
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E BIODIVERSIDADE

**ESPECIALIZAÇÃO INDIVIDUAL NO USO DE RECURSOS ALIMENTARES DE
Characidium schubarti (Crenuchidae)**

CAIO CARNEIRO LEÃO POMPEU

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Meste em Ecologia e Biodiversidade.

Agosto - 2019

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E BIODIVERSIDADE

Especialização individual no uso de recursos alimentares de *Characidium schubarti* (Crenuchidae)

CAIO CARNEIRO LEÃO POMPEU

Orientador:

Dr. Márcio Silva Araújo

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Biodiversidade.

**Rio Claro - SP
Outubro de 2019**

P788e Pompeu, Caio Carneiro Leão
Especialização individual no uso de recursos alimentares de *Characidium schubarti* (Crenuchidae) / Caio Carneiro Leão Pompeu. -- Rio Claro, 2019
37 p. : il., tabs., fotos, mapas

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências, Rio Claro
Orientador: Márcio Silva Araújo

1. Especialização individual. 2. Variação de nicho.
3. Oportunidade Ecológica. 4. Competição. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp.
Biblioteca do Instituto de Biociências, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: Especialização individual no uso de recursos alimentares de *Characidium schubarti* (Crenuchidae)

AUTOR: CAIO CARNEIRO LEÃO POMPEU

ORIENTADOR: MARCIO SILVA ARAUJO

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Mestre em ECOLOGIA E BIODIVERSIDADE, área: Biodiversidade pela Comissão Examinadora:


Prof. Dr. MARCIO SILVA ARAUJO
Departamento de Ecologia / UNESP - Instituto de Biociências de Rio Claro - SP


Prof. Dr. MARCO AURELIO PIZO FERREIRA
Departamento de Zoologia / UNESP - Instituto de Biociências de Rio Claro - SP


Prof. Dr. MATHIAS MISTRETTA PIRES
Departamento de Biologia Animal / Universidade Estadual de Campinas - SP

Rio Claro, 27 de agosto de 2019

Agradecimentos

Gostaria de agradecer ao meu orientador Márcio Silva Araújo por ter me aceitado e me recebido em seu laboratório, por todo conhecimento e aprendizado quando tudo era novo pra mim, e por toda paciência, apoio e compreensão nos momentos de dificuldade. Sou muito grato por ter me dado essa oportunidade.

À minha mãe e minha família que me apoiaram e me incentivaram em todas as minhas escolhas, que me deram suporte financeiro nos primeiros meses da pós-graduação e me deram forças nos momentos de dificuldade. Sem todo esse apoio, esse trabalho não teria se concretizado.

Ao Neliton Ricardo Freitas Lara, pelo auxílio nas atividades de campo e por todo ensinamento e auxílio na identificação dos invertebrados aquáticos.

Ao técnico de laboratório Carlos Fernando Sanches (Carlinhos) pela imprescindível ajuda nas coletas de campo.

Às minhas amigas Raquel Gradwohl e Giovana Garcia pelo auxílio na coleta de dados em laboratório e por todo o apoio durante essa jornada.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001 e da Pró-reitora de Pós-Graduação (PROPG).

Resumo

A variação individual no uso de recursos alimentares pode depender de fatores ecológicos como a competição intra e interespecífica, predação, além da diversidade e abundância de recursos. O objetivo deste trabalho foi identificar as causas da variação individual no uso de recursos alimentares em populações do peixe *Characidium schubarti*, conhecido como “charutinho” e descrito como insetívoro bentônico. O estudo foi realizado em riachos de Mata Atlântica no Parque Estadual Carlos Botelho, núcleo São Miguel Arcanjo, região sudeste do Estado de São Paulo. Os charutinhos foram coletados ao longo de transectos em 11 riachos diferentes. Foram coletadas amostras da comunidade de invertebrados bentônicos em cada riacho para a obtenção de estimativas da diversidade e abundância de recursos alimentares. Identificamos e quantificamos todas as possíveis espécies de peixes competidoras (insetívoros bentônicos). Nossos resultados sugerem significativa variação na dieta dos indivíduos de todas as populações, porém com baixo grau de especialização individual. Nós não encontramos efeito significativo da oportunidade ecológica (diversidade de recursos), produtividade secundária (biomassa de recursos) e competição (densidade de charutinhos e competidores) sobre o grau de variação na dieta nas populações estudadas.

Palavras-chave: Variação de nicho; variação individual; variação na dieta; oportunidade ecológica; competição intraespecífica; competição interespecífica.

Abstract

Individual variation in food resource use can depend on ecological factors such as intra and interspecific competition, predation, and the diversity and abundance of resources. Our main goal in this study was to identify the ecological causes of individual variation in the use of food resources in natural populations of the fish *Characidium schubarti*, part of a group popularly known as “South American darters”, described as benthic insectivores. The study was conducted in Atlantic Forest streams at the Carlos Botelho State Park, at São Miguel Arcanjo, in the southeast of the state of São Paulo. Specimens were collected along transects in 11 streams. We collected samples from the benthic invertebrate community in each stream to estimate the diversity and abundance of food resources. We identified and quantified all possible competing species of fishes (benthic insectivores). Our results suggest significant variation in the diet of individuals from all populations, however, with a low degree of individual specialization. We found no significant effect of ecological opportunity (resource diversity), secondary productivity (resource biomass) and competition (density of charutinhos and competitors) on the degree of dietary variation in the studied populations.

Keywords: Niche variation; individual variation; diet variation; ecological opportunity; intraspecific competition; interspecific competition.

Sumário

1. Introdução	6
2. Material e Métodos	10
2.1 <i>Área de estudo</i>	10
2.2 <i>Amostragem dos exemplares</i>	11
2.3 <i>Atividades laboratoriais</i>	13
2.4 <i>Análise de dados</i>	14
3. Resultados	18
3.1 <i>Composição da dieta e eletividade</i>	18
3.2 <i>Especialização individual</i>	23
3.3 <i>Causas da especialização individual</i>	24
4. Discussão	27
4.1 <i>Variação na dieta</i>	27
4.2 <i>Efeito dos mecanismos ecológicos sobre a variação na dieta</i>	29
5. Conclusão	31
5. Referências bibliográficas	33

1. Introdução

Os ecólogos comumente utilizam a teoria do nicho para descrever as propriedades ecológicas de uma espécie como um todo, considerando indivíduos conspecíficos como ecologicamente equivalentes (BOLNICK et al., 2003). Por exemplo, os ecólogos agrupam os animais em diferentes guildas tróficas com base na dieta média de suas populações (SIMBERLOFF; DAYAN, 1991). A ideia de que indivíduos dentro de populações podem diferir substancialmente no uso de recursos é há muito tempo discutida (VAN VALEN, 1965). Historicamente, a variação de nicho tem sido atribuída a mudanças ontogenéticas e ao dimorfismo sexual das espécies (SCHOENER, 1986). Entretanto, estudos têm demonstrado que a variação no uso de recursos também pode ser observada entre indivíduos de mesma idade e sexo (WERNER; SHERRY, 1987; ARAÚJO; GONZAGA, 2007) e em uma grande variedade de táxons (BOLNICK et al., 2003; ARAÚJO; BOLNICK; LAYMAN, 2011). Isso ocorre porque a amplitude da dieta descrita para uma população pode ser na verdade formada pelo uso por parte dos indivíduos de pequenos subconjuntos dos recursos usados pela população. Esse fenômeno é conhecido como especialização individual e pode ter importantes implicações ecológicas e evolutivas (BOLNICK et al., 2011).

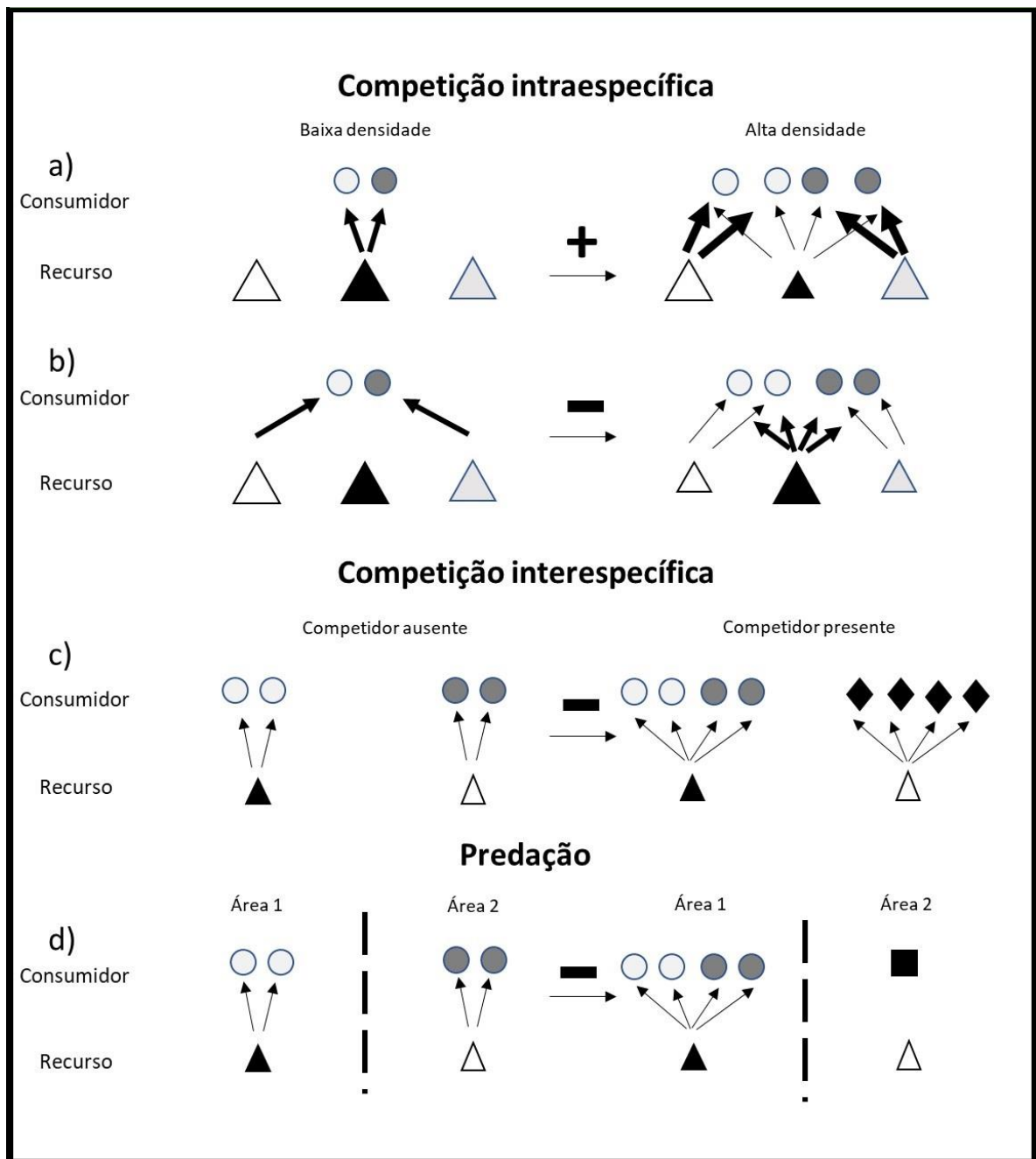
A variação no uso de recursos entre indivíduos é dependente do contexto ecológico formado, entre outros fatores, pela diversidade de recursos disponíveis (oportunidade ecológica), o nível de competição intra e interespecífica, e o risco de predação (SVANBÄCK; BOLNICK, 2005; ARAÚJO; BOLNICK; LAYMAN, 2011). Se os indivíduos de uma mesma população compartilham o mesmo recurso preferido mas diferem na preferência pelos recursos alternativos, o aumento na densidade populacional leva a um aumento na intensidade competitiva e uma redução na disponibilidade do recurso preferido, portanto é esperado que a competição intraespecífica aumente o grau de variação individual a medida que os indivíduos passam a incluir diferentes tipos de recurso às suas dietas (Figura 1-a). Por exemplo, Svanbäck e Bolnick (2007) observaram experimentalmente que o aumento da densidade do peixe esgana-gata (*Gasterosteus aculeatus*) levou a uma redução da disponibilidade de presas, fazendo com que indivíduos fenotipicamente diferentes acrescentassem itens alimentares diferentes à sua dieta. Se os indivíduos possuem preferências distintas pelo recurso preferido, mas compartilham o mesmo recurso alternativo, o aumento na intensidade competitiva pode levar a uma diminuição do

