rio Paraná. **Biota Neotropica** v. 10, n. 2, p. 143-151, 2010.
- FERREIRA, K. M. Biology and ecomorphology of stream fishes from the rio Mogi-Guaçu basin, Southeastern Brazil. **Neotropical Ichthyology** v. 5, n. 3, p. 311-326, 2007.
- FERREIRA, A.; PAULA, F. R. P.; FERRAZ, S. F. B.; GERHARD, P.; KASHIWAQUI, E. A. L.; CYRINO, J. E. P.; MARTINELLI, L. A. Riparian coverage affects diets of characids in neotropical streams. **Ecology Freshwater Fish** v. 21, p. 12-22, 2012a.
- FERREIRA, A.; GERHARD, P.; CYRINO, J. E. Diet of *Astyanax paranae* (Characidae) in streams with different riparian land covers in the Passa-Cinco River basin, southeastern Brazil. **Iheringia. Série Zoologia** v. 102, n. 1, p. 80-87, 2012b.
- FORTES, E.; STEVAUX, J. C.; VOLKMER, S. Neotectonics and channel evolution of the Lower Ivinhema River: A right-bank tributary of the upper Paraná River, Brazil. **Geomorphology** v. 70, p. 325-338, 2005.
- FRANCIS, T. B.; SCHINDLER, D. E. Shoreline urbanization reduces terrestrial insect subsidies to fishes in North American lakes. **Oikos** v. 118, p. 1872–1882, 2009.

FRÉDÉRICH, B.; LEHANSE, O.; VANDEWALLE, P.; LEPOINT, G. Trophic niche width, shift, and specialization of *Dascyllus aruanus* in Toliara lagoon, Madagascar. **Copeia** v. 2010, n. 2, p. 218-226, 2010.

FRIEDMAN, J.; HASTIE, T.; TIBSHIRANI, R. Additive logistic regression: a statistical view of boosting (with discussion and a rejoinder by the authors). **The annals of statistics** v. 28, n. 2, p. 337-407, 2000.

GARUTTI, V.; FIGUEIREDO-GARUTTI, M. L. Caracterização de populações do lambari *Astyanax bimaculatus* (Pisces, Characidae), procedentes do campus de Jaboticabal, UNESP, São Paulo. **Naturalia** v. 17, n. 1, p. 15-29, 1992.

GARUTTI, V.; BRITSKI, H. A. Descrição de uma espécie nova de *Astyanax* (Teleostei: Characidae) da bacia do alto rio Paraná e considerações sobre as demais espécies do gênero na bacia. **Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, Série Zoologia** v. 13, p. 65-88, 2000.

GERHARD, P.; MORAES, R.; MOLANDER, S. Stream fish communities and their associations to habitat variables in a rain forest reserve in southeastern Brazil. **Environmental Biology of Fishes** v. 71, n. 4, p. 321-340, 2004.

GINTER, K.; KANGUR, K.; KANGUR, A.; KANGUR, P.; HALDNA, M. Shifts in prey selection and growth of juvenile pikeperch (*Sander lucioperca*) over half a century in a changing Lake Vörtsjärv. **Open Journal of Applied Sciences** v. 2, p. 168-176, 2012.

GOMIERO, L. M.; BRAGA, F. M. D. S. Feeding habits of the ichthyofauna in a protected area in the state of São Paulo, southeastern Brazil. **Biota Neotropica** v. 8, n. 1, p. 41-47, 2008.

GONÇALVES, G. G. G.; DANIEL, O.; COMUNELLO, É.; ARAI, F. K.; VITORINO, A. C. T. Evolução do uso e cobertura do solo na Bacia Hidrográfica do Rio Dourados-MS, Brasil. **Caminhos de Geografia** v. 11, n. 36, p. 366-374, 2010.

GORMAN, O. T.; KARR, J. R. Habitat structure and stream fish communities. **Ecology** v. 59, n. 3, p. 507-515, 1978.

GREGORY, S. V.; SWANSON, F. J.; MCKEE, W. A.; CUMMINS, K. W. An ecosystem perspective of riparian zones – focus on links between land and water. **BioScience** v. 41, p. 540–551, 1991.

HAIRSTON JR., N. G.; HAIRSTON SR., N. G. Cause-effect relationships in energy flow, trophic structure, and interspecific interactions. **American Naturalist** v. 142, n. 3, p. 379-411, 1993.

