INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA DE ÁGUA DOCE E PESCA INTERIOR – BADPI

VARIAÇÃO INTERINDIVIDUAL NO USO DE RECURSOS ALIMENTARES EM POPULAÇÕES NATURAIS DE *Mesonauta festivus* (HECKEL, 1840) (CICHLIFORMES: CICHLIDAE) EM ÁREA DE VÁRZEA NA AMAZÔNIA CENTRAL

CÂNDIDA JULIANA ALBERTIN SANTOS

Manaus, Amazonas

Março, 2020

CÂNDIDA JULIANA ALBERTIN SANTOS

VARIAÇÃO INTERINDIVIDUAL NO USO DE RECURSOS ALIMENTARES EM POPULAÇÕES NATURAIS DE *Mesonauta festivus* (HECKEL, 1840) (CICHLIFORMES: CICHLIDAE) EM ÁREA DE VÁRZEA NA AMAZÔNIA CENTRAL

ORIENTADOR: EFREM JORGE GONDIM FERREIRA (Dr.)
Coorientadores: Jansen Alfredo Sampaio Zuanon (Dr.)
Márcio Silva Araújo (Dr.)

Tese apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia como parte dos requisitos para obtenção do título de **Doutora em Ciências Biológicas**, área de concentração em Biologia de Água Doce e Pesca Interior

Manaus, Amazonas
Março, 2020

BANCA JULGADORA

Membros

Dra. Evanilde Benedito
Universidade Estadual de Maringá- UEM

Dra. Kedma Cristine Yamamoto
Universidade Federal do Amazonas - UFAM

Dra. Flávia Kelly Siqueira e Souza
Universidade Federal do Amazonas - UFAM

Dra. Cristiana Mota Bührnheim
Universidade Federal do Amazonas - UFAM

Dra. Sidineia Aparecida Amadio
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA

Ficha Catalográfica

s237v Santos, Cândida Juliana Albertin
VARIAÇÃO INTERINDIVIDUAL NO USO DE RECURSOS ALIMENTARES EM POPULAÇÕES NATURAIS DE Mesonauta festivus (HECKEL, 1840) (CICHLIFORMES: CICHLIDAE) EM ÁREA DE VÁRZEA NA AMAZÔNIA CENTRAL / Cândida Juliana Albertin Santos; orientador Efrem Ferreira; coorientador Jansen Zuanon. -- Manaus:[s.l], 2020.
84 f.

Tese (Doutorado - Programa de Pós Graduação em Biologia de Água Doce e Pesca Interior) -- Coordenação do Programa de Pós-Graduação, INPA, 2020.

1. Especialização individual. 2. Mesonauta festivus. 3. Isótopos estáveis. I. Ferreira, Efrem, orient. II. Zuanon, Jansen, coorient. III. Título.

CDD: 639.2

Sinopse:
Populações de peixes tropicais em comunidades altamente diversas deveriam apresentar baixa variação interindividual no uso de recursos, uma vez que a competição interespecífica restringiria a expansão dos nichos populacionais e, consequentemente, a variação interindividual. Porém, em espécies com distribuições geográficas muito amplas essa variação pode ocorrer, devido aos diferentes contextos ecológicos nos quais essas espécies estão envolvidas. Neste sentido, investigamos a existência de variação interindividual no uso de recursos alimentares em diferentes populações naturais do ciclídeo *Mesonauta festivus*, e quantificamos essa variação.

Palavras-chave: Especialização individual; *Mesonauta festivus*; Isótopos estáveis.

“Dedico este trabalho às pessoas que constituem o alicerce de minha vida, minha família.”

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer a Deus em primeiro lugar, por me fortalecer e iluminar, me ajudando a continuar seguindo sempre em frente independentemente das dificuldades, e obstáculos que vierem a surgir.

Ao meu esposo Daniel pela amizade e carinho e aos meus filhos Danilo e Sophia, que com toda sua doçura e amor conseguem iluminar todos os meus dias, me estimulando, e me fortalecendo. Aos meus pais pelos estimados e valiosos conselhos, pelo exemplo de dedicação, força e perseverança e pelo apoio incondicional de sempre, e um agradecimento especial a minha amada avó por todos os seus inestimáveis conselhos, exemplo de mulher, exemplo de vida, que juntamente com todo seu carinho continua e sempre continuaram vivos e fortes no meu coração.

Ao meu orientador Efrem Jorge Gondim Ferreira por ter me aceito como sua orientada, pela ajuda na organização da tese, pelos ensinamentos, e confiança depositada. Aos meus Coorientadores Jansen Alfredo Sampaio Zuanon pela ajuda com a identificação dos peixes e análises estatísticas, e Márcio Silva Araújo por disponibilizar a infraestrutura para acondicionamento das amostras, e a ambos por terem aceitado me coorientar, pelas valiosas sugestões no decorrer do trabalho, e pela ajuda na organização da tese.

Ao projeto ADAPTA 2: Adaptações da Biota Aquática da Amazônia pelo financiamento do projeto de tese. Ao Dr. Célio Magalhães pela ajuda na identificação dos camarões, a Dra. Silvana C. Thiengo do Instituto Oswaldo Cruz/FioCruz com a ajuda na identificação dos Gastrópodes; a Dra. Ana Maria Pes pela ajuda na identificação dos insetos; a Dra. Aline Lopes pela ajuda na identificação das herbáceas aquáticas; e a Ana Odete de Melo pela ajuda no Software R 3.5.2.; a Mestra Daniele Campos pela ajuda na identificação dos sexos dos peixes.

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia pela oportunidade de doutorado e por ceder a infraestrutura para realização desse trabalho, e a todos os professores do Programa de Pós-Graduação em Biologia de Água Doce e Pesca Interior (BADPI) que contribuíram para minha formação. A CAPES pela bolsa de estudos concedida. E a todos que contribuíram de maneira direta ou indireta para a conclusão deste trabalho.

”Não é o mais forte que sobrevive, nem o mais inteligente, mas o que melhor se adapta às mudanças” (Leon C. Megginson).

RESUMO

Indivíduos dentro de uma população podem utilizar diferentes recursos pelo simples fato de habitarem diferentes ambientes ou serem de sexos ou classes etárias diferentes. Entretanto, indivíduos também podem exibir variação quanto às características de nicho, mesmo pertencendo ao mesmo sexo ou classe etária, ou ocorrendo em um mesmo local e intervalo de tempo. Essa variação intrapopulacional pode constituir uma forma de especialização individual, na qual os indivíduos utilizam um subconjunto de recursos significativamente menor do que a população como um todo. Recentemente foi demonstrado que a especialização individual tende a aumentar em ambientes de baixa latitude para diferentes grupos taxonômicos de animais, incluindo peixes. O ciclídeo *Mesonauta festivus*, é uma espécie tropical com ampla distribuição geográfica, hábitos generalistas, e que vive em comunidades altamente diversas. Nesse contexto, a especialização individual poderia ocorrer de forma homogênea entre as populações, ou variar dentro de um mesmo tipo de ambiente, em função do contexto local (disponibilidade de recursos e composição da ictiofauna). Dessa forma, nosso trabalho investigou a existência de variação interindividual no uso de recursos alimentares em exemplares do ciclídeo *Mesonauta festivus* amostrados em quatro localidades na várzea nas proximidades de Manaus, Amazônia Central brasileira: Catalão, Janauari, Iranduba e Pirapora. Análises morfológicas mostraram que machos e fêmeas são morfologicamente similares, diferindo apenas em relação ao tamanho (fêmeas são maiores do que machos). A dieta de machos e fêmeas foi diferente apenas para os indivíduos amostrados no Janauari e Iranduba, mas não houve relação entre a morfologia e as características da dieta entre os sexos. Não houve correlação significativa entre a composição da dieta (verificada nos conteúdos estomacais) e a composição isotópica dos exemplares das quatro localidades analisadas. *Mesonauta festivus* apresentou uma situação peculiar: não é uma espécie generalista onde todos os indivíduos são generalistas, mas também não é constituída por uma combinação de especialistas. A situação variou entre as diferentes localidades analisadas, e isso possivelmente depende do contexto, que envolve tanto a disponibilidade local de itens alimentares, quanto à composição da ictiofauna que compartilha o ambiente com *M. festivus*.

ABSTRACT

Individuals within the same population may use different resources simply because they live in different environments or because of differences related to the gender or age classes. However, individuals may also exhibit variation in niche amplitude, even though they belong to the same sex or age class and occurring in the same site and at the same time. This individual variation is called "individual specialization," in which individuals use a subset of resources significantly smaller than that of the population as a whole. Recently it has been shown that individual specialization tends to increase in low latitude environments for different taxonomic groups of animals, including fishes. The cichlid *Mesonauta festivus* is a tropical fish species that lives in highly diverse communities, with generalist habits and that has a very wide geographic distribution. In this context, individual specialization could occur homogeneously among populations or may vary within a given type of environment according to the local context (resource availability and local ichthyofaunal composition). In this sense, our work investigates the existence of interindividual variation of the cichlid *M. festivus* in the use of food resources in four localities in a “várzea” floodplain area in the Brazilian Central Amazon: Catalão, Janauari, Iranduba and Pirapora. Morphological analyzes showed that males and females are morphologically similar, differing only in size (females are larger than males). The diet of males and females was different in only two of the localities (Janauari and Iranduba), but there was no relation between morphology and dietary characteristics between the genders. There was no significant correlation between the composition of the diet (verified in the stomach contents) and the isotopic composition of the individuals among the four localities sampled. *Mesonauta festivus* presented a peculiar situation: it is not a generalist species where all individuals are generalists, but neither is composedof a combination of specialists. The situation varies among the different localities analyzed, and this possibly depends on the context, which involves both the local availability of food items and the composition of the ichthyofauna that shares the environment with *M. festivus*.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO 101
1.1 O USO DE ISÓTOPOS ESTÁVEIS COMO INDICADOR DE ESPECIALIZAÇÃO TRÓFICA INDIVIDUAL 05
1. HIPÓTESE ECOLÓGICA 09
2. OBJETIVO GERAL 09
3.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS 09
3. MATERIAL E MÉTODOS 10
4.1 CONSIDERAÇÕES SOBRE A ESPÉCIE ESTUDADA 10
4.2 ÁREA DE ESTUDO 11
4.3 AMOSTRAGEM E PREPARAÇÃO LABORATORIAL 15
4.4 ANÁLISE DOS DADOS 18
5. RESULTADOS 23
5.1 DESCRIÇÃO DA DIETA DE *MESONAUTA FESTIVUS* 23
5.2 VARIAÇÃO INTERINDIVIDUAL 23
6. DISCUSSÃO 33
6.1 ASPECTOS GERAIS DA DIETA DE *MESONAUTA FESTIVUS* 34
6.2 VARIAÇÃO INTERINDIVIDUAL 36
7. CONCLUSÃO 43
8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 44
9. APÊNDICE A 64
10. APÊNDICE B 68

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Descrição das medidas morfológicas tomadas em *Mesonauta festivus*. ... 16

Tabela 2. . Representação percentual dos grupos alimentares funcionais das quatro populações de *Mesonauta festivus* estudadas. 23

Tabela 3.Índice de similaridade proporcional (PS) de Schöener (1968) entre as dietas de machos e fêmeas das quatro populações de *Mesonauta festivus*. Os valores de p foram obtidos em bootstraps de Monte Carlo (10.000 permutações). n: número de exemplares. 24

Tabela 4.Resultados do Teste de Mantel (r de Mantel) e valor de p (entre parênteses) de correlação entre a sobreposição de dieta (PS) e os scores obtidos pela PCA (PC1-PC4) das variáveis medidas dos exemplares de *Mesonauta festivus* (Catalão n=32; Pirapora n=30; Janauari n=32; Iranduba n=32). Valores de p obtidos por 10.000 permutações. 24

Tabela 5.Índices de Roughgarden e índice IS de especialização individual para as populações de *Mesonauta festivus* (Catalão, Pirapora, Janauari macho e fêmea, Iranduba macho e fêmea), calculados a partir dos dados de alimentação. WIC = componente intraindividual, BIC = componente interindividual, TNW = amplitude total do nicho populacional, IS = índice de especialização individual proposto por Bolnick *et al*. (2002). Os valores de p foram obtidos em bootstraps de Monte Carlo (1.000 permutações). n= número de exemplares. 26

Tabela 6.Correlação de Pearson (r) entre os índices IS e TNW de todas as populações de *Mesonauta festivus*. n= número de exemplares. 26

Tabela 7. IC (Intervalo de confiança - 95%) e moda da probabilidade de contribuição dos recursos alimentares à dieta do *Mesonauta festivus* nas quatro populações. 29

Tabela 8.Medidas da variação intrapopulacional da dieta (IS) nas quatro populações de *Mesonauta festivus*. ISObs: índice baseado em dados do conteúdo estomacal; ISEst: valor esperado do índice com base no modelo. Varδ13C: variâncias isotópicas empiricamente estimadas de amostras de *Mesonauta festivus*. (bootstraps de Monte Carlo; 1000 simulações). 30

.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. O nicho de uma população (linha grossa) pode ser subdividido nos nichos de cada um dos indivíduos que a compõem (linhas finas). Em uma população de indivíduos generalistas (A), WIC representa a maior parte de TNW, enquanto que em uma população de indivíduos especialistas (B) BIC representa a maior parte de TNW. Figura reproduzida de Roughgarden (1979).. 01

Figura 2. Ciclídeo *Mesonauta festivus* descrito. Foto: Juliana Santos 10

Figura 3. Trecho do sistema Solimões-Amazonas onde foram realizadas as coletas. Os pontos vermelhos na imagem representam os locais amostrados. 14

Figura 4. Ordenação dos exemplares com base em morfologia nos dois primeiros eixos da Análise de Componentes Principais para as quatro populações estudadas: Catalão Pirapora, Janauari e Iranduba (variância acumulada de 89,21%; 94,59%; 94,12%; 93,14% respectivamente). Círculos vermelhos representam as fêmeas e azuis os machos..... 25

Figura 5..Composição isotópica (δ15N e δ13C) dos recursos alimentares das quatro populações analisadas. Os recursos alimentares estão representados pelos símbolos coloridos na legenda, enquanto que os exemplares de *Mesonauta festivus* estão representados pelos pontos em cinza. Barras horizontais e verticais representam o desvio padrão (* Inseto A – Inseto aquático; Inseto A-S- Inseto semi-aquático; Inseto T- Inseto terrestre) 28

Figura 6.Modelo isotópico de mistura para os recursos alimentares do *Mesonauta festivus*, mostrando a distribuição de probabilidades de contribuição das fontes alimentares à dieta em cada uma das quatro populações estudadas. 29

Figura 7.Interpolação dos valores do índice IS a partir das variâncias isotópicas. A curva de ajuste foi gerada a partir da regressão entre o índice IS de especialização individual e a variância isotópica para populações simuladas com base nos dados

empíricos, para as populações Catalão, Pirapora, Janauari e Iranduba. As linhas sólidas indicam as regressões; as linhas tracejadas são os intervalos de confiança; As linhas sólidas horizontais indicam o Varδi empiricamente estimado; As linhas sólidas verticais definem os limites de confiança (95%) em torno dos valores estimados de IS. A seta cinza indica o índice IS de especialização individual alimentar observado nas populações de *Mesonauta festivus* com base nos dados de conteúdos estomacais, enquanto a seta preta indica o valor do índice IS estimado a partir da variância isotópica de δ13C. 31

Figura 8.Comparação dos valores dos índices IS Obs e IS Est com a riqueza, diversidade e composição das quatro populações estudadas (ponto vermelho - Catalão; ponto lilás – Pirapora; ponto azul – Janauari; ponto verde – Iranduba) 32

1. INTRODUÇÃO

Em estudos ecológicos, as espécies são geralmente tratadas sob um ponto de vista tipológico, no qual todos os indivíduos de uma população são considerados ecologicamente equivalentes em relação ao uso de recursos (Leibold, 1995). Esta visão das populações naturais advém da ecologia clássica, na qual um dos principais componentes é a teoria do nicho ecológico (Hutchinson, 1957; Schoener, 1989). Esta visão, no entanto, tem sido repetidamente refutada por dados empíricos, mostrando que muitas populações naturais são compostas por indivíduos ecologicamente heterogêneos que usam diferentes subconjuntos dos recursos disponíveis (Van Valen, 1965; West, 1986; Werner e Sherry, 1987; Skúlason e Smith, 1995; Smith e Skúlason, 1996; Estes *et al*., 2003; Bolnick *et al*., 2003; Araújo e Gonzaga, 2007; Araújo *et al*., 2008; Araújo *et al*., 2011).