grau de variação da dieta da população pois à medida que os recursos preferidos se tornam escassos, os indivíduos passam a incluir o mesmo recurso alternativo na dieta. Dessa forma, espera-se que a competição intraespecífica reduza o grau de variação individual (Figura 1-b).

Já em relação à competição interespecífica, espera-se que ela reduza a oportunidade ecológica e conseqüentemente a variação da dieta dentro de populações (Figura 1-c; COSTA et al., 2008; ARAÚJO; BOLNICK; LAYMAN, 2011). Knudsen et al. (2007) observaram que o grau de variação individual nas trutas do ártico *Salvelinus alpinus* era menor nos locais com maior número de espécies competidoras.

Predadores podem regular as populações de suas presas, reduzindo a intensidade da competição intraspecífica nas populações de presas, com conseqüentes efeitos sobre o grau de especialização individual (Figura 1-d). Além disso, o risco de predação pode alterar o comportamento das presas, diminuindo o seu grau de especialização individual. Por exemplo, Eklöv e Svanbäck (2006) observaram experimentalmente que juvenis da perca da Eurásia (*Perca fluviatilis*) utilizaram dois tipos de habitats (zona pelágica e zona litorânea) e apresentaram forte especialização individual sem a presença de predadores, enquanto que quando o predador estava presente em um dos habitats os juvenis permaneceram no habitat mais seguro. Nesse último caso, os indivíduos foram forçados a consumir os recursos que estavam presentes em apenas um dos habitats, o que reduziu a variação interindividual das dietas.

Figura 1 - Ilustração do efeito dos mecanismos ecológicos sobre o grau de especialização individual.



As setas horizontais indicam o efeito (positivo ou negativo). a) Consumidores de fenótipos diferentes compartilham o mesmo recurso sob baixa competição intraespecífica (baixa densidade populacional), enquanto sob alta competição (alta densidade populacional) utilizam recursos alternativos diferentes. O grau de especialização individual aumenta com o aumento da competição. b) Consumidores com fenótipos diferentes utilizam recursos diferentes sob baixa competição intraespecífica, mas compartilham o recurso alternativo à medida que a competição aumenta. O grau de especialização individual diminui com o aumento da competição. c) Consumidores com diferentes fenótipos se alimentam de diferentes recursos na ausência do competidor, enquanto que quando o competidor está presente, o nicho populacional fica restrito a um tipo de recurso e força os indivíduos

compartilharem os mesmos recursos. O grau de especialização individual diminui com a presença de competidores. d) Consumidores com diferentes fenótipos exploram recursos diferentes em locais diferentes sem a presença do predador, enquanto que quando o predador está presente os consumidores se concentram no habitat mais seguro e são forçados a compartilhar os mesmos recursos. Nesse caso, o grau de especialização diminui com a presença do predador (figura adaptada de ARAÚJO; BOLNICK; LAYMAN, 2011).

Estudos empíricos que quantifiquem o grau de especialização individual em populações naturais vivendo em diferentes contextos ecológicos são necessários para entendermos as origens e os efeitos da especialização individual em diferentes organismos (BOLNICK et al., 2003). Essas abordagens quantitativas são necessárias para entendermos como as interações ecológicas influenciam a variação individual dos organismos e como essa variação individual pode afetar as dinâmicas ecológicas e evolutivas das populações e das comunidades (ARAÚJO; BOLNICK; LAYMAN, 2011).

Conhecidos popularmente como “charutinhos”, os peixes do gênero *Characidium* (família Crenuchidae) são de pequeno porte (dificilmente excedem 9,0 cm de comprimento) e com hábito de vida bentônico (BUCKUP, 2003; OYAKAWA et al., 2006). O gênero possui aproximadamente 65 espécies e pode ser facilmente distinguido dos outros gêneros da família devido à presença de uma mancha negra na base dos raios medianos da nadadeira caudal (BUCKUP, 1993; BUCKUP; VAN DER SLEEN, 2017). Os indivíduos de *Characidium schubarti* (Figura 2) foram coletados em riachos de Mata Atlântica na parte superior do Parque Estadual Carlos Botelho, onde situa-se parte da bacia hidrográfica do Alto do Paranapanema, região sudeste do Estado de São Paulo. A espécie tem hábito alimentar descrito como insetívoro oportunista, alimentando-se de invertebrados bentônicos encontrados no substrato dos riachos de Mata Atlântica (ARANHA; GOMES; FOGAÇA, 2000; BRAGA, 2005; BRAGA; GOMIERO, 2009). Por serem de fácil coleta e consumirem itens alimentares facilmente identificáveis, fornecem uma excelente oportunidade para entender a natureza da variação da dieta nas escalas da população e individual em resposta a gradientes de fatores ecológicos (HOPPER; TOBLER, 2016).

O objetivo geral deste trabalho foi investigar os efeitos da diversidade de recursos, da competição intra e interespecífica e da predação e suas potenciais interações sobre o grau de especialização individual no uso de recursos alimentares

em populações naturais, usando como modelo ecológico uma espécie de peixe caracídeo *Characidium schubarti* que ocorre no Parque Estadual Carlos Botelho.

Figura 2 - Fotografia de *Characidium schubarti* fixado.



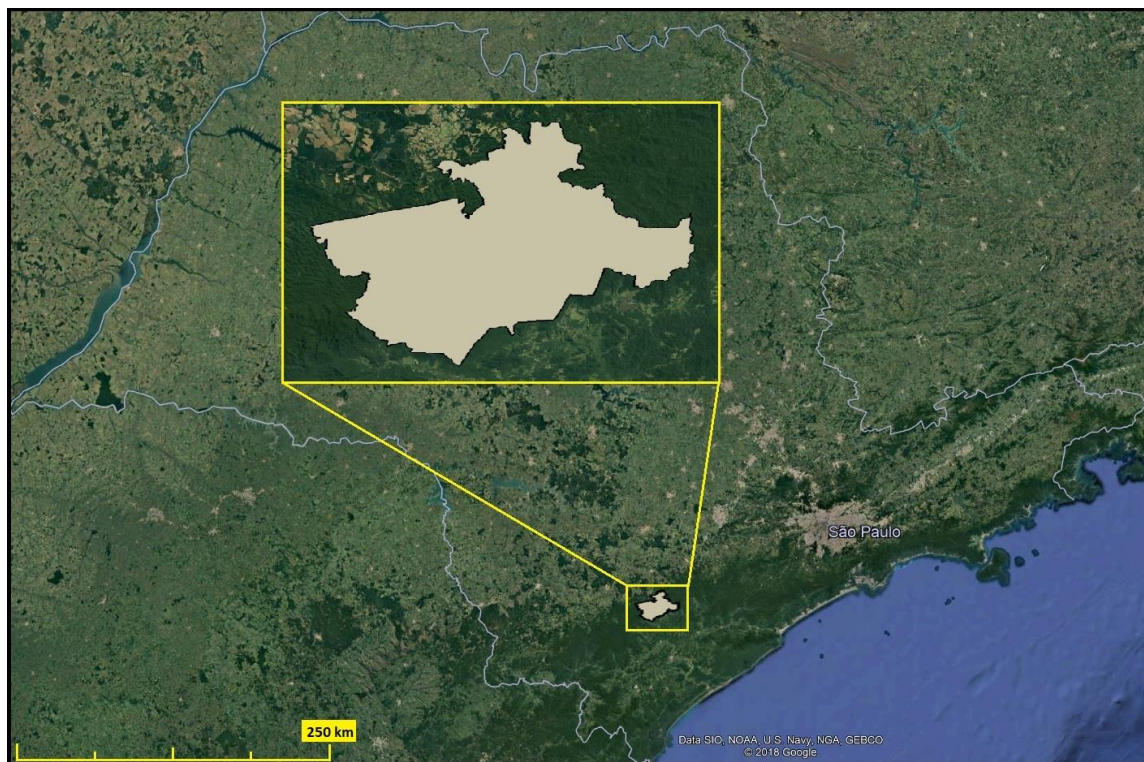
Fotografado pelo autor.

2. Material e métodos

2.1 Área de estudo

As coletas foram realizadas em riachos do Parque Estadual Carlos Botelho (Figura 3), núcleo São Miguel Arcanjo, localizado na Serra de Paranapiacaba, região sudeste do Estado de São Paulo, entre as coordenadas geográficas 24°00' a 24°15' de latitude sul e 47°45' a 48°10' de longitude oeste, em janeiro de 2018, durante a estação chuvosa. O parque possui uma área de 37.797,43 hectares (VIEIRA; COUTO, 2001), atinge parte dos municípios de São Miguel Arcanjo, Sete Barras, Capão Bonito e Tapiraí e, juntamente com mais nove unidades de conservação, formam uma das maiores áreas remanescentes de Mata Atlântica do Brasil, o Vale do Ribeira de Iguape (OYAKAWA et al., 2006). Segundo a classificação de Koeppen, o clima da região é definido como Cfa nas regiões de menor altitude e Cfb nas regiões de maior altitude, ou seja, mesotérmico úmido sem estiagem, sendo que o clima do tipo Cfa possui temperaturas superiores a 22°C durante o verão e precipitação acima de 30mm de chuva no mês mais seco, enquanto que no clima Cfb a temperatura média do mês mais quente não atinge 22°C, consistindo clima de região serrana (VIEIRA; COUTO, 2001).