- HERRERA, L. G.; KORINE, C.; FLEMING, T. H.; ARAD, Z. Dietary implications of intrapopulation variation in nitrogen isotope composition of an old world fruit bat. **Journal of Mammalogy** v. 89, p.1184-1190, 2008.
- HOVDE, S. C.; ALBERT, O. T.; NILSSEN, E. M. Spatial, seasonal and ontogenetic variation in the diet of Northeast Arctic Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*). **ICES Journal of Marine Science** v. 59, p. 421–437, 2002.
- HUSS, M.; BYSTRÖM, P.; PERSSON, L. Resource heterogeneity, diet shifts and intra-cohort competition: effects on size divergence in YOY fish. **Oecologia** v. 158, n. 2, p. 249-257, 2008.
- HYSLOP, E. J. Stomach contents analysis – a review of methods and their applications. **Journal of Fish Biology** v. 17, p. 411-429, 1980.
- JENSEN, J. R. **Sensoriamento Remoto do Ambiente: uma perspectiva em recursos terrestres**. 2. ed. São José dos Campos-SP: Editora Parentese, 2009. 604 p.
- JOHNSON, W. C. Riparian vegetation diversity along regulated rivers: contribution of novel and relict habitats. **Freshwater Biology** v. 47, n. 4, p. 749-759, 2002.
- JOHNSON, J. A.; AARUNACHALAM, M. Feeding habit and food partitioning in a stream fish community of Western Ghats, India. **Environmental Biology of Fishes** v. 93, p. 51-60, 2012.
- JUN, Y. C.; KIM, N. Y.; KWON, S. J.; HAN, S. C.; HWANG, I. C.; PARK, J. H.; WON, D. H.; BYUN, M. S.; KONG, H. Y.; LEE, J. E.; HWANG, S. J. Effects of land use on benthic macroinvertebrate communities: Comparison of two mountain streams in Korea. **Annales de Limnologie-International Journal of Limnology** v. 47, p. S35-S49, 2011.
- KAWAKAMI, E.; VAZZOLER, G. Método gráfico e estimativa de índice alimentar aplicado no estudo de alimentação de peixes. **Boletim do Instituto oceanográfico** v. 29, n. 2, p. 205-207, 1980.
- KOBLER, A.; KLEFOTH, T.; MEHNER, T.; ARLINGHAUS, R. Coexistence of behavioural types in an aquatic top predator: a response to resource limitation?. **Oecologia** v. 161, n. 4, p. 837-847, 2009.
- LANGEANI, F.; CASATTI, L.; GAMEIRO, H. S.; CARMO, A. B.; ROSSA-FERES, D. C. Riffle and pool communities in a large stream of southeastern Brazil. **Neotropical Ichthyology** v. 3, n. 2, p. 305-311, 2005.
- LAUFER, G.; ARIM, M.; LOUREIRO, M.; PIÑEIRO-GUERRA, J. M.; CLAVIJO-BAQUET, S.; FAGÚNDEZ, C. Diet of four annual killifishes: an intra and interspecific comparison. **Neotropical Ichthyology** v. 7, n. 1, p. 77-86, 2009.

LAYMAN, C. A.; QUATTROCHI, J. P.; PEYER, C. M.; ALLGEIER, J. E. Niche width collapse in a resilient top predator following ecosystem fragmentation. **Ecology letters** v. 10, n. 10, p. 937-944, 2007.

LIMA-JUNIOR, S.E.; GOITEIN, R. A new method for the analysis of fish stomach contents. **Acta Scientiarum** v. 23, n. 1, p. 421-424, 2001.

LIMA-JUNIOR, S. E.; CARDONE, I. B.; GOITEIN, R. Fish assemblage structure and aquatic pollution in a Brazilian stream: some limitations of diversity indices and models for environmental impact studies. **Ecology of Freshwater Fish** v. 15, n. 3, p. 284-290, 2006.

LIZAMA, M. A. P. **Estudo da relação entre a comunidade parasitária, meio ambiente e dinâmica da população de *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1836) e *Astyanax altiparanae* (Garuti e Britski, 2000), na planície de inundação do alto do Rio Paraná, Brasil.** 2003. 64 p. Tese (Doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais), Núcleo de Pesquisas em Limnologia Ictiologia e Aquicultura, Universidade Estadual de Maringá, Maringá-PR, 2003.

