



**UNIVERSIDADE ESTADUAL DA PARAÍBA
PRÓ-REITORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO E PESQUISA-PRPGP
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E
CONSERVAÇÃO-PPGEC**

**ESPECIALIZAÇÃO INDIVIDUAL EM TRÊS ESPÉCIES DE PEIXES EM UM RIO
INTERMITENTE DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO**

MARIA RITA NASCIMENTO DUARTE

**JOÃO PESSOA- PB
FEVEREIRO- 2016**

MARIA RITA NASCIMENTO DUARTE

**ESPECIALIZAÇÃO INDIVIDUAL EM TRÊS ESPÉCIES DE PEIXES EM UM RIO
INTERMITENTE DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO**

Dissertação apresentada à coordenação do Curso de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da UEPB, como parte dos requisitos necessários para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

Orientador: Prof. Dr. Elvio Sergio Figueredo Medeiros

**JOÃO PESSOA- PB
FEVEREIRO- 2016**

É expressamente proibida a comercialização deste documento, tanto na forma impressa como eletrônica. Sua reprodução total ou parcial é permitida exclusivamente para fins acadêmicos e científicos, desde que na reprodução figure a identificação do autor, título, instituição e ano da dissertação.

D812e Maria Rita Nascimento Duarte

Especialização individual em três espécies de peixes em um rio intermitente do semiárido brasileiro [manuscrito] / Maria Rita Nascimento Duarte. - 2016.

76 p. : il.

Digitado.

Dissertação (Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação) - Universidade Estadual da Paraíba, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, 2016.

"Orientação: Profº Drº Elvio Sérgio Figueredo Medeiros, Departamento de Biologia".

1.Poças efêmeras 2.Variação intra-individual 3.Variação de nicho 4.Níveis tróficos 5.Peixes do semiárido I. Título.

21. ed. CDD 570

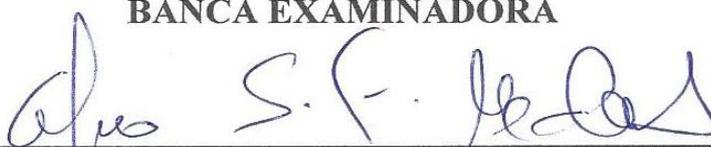
MARIA RITA NASCIMENTO DUARTE

**ESPECIALIZAÇÃO INDIVIDUAL EM TRÊS ESPÉCIES DE PEIXES EM UM RIO
INTERMITENTE DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO**

Dissertação apresentada à coordenação do
Curso de Pós-Graduação em Ecologia e
Conservação da UEPB, como parte dos
requisitos necessários para a obtenção do
título de Mestre em Ecologia e
Conservação.

Aprovado em 02 de fevereiro de 2016

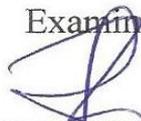
BANCA EXAMINADORA



Prof. Dr. Elvio Sergio Figueredo Medeiros / UEPB
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação/UEPB
Orientador



Dr. Helder Mateus Viana Espírito Santo / INPA
Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia
Examinador



Prof. Dr. Douglas Zeppelini Filho / UEPB
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação/UEPB
Examinador

**JOÃO PESSOA - PB
FEVEREIRO - 2016**

*Aos meus pais, por serem minha
referência como pessoa e de
vida e por sempre apoiarem as
minhas escolhas,*

Dedico.

Agradecimento

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pelo fornecimento da bolsa.

A Universidade Estadual da Paraíba (UEPB) e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação (PPGEC), pela logística.

Ao Programa Nacional de Cooperação Acadêmica (PROCAD), pelo financiamento para a missão na Universidade Federal do Ceará (UFC) e por possibilitar a interação entre as equipes de pesquisa.

Ao professor Dr.º Elvio Medeiros, pela orientação e pela parceria durante a elaboração da dissertação, pelos puxões de orelha, tenho certeza que foi para o meu crescimento profissional, a você, meus sinceros agradecimentos.

Aos meus pais José Duarte e Josinete, por terem me dado o dom da vida e me ensinara vivê-la com dignidade, que iluminaram os caminhos obscuros com afeto e dedicação para que o trilhasse sem medo e cheio de esperanças. A vocês, que se doaram inteiros e renunciaram aos seus sonhos, para que, muitas vezes, pudesse realizar os meus, meu muitíssimo obrigada.

Aos meus colegas do Laboratório de Ecologia (LABECO), Rafaela Farias, Elmo Pereira, Liliane de Jesus e Joingrid Silva, obrigada pelos ensinamentos, companheirismo, trocas de conhecimentos, brincadeiras e principalmente pela amizade construída ao longo desses anos de trabalho, com certeza cada um deixaram um pouco de si.

A professora Dr.^a Carla Rezende e a todo pessoal do Laboratório de Ecologia de Rios do Semiárido da UFC, os meus agradecimentos pelas trocas de conhecimentos e companheirismo durante os dois meses que passei com vocês.

Enfim, os momentos de alegria serviram para me permitir acreditar na beleza da vida, e os de sofrimento, serviram para um crescimento pessoal único. Serei eternamente grata a todos vocês, pessoas imprescindíveis para a realização e conclusão deste trabalho.

Obrigada!!!

“O sucesso nasce do querer, da determinação e persistência em se chegar a um objetivo. Mesmo não atingindo o alvo, quem busca e vence obstáculos, no mínimo fará coisas admiráveis.”

José de Alencar

Resumo

Na região neotropical o hábito generalista é comum em populações de peixes, especialmente em rios do semiárido. Nesses sistemas onde a distribuição dos itens alimentares varia espacial e temporalmente, espera-se que a estratégia generalista predomine entre as espécies. Este estudo objetiva quantificar a utilização de recursos alimentares e compreender a contribuição individual para o nicho populacional em três espécies de peixes, *Hoplias malabaricus*, *Geophagus brasiliensis* e *Prochilodus brevis*. Foram realizadas coletas em quatro pontos ao longo do rio Ipanema (PE) nos meses de abril e julho de 2007 (período chuvoso) e outubro de 2007 e janeiro de 2008 (período seco). As amostragens foram feitas durante o dia, usando redes de arrasto, espera e tarrafa. Os espécimes coletados foram fixados em formol 4% e preservados em álcool 70%. A dieta foi quantificada usando o método volumétrico indireto, frequência de ocorrência e a frequência numérica. Padrões espaciais de variação de itens alimentares para as espécies foram avaliados por meio Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMS). O Procedimento de Permutações Múltiplas (MRPP) foi utilizado para testar diferenças na composição da dieta entre as espécies, pontos e períodos de amostragem. O grau de especialização de cada indivíduo foi calculado utilizando um índice de similaridade proporcional. A amplitude e sobreposição de nicho foram calculadas utilizando os índices de Levins e Bolnick. Foi realizada a análise gráfica de Amundsen a fim de relacionar a composição da dieta com a seleção de presas específicas. O MRPP mostrou que houve diferenças significativas na composição da dieta entre as espécies ($A = 0,61$; $p = 0,005$). Entre os pontos de coleta a espécie *Geophagus brasiliensis* apresentou diferenças significativas entre o ponto 1 e ponto 4 (MRPP, $A = 0,14$ e $p = 0,03$) e ponto 2 e ponto 4 (MRPP, $A = 0,16$ e $p = 0,03$), a espécie *Prochilodus brevis* entre o ponto 1 e ponto 3 (MRPP, $A = 0,28$ e $p = 0,02$) e ponto 1 e ponto 4 (MRPP, $A = 0,11$ e $p = 0,04$). As três espécies apresentaram especialização individual em todos os pontos de coletas e em ambos os períodos de regime hidrológico. A espécie *Hoplias malabaricus* apresentou uma população com a maioria dos indivíduos especialistas, apresentando resto de peixe como item dominante, porém, com outros indivíduos da população consumindo uma alta abundância de presas específicas. *Geophagus brasiliensis* apresentou uma população generalista, com indivíduos da população consumindo uma variedade de itens, exibindo um componente relativamente elevado dentro-fenótipo. *Prochilodus brevis* mostrou uma população com estratégia de alimentação variada, apresentando graus de especialização com a contribuição do item alimentar *Cyclotella* e generalização, onde os itens alimentares tinham sido consumidos por mais da metade da população. Observou-se que a especialização individual está correlacionada com a sobreposição de nicho, indicando que, quanto menor sobreposição maior é o grau de especialização individual. É importante ressaltar que o maior grau de especialização individual foi observado onde houve uma maior riqueza de recursos alimentares consumidos pelas populações.

Palavras-chave: Poças efêmeras, Variação intra-individual, Variação de nicho, Níveis tróficos, Clima Semiárido.

Abstract

In the Neotropical zone the generalist habit is common among fish populations, especially in semi-arid rivers. In these systems, where the availability of food items varies spatially and temporally, it is expected that a more generalist strategy dominates. However, populations classified as generalist may actually be composed of relatively specialist individuals. This study aims at quantifying the use of food resources and understanding the individual contribution to population niche of *Hoplias malabaricus*, *Geophagus brasiliensis* and *Prochilodus brevis*. Four collections were performed at four sites along the Ipanema (PE) River, in April and July 2007 (wet season) and October 2007 and January 2008 (dry season). Sampling was performed at daylight, using gillnets, manual trawls and cast nets. The specimens collected were fixed in 4% formalin and preserved in 70% ethanol. The diet was quantified using the indirect volumetric method, frequency of occurrence and numeric frequency. Spatial patterns of variation in food items between species were evaluated using the Nonmetric Multidimensional Scaling (NMS). The Multi-Response Permutation Procedure (MRPP) was used to test the significance of differences in diet composition between species, sites and sampling periods. The degree of specialization of each individual was calculated using a proportional similarity index. The amplitude and niche overlap ratios were calculated using the Levins and Bolnick indexes. The graphical analysis of Amundsen was performed in order to correlate the diet composition with the selection of specific prey. The species showed a pattern of distribution and segregation in diet between the sampling sites. The MRPP showed that there were significant differences in the diet composition between species (MRPP, $A = 0,61$; $p = 0,00$). *Geophagus brasiliensis* specie showed significant differences between site 1 and site 4 (MRPP, $A = 0,14$; $p = 0,03$) and site 2 and site 4 (MRPP, $A = 0,16$ $p = 0,03$), the *Prochilodus brevis* specie between site 1 and site 3 (MRPP, $A = 0,28$ $p = 0,02$) and site 1 and site 4 (MRPP, $A = 0,11$; $p = 0,04$). The three species present individual specialization in all sampling sites and in both periods of the hydrological cycle. The species *Hoplias malabaricus* has a population with most experts individuals, with rest of fish as the dominant item, however, with other individuals in the population consuming a high abundance of specific prey. However *Geophagus brasiliensis* presented a generalist population, with individuals of the population consuming a variety of items, displaying a relatively high component within phenotype. *Prochilodus brevis* showed a population with varied feeding strategy, presenting degrees of specialization with the contribution of *Cyclotella* item and generalization, where food items were consumed by more than half of the population. It was observed that individual specialization is highly correlated with niche overlap, indicating that the smaller the overlap the larger the degree of individual specialization. It is important to emphasize that the greatest degree of individual specialization was observed where there was a greater availability of food resources consumed by the populations.

Key words: Ephemeral pools, Intra-individual variation, Niche variation, Trophic levels, Semi-arid climate.

Índice de figuras

Figura 1. Espécie <i>Hoplias malabaricus</i>	15
Figura 2. Espécie <i>Geophagus brasiliensis</i>	16
Figura 3. Espécie <i>Prochilodus brevis</i>	17
Figura 4. Área de estudo mostrando a localização do rio Ipanema nos estados de Pernambuco e Alagoas e os pontos de amostragem (1: 08° 39' 26.40" S; 37° 01' 58.56" O; 2: 08° 43' 17.04" S; 36° 59' 33.36" O; 3: 08° 43' 17. 04" S; 36° 59' 33.36" O; 4: 08° 54' 26.76" S; 37° 04' 57.00" O) durante o ciclo hidrológico de 2007/2008.....	65
Figura 5. Modelo teórico da análise gráfica de Amundsem, mostrando a estratégia alimentar relacionando a composição da dieta com a seleção de presas específicas.....	66
Figura 6. Composição percentual dos itens alimentares da dieta de <i>Hoplias malabaricus</i> (HM), <i>Geophagus brasiliensis</i> (GB) e <i>Prochilodus brevis</i> (PB) durante os períodos chuvoso (C) e seco (S) durante o ciclo hidrológico de 2007/2008. No gráfico estão presentes os itens alimentares com valor percentual acima de 4%.....	67
Figura 7. NMS mostrando a distribuição das espécies (\blacktriangle = <i>Hoplias malabaricus</i> , Δ = <i>Geophagus brasiliensis</i> , ∇ = <i>Prochilodus brevis</i>), com variância explicada para cada eixo e valor de estresse (A). Análise de Overlay indicando os itens alimentares que influenciaram a distribuição das espécies (B)	68
Figura 8. Histogramas de distribuição dos valores de especialização individual (IS), valores obtidos pelo procedimento de reamostragem de Monte Carlo, para a espécie <i>Hoplias malabaricus</i> nos quatro pontos de coleta e nos dois períodos do regime hidrológico. Linhas verticais vermelhas tracejadas mostram os limites de confiança de 95% da distribuição simulada, enquanto que a linha vertical azul mostra o valor real de IS para os dados originais.....	69
Figura 9. Histogramas de distribuição dos valores de especialização individual (IS), valores obtidos pelo procedimento de reamostragem de Monte Carlo, para a espécie <i>Geophagus brasiliensis</i> nos quatro pontos de coleta e nos dois períodos do regime hidrológico. Linhas verticais vermelhas tracejadas mostram os limites de confiança de 95% da distribuição simulada, enquanto que a linha vertical azul mostra o valor real de IS para os dados originais.....	70
Figura 10. Histogramas de distribuição dos valores de especialização individual (IS), valores obtidos pelo procedimento de reamostragem Monte Carlo, para a espécie <i>Prochilodus brevis</i> nos quatro pontos de coleta) e nos dois períodos do regime hidrológico. Linhas verticais vermelhas tracejadas mostram os limites de confiança de 95% da distribuição simulada, enquanto que a linha vertical azul mostra o valor real de IS para os dados originais.....	71
Figura 11. Gráficos de Amundsen para a espécie <i>Hoplias malabaricus</i> nos quatro pontos de coleta e para as duas fases do regime hidrológico.....	72

Figura 12. Gráficos de Amundsen para a espécie <i>Geophagus brasiliensis</i> nos quatro pontos de coleta e para as duas fases do regime hidrológico.....	73
Figura 13. Gráficos de Amundsen para a espécie <i>Prochilodus brevis</i> nos quatro pontos de coleta e para as duas fases do regime hidrológico.....	74
Figura 14. Correlações entre a amplitude de nicho (D) e o grau de especialização individual (PSi) para as três espécies do estudo.....	76
Figura 15. Correlações ente a sobreposição de nicho (Ojk) e o grau de especialização individual (PSi) para as três espécies do estudo.....	77

Índice de Tabelas

Tabela 1: Variáveis ambientais (média \pm desvio padrão) coletadas ao longo do rio Ipanema (PE), durante o ciclo hidrológico de 2007/2008.....59

Tabela 2: Dados do morfométricos e itens alimentares consumidos por *Hoplias malabaricus*, *Geophagus brasiliensis* e *Prochilodus brevis*, rio Ipanema (PE), 2007 2008.
.....61

Tabela 3: Abundância proporcional dos gêneros de microalgas observadas nos conteúdos estomacais de *Prochilodus brevis* durante o ciclo hidrológico de 2007/2008.....63

Tabela 4: Valores de Especialização Individual (IS), Amplitude e Sobreposição de nicho das espécies *Hoplias malabaricus*, *Geophagus brasiliensis* e *Prochilodus brevis* nos quatro pontos de coleta durante o ciclo hidrológico de 2007/2008.....64

Sumário

INTRODUÇÃO GERAL	14
Semiárido e rios intermitentes	14
Peixes do semiárido e espécies do estudo.....	15
Especialização individual	18
OBJETIVOS	21
Objetivo Geral	21
Objetivos Específicos	21
PREMISSA.....	22
HIPÓTESES	22
REFERÊNCIAS	23
CAPITULO.....	31
Introdução	31
Material e métodos	34
Área de estudo	34
Amostragens	34
Análises de dados	36
Resultados.....	40
Morfologia do rio e estrutura do habitat	40
Descrição da dieta.....	40
Especialização Individual	42
Discussão	45
Morfologia do rio e Estrutura do habitat	45
Descrição da dieta.....	45
Especialização Individual	48
Conclusão	52
Referências Bibliográficas.....	53

INTRODUÇÃO GERAL

Semiárido e rios intermitentes

Regiões áridas e semiáridas ocupam cerca de um terço da área total da superfície terrestre do planeta. Cerca de 11% do território brasileiro é classificado como sendo de clima semiárido, possuindo uma área de aproximadamente 925 mil km² e cerca de 23 milhões de habitantes (OJIMA, 2013). As principais características do clima semiárido brasileiro são os baixos índices pluviométricos, concentrados em determinados períodos do ano, e a estreita faixa de temperatura (MALTCHIK & FLORIN, 2002). Os índices pluviométricos variam entre 200 e 800 mm de precipitação anual, originando importantes períodos de seca; enquanto que a amplitude térmica anual varia entre 25 e 30 °C (MALTCHIK & DUARTE, 1999). A Caatinga, vegetação típica do semiárido, é caracterizada por florestas sazonalmente secas e vegetação arbustiva espinhosa em virtude de um regime de chuva irregular (LEAL & SILVA, 2005). As taxas de evapotranspiração nessa região são altas, principalmente nos períodos de seca, que possui ainda solos rasos e de reduzida capacidade de retenção de água (LEAL & SILVA, 2005).

Nesse contexto, os rios e riachos apresentam um caráter intermitente do fluxo hidrológico. Durante a fase de seca os rios formam poças temporárias, que podem ser classificadas em poças semipermanentes (levam vários meses ou anos para secar) e poças efêmeras ou temporárias (secam em alguns dias ou antes da próxima fase de cheias). Ambas representam um dos poucos ambientes aquáticos naturais disponíveis para as comunidades biológicas na fase seca (MALTCHIK *et al.*, 1996). Mesmo que intermitentes, os ecossistemas aquáticos do semiárido exercem um papel fundamental na sobrevivência de populações humanas (BARBOSA & MALTCHIK, 1998) e na manutenção da biodiversidade (MALTCHIK & DUARTE, 1999).

Alguns conceitos equivocados foram gerados em torno da biodiversidade no semiárido, em virtude do pouco conhecimento sobre essa região, como o de possuir baixa diversidade de espécies e endemismo e que sofreu pouca alteração antrópica ao longo dos anos (MMA, 2002). Contudo, estudos mostram que esses sistemas são muito mais ricos em diversidade de espécies do que se acreditava (ACCIOLY, 2000; MMA, 2002). Estima-se que na Caatinga ocorrem mais de 1000 espécies de plantas vasculares (das quais 1/3 é endêmica), mais de 350 espécies de aves, quase 150 de mamíferos

(muitos também endêmicos) (LEAL & TABARELLI, 2003) e 240 espécies de peixes (ROSA *et al.*, 2003), mostrando valores de riqueza e endemismo bem acima da média para outros ecossistemas similares (LEAL & TABARELLI, 2003).

Peixes do semiárido e espécies do estudo

A fauna de peixes de água doce do semiárido brasileiro ainda é pouco conhecida (SANTOS & ZANATA 2006, BUCKUP *et al.* 2007, LANGEANI *et al.*, 2009, NOGUEIRA *et al.*, 2010, RAMOS, 2012). Em um estudo mais abrangente Rosa *et al.*, (2003) registraram 240 espécies de peixes. Esses autores relatam que a falta de conhecimento preciso da sistemática e distribuição da maioria dos táxons é um dos aspectos mais importantes que limitam a avaliação da diversidade ictiofaunística e a determinação biogeográfica dos peixes da Caatinga semiárida. Para Maltchik e Duarte, (1999) não existe um modelo único de diversidade de peixes para os rios do semiárido, sugerindo que os padrões de biodiversidade em ambientes naturais aquáticos do semiárido nordestino estão relacionados com os extremos hidrológicos (cheia e seca), e consequentemente com o regime intermitentes dos rios (MEDEIROS & MALTCHIK, 1999; MALTCHIK & SILVA-FILHO, 2000; MALTCHIK & MEDEIROS, 2001).

Em rios intermitentes espera-se que as espécies de peixes apresentem alta plasticidade alimentar além de serem capazes de compartilhar os recursos tróficos disponíveis. A capacidade de uso de um variado espectro de recursos alimentares pela ictiofauna e a variabilidade na disponibilidade de recursos tem sido apontados como fatores que limitam tentativas de generalização da ecologia alimentar de peixes (ABELHA *et al.*, 2001). Isso é agravado pelo fato de que uma dieta restrita, composta por um ou poucos itens alimentares importantes, é uma estratégia arriscada para peixes de água doce (AGOSTINHO & GOMES, 2007), principalmente nas regiões onde as mudanças nas características do ambiente dependem de fatores pluviométricos como o semiárido brasileiro, onde nem sempre os mesmos itens alimentares ficam disponíveis durante todo o ciclo hidrológico.

A Caatinga, onde se encontra esses rios é um dos ecossistemas brasileiros mais degradados (LEAL & TABARELLI, 2003; LEAL & SILVA 2005), onde a diversidade de peixes vem sofrendo impacto devido a processos como alterações do clima regional, intensificação da semiaridez entre outros fatores antrópicos decorrentes da ocupação humana na região. Dessa forma, estudos sobre a biodiversidade, comportamento

alimentar e ecologia trófica em peixes é de fundamental importância para esclarecer as possíveis alterações causadas pelos impactos ambientais decorrentes da ação humana, bem como para se compreender como os rios intermitentes sustentam suas comunidades de peixes.