Figura 3 - Localização do Parque Estadual Carlos Botelho no Estado de São Paulo, Brasil, local onde foi realizado as coletas.

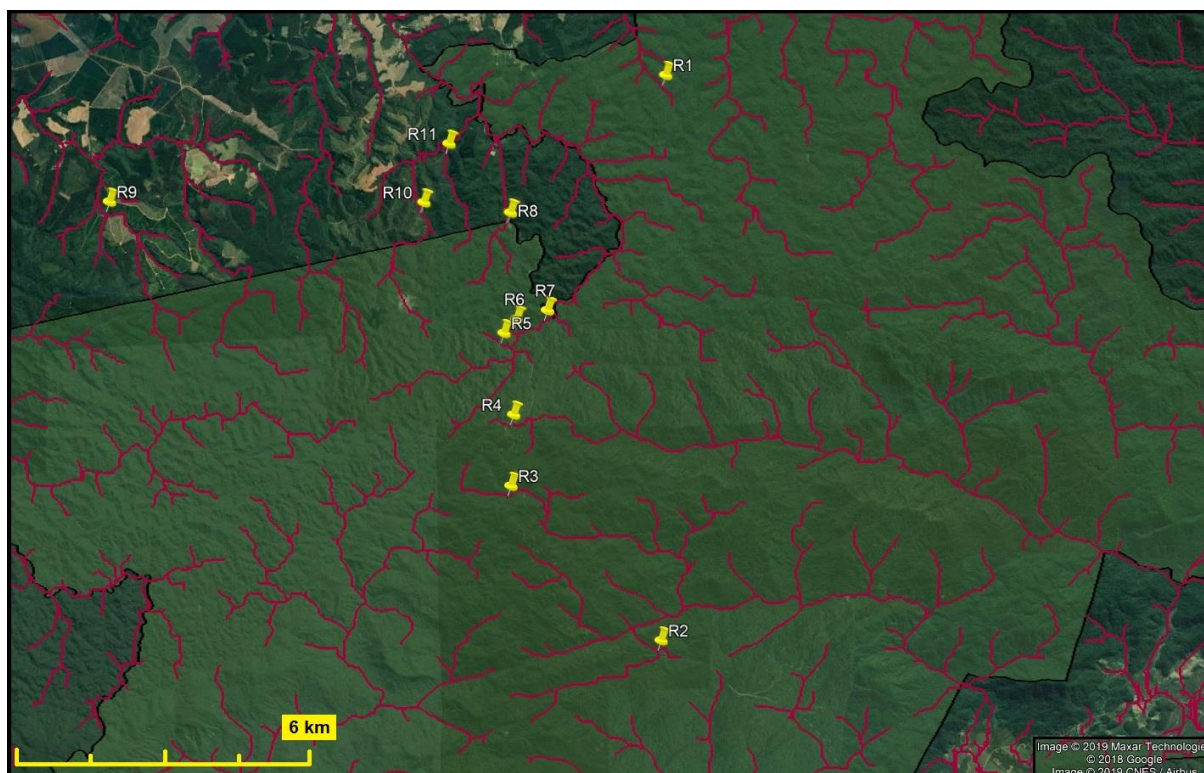


2.2 Amostragem dos exemplares

Os charutinhos foram coletados por meio de aparelho de pesca elétrica (LR-24 electrofisher, Smith-Root, Inc.) ao longo de transectos que variaram de 60 a 150 metros a montante em 11 riachos diferentes. O tamanho dos transectos variaram de acordo com a acessibilidade das coletas. Para estimar o volume de cada trecho de riacho, foi medido seu respectivo comprimento, a largura média do riacho por meio de três medidas de largura (início, meio e fim), e a profundidade média por meio de nove medidas de profundidade (três no início, três no meio e três no fim). O volume foi obtido multiplicando-se o comprimento do trecho, a largura média e a profundidade média. A distância mínima entre os pontos de coleta foi de 500 m e a distância máxima de aproximadamente 7 km, desconsiderando o percurso do riacho. A escolha dos pontos de coleta buscou garantir a independência espacial dos locais amostrados de forma que os diferentes riachos representem “populações” distintas no tocante ao consumo de recurso (Figura 4). Nas nossas análises, cada um dos 11 pontos de coleta foi definido como uma unidade populacional da espécie. De modo geral, as espécies de pequenos caracídeos que habitam os riachos da bacia do Alto

do Paranapanema possuem distribuições biogeográficas restritas e alto grau de endemismo (CASTRO, 1997; LANGEANI et al., 2007; CERQUEIRA et al., 2016) ainda que não possamos garantir a ausência de migrações eventuais entre alguns dos locais amostrados. Os exemplares de *C. schubarti* foram imediatamente eutanasiados após a captura utilizando-se eugenol (4-Alil-2-Metoxifenol) sob concentrações maiores do que 400 mg/L (LEARY et al., 2013) e fixados em solução contendo 10% de formaldeído. Todos os peixes da comunidade foram coletados com o intuito de amostrar eventuais competidores e predadores. Os potenciais competidores e predadores foram coletados, eutanaziados e fixados para identificação e contagem em laboratório. Foram consideradas competidoras todas as espécies insetívoras bentônicas e predadoras todos os piscívoros com tamanho suficiente para consumir um charutinho. Os potenciais competidores tiveram seus estômagos analisados para verificar se consumiam os mesmos recursos que os charutinhos e os piscívoros para verificar se consumiam os próprios charutinhos. Ao longo de cada transecto, foram coletadas duas amostras da comunidade de invertebrados bentônicos utilizando o método “Kicking”. A distancia entre as amostras foi de aproximadamente 30 metros e cada amostra consistiu em três subamostras de 0,28 m², totalizando uma área de amostragem de 1,7 m² da comunidade bentônica para cada riacho. Cada subamostra consistiu em uma série de 30 segundos de “Kicking”, onde o pesquisador posicionava uma rede coletora no assoalho do riacho à jusante e remexia o substrato com o pé, fazendo com que os invertebrados bentônicos fossem capturados pela rede. Os invertebrados bentônicos coletados foram preservados em solução de álcool etílico 70% para posterior identificação em laboratório. Todos os procedimentos de coleta e eutanásia desse estudo foram autorizados e aprovados pelo comitê de ética de uso animal (CEUA), protocolo N° 3701/2017, do Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista (UNESP). As coletas também foram licenciadas e autorizadas pelo Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio-SISBIO) protocolo de licença N° 58046-1/2007, e pela Comissão Técnico-Científica do Instituto Florestal (COTEC-IF) processo SMA N° 003.673/2017.

Figura 4 – Localização dos pontos de coleta desse trabalho no Parque Estadual Carlos Botelho, Estado de São Paulo, Brasil.



Os indicadores amarelos são os trechos de riachos amostrados e as linhas vermelhas representam as bacias hidrográficas da região.

2.3 Atividades laboratoriais

No laboratório, os exemplares de *C. schubarti* e das espécies competidoras foram transferidos para álcool etílico 70% até as análises posteriores. Antes do início das análises do conteúdo gástrico, os exemplares foram pesados (peso úmido) em balança digital (0,01 g) para cálculo da biomassa de cada espécie em cada riacho. O comprimento total (em mm) de cada peixe foi medido com um paquímetro digital (0,01 mm) antes de o exemplar ser dissecado para a remoção do trato digestório; o sexo foi determinado pelo exame das gônadas. Foram analisados o estômago e a região anterior do intestino, onde as presas ainda não foram totalmente digeridas (HOPPER; TOBLER, 2016). O conteúdo gástrico (invertebrados) foi identificado, quantificado e os itens que estavam inteiros tiveram seu comprimento medido. Todos os invertebrados (conteúdos estomacais e amostras de bentos) foram identificados até o nível de ordem utilizando chaves de identificação dicotômicas (FROEHLICH, 2007; MUGNAI, 2010). Durante a análise de conteúdo, grande parte dos itens identificados estavam em processo de digestão e não foi possível

determinar seu comprimento. Nesse caso, os invertebrados foram identificados e quantificados por meio das cabeças encontradas nos estômagos. Já os invertebrados encontrados em estado íntegro, tiveram seu comprimento medido para o cálculo da variação da dieta com base no tamanho dos itens alimentares.

A disponibilidade de recursos para cada população de charutinhos foi verificada por meio das amostradas de invertebrados bentônicos com o intuito de entender como a variação na dieta está relacionada com a variação de recursos do ambiente. Desse modo, foram quantificados apenas invertebrados com tamanho suficiente para serem consumidos por charutinhos de cada população. Para isso, o menor e o maior item encontrado nos estômagos dos indivíduos de cada população definiram a amplitude de comprimento de potenciais recursos. Por exemplo, o menor e maior item consumido pela população do riacho 1 foi 0,1 e 17 mm, respectivamente, portanto somente invertebrados entre essa faixa de tamanho foram considerados como potenciais recursos para essa população (veja Tabela 3). Para estimar a disponibilidade de potenciais presas em cada local de coleta, a massa seca dos invertebrados das amostras de bentos foi estimada. Para isso, os invertebrados foram colocados em estufa a 60 °C durante 48 horas e pesados em balança analítica (0,01 mg).

2.4 Análise de dados

Das 16 categorias de invertebrados identificados que foram consumidos pelas 11 populações de charutinhos, 9 tiveram uma abundância menor que 1% na dieta de cada população. Todas as análises de dados foram feitas utilizando as sete categorias restantes que melhor representam a dieta da espécie. Foram incluídos na análise apenas indivíduos que consumiram cinco ou mais itens alimentares, para buscar uma amostragem mais representativa da dieta do indivíduo e evitar que o grau de especialização individual seja superestimado.