LORION, C. M.; KENNEDY, B. P. Riparian forest buffers mitigate the effects of deforestation on fish assemblage in tropical headwater streams. **Ecological Applications** v. 19, n. 2, p. 468-479, 2009.

MATO GROSSO DO SUL. **Atlas multireferencial:** Mato Grosso do Sul. Campo Grande-MS: Secretaria de Planejamento e Coordenação Geral – SEPLAN, 1990. p. 27.

MATO GROSSO DO SUL. **Microbacia hidrográfica do Rio Dourados:** diagnóstico e implantação da rede básica de monitoramento da qualidade das águas. Campo Grande-MS: Fundação Estadual de Meio Ambiente Pantanal (FEMAP/MS. Documentos), 2000. 78 p.

MATO GROSSO DO SUL. **Bacia do Rio Ivinhema:** Diagnóstico Hidroambiental e Socioeconômico 2004-2005. Campo Grande-MS: Secretaria de Estado de Meio Ambiente e Recursos Hídricos/Instituto de Meio Ambiente Pantanal - Gerência de Recursos Hídricos, 2006.

MEHANNA, M.; PENHA, J. Fatores abióticos que afetam a distribuição do gênero *Astyanax* (Baird & Girard), 1854 em riachos de cabeceiras de Chapada dos Guimarães, Bacia do rio Cuiabá, Mato Grosso. **Bioscience Journal** v. 27, n. 1, p. 125-137, 2011.

MELO, E. T.; SALES, M. C. L.; OLIVEIRA, J. G. B. Aplicação do Índice de Vegetação por Diferença Normalizada (NDVI) para análise da degradação ambiental da microbacia hidrográfica do Riacho dos Cavalos, Crateús-CE. **Raega-O Espaço Geográfico em Análise** v. 23, p. 520-533, 2011.

- MÉRONA, B.; RANKIN-DE-MÉRONA, J. Food resource partitioning in a fish community of the central Amazon floodplain. **Neotropical Ichthyology** v. 2, n. 2, p. 75-84, 2004.
- MITTELBACH, G. G. Foraging efficiency and body size: a study of optimal diet and habitat use by bluegills. **Ecology** v. 62, n. 5, p. 1370-1386, 1981.
- MITTELBACH, G. G.; OSENBURG, G. W.; WAINWRIGHT, P. C. Variation in resource abundance affects diet and feeding morphology in the pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*). **Oecologia** v. 90, p. 8–13, 1992.
- MITTELBACH, G. G.; PERSSON, L. The ontogeny of piscivory and its ecological consequences. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences** v. 55, p. 1454–1465, 1998.
- MORAES, M.; REZENDE, C. F.; MAZZONI, R. Feeding ecology of stream-dwelling Characidae (Osteichthyes: Characiformes) from the upper Tocantins River, Brazil. **Zoologia** v. 30, n. 6, p. 645-651, 2013.
- MYKRÄ, H.; AROVIITA, J.; HÄMÄLÄINEN, H.; KOTANEN, J., VUORI, K. M.; MUOTKA, T. Assessing stream condition using macroinvertebrates and macrophytes: concordance of community responses to human impact. **Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie** v. 172, n. 3, p. 191-203, 2008.
- NUNN, A. D.; TEWSON L. H.; COWX, I. G. The foraging ecology of larval and juvenile fishes. **Reviews in Fish Biology and Fisheries** v. 22, p. 377–408, 2012.
- OLIVEIRA D. C.; BENNEMANN, S. T. Ictiofauna, recursos alimentares e relações com as interferências antrópicas em um riacho urbano no sul do Brasil. **Biota Neotropica** v. 5, n. 1, p. 1-13, 2005.
- OLIVEIRA, H.; URCHEI, M. A.; FIETZ, C. R. **Aspectos físicos e socioeconômicos da bacia hidrográfica do rio Ivinhema**. Dourados-MS: Embrapa Agropecuária Oeste, Documentos n. 25, 2000. 53 p.
- ORSI, M. L.; CARVALHO, E. D.; FORESTI, F. Biologia populacional de *Astyanax altiparanae* Guarutti & Britski (teleostei, characidae) do médio Rio Paranapanema, Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia** v. 21, n. 2, p. 207-218, 2004.
- PAVANELLI, C. S.; CARAMASCHI, E. P. Temporal and spatial distribution of the ichthyofauna in two streams of the upper Rio Paraná basin. **Brazilian Archives of Biology and Technology** v. 46, n. 2, p. 271-280, 2003.
- PAUL, M. J.; MEYER, J. L. Streams in the Urban Landscape. **Annual Review of Ecology and Systematics** v. 32, n. 1, p. 333-365, 2001.