Para entender melhor essa variação entre indivíduos, Roughgarden (1979) propôs que a amplitude de nicho total de uma população (*total niche width* - TNW) pode ser decomposta em dois componentes, o componente intraindividual (*within-individual component* – WIC), que é a variação média dos recursos encontrados dentro do nicho dos indivíduos, e o componente interindividual (*between-individual component* – BIC), que representa a variação entre os indivíduos, (TNW = WIC +BIC) (Figura 1).

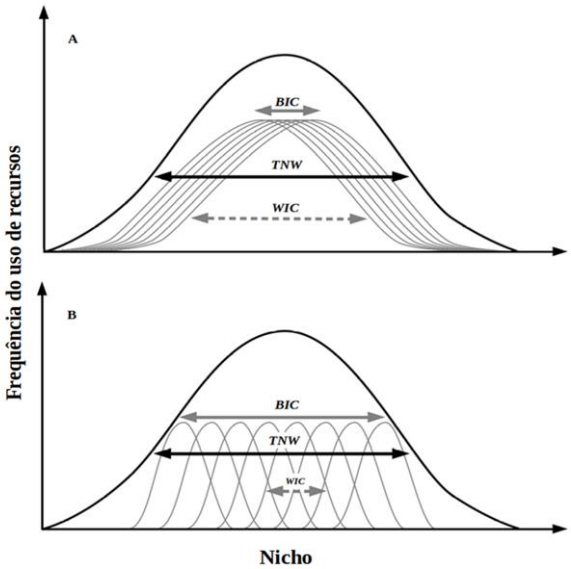

Figura 1. O nicho de uma população (linha grossa) pode ser subdividido nos nichos de cada um dos indivíduos que a compõem (linhas finas). Em uma população de indivíduos generalistas (A), WIC representa a maior parte de TNW, enquanto em uma população de indivíduos especialistas (B) BIC representa a maior parte de TNW. Figura reproduzida de Roughgarden (1979).

Variação no uso de recurso pode ocorrer de diferentes formas dentro de uma população, e essa variação interindividual pode estar associada a diferenças entre os sexos (Martins *et al*., 2008), classes etárias (Polis, 1984), e morfotipos distintos (Smith e Skúlason, 1996), ou mesmo pelo simples fato de habitarem diferentes ambientes (Durell, 2000).

Entre as causas relacionadas ao fator sexo podemos destacar a exploração diferenciada do ambiente, como dimorfismo no uso de recursos entre machos e fêmeas (Shine *et al*., 2002; Martins *et al*., 2008), diferenças no comportamento, ou requisitos energéticos diferenciados relacionados à reprodução (Martins *et al*., 2006; Araújo e Gonzaga, 2007). Já em relação à variação ao longo da ontogenia, grupos etários diferentes podem funcionar de forma ecologicamente distinta, devido a mudanças relacionadas ao tamanho corporal (Polis, 1984; Specziár e Rezsu, 2009), e especialmente o aparato bucal (Hahn *et al*., 2004).

Outra possível causa da variação intraespecífica está relacionada à mudança na morfologia "*feeding morphology*" (Mittelbach *et al*., 1992; Mittelbach *et al*., 1999; Skúlason e Thomas, 1995; Binning e Chapman, 2010). Características morfológicas refletem o nicho ecológico e a distribuição dos indivíduos, juntamente com a delimitação dos grupos tróficos de cada espécie (Watson e Balon, 1984; Barrella *et al*., 1994; Beaumord e Petrere-Jr.,1994; Winemiller, 1991). As variações na morfologia podem estar associadas a diferenças comportamentais e/ou nas interações tróficas, e essas variações refletem nas diferenças funcionais e na exploração dos recursos alimentares (Pettersson *et al*., 2000; Breda, 2005).

Vale ressaltar ainda que a qualidade e a abundância dos recursos disponíveis no ambiente também podem influenciar o comportamento alimentar individual (Krebs e McCleery, 1984). Como a disponibilidade dos recursos geralmente não é homogênea no tempo e no espaço espera-se que a utilização desses recursos também varie (Manly *et al*., 1993). Portanto, indivíduos de uma espécie ocorrendo em diferentes regiões devem estar expostos a condições de disponibilidade de recursos particulares (Bolnick *et al*., 2003), seja por diferenças na oferta de alimento, seja pela partilha ou competição com outras espécies.

Entretanto, de modo independente a essas diferenças fenotípicas, os indivíduos podem utilizar apenas subconjuntos dos recursos utilizados por toda a população. Quando tal variação não é diretamente relacionada ao sexo, classe

etária, ou morfotipos discretos, ela é denominada como especialização individual (Bolnick *et al*., 2003).

Partindo desse princípio, Bolnick *et al*. (2003) definiram como especialista um indivíduo cujo nicho é substancialmente mais estreito do que o nicho da sua população, devido a razões não atribuíveis ao sexo, idade ou grupo morfológico. Dessa forma "especialização individual" ocorre quando os indivíduos utilizam um subconjunto de recursos significativamente menor do que a população como um todo (Bolnick, *et al*., 2003). Assim, Bolnick *et al*. (2003) destacaram uma importante questão: por que indivíduos da mesma população, que possuem o mesmo conjunto de recursos disponíveis, selecionam recursos diferentes?

A Teoria do Forrageamento Ótimo (Stephens e Krebs, 1986) pode ser utilizada como arcabouço para entendermos o que levaria os indivíduos de uma mesma população a apresentarem dietas diferenciadas (Bolnick *et al*., 2003). De acordo com essa teoria, um indivíduo consome um determinado tipo de alimento de acordo com seu custo-benefício, este atribuído à razão entre seu aporte energético e tempo despendido na sua obtenção e manipulação (Stephens e Krebs, 1986). Neste sentido, diferentes alimentos (ou combinações de alimentos) poderiam resultar em saldos energéticos similares, abrindo espaço para a ocorrência de seleção dos alimentos ingeridos e à existência de especialização individual (Svanbäck e Bolnick, 2005; Tinker *et al*., 2008). A Teoria do Forrageamento Ótimo prevê que a competição intraespecifica pode aumentar ou diminuir a especialização individual, dependendo da variação na ordem dos recursos. No entanto, a competição interespecífica, a oportunidade ecológica (i.e., diversidade de recursos disponíveis) e a predação também podem afetar o grau de especialização individual em populações naturais (Araújo *et al*., 2011).

Diversos estudos observacionais e experimentais têm testado o efeito específico desses fatores (principalmente competição intraespecífica e oportunidade ecológica) sobre o grau de especialização individual de populações de uma determinada espécie, os quais, no geral, confirmam as previsões da teoria do forrageamento ótimo (e.g., Bolnick *et al*., 2007; Bolnick *et al*., 2010; Araújo e Costa-Pereira, 2013; Evangelista *et al*., 2014; Kernaléguen *et al*., 2015; Newsome *et al*., 2015; Costa-Pereira *et al*., 2017). Outro mecanismo conhecido que também possui base nos princípios da Teoria do Forrageio Ótimo é a existência de trocas ecológicas

(“trade-offs”) associadas ao forrageio (Bolnick *et al*., 2003). Consideramos como *trade-off* o resultado de um indivíduo ser mais eficiente na obtenção e manipulação de determinada alimento, necessariamente implicando em ser menos eficiente no uso de outro(s) tipo(s) de alimento (Bolnick *et al*., 2003). Os *trade-offs* fazem com que os indivíduos sejam incapazes de utilizar todos os recursos disponíveis com a mesma eficiência (Bolnick *et al*., 2003), e sua ocorrência pode ter base morfológica, biomecânica (Snowberg *et al*., 2015), cognitiva (Sanz-Aguilar *et al*., 2015) e/ou fisiológica (Afik e Karasov, 1995), de forma que em populações fenotipicamente variáveis os indivíduos utilizarão apenas subconjuntos do nicho populacional, resultando em especialização individual (Bolnick *et al*., 2003). Por exemplo, quando um indivíduo se especializa no consumo de um tipo de presa “A”, perde (ou tem reduzida) a capacidade de desempenhar eficientemente a captura da presa “B”, e vice-versa. Neste contexto, um indivíduo generalista que consome ambas presas é menos eficiente do que os respectivos especialistas, o que favoreceria a especialização individual (Bolnick *et al.*, 2003). Neste sentido, a evolução da especialização individual tem sido interpretada como uma consequência da expansão do nicho populacional devido à liberação competitiva, ou seja, os indivíduos de uma população em uma comunidade com poucos competidores estariam livres para utilizar diferentes recursos, o que proporcionaria um aumento da amplitude do nicho populacional (Bolnick *et al.*, 2003) e abriria a possibilidade de especialização individual.

A ideia de que a competição interespecífica interfere na especialização individual vem da Hipótese da Variação de Nicho, que afirma que quando uma população é ecologicamente liberada de competição interespecífica, a amplitude do nicho total da população (TNW) aumenta principalmente pelo aumento da variação entre os indivíduos (BIC, Van Valen, 1965). Se a competição interespecífica enfraquece a possibilidade de especialização individual, espera-se que esta seja menos evidente em comunidades ricas em espécies, onde a competição interespecífica deve ser mais forte (Araújo *et al*., 2011).

Dados que corroboram tal hipótese foram obtidos em ambientes de baixa diversidade de espécies em regiões temperadas, como os estudos desenvolvidos com espécies de peixes hábitos lacustres dos gêneros *Gasterosteus* (Gasterosteidae) (Schluter, 1995; Robinson, 2000; Bolnick, 2004) e *Lepomis*

(Centrarchidae) (Robinson *et al*., 1993; Robinson *et al*., 1996); e entre pássaros de regiões tropicais depauperadas, em estudos desenvolvidos com tentilhões (Werner e Sherry, 1987; Smith, 1990). Portanto, não seria esperado esse tipo de variação em comunidades diversas e saturadas de espécies potencialmente competidoras, como as comunidades tropicais prístinas (Araújo *et al*., 2007a). Mais recentemente, Araújo e Costa-Pereira (2013) demonstraram que a especialização individual tende a aumentar em ambientes de baixa latitude para diferentes grupos taxonômicos de animais, incluindo peixes marinhos ou estuarinos. Entretanto, não há evidências sólidas de que esse padrão se aplique a comunidades hiperdiversas de peixes tropicais estritamente de água doce, como é o caso da Amazônia.

A especialização individual pôde ser constatada para vários grupos de organismos em regiões tropicais, como anfíbios anuros (Araújo *et al*., 2007a; Araújo *et al*., 2009), vespas-caçadoras (Araújo e Gonzaga, 2007) e marsupiais (Martins *et al*., 2008). Esses parecem ter sido os primeiros relatos de diferenças interindividuais em comunidades tropicais de alta diversidade, indicando que esse fenômeno, não necessariamente, resulta da expansão do nicho populacional resultante de liberação ecológica em regiões temperadas pouco diversas. Outros exemplos de variação no uso do recurso entre indivíduos já foram observados em mais de 200 espécies, incluindo moluscos, insetos, crustáceos, peixes, anfíbios, aves e mamíferos (revisado em Bolnick *et al*., 2003 e Araújo *et al*., 2011).

A ocorrência de especialização individual em populações naturais tem sido considerada importante por ter implicações ecológicas e evolutivas tanto no nível de população quanto de comunidades (Hughes *et al*., 2008; Bolnick *et al*., 2011). A variação interindividual no uso dos recursos pode, por exemplo, alterar a estabilidade, abundância e risco de extinção das populações, influenciar na probabilidade de coexistência de espécies (Bolnick *et al*., 2011; Dall *et al*., 2012; Araújo e Costa-Pereira, 2013), e é fundamental em processos de adaptação e especiação (Doebeli *et al*., 2007; Agashe e Bolnick, 2010).

1.1 O uso de Isótopos estáveis como indicador de especialização trófica individual

Isótopos estáveis são nuclídeos não radioativos de um mesmo elemento químico com diferentes números de nêutrons (Martinelli *et al*., 2009). A composição isotópica de uma amostra é expressa em notação delta (δ) e em partes por mil (‰).

(Sulzman, 2007; Fry, 2008; Martinelli *et al*., 2009). Sendo que a composição isotópica é determinada pela razão isotópica ($^{13}C/^{12}C$ ou $^{15}N/^{14}N$) de uma amostra comparada com razão isotópica de um padrão internacionalmente aceito (Manetta e Benedito-Cecílio, 2003; Ducatti, 2007; Fry, 2008; Martinelli *et al*., 2009). O padrão para o carbono é o PDB, um fóssil de Belemnitella americana da formação PeeDee da Carolina do Sul (EUA) Fry, 2008. Entretanto, com o esgotamento desse material atualmente se utiliza o Vienna-PDB (VPDB) como padrão alternativo (Ducatti, 2007; Sulzman, 2007; Fry, 2008). O padrão para o nitrogênio é o N_2 atmosférico (Ducatti, 2007; Sulzman, 2007; Fry, 2008).

Em estudos ecológicos, os isótopos estáveis mais utilizados são carbono, nitrogênio, enxofre, oxigênio e hidrogênio (Pereira e Benedito, 2007), consistindo os isótopos de carbono ($^{13}C/^{12}C$) e nitrogênio ($^{15}N/^{14}N$) os mais comuns em estudos de ecologia trófica (sendo os isótopos de maior massa mais raros em condições naturais) (DeNiro e Epstein, 1981; France,1995; Grey 2006; Carvalho, 2008). Por causa de sua baixa discriminação isotópica (usualmente entre 0,5 e 1 $\%_0$), o carbono é o que melhor correlaciona as fontes alimentares e os consumidores, ao passo que o nitrogênio, que possui uma discriminação mais acentuada a cada nível trófico (usualmente entre 1,3 a 5,3 ‰, com média de 3,4 ‰), permite estimar o nível trófico do consumidor (Minagawa e Wada, 1984; Vanderklift e Ponsard, 2003; Post, 2002).