Hoplias malabaricus (Bloch, 1794)

A espécie *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) conhecida comumente como traíra, possui ampla distribuição geográfica, ocorrendo em toda a América do Sul, com exceção da área transandina e dos rios da Patagônia (NELSON, 1994). É um peixe neotropical pertencente à família Erythrinidae, encontrada principalmente em águas de baixas profundidades (BISTONI *et al.*, 1995; RESENDE *et al.*, 1996; SABINO & ZUANON, 1998). Esta espécie apresenta mudança no hábito alimentar de acordo com o tamanho dos indivíduos. Espécimes jovens tendem a apresentar hábito alimentar insetívoro enquanto que os adultos tendem a ser principalmente piscívoros (MORAES & BARBOLA, 1995; POMPEU & GODINHO, 2001). A predominância de peixes na dieta de *Hoplias malabaricus* tem sido descrita na literatura por diversos autores (CARVALHO *et al.*, 2002; POMPEU & GODINHO, 2001; CASEMIRO *et al.*, 2005; CORRÊA & PIEDRAS, 2009), enquanto que outros itens alimentares encontrados na dieta da espécie, como material vegetal e insetos, são considerados pouco significativos de acordo com LOUREIRO & HANH (1996).



Fig.1. Espécie *Hoplias malabaricus*. Fonte: <http://www.pbase.com>. Foto: Steve.

Geophagus brasiliensis (Quoy & Gamard, 1824)

Conhecido popularmente como cará, *Geophagus brasiliensis* (Quoy & Gamard, 1824), é uma espécie pertencente à família Cichlidae e que apresenta ampla distribuição nas bacias hidrográficas de norte a sul do Brasil (CARVALHO *et al.*, 2008). Esta espécie habita ambientes como riachos, lagos, lagoas costeiras e lagoas de planícies de inundação. Possui hábito alimentar detritívoro-iliófago (MESCHIATTI, 1995), onívoro (SABINO & CASTRO, 1990; AGUIARO & CARAMASCHI, 1998; MAZZONI & COSTA, 2007) ou bentívoro (ZATTI *et al.*, 2009) e foi classificada por GARCIA *et al.* (2006) como consumidor primário.

Adieta desta espécie exibe predominância de itens coletados diretamente do substrato. Esse comportamento alimentar foi descrito por SABINO & CASTRO (1990) por meio de observações subaquáticas em um riacho de Floresta Atlântica no rio Indaiá (SP), em que a espécie utilizou a tática alimentar de coleta do substrato e separação da presa (“*picking up substrate and sorting prey*”). Essa técnica consiste em abocanhar o substrato com a protrusão da maxila superior e expelir o sedimento pela boca e aberturas operculares. Além disso, a utilização de recursos alimentares presentes na coluna d’água e no fundo da zona litorânea demonstram que o acará explora o ambiente na busca de alimento (SABINO & CASTRO, 1990).



Fig. 2. Espécie *Geophagus brasiliensis*. Fonte: <http://www.fishbase.org>. Foto: Corrêa, F.

Prochilodus brevis (Steindachner, 1875)

A espécie *Prochilodus brevis* (Steindachner, 1875), pertencente à família Prochilodontidae, é denominada vulgarmente de curimatã e apresenta uma ampla distribuição geográfica na América do Sul. Esta espécie alimenta-se essencialmente de lodo, algas, perifíton e detritos orgânicos, sendo considerada uma espécie de regime alimentar especializado, do tipo iliófago (FUGI & HAHN, 1991). As características dos maxilares, arcos branquiais, e sistema digestivo dos Prochilodontidae lhes permite coletar e processar eficientemente os seus dois principais itens alimentares, detrito e perifíton (BOWEN, 1984). Detrito é a matéria orgânica morta sendo degradada por fungos e bactérias e perifíton representa plantas, animais e detritos que aderem à vegetação, pedras e outras superfícies expostas no ambiente aquático. O acesso às fontes de energia abundantes presentes no detrito e no perifíton é a principal causa da grande quantidade de peixes das famílias Curimatidae e Prochilodontidae nas águas doces neotropicais (BOWEN *et al.*, 1984).



Fig.3. Espécie *Prochilodus brevis*. Fonte: <http://www.fishbase.org>. Foto: Ramos, T.P.A

Especialização individual

Em rios do semiárido, as espécies devem apresentar uma alta plasticidade alimentar além de serem capazes de compartilhar os recursos tróficos disponíveis (SILVA *et al.*, 2010). Muitas populações de peixes são classificadas como generalistas explorando uma grande variedade de recursos alimentares. Porém, populações generalistas de vertebrados aquáticos podem ser compostas por indivíduos relativamente especialistas, que refletem o uso de pequenas parcelas do nicho populacional e utilização heterogênea de recursos disponíveis (ARAÚJO & GONZAGA, 2007).

A teoria ecológica clássica propõe que os indivíduos de uma população são equivalentes em termos da utilização de recursos (HUTCHINSON, 1957; LEIBOLD & MCPEEK, 2006). Esta suposição está sendo contrariada por dados empíricos, mostrando que muitas populações naturais são compostas de indivíduos ecologicamente heterogêneos e que usam diferentes subconjuntos dos recursos disponíveis (SMITH & SKULASON, 1996; BOLNICK *et al.*, 2003). Variações no nicho dentro de uma população são causadas por diversos fatores, a depender dos tamanhos corporais (indivíduos juvenis em relação aos adultos) (TOFT, 1985), sexo, uso de recursos, morfologia (SHINE *et al.*, 2002), comportamento ou ainda requisitos energéticos relacionados com a reprodução (MARTINS *et al.*, 2006; ARAÚJO & GONZAGA, 2007). Este fenômeno é chamado de especialização individual (BOLNICK *et al.*, 2003), um mecanismo que altera o nicho a nível intrapopulacional de forma que os indivíduos possam utilizar o recurso de maneira diferente do conjunto da população (BOLNICK *et al.*, 2003). Dessa forma, o nicho total de uma população seria resultado de dois componentes: o intraindividual e o interindividual (BOLNICK *et al.*, 2002). O balanço entre os dois componentes fornece o grau de especialização individual de uma população. Assim, por especialização individual pode-se entender o grau em que a dieta de um indivíduo difere da dieta de sua população ou o grau de variação individual apresentada por certa população (BOLNICK *et al.*, 2003). Assim, uma população pode ser composta por indivíduos generalistas e indivíduos especialistas (ROUGHGARDEN, 1972; BOLNICK *et al.*, 2003), estes últimos referem-se aos indivíduos que possuem um nicho mais estreito que o de sua população (por fatores não relacionados a idade ou dimorfismo sexual). Seguindo essa definição, ao longo do trabalho, os termos variação intrapopulacional, variação interindividual e especialização individual são utilizados como sinônimos.

O grau de especialização individual de uma determinada espécie pode ser determinado principalmente pela análise da dieta, permitindo conhecer os padrões de

utilização dos recursos alimentares (WINEMILLER, 1990). O conhecimento sobre a origem dos itens alimentares, o modo como as espécies os compartilham, a amplitude de nicho e as relações de sobreposição alimentar entre elas, proporcionam o entendimento da estruturação trófica de uma assembleia (DEUS & JUNIOR, 2003; BRAZIL-SOUSA & MARQUES, 2009).

De acordo com VAN VALEN, (1965); ROUGHGARDEN, (1974); SMITH & SKÚLASON, (1996) o aumento de variações intrapopulacionais muitas vezes é relacionado à utilização de novos recursos, devido à presença de poucos competidores, sendo a especialização individual normalmente associada a ambientes naturalmente com poucas espécies (ou ambientes temperados). Dessa forma, é esperado que a expansão do nicho ocorra mais pronunciadamente em ambientes com poucas espécies competidoras (BOLNICK *et al.* 2003). Consequentemente, em um ambiente tropical de alta diversidade (e consequentemente muitas espécies competidoras), é esperado que a expansão do nicho, logo, a variação intrapopulacional seja menor do que em ambientes com poucas espécies. A maior parte dos trabalhos publicados sobre especialização individual foi realizada em regiões de clima temperado (BOLNICK *et al.*, 2003), havendo pouco material publicado para a região tropical. Dos poucos trabalhos existentes para essa região (ARAÚJO & GONZAGA, 2007; MARTINS & ARAUJO, 2008; ARAÚJO *et al.*, 2009), a maioria encontrou valores de especialização individual equivalentes aos de regiões temperadas, indicando que nos trópicos pode-se observar alto grau de especialização individual. Contudo, a despeito da importância das regiões semiáridas, estudos realizados nesses sistemas ainda são incipientes, não atendendo à sua ampla distribuição e abundância no planeta bem como aos seus valores ecológicos, limnológicos e econômicos.

OBJETIVOS

Objetivo Geral

Compreender a contribuição individual para o nicho populacional de três espécies de peixes que se alimentam em diferentes níveis tróficos em um rio intermitente do semiárido brasileiro.

Objetivos Específicos

Caracterizar os habitats estudados quanto às variáveis ambientais;

Quantificar a utilização de recursos alimentares das espécies;

Identificar padrões espaciais e temporais de variações na dieta;

Analisar a sobreposição e amplitude de nicho trófico das espécies.

PREMISSA

Partindo da premissa de que em ambientes altamente variáveis, tais como rios intermitentes, onde a intensa competição diminui a amplitude de nicho é esperado um baixo grau de especialização individual para a ictiofauna. O presente trabalho tem a seguinte pergunta central:

Espécies de peixes com hábitos alimentares diferentes em ambientes variáveis exibem variação interindividual como estratégia populacional?

HIPÓTESES

No intuito de responder à pergunta central foram testadas as seguintes hipóteses:

- (1) Em um rio intermitente, comunidades de peixes que exibem alta diversidade apresentam populações com baixa especialização individual ou sua ausência.
- (2) Populações com nichos mais amplos apresentarão maior grau de especialização individual.

REFERÊNCIAS

- ACCIOLY, L. Degradação do solo e desertificação no Nordeste do Brasil. **Boletim Informativo Sociedade Brasileira de Ciência do Solo**, v.25, n.1, p.23-25. 2000.
- ABELHA, M. C. F., AGOSTINHO, A. A. Goulart, E. *et al.* Plasticidade trófica em peixes de água doce. **Acta Scientiarum, Maringá**, v.23, n.2, p. 425-434. 2001.
- AGOSTINHO, A. A., GOMES, L. C. Ecologia e manejo de recursos pesqueiros em reservatórios do Brasil. Maringá, PR: EDUEM. p.501. 2007. Buckup, P.A., Menezes, N.A. & Ghazzi, M.S. Catálogo das Espécies de Peixes de Água Doce do Brasil. Rio de Janeiro: Museu Nacional, 2007.
- AGUIARO, T. & CARAMASCHI, E. P. Trophic guilds in fish assemblages in three coastal lagoons of Rio de Janeiro State (Brazil). *Ver. Interna. Verein. Limnol.Stuttgart*, v.26, p.2.166 - 2.169. 1998.
- ARAÚJO, M. S., BOLNICK, D. I., MARTINELLI, L. A., GIARETTA, A. A. & DOS 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. & GONZAGA, M. O. Individual specialisation in the hunting wasp *Trypoxylon (Trypargilum) albonigrum* (Hymenoptera, Crabronidae). **Behav. Ecol. Sociobiol**, v.61, p.1855–1863. 2007.
- BARBOSA, C. B. & MALTCHIK, L. E. Estratégias do Sertanejo. **Ciência Hoje**, v.142, p.65 – 68. 1998.
- BISTONI, M. D. L. A., HARO, J. G. & GUTIÉRREZ, M. Feeding of *Hoplias malabaricus* in the wetlands of Dulce river (Córdoba, Argentina). **Hydrobiologia**, v.316, p.103 -107. 1995.
- BOLNICK, D. I., SVANBACK, 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., YANG, L. H., FORDYCE, J. A., DAVIS, J. M. & SVANBÄCK, R. Measuring individual-level resource specialization. **Ecology**, v. 83, p.2936-2941. 2002.
- BOWEN, S. H. & ZARET, T. M. **Detritivory in Neotropical Fish Communities**. In: (Ed.). *Evolutionary Ecology of Neotropical Fresh Water Fishes*, The Hague: W. Junk Publishers. *Detritivory in Neotropical Fish Communities*, p.59 – 66, 1984.
- BRAZIL- SOUSA, C. & MARQUES, R. M. Segregação alimentar entre duas espécies de Heptapteridae no Rio Macaé, RJ. **Biota Neotropica**, v.9, p.31-37. 2009.
- BUCKUP, P.A., Menezes, N.A. & Ghazzi, M.S. Catálogo das Espécies de Peixes de Água Doce do Brasil. Rio de Janeiro: Museu Nacional, 2007.

- CARVALHO, A. R., TAVARES, L. E. R. & LUQUE, J. L. Metacercárias tipo *Neascus* em *Geophagus brasiliensis* (Perciformes: Cichlidae) do rio do Peixe, Juiz de Fora, Brasil. *Maringá*, v.30, n.3, p.315-320. 2008.
- CARVALHO, N. L., FERNANDES, C. H. V. & MOREIRA, V. E. S. Alimentação de *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) (Osteichthyes, Erythrinidae) no rio Vermelho, Pantanal Sul Mato-Grossense. **Revista de Brasileira de Zoociências**, v.4, n.2, p.227 - 236. 2002.
- CASEMIRO, F. A. S., HAHN, N. S. & DELARIVA, R. L. Estrutura trófica da ictiofauna, ao longo do gradiente longitudinal do reservatório de Salto Caxias (rio Iguaçu, Paraná, Brasil) no terceiro ano após o represamento. **Acta Scientiarum**, v.27, n.1, p.67 - 71. 2005.
- CORRÊA, F. & PIEDRAS, S. R. N. Alimentação de *Hoplias aff. malabaricus* (Bloch, 1794) e *Oligosarcus robustus* Menezes, 1969 em uma lagoa sob influência estuarina, Pelotas, RS. **Biotemas**, v.22, n.3, p.121 - 128. 2009.
- DEUS, C. P. & JUNIOR., P. Seasonal diet shifts of seven fish in an Atlantic rainforest stream in southeastern Brazil. **Braz. J. Biol**, v.63, n.4, p.579-588. 2003.
- FUGI, R. & HAHN, N. S. Espectro alimentar e relações morfológicas com o aparelho digestivo de três espécies de peixes comedores de fundo do rio Paraná. **Revista Brasileira Biologia, Rio de Janeiro**, v.51, n.4, p. 873 - 879. 1991.
- GARCIA, A. M., HOEINGHAUS, D. J., VIEIRA, J. P., WINEMILLER, K. O., MARQUES, D. M. L. M. & BEMVENUTI, M. A. Preliminary examination of food web structure of Nicola Lake (Taim Hydrological System, south Brazil) using dual C and N stable isotope analyses. **Neotropical Ichthyology**, v.4, n.2, p.279 - 284. 2006.
- HUTCHINSON, G. E. Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology. **Concluding Remarks**, v.22, p.415-427. 1957.
- KULLANDER, S.O. & FERREIRA, E.J.G. A review of the South American cichlid genus *Cichla*, with descriptions of nine new species (Teleostei: Cichlidae). **Ichthyol. Explor. Freshw.** 17: 289- 398, 2006.
- LANGANI, F.L., BUCKUP, P.A., MALABARBA, L.R., Py-DANIEL, L.H.R., LUCENA, C.A., ROSA, R.S., ZUANON, J.A.S., Lucena, Z.M.S., BRITTO, M.R., OYAKAWA, O.T. & GOMES-FILHO, G. **Peixes de água doce** In Estado da arte e perspectivas para a Zoologia no Brasil (R.M. Rocha & W.A.P. Boeger, eds.). Curitiba: p.211-230, 2009.
- LEAL, I. & SILVA, J. Changing the course of biodiversity conservation in the Caatinga of northeastern Brazil. **Conservation Biology**, v.19, n.3, p.701-706. 2005.
- LEAL, I. R. & TABARELLI, M. Ecologia e conservação da Caatinga. **Editores Universitaria**, Universidade Federal do Pernambuco, Recife-Brasil.2003.

- LEIBOLD, M. A. & MCPEEK, M. A. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. **Ecology**, v.87, p.1399-1410. 2006.
- LOUREIRO, V. E. & HAHN, N. S. Dieta e atividade alimentar da traíra, *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) (Osteichthyes, Erythrinidae), nos primeiros anos de formação do Reservatório de Segredo - PR. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v.8, p.195 - 205. 1996.
- MALTCHIK, L., MOOLA, S. & MONTES, C. Measurement of nutrient spiralling during a period of continuous surface flow in a mediterranean temporary stream (Arroyo de la Montesina). **Hydrobiologia**, v.355, p.133-139. 1996.
- MALTCHIK, L. & DUARTE, M. D. Resistance and resilience of periphyton to disturbance by flash floods in a Brazilian semiarid stream (Riacho Serra Branca, NE, Brazil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v.71, p.791-800. 1999.
- MALTCHIK, L. & SILVA-FILHO, M. I. Resistance and resilience of the macroinvertebrate communities to disturbance by flood and drought in a Brazilian semiarid ephemeral stream. **Acta Biológica Leopoldensia**, v.22p.171-184, 2000.
- MALTCHIK, L. & MEDEIROS, E.S.F. Does hydrological stability influence biodiversity and community stability? A theoretical model for lotic ecosystems from the Brazilian semiarid region. **Journal of the Brazilian Association for the Advancement of Science**, vol. 53, p. 44-48, 2001.
- MALTCHIK, L. & FLORIN, M. Perspectives of hydrological disturbance as the driving force of Brazilian semiarid stream ecosystems. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v.14, p.35-41. 2002.
- MARTINS, E. G. & ARAÚJO, M. S. Sex and season affect individual-level diet variation in the neotropical marsupial *Gracilinanus microtarsus* (Didelphidae). **Biotropica**, v.40, n.1, p.132-135. 2008.
- MARTINS, E. G., BONATO, V., PINHEIRO, H. P. & REIS, S. F. Diet of the gracile mouse opossum (*Gracilinanus microtarsus*)(Didelphimorphia: Didelphidae) in a Brazilian cerrado: patterns of food consumption and intrapopulation variation. **Journal of Zoology**, v.269, p.21-28. 2006.
- MAZZONI, R. & COSTA, L. D. S. Feeding Ecology of Stream-Dwelling Fishes from a Coastal Stream in the Southeast of Brazil. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v.50, n.4, p.627 - 635. 2007.
- MEDEIROS, E. S. F. & MALTCHIK, L. The effects of hydrological disturbance on the intensity of infestation of Lernaean cyprinaceae in an intermittent stream fish community. **Journal of Arid Environments**, 43, 351 – 356, 1999.
- MEDEIROS, E. S. F. & MALTCHIK, L. Diversity stability of fishes (teleostei) in temporary river of the Brazilian semiarid region. *Iheringia, Série Zoologia*, v. 90, p. 157-166, 2001.

MENEZES, N.A., WEITZMAN, S.H., OYAKAWA, O.T., LIMA, F.C.T., CASTRO, R.M.C. & WEITZMAN, M.J. Peixes de água doce da Mata Atlântica: lista preliminar das espécies e comentários sobre a conservação de peixes de água doce neotropicais. São Paulo, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, 2007.

MESCHIATTI, A. J. Alimentação da comunidade de peixes de uma lagoa marginal do rio Mogi-Guaçu, SP. **Acta Limnologica Brasiliensia, Botucatu**, v.7, p.115 - 137. 1995.

MMA. Biodiversidade Brasileira avaliação e identificação de espécies prioritárias para a conservação, utilização sustentável e repartição dos benefícios da biodiversidade brasileira., p.36. 2002.

MORAES, M. F. P. G. & BARBOLA, F. Hábito alimentar e morfologia do tubo digestivo de *Hoplias malabaricus* (Osteichthyes, Erythrinidae) da Lagoa Dourada, Ponta Grossa, Paraná, Brasil. **Acta Biol. Par.**, v.24, p.1 - 23. 1995.

NELSON, J. S., Ed. **Fishes of the world**. John Wiley Sons. New York, USA, p.600, John Wiley Sons, 3^a ed. 1994.

NOGUEIRA, C., BUCKUP, P.A., MENEZES, N.A., OYAKAWA, O.T., KASECKER, T.P., RAMOS-NETO, M.B. & SILVA, J.M.C. Restricted-range fishes and the conservation of Brazilian freshwaters. **PLoS ONE**, 5(6), 2010.

OJIMA, R. Urbanization, migratory dynamics and sustainability in the Brazilian Semi-Arid Region: the role of the cities in the environmental adaptation process. **Rev. Caderno Metropoli**, v.15, n.29, p.35-74. 2013.

POMPEU, P. S. & GODINHO, A. L. Mudança na dieta da traíra *Hoplias malabaricus* (Bloch) (Erythrinidae, Characiformes) em lagoas da bacia do rio Doce devido à introdução de peixes piscívoros. **Revista Brasileira de Zoologia**, v.18, n.4, p.1219 - 1225. 2001.

RESENDE, E. K., PEREIRA, R. A. C., ALMEIDA, V. L. L. & SILVA, A. G. Alimentação de peixes carnívoros da planície inundável do rio Miranda, Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brasil. Corumbá, MS: EMBRAPA-CPAP. **EMBRAPA-CPAP, Boletim de Pesquisa**, v.3, p.36. 1996.

RESH, V. H., V., B. A., COVICH, A. P., MARTIN, E. G., G., H. W. L., M., W., SETH, R. R., ANDREW, S. L. J., BRUCE, W. & WISSMAR, R. C. The Role of Disturbance in Stream Ecology. **Journal of the North American Benthological Society**, v.7, n.4, p.433-455. 1988.

RAMOS, T.P.A. Ictiofauna de Água Doce da Bacia do Rio Parnaíba. PhD Thesis, Federal University of Paraíba, João Pessoa, 2012.

REIS, R.E., KULLANDER, S.O., FERRARIS, J. & CARL, J. 2003. Check List of the freshwater fishes of South and Central America. Porto Alegre: EDIPUCRS.

ROSA, R.S., MENEZES, N.A., BRITSKI, H.A., COSTA, W.J.E.M. & GROTH, F. **Diversidade, padrões de distribuição e conservação dos peixes da Caatinga In**

Ecologia e Conservação da Caatinga (I.R. Leal, J.M.C. Silva & M. Tabarelli, eds.). Recife: EDUFPE. p. 135-181, 2003.