PERSSON, L. Asymmetries in competitive and predatory interactions in fish populations. In: EBENMAN, B.; L. PERSSON. **Size-Structured Populations: ecology and Evolution**, Berlin-BE: Springer, 1988. p. 203–218.

PLATELL, M. E.; ANG, H. P.; HESP, S. A.; POTTER, I. C. Comparisons between the influences of habitat, body size and season on the dietary composition of the sparid *Acanthopagrus latus* in a large marine embayment. **Estuarine, Coastal and Shelf Science** v. 72, p. 626–634, 2007.

PUSEY, B.J.; ARTHINGTON, A. H. Importance of the riparian zone to the conservation and management of freshwater fish: a review. **Marine and Freshwater Research** v. 54, p. 1-16, 2003.

PUSEY, B. J.; ARTHINGTON, A. H.; STEWART-KOSTER, B.; KENNARD, M. J.; READ, M. G. Widespread omnivory and low temporal and spatial variation in the diet of fishes in a hydrologically variable northern Australian river. **Journal of Fish Biology** v. 77, p. 731–753, 2010.

QGIS DEVELOPMENT TEAM. **QGIS 2.6.1 Brighton**. Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project, 2014.

QUEVEDO, M.; SVANBÄCK, R.; EKLÖV, P. Intrapopulation niche partitioning in a generalist predator limits food web connectivity. **Ecology** v. 90, p. 2263–2274, 2009.

R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. [3.2.3]. Vienna-AZE: R Foundation for Statistical Computing, 2015.

REIS, R. E.; KULLANDER, S. O.; FERRARIS JR., C. J. **Check list of the freshwater fishes of South and Central America**. Porto Alegre-RS: EDIPUCRS, 2003. 729 p.

REZENDE, R. S.; SANTOS, A. M.; HENKE-OLIVEIRA, C.; GONÇALVES JR., J. F. Effects of spatial and environmental factors on benthic a macroinvertebrate community. **Zoologia** v. 31, n. 5, p. 426-434, 2014.

ROCHE, K.F.; ROCHA, O. Aspectos de predação por peixes em lagos e represas, com enfoque na planctivoria. In: ROCHE, K. F.; ROCHA, O. **Ecologia Trófica de Peixes com Ênfase na Planctivoria em Ambientes Lênticos de Água Doce no Brasil**. São Carlos-SP: Editora Rima, 2005. p. 1-24.

ROQUE, F. O.; PEPINELLI, M.; FRAGOSO, E. N.; FERREIRA, W. A.; BARILLARI, P. R.; YOSHINAGA, M. Y.; STRIXINO, S. T.; VERANI, N. F.; LIMA, M. I. S. Ecologia de macroinvertebrados, peixes e vegetação ripária de um córrego de primeira ordem em região de cerrado do Estado de São Paulo (São Carlos, SP). In: HENRY, R. **Ecótonos nas interfaces dos ecossistemas aquáticos**. São Carlos, Rima, 2003. p. 313-338.