Para investigar se as populações de charutinhos selecionam táxons específicos ao se alimentar ou se alimenta de forma oportunista, foi calculado o índice de seletividade de presas:

$$L_j = p_j - r_j$$

em que L_j é o índice de seletividade para o táxon j , p_j é a abundância relativa do táxon j na dieta da população e r_j é a abundância relativa do táxon j no riacho (STRAUSS, 1979; PALKOVACS; POST, 2008; ZANDONA et al., 2011). O índice L_j

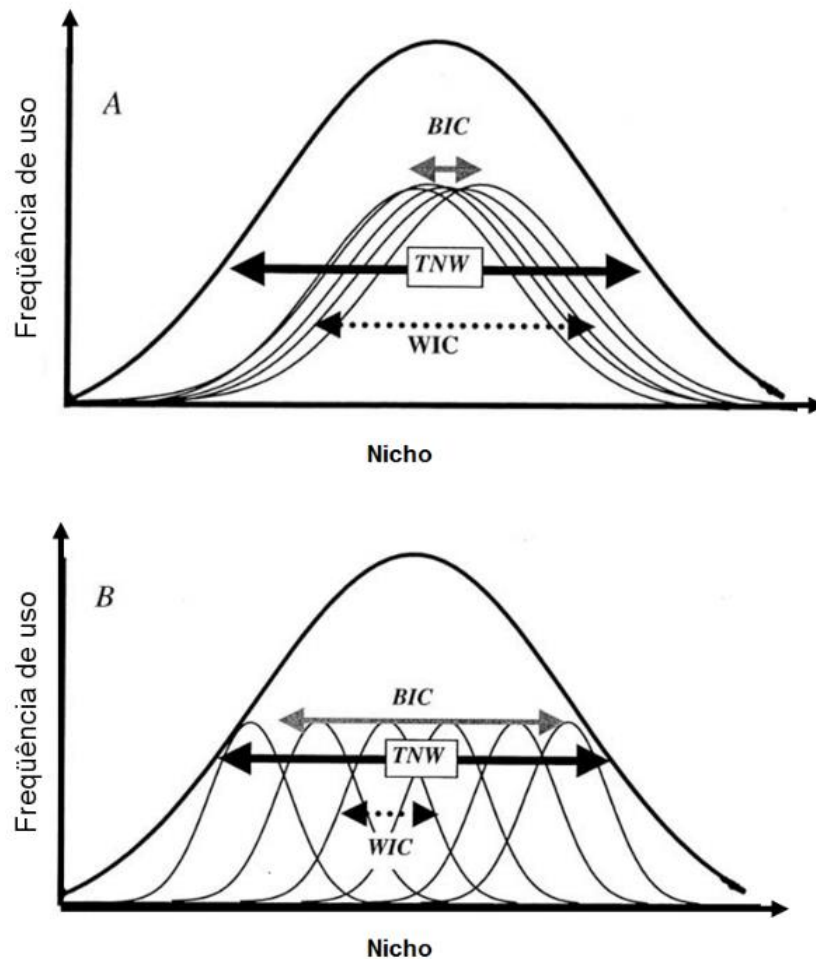
assume valores de +1 a -1. Se $L_j > 0$, o predador está ativamente selecionando o táxon; se $L_j < 0$, o predador está evitando o táxon; e se $L_j = 0$ o predador está consumindo o táxon proporcionalmente à sua abundância.

Considerando que a variação individual é um fenômeno cujas razões não podem ser atribuídas a idade ou sexo (BOLNICK et al., 2003), foi realizado uma análise de variância multivariada (MANOVA) para testar o efeito da categoria demográfica (jovens, machos e fêmeas) na variação da dieta dos indivíduos, utilizando o arcosseno da raiz quadrada das proporções de cada táxon na dieta dos indivíduos de cada população. Nos modelos, também foi incluída a identidade do riacho como variável independente para controlar o efeito da localidade na variação da dieta da espécie. A hipótese nula de que as dietas são iguais para as três categorias demográficas foi rejeitada quando o valor de p foi menor ou igual a 0,05.

Para medir o grau de especialização individual da dieta nas populações de *C. schubarti*, calculamos o índice WIC/TNW (ROUGHGARDEN, 1974), em que TNW (*total niche width*) corresponde à largura total do nicho da população e pode ser decomposta nos componentes WIC (*within-individual component*) e BIC (*between-individual component*). Para dados contínuos (e.g. tamanho das presas), o componente WIC representa a variância média dos nichos individuais e o componente BIC representa a variância entre as médias individuais (Figura 5). Roughgarden (1974) propôs o uso da razão WIC/TNW como medida do grau de especialização individual, sendo que quando $WIC/TNW = 1$ as dietas individuais são idênticas e não há especialização individual; à medida que WIC/TNW se aproxima de 0 o grau de especialização individual aumenta. Para o caso de dados categóricos (e.g. táxons de presas), foi proposto o uso do índice de diversidade de Shannon para o cálculo do índice WIC/TNW_s (ROUGHGARDEN, 1979; BOLNICK et al. 2002). O primeiro índice foi utilizado para estimar o grau de especialização individual em relação aos tamanhos dos itens encontrados no estômago dos charutininhos, enquanto o segundo foi utilizado para estimar o índice com base na categoria taxonômica (ordem) dos itens consumidos. Os valores de WIC/TNW empíricos calculados para cada população foram comparados a distribuições nulas do índice geradas por reamostragem do tipo Monte Carlo. O objetivo da reamostragem é gerar populações sob a hipótese nula de que os indivíduos são oportunistas e amostram uma distribuição de recursos em comum. Para isso, dietas individuais foram obtidas por meio de amostragem multinomial do vetor de proporções $\mathbf{p} = (p_1, p_2, \dots, p_j)$

contendo as proporções de cada categoria alimentar j (ordens de invertebrados) na dieta da população, preservando o número N de indivíduos e o número n_i de itens alimentares observados para cada indivíduo i . O índice WIC/TNW foi calculado para cada população nula. Foram gerados 10.000 valores nulos de WIC/TNW para cada população empírica. A hipótese nula de que os indivíduos amostram ao acaso a distribuição comum de recursos foi rejeitada quando valor observado de WIC/TNW foi menor ou igual a 95% dos valores nulos.

Figura 5 - Esquema teórico ilustrativo do nicho populacional que pode ser subdividido nos nichos individuais.



A amplitude do nicho da população (total niche width - TNW) é a variância no uso dos recursos pela população como um todo. WIC (within-individual component) é a média das variâncias no uso dos recursos pelos indivíduos e BIC (between-individual component) é a variância entre as médias individuais. A) População composta por indivíduos generalistas, onde o WIC corresponde à maior parte do TNW. B) População composta por indivíduos especialistas, onde a maior parte do TNW corresponde ao BIC (figura modificada de BOLNICK et al., 2003).

Para testar os efeitos isolados e interativos dos fatores bióticos medidos sobre o grau de especialização individual das populações estudadas, foram utilizados dois modelos lineares gerais (GLM). O primeiro utilizando o índice WIC/TNW para dados contínuos como variável dependente, e o segundo utilizando o índice WIC/TNW_s para dados categóricos como variável dependente. A diversidade de recursos (DR), ou seja, a diversidade dos invertebrados bentônicos amostrados em cada riacho foi calculada utilizando o índice de diversidade de Shannon. Considerando que o nível de competição experimentado por uma espécie depende da sua densidade populacional e da densidade de recursos (ARAÚJO; BOLNICK; LAYMAN, 2011), utilizamos a densidade de charutinhos (competição intraespecífica) a densidade das espécies competidoras (competição interespecífica), bem como a produtividade secundária (biomassa de recursos) como proxy de intensidade competitiva. A produtividade secundária local (Prod) foi estimada dividindo a biomassa seca total dos invertebrados bentônicos pela área de bentos amostrada. A densidade de charutinhos (DChar) foi representada pela biomassa total de charutinhos em cada trecho de riacho dividido pelo volume do trecho. A densidade de competidores (DComp) foi representada pela biomassa total das espécies competidoras em cada trecho de riacho dividido pelo volume do trecho. A predação (Pred) foi estimada usando o mesmo procedimento usado no caso dos competidores. Para cada população de charutinho, o seguinte modelo foi testado, utilizando-se os dados das k populações amostradas:

$$\text{WIC/TNW}_k = \text{DR}_k + \text{Prod}_k + \text{DChar}_k + \text{DComp}_k + \text{Pred}_k$$

A hipótese nula de que não há efeito desses processos ecológicos sobre o grau de especialização individual foi rejeitada quando o valor de p foi menor que 0,05 para cada variável independente testada. O cálculo dos índices de especialização individual foi realizado na plataforma R usando-se o pacote RInSp (ZACCARELLI et al., 2013). Os GLMs foram analisados no programa SYSTAT 13 (Systat Software, San Jose, CA).

3. Resultados

3.1 Composição da dieta e eletividade

Foram coletados 250 indivíduos de *Characidium schubarti* ao longo dos 11 transectos de riachos no Parque Estadual Carlos Botelho, representados por 133 machos, 102 fêmeas e 15 jovens. A dieta da espécie foi composta por 16 categorias de invertebrados: *Ephemeroptera*, *Diptera*, *Trichoptera*, *Plecoptera*, *Coleoptera*, *Odonata*, *Hemiptera*, *Megaloptera*, *Lepidoptera*, outros insetos terrestres, *Collembola*, *Hydrachnidia*, Microcrustáceos, Macrocrustáceos, *Oligochaeta*, vermiformes. Dessas categorias, *Odonata*, *Hemiptera*, *Megaloptera*, *Lepidoptera*, outros insetos terrestres, *Collembola*, Macrocrustáceos, *Oligochaeta* e vermiformes, estavam presentes em proporções menores que 1% na dieta de cada população, portanto foram removidas das análises por serem considerados itens alimentares esporádicos. Após a remoção das categorias pouco representativas, também foram removidos da análise 37 indivíduos que consumiram menos de cinco itens alimentares. Por fim, as análises foram realizadas com 213 indivíduos (117 machos, 82 fêmeas e 14 jovens) de 11 populações (Tabela 1) que tiveram uma dieta composta por 4755 itens alimentares identificados em sete categorias (*Ephemeroptera*, *Diptera*, *Trichoptera*, *Plecoptera*, *Coleoptera*, *Hydrachnidia*, Microcrustáceos). Com exceção de larvas de *Diptera* e copépodes (agrupados dentro de microcrustáceos) que podem transitar pela zona pelágica, não encontramos invertebrados pelágicos na dieta dos charutinhos. Houve apenas três indivíduos monófagos: um indivíduo em uma população de 13, no riacho 7; e três indivíduos em uma população de 29, no riacho 10. Para essas duas populações, foi calculado o índice de especialização individual sem indivíduos monófagos para comparar com o índice de especialização incluindo todos os indivíduos, e foi verificado que o baixo número de indivíduos monófagos não afetou as análises de variação individual.

A composição e abundância de recursos alimentares na dieta dos charutinhos variou entre as populações amostradas (Tabela 1). Contudo, larvas de *Diptera* foi o recurso mais consumido em quase todas as populações. O resultado análise de variância multivariada (MANOVA) testando o efeito da categoria demográfica na variação da dieta de cada população não foi significativa ($p > 0,09$), indicando que não há diferenças na composição da dieta com base no sexo e na ontogenia do

indivíduo. Entretanto, o modelo demonstrou diferença significativa na composição da dieta entre as populações de cada riacho ($p < 0,01$).

Tabela 1 - Abundância de itens alimentares por categoria taxonômica na dieta das 11 populações de *C. schubarti* amostradas.