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

ROUGHGARDEN, J. Niche width, biogeographic patterns among *Anolis* lizard populations. **The American Naturalist**, 108: 429–441, 1974.

SABINO, J. & CASTRO, R. M. C. Alimentação, período de atividade e distribuição espacial dos peixes de um riacho da Floresta Atlântica (sudeste do Brasil). **Revista Brasileira de Biologia, Rio de Janeiro**, v.50, p.23-36. 1990.

SABINO, J. & ZUANON, J. A stream fish assemblage in central Amazonia: distribution, activity patterns and feeding behavior. Ichthyol. **Explor. Fresh waters**, v.8, p.201 - 210. 1998.

SANTOS, A.C.A. & ZANATA, A.M. **Fishes in the Brazilian Semi-arid** In Towards Greater Knowledge of the Brazilian Semi-arid Biodiversity. (L.P. Queiroz, A. Rapini & A.M. Giuliatti, eds). Brasília. p.97-102, 2006.

SHINE, R., REED, R., SHETTY, S. & COGGER, H. Relationships between sexual dimorphism and niche partitioning within a clade of sea-snakes (Laticaudinae). **Oecologia**, v.133, p.45–53. 2002.

SILVA, M. J., FIGUEIREDO, B. R. S., RAMOS, R. T. C. & MEDEIROS, E. S. F. Food resources used by three species of fish in the semi-arid region of Brazil. **Neotropical Ichthyology**, v. 8, p.825-833. 2010.

SMITH, I. H. M., FORBES, B. C., WILMKING, M., HALLINGER, M. & TREVOR LANTZ, T. Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities. **Environmental Research Letters**, v.6, p.15. 2011.

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.

TOFT, C. A. Resource partitioning in amphibians and reptiles. **Copeia Retrieved August**, v.7, p.1–21. 1985.

VAN VALEN, L. Morphological variation and width of ecological niche. **American Naturalist**, 99, 377-389. 1965.

VARI, R.P. Phylogenetic relationships of the families Curimatidae, Prochilodontidae, Anostomidae and Chilodontidae (Pisces: Characiformes). Smithsonian Contributions to Zoology, **Smithsonian Institution Press**. n. 378. 1983.

WINEMILLER, K. O. Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks. **Ecological Monographs**, v.60, n.3, p.331-367. 1990.

ZATTI, S. A., STICCA, S. C., WISNIEWSKI, M. J. S. & POMPEU, P. S. Estudo da variação da dieta das espécies *Geophagus brasiliensis* e *Astyanax cabripinnis* (Pisces, Cichlidae / Characidae) relacionada a conservação dos córregos dos Aflitos e Ferradura, Alfenas – MG. **Anais do VIII Congresso de Ecologia do Brasil**, Caxambu - MG. 2009.



UNIVERSIDADE ESTADUAL DA PARAÍBA
Pró- Reitoria de Pós-Graduação e Pesquisa- PRPGP
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação
PPGEC

Manuscrito a ser submetido a Revista de Biologia Tropical

**Especialização individual em três espécies de peixes em um rio intermitente do
semiárido brasileiro**

Maria Rita Nascimento Duarte ¹, Jocelayne Augusta Tavares Borges
¹, Carla Ferreira Rezende² Elvio Sergio Figueredo Medeiros ¹

¹ Grupo de Ecologia de Rios do Semiárido, Universidade Estadual da Paraíba- UEPB,
Rua Horácio Trajano de Oliveira, S/N, Cristo Redentor, CEP 58020-540, João Pessoa,
PB, Brasil. mariaritand@gmail.com¹, joh.borges@gmail.com¹
elviomedeiros@uepb.edu.br¹

² Laboratório de Ecologia de Rios do Semiárido, Universidade Federal do Ceará- UFC,
Campus do PICI, Centro de Ciências, bloco 909, Departamento de Biologia,
CaixaPostal:602, CEP: 60455-970, Fortaleza, CE, Brasil. carlarezende.ufc@gmail.com.

Abstract: In the Neotropical zone the generalist habit is common among fish populations, especially in semi-arid rivers. In these systems, where the availability of food items varies spatially and temporally, it is expected that a more generalist strategy dominates. However, populations classified as generalist may actually be composed of relatively specialist individuals. This study aims at quantifying the use of food resources and understanding the individual contribution of population niche of *Hoplias malabaricus*, *Geophagus brasiliensis* and *Prochilodus brevis*. Four collections were performed at four sites along the Ipanema (PE) River, in April and July 2007 (wet season) and October 2007 and January 2008 (dry season). Sampling was performed at daylight, using gillnets, manual trawls and cast nets. The specimens collected were fixed in 4% formalin and preserved in 70% ethanol. The diet was quantified using the indirect volumetric method, frequency of occurrence and numeric frequency. Spatial patterns of variation in food items between species were evaluated using the Nonmetric Multidimensional Scaling (NMS). The Multi-Response Permutation Procedure (MRPP) was used to test the significance of differences in diet composition between species, sites and sampling periods. The degree of specialization of each individual was calculated using a proportional similarity index. The amplitude and niche overlap ratios were calculated using the Levins and Bolnick indexes. The graphical analysis of Amundsen was performed in order to correlate the diet composition with the selection of specific prey. The species showed a pattern of distribution and segregation in diet between the sampling sites. The MRPP showed that there were significant differences in the diet composition between species (MRPP, $A = 0,61$; $p = 0,00$). Between the sampling points the *Geophagus brasiliensis* species showed significant differences between site 1 and site 4 (MRPP, $A = 0,14$; $p = 0,03$) and site 2 and site 4 (MRPP, $A = 0,16$ $p = 0,03$), the *Prochilodus brevis* species between site 1 and site 3 (MRPP, $A = 0,28$ $p = 0,02$) and site 1 and site 4 (MRPP, $A = 0,11$; $p = 0,04$). The three species present individual specialization in all sampling sites and in both periods of the hydrological cycle. The species *Hoplias malabaricus* has a population with most expert individuals, with rest of fish as the dominant item, however, with other individuals in the population consuming a high abundance of specific prey. However *Geophagus brasiliensis* presented a generalist population, with individuals of the population consuming a variety of items, displaying a relatively high component within phenotype. *Prochilodus brevis* showed a population with varied feeding strategy, presenting degrees of specialization with the contribution of *Cyclotella* item and generalization, where food items were consumed by more than half of the population. It was observed that individual specialization is highly correlated with niche overlap, indicating that the smaller the overlap the larger the degree of individual specialization. It is important to emphasize that the greatest degree of individual specialization was observed where there was a greater availability of food resources consumed by the populations.

Key words: Ephemeral pools, Intra-individual variation, Niche variation, Trophic levels, Semi-arid climate.

Introdução

Estudos sugerem que a diversidade de espécies em ambientes aquáticos naturais do semiárido brasileiro seja maior do que a atualmente estimada (Rosa *et al.*, 2003) e que esta diversidade seja relacionada com os extremos hidrológicos (cheia e seca). Os padrões de diversidade de espécies seriam consequência do regime intermitente dos rios, e da dinâmica dos ambientes aquáticos temporários e semi-permanentes, como poças e lagoas marginais durante a fase seca (Medeiros & Maltchik, 1999; Silva *et al.*, 2010). Deste modo, um dos aspectos importantes para a manutenção da biodiversidade de rios e riachos do semiárido brasileiro é conhecer os processos ecológicos nessas poças e como elas são capazes de sustentar (do ponto de vista trófico) a variedade de organismos ali presentes, desde algas até peixes.

Em ambientes tropicais o hábito generalista é comum em populações de peixes (Lowe-McConnell, 1987) inclusive em rios do semiárido (Silva, *et al.*, 2010), onde as espécies exploram uma grande variedade de recursos alimentares. Porém, populações generalistas podem ser compostas por indivíduos relativamente especialistas, refletindo o uso de pequenas parcelas do nicho populacional e utilização heterogênea de recursos disponíveis (Araújo & Gonzaga, 2007; Smith *et al.*, 2011). A especialização individual em populações generalistas possui implicações ecológicas e evolutivas importantes, principalmente no tocante à estabilidade de comunidades em ambientes variáveis como os rios intermitentes, uma vez que modelos populacionais preveem que populações variáveis tendem a apresentar uma dinâmica mais estável (Kendall, 2002). A presença de variação intrapopulacional pode gerar interações dependentes de frequência responsáveis pela evolução do dimorfismo sexual (Bolnick *et al.*, 2003) morfotipos discretos (Smith & Skúlason, 1996) e até mesmo divergência evolutiva (Bolnick *et al.*, 2007; Dieckmann & Doebeli, 1999).

No contexto de alta variabilidade espaço-temporal e alta diversidade, a ocorrência de espécies generalistas ou especialistas deveria estar relacionada à dinâmica de recursos alimentares disponíveis (Uieda & Pinto, 2011), ou seja, em sistemas onde os itens alimentares disponíveis variam espacial e temporalmente, espera-se que estratégias mais generalistas devam predominar entre as espécies (Roughgarden, 1975). Uma estratégia alimentar mais restrita, ou preferência por itens alimentares específicos, não seria vantajosa em peixes de ambientes aquáticos sujeitos a grandes variações temporais na presença de água e consequente estrutura do habitat, uma vez que o mesmo item alimentar não estaria disponível durante todo o ciclo hidrológico (Agostinho & Gomes,

2007). O generalismo trófico ocorre em populações que não sofrem, ou sofrem mínimo efeito de competições interespecíficas (Bolnick *et al.*, 2002), supostamente em comunidades de baixa riqueza de espécies. O grau de distinção individual intraespecífico pode, nesse contexto, interferir sobre a diversidade, por levar a alterações na dinâmica populacional e nas interações das espécies (Araújo *et al.*, 2011; Bolnick *et al.*, 2007). Entretanto, se o nicho individual é restrito por interações funcionais a expansão do nicho deve ocorrer em nível populacional com o aumento da variação interindividual na utilização de recursos tróficos (Van Valen, 1965).

Esta variação intrapopulacional, ou especialização individual, é explicada pela “hipótese da variação de nicho” (HVN) (Van Valen, 1965), a qual propõe que uma população tende a se tornar mais generalista quando esta é liberada de intensa competição interespecífica. A consequente expansão do nicho ocorreria como resultado de uma maior variação entre os indivíduos, ao invés de maior amplitude do nicho individual. Van Valen (1965) postulou que populações com nichos mais amplos muitas vezes possuíam maior variabilidade que populações de nichos estreitos. Outro pressuposto da HVN, é que não seria esperado observar especialização individual em populações naturais a não ser que houvesse restrições na amplitude do nicho dos indivíduos. Tais restrições na amplitude do nicho são o resultado de trocas funcionais (ou “trade-offs”). As trocas funcionais estão associadas ao comportamento, morfologia ou base fisiológica das espécies (Lister, 1976), e impedem os indivíduos de uma população de utilizar o conjunto de recursos disponíveis. Por outro lado, em populações com maior variação fenotípica, os indivíduos podem utilizar diferentes partes do nicho trófico, levando a especialização individual, e consequentemente, populações com nichos mais amplos demonstrariam maior grau de especialização individual (Van Valen, 1965).

A expansão do nicho populacional, resultante do aumento na variação entre os indivíduos da população, ou seja, da especialização individual, tem sido associada, principalmente, a comunidades de ambientes temperados e que apresentam baixa riqueza de espécies (Roughgarden, 1974; Smith, *et al.*, 2011; Van Valen, 1965). Por outro lado, em comunidades sujeitas a perturbações ambientais naturais, onde a variabilidade de recursos disponíveis é grande e os padrões de distribuição espacial e temporal de espécies apresentam ampla variação (Farias *et al.*, 2012; Medeiros & Silva, 2008) as espécies podem utilizar nichos ecológicos vazios resultando em especialização individual.

Os peixes generalistas, são os principais componentes das teias tróficas, sendo considerados importantes conectores de fluxo de energia e matérias entre cadeias alimentares separadas espacialmente (Winemiller & Jepsen, 1998), entretanto, se os indivíduos predadores se especializam em recursos associados a diferentes habitats, a conectividade entre as teias tróficas seria limitada, devido ao possível desenvolvimento de partilha intrapopulacional de recursos (Quevedo *et al.*, 2009). Além disso, os peixes tropicais seguem uma tendência de modificar suas dietas, ampliando ou alterando seus nichos, em situações onde há diminuição na disponibilidade de seus alimentos usuais e aumento de outros (Abelha *et al.*, 2001). As espécies desse estudo foram escolhidas por se alimentarem em diferentes níveis tróficos. Segundo Attayde *et al.* (2007), *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) é uma espécie encontrada em todas as bacias hidrográficas da América do Sul, com exceção da área transandina dos rios da Patagônia. Estudos referem-se a esta espécie como planctívora-insetívora na fase larval-juvenil e quando adulta é essencialmente uma predadora de peixes (piscívora). *Geophagus brasiliensis* (Quoy & Gaimard, 1824) é típica de ambientes lênticos, usa o substrato em seu comportamento onívoro, alimentando-se de larvas de insetos e zooplâncton quando jovem (com menos de 4 cm) (Aguiaro & Caramaschi, 1998). A medida que cresce, gastrópodes, matéria vegetal, sedimentos e algas são incorporados à sua dieta (Lazzaro, 1991; Moraes *et al.*, 2004). *Prochilodus brevis* (Steindachner, 1875) é uma espécie nativa da região semiárida do Brasil (Rosa. *et al.*, 2003), em geral, apresenta hábito alimentar iliófago, consumindo matéria orgânica depositada no fundo dos corpos de água e perifíton (Souza *et al.*, 2009).

A amplitude de nicho e estratégias alimentares podem ser avaliadas de diversas formas, incluindo índices de diversidade e sobreposição de nicho, variações no tamanho do predador e da presa, avaliação da dieta e uso de isótopos estáveis (Araújo & Gonzaga, 2007). A análise da dieta é o método mais usado para se inferir o grau de especialização de uma determinada espécie (Araújo *et al.*, 2009; Araújo & Gonzaga, 2007). Entretanto, estudos usando essa abordagem ainda são bastante incipientes no Brasil e inexistentes para o semiárido, onde pouco se conhece sobre o grau de distinção individual em populações de peixes e quais suas implicações para a dinâmica dos rios intermitentes. Partindo do pressuposto que em ambientes altamente variáveis, tais como rios intermitentes, onde a intensa competição diminui a amplitude de nicho é esperado um menor grau de especialização individual das espécies. Desta forma este estudo pretende testar as hipóteses de que (1) em um rio intermitente, comunidades de peixes

que exibem alta diversidade apresentam baixa especialização individual ou sua ausência (2) populações com nichos mais amplos apresentarão maior grau de especialização individual.

Material e métodos

Área de estudo

Este estudo foi realizado na bacia hidrográfica do rio Ipanema, um dos principais afluentes intermitentes do Baixo rio São Francisco (Beltrão *et al.*, 2005; Pyke, 1978). A área de estudo representa o trecho mais alto do rio Ipanema onde a hierarquia é inferior a terceira ordem (Strahler, 1964). Nesse trecho o rio localiza-se na mesorregião Agreste e na microrregião do Vale do Ipanema no estado de Pernambuco (Beltrão, *et al.*, 2005). Está inserido na área geoambiental do planalto da Borborema com altitude média variando entre 650 e 1.000 metros (Beltrão, *et al.*, 2005). A região está dentro do domínio do clima semiárido quente do tipo BSh (Classificação Köppen), com temperatura média de 25 °C e precipitação anual média de 1.095,9 mm (Rodal *et al.*, 1998). As chuvas se concentram entre os meses de fevereiro e julho (Rodal, *et al.*, 1998). A vegetação da região é composta de floresta de Caatinga caducifólia e subcaducifólia, típicas da região de agreste (Beltrão, *et al.*, 2005).

Foram realizadas quatro coletas em quatro pontos diferentes ao longo do trecho estudado do rio Ipanema (PE) (Fig. 4). A primeira e a segunda coleta foram realizadas durante o período chuvoso entre 14 e 17 de abril e 16 e 17 de julho de 2007. A terceira coleta ocorreu entre os dias 27 e 29 de outubro de 2007 e a quarta coleta entre os dias 12 e 17 de janeiro de 2008, ambas foram realizadas no período seco. Os pontos amostrados representam um trecho de 100 a 500 metros de rio (quando da presença de fluxo superficial de água), poças intermitentes durante o período seco e um reservatório no caso do ponto 2 (Fig. 4).

Amostragens

Para o estudo foram coletados exemplares das espécies *Hoplias malabaricus*, *Geophagus brasiliensis* e *Prochilodus brevis*. Os exemplares foram coletados utilizando-se três redes de espera com 10 m de comprimento cada e com malhas de 30 mm, 40 mm e 50 mm entrenós. O tempo de utilização das redes de espera foi de aproximadamente 6 horas, sendo verificadas a cada 3 horas. Também foram utilizadas

duas redes de arrasto (4 m de comprimento, 1,5m de altura e malha 5 mm; e 20 m de comprimento, 2 m de altura e 12 mm de malha) com utilização máxima de 4 arrastos em diferentes pontos de cada localidade. Foi utilizada uma tarrafa de 2 m de altura com malha de 12 mm de entrenós que foi arremessada no mínimo 3 e no máximo 12 vezes ao longo de cada ponto de coleta. O esforço amostral foi padronizado em todos os locais. Essas coletas foram realizadas com autorização do IBAMA nº. 032-DIFAP de 23 de março 2006.

Em campo, os peixes coletados foram fixados em formol (4%). Posteriormente, os espécimes foram identificados com auxílio dos trabalhos de Britski *et al.*(1984), Gomes-Filho (1999), Groth (2002)e Vieira (2002) e preservados em álcool 70%.

Dentre as variáveis ambientais, foram medidas variáveis físicas e químicas, morfometria local, composição do sedimento e estrutura do habitat em cada ponto. As variáveis físicas e químicas foram estimadas através de medidores portáteis, pH (TECNOPON MPA- 210), condutividade ($\mu\text{S}/\text{cm}$) (TECNOPON MCS-150) e oxigênio dissolvido (mg/L) e temperatura ($^{\circ}\text{C}$) (Lutron DO5510). A transparência da água (cm) foi medida usando disco de Secchi e a velocidade da água (m/s) foi estimada pelo método da boia de Maitland, (1990).

Para a avaliação das características morfológicas, foi medido o comprimento e largura das poças temporárias com auxílio de receptor GPS e trena métrica. Dois ou três transectos foram estabelecidos em cada poça, a fim de medir a largura em diferentes pontos. Várias medidas de profundidade ao longo de cada transecto foram feitas a distâncias equivalentes.

Com o intuito de quantificar a estrutura do habitat e classificar os ambientes estudados quanto a disponibilidade de recursos, os seguintes atributos foram estimados: presença de macrófitas, vegetação submersa, vegetação flutuante, algas, vegetação ribeirinha, folhíço, raízes e galhos de árvores próximas. Os ambientes também foram classificados quanto ao substrato, sendo estimadas as proporções de lama, areia, cascalho e seixos. Seguindo a metodologia de Medeiros (2008), estes elementos foram estimados visualmente representando sua contribuição proporcional (%) para o perímetro alagado, tendo em vista que a maioria desses elementos está concentrada nas margens. As medidas foram feitas em transectos paralelos à margem dos ambientes estudados. Os dados apresentados representam a proporção média (%) de cobertura de cada atributo medido para cada poça/ trecho de rio em cada coleta (Medeiros & Silva, 2008).

Para a análise do conteúdo estomacal, os peixes tiveram seu comprimento total (CT) e comprimento padrão (CP) (em mm) medidos antes do estômago ser removido. Os estômagos foram colocados em placa de Petri e observados com um microscópio estereoscópico para análise macroscópica do conteúdo. O grau de repleção foi estimado através de uma avaliação visual do estômago sobre uma folha de papel milimetrado, atribuímos um valor entre 0 para os estômagos vazios e 100 para os estômagos cheios, refletindo percentuais de volume do estômago ocupados por alimento (Medeiros & Silva, 2008). Apenas os estômagos com grau de repleção maior ou igual a 20% foram considerados nas análises estáticas. Este procedimento foi adotado para evitar atribuição de maior peso aos estômagos com itens muito digeridos e de difícil identificação e consequentemente evitar subestimação dos itens ingeridos (Pusey & Read, 1995).

Para analisar a contribuição de cada item alimentar foram utilizados a frequência de ocorrência e o método volumétrico indireto (Arthington, 1992; Pusey. *et al.*, 2000). Após a identificação dos itens, eles foram esmagados até atingirem uma altura aproximada de 1 mm, sua área em milímetros foi estimada e o volume em mm^3 calculado (Pusey., *et al.*, 2000). Os itens encontrados foram identificados aos níveis taxonômicos mais baixos com o auxílio dos trabalhos de Edmondson, (1959), Igranet. *al.* (1997) e Mccafferty, (1983) e Hawking, (1997), entre outros e distribuídos em categorias.

Devido à grande quantidade de sedimento presente no conteúdo estomacal da espécie *Prochilodus brevis*, uma análise microscópica do conteúdo estomacal foi realizada para determinar a composição e abundância da comunidade de algas na dieta. O procedimento de análise algal consistiu na preparação de três lâminas para cada conteúdo estomacal diluído em 10 ml de álcool 70%. Para cada lâmina foram identificados e contados todos os indivíduos presentes em três transectos horizontais determinados aleatoriamente (Figueiredo *et al.*, 2009). A identificação foi realizada de acordo com Bicudo & Menezes, (2006) e Francheschini, (2010).

Análises de dados

Para as análises dos dados, as três espécies foram separadas de acordo com os quatro pontos de coleta e com os períodos chuvoso e seco. A fim de calcular a contribuição de um determinado item alimentar na dieta, a ocorrência, o volume e a quantidade de cada item alimentar nos estômagos foram expressos em porcentagem. A

frequência da ocorrência (FO%) foi calculada através do número de vezes que um item alimentar ocorreu no estômago de uma dada espécie, dividido pelo número total de estômagos da espécie (Hyslop, 1980). O volume dos itens foi calculado com base nas médias de cada item, pela média total, multiplicando o valor por cem, dando assim a porcentagem do volume que cada item ocupou na dieta das espécies. A frequência numérica (FN%), foi calculada pelo somatório de cada item alimentar, dividido pelo o somatório total de itens e multiplicado por cem.