- ROUGHGARDEN, J. Evolution of niche width. **American Naturalist** v. 106, p. 683–718, 1972.
- ROUSE, J. W. J.; HAAS, R. H.; SCHELL, J. A.; DEERING, D. W. Monitoring vegetation systems in the Great Plains with ERTS. In: **Third ERTS Symposium**. Washington-D. C.: NASA SP-351, 1974. p. 309–317.
- SABINO, J.; DEUS E SILVA, C. P. História natural de peixes da estação ecológica Juréia-Itatins. In: MARQUES, O. A. V.; DULEBA, W. **Estação ecológica Juréia-Itatins: ambiente físico, flora e fauna**. Ribeirão Preto-SP: Holos, 2004. p. 230-242.
- SCHOENER, T. W. Sizes of Feeding Territories among Birds. **Ecology** v. 49, p. 123-141, 1968.
- SIMÕES-ROCHA, A. **Modelagem da distribuição de quatro espécies de peixes do gênero *Astyanax* na bacia do Rio Ivinhema, Alto Rio Paraná**. 2013. 31p. Dissertação (Mestrado em Recursos Naturais). Unidade Universitária de Dourados, Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul, Dourados-MS, 2013.
- SOUZA, R. G.; LIMA-JUNIOR, S. E. Influence of environmental quality on the diet of *Astyanax* in a microbasin of central western Brazil. **Acta Scientiarum. Biological Sciences** v. 35, n. 2, p. 179-184, 2013.
- SMITH, W. S.; BARRELLA, W.; CETRA, M. Comunidade de peixes como indicadora de poluição. **Revista Brasileira de Ecologia** v. 1, p. 67-71, 1997.
- SÚAREZ, Y. R.; PETRERE-JÚNIOR, M. Organização das assembleias de peixes em riachos da bacia do rio Iguatemi, Estado do Mato Grosso do Sul. **Acta Scientiarum. Biological Sciences** v. 27, n. 2, p. 161-167, 2005.
- SÚAREZ, Y. R.; PETRERE-JÚNIOR, M. Environmental factors predicting fish communities structure of two neotropical rivers in Brazil. **Neotropical Ichthyology** v. 5, n. 1, p. 61-68, 2007.
- SUZUKI, F. M.; ORSI, M. L. Formação de cardumes por *Astyanax altiparanae* (Teleostei: Characidae) no Rio Congonhas, Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia** v. 25, n. 3, p. 566-569, 2008.
- SVANBÄCK, R.; EKLÖV, P. Effects of habitat and food resources on morphology and ontogenetic growth trajectories in perch. **Oecologia** v. 131, p. 61-70, 2002.
- SVANBÄCK, R.; PERSSON, L. Individual diet specialization, niche width and population dynamics: implications for trophic polymorphisms. **Journal of Animal Ecology** v. 73, n. 5, p. 973-982, 2004.

SVANBÄCK, R.; BOLNICK, D.I. Intraspecific competition affects the strength of individual specialization: an optimal diet theory method. **Evolutionary Ecology Research** v. 7, p. 993-1012, 2005.

SVANBÄCK, R.; BOLNICK, D. I. Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. **Proceedings of the Royal Society B** v.274, p. 839-844, 2007.

SVANBÄCK, R.; EKLÖV, P.; FRANSSON, R.; HOLGREN, K. Intraspecific competition drives multiple species resource polymorphism in fish communities. **Oikos** v. 117, p. 114-124, 2008.

SVANBÄCK, R.; PERSSON, L. Population density fluctuations change the selection gradient in eurasian perch. **The American Naturalist** v. 173, n. 4, p. 507-516, 2009.

SVANBÄCK, R.; RYDBER, C.; LEONARDSSON, K.; ENGLUNG, G. Diet specialization in a fluctuating population of *Saduria entomon*: a consequence of resource or forager densities?. **Oikos** v. 120, p. 848-854, 2011.

TANAKA, M. O.; DE SOUZA, A. L. T.; MOSCHINI, L. E.; OLIVEIRA, A. K. Influence of watershed land use and riparian characteristics on biological indicators of stream water quality in southeastern Brazil. **Agriculture, Ecosystems & Environment** v. 216, p. 333-339, 2016.

TINKER, M. T.; BENTALL, G.; ESTES, J. A. Food limitation leads to behavioral diversification and dietary specialization in sea otters. **Proceedings of the National Academy of Sciences** v. 105, n. 2, p. 560-565, 2008.

TONDATO, K. K.; SÚAREZ, Y. R. Temporal changes in fish species composition of headwater streams of the upper Paraguay and Paraná basins, Brazil. **Acta Scientiarum. Biological Sciences** v. 32, n. 3, p. 279-284, 2010.

UIEDA, V. S.; UIEDA, W.; CARNEIRO, A. B. C.; SILVEIRA, S. A.; MELO, M. L. S.; DORNELAS, R. H. Rede alimentar em duas comunidades de um riacho de água doce. **Anais dos Seminários de Ciências da FIUBE** v. 1, p. 97-113, 1987.

UIEDA, V. S.; BUZZATO, P.; KIKUCHI, R. M. Partilha de recursos alimentares em peixes em um riacho de serra do sudeste do Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** v. 69, n. 2, p. 243-252, 1997.