A análise de isótopos estáveis é uma ferramenta que tem sido amplamente utilizada em estudos ecológicos sendo empregada em diversas linhas de pesquisa e com diferentes grupos taxonômicos (Post, 2002). Esta ferramenta tem se mostrado muito importante nos estudos de ecologia trófica, pois auxilia na determinação das fontes de energia (Benedito-Cecílio *et al*., 2000; Leite, 2000; Benedito-Cecílio e Araújo-Lima, 2002; Mortillarro *et al*., 2015; Marshall *et al*., 2008; Medeiros e Arthington, 2011); na identificação de níveis tróficos para indivíduos e populações (Vander Zanden e Rasmussen, 1999; Post, 2002; Carassou *et al*., 2008); na elucidação de teias tróficas em ecossistemas (Minagawa e Wada, 1984; Sánchez-Piñero e Polis, 2000); e na investigação de fluxos de energia entre componentes de sistemas ecológicos (Peterson e Fry, 1987; Pasquaud *et al*., 2010).

Em estudos sobre ecologia trófica a análise da composição isotópica é considerada uma ferramenta robusta, pois remove a subjetividade normalmente

encontrada na análise do conteúdo estomacal (Pereira e Benedito, 2007; Carvalho, 2008). A análise de conteúdo estomacal reflete a alimentação durante um intervalo de tempo restrito, desta maneira demonstra informações relativas à variação e composição específica das presas selecionadas, as quais usualmente são relacionadas com a abundância relativa das mesmas no espaço e no tempo (Papiol *et al*., 2012). As assinaturas isotópicas revelam os recursos assimilados aos tecidos do organismo e fornecem uma medida da dieta em mais longo prazo (meses ou anos) em comparação a análise de conteúdo estomacal (últimas refeições) (DeNiro e Epstein, 1978; Fry *et al*., 1978; Pereira e Benedito, 2007; Carvalho, 2008). O uso conjunto das duas técnicas, portanto, pode levar a um melhor entendimento das variações temporais e espaciais da dinâmica trófica dos ecossistemas (Rosemberg, 2016). A velocidade com a qual ocorre a substituição de moléculas e de tecidos em um organismo denomina-se *turnover*, o qual reflete a incorporação de isótopos estáveis nos diferentes tecidos na medida em que ocorre uma alteração do padrão alimentar (Manetta e Benedito-Cecilio, 2003). Sendo assim, tecidos com *turnover* rápido refletirão dietas mais recentes, enquanto aqueles com taxas de *turnover* mais lento refletirão dietas de períodos mais remotos (Ducatti, 2007). De modo geral, os tecidos ativos metabolicamente (fígado, pâncreas e tecido gorduroso) apresentam taxas de *turnover* mais rápidas (que refletem ingestão mais recente dos alimentos) que os tecidos menos ativos metabolicamente, como músculo e colágeno dos ossos (que podem refletir dieta em longo prazo) (Ducatti, 2007; Sacramento *et al*., 2016).

Para a utilização dos isótopos estáveis como metodologia em estudos de ecologia trófica é necessário que as fontes que compõem a dieta do animal em questão sejam isotopicamente distintas (Deniro e Epstein, 1981; Martinelli *et al*., 1988). Em adição, os peixes onívoros mudam sua dieta tanto ao longo do tempo quanto entre locais de ocorrência, o que pode implicar em grande faixa de variação nos valores isotópicos (Oliveira, 2003).

A utilização simultânea de isótopos de C e N, além de ampliar a aplicação da técnica, reduz consideravelmente a complexidade que as variações sazonais e individuais poderiam sugerir, (Harvey e Kitchell, 2000; Johannsson *et al*., 2001; Overman e Parrish, 2001). Dessa forma, esta abordagem vem sendo aplicada extensivamente em estudos de ecologia trófica alimentar e permite que interações

complexas relacionadas à detritivoria e onivoria sejam detectadas e quantificadas (Kling *et al.*, 1992; Cabana e Rasmussen, 1994; 1996).

O primeiro trabalho realizado com intuito de identificar as fontes autotróficas de energia para alguns peixes amazônicos detritívoros utilizando isótopo estável de carbono foi realizado por Araújo-Lima *et al*. (1986), os quais indicaram que o fitoplâncton era a principal fonte de carbono. Outros trabalhosos desenvolvidos com o mesmo intuito (Fernández, 1993; Forsberg *et al*., 1993; Benedito-Cecílio *et al*., 2000), também apontaram o fitoplâncton como uma importante fonte de energia.

Benedito-Cecílio e Araújo-Lima (2002) verificaram que os valores de $\delta^{13}C$ do *Semaprochilodus insignis* variam entre rios de água branca e preta, sendo que os indivíduos de água preta são menos enriquecidos em carbono do que os de água branca. Os autores enfatizam que somente as médias dos valores isotópicos não são capazes de estimar a contribuição das fontes de energia para a espécie estudada, pois as fontes são espacialmente variáveis, portanto, sugerem que são necessários mais estudos.

2. HIPÓTESE ECOLÓGICA

Foi demonstrado que a especialização individual tende a aumentar em ambientes de baixa latitude para diferentes grupos taxonômicos de animais, incluindo peixes. Entretanto, os estudos envolvendo peixes foram realizados predominantemente com espécies marinhas ou estuarinas e em ambientes temperados, sem evidências conclusivas sobre como a especialização individual ocorre entre peixes de água doce tropicais. Esses ambientes abrigam comunidades de peixes altamente diversas, onde a especialização ecológica e o estreitamento de nicho são características comumente observadas. Neste sentido, nossa hipótese é que peixes tropicais de água doce com hábitos alimentares generalistas poderiam exibir diferentes graus de especialização individual, variando em um mesmo tipo de habitat em função do contexto ecológico local, como a composição da ictiofauna.

3. OBJETIVO GERAL

Investigar a variação interindividual e o grau de especialização individual no uso de recursos alimentares de uma espécie de peixe em diferentes localidades na várzea da Amazônia central brasileira.

3.1 Objetivos específicos

1. Investigar possíveis efeitos do sexo na variação interindividual na dieta;
2. Verificar se diferenças morfológicas explicariam as diferenças eventualmente observadas na dieta dos indivíduos;
3. Averiguar se maior especialização individual na dieta estaria associada com nichos tróficos mais amplos entre indivíduos amostrados em diferentes localidades na várzea;
4. Avaliar a similaridade na composição da dieta e na composição isotópica de C e N em indivíduos de uma mesma espécie, amostrados em diferentes localidades na várzea.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1 Considerações sobre a espécie estudada

Para este estudo foi selecionado indivíduos de *Mesonauta festivus* (Heckel, 1840) (González, 2006; Prang, 2007; Lins, 2011). Essa espécie pertence à ordem Cichliformes, família Cichlidae, a qual constitui um dos maiores grupos de peixes de água doce do mundo, com pelo menos 1724 espécies descritas (Fricke *et al*., 2019). Segundo Kullander (1998) os Cichlidae da América do Sul compreendem cerca de 50 gêneros e um número estimado de 450 espécies (Albert e Reis, 2011). Segundo Prang (2007), *M. festivus* é considerada de grande interesse junto ao mercado de peixes ornamentais. *Mesonauta festivus* apresenta pequeno porte, atingindo 15 cm de comprimento padrão (Santos *et al*., 2006) (Figura 2).

Figura 2. Ciclídeo *Mesonauta festivus* descrito. Foto: Juliana Santos

Essa espécie apresenta uma ampla distribuição geográfica, incluindo na drenagem do rio Paraguai na bacia do rio Paraná no Brasil e Paraguai; e os rios Guaporé (Brasil e Bolívia), Madre de Dios (Peru), Mamoré (Bolívia), Jamari e baixo Tapajós na bacia do rio Amazonas, no Brasil (Kullander e Silfvergrip, 1991). Além de apresentar essa grande distribuição, é uma espécie muito abundante especialmente

entre as herbáceas aquáticas na Amazônia Central (Dutra, 2010; Prado *et al*., 2010 e Costa *et al*., 2011).

Essa ampla distribuição geográfica provavelmente está relacionada à elevada capacidade de dispersão da espécie, que pode ser atribuída a características biológicas e comportamentais específicas (Pires *et al*., 2014). Esse conjunto de características engloba: capacidade de nado na região pelágica; alta tolerância ambiental (permitindo que a espécie viva sob condições abióticas diferentes); pequeno tamanho da primeira maturação sexual e sua capacidade de desova ao longo de todo o ciclo hidrológico (aparentemente não associado a uma gatilho ambiental específico); comportamento de imitar folhas mortas, que é principalmente realizado por juvenis (que pode diminuir as pressões de predação) (Pires *et al*., 2014). Todas essas características sugerem que a espécie é altamente bem sucedida em estabelecer populações em ambientes que são notavelmente diferentes em relação à variação hidrológica, pH, nível de oxigênio e velocidade da água. Sendo assim, espera-se que as espécies de amplo alcance não sejam apenas generalistas em relação à tolerância ambiental, mas também em relação à dieta, permitindo-a lidar com flutuações sazonais da disponibilidade de alimento (Pires *et al*., 2014). Sua dieta inclui detritos, perifíton e microcrustáceos (Röpke *et al*., 2013).

4.2 Área de estudo

O rio Solimões-Amazonas nasce na região andina, onde os processos erosivos são intensos apresentando, portanto, uma alta carga de sedimentos (Santos e Ferreira, 1999). Possui uma extensão de aproximadamente 6.800 km (Goulding *et al*., 2003), representando um exemplo clássico de rio de água branca amazônico, com águas turvas e barrentas, com baixa transparência (entre 0,10 a 0,50 m), composição química da água aproximadamente neutra, com pH em torno de 6,5 a 7,0 e alta condutividade elétrica, variando entre 40-100 µS cm $^{-1}$ (Santos e Ferreira, 1999; Silva *et al*., 2010; Junk *et al*., 2011).

A importância dos sedimentos transportados pelo rio Solimões- Amazonas está amplamente relacionada ao fato de que quando suas águas transbordam lateralmente sobre a vegetação e chegam aos lagos da planície aluvial, perdem velocidade propiciando a decantação e deposição dos sedimentos e nutrientes no

fundo, constituindo um processo cíclico de fertilização dos solos da planície, regionalmente chamadas de várzeas (Santos, 2011).

Os lagos de várzea são elementos dominantes na paisagem das planícies aluviais adjacentes aos grandes rios de água branca da Amazônia (Junk *et al.*, 1989). Apresentam grande importância no ciclo vital de muitos organismos aquáticos, inclusive para os peixes. Esses, principalmente nas cheias servem como área de refúgio, alimentação, crescimento e reprodução para a maioria das espécies (Sieppel *et al.*, 1992, Goulding, 1996).

Planícies inundadas por grandes rios, como os da Bacia Amazônica, são caracterizadas por um pulso de inundação monomodal previsível, e de grande amplitude que representa um dos principais agentes reguladores do ecossistema amazônico. (Junk *et al.*, 1989; Junk, 1997). Na Amazônia Central, o período de enchente ocorre entre janeiro e abril, o período de cheia entre maio e julho, o período de vazante entre agosto e setembro, e o período de seca entre os meses de outubro a dezembro (Bittencourt e Amadio, 2007). Nessa região, o pulso de inundação altera a paisagem do sistema e mantém uma grande diversidade de habitats para os organismos aquáticos, como os bancos de herbáceas aquáticas (Junk *et al.*, 1989).

As localidades amostradas localizam-se dentro da planície de inundação da Amazônia Central e dista cerca de 10 km da cidade de Manaus. O complexo Catalão é um sistema flúvio-lacustre localizado na confluência dos rios Solimões e Negro entre as coordenadas de 03°10’04” S e 59°54’45” W (Fig.3). Essa região corresponde a uma área de terras baixas com uma série de lagos interconectados e devido a essa conectividade e ao pulso de inundação anual desses rios (Junk *et al.*, 1989), o nível da água desses lagos sofre variação de profundidade, e conforme a variação do nível da água podem formar uma unidade contínua, isolar-se ou até mesmo secar quase completamente (Do Vale, 2003). Nesse conjunto de lagos, embora o rio Solimões contribua para maior entrada de água ao longo do ano (Leite *et al.*, 2006) e a coloração das águas seja predominante branca (Sioli, 1968), alterações na coloração da água são observadas, devido a diferenças de correnteza, pela decantação e misturas de águas dos rios Solimões (águas brancas) e Negro (águas pretas) (Bleich *et al.*, 2014). A composição da vegetal marginal do catalão é bastante variável, mais na maioria é formada por pastagens. Nas porções mais altas

também ocorre formação de matas ciliares, contudo grande parte destas já é secundária. Outro importante fator componente da vegetação são as herbáceas aquáticas *Paspalum repens*, *Echinochloa polystachya*, *Eichornia crassipes* e *Oriza perennis*, que, principalmente no período de cheia formam grandes bancos de vegetação flutuante (Do Vale, 2003). Nesse complexo encontram-se duas das localidade amostradas Catalão e Pirapora, as quais apresentam características similares devido a sua proximidade, porém no período de vazante e seca, a localidade Pirapora por se encontrar em área de terras baixas tende a se isolar do complexo Catalão.

A localidade Janauari situa-se à margem direita do Rio Negro, com uma área total de nove mil hectares, estando inserido na Área de Proteção Ambiental Encontro das Águas pela Lei Municipal nº 41/2000. A localidade também é banhada pelo Rio Negro e pelo Rio Solimões. Na época da cheia (novembro-abril) as águas do Rio Negro inundam a área do parque, já no período mais seco (maio-outubro) as águas do Solimões ocupam as margens do Janauari (Soares *et al*., 2007). Essa localidade devido à proximidade de Manaus levou ao sucesso da atividade turística o que motivou o crescimento demográfico desordenado, com moradores oferecendo serviços de alimentação e artesanato, o que levou a área a sofrer ação antrópica (Amaral *et al*., 1997).

Já a localidade Iranduba situa-se num canal que leva ao Lago Iranduba localizado próximo a calha do rio Solimões, localizada no município de Iranduba, sendo banhada apenas pelo rio Solimões, sendo a localidade estudada que se encontra mais distante de Manaus. Em ambas as localidades Janauari e Iranduba às herbáceas aquáticas também fazem parte da composição vegetal.

As plantas herbáceas são um dos biótopos mais importantes nas áreas alagáveis, e por possuírem ciclos de vida curtos e altas taxas reprodutivas, são capazes de colonizar rapidamente numerosos habitats nas planícies de inundação, podendo cobrir até cerca de 70% da área inundada (Melack e Forsberg, 2000), o que as coloca em posição chave como habitat para a fauna aquática e terrestre (Lowe-McConnell, 1987; Junk e Piedade, 1997; Piedade *et al*., 2010). Esses estandes são formados geralmente por associação de plantas aquáticas e semiaquáticas, destacando-se entre elas as gramíneas conhecidas na região como “capim” que são dominantes nas planícies de inundação: *Echinochloa polystachya*,

Paspalum repens, *Paspalum fasciculatum*, *Oryza grandiglumis*; e espécies flutuantes (não gramíneas) como *Eichhornia* spp. e *Pistia stratiotes* (Lowe-McConnell, 1987; Thomaz e Bini, 2003).

As herbáceas aquáticas apresentam uma grande variedade de superfícies que podem ser colonizadas por diversos organismos aquáticos, algas sésseis, zoo e fitoplâncton, invertebrados incluindo muitas espécies de larvas de insetos, moluscos, crustáceos bem como os peixes juvenis e adultos (Junk e Howard Williams, 1984; Heckman, 1998), sendo fontes ricas em alimento para muitos invertebrados e vertebrados, constituindo o habitat preferencial de vários organismos (Tonn e Magnusson, 1982; Henderson e Hamilton,1995; Junk *et al*., 1997;Schiesari, 2003).