Padrões espaciais de variação de dieta das espécies foram avaliados por meio de Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMS), com base na distância de Bray-Curtis da matriz de dados (McCune & Grace, 2002), com os dados relativizados e transformados pelo arcoseno da raiz quadrada (Sokal & Rohlf, 1981). Uma análise de “overlay” foi realizada para determinar quais itens alimentares influenciaram a NMS e o Procedimento de Permutações Múltiplas (MRPP) (McCune & Grace, 2002) foi utilizado para testar diferenças na composição da dieta entre as espécies, pontos e períodos de amostragem. As análises de MRPP forneceram um valor de A que representa o grau de homogeneidade encontrada dentro do grupo. Quando a composição da dieta for idêntica entre as espécies, períodos ou pontos de coletas A assume o valor de 1, quando A assume o valor de 0 a heterogeneidade da dieta dentro do grupo é igual a esperada pelo acaso (McCune & Grace, 2002; McCune & Mefford, 1999). As análises foram realizadas no programa estatístico PC-ORD (McCune & Mefford, 1999) com nível de significância de 0.05.

Com o intuito de testar a hipótese de que as populações estudadas apresentam baixa especialização individual ou sua ausência, o grau de especialização de cada indivíduo foi calculado utilizando um índice de similaridade proporcional (*proportional similarity*, PS). Desta forma, a sobreposição entre a dieta do indivíduo i e de sua população foi estimada através da fórmula: $PS_i = 1 - 0.5 \sum_j |P_{ij} - q_j|$, onde P_{ij} descreve a proporção do item j na dieta do indivíduo i e q_j é a proporção do recurso j no nicho da população (Bolnick, *et al.*, 2002). Para indivíduos que se especializam em um único item alimentar, PS_i assume o valor de q_j . Para indivíduos que consomem os recursos na mesma proporção que a população como um todo, PS_i adquire valor igual a 1 (um). A média de PS_i representa o grau de sobreposição entre a dieta dos indivíduos e da população como um todo, sendo utilizado como uma estimativa do grau de especialização individual da população (*individual specialization*, IS) que é calculado

através da fórmula: $IS = \sum_i (PS_i) / N$. A partir desse cálculo, os valores de IS mais altos representam graus mais baixos de especialização individual.

A fim de testar a significância estatística dos valores de IS foi feito a partir do teste de Monte Carlo, um total de 999 reamostragens de populações simuladas a partir do conjunto de dados originais, cada uma das populações foram geradas com um número de indivíduos igual ao número da população real e a cada indivíduo foi atribuído itens aleatórios da dieta a partir da distribuição de recursos da população, dessa forma, foi produzido um modelo nulo correspondente a uma população composta por indivíduos generalistas (Costa *et al.*, 2015; Zaccarelli, Bolnick, *et al.*, 2013). O valor de IS é então recalculado para cada conjunto de dados reamostrados, onde, as populações simuladas que tiveram valores de IS inferiores ao valor IS real correspondem a um valor de p não paramétrico do IS observado. Os valores obtidos pelo procedimento de reamostragem de Monte Carlo são apresentados em histogramas mostrando a distribuição dos valores de IS, os limites de confiança de 95% da distribuição simulada, e o valor real de IS para os dados originais.

Para calcular esse índice foi utilizada a proporção volumétrica dos itens alimentares. Para a espécie *Prochilodus brevis* foi considerada a análise microscópica utilizando, dessa forma, a proporção numérica dos itens alimentares. As análises foram calculadas no programa estatístico R utilizando o pacote Especialização Individual (RInSp) versão 1.0 (R Development Core Team, 2013; Zaccarelli, Mancinelli, *et al.*, 2013).

A fim de facilitar o entendimento da relação entre a composição da dieta com a seleção de presas específicas foi realizada a análise gráfica de Amundsen *et al.* (1996) (Fig. 5). Essa representação gráfica compara a proporção de ocorrência dos itens na dieta com o parâmetro da abundância da presa específica (Pianka, 1973). A análise define dois componentes que determinam a variação intraespecífica (WPC) e interespecífica (BPC). O primeiro é a variação individual que mostra o uso de recursos pelo próprio indivíduo (o componente dentro-fenótipo, WPC) e o segundo é a variação no uso de recursos entre indivíduos (o componente entre-fenótipo, BPC) (Giller, 1984; Pianka, 1988; Roughgarden, 1972; Wootton, 1990). A soma dos dois componentes combina para formar a largura total de nicho (Giller, 1984). Uma população com um alto componente entre fenótipo para a largura de nicho consistiria em indivíduos especializados, com pouca ou nenhuma sobreposição no uso de recursos, ao passo que uma população com um alto componente dentro-fenótipo seria composto por

generalistas, cada um explorando uma vasta gama de recursos levando a uma maior sobreposição de nicho (Giller, 1984; Pianka, 1988).

Para testar a hipótese de que populações com nichos mais amplos apresentam maior grau de especialização individual, foi feita uma correlação entre os valores de especialização individual (IS) e a amplitude de nicho (D). Para calcular D foi utilizado o índice de Levins (1968), onde, a amplitude de nicho trófico de cada espécie foi estimada pela medida da uniformidade de distribuição de indivíduos entre os recursos utilizados, através da fórmula: $D = 1 / \sum p_j^2$, onde p_j é a proporção da dieta que é representada pelo item j . O valor mínimo desse índice é 1, quando apenas um tipo de presa é encontrado na dieta e máximo de n , sendo n o número total de itens ou categorias alimentares, cada um representando uma proporção igual na dieta (Levins, 1968).

Além disso, para saber se o grau de especialização individual está relacionado com a sobreposição de nicho, para cada espécie foi realizada uma correlação entre os valores de especialização individual e os valores de sobreposição da dieta entre os pares de indivíduos (O_{jk}). No cálculo da sobreposição de nicho, para n indivíduos, uma matriz $n \times n$ é criada, em que cada célula O_{ik} representa a sobreposição da dieta entre indivíduo i e indivíduo k . A sobreposição varia de 0, quando os indivíduos não possuem presa em comum, a 1, quando os indivíduos consomem a mesma presa em proporções idênticas. A sobreposição individual é calculada através da fórmula: $O_{ik} = \sum_j \min(p_{ij}, p_{kj})$, onde p_{ij} e p_{kj} são as proporções do recurso j para os dois indivíduos (Bolnick, *et al.*, 2002).

Resultados

Morfologia do rio e estrutura do habitat

O rio Ipanema apresentou fluxo de água superficial (variando de 0 a 18,1m/s) durante o período chuvoso e ausência de fluxo no período seco quando se intensificou a formação de poças. Os valores de pH (variando de 7,4 a 8,9) e oxigênio dissolvido (3,2 a 14 mg/l) indicam águas relativamente neutras a levemente alcalinas e bem oxigenadas. A condutividade se manteve acima dos 500 $\mu\text{S}/\text{cm}$ (com mínimo de 597,5 e máximo de 1269 $\mu\text{S}/\text{cm}$), e a temperatura da água variou entre 23, 3 e 30,7 °C. A profundidade de Secchi (turbidez) variou entre 14,8 e 79,5 cm. A largura e a profundidade média dos trechos estudados foi maior durante o período com presença de fluxo de água superficial. A composição do sedimento foi representada principalmente por lama e areia, enquanto que o habitat físico marginal foi composto principalmente por macrófitas aquáticas, galhos, capim, algas e folhiço, com porções menores de cobertura vegetal e vegetação submersa (Tabela 1).

Descrição da dieta

Um total de 434 estômagos foi analisado (Tabela 2), destes, 89 apresentaram GR<20%. Dentre as espécies do estudo, *Hoplias malabaricus* obteve o maior número de estômagos com o grau de repleção < 20%. O comprimento total dos peixes variou entre 69,12-105,13 mm, e o comprimento padrão entre 53,13-82,25 mm, sendo a espécie *Prochilodus brevis* a que apresentou maior comprimento total e comprimento padrão. A frequência de ocorrência dos itens alimentares nos estômagos de *Hoplias malabaricus* revela um total de 24 itens alimentares na dieta, sendo estes distribuídos em cinco categorias. As categorias mais representativas foram peixe (70,36%) e Crustacea (15,89%), seguidas por Insecta (5,16%) e material vegetal (1,10%). Outros itens alimentares representaram 7,49%, que englobam sedimento, material digerido, material não identificado, Acari e Nematoda. Na dieta de *Geophagus brasiliensis* foram identificados 32 itens alimentares, que foram agrupados em seis categorias. As categorias Insecta (24,52%) e Mollusca (14,92%) foram as mais representativas, seguidas por Crustacea (9,83%), material vegetal (5,18%) e peixe (4,28%). Outros itens representaram 41,28%. A dieta de *Prochilodus brevis* foi composta principalmente pelo item sedimento (99,69%), e este foi encontrado em todos os estômagos que tiveram

GR>20%. Os itens material vegetal não identificado (0,27%), Ostracoda (0,03%), Gastropoda (0,01%) e larva de Chironomidae (0,001%) foram pouco representativos na dieta da espécie (Tabela 2).

O item sedimento inclui cristais de areia, matéria orgânica particulada fina e material inorgânico, que são componentes do substrato. A análise microscópica dos conteúdos estomacais de *Prochilodus brevis* mostrou a ocorrência de microalgas que foram ingeridos com o sedimento. As microalgas consumidas foram Bacillariophyta (78,53%), Cyanobacteria (12,99%), Chlorophyta (4,61%) e Euglenophyta (3,87%) (Tabela 3).

Resto de peixe foi o item mais consumido pela espécie *Hoplias malabaricus* tanto no período chuvoso (68,97%) quanto no seco (80,04%) (Fig. 3). *Geophagus brasiliensis* apresentou um maior generalismo trófico, consumindo muitos itens alimentares em ambas as fases do regime hidrológico, no período chuvoso larva de Chironomidae (31,31 %) foi o item mais representativo, seguido por Gastropoda (22,47%), ninfa de Anisóptera (6,98%) e fragmento de inseto (5,34%). No período seco Gastropoda representou 22,47% dos itens. Ainda houve a ingestão de outros itens alimentares como, material vegetal não identificado (11,85%), resto de peixe (10,69%), larva de Ephemeroptera (8,45%) e larva de Chironomidae (7,66%). *Prochilodus brevis* teve sedimento como item mais expressivo em ambas as estações com 99,67% e 99,74% (Fig. 3). A análise microscópica mostra que durante o período chuvoso *Prochilodus brevis* ingeriu uma maior quantidade de *Cyclotella* (56,80%), *Bacillariophyta* (22,60%) e *Oscillatoria* (12,00%), enquanto que no período seco, *Bacillariophyta* (39,15%), *Cyclotella* (19,84%), *Monoraphidium* (16,10%) e *Phacus* (15,40%) foram mais representativos.

Houve segregação na dieta entre as três espécies. A solução bidimensional da NMS explicou 70,5 % da variabilidade dos dados, resultando em um stress de 12,0. O primeiro eixo explicou 18,2% da variação e o segundo eixo explicou 52,3 % (Fig. 7A). O item alimentar resto de peixe influenciou a distribuição da espécie *Hoplias malabaricus* na parte superior direita do gráfico, este item apresentou fraca correlação com o eixo 2 e correlação positiva com o eixo 1. Tendo em vista que *Geophagus brasiliensis* apresentou uma dieta composta por uma variedade de itens, com alta proporção de material digerido (38,60%), e este, não ter sido considerado para essa análise, não houve nenhum item que influenciou a distribuição dessa espécie. Para a espécie *Prochilodus brevis* os itens sedimento, *Anabaena*, *Merismopedia*, *Tetraedron*,

Scnedesmus, *Pseudoanabaena*, *Bacillariophyta* influenciaram a distribuição da espécie na porção inferior direita do gráfico, os itens *Bacillariophyta* e *Scnedesmus* apresentaram correlação negativa com os eixos 1 e 2, sedimento apresentou correlação negativa com o eixo 2 e fraca correlação com o eixo 1, *Anabaena* e *Pseudoanabaena* apresentaram correlação negativa com o eixo 2 e nenhuma correlação com o eixo 1, os itens *Merismopedia* e *Tetraedron* apresentaram fraca correlação com o eixo 1 e negativa com o eixo2 (Fig. 7B).

As análises de MRPP mostram diferença significativa entre a dieta das espécies (MRPP, $A=0,61$ e $p=0,00$). Entre os períodos de coleta, as espécies não apresentaram diferença significativa: *Hoplias malabaricus* (MRPP, $A= -0,09$ e $p=0,95$), *Geophagus brasiliensis* (MRPP, $A= -0,007$ e $p=0,54$) e *Prochilodus brevis* (MRPP, $A= 0,07$ e $p=0,08$), porém as duas primeiras espécies apresentaram alta heterogeneidade alimentar. Entre os pontos de coleta a composição alimentar de *Hoplias malabaricus* exibiu alta heterogeneidade, porém, não foi significativa (MRPP, $A= -0,01$ e $p= 0,53$), já a espécie *Geophagus brasiliensis* apresentou diferenças significativas entre o ponto1 e ponto 4 (MRPP, $A= 0,14$ e $p=0,03$) e ponto 2 e ponto 4 (MRPP, $A=0,16$ e $p=0,03$), a dieta de *Prochilodus brevis* é significativamente diferente apenas entre o ponto 1 e ponto 3 (MRPP, $A=0,28$ e $p=0,02$) e ponto1 e ponto 4 (MRPP, $A=0,11$ e $p= 0,04$).

Especialização Individual

As três espécies apresentaram especialização individual em todos os pontos de coleta e nas duas fases do regime hidrológico (Tabela 4). A espécie *Hoplias malabaricus* apresentou um maior grau de especialização nos pontos 1 e 2 (Fig. 8), *Geophagus brasiliensis* nos pontos 2 e 3 (Fig. 9), a espécie *Prochilodus brevis* nos pontos 3 e 4 (Fig. 10). Os pontos que apresentaram maior grau de especialização individual tiveram os menores valores de sobreposição de nicho trófico, com exceção do ponto 3 para a espécie *Prochilodus brevis*. Houve maior grau de especialização individual no período seco para as espécies *Geophagus brasiliensis* e *Prochilodus brevis*, (Fig. 9, 10) e no período chuvoso para a espécie *Hoplias malabaricus* (Fig. 8). É importante ressaltar que o maior grau de especialização individual foi observado onde houve uma maior riqueza de recursos alimentares consumidos pelas populações, com exceção da espécie *Prochilodus brevis*.

Tendo como base a interpretação gráfica do diagrama de Amundsen, a espécie *Hoplias malabaricus* apresentou uma população com a maioria dos indivíduos especialistas, apresentando resto de peixe como item dominante, no entanto, houve uma alta contribuição entre-fenótipo para a largura de nicho, com a maior parte das presas posicionadas em direção ao lado esquerdo do gráfico. Predadores individuais se especializaram em tipos diferentes de presa, apresentando alto grau de especialização individual (Fig. 11).

A espécie *Geophagus brasiliensis* apresentou uma população generalista, com indivíduos da população consumindo uma variedade de itens (Fig. 12- Pontos 2, 3, 4, Período chuvoso e Período seco) apresentando um componente relativamente elevado dentro-fenótipo. No ponto 1 houve uma alta abundância de presas específicas, porém, com baixa ocorrência contribuindo para um componente elevado entre-fenótipo (Fig. 12- Ponto 1). Indivíduos da população consumiram presas raras em todos os pontos e nos dois períodos de regime hidrológico contribuindo para a presença de especialização individual.

A espécie *Prochilodus brevis* exibe uma população com uma estratégia de alimentação variada, apresentando graus de especialização com a contribuição do item alimentar *Cyclotella* (Fig. 13-Ponto 4, Período chuvoso) e generalização (Fig. 13- Pontos 1,2, 3 e Período seco), onde as presas tinham sido consumidas por mais da metade da população, mas a sua contribuição média para o conteúdo estomacal destes peixes foi baixa, indicando uma estratégia de alimentação generalizada. Ainda houve a presença de presas raras e uma alta contribuição do item *Planktothrix* que foi consumido por apenas uma fração limitada da população, porém com uma alta abundância de presa específica no ponto 3 (Fig. 13), apresentando alto grau de especialização individual.

Entre as espécies do estudo *Geophagus brasiliensis* e *Prochilodus brevis* apresentaram os maiores valores de amplitude de nicho entre os pontos e períodos de coleta seguidos por *Hoplias malabaricus* (Tabela 4). A correlação entre a amplitude de nicho (D) das espécies e a especialização individual (IS) foi significativa apenas para a espécie *Geophagus brasiliensis* (N=173; $r^2=0,47$; $p=5.371e-11$). *Prochilodus brevis* (N=96; $r^2=0,06$; $p=0,56$) e *Hoplias malabaricus* (N=75; $r^2=0,06$ 0,39; $p=0,60$) (Fig. 14). Os maiores valores de sobreposição da dieta entre os pares de indivíduos foram observados nas espécies *Geophagus brasiliensis*, *Prochilodus brevis*, seguidas por *Hoplias malabaricus* que exibiu os menores valores de sobreposição de nicho entre os pares de indivíduos (Tabela 4). Observou-se que a especialização individual esta

correlacionada significativamente com a sobreposição de nicho para as espécies *Prochilodus brevis* (N= 96; $r^2=0,96$; $p<2.2e-16$), *Geophagus brasiliensis* (N= 173; $r^2=0,87$; $p<2.2e-16$) e *Hoplias malabaricus* (N=75; $r^2 =0,52$; $p= 1.335e-06$) (Fig. 15), indicando que, quanto menor a sobreposição da dieta entre os pares de indivíduos, maior é o grau de especialização individual.

Discussão

Morfologia do rio e Estrutura do habitat

Em um ecossistema como o semiárido as variações causadas pela precipitação pluviométrica afetam a estrutura de comunidade de peixes. Características físicas e químicas da água, como o pH, oxigênio dissolvido, condutividade, temperatura, turbidez, e disponibilidade de alimento são determinantes na estruturação da ictiofauna. Nesse estudo, o fluxo de água superficial apresentou alta variação. Na região do semiárido, durante o período chuvoso (maior fluxo de água superficial) há o aumento da diversidade de peixes, já que nesta fase todos os ecossistemas aquáticos ficam interligados, permitindo a entrada de novas espécies na região (espécies exóticas) (Maltchik & Medeiros, 2006), como também, a entrada de material alóctone carregado pela água das chuvas, que aumenta a amplitude de nicho das espécies onde indivíduos podem consumir diferentes itens alimentares de acordo com seu item preferencial e devido a sua disponibilidade no ambiente. No período de ausência do fluxo superficial de água, onde há intensificação da formação de poças, e conseqüentemente, há maior sobreposição dos nichos, promovendo uma maior competição interespecífica pelo uso dos recursos disponíveis, fazendo com que alguns indivíduos se especializem em itens alimentares diferentes afim de fugir da intensa competição. Em estudo, Maltchik, (2003) observou que na fase de poças, os peixes ficam altamente estressados pela sua alta intensidade metabólica (evitar a predação e competição por alimento e espaço). Esta observação foi constatada *in situ*, já que nesta fase os peixes não apresentaram a reação habitual de se debater após as coletas. Dessa forma, fica evidenciando que no período seco a um aumento na competição e na sobreposição dos nichos.

Macrófitas, galhos e capim foram os elementos do habitat mais comuns. Segundo Medeiros *et al.*(2008) estes elementos contribuem para uma alta heterogeneidade espacial em ambientes aquáticos do semiárido e são influenciados por fatores associados a diversas escalas da bacia de drenagem dos rios, como nível de hierarquização e altitude (em escala regional) e presença de fluxo de água, largura e profundidade (em escala local).

Descrição da dieta

O hábito alimentar da espécie *Hoplias malabaricus* observado foi caracterizado como carnívoro. Isto se deve ao grande volume de resto de peixes (70,41%) e Crustacea (15,86%) encontrados na dieta. De acordo com Loureiro & Hahn (1996), *Hoplias malabaricus* é um carnívoro especialista, com apenas um item alimentar, peixe, constituindo mais de 80% de sua dieta. Deus *et al.*(2003) ao estudarem a dieta da espécie em um riacho de Mata Atlântica também constataram que o principal item consumido foi peixe, tanto no período de inverno como no verão.

Carvalho *et al.*(2002) relatam que *Hoplias malabaricus* possui um hábito oportunista, alimentando-se dos recursos disponíveis no ambiente. No presente estudo, *Hoplias malabaricus* apresentou uma alta frequência de espécimes com estômagos com pouco conteúdo estomacal (GR<20%). Este resultado corrobora o que se conhece para peixes carnívoros, indicando que os indivíduos passam longo tempo em jejum (Loureiro & Hahn, 1996). Apesar de o hábito alimentar de *Hoplias malabaricus* ter sido caracterizado como carnívoro, ainda foi encontrada uma grande quantidade de outros itens alimentares como insetos. Isto pode ser resultado de uma alta disponibilidade destes no habitat ou do tamanho relativamente pequeno dos indivíduos capturados, tendo em vista que esta espécie é insetívora /onívora quando jovem.

A dieta de *Geophagus brasiliensis* foi composta de insetos aquáticos, Gastropodas, Crustacea e sedimento caracteriza uma tendência da espécie de utilizar recursos bentônicos. O gênero *Geophagus* apresenta uma alta flexibilidade alimentar possuindo um hábito alimentar descrito na literatura como onívoro ou insetívoro (Meschiatti & Arcifa, 2002; Rodrigues *et al.*, 2007; Rolla *et al.*, 2009). Trabalhos como o de Abelha & Goulart (2004) caracterizam a espécie como detentora de um hábito alimentar oportunista, consumindo predominantemente recursos alimentares bentônicos, como vegetais, detrito, sedimento e invertebrados aquáticos.