VALÉRIO, S. B.; SÚAREZ, Y. R.; FELIPE, T. R. A.; TONDATO, K. K.; XIMENES, L. Q. L. Organization patterns of headwater-stream fish communities in the Upper Paraguay-Paraná basins. **Hydrobiologia** v. 583, n. 1, p. 241-250, 2007.

- VANNOTE, R. L.; MINSHALL, G. W.; CUMMINS, K. W.; SEDEL, J. R.; CUSHING, C. E. The river continuum concept. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences** v. 37, p. 130-137, 1980.
- VIANA, L. F.; SÚAREZ, Y. R.; LIMA-JUNIOR, S. E. Influence of environmental integrity on the feeding biology of *Astyanax altiparanae* (Garutti & Britski, 2000) in the Ivinhema river basin. **Acta Scientiarum. Biological Sciences** v. 35, n. 4, p. 541-548, 2013.
- VILELLA, F. S.; BECKER, F. G.; HARTZ, S. M. Diet of *Astyanax* species (Teleostei, Characidae) in an Atlantic forest river in Southern Brazil. **Brazilian Archives of Biology and Technology** v. 45, n. 2, p. 223-232, 2002.
- VINNI, M.; HORPPILA, J.; OLIN, M.; RUUHIJÄRVI J.; NYBERG, K. The food, growth and abundance of five co-existing cyprinids in lake basins of different morphometry and water quality. **Aquatic Ecology** v. 34, p. 421–431, 2000.
- WAINWRIGHT, P. C.; RICHARD, B. A. Predicting patterns of prey use from morphology of fishes. **Environmental Biology of Fishes** v. 44, p. 97-113, 1995.
- WARBURTON, K.; RETIF, S.; HUME, D. Generalists as sequential specialists: diets and prey switching in juvenile silver perch. **Environmental Biology of Fishes** v. 51, p. 445–454, 1998.
- WERNER, E. E.; GILLIAM, J. F. The ontogenetic niche and species interactions in size-structure populations. **Annual Review of Ecology and Systematics** v. 15, p. 393-425, 1984.
- WOODWARD, G.; HILDREW, A.G. Body-size determinants of niche overlap and intraguild predation within a complex food web. **Journal of Animal Ecology** v. 71, p. 1063–1074, 2002.
- YEAKEL, J. D.; PATTERSON, B. D.; FOX-DOBBS, K.; OKUMURA, M. M.; CERLING, T. E.; MOOREE, J. W.; KOCH, P. C.; DOMINY, N. J. Cooperation and individuality among man-eating lions. **Proceedings of the National Academy of Sciences** v. 106, p. 19040-19043, 2009.
- ZAVALA-CAMIN, L. A. **Introdução aos estudos sobre alimentação natural em peixes.** Maringá-PR: Eduem, 1996. 129 p.

APÊNDICE

APÊNDICE I - Resultados

Resultados obtidos por meio dos cálculos do Índice de Especialização Individual (V) realizados para os subconjuntos de indivíduos com mesmas condições de acesso (que foram coletados na mesma sub-bacia e no mesmo período) e capacidade de utilização do recurso (mesma classe de comprimento padrão) de três espécies de *Astyanax* da bacia do rio Ivinhema, alto rio Paraná.

Tabela 1. Valores do Índice de Especialização Individual (V) calculados por sub-bacias, períodos pluviométricos e classes de comprimento padrão (CLCP) de três espécies de *Astyanax* da bacia do rio Ivinhema, alto rio Paraná. p – significância dos índices, sendo considerado significativo o $p \leq 0,05$. N° - número de indivíduos.