Essas plantas são ambientes-chave para a proteção e conservação de diversas espécies de peixes de várzea amazônica (Sanchez-Botero e Araújo-Lima, 2001), sendo esse habitat reconhecido pela sua importância para a ictiofauna (Saint Paul *et al*., 2000; Corredor, 2004), atuando como abrigo, proteção contra predadores, substrato para desova e local de forrageamento (Junk, 1984; Junk *et al*., 1997; Pelicice *et al*., 2005). E foi nesse habitat de bancos de herbáceas aquáticas, localizados em um trecho do sistema Solimões-Amazonas, na Amazônia Central, que o estudo foi realizado (Figura 3).

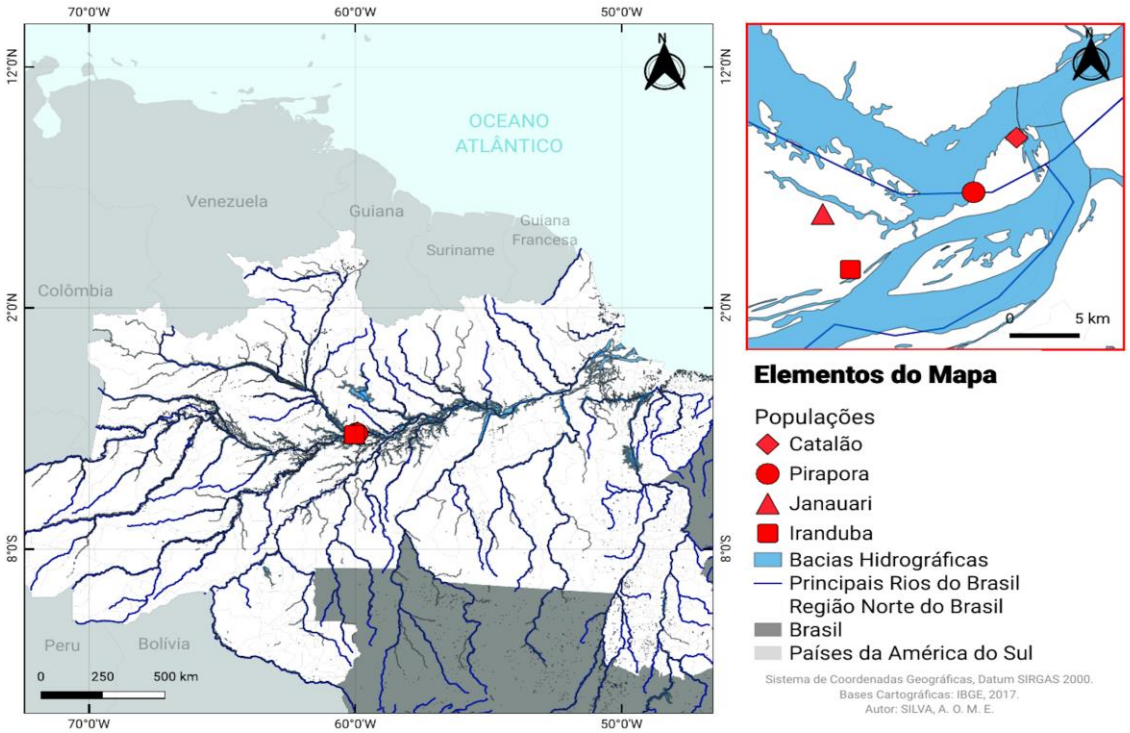

Figura 3. Trecho do sistema Solimões-Amazonas onde foram realizadas as coletas. Os pontos vermelhos na imagem representam os locais amostrados.

4.3 Amostragem e preparação laboratorial

Exemplares de *Mesonauta festivus* foram coletados em bancos de herbáceas aquáticas dominadas por *Paspalum repens* (Catalão e Janauari), *Echinochloa polystachya* (Pirapora) e *Oryza grandiglumis* (Iranduba) no período da vazante entre os meses de agosto a setembro de 2016. Foram estabelecidos quatro pontos amostrais, com distância de aproximadamente 15 km entre os pontos mais distantes (Catalão e Iranduba) e 2 km (Catalão e Pirapora) entre os pontos mais próximos. As coletas foram realizadas durante o período diurno utilizando-se redinha de malha de 5 mm entre nós opostos, com 10 m de comprimento por 3 m de altura.

Foram definidos cinco lances padronizados por ponto e quando necessário realizados lances extras, com o intuito de se obter uma amostra de no mínimo 30 exemplares de *Mesonauta festivus* em cada local de amostragem. Esse procedimento amostral, além de visar à obtenção de informações sobre a densidade de indivíduos da espécie-alvo, também permitiu a identificação de potenciais competidores e predadores na ictiofauna que compõe as assembleias locais de peixes (Apêndice A).

A coleta dos peixes foi feita através de uma aproximação cuidadosa da embarcação nas imediações dos bancos de herbáceas, sendo a área amostrada de cada banco padronizada (3 x 3 m) e distantes pelo menos 100 metros entre si. A porção do banco de herbáceas foi envolvida pela rede de arrasto e a rede foi fechada para diminuir a possibilidade de fuga dos indivíduos, e arrastada para dentro do barco, onde as herbáceas foram separadas dos peixes capturados e devolvidas ao ambiente aquático, (retirando apenas uma pequena amostra da mesma para sua identificação taxonômica) (Petry *et al*., 2003).

Após a captura, os peixes foram eutanasiados por tratamento térmico, em água com gelo (imersão em água com gelo (0ºC a 4ºC) por 10 minutos até a perda de movimentos operculares) (AVMA, 2020; aprovado pela Comissão de Ética na Utilização de Animais - CEUA, n° protocolo 033/2012), separados em sacos plásticos contendo etiquetas com informações sobre o local e data de coleta e posteriormente congelados até o processamento em laboratório. Após o trabalho de campo, os lotes de peixes foram levados para o laboratório de Sistemática e Ecologia de Peixes do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA. Em seguida, com ajuda de especialistas do INPA foi feita a identificação até o nível de

gênero com base no trabalho de Van Der Sleen e Albert (2018) e até espécie por meio de comparação direta com exemplares depositados na Coleção de Peixes do INPA. Exemplares-testemunho foram depositados na Coleção de Peixes do INPA.

Para mensurar a variação morfológica entre indivíduos, foram tomadas quinze medidas morfológicas lineares, pelo lado esquerdo de cada exemplar com uso de um paquímetro digital (± 0,01 mm), seguindo Kramer e Bryant (1995), Lima-Junior e Goitein (2003) e Cassemiro *et al*. (2008) (Tabela 1). Essas medidas morfológicas estão relacionadas à capacidade de exploração do ambiente e uso de recursos pelos indivíduos (Gatz Jr., 1979). Todos os procedimentos foram realizados por uma única pessoa, para reduzir desvios de análise provocados pelo operador.

Tabela 1. Descrição das medidas morfológicas tomadas em *Mesonauta festivus*.

Medida	Descrição
Comprimento padrão (Cp)	Medida horizontal, da ponta do focinho até a última vértebra.
Altura do corpo (Aco)	A distância máxima vertical perpendicular ao eixo do corpo.
Largura do corpo (Lc)	Medida à frente da base da nadadeira dorsal.
Comprimento da cabeça (Cc)	Distância linear a partir da margem mais anterior da cabeça, para a borda mais posterior da membrana opercular.
Altura da cabeça (Aca)	Entre a extremidade posterior do processo occipital e o istmo.
Diâmetro do olho (Do)	Entre as margens ósseas anteriores e posteriores da órbita, medidas na linha média.
Abertura da boca (Ab)	Distância vertical, medida no centro da boca completamente aberta.
Largura da boca (Lb)	Distância medida de um lado a outro da boca.
Distância pré-dorsal (Dpd)	Da extremidade anterior do focinho até a origem da nadadeira dorsal.
Distância pré-ventral (Dpv)	Da extremidade anterior do focinho até a origem da nadadeira pélvica.
Distância entre a nadadeira pélvica e anal (Dnpa)	Da porção posterior da base da nadadeira pélvica até a porção anterior da base da nadadeira anal.
Altura do pedúnculo caudal (Apc)	Menor distância entre as margens dorsal e ventral do pedúnculo caudal.
Comprimento do pedúnculo caudal (Cpc)	Comprimento entre a base do último raio da nadadeira anal a nadadeira caudal.
Comprimento da base da nadadeira dorsal (Cbnd)	Da base do primeiro à base do último raio da nadadeira dorsal.
Comprimento da base da nadadeira anal (Cbna)	Da base do primeiro à base do último raio da nadadeira anal.

Posteriormente, os estômagos dos exemplares coletados foram removidos por meio de uma incisão abdominal. Durante a dissecação para retirada do trato digestório, as gônadas foram expostas, e os exemplares foram identificados quanto ao sexo, sendo considerados jovens os exemplares com tamanho de maturidade sexual (L50) inferior a 42,46 mm (Pires *et al*., 2014). Os itens alimentares presentes no estômago de cada exemplar foram identificados com uso de um estereomicroscópio, ao menor nível taxonômico possível de acordo com literatura especializada, e quantificados pelo método numérico (quantidade de cada item alimentar presente na dieta de cada indivíduo). O material fragmentado, em avançado estado de digestão, que não permitiu identificação, tanto de origem animal quanto vegetal, não foi incluído na quantificação dos itens consumidos. As análises foram realizadas somente para os exemplares que tiveram seu sexo determinado.

Para determinar a composição isotópica dos exemplares de *M. festivus*, foram retiradas amostras de aproximadamente um grama da musculatura dorsal de exemplares dos quatro locais estudados. Para quantificar a composição isotópica da dieta, foram utilizados itens alimentares que estavam presentes nos conteúdos estomacais. Além disso, foram coletadas amostras complementares de potenciais itens alimentares, nos mesmos locais onde os indivíduos foram capturados, caso a quantidade de itens no estômago não tivesse massa suficiente para ser analisada isotopicamente (entre 0,8 e 1 mg) amostras complementares foram somadas às do estômago para chegar ao peso mínimo pretendido que permite que a amostra seja analisada isotopicamente.

Os invertebrados (insetos, moluscos, crustáceos, aracnídeos) foram coletados com auxílio de puçás, rede entomológica, e redinhas. Todo o material foi triado em bandeja transiluminada de madeira e acrílico, e as amostras separadas em recipientes plásticos para a identificação em laboratório com o auxílio de chaves de identificação e ajuda de especialistas, e posteriormente congeladas. Foram coletadas amostras totais dos organismos (corpo inteiro), exceto para camarões e moluscos os quais tiveram, respectivamente, o exoesqueleto e a concha removidos, e apenas o tecido muscular foi analisado. Foram utilizados os itens alimentares amostrados em campo para análise da composição isotópica apenas quando esses não foram abundantes ou não tiveram volume suficiente nos conteúdos estomacais.

Posteriormente, as amostras foram lavadas individualmente com água destilada, e secadas em estufa por 24 horas a 60 °C. As amostras foram moídas com pistilo em cadinho e acondicionadas em cápsulas de estanho de 5 x 3,5 mm com peso final entorno de um miligrama. A quantificação das abundâncias de 13C e 15N (para as amostras de musculo do *Mesonauta festivus*, e cada um dos itens presa) foi realizada usando um analisador elementar conectado a um espectrômetro de massa de razões isotópicas de fluxo contínuo (IRMS), na UC Davis Stable Isotope Facility, da Universidade da Califórnia, Estados Unidos, o qual também disponibilizou as orientações a respeito do preparo das amostras a serem analisadas isotopicamente. Foi usado como padrão orgânico o fígado bovino (tipo de tecido mais parecido com o tecido analisado no presente estudo), e o desvio padrão foi de 0,14‰ para $\delta^{13}C$ e 0,06‰ para $\delta^{15}N$.

4.4 Análise dos dados

Para a análise da dieta, agrupamos os itens alimentares encontrados nos estômagos em grupos alimentares funcionais, para cada uma das populações de *M. festivus* (Apêndice B). Esta categorização considerou a identidade taxonômica do recurso, o micro-habitat onde ele ocorre (no caso dos insetos, por exemplo, aquático, semiaquático e terrestre) (Hamada *et al*., 2012; 2014), e a similaridade na assinatura isotópica. Para investigar a ocorrência de diferenças quanto a dieta entre os sexos foi utilizado o Índice de Similaridade Proporcional (PS) proposto por Schöener (1968) para cada uma das populações:

$$PS_{ij} = 1 - 0.5 \sum |p_{ik} - p_{jk}|_k$$

onde, p_{ik} e p_{jk} correspondem à proporção do item k na dieta de *i* (fêmeas) e *j* (machos).

O valor PS_{ij} indica o grau de sobreposição entre as dietas *i* e *j* apresentando valores que variam de 0, nenhuma sobreposição, a 1, total sobreposição. Aleatorizações de Monte Carlo foram utilizadas para gerar uma distribuição nula do valor de PS observado. O procedimento consistiu na geração de 10.000 matrizes, formadas a partir do procedimento de *bootstrap* dos machos e fêmeas

separadamente, mantendo o número de indivíduos por sexo da matriz original. O valor de PS foi então calculado para cada nova matriz gerada. A proporção dos valores de PS calculados a partir das novas matrizes que foram iguais ou menores que o valor de PS observado foi utilizada como estimador de nível de significância (p), e considerada significativa quando $p < 0,05$. Não havendo diferenças na dieta entre os sexos, os dados de fêmeas e machos foram agrupados para as demais análises.

Para investigar possíveis variações morfológicas, utilizamos a abordagem proposta por Araújo *et al*. (2007a). Primeiramente, foi realizada uma Análise de Componentes Principais (PCA) com os valores log-transformados (diminuição da disparidade da magnitude dos dados) das variáveis morfológicas medidas (Cp, Aco, Lc, Cc, Aca, Do, Ab, Lb, Dpd, Dpv, Dnpa, Apc, Cpc, Cbnd, Cbna). Os valores de escores obtidos do primeiro componente de uma PCA (PC1) podem ser interpretados como variação de tamanho, enquanto os demais componentes (PC2-PC4) como variação de forma. Nesse sentido, foram calculadas matrizes de distância Euclidiana entre os pares de indivíduos com os valores dos escores de cada componente da PCA. Em seguida foi calculado o valor de PS entre os indivíduos, de forma a gerar uma matriz de sobreposição de dieta entre os indivíduos par a par. Foi testada então a correlação entre a matriz de sobreposição de dieta e as matrizes das distâncias morfológicas (PC2-PC4) via teste de Mantel (10.000 permutações). Caso a morfologia seja o mecanismo causal de especialização, espera-se uma correlação negativa entre a matriz de sobreposição de dieta e as matrizes de distância na forma do corpo, indicando que indivíduos com dietas similares possuem morfologia similar.

Variações intrapopulacionais de nicho podem ter base morfológica, uma vez que *trade-offs* biomecânicos podem limitar o consumo de determinados recursos (ver Bolnick *et al*., 2003). Nesse contexto, testamos se machos e fêmeas diferiam quanto à morfologia. Para isso, comparamos os escores dos quatro primeiros eixos da PCA (que sumarizaram mais de 90% da variância total) entre machos e fêmeas através de uma MANOVA.