Ao estudar a dieta de *Geophagus brasiliensis* em um córrego de Minas Gerais, Zatti *et al.*, (2009) observaram que os itens mais consumidos foram algas filamentosas, vegetais superiores, restos de insetos, larvas de Chironomidae, pupa de Simuliidae, Ephemeridae, restos de peixes e sedimento. No trabalho de Zatti *et al.*, (2009), o hábito atribuído à espécie foi onívoro com tendência a insetivoria. Este mesmo padrão pode ser observado no presente estudo, onde a categoria de itens mais consumida foi Insecta representando 39,96% da dieta. Em estudo realizado por Moraes & Barbola (2004) em um lago do rio Tibagi, Paraná, insetos também foram o principal item na dieta de *Geophagus brasiliensis* com 46,21%, em seguida os principais itens foram Gastropoda

(12,06%), fragmento de Arthropoda (8,54%), fragmento de vegetais (4,19%), algas (3,85%) e sedimento (3,85%). Meschiatti & Arcifa (2002) realizaram estudos em um lago tropical em Monte Alegre (Feinsinger *et al.*, 1981) e também constataram que inseto é o principal item da dieta de *Geophagus brasiliensis*.

No presente estudo, apesar de sedimento ter sido caracterizado como um item alimentar, a sua ingestão por *Geophagus brasiliensis* foi considerada acidental, tendo em vista que os principais itens consumidos encontram-se próximo ou no substrato. Observações feitas por Sabino & Castro (1990) mostram que *Geophagus brasiliensis* apresentou táticas para separar a presa do substrato e evitar a ingestão de sedimento.

A entrada de material de origem alóctone nos ecossistemas aquáticos favorece o desenvolvimento de invertebrados aquáticos detritívoros (McCafferty, 1983), justificando assim o grande volume e a alta frequência de predação de larvas de Chironomidae por *Geophagus brasiliensis*. Curiosamente, neste trabalho, foi observado um pequeno volume de peixes na dieta de *Geophagus brasiliensis*, entretanto levando em conta a estratégia reprodutiva da espécie é possível que isso seja em decorrência da ingestão de juvenis da própria espécie (Abelha & Goulart, 2004). Esta ingestão seria acidental devido ao estresse em que os espécimes são submetidos durante a captura

A dieta de *Prochilodus brevis* foi caracterizada como detritívora-iliófaga, sendo este mesmo hábito descrito na literatura para as espécies da família Prochilodontidae. Figueiredo *et al.*, (2009) ao analisarem a dieta de espécimes de *Prochilodus brevis* em ambientes aquáticos do semiárido brasileiro encontraram 99,8% do conteúdo estomacal dos indivíduos composto de sedimento, material vegetal e insetos. Ao analisar a dieta de espécimes de *Prochilodus linneatus*, Moraes *et al.*, (1997) constataram que sedimento representou 33,88% da composição percentual da dieta (com uma frequência de ocorrência de 100%) seguido exclusivamente por algas. A grande quantidade de sedimento nos estômagos de *Prochilodus brevis* pode estar associada ao consumo de microalgas perifíticas e fitoplanctônicas. De acordo com Gneri *et al.*, (1951) o baixo valor nutritivo dos recursos explorados por *Prochilodus brevis* implica em ingestão contínua e em grandes volumes pelos peixes. No presente estudo foi observada uma elevada presença de Cyanobacteria nos pontos 2 e 3. Estes mesmos pontos apresentaram menor quantidade de Bacillariophyta. A alta presença de Cyanobacteria pode ser indicativo de ambiente eutrofizado. Este padrão pode ser um indicativo da influência que o ponto do açude (ponto 2) exerce sobre o ambiente de rio.

No presente estudo a dieta da espécie *Hoplias malabaricus* não apresentou variação espacial ao longo do contínuo do rio. No entanto as espécies *Geophagus brasiliensis* e *Prochilodus brevis* apresentaram diferenças significativas entre pontos de coleta indicando que a disponibilidade dos principais recursos consumidos por estas espécies (molusca, sedimento/algas) mudou ao longo dos pontos de coleta ou que estas espécies capturam seletivamente presas preferenciais.

De acordo com Abelha & Goulart, (2004) variações espaço-temporais podem ser observadas na dieta de peixes, e são resultado da dinâmica do ambiente que resulta em flutuações na disponibilidade dos recursos alimentares. No presente trabalho era esperada a ocorrência de mudanças sazonais na dieta de *Hoplias malabaricus*, *Geophagus brasiliensis*, e *Prochilodus brevis*, entretanto, as análises indicaram que, embora mudanças tenham ocorrido, não existem padrões sazonais nítidos. Por outro lado, tendo em vista o tempo decorrido entre as coletas, é possível que o desenho amostral do presente estudo não seja capaz de capturar possíveis mudanças sazonais na dieta das espécies, uma vez que os rios intermitentes são altamente variáveis em escalas de tempo bastante curtas (Maltchik & Medeiros, 2006). Isso justifica a necessidade de mais estudos levando-se em conta a escala temporal de mudanças na estrutura do rio.

Especialização Individual

Neste estudo foi observado que apesar das perturbações hidrológicas existentes em rios intermitentes do semiárido, das estratégias populacionais e da diversidade de espécies nesse ambiente, as três espécies em estudo tiveram indivíduos que consumiram uma parcela restrita da gama total de recursos disponíveis para a população. Dessa forma, a hipótese de que comunidades de peixes no semiárido apresentam populações com baixa ou ausente especialização individual foi rejeitada. Magurran, (1986) e Bolnick *et al.* (2003) afirmam que a variação interindividual será maior quanto mais distintas forem as restrições a que um indivíduo está sujeito, e às diferentes formas que um indivíduo responde a essas restrições.

Como já foi abordado na descrição da dieta, *Hoplias malabaricus* é carnívora especialista. Dentre as espécies em estudo, *Hoplias malabaricus* obteve o menor valor de sobreposição de nicho e maior grau de especialização individual. Esta espécie exibe uma população com a maioria dos indivíduos especialistas, apresentando resto de peixe como item dominante, porém, com outros indivíduos da população consumindo uma

alta abundância de presas específicas. Dessa forma, houve uma alta contribuição entre-fenótipo para a largura de nicho, contribuindo para uma população com indivíduos especializados. Segundo Svanbäck & Bolnick (2007) a presença de item dominantes pode significar que os indivíduos dessas populações apresentam o mesmo item preferencial, mas variam de acordo com suas presas alternativas ou apresentam a mesma ordem de preferências de presas, mas adicionam presas alternativas em tempos diferentes. Estudos mostram que os indivíduos podem apresentar ótimos diferentes, uma vez que existem variações genéticas que podem influenciar aspectos que se relacionam como sua capacidade de busca, tempo de manipulação da presa e eficiência digestiva (Futuyma & Moreno, 1988; Robinson & Wilson, 1998; Svanback & Bolnick, 2005). Isto ocorre em decorrência de estarem submetidos a diferentes restrições impostas por relações de custo/benefício ou trade-offs.

A teoria de forrageamento ótimo (Pulliam, 1974; Schoener, 1971; Werner, 1974) explica que o indivíduo se especializará na presa que lhe fornecer a melhor relação custo-benefício, nunca se especializando num item considerado não preferencial, independentemente de sua abundância, isso explica o fato de indivíduos da população de *Hoplias malabaricus* consumirem presas apresentando alta abundância específica. Com relação ao ciclo hidrológico a menor sobreposição de nicho foi observada no período chuvoso com um maior grau de especialização individual. Se tratando do semiárido isso pode ser explicado devido a maior heterogeneidade de recursos alimentares nesse período, onde há uma conexão entre as poças. Esta conexão promove aumento na amplitude do nicho, resultando em graus mais elevados de variação intrapopulacional (Silva, *et al.*, 2010) e consecutivamente em altas densidades de indivíduos na população. Nessas condições a competição intraespecífica pelo recurso pode ser maior, levando alguns indivíduos a adicionarem novos itens alimentares a sua dieta.

Estudos empíricos indicam que a competição intraespecífica aumenta a especialização individual (Huss *et al.*, 2008; Svanback & Bolnick, 2007). Isso ocorre devido a competição intraespecífica favorecer o aumento da largura de nicho individual. O fato de só a espécie *Hoplias malabaricus* apresentar maior grau de especialização no período chuvoso (maior heterogeneidade de recursos) e as demais espécies no período seco, pode ser explicado, devido a maior heterogeneidade de recursos que promove um aumento das espécies forrageiras oportunistas (Hahn *et al.*, 1998), que pode levar a um acréscimo na biomassa de peixes piscívoros (Agostinho *et al.*, 1999) e gerar um

aumento no risco de predação para as demais espécies, o que pode reduzir seu tempo de forrageamento (Abrams, 1984) e interferir no grau de variação interindividual (Bolnick, *et al.*, 2003).

Espécies que ocupam posições tróficas intermediárias, apresentam maiores graus de especialização individual (Albrecht, 2005; Winemiller, 1990). Nesse contexto, espécies onívoras tem a capacidade de aproveitar uma grande variedade de alimentos espacialmente disponíveis. Essa capacidade deve estar relacionada com a maior proporção de indivíduos especialistas que, em conjunto, conferem à população uma grande amplitude de nicho (Sousa, 2010). Porém, no presente estudo a estratégia generalista da espécie *Geophagus brasiliensis* proporcionou-lhe uma maior amplitude de nicho. No entanto, se tratando do semiárido uma região altamente diversificada e com variações hidrológicas, essa maior amplitude pode ter lhe conferido também uma maior competição interespecífica tornando dessa forma, os nichos sobrepostos com indivíduos especializados em diferentes tipos de presas. Bolnick *et al.*, (2003) e Svanbäck & Persson, (2004) afirmaram que interações ecológicas com outras espécies, como predação e competição, também podem influenciar o grau de especialização individual dos peixes. Nesta espécie, a menor sobreposição e maior grau de especialização individual foram constatados no período seco, onde houve maior heterogeneidade de recursos alimentares consumidos pela a espécie.

A espécie *Prochilodus brevis* apresentou uma população com oscilações entre generalista e especialista com indivíduos consumindo presas adicionais. Houve um menor grau de sobreposição de nicho e um maior grau de especialização individual no período seco, porém a maior heterogeneidade foi notada no período chuvoso. Pode-se inferir que essa maior heterogeneidade esteja associada a maior abundância de perifíton nesse período. Este fato possivelmente está associado ao aumento de radiação solar registrado em períodos de estiagem e menor turbidez da água o que interfere diretamente na busca de estratégias de sobrevivências por parte desses organismos. De acordo com Esteves, (1998) a forte luminosidade nas camadas mais superficiais pode interferir negativamente no processo fotossintético, levando a maior abundância de algas em camadas menos luminosas, sobretudo nos meses mais quentes. A menor abundância desses recursos no período seco fez com que houvesse um aumento da competição inter-individual promovendo a especialização de alguns indivíduos.

As maiores amplitudes de nicho foram observadas para as populações da espécie *Geophagus brasiliensis*. De acordo com Van Valen, (1965) maiores larguras de nicho

sugerem que há mais diversificação na utilização de recursos pelos indivíduos. *Geophagus brasiliensis* apresentou correlação significativa entre a amplitude de nicho e o grau de especialização individual, porém, esta espécie apresentou maiores valores de sobreposição entre os indivíduos, isso deve ocorrer como um resultado da menor variação do nicho. A hipótese da Expansão do Nicho (MacArthur *et al.*, 1972; Pianka, 1994) sugere que uma espécie, ao ocupar uma área com menos espécies que sua área de ocupação original, apresenta um aumento na amplitude de seu nicho. Esse aumento normalmente é associado a uma diminuição na pressão competitiva, ao contrário do que aconteceu com a espécie *Geophagus brasiliensis* no presente estudo, explicando assim os menores graus de especialização individual encontrados nessa espécie quando comparados a *Hoplias malabaricus*. No caso de *Hoplias malabaricus*, esta apresentou população com menor amplitude de nicho e menor sobreposição entre os pares de indivíduos, mostrando indivíduos especializados em diferentes itens alimentares não precisando sobrepor seus nichos. Segundo Sargeant (2007) espera-se uma maior variação intrapopulacional na dieta das populações que ocupam ambientes com uma distribuição heterogênea de recursos (maior amplitude de nicho). Nesse contexto, populações que habitam reservatórios (como o ponto 2) teriam um menor grau de especialização individual que populações que habitam rios, pois os primeiros possuem menor heterogeneidade ambiental que ambientes fluviais (Agostinho *et al.*, 1992). No entanto, este estudo mostrou que as espécies *Hoplias malabaricus* e *Geophagus brasiliensis* apresentaram maior grau de especialização individual no ponto 2, sendo assim, mais uma evidência que a amplitude de nicho pode não necessariamente estar influenciando no grau de especialidade dos indivíduos. Isto contraria a hipótese de que a população que apresenta maior largura de nicho terá indivíduos mais especializados. Este trabalho, portanto, evidencia que as espécies que apresentam maiores amplitudes de nichos apresentam maior sobreposição e consecutivamente menor grau de especialização individual.

Conclusão

Todas as populações do estudo apresentaram especialização individual, sendo possível observar que as espécies de regiões de climas semiárido que apresentam alta diversidade e se alimentam em diferentes hábitos alimentares também podem apresentar altos graus de variação intrapopulacional. Foi evidenciado que populações que exibem nichos mais amplos não necessariamente apresentam maior grau de especialização individual, devido a elas apresentarem maiores valores de sobreposição de nicho e consequentemente uma maior pressão competitiva.

Dessa forma, este trabalho desafia a expectativa de que ambientes semiáridos devem apresentar baixos valores de especialização individual devido à alta diversidade e as perturbações encontradas nesses ecossistemas. Este estudo vem contribuir para o entendimento dos processos que geram a especialização individual em rios intermitentes e evidenciar a necessidade de mais estudos que busquem discutir a especialização individual em regiões de clima semiárido.

Referências Bibliográficas

- Abelha, M. C. F., Agostinho, A. A., Goulart, E. (2001). Plasticidade trófica em peixes de água doce. *Acta scientiarum*, 23(2), 425-234.
- Abelha, M. C. F., & Goulart, E. (2004). Oportunismo trófico de *Geophagus brasiliensis* (Quoy & Gaimard, 1824) (Osteichthyes, Cichlidae) no reservatório de Capivari, Estadodo Paraná, Brasil. *Acta Scientiarum. Biological Sciences, Maringá*, 26(1), 37-45.
- Abrams, P. A. (1984). Foraging time optimization and the interactions in food webs. *The American Naturalist*, 124, 80-96.
- Agostinho, A. A., & Gomes, L. C. (2007). Ecologia e manejo de recursos pesqueiros em reservatórios do Brasil. Maringá PR . EDUEM. 501.
- Agostinho, A. A., Julio Jr., H. F., & Borghetti, J. R. (1992). Considerações sobre os impactos dos represamentos na ictiofauna e medidas para sua atenuação. Um estudo de caso: reservatório de Itaipu. *Revista UNIMAR, 14 (suplemento)*, 089-107.
- Agostinho, A. A., Miranda, L. E., Bini, L. M., Gomes, L. C., Thomaz, S. M., & Suzuki, H. I. (1999). Patterns of Colonization in Neotropical Reservoirs, and Prognoses on Aging. pp. 227-265 *In: Tundisi, J. G. & Straškraba, M. Theoretical Reservoir Ecology and its Applications. International Institute of Ecology, São Carlos.*
- Aguiaro, T., & Caramaschi, E. P. (1998). Trophic guilds in fish assemblages in three coastal lagoons of Rio de Janeiro State (Brazil). *Ver. Interna. Verein. Limnol. Stuttgart*, 26, 2.166 - 162.169.
- Albrecht, M. P. (2005). *Estrutura trófica da ictiofauna do rio Tocantins na região sob influência da usina hidrelétrica Serra da Mesa, Brasil Central*. Tese de Doutorado, Programa de Pós-Graduação em Ecologia – UFRJ, Rio de Janeiro, Brasil. .
- Amundsen, P. A., Gable, H. M., & Staldvik, F. J. (1996). A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data – modification of the Costello (1990) method. *Journal Fish Biology*, 48, 607-614.
- Araújo, M. S., Bolnick, D. I., Martinelli, L. A., Giaretta, A. A., & Reis, S. F. (2009). Individual-level diet variation in four species of Brazilian frogs. *Journal of Animal Ecology*, 78, 848-856.
- Araújo, M. S., Daniel, I., Bolnick, D. I., & Layman, C. A. (2011). The ecological causes of individual specialisation. *Ecology Letters*, 14, 948–958.
- Araújo, M. S., & Gonzaga, M. O. (2007). Individual specialisation in the hunting wasp *Trypoxylon (Trypargilum) albonigrum* (Hymenoptera, Crabronidae). *Behav. Ecol. Sociobiol*, 61, 1855–1863.

- Arthington, A. H. (1992). Diets and trophic guild structure offreshwater fishes in Brisbane streams. *Proceedings of the Royal Society of Queensland*.102, 31-47.
- Attayde, J. L., Okun, N., Brasil, J., Menezes, R., & Mesquita, P. (2007). Impactos da introdução da tilápia do Nilo, *Oreochromis niloticus*, sobre a estrutura trófica dos ecossistemas aquáticos do Bioma Caatinga. *Oecologia brasiliensis*, 11, 450-461.
- Beltrão, B. A., Mascarenhas, J. C., & Miranda, J. L. F. (2005). Projeto cadastro de fontes de abastecimento por água subterrânea estado de Pernambuco - Diagnóstico do Município de Buíque.
- Bicudo, C. E. M., & Menezes, M. (2006). Gêneros de algas de águas continentais do Brasil.
- Bolnick, D. I., Svanback, R., Araújo, M. S., & Persson, L. (2007). Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 104, 10075–10079.
- Bolnick, D. I., Svanback, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., Davis, J. M., Hulsey, C. D., & Forister, M. L. (2003). The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist*, 161, 1–28.
- Bolnick, D. I., Yang, L. H., Fordyce, J. A., Davis, J. M., & Svanback, R. (2002). Measuring individual-level resource specialization. *Ecology*(83), 2936–2941.
- Bolnick, D. L., Svanback, R., Araújo, M. S., & Persson, L. (2007). Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous. *PNAS.*, 104(24), 10075-10079.
- Britsk, H. A., Sato, Y., & Rosa, A. B. S. (1984). Manual de identificação de peixes da região de Três Marias, Brasília, DF: CODEVASF. 139.
- Carvalho, N. L., Fernandes, C. H. V., & Moreira, V. E. S. (2002). Alimentação de *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) (Osteichthyes, Erythrinidae) no rio Vermelho, Pantanal Sul Mato-Grossense. *Revista de Brasileira. de Zootecias*, 4(2), 227 - 236.
- Costa, A., Salvidio, S., Posillico, M., Matteucci, G., Cinti, B., & Romano, A. (2015). Generalisation within specialization: inter-individual diet variation in the only specialized salamander in the world. *nature*, 5|, 1-10.
- Deus, C. P., & Junior., P.-. (2003). Seasonal diet shifts of seven fish in an Atlantic rainforest stream in southeastern Brazil. *Braz. J. Biol*, 63(4), 579-588.
- Dieckmann, U., & Doebeli, M. (1999). On the origin of species by sympatric speciation. *Nature*, 400, 354–357.
- Edmonson, W. T. (1959). Fresh-water biology. London: Chapman & Hall, limited. *New York: Jonh Wiley & Sonsi*, 1248.

- Esteves, F. A. (1998). *Fundamentos de limnologia*. Rio de Janeiro.
- Farias, R., L., Carvalho, L. K., & Medeiros, E. S. F. (2012). Distribution of Chironomidae in a Semiarid Intermittent River of Brazil. *Neotrop Entomol*, 41, 450-460.
- Feinsinger, P., Spears, E. E., & Poole, R. W. (1981). A simple measure of niche breadth. *Ecology*, 62, 27-32.
- Figueiredo, B. R. S., Araujo, G. J. M., Silva, M. J., & Medeiros, E. S. F. (2009). Análise da alimentação de *Prochilodus brevis* (Steindachner, 1874), (Characiformes: Prochilodontidae) em ambientes aquáticos do semiárido brasileiro. *Anais do IX congresso de Ecologia do Brasil. São Lourenço-MG*, 5.
- Figueiredo, B. R. S., Araujo, G. J. M., Silva, M. J., & Medeiros, E. S. F. (2009). Análise da alimentação de *Prochilodus brevis* (Steindachner, 1874), (Characiformes: Prochilodontidae) em ambientes aquáticos do semiárido brasileiro. *In: Anais do IX congresso de Ecologia do Brasil. São Lourenço- MG*, 5.
- Francheschini, I. M., & Burliga, A. L. (2010). Algas: uma abordagem filogenética, taxonômica e ecológica. *Artmed, Porto Alegre*, 332.
- Futuyma, D. J., & Moreno, G. (1988). The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19, 207-233.
- Giller, P. S. (1984). *Community Structure and the Niche*. London: Chapman & Hall.
- Gneri, F. S., & Angelescu, V. (1951). La nutrición de los peces iliófagos. En relación con el metalismo general del ambiente acuático. *Rev. Inst. Nac. Cs. Anexo Mus. Cs. Nat. B. Rivadavia*, 2, 1-38.
- Gomes-Filho, G. (1999). *Characiformes (Actinopterygii: ostariophysi) das bacias costeiras do estado da Paraíba*. Tese de Mestrado, Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa, PB.
- Groth, F. (2002). *Ictiofauna dos brejos de altitude dos estados de Pernambuco e da Paraíba*. Monografia de Graduação, Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa – PB.
- Hahn, N. S., Agostinho, A. A., Gomes, L. C., & Bini, L. M. (1998). Estrutura trófica da ictiofauna do reservatório de Itaipu (Paraná, Brasil) nos primeiros anos de sua formação. *Interciência*. 23, 299-305.
- Hawking, J. H. G., & Smith, F. J. (1997). *Colour guide to invertebrates os Australian inland waters. Co-operative research centre for freshwater ecolog Thurgooma, Albuty, NSW.*, 2640.
- Huss, M., Bystrom, P., & Persson, L. (2008). Resource heterogeneity, diet shifts and intra-cohort competition: effects on size divergence in YOY fish. *Oecologia*, 158, 249-257.