Riacho	N	Ephe	Dipt	Tric	Plec	Cole	Hydr	Crus	Total
R1	27	58	264	55	0	8	33	91	509
R2	18	56	135	64	10	4	26	3	298
R3	30	45	412	144	7	29	30	15	682
R4	13	23	80	12	0	7	8	12	142
R5	14	51	96	45	4	4	12	0	212
R6	13	23	103	24	6	2	28	9	195
R7	7	16	81	31	25	0	5	11	169
R8	16	57	169	64	4	5	12	7	318
R9	29	84	584	269	0	0	30	0	967
R10	23	385	200	98	203	0	0	0	886
R11	23	66	217	51	8	20	15	0	377
Total	213	864	2341	857	267	79	199	148	4755

Como o número de itens identificados e medidos foi menor que o número de itens apenas identificados, os dados de dieta com base no tamanho dos recursos tiveram uma amostragem menor no número total de itens consumidos e no número de charutinhas que consumiram mais de cinco itens em relação a matriz de dieta com dados de contagem. Dessa forma, foram analisados 174 charutinhas nas 11 populações que consumiram um total de 2200 itens alimentares (Tabela 2). Os menores itens consumidos tiveram pouca variação no comprimento entre as populações, porém o tamanho do maior item consumido variou de 6 a 33 mm.

Tabela 2: Abundância, tamanho médio, amplitude e desvio padrão dos itens consumidos por *C. schubarti* nas 11 populações amostradas.

Riacho	Nº indivíduos	Total itens	Tamanho médio dos itens (mm)	Amplitude de tamanhos dos itens (mm)	
				Menor	Maior
R1	23	248	0,48	0,1	17
R2	17	173	0,68	0,25	21
R3	24	321	0,71	0,25	11
R4	10	81	0,40	0,19	9,3
R5	11	106	0,49	0,31	6
R6	10	90	0,32	0,13	10
R7	6	81	0,80	0,2	8
R8	10	114	0,71	0,25	33
R9	22	325	0,67	0,16	6,5
R10	22	474	1,29	0,25	12,5
R11	19	190	0,48	0,19	10,5

Para cada riacho, os potenciais recursos foram quantificados e identificados em 11 categorias taxonômicas: *Ephemeroptera*, *Diptera*, *Trichoptera*, *Plecoptera*, *Odonada*, *Hemiptera*, *Collembola*, *Hydrachinidia*, microcrustáceos e vermiformes. Um total de 7971 itens foram identificados como potenciais recursos nos 11 locais amostrados. Todas as categorias de invertebrados encontrados nas amostras de bentos foram consumidas pelo menos uma vez por charutinhos, sendo que quatro delas apareceram na dieta dos charutinhos em proporções menores que 1%. Por mais que a análise de dieta desconsiderou essas quatro categorias, todas foram consideradas como potenciais recursos não explorados.

Houve diferenças no índice de eletividade de presas entre as populações amostradas, indicando que os indivíduos selecionam táxons distintos no ambiente (Figura 6). Por exemplo, *Diptera* foi selecionado positivamente em nove populações, enquanto a população do riacho 10 evitou esse item. Quando presentes no ambiente, microcrustáceos foram selecionados positivamente nas populações dos riachos 1 e 4 e evitados na população do riacho 7.

Figura 6 – Composição da dieta de *C. schubarti* e índice de seletividade de presas para cada categoria taxonômica.

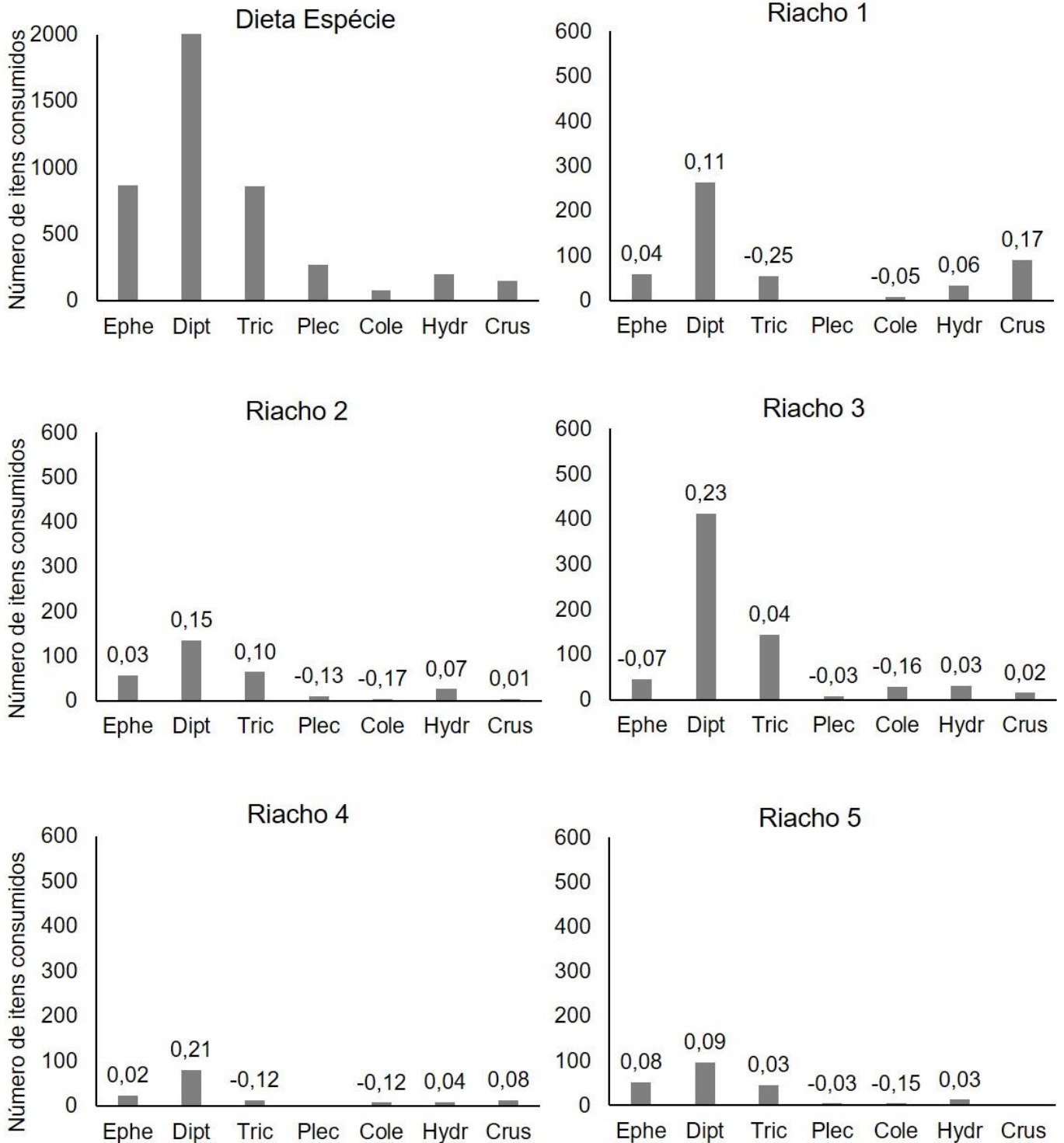
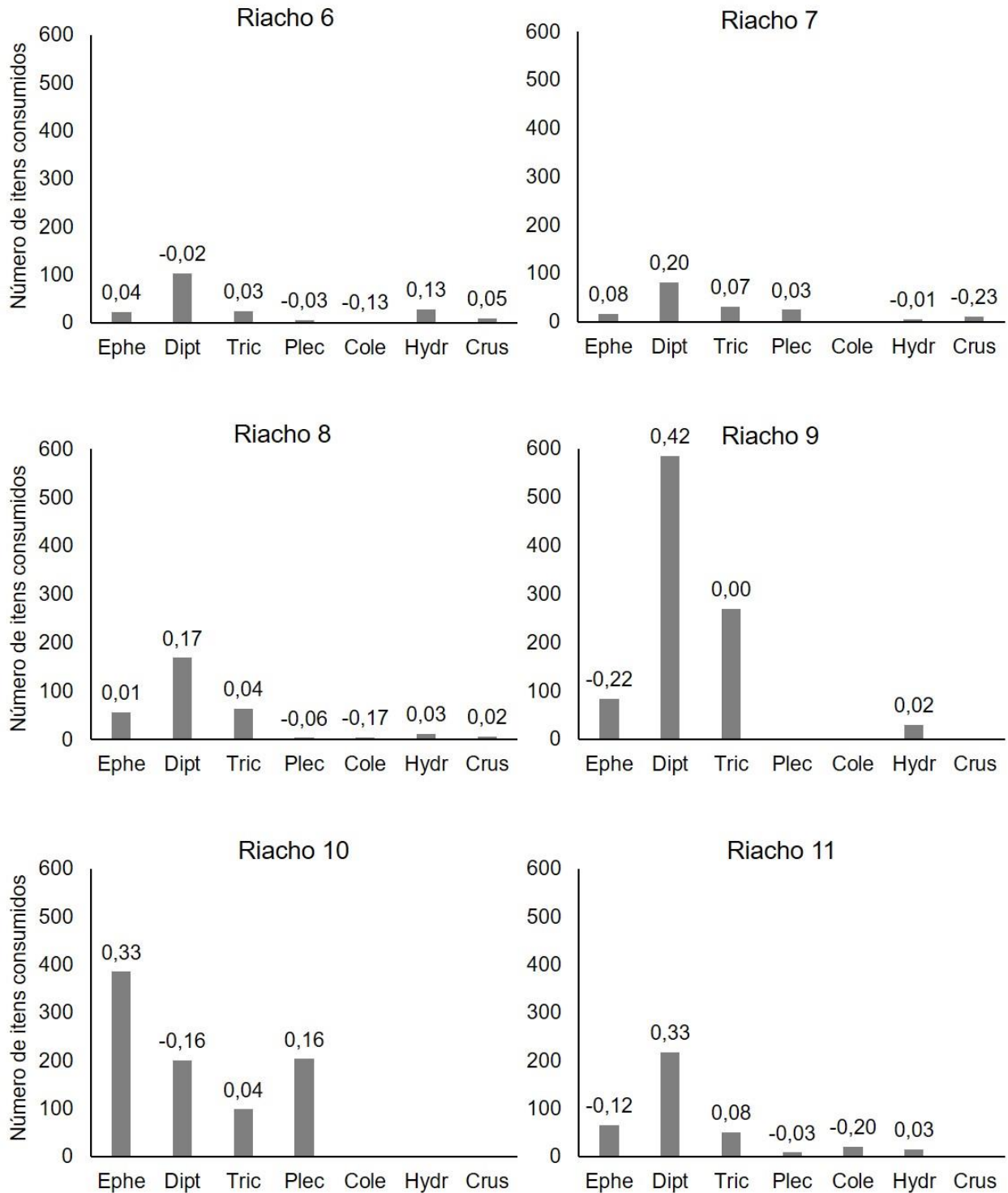


Figura 6: Continuação.