Para medir a variação na dieta entre indivíduos, para cada uma das populações, foi utilizado o índice de especialização individual PS_i, que é uma

adaptação do índice PS_{ij} e mede a sobreposição entre a dieta do indivíduo *i* e a dieta da população (Bolnick *et al*., 2002):

$$PS_i = \sum \min (p_{ij}, q_j)\ j$$

onde, p_{ij} é a proporção do recurso *j* no nicho do indivíduo *i* e q_j é a proporção do recurso *j* no nicho da população.

Dessa maneira, PS_i mede a sobreposição de uso de recursos entre o indivíduo *i* e a população *q*. O PS_i vai ser igual a 1 quando os indivíduos consumirem recursos em proporções similares ao consumo da população como um todo (Bolnick *et al*., 2002). A média dos valores calculados de PS_i de todos os indivíduos da população representa o nível médio de sobreposição de nicho entre indivíduos e a população como um todo. Esse valor é conhecido como índice *IS*, e é a principal métrica utilizada para quantificar o nível de especialização individual em populações (Bolnick *et al*., 2002). Valores de *IS* próximos a 0 (zero) indicam alta especialização individual na população, e valores tendendo a 1 (um) indicam equivalência de nicho interindividual.

A fim de testar a hipótese de que maior especialização individual estaria associada a amplitude de nicho, fizemos um teste de correlação de Pearson entre as medidas calculadas de *IS* e as métricas de nicho de Roughgarden (1979), ou seja, a amplitude total de nicho (*Total Niche Width – TNW*), que usa o índice de diversidade de Shannon como uma medida da variância da população na utilização dos recursos, que é particionada nos componentes de variação intraindividual (*WIC – Within Individual Component*) e interindividual (*BIC – Between Individual Component*). O componente intraindividual (*WIC*) é a diversidade média da dieta dos indivíduos, representando a amplitude média de nicho dos indivíduos, e BIC é a variação entre os nichos médios individuais, e representa a variação de nicho entre os indivíduos, de modo que:

$$TNW = WIC + BIC$$

Se o grau de especialização individual aumenta com a expansão do nicho populacional, esperamos uma correlação negativa entre o *IS* e o *TNW* (lembrando

que valores mais baixos de *IS* indicam maior especialização individual). Para o cálculo dos índices *IS* e *WIC/TNW* foram utilizados dados de conteúdo estomacais.

A razão entre *WIC/TNW* tem sido usada como medida do grau de variação interindividual do nicho. *WIC/TNW* representa a parcela da amplitude do nicho populacional atribuída à amplitude dos nichos individuais, variando de um (quando os nichos individuais correspondem ao nicho populacional; então *TNW* = *WIC*) a zero (quando a amplitude do nicho populacional é atribuída exclusivamente à variação entre os nichos individuais; então *WIC* = 0 e *TNW* = BIC) (Roughgarden, 1979).

Para calcular o nível de significância dos valores observados dos índices, *WIC*/*TNW* foi feito um procedimento de reamostragem de Monte Carlo gerando matrizes nulas de dieta com base na dieta observada da população, sendo esse procedimento realizado apenas com os dados de contagem de itens por categoria de alimento (Bolnick *et al*., 2002).

As análises foram realizadas no Software R 3.5.2 (R Development Core Team, 2018), com o auxílio dos pacotes ade4 (Dray e Dufom, 2007), bipartite (Dormann *et al*., 2008), vegan (Oksanen *et al*., 2017) e RInSp (Zaccarelli *et al*., 2013). Para as análises de especialização individual, foram usados correlação de Pearson, teste de Mantel e componentes principais e o pacote dplyr (Wickham e François (2016) para MANOVA. Os resultados foram considerados significativos a nível de $\alpha = 0,05$.

Para contornar a pontualidade temporal dos dados obtidos a partir das análises de conteúdo estomacal estimamos a contribuição de cada uma das categorias de recursos para a dieta de cada uma das populações de *M. festivus*, usando um modelo de mistura bayesiano isotópico (Parnell *et al*., 2010). Com base na composição e variância isotópica da população, bem como de suas fontes alimentares, esta análise estima a probabilidade da contribuição de cada recurso à dieta da população.

Se por um lado dados as análises de conteúdo estomacal representam uma identificação instantânea da dieta do indivíduo, ou seja, a dieta em um intervalo de tempo restrito, os valores de isótopos estáveis podem não fornecer a identificação taxonômica necessária para estudos de alimentação. Sendo assim, para testar possíveis diferenças na dieta dos indivíduos acumuladas ao longo do tempo foi utilizado o método proposto por Araújo *et al*. (2007 b), que fornece uma nova

ferramenta para quantificar a variação da dieta em nível individual em populações naturais, que combina os dados isotópicos e de conteúdo estomacal. O método converte a variância isotópica observada nos indivíduos da população em um índice padronizado de especialização individual (IS) que pode ser comparado entre populações.

Para o modelo de mistura isotópico bayesiano usamos o pacote SIAR (Parnell *et al*., 2010) no software R 3.5.2 (R Development Core Team, 2018) e para análise do método proposto por Araújo *et al*. (2007 b) foi usando o programa VarIso 1.0.

Fizemos uma caracterização da composição das assembleias de peixes de cada um dos locais amostrados utilizando como descritores ecológicos a abundância (número de exemplares por amostra), a riqueza de espécies (número total de espécies por amostra) e a diversidade. Esta foi calculada utilizando-se o índice de Shannon–Wiener (Krebs, 1999), o qual baseia-se na abundância proporcional das espécies, sendo sensível à presença de espécies raras, e é considerado uma medida não paramétrica de heterogeneidade da amostra. A variação da composição da ictiofauna foi calculada por meio de um Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS), considerando tanto os dados de abundância de exemplares como de presença/ausência. Para investigar se diferentes graus de especialização individual poderiam estar variando em um mesmo tipo de habitat, comparamos os índices de especialização individual (observado e estimado) com a riqueza, diversidade e composição das espécies para averiguar indícios de que o contexto biológico local da assembleia de peixes pudesse estar influenciando.

Os cálculos de riqueza e Índice de Shannon (diversidade) e Escalonamento Multidimensional Não Métrico - NMDS (composição) foram realizados no Software R 3.5.2 (R Development Core Team, 2018), com o auxílio dos pacotes vegan (Oksanen *et al*., 2017) e ggplot2 (Wickham *et al*., 2016).

5. RESULTADOS

5.1 Descrição da dieta de *Mesonauta festivus*

Foram analisados os conteúdos estomacais de 126 exemplares de *Mesonauta festivus* (Catalão: 16 machos, 16 fêmeas; Pirapora: 15 machos, 15 fêmeas; Janauari: 16 machos, 16 fêmeas; Iranduba: 16 machos, 16 fêmeas), obtendo-se um total de 3318 itens alimentares, sendo classificados nos seguintes grupos funcionais: Algas filamentosas; Macrófitas; Crustáceos; Gastropoda; Insetos aquáticos; Insetos semiaquáticos; Insetos terrestres (Tabela 2). (Detalhamento das espécies que compõem os grupos alimentares funcionais encontra-se no apêndice B) e a lista de espécies de peixes capturadas nos bancos de herbáceas junto com *Mesonauta festivus* encontra-se no Apêndice A.

As dietas dos exemplares coletados nas localidades Catalão, Pirapora e Janauari foram dominadas numericamente por algas filamentosas seguidas por insetos aquáticos (com maior consumo de larvas de Diptera e adultos de Hemiptera e Coleoptera no Catalão, adultos de Hemiptera e Coleoptera no Pirapora e adultos de Hemiptera no Janauari). Observamos o inverso na dieta da população Iranduba a qual foi dominada numericamente por insetos aquáticos (com maior consumo de larvas de Diptera e Ephemeroptera e adultos de Hemiptera), seguida por algas filamentosas (Tabela 2).

Tabela 2. Representação percentual dos grupos alimentares funcionais das quatro localidades de coleta de *Mesonauta festivus* estudadas.

Locais	**N° itens**	Grupos						
		Algas	Macrófitas	Crustáceos	Gastrópodos	Insetos		
						A	SA	T
Catalão	509	77%	2%	2%	1,2%	15,8%	2%	X
Pirapora	960	81%	1,5%	1,5%	1,40%	9,6%	2,40%	2,60%
Janauari	685	40%	4,1%	4,6%	3,7%	31,3 %	12,40%	3,9%
Iranduba	1.164	13%	2%	2,4%	1,6%	79,5%	1,5%	X

**A - aquáticos; SA – Semiaquáticos; T- terrestre; X – Quando não houve itens na categoria.*

5.2 Variação interindividual

A dieta entre fêmeas e machos nas localidades Catalão e Pirapora não diferiu do esperado ao acaso ($p > 0,05$). Entre as localidades Janauari e Iranduba ($p < 0,05$) existe evidência de que o valor do PS observado foi menor do que o esperado ao acaso, ou seja, as dietas de machos e fêmeas são mais diferentes do que o acaso (Tabela 3).

Tabela 3. Índice de similaridade proporcional (PS) de Schöener (1968) entre as dietas de machos e fêmeas das quatro localidades de amostragem de *Mesonauta festivus*. Os valores de p foram obtidos em *bootstraps* de Monte Carlo (10.000 permutações). n: número de exemplares.

Localidade	PS	P	n
Catalão	0,7277	0,277	32
Pirapora	0,6925	0,1078	30
Janauari	0,6017	0,0192	32
Iranduba	0,5575	0,0296	32

Não observamos correlação significativa entre o tamanho ou a forma do corpo e a sobreposição na dieta (Mantel; todos os valores de $p > 0,13$), indicando que a variação observada na dieta em nível individual não está associada à variação morfológica observada dentro de cada localidade (Tabela 4).

Tabela 4. Resultados do Teste de Mantel (r de Mantel) e valor de p (entre parênteses) de correlação entre a sobreposição de dieta (PS) e os scores obtidos pela PCA (PC1-PC4) das variáveis medidas dos exemplares de *Mesonauta festivus* (Catalão n=32; Pirapora n=30; Janauari n=32; Iranduba n=32). Valores de p obtidos por 10.000 permutações.

	r de Mantel (*p*)			
	Catalão	**Pirapora**	**Janauari**	**Iranduba**
PC1	0,027 (0,41)	0,020 (0,46)	-0,051 (0,78)	0,006 (0,48)
PC2	-0,149 (0,88)	0,020 (0,47)	-0,177 (0,98)	0,101 (0,13)
PC3	-0,102 (0,80)	-0,063 (0,73)	0,012 (0,44)	0,042 (0,30)
PC4	-0,005 (0,55)	-0,036 (0,65)	-0,111 (0,95)	0,084 (0,20)

Ao comparar machos e fêmeas em relação à morfologia, a localidade Catalão apresentou morfologia similar (MANOVA; Wilk's $\Lambda = 0,78$; $p = 0,14$). Já as localidades Pirapora (MANOVA; Wilk's $\Lambda = 0,60$; $p = 0,01$), Janauari (MANOVA;

Wilk's Λ = 0,58; p = 0,00) e Iranduba (MANOVA; Wilk's Λ = 0,55; p = 0,00) apresentaram morfologia distinta entre os sexos, mas essa variação foi significativa apenas para o eixo PC1 (F = 13,4; 15,66; 26,09 p < 0,01 respectivamente) que sumariza variações de tamanho entre exemplares (para eixos PC2, PC3 e PC4 todos os p-valores > 0,314) (Figura 4). Análise de covariância (ANCOVA) indicou que fêmeas são maiores do que os machos.

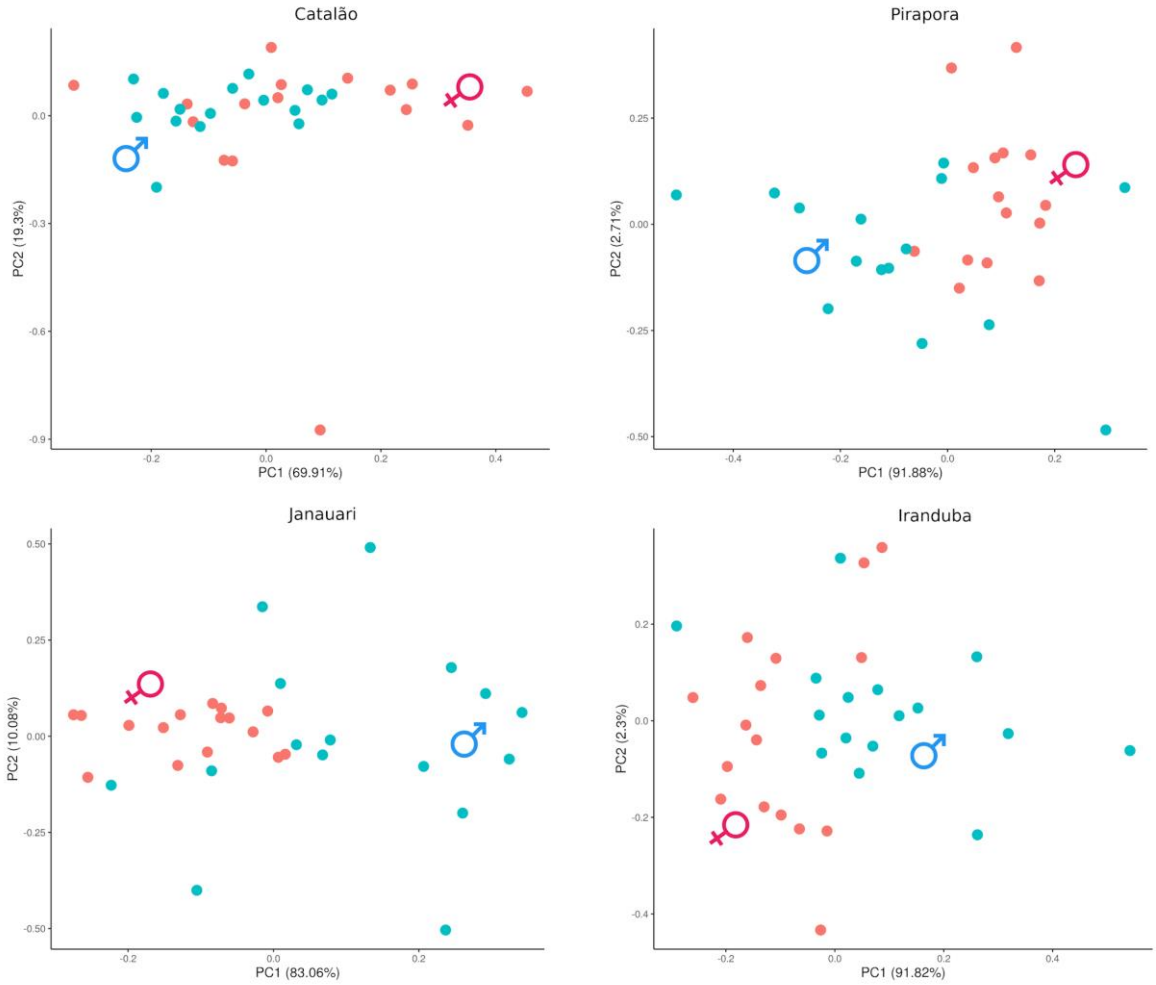

Figura 4. Ordenação dos exemplares com base em morfologia nos dois primeiros eixos da Análise de Componentes Principais para exemplares de *Mesonauta festivus* nas quatro localidades estudadas: Catalão Pirapora, Janauari e Iranduba (variância acumulada de 89,21%; 94,59%; 94,12%; 93,14% respectivamente). Círculos vermelhos representam as fêmeas e azuis os machos.