- Hyslop, E. J. (1980). Stomach contents analysis - A review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 17.
- Igran, B. A., Hawking, J. H., & Shiel, R. J. (1997). Aquatic life in freshwater ponds: A guide to the identification and ecology of life in aquaculture ponds and farm dams in south eastern Australia. *Co-operative research centre for freshwater ecology identification guide*.
- Kendall, B. E. (2002). Variation among individuals and reduced demographic stochasticity. *Conservation Biology*, 16, 109–116.
- Lazzaro, X. (1991). Feeding convergence in south american and African zooplanktivorous cichlids *Geophagus brasiliensis* and *Tilapia rendalii*. *Biol. Fishes*, 31, 283 - 293.
- Levins, R. (1968). Evolution in Changing Environments: Some Theoretical Explorations. *Princeton University Press, New Jersey*, 132.
- Lister, B. C. (1976). The Nature of Niche Expansion in West Indian Anolis Lizards I: Ecological Consequences of Reduced Competition. Bradford C. Lister. *Evolution*, 30(4), 659-676.
- Loureiro, V. E., & Hahn, N. S. (1996). Dieta e atividade alimentar da traíra, *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) (Osteichthyes, Erythrinidae), nos primeiros anos de formação do Reservatório de Segredo - PR. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 8, 195 - 205.
- Lowe-McConnell, R. H. (1987). *Ecological Studies in Tropical Fish Communities*. Cambridge University Press, London.
- MacArthur, R. H., Diamond, J. M., & Karr, J. R. (1972). Density compensation in island faunas. *Ecology*, 53, 330–342.
- Magurran, A. E. (1986). Individual differences in fish behaviour. *Croon Helm Press*(Pitcher (ed), *The Behavior of Teleost Fishes*), 338– 365.
- Maitland, P. S. (1990). Field studies: sampling in freshwaters. In P. S. Maitland (Ed.), *Biology of fresh waters* (pp. 123–148). Blackie, Glasgow.
- Maltchik, L. (2003). *Ecologia de rios intermitentes trópicais*. Universidade Federal da Paraíba, p.1-11.
- Maltchik, L., & Medeiros, E. S. F. (2006). Conservation importance of semi arid streams in north-eastern Brazil: implications of hydrological disturbance and species diversity. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 16(665-667).
- McCafferty, W. P. (1983). Aquatic entomology: the fishermen's end ecologist's illustrated guide to insects and their relatives. *Boston, Jones an Barlett Publishers*, 448.

- McCune, B., & Grace, J. B. (2002). Analysis of Ecological Communities. Glenden Beach, Oregon, U.S.A. *MjM Software Design*, 300.
- McCune, B., & Mefford, M. J. (1999). Multivariate Analysis of Ecological. In O. Data. Version 4.27. Glenden Beach, U.S.A. MjM Software Design. (Ed.).
- Medeiros, E. S. F., & Maltchik, L. (1999). The effects of hydrological disturbance on the intensity of infestation of *Lernaea cyprinaceae* in an intermittent stream fish community. *Journal of Arid Environments*, 43, 351 - 356.
- Medeiros, E. S. F., & Silva, M. (2008). Application of catchment and local-scale variables for aquatic habitat characterization and assessment in the Brazilian semi-arid region. *Neotrop. Biol. Conserv*, 3(1), 13-20.
- Meschiatti, A. J., & Arcifa, M. S. (2002). Early life stages of fish and the relationships with zooplankton in a tropical Brazilian reservoir: Lake Monte Alegre. *Brazilian Journal of Biology*, 62(1), 41 - 50.
- Moraes, M. F. P. G., Barbola, F., & Guedes, E. A. C. (1997). Alimentação e relações morfológicas com o aparelho digestivo do “Curimbatá”, *Prochilodus lineatus* (Valenciennes) (Osteichthyes, Prochilodontidae), de uma lagoa do sul do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 14(1), 169 - 180.
- Moraes, M. F. P. G., Barbola, I. F., & Duboc, L. F. (2004). Feeding habitats and morphometry of digestive tracts of *Geophagus brasiliensis* (Osteichthyes, Cichlidae), in a lagoon of a high Tibagi River, Paraná state, Brazil. *Publ. UEPG Ci. Biol. Saúde, Ponta Grossa*, 10(1), 37-45.
- Pianka, E. R. (1973). The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4, 53-74.
- Pianka, E. R. (1988). *Evolutionary Ecology*. New York: Harper Collins, 4.
- Pianka, E. R. (1994). *Evolutionary ecology* Harper Collins, Nova York, p486.
- Pulliam, H. R. (1974). On the theory of optimal diets. *The American Naturalist*, 108, 59-74.
- Pusey, B. J., & Read, M. G. (1995). The feeding ecology of freshwater fishers in two Rivers of the Australian wet tropics. *Environmental Biology of Fishers*, 43, 85-103.
- Pusey, B. J., Read, M. G., & Arthington, A. H. (2000). The feeding ecology of freshwater fishes in two rivers of the Australian wet tropics. *Environmental Biology of Fishes*, 43, 85 - 103.
- Pyke, G. H. (1978). Optimal foraging: movement patterns of bumblebees between inflorescences. *Ecology*, 59, 889-896.

- Quevedo, M., Svanback, R., & Eklov, P. (2009). Intrapopulation niche partitioning in a generalist predator limits food web connectivity. *Ecology*, 90(8), 2263-2274.
- R Development Core Team. (2013). R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria : the R Foundation for Statistical Computing. ISBN: 3-900051-07-0. Available online at. <http://www.R-project.org/>.
- Robinson, B. W., & Wilson, D. S. (1998). Optimal foraging, specialization, and a solution to Liem's paradox. *The American Naturalist*, 151, 223-235.
- Rodal, M. J. N., Andrade, K. V. A., Sales, M. F., & Gomes, A. P. S. (1998). Fitossociologia do componente lenhoso de um refúgio vegetacional do Município de Buíque, Pernambuco. *Revista Brasileira de Biologia*, 58(3), 517 - 526.
- Rodrigues, V. M. S., Souza, J. L. G., Barbosa, R. T., Campos, S. S., & Teixeira, S. F. (2007). Alimentação de tilápia *Geophagus brasiliensis* (Quoy & Gaimard, 1824) no reservatório de Boa Esperança/PI, Brasil. *Anais do VIII Congresso de Ecologia do Brasil, Caxambu – MG*.
- Rolla, A. P. P. R., Esteves, K. E., & Ávila-da-Silva, A. O. (2009). Feeding ecology of a stream fish assemblage in an Atlantic Forest remnant (Serra do Japi, SP, Brazil). *Neotropical Ichthyology*, 7(1), 65-76.
- Rosa, R. S., Menezes, N. A., Britski, H. A., Costa, W. J. E. M., & Groth, F. (Eds.). (2003). *Diversidade, padrões de distribuição e conservação dos peixes da Caatinga*. Ecologia e Conservação da Caatinga (I.R. Leal, J.M.C. Silva & M. Tabarelli, eds.) EDUFPE, Recife. 806 pp, p.135-181.).
- Rosa., R. S., Menezes., N. A., Britski., H. A., Costa., W. J. E. M., & Groth., F. (2003). Diversidade, padrões de distribuição e conservação dos peixes da Caatinga. Recife, EDUFPE. *Ecologia e conservação da Caatinga*, 822.
- Roughgarden, J. (1972). Evolution of niche width. *American Naturalist*, 106, 683-718.
- Roughgarden, J. (1974). Niche width: Biogeographic patterns among Anolis lizard populations. *American Naturalist*, 108, 429-442.
- Roughgarden, J. (1975). Simple model for population-dynamics in stochastic environments. *American Naturalist* 109(970), 713-736.
- Sabino, J., & Castro, R. M. C. (1990). Alimentação, período de atividade e distribuição espacial dos peixes de um riacho da Floresta Atlântica (sudeste do Brasil). *Revista Brasileira de Biologia, Rio de Janeiro*, 50, 23-36.
- Sargeant, B. L. (2007). Individual foraging specialization: niche width versus niche overlap. *Oikos*, 116, 1431-1437.
- Schoener, T. W. (1971). Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2, 369-404.

- Silva, M. J., Figueiredo, B. R. S., Ramos, R. T. C., & Medeiros, E. S. F. (2010). Food resources used by three species of fish in the semi-arid region of Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 8, 825-833.
- Smith, I. H. M., Forbes, B. C., Wilmking, M., Hallinger, M., & Trevor Lantz, T. (2011). Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities. *Environmental Research Letters*, 6, 15. doi: 045509
- Smith, T. B., & Skúlason, S. (1996). Evolutionary significance of resource polymorphisms in fishes, amphibians, and birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, 111–133.
- Sokal, R. R., & Rohlf, F. J. (1981). *Biometry—the principles and practice of statistics in biological research*. 2nd edn. New York: W.H. Freeman & Co.
- Sousa, C. B. (2010). *O Papel da especialização individual na estruturação do nicho das espécies: peixes tropicais como modelo*. Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Souza, I. M. M., Bezerra, A. L. G., Mendonça, M. C. F. B., & Mendonça, V. A. (2009). Descrição morfológica dos otólitos sagittae de *Prochilodus brevis*, curimatã (STEINDACHNER, 1874) do rio Apodi- RN, Brasil.
- Strahler, A. N. (1964). Quantitative geomorphology of drainage basins and channel networks. In: V.T. CHOW (ed.) *Handbook of applied Hidrology*. New York, McGraw-Hill, p. 439-4.76.
- Svanback, R., & Bolnick, D. I. (2005). Intraspecific competition affects the strength of individual specialization: an optimal diet theory model. *Evolutionary Ecology Research*, 7, 993–1012.
- Svanback, R., & Bolnick, D. I. (2007). Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. *Proc. R. Soc. Lond., Ser. B: Biol. Sci.*, 274, 839–844.
- Svanback, R., & Persson, L. (2004). Individual specialization, niche width and populations dynamics: implications for trophic polymorphisms. *Journal of Animal Ecology*, 73, 973-982.
- Uieda, V. S. T., & Pinto, L. F. (2011). Feeding selectivity of ichthyofauna in a tropical stream: space-time variations in trophic plasticity. *Community Ecology*, 12.1, 31-39.
- Van Valen, L. (1965). Morphological variation and width of ecological niche. *American Naturalist*, 99, 377-389.
- Vieira, D. B. (2002). *Levantamento da ictiofauna de água doce do estado do Rio Grande do Norte, Brasil*. Monografia de graduação, UEL, Londrina, PR.

- Werner, E. E. (1974). Optimal foraging and the size selection of prey by the bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology*, 55, 1042–1052.
- Winemiller, K. O. (1990). Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks. *Ecological Monographs*, 60(3), 331-367.
- Winemiller, K. O., & Jepsen, D. B. (1998). Effects of seasonality and fish movement on tropical river food webs. *Journal of Fish Biology*, 53, 267-296.
- Wootton, R. J. (1990). Ecology of Teleost Fishes. *London: Chapman & Hall*.
- Zaccarelli, N., Bolnick, D. I., & Mancinelli, G. (2013). Methods in Ecology and Evolution.4 1018–1023.
- Zaccarelli, N., Mancinelli, G., & Bolnick, D. I. (2013). R Individual Specialization (RInSp) package. 1-32.
- Zatti, S. A., Sticca, S. C., Wisniewski, M. J. S., & Pompeu, P. S. (2009). Estudo da variação da dieta das espécies *Geophagus brasiliensis* e *Astyanax scabripinnis* (Pisces, Cichlidae / Characidae) relacionada a conservação dos córregos dos Aflitos e Ferradura, Alfenas – MG. *Anais do VIII Congresso de Ecologia do Brasil, Caxambu - MG*.

Tabela 1: Variáveis ambientais (média \pm desvio padrão) coletadas ao longo do rio Ipanema (PE), durante o ciclo hidrológico de 2007/2008.

Rio Ipanema / Buíque – PE				
Elementos do Habitat	Período chuvoso		Período seco	
	Média (\pmSD)	Mínimo- Máximo	Média (\pmSD)	Mínimo- Máximo
Qualidade da água				
pH	7,93 (\pm 0,27)	7,4-8,3	8,32 (\pm 0,48)	7,6- 8,9
Oxigênio Dissolvido (mg/L)	5,97 (\pm 1,42)	3,2-7,7	5,78 (\pm 3,60)	3,7- 14
Condutividade (μ S/cm)	948,95 (\pm 243,54)	597,5-1269	900 (\pm 173,20)	700-1000
Temperatura ($^{\circ}$ C)	25,9 (\pm 2,36)	23,2- 30,7	26,2 (\pm 1,97)	24,2- 30,1
Turbidez (cm)	64,68 (\pm 13,13)	39,8-79,5	34,64 (\pm 16,65)	14,8-65,5
Velocidade da correnteza (m/s)	5,97 (\pm 5,98)	0-18,1	-	-
Morfometria				
Altitude (m)	435(\pm 33,94)	380-472	439,71 (\pm 25,00)	390-460
Profundidade Média (cm)	132,77 (\pm 150,25)	24,2-427	129, 53 (\pm 141,23)	21,7-360
Largura (cm)	5607,18 (\pm 7351,73)	1110-18000	4698,67 (\pm 6765,66)	332-16000
Composição do Sedimento				
Lama	58,90 (\pm 41,04)	1,5-100	54, 67 (\pm 43,62)	1-100
Areia	31,63 (\pm 31,13)	0-86	39,67 (\pm 38,21)	0-85,7
Pedras	9,22 (\pm 13,20)	0-31,6	3,93 (\pm 5,62)	0-13,8
Seixo	0,21 (\pm 0,60)	0-1,7	0,71 (\pm 1,41)	0-3,75
Habitat Marginal				
Macrófita	25,35 (\pm 32,00)	0-92,3	12,43(\pm 23,94)	0-65,8
Capim	9,00 (\pm 13,14)	0-40	1,75 (\pm 3,42)	0-9
Vegetação Submersa	1,60 (\pm 2,84)	0-7,5	-	-

Cobertura Vegetal	4,37 ($\pm 6,68$)	0-16,25	0,40 ($\pm 0,67$)	0-1,5
Folhiço	3,60 ($\pm 6,18$)	0,25-18,3	1,37 ($\pm 1,43$)	0,08- 4
Algas	5,03 ($\pm 10,34$)	0-30	3,64 ($\pm 4,72$)	0-11,5
Galhos	9,41 ($\pm 8,36$)	0,23,3	7,74 ($\pm 3,92$)	1,5 -11,5

Tabela 2: Dados do morfométricos e itens alimentares consumidos por *Hoplias malabaricus*, *Geophagus brasiliensis* e *Prochilodus brevis*.

	<i>Hoplias malabaricus</i>	<i>Geophagus brasiliensis</i>	<i>Prochilodus brevis</i>			
Número de indivíduos analisados	145	173	116			
CP mm (±SD)	81,00 (±52,51)	53,13 (±20,07)	82,25 (±28,47)			
CP mm (min-max)	22-255	14-110	31-142			
CT mm (±SD)	100,30 (± 62,54)	69,12 (±26,14)	105,13 (±34,57)			
CT mm (min-max)	27- 291	16-140	40-177			
Estômagos com GR<20%	69	0	20			
Ítems alimentares (%)	Volume%	F. Ocorrência%	Volume%	F. Ocorrência%	Volume%	F. Ocorrência%
Peixe	70,36		4,28		0,0	
Resto de Peixe	68,84	64,47	4,28	38,15	0,0	0,0
<i>Astyanax bimaculatus</i>	1,52	1,32	0,0	0,0	0,0	0,0
Crustacea	15,89		9,83		0,03	
Atyidae	15,85	14,47	2,73	4,05	0,0	0,0
Copepoda	0,0	0,0	0,18	9,25	0,0	0,0
Ciclopoida	0,01	3,90	3,95	65,32	0,0	0,0
Ostracoda	0,0	0,0	2,11	39,88	0,03	18,75
Calanoida	0,0	0,0	0,001	0,58	0,0	0,0
Chydoridae	0,0	0,0	0,04	4,05	0,0	0,0
Haparticoidea	0,0	0,0	0,10	21,97	0,0	0,0
Cladocera	0,0	2,63	0,71	38,72	0,0	0,0
Daphniidae	0,0	0,0	0,0002	0,58	0,0	0,0
Bosminidae	0,0	0,0	0,0031	0,58	0,0	0,0
Insecta	5,16		24,52		0,0	
Ephemeroptera (Larva)	1,77	31,17	4,31	25,43	0,0	0,0
Anisoptera	1,56	7,90	0,0	0,0	0,0	0,0
Anisoptera (Ninfa)	0,0	0,0	3,09	8,67	0,0	0,0
Fragmento de Inseto	0,54	11,84	2,40	26,59	0,0	0,0
Aeshnidae	0,51	1,32	0,0	0,0	0,0	0,0
Libelulidae	0,44	2,63	0,0	0,0	0,0	0,0
Zigoptera	0,13	2,63	0,0	0,0	0,0	0,0
Zigoptera (Ninfa)	0,0	0,0	0,12	0,58	0,0	0,0
Coenagrionidae	0,10	3,95	0,0	0,0	0,0	0,0

	Coenagrionidae (Larva)	0,0	0,0	0,09	0,58	0,001	1,04
	Chironomidae (Pupa)	0,05	6,60	1,84	21,39	0,0	0,0
	Chironomidae (Larva)	0,02	1,30	11,89	65,32	0,0	0,0
	Cordullidae	0,04	1,32	0,0	0,0	0,0	0,0
	Stratiomidae (Larva)	0,0	0,0	0,23	0,58	0,0	0,0
	Tricoptera (Larva)	0,0	0,0	0,49	7,51	0,0	0,0
	Notonectidae	0,01	1,32	0,02	1,16	0,0	0,0
	Dytiscidae (Larva)	0,0	0,0	0,02	1,16	0,0	0,0
Mollusca		0,0		14,92		0,0	
	Gastropoda	0,0	0,0	14,77	45,66	0,01	2,06
	Bivalvia	0,0	0,0	0,15	5,20	0,0	0,0
Material Vegetal		1,10		5,18		0,0	
	Raíz	0,54	5,26	0,0	0,0	0,0	0,0
	Folha	0,44	6,60	0,04	1,16	0,0	0,0
	Semente	0,03	5,26	0,05	4,62	0,0	0,0
	Material Vegetal não identificado	0,09	5,26	5,09	43,35	0,27	15,63
Outros		7,49		41,28		99,96	
	Sedimento	0,11	9,21	2,61	49,13	99,96	100
	Material Digerido	7,29	39,47	38,30	79,36	0,0	0,0
	Material não identificado	0,08	1,32	0,35	8,67	0,0	0,0
	Acari	0,0	0,0	0,01	0,58	0,0	0,0
	Nematoda	0,01	7,90	0,01	1,73	0,0	0,0

Tabela 3: Abundância proporcional dos gêneros de microalgas observadas nos conteúdos estomacais de *Prochilodus brevis* durante o ciclo hidrológico de 2007/2008.

Algas	%
Bacillariophyta	78,53
<i>Bacillariophyta</i>	25,72
<i>Cyclotella</i>	49,81
<i>Synedra</i>	0,05
<i>Gyrosigma</i>	0,31
<i>Amphora</i>	2,20
<i>Cymbela</i>	0,30
<i>Gomphonema</i>	0,07
<i>Eunotia</i>	0,03
Cyanobacteria	12,99
<i>Merismopedia</i>	0,06
<i>Microcystis</i>	0,01
<i>Oscillatoria</i>	10,03
<i>Pseudoanabaena</i>	0,07
<i>Planktothrix</i>	2,37
<i>Anabaena</i>	0,42
Chlorophyta	4,61
<i>Oedogonium</i>	0,07
<i>Pediastrum</i>	0,01
<i>Tetrastrum</i>	0,02
<i>Tetraedron</i>	0,03
<i>Monoraphidium</i>	3,13
<i>Scenedesmus</i>	1,32
Euglenophyta	3,87
<i>Phacus</i>	3,84
<i>Euglena</i>	0,03

Tabela 4: Valores de Especialização Individual (IS), Amplitude e Sobreposição de nicho das espécies *Hoplias malabaricus*, *Geophagus brasiliensis* e *Prochilodus brevis* nos quatro pontos de coleta durante o ciclo hidrológico de 2007/2008

<i>Hoplias malabaricus</i>	Ponto1	Ponto 2	Ponto 3	Ponto 4	Período chuvoso	Período seco
Número de Indivíduos	12	38	16	10	40	36
Valor de IS	0,35	0,27	0,50	0,60	0,40	0,48
Valor de p para o teste de Monte Carlo	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001
Riqueza de recursos	12	17	10	7	20	17
Amplitude de nicho	1,34	2,08	1,74	2,29	1,71	1,86
Média de sobreposição dos pares de indivíduos (O_{ik})	0,19	0,19	0,33	0,51	0,23	0,39
<i>Geophagus brasiliensis</i>						
Número de Indivíduos	23	60	60	30	78	95
Valor de IS	0,67	0,33	0,43	0,58	0,48	0,44
Valor de p para o teste de Monte Carlo	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001
Riqueza de recursos	15	19	23	22	23	27
Amplitude de nicho	2,33	4,10	5,35	5,30	4,48	5,25
Média de sobreposição dos pares de indivíduos (O_{ik})	0,57	0,22	0,33	0,49	0,36	0,35
<i>Prochilodus brevis</i>						
Número de Indivíduos	26	17	26	27	38	58
Valor de IS	0,61	0,41	0,35	0,40	0,50	0,43
Valor de p para o teste de Monte Carlo	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001
Riqueza de recursos	18	16	14	17	21	18
Amplitude de nicho	2,56	2,24	2,92	1,17	1,74	3,54
Média de sobreposição dos pares de indivíduos (O_{ik})	0,51	0,33	0,37	0,26	0,35	0,29