3.2 Especialização individual

O índice de especialização individual WIC/TNW_s para dados de categorias alimentares indicou evidência significativa de variação individual na espécie *Characidium schubarti* (Tabela 3). Contudo, todos os índices indicaram baixo grau de especialização individual (valores próximos de 1) e houve pouca variação nos valores do índice entre as populações. Isso indica que os indivíduos dentro de uma população não se alimentaram ao acaso, porém compartilharam grande parte do seu nicho individual com o nicho populacional. Já para tamanho de itens alimentares, o índice de especialização individual variou de 0,614 a 0,929, porém apenas sete populações demonstraram evidência significativa de especialização individual (Tabela 3). Da mesma forma como foi observado anteriormente para o índice utilizando dados categóricos, as populações que tiveram índice de especialização individual significativo também apresentaram baixo grau de especialização para tamanhos de itens e a variação nos valores dos índices observados entre as populações também foi baixa. Essas populações, portanto, não consomem tamanhos de recursos alimentares ao acaso, porém os indivíduos consomem recursos de tamanho semelhante aos itens consumidos pela população.

Tabela 3 – Variáveis ecológicas e índices de especialização individual.

Riacho	Diversidade de recursos	Prod. secundária (g/m ²)	Dens. Char. (g/m ³)	Dens. Comp. (g/m ³)	WIC/TNW _s	<i>p</i>	WIC/TNW	<i>p</i>
R1	1,44	0,131	0,868	0,751	0,763	0,001	0,614	0,001
R2	1,69	0,069	0,176	0,244	0,836	0,002	0,759	0,010
R3	1,59	0,036	0,296	0,370	0,851	0,001	0,819	0,009
R4	1,62	0,040	0,828	1,587	0,774	0,014	0,832	0,283
R5	1,59	0,020	0,246	5,078	0,836	0,008	0,910	0,664
R6	1,38	0,032	0,399	5,556	0,671	0,001	0,746	0,011
R7	1,78	0,050	0,627	1,163	0,709	0,001	0,672	0,002
R8	1,61	0,085	0,361	6,152	0,751	0,001	0,765	0,013
R9	1,57	0,066	0,731	0,412	0,863	0,001	0,929	0,582
R10	1,45	0,096	0,306	0,078	0,925	0,001	0,868	0,007
R11	1,51	0,130	0,450	1,455	0,794	0,001	0,902	0,524

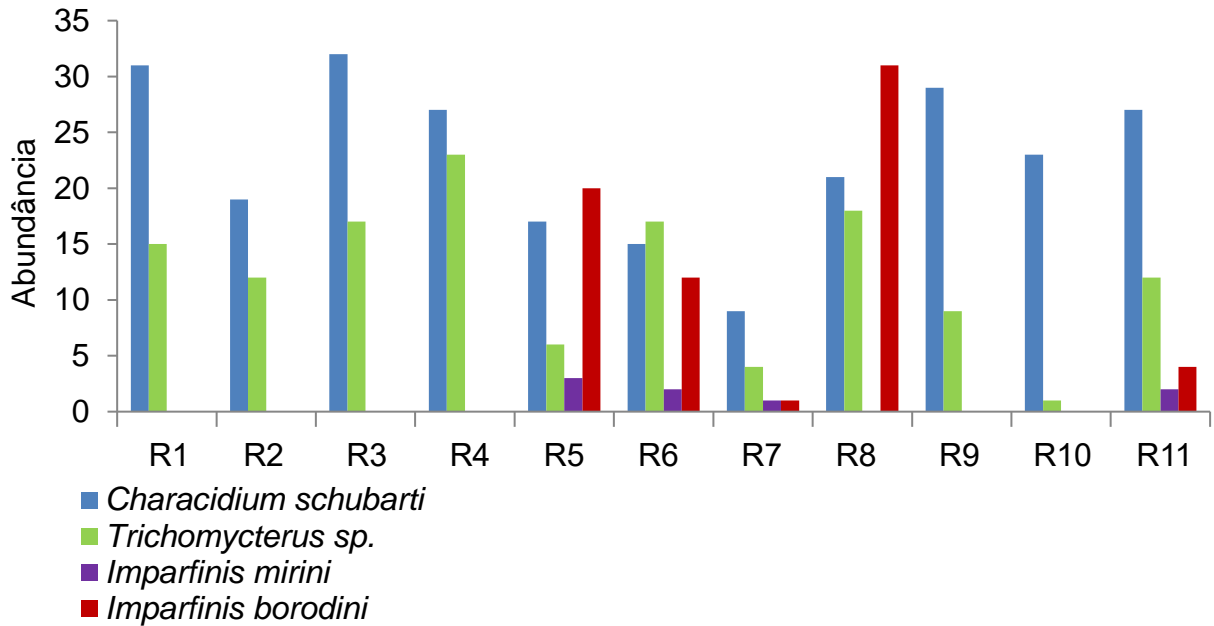
Diversidade de recursos, produtividade secundária, densidade de charutinhas, densidade de competidores, índice de especialização individual para dados categóricos (WIC/TNW_s) e índice de especialização individual para dados contínuos (WIC/TNW) e seus respectivos valores de *p*, para cada população amostrada.

3.3 Causas da especialização individual

O índice de diversidade de Shannon variou de 1,38 a 1,78 (Tabela 3), indicando baixa variação na diversidade de recursos entre os riachos amostrados e indicando que a variedade de recursos alimentares disponíveis para as 11 populações de charutinhos é semelhante. Já a produtividade secundária foi calculada para estimar a biomassa total desses recursos disponíveis no ambiente para cada população e variou de 0,020 a 0,131 g (Tabela 3). Esse resultado indica que apesar da variedade de recursos disponíveis no ambiente ter sido semelhante em todos os riachos, a biomassa disponível desses mesmos recursos variou bastante entre os riachos.

A densidade de charutinhos estimada variou de 0,176 a 0,868 g/m³. Todos os potenciais competidores coletados consumiram as mesmas categorias alimentares que os charutinhos e foram classificadas como competidores nas nossas análises. Ao todo, apenas três espécies competidoras foram encontradas em todos os 11 riachos amostrados: *Trichomyctecrus sp.*, *Imparfinis mirini* e *Imparfinis borodini*. A presença e abundância das três espécies variou bastante entre os riachos (Figura 7). A densidade de competidores variou de 0,078 a 6,152 g/m³. Não foi encontrado a presença de peixes piscívoros nos riachos observados.

Figura 7 – Espécies de peixes amostradas nos 11 riachos.



Abundância de charutinhos e das três espécies competidoras em cada riacho.

O modelo não encontrou efeito significativo de nenhuma das variáveis ecológicas testadas sobre o índice de especialização individual para dados de categorias alimentares ($p > 0,073$ para todas as variáveis; Tabela 4), indicando que o grau de especialização individual de *C. schubarti* não foi significativamente afetado pela diversidade de recursos do ambiente, competição intraespecífica e competição interespecíficas nas condições observadas. Porém, o efeito da competição interespecífica foi marginalmente significativo, indicando um baixo efeito negativo da densidade de competidores sobre o grau de especialização individual.

Tabela 4 - Resultado do GLM testando efeito das variáveis ecológicas sobre o índice de especialização individual para dados categóricos.

Efeito	<i>t</i>	<i>p</i>
Diversidade de recursos	-0,570	0,590
Produtividade secundária	-0,131	0,900
Densidade de charutinhos	0,904	0,151
Densidade de competidores	-2,166	0,073

O resultado do modelo linear geral (GLM) para tamanhos de itens, também não demonstrou efeito significativo de nenhuma das variáveis ecológicas testadas sobre o grau de especialização individual para dados de tamanhos de itens ($p > 0,483$; Tabela 5).

Tabela 5 - Resultado do GLM testando efeito das variáveis ecológicas sobre o índice de especialização individual para dados contínuos.

Efeito	<i>t</i>	<i>p</i>
Diversidade de recursos	-0,496	0,637
Produtividade secundária	-0,546	0,605
Densidade de charutinhos	-0,747	0,483
Densidade de competidores	-0,470	0,655

4. Discussão

4.1 Variação na dieta dos charutinhos

Apesar de serem classificados como insetívoros oportunistas (ARANHA; GOMES; FOGAÇA, 2000; BRAGA, 2005; BRAGA; GOMIERO, 2009), encontramos variação significativa na dieta de *C. schubarti* entre as populações estudadas. A maioria das populações demonstraram preferência por larvas de *Diptera*, que além de serem o recurso mais abundante na maioria dos riachos, foram ativamente selecionadas em relação a proporção desse recurso no ambiente, indicando grande importância dessa categoria alimentar na dieta da espécie. Contudo, as dietas de cada população variaram em relação aos demais táxons consumidos, bem como o grau de seletividade de cada categoria alimentar em relação ao disponível nos diferentes riachos. Essa diferença no consumo de categorias alimentares nas 11 populações de charutinhos foi independente da composição das categorias de recursos disponíveis no ambiente, ou seja, mesmo quando todas as categorias de recursos estavam disponíveis no ambiente, houve populações que evitaram ou não consumiram certas categorias que foram selecionadas ou consumidas por outras populações. Com exceção dos microcrustáceos, que estavam presentes em apenas oito amostras de bentos, todas as categorias alimentares consumidas pelos charutinhos estavam disponíveis como potenciais recursos alimentares nos riachos amostrados. Apesar dessas categorias estarem disponíveis como potenciais recursos, o número dessas categorias que estavam presentes na dieta de cada população diferiu (Figura 6). Por exemplo, o item preferido da população 10 foi larvas de *Ephemeroptera*, enquanto na população 3 a proporção de larvas de *Ephemeroptera* na dieta foi baixa, apesar de o recurso estar disponível em abundância semelhante para as duas populações. Carmo et al. (2005) também encontraram que o táxon mais consumido por indivíduos de *C. schubarti* na bacia do Rio Paranapanema foi larvas de *Diptera*, porém ninfas de *Odonata* foi um dos principais recursos consumidos, diferente do observado nesse trabalho, onde os charutinhos não consumiram essa categoria alimentar mesmo estando disponível no ambiente. Mesmo que a proporção de cada categoria de recurso possa ter variado entre os riachos, o índice de seletividade de presas confirmou que diferentes populações possuem diferentes preferências de recursos. Nossos resultados indicaram que a categoria demográfica (sexo e idade) dos indivíduos não teve efeito

sobre a variação individual e indivíduos pequenos (jovens) e grandes (adultos) não diferiram no tamanho dos itens consumidos.

Esses resultados sugerem que apesar de serem caracterizadas como oportunistas, as populações e indivíduos de *C. schubarti* observados demonstraram ter diferentes preferências alimentares independente da ontogenia e sexo. Muitos estudos de ecologia se baseiam em comparações qualitativas das dietas médias de diferentes espécies, o que pode ser problemático, dado os padrões de variação dentro e entre populações encontrados aqui (BOLNICK et al., 2003; HOPPER; TOBLER, 2016; DES ROCHES et al., 2018).