Houve evidência de especialização individual significativa nas quatro localidades analisadas, como indicado pelos valores do índice IS (Tabela 5). Porém, as correlações de Pearson não foram significativas (Tabela 6), indicando que o grau de especialização individual não aumenta com a expansão do nicho populacional, ou seja, não está associado a nichos mais amplos.

O aumento da especialização individual pode ocorrer devido ao aumento da variação de nicho entre indivíduos (BIC), ou à diminuição do componente intraindividual (WIC). Nas quatro localidades estudadas esses dois processos ocorreram simultaneamente. O componente que mais influenciou o nicho total de *M. festivus* nas quatro localidades (TNW) foi à variação entre os indivíduos (BIC), de tal forma que a razão WIC/TNW tornou-se pequena (Tabela 5). Porém essa relação é um processo que se expressa ao longo do tempo, e de forma contextualizada esses índices também indicam a ocorrência de especialização individual nas quatro localidades estudadas, como indicado pelo índice IS.

Tabela 5. Índices de Roughgarden e índice IS de especialização individual para as quatro localidades de amostragem de *Mesonauta festivus* (Catalão, Pirapora, Janauari macho e fêmea, Iranduba macho e fêmea), calculados a partir dos dados de alimentação. WIC = componente intraindividual, BIC = componente interindividual, TNW = amplitude total do nicho populacional, IS = índice de especialização individual proposto por Bolnick *et al*. (2002). Os valores de p foram obtidos em bootstraps de Monte Carlo (1.000 permutações). n= número de exemplares.

Localidade	***WIC***	***BIC***	***TNW***	***WIC/TNW***	**P**	***IS***	**p**	**n**
Catalão	0,79	1,19	1,98	0,40	0,001	0,39	0,001	32
Pirapora	0,74	1,10	1,84	0,40	0,001	0,49	0,001	30
Janauari $_M$	0,78	1,57	2,36	0,33	0,001	0,25	0,001	16
Janauari $_F$	0,95	0,99	1,95	0,48	0,001	0,41	0,001	16
Iranduba $_M$	0,69	1,69	2,39	0,29	0,001	0,22	0,001	16
Iranduba $_F$	0,80	0,87	1,67	0,48	0,001	0,24	0,001	16

Tabela 6. Correlação de Pearson (r) entre os índices IS e TNW das quatro localidades de amostragem de *Mesonauta festivus*. n= número de exemplares.

População	***R***	***P***	**n**
Catação	-0,03	0,33	32
Pirapora	-0,03	0,23	30
Janauari	-0,01	0,55	32
Iranduba	-0,01	0,53	32

Com base na composição isotópica dos exemplares de *Mesonauta festivus* e de seus itens alimentares, observamos que houve uma variação maior na contribuição relativa das fontes autotróficas ($\delta^{13}C$) para os consumidores, e uma variação menor em relação ao nível trófico ($\delta^{15}N$). Os pontos que representam os consumidores estão mais espalhados horizontalmente, indicando que o consumo de diferentes fontes de carbono ocorre, e dependendo do indivíduo ele se alimenta mais de uma fonte do que de outra, apresentado uma variação importante nas composições relativas das fontes da dieta dos indivíduos apresentam uma variação importante entre -25 a -35. Em relação ao nível trófico das quatro populações ($\delta^{15}N$) houve uma variação menor, o espalhamento dos consumidores se manteve entre 8 e 10, indicando que o nível trófico das quatro populações varia pouco (Figura 5). Apesar do consumo das fontes serem diferentes, o nível trófico se mantém, ou seja, eles estão consumindo proporções diferentes das mesmas coisas sem uma predominância de um item que gere uma mudança no nível trófico, uma vez que o Carbono mostra a fonte e o N mostra o nível trófico (Figura 5).

O modelo de mistura Bayesiano mostrou representativa variação na contribuição de alguns itens alimentares entre as localidades, com maior sobreposição nas distribuições de densidade por tipo de alimento em Catalão e Iranduba e menor sobreposição em Pirapora e Janauari (Figura 6), indicando que a os indivíduos da localidade Pirapora podem ser mais especialistas (M_o= 0,63 para Insetos Aquáticos), seguidos pelos indivíduos da localidade Janauari (M_o= 0,41 para Gastropoda e M_o= 0,35 para Algas Filamentosas). As localidades Catalão e Iranduba apresentaram distribuições de probabilidades mais homogêneas entre os itens alimentares, indicando que podem ser compostas predominantemente por indivíduos generalistas (Tabela 7). A composição isotópica revelada pelo modelo de mistura reflete a proporção dos principais itens alimentares observados nos conteúdos estomacais dos exemplares coletados em cada localidade.

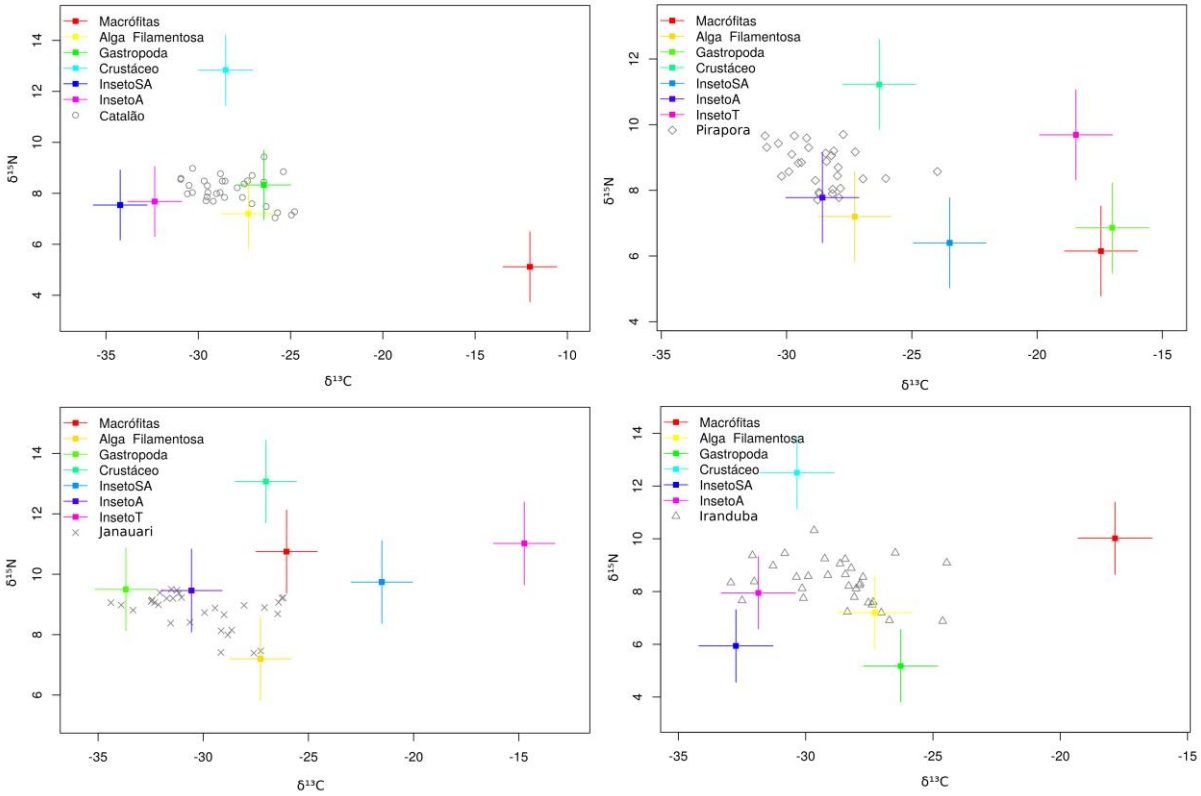

Figura 5. Composição isotópica (δ15N e δ13C) dos recursos alimentares das quatro localidades analisadas. Os recursos alimentares estão representados pelos símbolos coloridos na legenda, enquanto que os exemplares de *Mesonauta festivus* estão representados pelos pontos em cinza. Barras horizontais e verticais representam o desvio padrão (* Inseto A – Inseto aquático; Inseto A-S- Inseto semiaquático; Inseto T- Inseto terrestre).

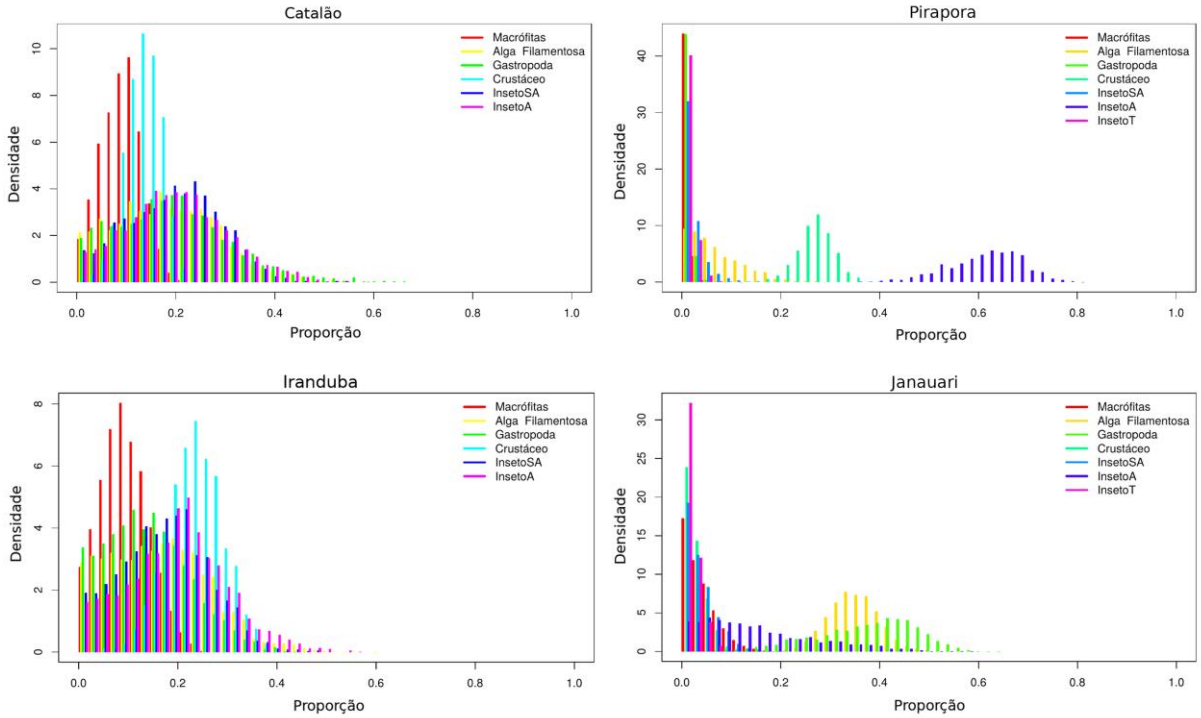

Figura 6. Modelo isotópico de mistura para os recursos alimentares do *Mesonauta festivus*, mostrando a distribuição de probabilidades de contribuição das fontes alimentares à dieta em cada uma das quatro localidades estudadas.

Tabela 7. IC (Intervalo de confiança - 95%) e moda da probabilidade de contribuição dos recursos alimentares à dieta do *Mesonauta festivus* nas quatro localidades.

Recurso	Catalão		Pirapora		Janauari		Iranduba	
	Moda	IC	Moda	IC	Moda	IC	Moda	IC
Macrófitas	0,09	0,01 - 0,16	0,00	0,00 - 0,02	0,01	0,00 - 0,09	0,09	0,00 - 0,18
Algas filamentosas	0,20	0,00 - 0,36	0,02	0,00 - 0,26	0,35	0,26 - 0,44	0,19	0,00 - 0,34
Crustáceos	0,13	0,06 - 0,20	0,27	0,20 - 0,34	0,01	0,00 - 0,06	0,24	0,12 - 0,34
Gastropoda	0,21	0,00 - 0,42	0,00	0,00 - 0,02	0,41	0,17 - 0,55	0,10	0,00 - 0,28
Insetos aquáticos	0,21	0,001 - 0,36	0,63	0,34 - 0,74	0,04	0,00 - 0,37	0,18	0,00 - 0,35
Insetos semiaquáticos	0,21	0,01 - 0,36	0,01	0,00 - 0,05	0,01	0,00 - 0,08	0,20	0,004 - 0,32
Insetos terrestres	-	-	0,00	0,00 - 0,03	0,01	0,00 - 0,04	-	-

Ao comparar a variação isotópica à variação de conteúdo desenvolvido pelo Araújo *et al*. (2007 b), com o intuito de inferir a ocorrência de especialização individual nas quatro localidades estudas, podemos observar que os valores do índice *IS* calculados com base na variância isotópica dos indivíduos não foram similares aos valores calculados a partir dos dados de conteúdo estomacal para as quatro localidades. Os conteúdos estomacais revelaram um maior nível de especialização individual (IS_{Obs} < 0,49) do que os isótopos (IS_{Est} > 0,74) (Tabela 8).

A interpolação dos valores do índice *IS* a partir das variâncias isotópicas indica que os valores de *IS* obtidos a partir do conteúdo estomacal saíram dos intervalos de confiança, derivados dos isótopos, nas quatro localidades estudadas, como demonstrado na Figura 7.

Tabela 8. Medidas da variação intrapopulacional da dieta (IS) nas quatro localidades de amostragem de *Mesonauta festivus*. ISObs: índice baseado em dados do conteúdo estomacal; ISEst: valor esperado do índice com base no modelo. Varδ13C: variâncias isotópicas empiricamente estimadas de amostras de *M. festivus*. (*bootstraps* de Monte Carlo; 1000 simulações).