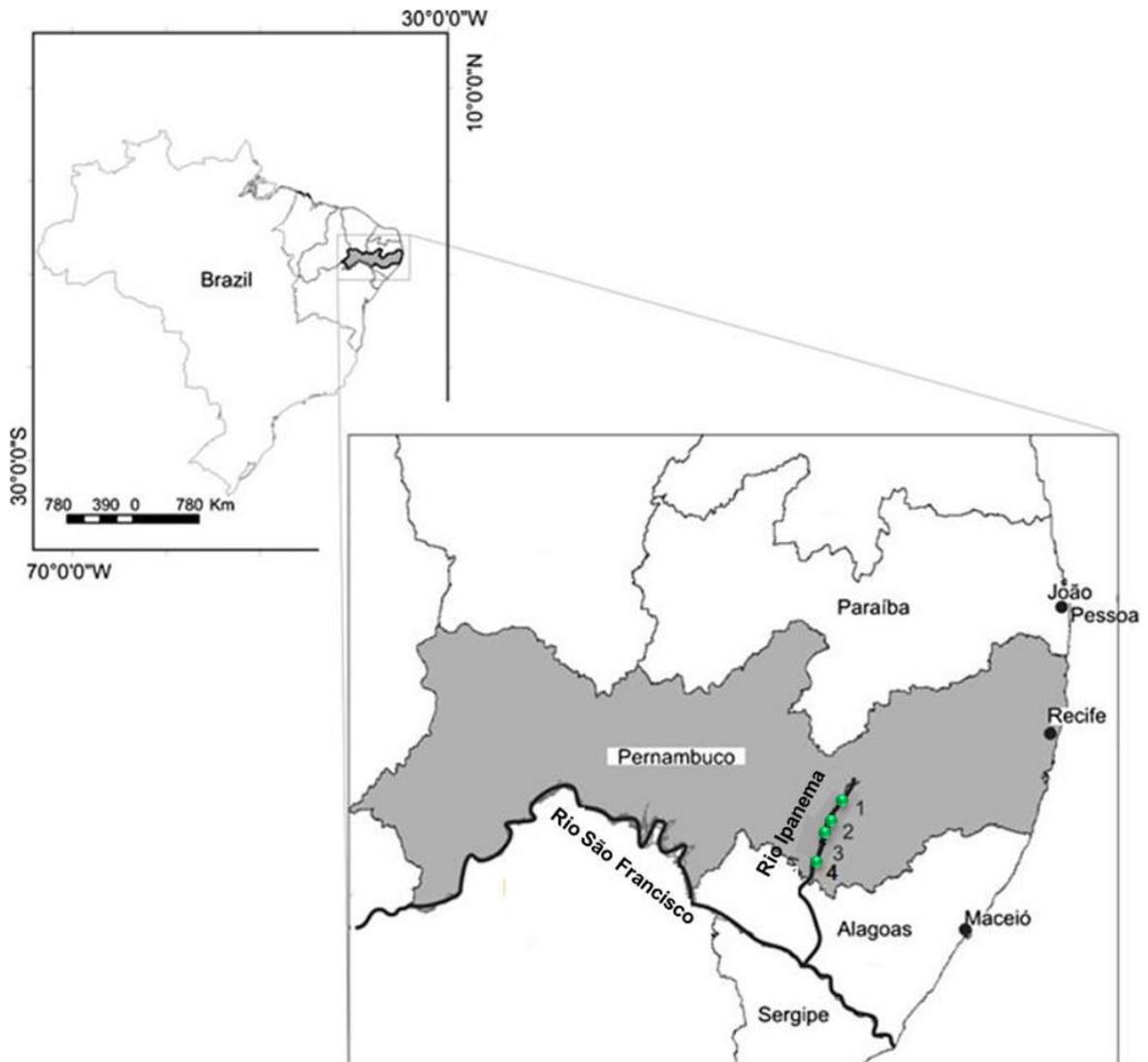


Fig.4. Área de estudo mostrando a localização do rio Ipanema nos estados de Pernambuco e Alagoas e os pontos de amostragem (1:08° 39'26.40" S; 37° 01'58.56" O; 2: 08° 43'17.04" S; 36° 59' 33.36" O; 3: 08° 43'17. 04" S; 36° 59' 33.36" O; 4: 08° 54' 26.76" S; 37° 04' 57.00" O) durante o ciclo hidrológico de 2007/2008.

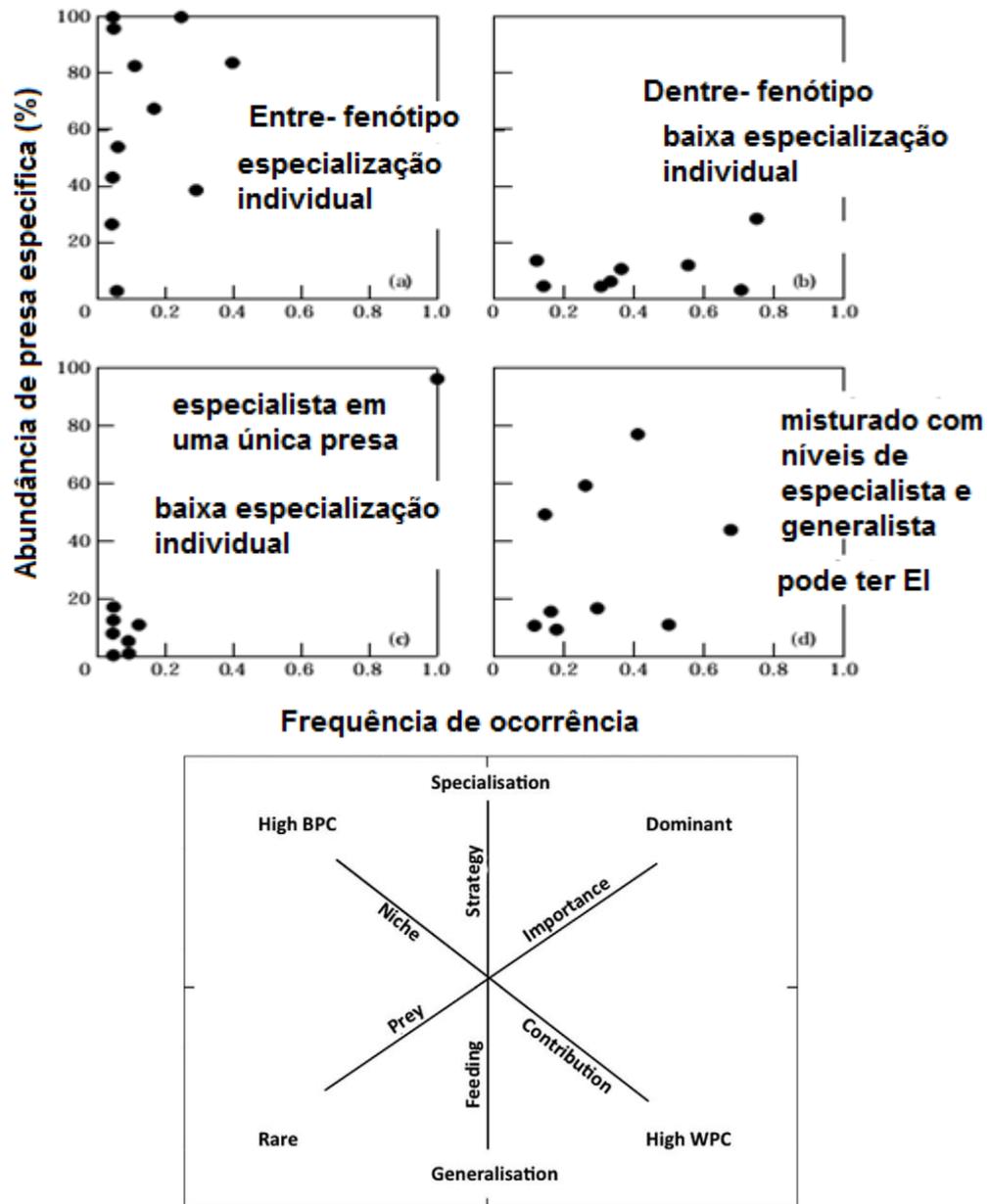


Fig.5. Modelo teórico da análise gráfica de Amundsem *et al.* (1996), mostrando a estratégia alimentar relacionando a composição da dieta com a seleção de presas específicas. .

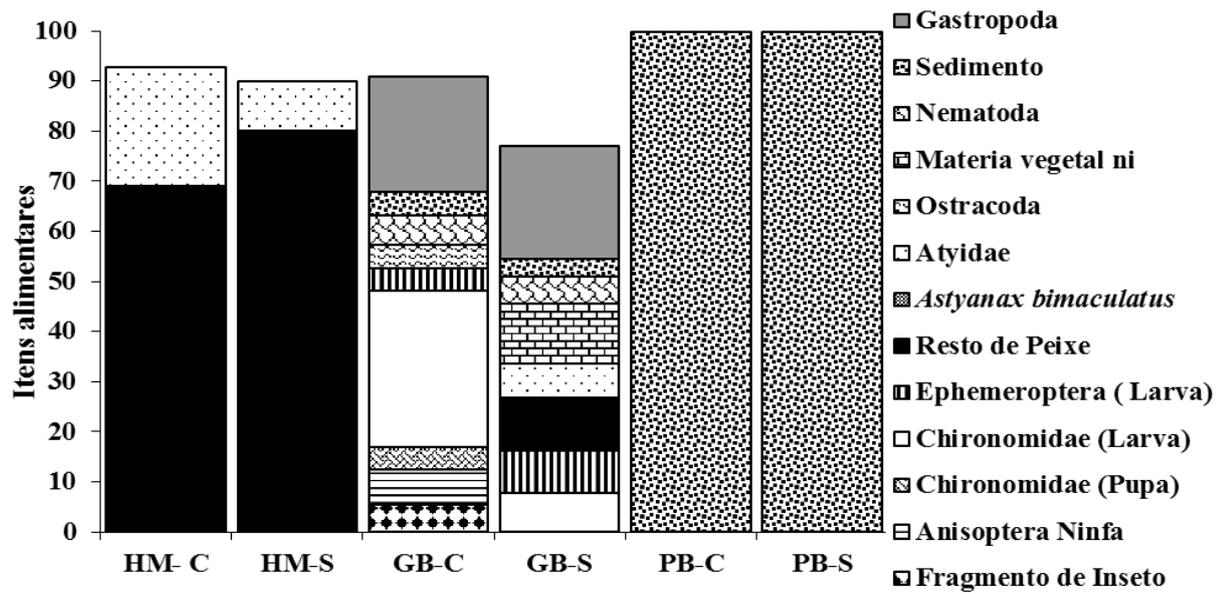


Fig.6. Composição percentual dos itens alimentares da dieta de *Hoplias malabaricus* (HM), *Geophagus brasiliensis* (GB) e *Prochilodus brevis* (PB) durante os períodos chuvoso (C) e seco (S) durante o ciclo hidrológico de 2007/2008. No gráfico estão presentes os itens alimentares com valor percentual acima de 4%

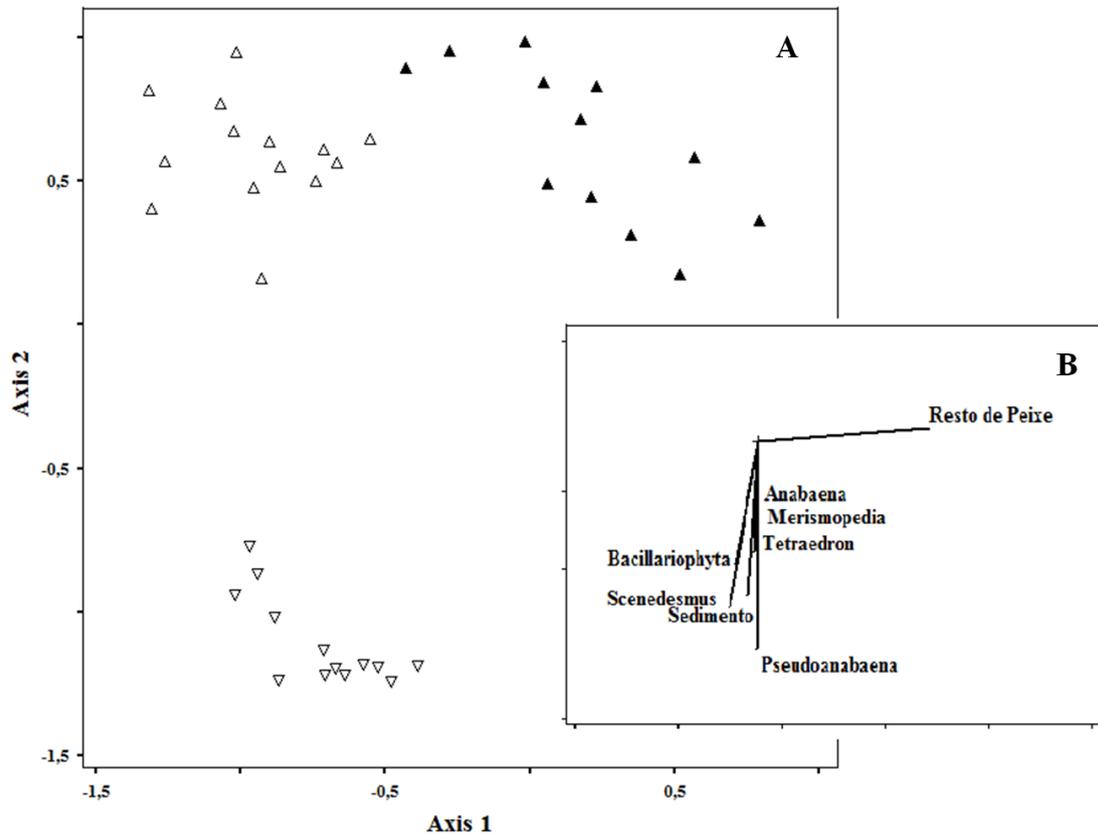


Fig.7. NMS mostrando a distribuição das espécies (\blacktriangle = *Hoplias malabaricus*, \triangle = *Geophagus brasiliensis*, ∇ = *Prochilodus brevis*), com variância explicada para cada eixo e valor de estresse (A). Análise de Overlay indicando os itens alimentares que influenciaram a distribuição das espécies (B).

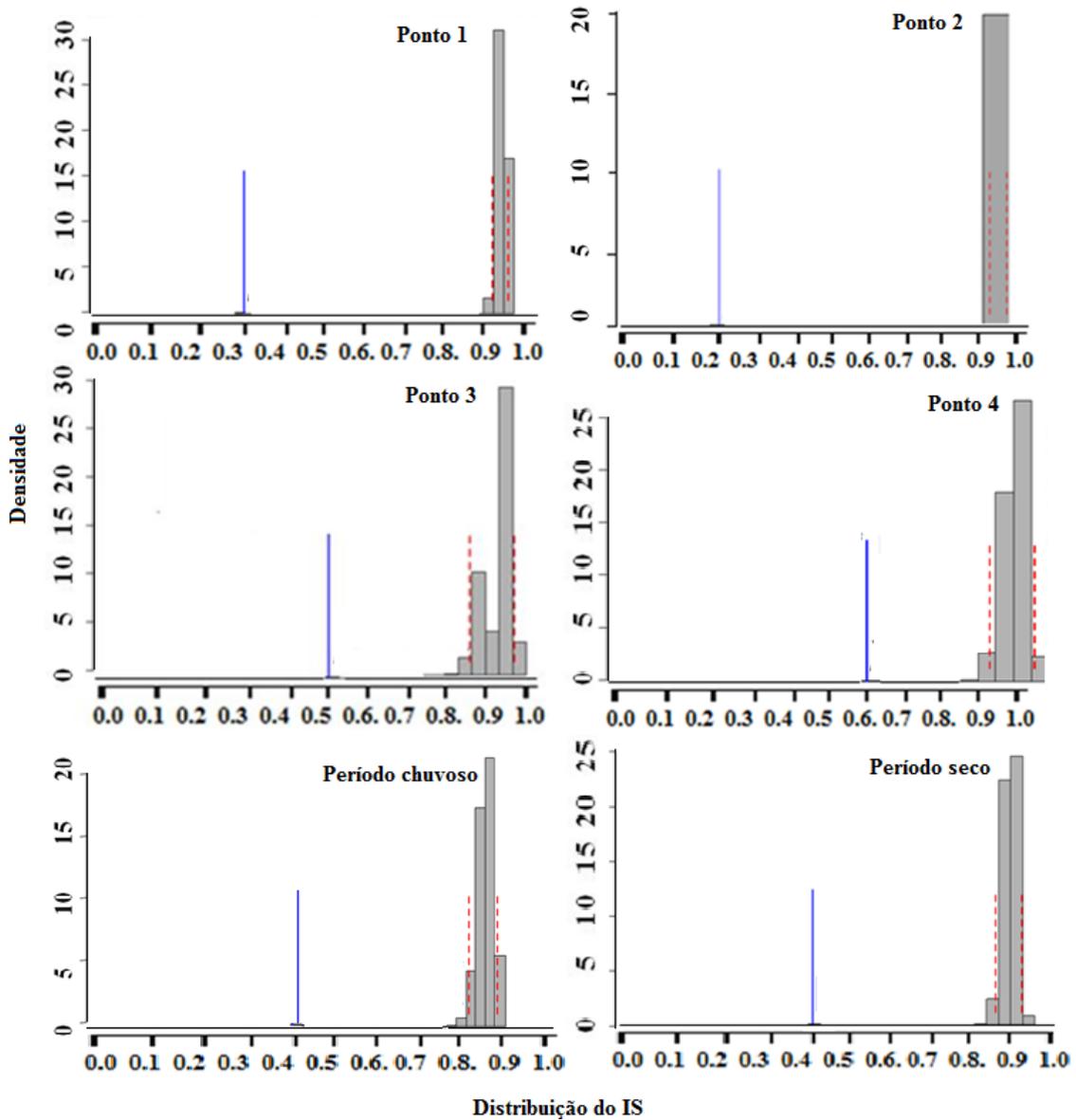


Fig.8. Histogramas de distribuição dos valores de especialização individual (IS), valores obtidos pelo procedimento de reamostragem de Monte Carlo, para a espécie *Hoplias malabaricus* nos quatro pontos de coleta e nos dois períodos do regime hidrológico. Linhas verticais vermelhas tracejadas mostram os limites de confiança de 95% da distribuição simulada, enquanto que a linha vertical azul mostra o valor real de IS para os dados originais.

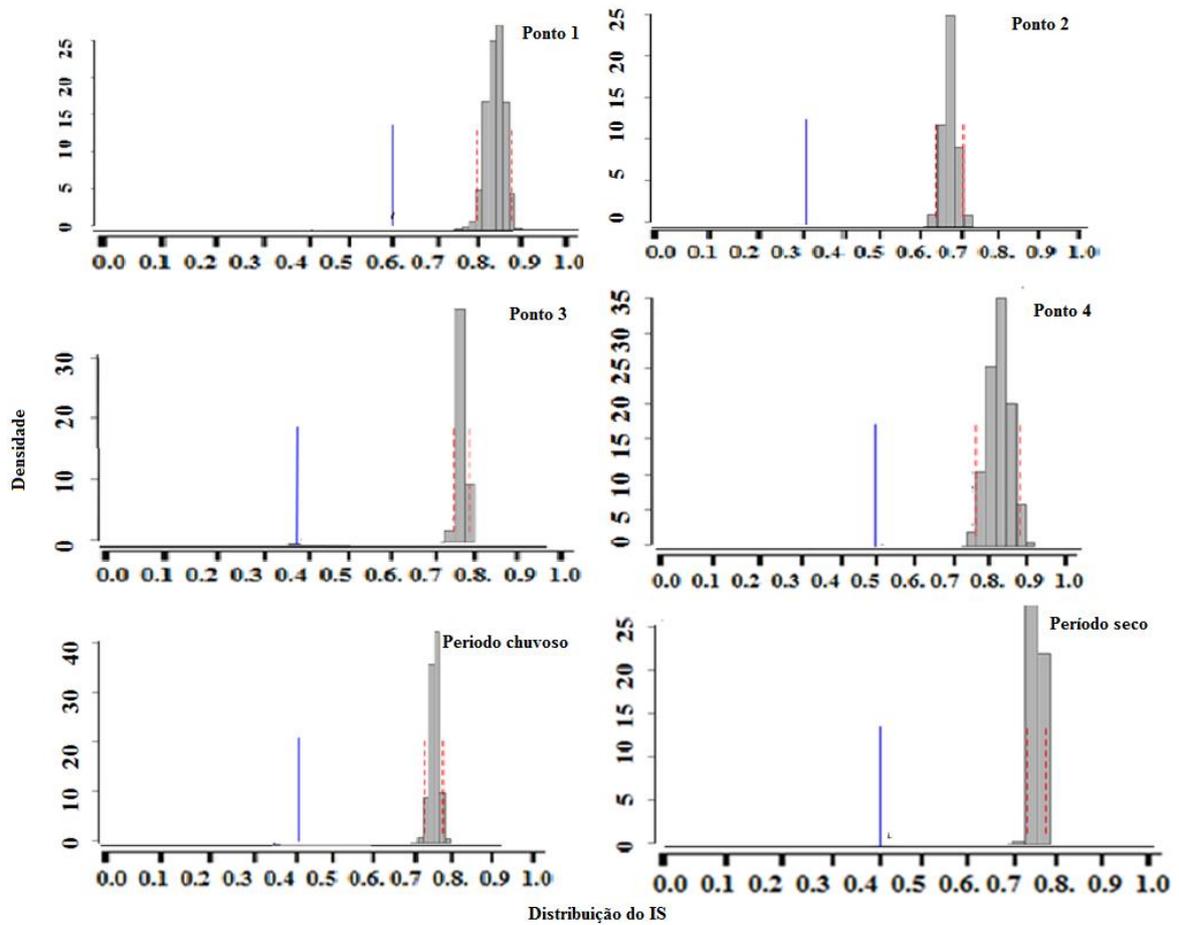


Fig.9. Histogramas de distribuição dos valores de especialização individual (IS), valores obtidos pelo procedimento de reamostragem de Monte Carlo, para a espécie *Geophagus brasiliensis* nos quatro pontos de coleta e nos dois períodos do regime hidrológico. Linhas verticais vermelhas tracejadas mostram os limites de confiança de 95% da distribuição simulada, enquanto que a linha vertical azul mostra o valor real de IS para os dados originais.