Espécie	Sub-bacia	Período	N°	CLCP	V	p
<i>A. lacustris</i>	Rio Brilhante	Chuvoso	5	31,8 – 41,8	0,63	0,316
			13	41,8 – 51,8	0,51	0,229
			16	51,8 – 61,8	0,49	0,008
			7	61,8 – 71,8	0,36	0,021
			5	71,8 – 81,8	0,52	0,001
			12	81,8 – 91,8	0,37	0,001
			8	> 81,8	0,19	0,002
		Seco	13	31,8 – 41,8	0,53	0,612
			12	41,8 – 51,8	0,46	0,416
			15	51,8 – 61,8	0,59	0,001
			8	61,8 – 71,8	0,23	0,225
			10	71,8 – 81,8	0,43	0,002
			14	81,8 – 91,8	0,42	0,001
			4	> 81,8	0,32	0,003
	Rio Dourados	Chuvoso	20	31,8 – 41,8	0,62	0,671
			29	41,8 – 51,8	0,57	0,068
			37	51,8 – 61,8	0,57	0,019
			30	61,8 – 71,8	0,48	0,046
			18	71,8 – 81,8	0,47	0,001
			7	81,8 – 91,8	0,36	0,001
Seco		8	31,8 – 41,8	0,62	0,400	
		32	41,8 – 51,8	0,55	0,212	
		38	51,8 – 61,8	0,43	0,006	
		12	61,8 – 71,8	0,55	0,006	
		6	71,8 – 81,8	0,70	0,001	
Espécie			6	> 81,8	0,36	0,001
	Sub-bacia	Período	N°	CLCP	V	p
		Chuvoso	9	31,8 – 41,8	0,50	0,813

<i>A. lacustris</i>	Rio Ivinhema		53	41,8 – 51,8	0,44	0,990	
			30	51,8 – 61,8	0,49	0,187	
			21	61,8 – 71,8	0,44	0,001	
			7	71,8 – 81,8	0,38	0,001	
			4	81,8 – 91,8	0,54	0,001	
		Seco	4	< 31,8	0,31	0,837	
			5	31,8 – 41,8	0,51	0,505	
			27	41,8 – 51,8	0,56	0,523	
			61	51,8 – 61,8	0,50	0,033	
			25	61,8 – 71,8	0,45	0,001	
			9	71,8 – 81,8	0,42	0,001	
			7	81,8 – 91,8	0,39	0,001	
<i>A. fasciatus</i>	Rio Brilhante	Chuvoso	5	< 31,8	0,25	0,682	
			16	31,8 – 41,8	0,44	0,293	
			10	41,8 – 51,8	0,41	0,010	
			5	51,8 – 61,8	0,40	0,004	
			3	61,8 – 71,8	0,35	0,013	
		Seco	5	31,8 – 41,8	0,49	0,287	
			9	41,8 – 51,8	0,46	0,071	
<i>A. fasciatus</i>	Rio Brilhante	Seco	12	51,8 – 61,8	0,37	0,002	
			15	61,8 – 71,8	0,59	0,001	
			9	71,8 – 81,8	0,32	0,001	
			7	81,8 – 91,8	0,58	0,001	
	Rio Dourados	Chuvoso	30	< 31,8	0,44	0,651	
			60	31,8 – 41,8	0,53	0,146	
			11	41,8 – 51,8	0,49	0,035	
			5	51,8 – 61,8	0,43	0,001	
		Seco	5	< 31,8	0,67	0,156	
			21	31,8 – 41,8	0,68	0,025	
			8	41,8 – 51,8	0,67	0,001	
			5	61,8 – 71,8	0,52	0,001	
	Rio Ivinhema	Chuvoso	3	31,8 – 41,8	0,50	0,002	
			4	51,8 – 61,8	0,51	0,001	
		Seco	6	31,8 – 41,8	0,51	0,004	
8			51,8 – 61,8	0,55	0,001		
<i>A. paranae</i>	Rio Brilhante	Chuvoso	3	< 23,4	0,35	0,001	
			4	23,4 - 33,4	0,28	0,416	
	Rio Dourados	Chuvoso	11	< 23,4	0,18	0,189	
			8	23,4 - 33,4	0,49	0,08	
			15	33,4 – 43,4	0,59	0,001	
		Seco	14	23,4 - 33,4	0,64	0,001	
			7	43,4 – 53,4	0,61	0,001	
			3	> 53,4	0,20	0,008	
	Rio Ivinhema		12	< 23,4	0,75	0,588	
			31	23,4 - 33,4	0,66	0,536	
	Espécie	Sub-bacia	Período	Nº	CLCP	V	p
			Chuvoso	23	33,4 – 434	0,52	0,048

			4	43,4 – 53,4	0,30	0,064
		Seco	8	< 23,4	0,68	0,294
			7	23,4 - 33,4	0,39	0,562
			3	33,4 – 43,4	0,57	0,001
			3	43,4 – 53,4	0,41	0,006