Localidade	IS_{Obs}	$Var\delta_i{}^{13}C$	IS_{Est}
Catalão	0,39	0,31	0,78
Pirapora	0,49	0,31	0,74
Janauari (**M**)	0,25	0,44	0,78
Janauari (**F**)	0,41	0,42	0,79
Iranduba (**M**)	0,22	0,48	0,83
Iranduba (**F**)	0,24	0,34	0,90

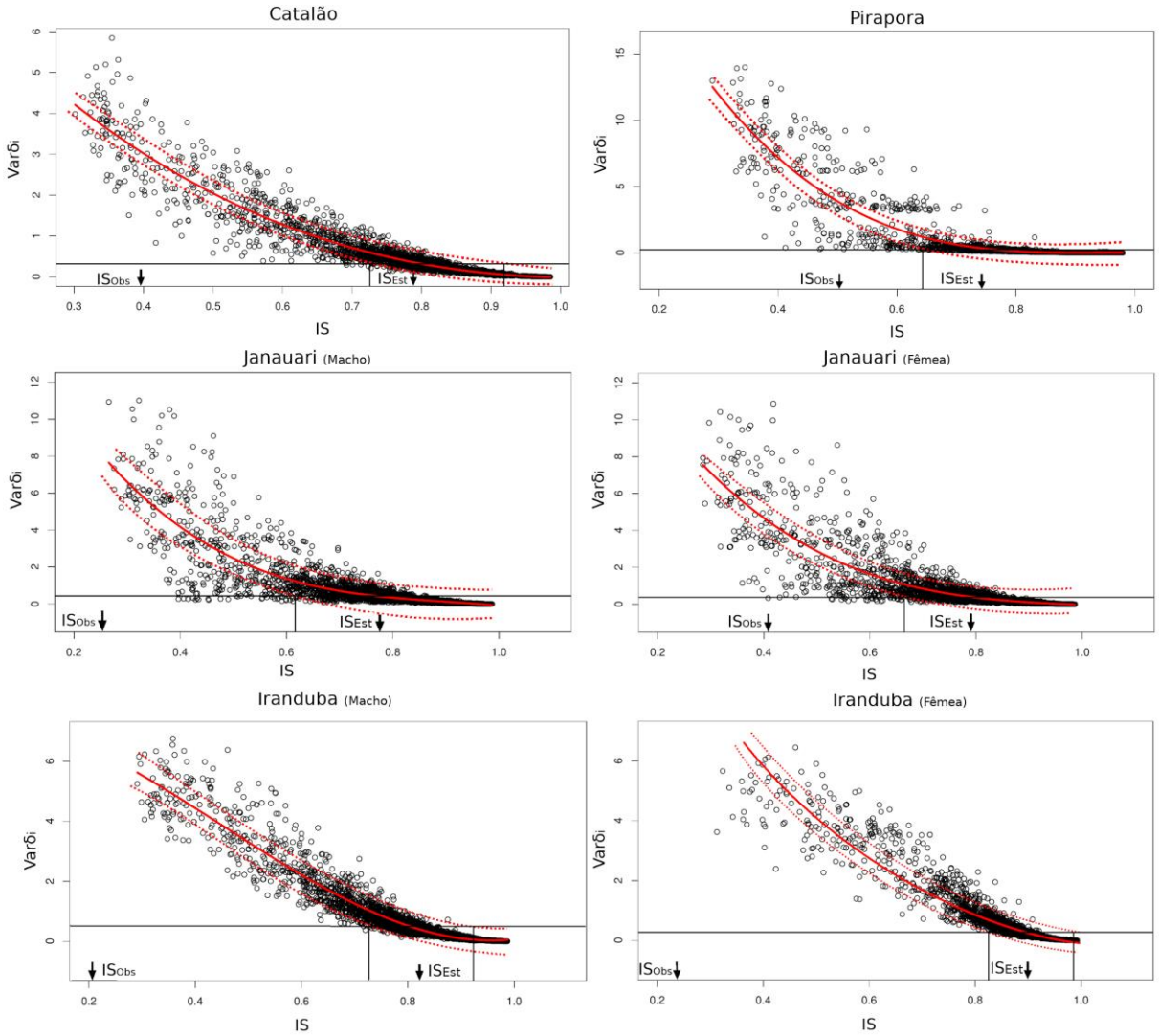

Figura 7. Interpolação dos valores do índice IS a partir das variâncias isotópicas. A curva de ajuste foi gerada a partir da regressão entre o índice IS de especialização individual e a variância isotópica para localidades, simuladas com base nos dados empíricos, para as localidades Catalão, Pirapora, Janauari e Iranduba. As linhas sólidas indicam as regressões; as linhas tracejadas são os intervalos de confiança; As linhas sólidas horizontais indicam o Varδi empiricamente estimado; As linhas sólidas verticais definem os limites de confiança (95%) em torno dos valores estimados de IS. A seta cinza indica o índice IS de especialização individual alimentar observado nas localidades de amostragem de *Mesonauta festivus* com base nos dados de conteúdo estomacais, enquanto a seta preta indica o valor do índice IS estimado a partir da variância isotópica de δ13C.

Ao realizar uma análise exploratória dos dados referentes à ictiofauna acompanhante de *Mesonauta festivus* nas quatro localidades de amostragem, por meio dos valores calculados de riqueza, diversidade e composição de espécies, comparando com os índices de especialização individual (observado e estimado) não tivemos uma resposta clara. Não detectamos evidências de que riqueza, diversidade e composição das espécies da ictiofauna acompanhante tenham um papel importante perante à especialização individual em cada localidade. Entretanto,

isso pode estar relacionado à ausência de amostras suficientes para testar a hipótese (Figura 8).

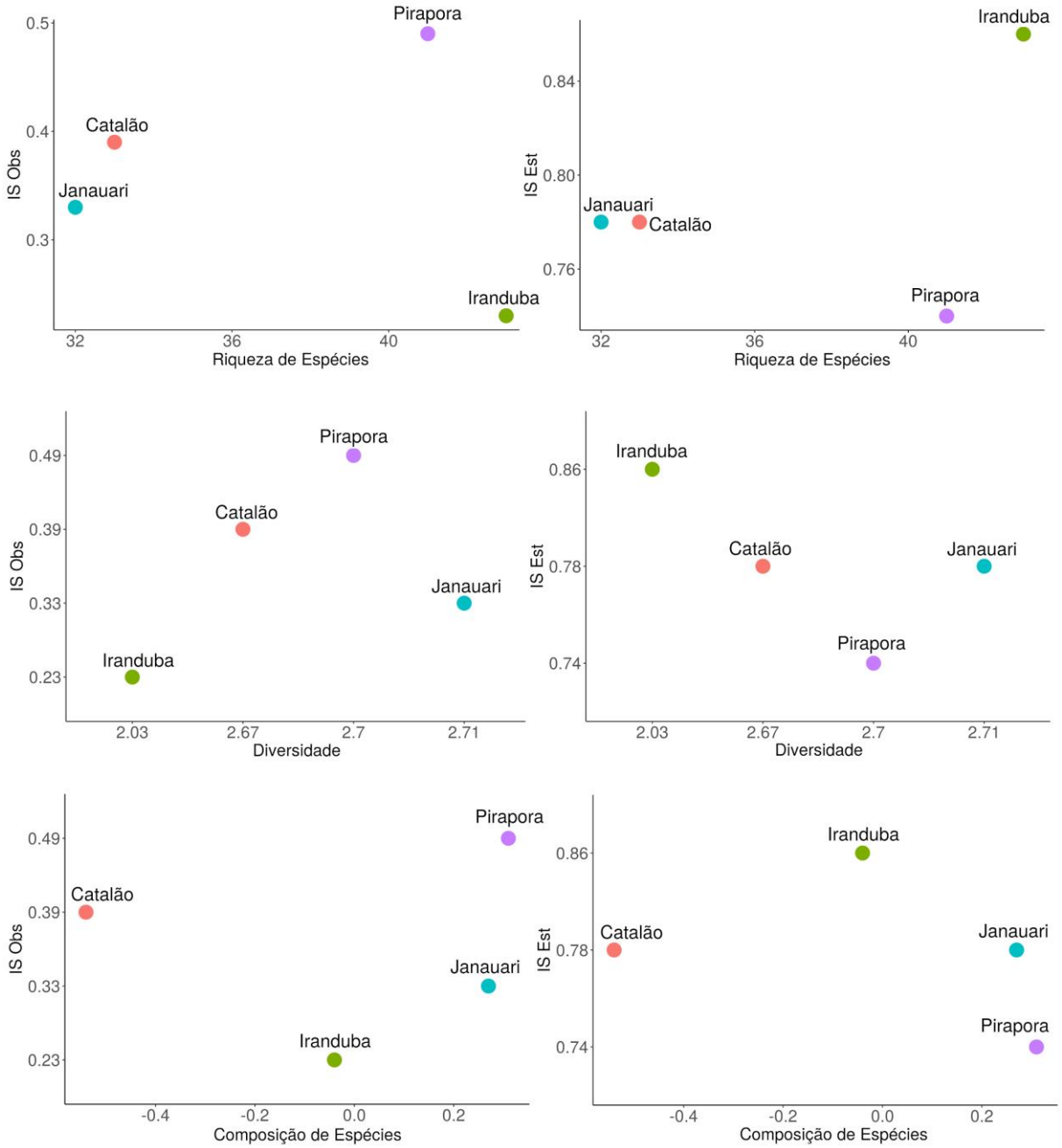

Figura 8. Comparação dos valores dos índices IS_{Obs} e IS_{Est} com a riqueza, diversidade e composição das quatro localidades de amostragem de *Mesonauta festivus* estudadas (ponto vermelho - Catalão; ponto lilás – Pirapora; ponto azul – Janauari; ponto verde – Iranduba)

6. DISCUSSÃO

Neste estudo nós mostramos que classificar uma espécie como troficamente generalista não implica necessariamente que todos os indivíduos que compõem a população sejam igualmente generalistas. Quando consideramos os dados de dieta (por meio da análise de conteúdos estomacais) das diferentes localidades de amostragem de *Mesonauta festivus*, as mesmas apresentaram dietas generalistas com tendências à algivoria, conforme apontado por estudos prévios realizados por Santos *et al*. (2004, 2006, 2009), Machado (2003) e Röpke *et al*. (2013). Entretanto, quando consideramos a dieta dos indivíduos por localidade de amostragem (dados de conteúdo estomacal e isótopos), as análises relacionadas aos dados de conteúdo estomacal indicaram ocorrência de especialização individual nas diferentes localidades. As análises morfológicas mostraram que machos e fêmeas são morfologicamente similares, diferindo apenas em relação ao comprimento. A dieta de machos e fêmeas foi diferente apenas para as localidades Janauari e Iranduba, mas, não houve relação entre a morfologia e as características da dieta entre os sexos. Também não houve correlação significativa entre a composição da dieta (verificada nos conteúdos estomacais) e a composição isotópica dos exemplares das quatro localidades analisadas. Além disso, a análise de conteúdo estomacal mostrou evidências mais fortes de especialização individual do que as análises de composição isotópica, a qual não mostrou indicação de especialização individual nas localidades de amostragem. Nós observamos que indivíduos de *Mesonauta festivus* analisados nas quatro localidades de várzea da Amazônia Central apresentaram uma situação peculiar: não são homogeneamente generalistas, mas também não são combinações similares de especialistas. A situação varia entre as localidades analisadas, e isso possivelmente depende do contexto, que envolve tanto a disponibilidade local de itens alimentares, quanto a composição da ictiofauna que compartilha o ambiente com *M. festivus* (Wootton, 1990; Claro-Jr *et al*., 2004; Magalhães *et al*., 2015; Pinheiro *et al*., 2015). Nos próximos parágrafos discutiremos sobre (i) aspectos gerais da dieta dos exemplares amostrados nas quatro localidades; e na sequência (ii), os padrões de variação interindividual na dieta em cada localidade estudada.

6.1 Aspectos gerais da dieta de *Mesonauta festivus*

Ambientes sazonais impõem limitações ecológicas aos organismos, e espécies generalistas com amplos nichos fundamentais podem superar essas adversidades, como o *Mesonauta festivus*. Populações generalistas podem ser compostas por indivíduos especialistas, o que é usualmente associado com competição intraespecífica mediada por diminuições da abundância de recursos ótimos. Entretanto, variações na diversidade de recursos também podem favorecer a ocorrência de especialização individual.

Estudos sobre alimentação de espécies de peixes onívoras amazônicas mostram uma variação sazonal dos itens alimentares (Goulding, 1980; Almeida, 1984). A composição da dieta de muitas espécies de peixes parece estar relacionada com a dinâmica do pulso de inundação das áreas alagáveis (Lowe-McConnell, 1987; Resende *et al*., 2000; Siqueira-Souza e Freire, 2004; Siqueira-Souza, 2007). A dieta dos peixes representa uma integração entre preferências alimentares, disponibilidade e acessibilidade ao alimento e pode variar de acordo com a localidade, a época do ano, a atividade, crescimento ou a idade do peixe, a abundância dos itens alimentares, a presença de outras espécies e mudanças no hábitat (Lowe-McConnell, 1987).

A atividade alimentar está diretamente relacionada com a variação sazonal do ciclo hidrológico, que altera a disponibilidade dos itens alimentares. Na enchente e especialmente durante a cheia (as águas altas) ocorre maior disponibilidade de alimentos, junto com a dispersão dos peixes nos diversos habitats, intensificando a atividade alimentar Goulding *et al*., 1980; Lowe-McConnell, 1987; Winemiller, 1989, Kubitzki e Ziburski, 1994; Junk *et al*., 1997; Mérona e Rankin-de-Mérona, 2004; Balcombe *et al*. 2005. O contrário ocorre na vazante e seca, quando a acentuada redução da atividade alimentar pode ser explicada pela escassez de alimentos. A menor quantidade de alimentos pode ser compensada pela qualidade, por exemplo, os itens alimentares de origem animal muitas vezes têm maior valor nutritivo do que os de origem vegetal (Junk, 1985).

Estudos de organismos que habitam herbáceas aquáticas da planície de inundação dos rios Solimões, Amazônia Central (Junk e Piedade, 1997; Claro-Jr, *et al*., 2002; Lino, *et al*., 2003) relatam a riqueza e abundância de invertebrados como Hemiptera, Odonata, Ephemeroptera e Coleoptera. A alta disponibilidade desses

organismos permitiu que *Mesonauta festivus* explorassem estes recursos, preferencialmente hemípteros e coleópteros, de forma expressiva enre os indivíduos amostrados na localidade de Iranduba, os quais dominaram numericamente a dieta dos indivíduos, e de forma menos expressiva nas demais localidades.

Magalhães *et al*. (2015) desenvolvendo estudos em lagos de várzea com o ciclídeo onívoro *Cichlasoma amazonarum* observaram que eles consumiram preferencialmente hemípteros e larvas de Odonata no período da cheia, e na seca ampliou o espectro alimentar ingerindo além de insetos, material vegetal, peixes e microcrustáceos. Cavalcante *et al*. (2014) também encontraram insetos e material vegetal como itens dominantes da dieta de *Cichlasoma amazonarum* em lagos da Amazônia Central. Essa espécie além de fazer parte da fauna acompanhante coletada junto com o *Mesonauta festivus* tende a consumir itens alimentares semelhantes e que poderia estar competindo por esses mesmos itens nos bancos de herbáceas aquáticas com o *Mesonauta festivus*.

Estudos tróficos demonstraram que *M. festivus* tem uma dieta generalista que inclui detritos, perifíton e microcrustáceos, e que sua dieta muda de acordo com a disponibilidade de alimentos ao longo do período hidrológico (Santos *et al*., 2004; Röpke *et al*., 2013). No estudo desenvolvido por Röpke *et al*. (2013), no rio Trombetas, os autores observaram que *M. festivus,* entre as espécies estudadas que residiam em bancos de herbáceas, foi a que apresentou mudanças na dieta associadas com o ciclo hidrológico, alimentando-se principalmente de invertebrados no período de enchente, algas filamentosas no período de cheia, de algas e detritos nos períodos de vazante, e herbáceas aquáticas na seca.

Os itens alimentares consumidos durante a vazante observados por Röpke *et al*. (2013) corroboram com os itens encontrados principalmente nas localidades Catalão, Pirapora e Janauari, tendo alga filamentosa como principal item consumido, e com menor representatividade na localidade Iranduba, o que poderia ser um indício de diferença na disponibilidade de recursos entre os locais estudados, fato este, documentado por diversos autores em que a escala espacial pode atuar na variação da diversidade de recursos, além das variações sazonais ocasionadas pelo pulso de inundação (Darimont *et al*., 2009, Semmens *et al*., 2009; Costa-Pereira, 2013).