Nós encontramos variação significativa na composição de táxons na dieta entre indivíduos de uma mesma população em todas as populações. Contudo, todas as populações exibiram baixo grau de especialização individual e houve pouca variação no grau de especialização individual entre as populações observadas, indicando que indivíduos de diferentes populações da mesma espécie podem variar na maneira como utilizam os recursos do ambiente.

Em relação aos tamanhos dos itens alimentares consumidos, apenas sete populações demonstraram variação significativa no grau de especialização individual, enquanto que nas outras quatro populações os indivíduos não demonstraram variação significativa. Assim como a variação na dieta para dados de categorias alimentares, o grau de especialização individual foi baixo e variou pouco entre os sete riachos onde o índice foi significativo. Para as populações de *C. schubarti* aqui observadas, a especialização individual na dieta com base em categorias alimentares parece ser mais importante que a especialização individual por tamanhos de presas.

A Teoria do Forrageamento Ótimo (TFO) prediz que as espécies otimizam a eficiência da energia consumida por unidade de tempo durante seu forrageio, consumindo os recursos mais rentáveis e ignorando os recursos menos rentáveis quando o tempo de procura e manipulação poderia ser utilizado procurando o recurso mais rentável (MACARTHUR; PIANKA, 1966; STEPHENS; KREBS, 1986). Conforme o recurso preferido (mais rentável) se torna escasso, os indivíduos acrescentam os itens secundários (menos rentáveis) a sua dieta e, conseqüentemente, isso gera um aumento na largura do nicho populacional (SCHOENER, 1971). Os recursos se tornam escassos à medida que a intensidade competitiva aumenta, dessa forma a abundância e diversidade de recursos

(oportunidade ecológica) está diretamente relacionada com a competição intra e interespecífica (ARAÚJO; BOLNICK; LAYMAN, 2011). Svanbäck e Bolnick (2005), acrescentaram que a ordem de preferência pelos recursos preferidos e alternativos podem diferir entre os indivíduos de uma mesma população, portanto a variação individual poderia aumentar ou diminuir com o aumento da intensidade competitiva. É possível que os charutinhos aqui observados estavam vivendo em cenários onde a diversidade e abundância de recursos não eram fatores limitantes e os indivíduos podiam consumir os recursos preferidos e mais rentáveis (SVANBÄCK; BOLNICK, 2005; SVANBÄCK; BOLNICK, 2007; BOLNICK et al., 2011; EVANGELISTA et al., 2014; NEWSOME et al., 2015).

4.2 Efeito dos mecanismos ecológicos sobre a variação na dieta

Nossos resultados indicaram que a variação no grau de especialização individual entre as populações de charutinhos observadas não foi afetada significativamente pela oportunidade ecológica (diversidade de recursos), produtividade secundária (abundância de recursos), competição intraespecífica (densidade de charutinhos) mas a competição interespecífica (densidade de competidores) teve um resultado marginalmente significativo. É possível que os mecanismos que afetam a variação individual dentro dessas populações sejam diferentes dos que foram testados aqui. Contudo, a baixa variação no grau de especialização individual entre as populações e o baixo número amostral (11 populações) pode ter mitigado o efeito dessas variáveis.

É possível que o baixo grau de especialização encontrado nas populações de charutinhos não seja estável ao longo do tempo e varie sazonalmente. Por exemplo, Motta e Uieda (2004) encontraram variação sazonal significativa na composição da dieta de *C. schubarti*, no município de Itatinga, estado de São Paulo. As mudanças sazonais causam flutuações na disponibilidade de recursos, geralmente caracterizada por uma estação com alta abundância de recursos (estação chuvosa) e uma estação com baixa abundância de recursos (estação seca), o que afeta a dinâmica populacional das espécies consumidoras, alterando a intensidade competitiva e consequentemente afetando o grau de especialização individual (CONOVER, 1992; MERRIT; LIMA; BONZINOVIC, 2001; MARSHALL; BURGESS, 2015; COSTA-PEREIRA et al., 2017). Nossa coleta foi realizada apenas na a estação chuvosa, onde é esperada uma maior abundância de recursos, portanto é

possível que os charutinhos estivessem se comportando como generalistas durante a estação de coleta. Para melhor compreender como a variação da dieta é afetada pela competição intraespecífica e pela oportunidade ecológica em *C. schubarti*, mais estudos são necessários considerando essa variação ao longo do tempo.

A Hipótese da Variação de Nicho parte da ideia de que quando uma espécie é liberada ecologicamente da competição interespecífica, a largura do nicho da população aumenta, principalmente, pelo aumento da variação dos nichos individuais (VAN VALEN, 1965). O aumento na intensidade da competição interespecífica pode reduzir a oportunidade ecológica da espécie focal, porém a maneira como a competição interespecífica vai afetar a variação da dieta depende da variação na preferência de recursos da espécie focal e da natureza da sobreposição da sua dieta com a dieta dos competidores (SVANBÄCK; BOLNICK, 2008). Por exemplo, Bolnick et al. (2010) encontraram que a variação individual na dieta do peixe esgana-gata *Gasterosteus aculeatus* pode sofrer efeitos diferentes à exclusão de diferentes competidores do sistema: o grau de variação na dieta aumentou quando a truta *Oncorhynchus clarki* foi removida do ambiente, porém a variação da dieta não foi alterada com a remoção do “sculpin” *Cottus asper*. Se a competição interespecífica enfraquece a especialização individual quando há forte sobreposição de recursos entre a espécie competidora e a espécie focal, era esperado que em ambientes com alta diversidade de espécies competidoras, o grau de sobreposição na dieta entre as espécies seria maior devido ao grande número de espécies explorando os mesmos recursos, e o grau de especialização individual seria afetado pela intensidade competitiva (ARAÚJO; BOLNICK; LAYMAN, 2011). Por exemplo, uma população de Truta do Ártico *Salvelinus alpinus* apresentou maior variação individual no uso de recursos em um lago com poucas espécies competidoras em relação à outra população da mesma espécie cujo lago possuía mais espécies de peixes competidoras (KNUDSEN et al., 2007). No presente estudo, a densidade de competidores teve um efeito negativo e marginalmente significativo sobre o grau de especialização individual, ainda que não podemos afirmar que à medida que a densidade de competidores aumenta o grau de variação na dieta tende a diminuir, corroborando a ideia da Hipótese da Variação de Nicho. Para melhor entender como a variação da dieta dos charutinhos pode ser afetada pela competição interespecífica, é necessário entender melhor o grau de sobreposição da dieta dos charutinhos com as espécies competidoras, bem como

essas dietas variam sazonalmente, junto com as flutuações na disponibilidade de recursos e com as dinâmicas populacionais.

Nos sistemas estudados aqui, onde os riachos eram rasos e estreitos, não foram encontrados peixes piscívoros (predadores) e dessa forma acreditamos que a predação não exerça nenhum efeito sobre o grau de especialização individual de *C. schubarti* nessas populações. Porém, como charutinhos são peixes de pequeno porte e habitam águas rasas, não sabemos se existe algum efeito de predação por parte das aves, pequenos mamíferos e invertebrados aquáticos (OHBA; NAKASUJI, 2006; NANNINI; PARKOS; WAHL, 2012; HOPPER; TOBLER, 2016). A presença de espécies predadoras poderia, portanto, desempenhar um papel importante na determinação do grau de especialização individual entre as populações porque o hábito de forrageio dos indivíduos para uma determinada dieta específica pode estar mais suscetível a um maior risco de predação (ARAÚJO; BOLNICK; LAYMAN, 2011; SVANBÄCK; BOLNICK, 2008). Por exemplo, Eklöv e Svanbäck (2006) encontraram que em ambientes sem predadores, a *Perca fluviatilis* forrageava na zona litorânea e pelágica, enquanto que na presença de predadores os indivíduos se concentraram no habitat mais seguro, sendo forçados e compartilhar os mesmos recursos e conseqüentemente diminuindo o grau de variação individual. Um melhor conhecimento das interações tróficas que afetam a dieta da espécie e o estudo em sistemas onde existem predadores, poderiam auxiliar na compreensão de como a variação da dieta nos charutinhos é afetada pela predação e pela influência de outras variáveis ambientais.

5. Conclusão

Estudos com evidências empíricas que quantifiquem a variação na dieta das populações e que buscam compreender os processos ecológicos envolvidos nessas variações são necessários para compreender como a variação individual atua nos diferentes táxons e em diferentes cenários ambientais. Além disso, estudos quantitativos contribuem para o acervo de dados para futuras análises incorporando um maior número de casos e também permite que os dados sejam utilizados em modelos ecológicos em futuras pesquisas. Nosso estudo contribuiu com evidências quantitativas da variação na dieta de populações naturais de *C. schubarti*, demonstrando que apesar de serem caracterizados como oportunistas, os indivíduos das populações observadas exibiram diferentes preferências alimentares. Apesar da

competição interespecífica ter apresentado um resultado marginalmente significativo, as variáveis ecológicas testadas nesse estudo não demonstraram ter forte influência sobre o grau de variação na dieta dos charutinhos nos cenários observados. Futuros estudos que buscam compreender as causas da especialização individual em peixes de sistemas com alta biodiversidade devem considerar tanto a dinâmica populacional sazonal da espécie de estudo, como das espécies competidoras e dos recursos disponíveis no ambiente para melhor compreender como essa variação pode ser afetada ao longo do tempo.

Referências bibliográficas

- ARANHA, J. M. R.; GOMES, J. H. C.; FOGAÇA, F. N. Feeding of two sympatric species of *Characidium*, *C. lanei* and *C. pterostictum* (Characidiinae) in a coastal stream of Atlantic Forest (Southern Brazil). **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 43, n. 5, p. 527- 531, 2000.
- ARAÚJO, M. S.; BOLNICK, D. I.; LAYMAN, C. A. The ecological causes of individual specialisation. **Ecology Letters**, v. 14, n. 9, p. 948–958, 2011.
- ARAÚJO, M. S.; GONZAGA, M. O. Individual specialization in the hunting wasp *Trypoxylon (Trypargilum) albonigrum* (Hymenoptera, Crabronidae). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, vol. 61, n. 12, p. 1855-1863, 2007.
- BOLNICK, D. I.; AMARASEKARE, P.; ARAÚJO, M. S.; BÜRGER, R.; LEVINE, J. M.; NOVAK, M.; RUDOLF, V. H. W.; SCHREIBER, S. J.; URBAN, M. C.; VASSEUR, D. A. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. **Trends in ecology e evolution**, vol. 26, n. 4, p. 183-192, 2011.
- BOLNICK, D. I.; INGRAM, T.; STUTZ, W. E.; SNOWBERG, L. K.; LAU, O. L.; PAULL, J. S. Ecological release from interspecific competition leads to decoupled changes in population and individual niche width. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, vol. 277, p. 1789-1797, 2010.
- BOLNICK, D. I.; SVANBÄCK, R.; FORDYCE, J. a; YANG, L. H.; DAVIS, J. M.; HULSEY, C. D.; FORISTER, M. L. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. **American Naturalist**, v. 161, n. 1, p. 1–28, 2003.
- BOLNICK, D. I.; YANG, L. H.; FORDYCE, J. A.; DAVIS, J. A.; SVANBÄCK, R. Measuring individual-level resource specialization. **Ecology**, vol. 83, n. 10, p. 2936-2941, 2002.
- BRAGA, F. M. S. Feeding and condition factor of characidiin fish in Ribeirão Grande system, Southeastern Brazil. **Acta Scientiarum: Biological Sciences**, vol. 27, n. 3, p. 271-276, 2005.
- BRAGA, F. M. S.; GOMIERO, L. M. Alimentação de peixes na microbacia do Ribeirão Grande, Serra da Mantiqueira oriental, SP. **Biota Neotropica**, vol. 9, n. 3, p. 207-212, 2009.
- BUCKUP, P. A. The monophyly of the Characidiinae, a Neotropical group of characiform fishes (Teleostei: Ostariophysii). **Zoological Journal of the Linnean Society**, vol. 108, n. 3, p. 225-245, 1993.
- BUCKUP, P. A. Family Crenuchidae (South American darters). In: REIS, R. E.; KULLANDER, S.O.; FERRARIS, C. J. (Org.). **Check list of the freshwater fishes of South and Central America**. Porto Alegre: EDIPUC RS, p. 87-95, 2003.