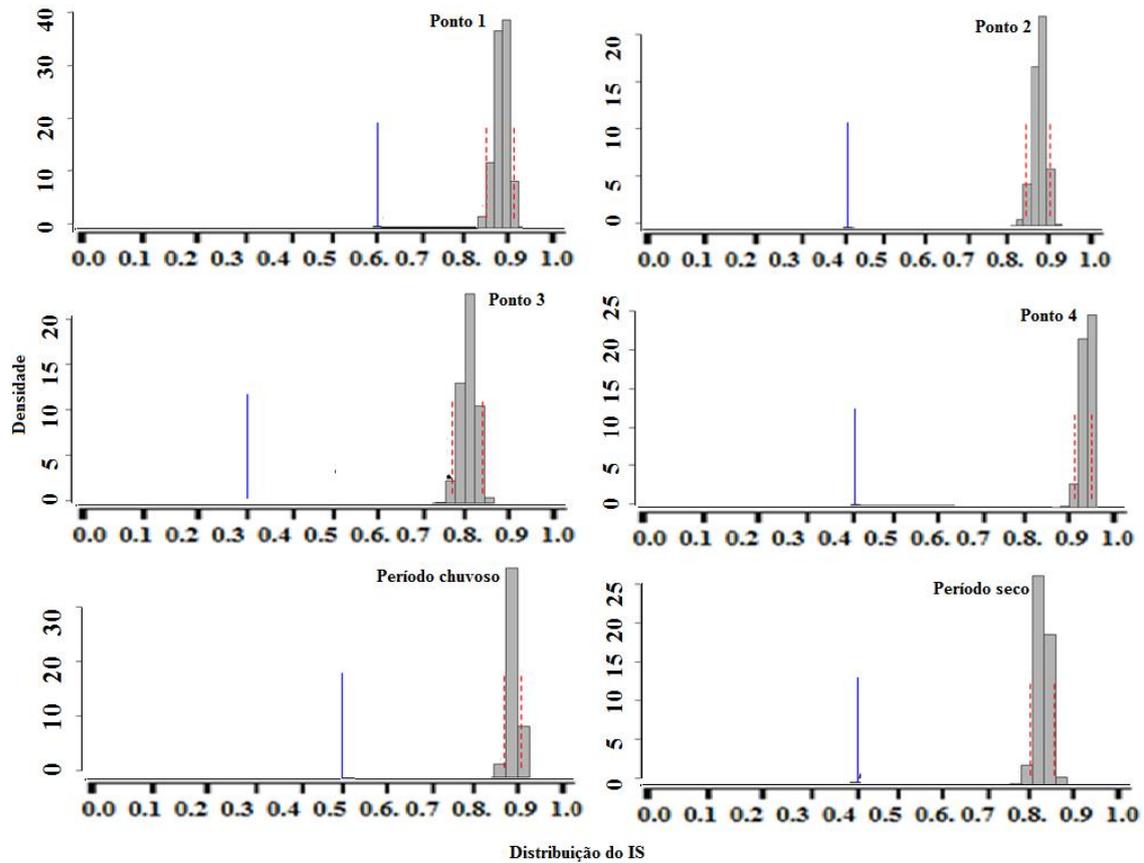


Fig.10. Histogramas de distribuição dos valores de especialização individual (IS), valores obtidos pelo procedimento de reamostragem de Monte Carlo, para a espécie *Prochilodus brevis* nos quatro pontos de coleta e nos dois períodos do regime hidrológico. Linhas verticais vermelhas tracejadas mostram os limites de confiança de 95% da distribuição simulada, enquanto que a linha vertical azul mostra o valor real de IS para os dados originais.

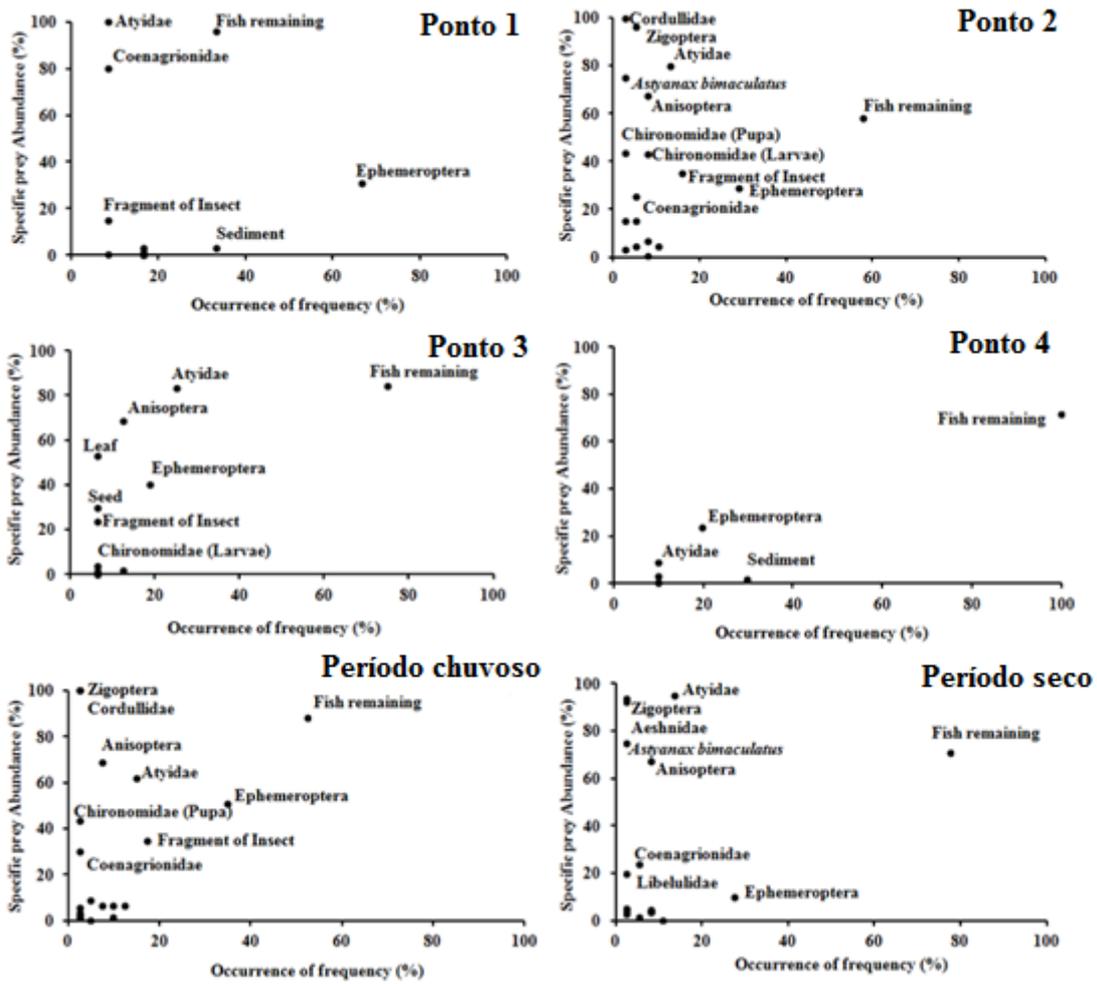


Fig.11. Gráficos de Amundsen para a espécie *Hoplias malabaricus* nos quatro pontos de coleta e para as duas fases do regime hidrológico

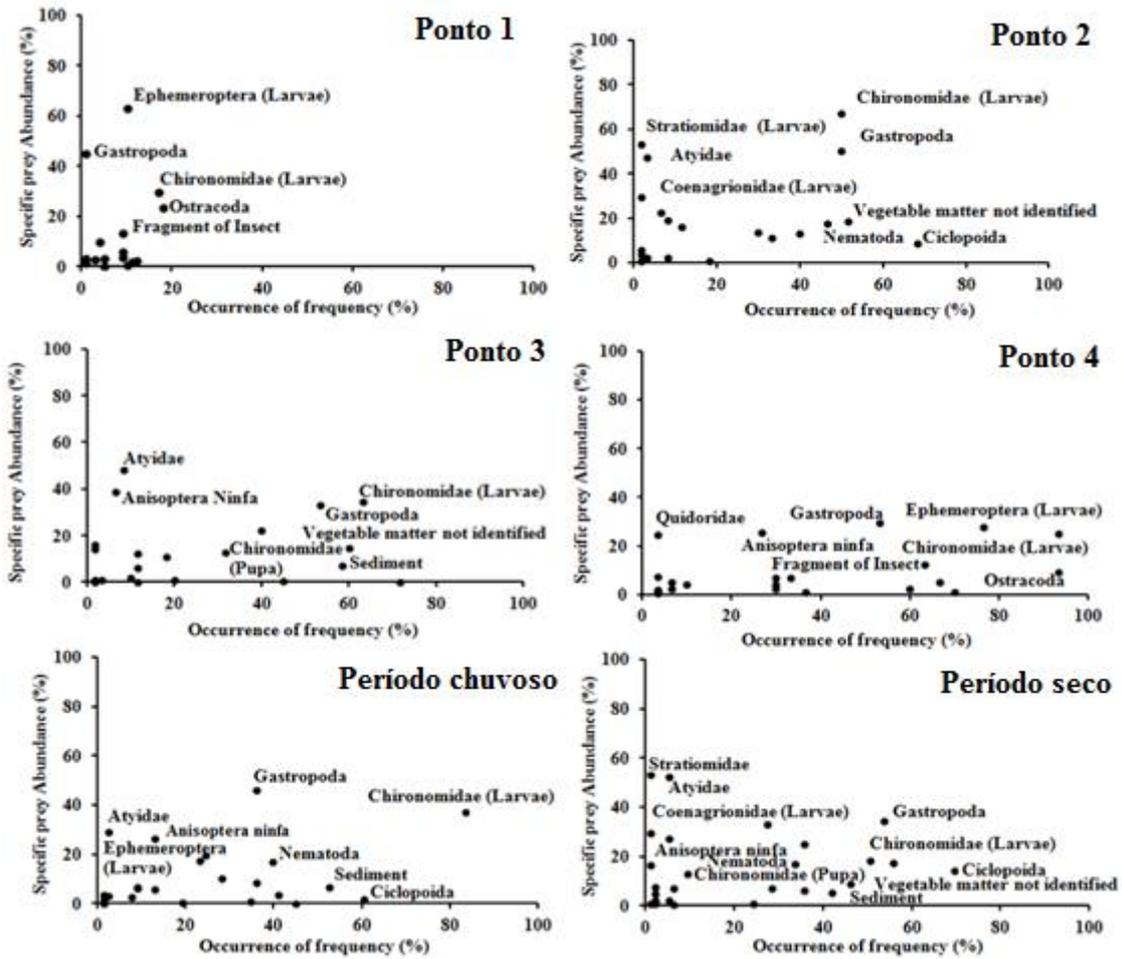


Fig.12. Gráficos de Amundsen para a espécie *Geophagus brasiliensis* nos quatro pontos de coleta e para as duas fases do regime hidrológico.

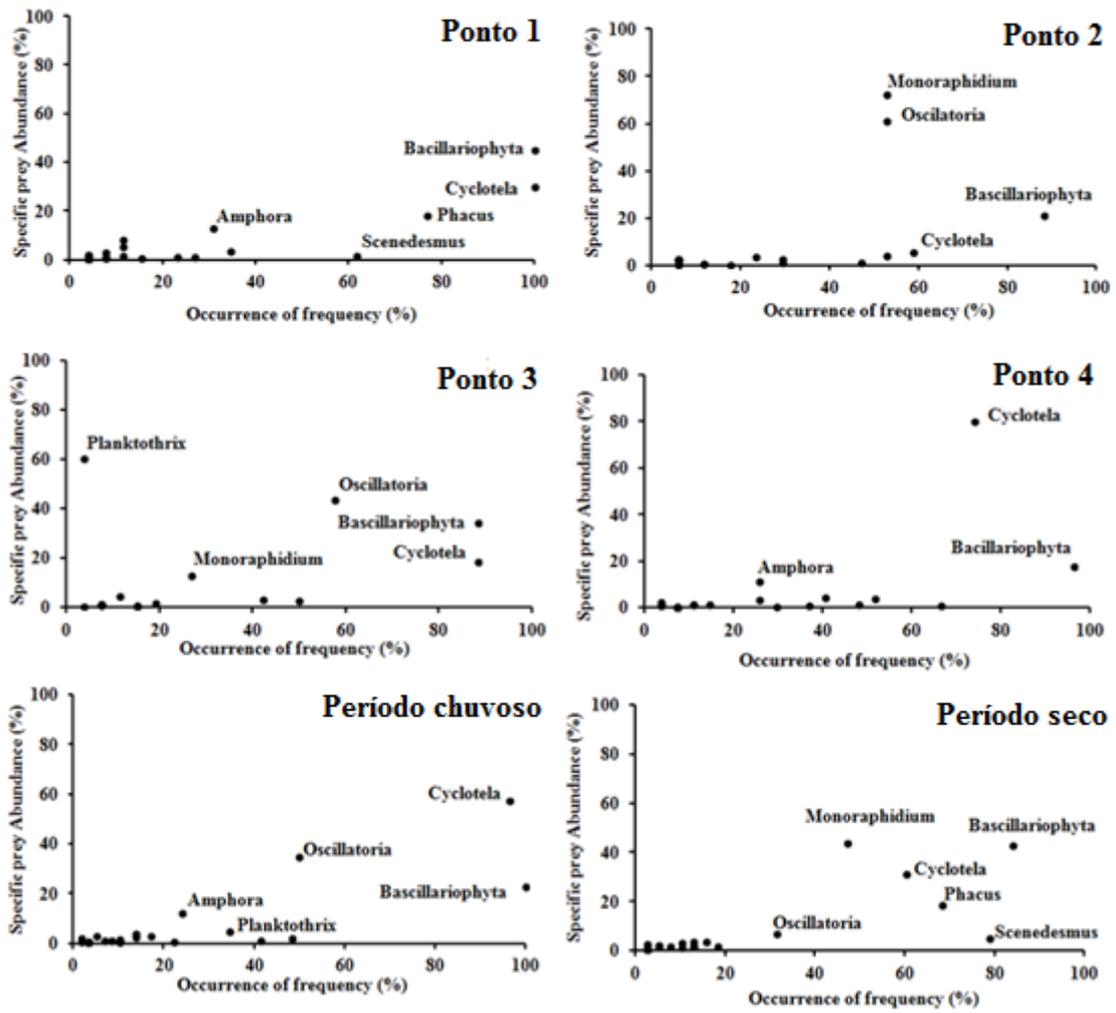


Fig.13. Gráficos de Amundsen para a espécie *Prochilodus brevis* nos quatro pontos de coleta e para as duas fases do regime hidrológico.

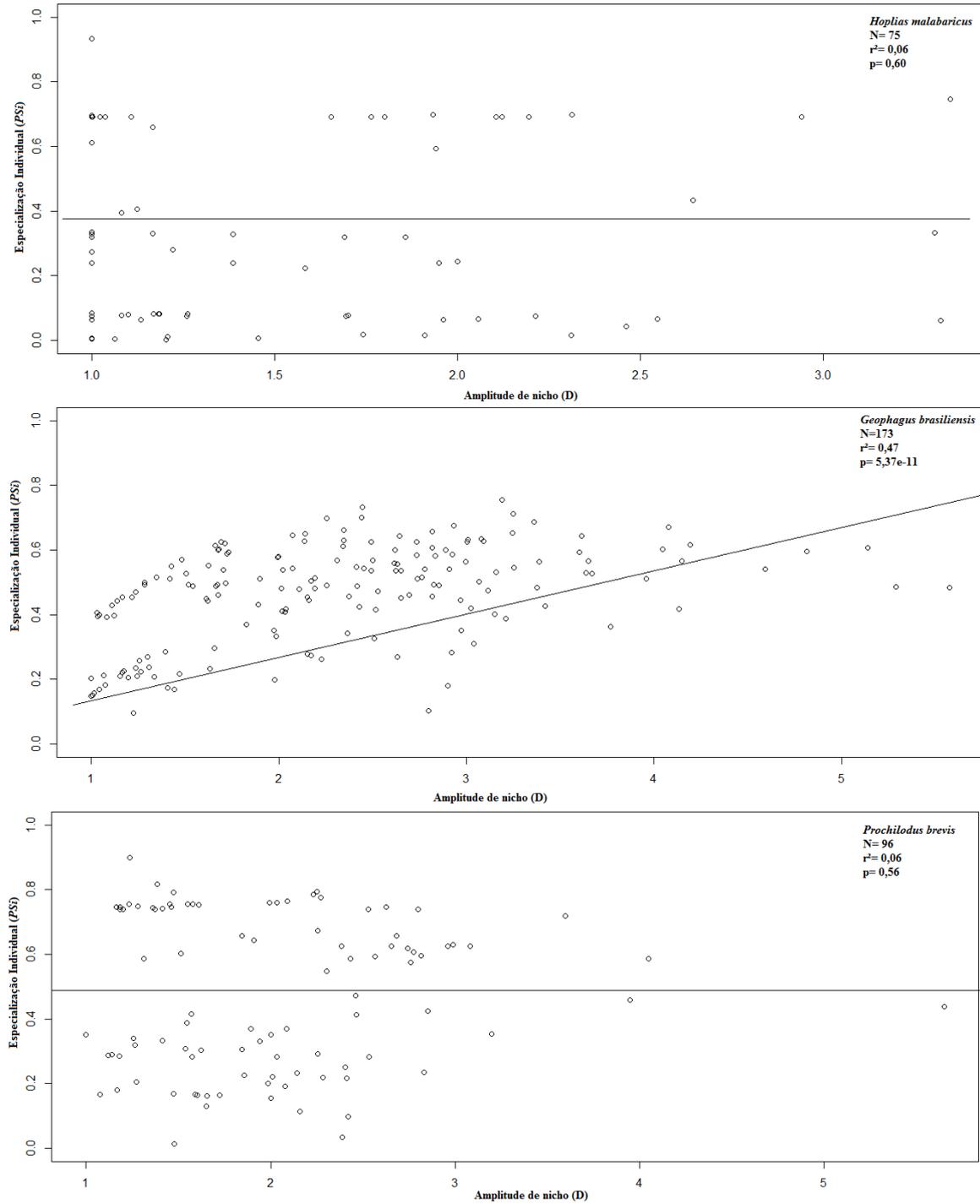


Fig. 14. Correlações entre a amplitude de nicho (D) e o grau de especialização individual (PSi) para as três espécies do estudo.

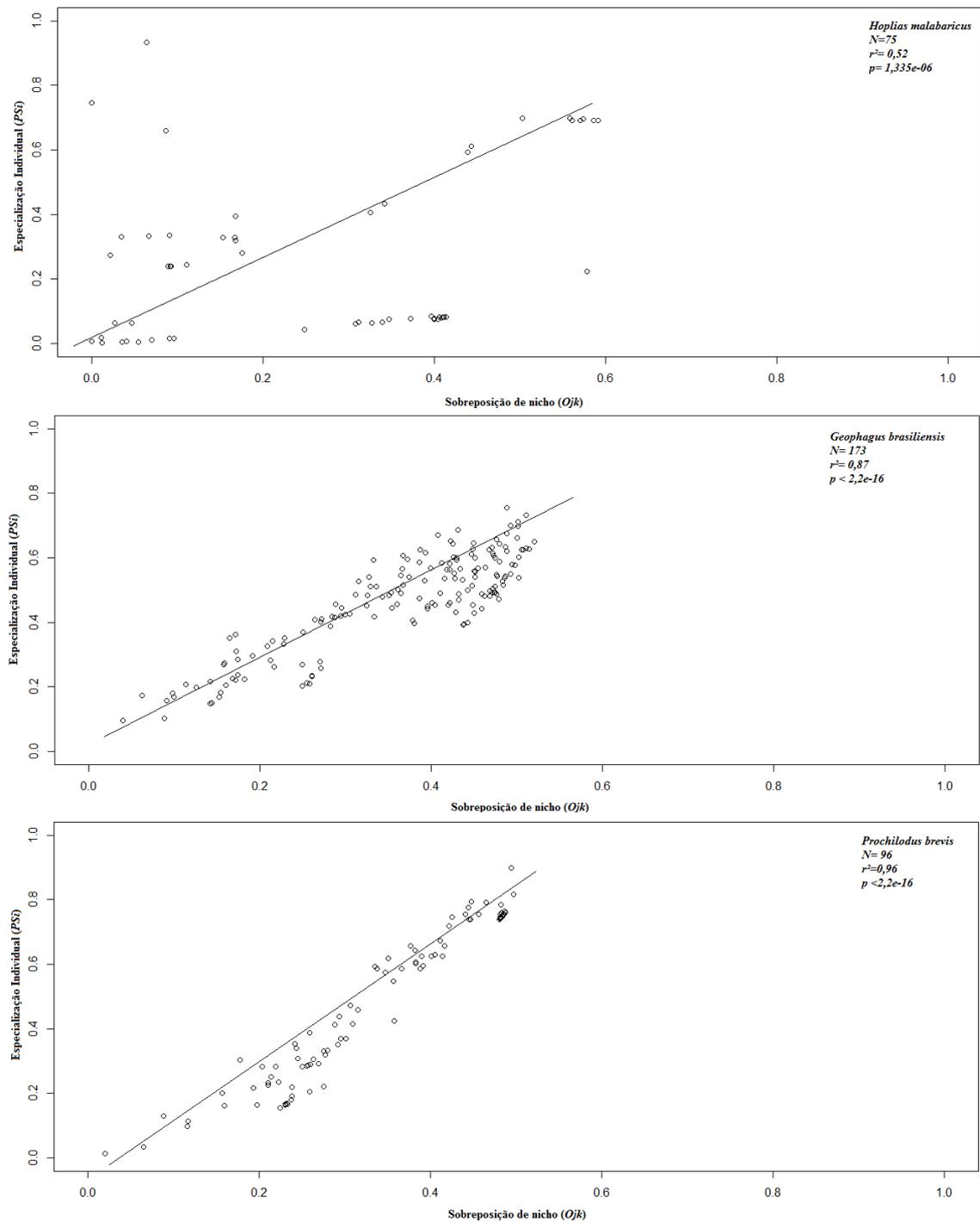


Fig. 15. Correlações ente a sobreposição de nicho (O_{jk}) e o grau de especialização individual (PS_i) para as três espécies do estudo.