BUCKUP, P. A.; VAN DER SLEEN, P. Buckup, P. A., e Van der Sleen, P. Family Crenuchidae. In: SLEEN, P.; ALBERT, J. S. (Org.). **Field guide to the fishes of the Amazon, Orinoco, and Guianas**. Princeton: Princeton University Press, p. 142-148, 2017.

CARMO, M. A. F.; BARELLA, W.; FERREIRA, F. C.; SOUZA, U. P. A influência da morfologia sobre a dieta de dois peixes nectobentônicos de riachos. **UNISANTA BioScience**, vol. 4, n. 2, p. 67-82, 2015.

CASTRO, R. M. The fish fauna from a small forest stream of the upper Paraná River basin, southeastern Brazil. **Ichthyo. Expl. Freshwaters**, vol. 7, p. 337-352, 1997.

CERQUEIRA, V. L. A.; CARVALHO, M. P.; ALMEIDA, R. S.; FERREIRA, F. C.; CETRA, M.; SMITH, W. S. Stream fish fauna from the tributaries of the upper Itapetininga River, upper Paranapanema River basin, state of São Paulo, Brazil. **Check List**, vol. 12, n. 2, 2016.

CONOVER, D. O. Seasonality and the scheduling of life history at different latitudes. **Journal of Fish Biology**, vol. 41, p. 161-178, 1992.

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

COSTA-PEREIRA, R.; TAVARES, L. E.; DE CAMARGO, P. B.; ARAÚJO, M. S. Seasonal population and individual niche dynamics in a tetra fish in the Pantanal wetlands. **Biotropica**, vol. 49, n. 4, p. 531-538, 2017.

DES ROCHES, S.; POST, D. M.; TURLEY, N. E.; BAILEY, J. K.; HENDRY, A. P.; KINNISON, M. T.; PALKOVACS, E. P. The ecological importance of intraspecific variation. **Nature Ecology e Evolution**, vol. 2, n. 1, p. 57-64, 2018.

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

EVANGELISTA, C.; BOICHE, A.; LECERF, A.; CUCHEROUSSET, J. Ecological opportunities and intraspecific competition alter trophic niche specialization in an opportunistic stream predator. **Journal of Animal Ecology**, vol. 83, n. 5, p. 1025-1034, 2014.

FROEHLICH, C. G. (Org.). In: Guia on-line: **Identificação de larvas de Insetos Aquáticos do Estado de São Paulo**. 2007. Disponível em: <<http://sites.ffclrp.usp.br/aguadoce/guiaonline>> Acesso em: 21 de Março de 2017.

HOPPER, G. W.; TOBLER, M. Patterns of trophic resource use and individual specialization in two species of darters (Etheostoma: Percidae). **Evolutionary Ecology Research**, vol. 17, n. 1, p. 53-73, 2016.

KNUDSEN, R.; AMUNDSEN, P. A.; PRIMICERIO, R.; KLEMETSEN, A.;

SØRENSEN, P. Contrasting niche-based variation in trophic morphology within Arctic charr populations. **Evolutionary Ecology Research**, v. 9, n. 6, p. 1005–1021, 2007.

LANGGANI, F.; CORRÊA, R. M.; OYAKAWA, O. T.; SHIBATTA, O. A.; PAVANELLI, C. S.; CASSATI, L. Diversidade da ictiofauna do Alto Rio Paraná: composição atual e perspectivas futuras. **Biota Neotropica**, vol. 7, n. 3, p. 181-197, 2007.

LEARY, S.; UNDERWOOD, W.; ANTHONY, R.; CARTNER, S.; CPREY, D.; GRANDIN, T.; GREENACRE, C.; GWALTNEY-BRANT, S.; MCCRACKIN, M. A.; MEYER, R.; MILLER, D.; SHEARER, J.; YANONG, R. **AVMA guidelines for the euthanasia of animals**. 2013. p. 102. Disponível em: <http://uac.arizona.edu/sites/uac/files/avma_2013_guidelines_for_the_euthanasia_of_animals_0.pdf>. Acesso em: 03 de Abril de 2017.

MACARTHUR, R. H.; PIANKA, E. R. On Optimal Use of a Patchy Environment. v. 100, n. 916, p. 603–609, 1966.

MARSHALL, D. J.; BURGESS, S. C. Deconstructing environmental predictability: seasonality, environmental colour and the biogeography of marine life histories. **Ecology letters**, vol. 18, n. 2, p. 174-181, 2015.

MERRIT, J. F.; LIMA, M.; BONZINOVIC, F. Seasonal regulation in fluctuating small mammal populations: feedback structure and climate. **Oikos**, vol. 94, n.3, p. 505-514, 2001.

MOTTA, R. L.; UIEDA, V. S. Dieta de duas espécies de peixes do Ribeirão do Atalho, Itatinga, SP. **Revista Brasileira de Zootecias**, vol. 6, n. 2, 2004.

MUGNAI, R.; NESSIMIAN, J. L.; BAPTISTA, D. F. **Manual de identificação de macroinvertebrados aquáticos do Estado do Rio de Janeiro**: para atividades técnicas, de ensino e treinamento em programas de avaliação da qualidade ecológica dos ecossistemas lóticos. Rio de Janeiro: Technical Books Editora, p. 176, 2010.

NANNINI, M. A.; PARKOS, J.; WAHL, D. H. 2012. Do behavioral syndromes affect foraging strategy and risk-taking in a juvenile fish predator? **Transactions of the American Fisheries Society**, vol. 141, p. 26–33, 2012.

NEWSOME, S. D.; TINKER, M. T.; GILL, V. A.; HOYT, Z. N.; DOROFF, A.; NICHOL, L.; BODKIN, J. L. The interaction of intraspecific competition and habitat on individual diet specialization: a near range-wide examination of sea otters. **Oecologia**, vol. 178, n. 1, p. 45-59, 2015.

OHBA, S. Y.; NAKASUJI, F. Dietary items of predacious aquatic bugs (Nepoidea: Heteroptera) in Japanese wetlands. **Limnology**, vol. 7, n.1, p. 41-43, 2006.

OYAKAWA, O. T.; AKAMA, A.; MAUTARI, K.; NOLASCO, J. C. **Peixes de riachos da Mata Atlântica**: nas unidades de conservação do Vale do Rio Ribeira de Iguape no Estado de São Paulo. São Paulo, Editora Neotropica, p. 201, 2006.

PALKOVACS, E. P.; Post, D. M. Eco-evolutionary interactions between predators and prey: can predator-induced changes to prey communities feed back to shape predator foraging traits? **Evolutionary Ecology Research**, vol. 10, p. 699-720, 2008.

ROUGHGARDEN, J. Niche width - biogeographic patterns among anolis lizard populations.pdf. **The American Naturalist**, v. 108, n. 962, p. 429–442, 1974.

ROUGHGARDEN, J. **Theory of population genetics and evolutionary ecology: an introduction**. New York: Macmillan, 1979.

SCHARF, F. S.; JUANES, F.; RPUNTREE, R. A. Predator size-prey size relationships of marine fish predators: interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophic-niche breadth. **Marine Ecology Progress Series**, vol. 208, p. 229-248, 2000.

SCHOENER, T. W. Resource Partitioning. In: KIKKAWA, J.; ANDERSON, D. J. (Org.). **Community Ecology: Pattern and Process**. Boston: Blackwell Scientific, p. 91– 126, 1986.

SIMBERLOFF, D.; DAYAN, T. The guild concept and the structure of ecological communities. **Annual Review of Ecology and Systematics**, vol. 22, n. 1, p. 115-143, 1991.

STEPHENS, D. W.; KREBS, J. R. **Optimal foraging theory**. Princeton: Princeton University Press, 1986.

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

SVANBÄCK, R.; BOLNICK, D. I. Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, vol. 274, n. 1611, p. 839-844, 2007.

SVANBÄCK, R.; BOLNICK, D. I. Food specialization, in **Encyclopedia of Ecology, Vol. 2: Behavioral Ecology**. Oxford: Elsevier, pp. 1636–1642, 2008.

STRAUSS, R. E. Reliability estimates for Ivlev's electivity index, the forage ratio, and a proposed linear index of food selection. **Transactions of the American Fisheries Society**, vol. 108, p. 344-352, 1979.

VAN VALEN, L. Morphological Variation and Width of Ecological Niche. **The American Naturalist**, v. 99, n. 908, p. 377–390, 1965.

VIEIRA, M. G. L.; COUTO, H. T. Z. Estudo do tamanho e número de parcelas na Floresta Atlântica do Parque Estadual de Carlos Botelho, SP. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, n. 60, p. 11-20, 2001.

WERNER, T. K.; SHERRY, T. W. Behavioral Feeding Specialization in *Pinaroloxias*

inornata, the “Darwin’s Finch” of Cocos Island, Costa Rica. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 84, n. 15, p. 5506–5510, 1987.

ZACCARELLI, N.; BOLNICK, D.I.; MANCINELLI, G. RInSp: an R package for the analysis of individual specialization in resource use. **Methods in Ecology and Evolution**, vol. 4, n. 11, p. 1018–1023, 2013.

ZADONÀ, E.; AUER, S. K.; KILHAM, S. S.; HOWARD, J. L.; LÓPEZ-SEPULCRE, A.; O’CONNOR, M. P.; BASAR, R. D.; OSORIO, A.; PRINGLE, C. A.; REZNICK, D. N. Diet quality and prey selectivity correlate with life histories and predation regime in Trinidadian guppies. **Functional Ecology**, vol. 25, n. 5, p. 964-973, 2011.