Os dados encontrados em nosso estudo também corroboram os resultados obtidos por Santos *et al*. (2004; 2006; 2009) e Machado (2003), onde os autores relatam algas, insetos e outros invertebrados como principais itens que compõem a dieta de *M. festivus*. De forma geral, poucos foram os estudos publicados sobre aspectos ecológicos de *Mesonauta festivus* ou outras espécies do gênero (Pires *et al*., 2014). Além disso, nenhum estudo anterior avaliou a possível existência de diferenças na dieta entre populações dessa espécie, ou a ocorrência de especialização individual no consumo de alimento.

6.2 Variação interindividual

As análises morfológicas mostraram que machos e fêmeas são morfologicamente similares, diferindo apenas em relação ao tamanho, com fêmeas maiores do que machos. Provavelmente a ausência de diferenças entre machos e fêmeas no Catalão seja resultado do acaso, ou seja, o tamanho da diferença entre os sexos dessa população foi menor do que os outros três locais, por isso a análise não detectou diferença. Isso pode ter ocorrido em função do pequeno número de exemplares analisados, já que estudos anteriores apontam para a existência de diferença no tamanho entre os sexos dessa espécie (Campos, 2012; Pires *et al*., 2014).

A dieta de machos e fêmeas foi diferente apenas para as localidades do Janauari e Iranduba, mas, não houve relação entre a morfologia e as características da dieta entre os sexos. Segundo Shine *et al*. (2002) variação baseada no sexo no uso de recursos pode resultar de diferenças na morfologia ou diferenças no comportamento ou exigências energéticas relacionadas à reprodução (Belovsky, 1978; Martins *et al.*, 2006). As diferenças observadas na dieta de machos e fêmeas podem estar refletindo as diferentes demandas energéticas (para a produção de gametas, por exemplo).

Soares *et al*. (1999) observaram que o desenvolvimento gonadal do *Mesonauta festivus e* outras espécies estudadas, nos períodos de seca e enchente apresentam gônadas nos últimos estádios de maturação, o que também foi observado no presente estudo, fato este que pode justificar as fêmeas terem consumido mais insetos aquáticos que têm maiores teores proteicos e energéticos

do que algas filamentosas (Bowen, 1995, Faria e Benedito, 2010). Estudos de digestibilidade têm revelado disponibilidades distintas de energia e proteína entre variados itens alimentares para diferentes espécies e fases de desenvolvimento, de acordo com os hábitos alimentares e consequentes mudanças morfológicas e na fisiologia da digestão (Bowen *et al*., 1995; Degani *et al*., 1997; Abelha *et al*., 2001; Faria e Benedito, 2010).

Por outro lado, apesar da literatura não falar nada a respeito de diferenças na dieta entre os sexos, mas como detectamos diferença morfológica para maioria das populações é razoável esperar que haja diferença na dieta nem que seja no tamanho dos itens que cada sexo conseguiu consumir, então o sexo que tem maior porte poderia ter acesso a alimentos também de maior porte que o outro sexo não conseguiria consumir então é razoável imaginar que isso possa ocorrer, mas é só uma hipótese, e precisaria ser testada.

Os dados de conteúdo estomacal indicaram ocorrência de algum grau de especialização individual nas quatro localidades estudadas. A especialização individual poderia se manifestar mais fortemente no período de cheia, pela alta diversidade na oferta de alimento. Segundo Schoener (1968) em épocas de abundância de recursos os nichos individuais ficam mais estreitos e durante a escassez, há um aumento desse nicho, havendo maior sobreposição com o nicho populacional. O reflexo da alta diversidade de recursos, ainda observado na vazante, pode ter contribuído fortemente à expansão do nicho populacional das localidades Catalão e Pirapora, levado pelo aumento da variação de nicho entre indivíduos (BIC). Sendo assim, podemos atribuir a oportunidade ecológica (i.e., diversidade de recursos disponíveis) como uma possível causa da especialização individual nessas localidades, uma vez que os fatores intrapopulacionais (sexo e morfologia) não afetaram significativamente o uso dos recursos alimentares por *M. festivus*.

A ocorrência de especialização individual nas localidades Janauari e Iranduba pode ser atribuída, ao menos em parte, às variações observadas na dieta em relação às categorias sexuais. Considerando que o pulso anual de inundação modifica a disponibilidade de alimento nas várzeas amazônicas, é plausível que haja uma relação direta entre as atividades alimentar e reprodutiva das espécies de peixes. Isso resultaria em estratégias reprodutivas que otimizam o uso da energia

acumulada nos períodos de maior abundância de alimentos sazonalmente disponíveis (Moreira-Hara *et al*., 2004)

Entretanto, os resultados do modelo de mistura com base na composição isotópica dos exemplares de *M. festivus* e de seus itens alimentares não foram semelhantes aos observados por meio das análises de conteúdo estomacal. A análise de conteúdo estomacal mostrou evidências mais fortes de especialização individual do que as análises de composição isotópica. Considerando que as análises de composição isotópica refletem o que aconteceu nos três ou quatro meses anteriores influenciada pelas taxas de *turnover* (Hesslein *et al*., 1993; Oliveira, 2003; Martinelli *et al*., 2009), é provável que o carbono e nitrogênio incorporados aos tecidos dos exemplares reflitam predominantemente o que foi assimilado ao longo do período da cheia. Sendo assim, a falta de evidência de especialização individual por meio da análise de isótopos contradiz a hipótese de que a cheia seria o período onde a especialização individual se manifestaria mais fortemente pela alta diversidade na oferta de alimento.

Extremamente dependentes da classificação taxonômica das presas consumidas (que, muitas vezes, apresentam um alto grau de digestão), os dados obtidos através da análise de conteúdo estomacal refletem um curto momento da alimentação dos organismos (Franco *et al*., 2014). Além disso, o emprego dessa metodologia não resulta em informações sobre a assimilação do alimento pelo consumidor e não define necessariamente o principal componente da dieta (Hyslop, 1980; Thomas e Cahoon, 1993; Martinelli *et al*., 2009). Consequentemente, o uso da técnica de isótopos estáveis possibilita alcançar uma indicação mais precisa da importância e da assimilação dos alimentos pelos consumidores (Thomas e Cahoon, 1993; Manetta e Benedito- Cecilio, 2003; Estrada *et al*., 2006). Sendo assim, consideramos que não houve ocorrência de especialização individual nas quatro localidades estudadas levando em consideração a análise de isótopos.

Com base na composição isotópica dos exemplares de *Mesonauta festivus* e de seus itens alimentares, observamos que houve uma variação maior (entre -35 a -25 ‰) na contribuição relativa das fontes autotróficas ($\delta^{13}C$) para os consumidores, e uma variação menor (entre 8 e 10 ‰) em relação ao nível trófico ($\delta^{15}N$) nas quatro localidades estudas, ou seja, eles estão consumindo proporções diferentes dos

mesmos itens sem uma predominância de um item que gere uma mudança no nível trófico.

Santos (2009) observou que a biomassa dos peixes do lago Grande pode ser caracterizada isotopicamente por organismos consumidores primários, secundários e terciários que na sua maioria dependem de fontes empobrecidas em $\delta^{13}C$ e que tem um alto grau de onivoria. Essa constatação foi baseada nos resultados das maiores frequências das espécies com $\delta^{13}C$ entre - 32 a - 30 ‰ e $\delta^{15}N$ entre 8 a 10 ‰ estarem representando a maioria das espécies do 3° nível trófico, o qual demonstra as fortes relações de onivoria, este mesmo padrão quanto à prevalência de onivoria foi obtido por Cabana e Rasmussen (1996) para peixes de sistemas pelágicos, essas frequências foram semelhantes ao que foi encontrado nas quatro populações do presente estudo. A onivoria é uma estratégia de forrageamento comum em peixes de ambientes tropicais, que surge como uma resposta adaptativa às fortes flutuações sazonais nos níveis da água, sendo menos comum em ambientes estáveis (Jepsen e Winemiller, 2002), o que não é caso dos lagos de várzea da Amazônia que estão sujeitos a estas flutuações sazonais e são caracterizados como ambientes instáveis (Santos, 2009).

Santos também observou que os valores médios de $\delta^{13}C$ e $\delta^{15}N$ dos peixes dos níveis tróficos no período de seca em relação aos níveis tróficos no período de cheia não foram diferentes, contudo a grande variação de $\delta^{13}C$ observada em cada nível trófico indica a existência de várias fontes para os peixes de um mesmo nível.

O modelo de mistura Bayesiano mostrou variação evidente na contribuição de alguns itens alimentares entre os exemplares das quatro localidades amostradas, com maior sobreposição nas distribuições de densidade por tipo de alimento em Catalão e Iranduba e menor sobreposição em Pirapora e Janauari, indicando que os indivíduos da localidade Pirapora podem ser mais especializados no consumo de Insetos Aquáticos e os da localidade Janauari para consumo de Gastropoda e Algas Filamentosas.

Foi observada uma densidade aparentemente maior de bivalves no local de amostragem no Janauari (dados não apresentados), o que pode indicar que o alto consumo desses organismos seja devido simplesmente à uma maior disponibilidade local, fato este também observado nos estudos com peixes onívoros desenvolvidos por Faria (2007) e Takeda *et al*. (2005), em que identificaram alto consumo de

bivalves na dieta de *Pterodoras granulosus* em diferentes locais amostrados devido à alta densidade dos mesmos. Durante o processo de dissecação da porção final do trato digestório de *Mesonauta festivus* observou-se que conchas de *Biomphalaria* sp ainda se encontravam intactas (sem o conteúdo interno). Possivelmente a baixa digestibilidade da concha deve-se ao fato de ser constituída basicamente de cálcio, nutriente que é exigido em baixas quantidade para os peixes (aproximadamente 1%, NRC, 1993) e, portanto em teores elevados é pouco assimilado, tal observação também foi feita por Faria (2007) nos estudos desenvolvidos com *Pterodoras granulosus* .

Machado (2003) observou em seus estudos que *Mesonauta festivus* é um herbívoro podador de algas filamentosas, e em nossos estudos também pudemos observar que esta espécie apresentou tendência a algivoria. Segundo Bowen (1995) a proteína parece ser a principal restrição ao valor alimentar das herbáceas e algas, onde os consumidores desses materiais aumentarão o crescimento alimentando-se seletivamente de material mais rico em proteínas disponível. Por outro lado, o crescimento de animais alimentados com algas aumenta principalmente pelo aumento da ingestão. A onivoria é interpretada como uma estratégia de compromisso na qual a proteína de presas escassas de animais é complementada por energia proveniente de alimentos primários abundantes (Bowen, 1995). O que pode ter ocorrido na população Pirapora onde havia alta disponibilidade de alga filamentosa, porém o que foi mais assimilado segundo o modelo de mistura Bayesiano foram os insetos aquáticos, ou seja, os insetos aquáticos, item com maior proteína aparentemente mais escasso, fez com que os indivíduos compensassem a escassez com o alimento primário mais abundante, a alga filamentosa.

Os principais fatores ambientais que afetam as relações tróficas dos peixes tropicais de várzea são aqueles relacionados a mudanças na estrutura física do habitat, que são afetados pelas mudanças sazonais nesses ambientes (Winemiller, 1996). Espera-se, então, que alguns mecanismos para a persistência da população, como a tolerância ambiental e / ou a plasticidade da dieta, sejam selecionados (Chevin *et al*., 2010). Especialmente, peixes de habitats tropicais são mais propensos a lidar constantemente com mudanças na disponibilidade de alimentos porque, ao contrário dos peixes de água doce de regiões temperadas, eles não reduzem a atividade de alimentação e as demandas metabólicas sob baixas

temperaturas (Prejs e Prejs 1987). Portanto, mudanças na dieta para o consumo de alimentos abundantes e de fácil acesso (mesmo que sejam menos energéticos) podem ser mais “lucrativas” do que a escolha de itens alimentares escassos, mas mais energéticos (Prejs e Prejs, 1987; Balcombe *et al*., 2005).

Segundo Grenouillet e Pont (2001) habitats mais complexos oferecem maior diversidade de nichos, permitindo a partição de recursos e a coexistência. Isso sugere que a alta diversidade de peixes desse ambiente está fortemente relacionada tanto com a disponibilidade e diversidade de recursos quanto com a heterogeneidade de hábitos alimentares dos peixes que utilizam esses ambientes. De fato, a diversidade de hábitos alimentares é uma das formas de permitir a coexistência de muitas espécies em um mesmo local (Townsend *et al*., 2006).

Podemos dizer que *M. festivus* se enquadra nesse contexto pelo conjunto de características que ela possui, como a capacidade de nado na região pelágica, pequeno tamanho da primeira maturação sexual, desova ao longo de todo o ciclo hidrológico, que a tornam generalista não apenas em relação à tolerância ambiental, mas também em relação à dieta, permitindo-a lidar com flutuações sazonais na disponibilidade de alimento (Pires *et al*., 2014). No entanto, distinguir os hábitos alimentares oportunistas das mudanças sazonais na preferência deve levar em conta a disponibilidade de alimentos no ambiente (Zavala-Camin 1996; Uieda e Pinto, 2011). Nesse contexto, podemos dizer então que as populações de *M. festivus* estão sujeitas às variações de recursos alimentares a cada período do ciclo hidrológico, como reportado por Röpke *et al*. (2013).

Essa ideia da ocorrência sazonal de especialização individual associada à diversidade de recursos concorda com Herrera *et al*. (2008) e Costa-Pereira (2013). Os resultados desses trabalhos adicionam a variação temporal na diversidade de recursos como fator gerador de especialização em populações naturais, além da já documentada escala espacial de variação na diversidade de recursos atuando no nível de especialização individual entre populações (Darimont *et al*., 2009; Semmens *et al*., 2009).

Considerando o contexto altamente sazonal da várzea na Amazônia Central, tanto as pressões ecológicas de competição interespecífica ou simplesmente oportunidade ecológica de escolha de recurso, são provavelmente, direta ou indiretamente, associados às dinâmicas sazonais na diversidade de recursos. Nesse

sentido, ambientes que fornecem grande diversidade de recursos podem ser favoráveis à ocorrência de especialização individual e, portanto, podem promover variabilidade intraespecífica de nicho. A diminuição da oferta de recursos em ecossistemas pode não ter necessariamente causas naturais, como a sazonalidade em planícies de inundação. Pressões antrópicas como desmatamento, caça, sobreexplotação de recursos naturais e mudanças climáticas podem levar a simplificação de ecossistemas naturais, redução na oferta de recursos e perda de funções ecológicas (Chapin III *et al*., 2000; Loreau *et al*., 2001). Assim, esforços em conservação de ambientes naturais em ampla escala, como manutenção de hábitats contínuos e heterogêneos, podem manter também a diversidade intraespecífica de populações naturais, tornando essas populações mais estáveis e com menores riscos de extinção (Lomnicki, 1988; Durell, 2000).

7. CONCLUSÃO

A análise de conteúdo estomacal de exemplares de *Mesonauta festivus* de quatro localidades de várzea mostrou evidências mais fortes de especialização individual do que as análises de composição isotópica. Nós observamos que os exemplares de *Mesonauta festivus* analisadas nas quatro localidades de várzea da Amazônia Central apresentaram uma situação peculiar e quase idiossincrática: não são homogeneamente generalistas, mas também não são combinações similares de especialistas. A situação varia entre as diferentes localidades analisadas, e isso possivelmente depende do contexto, que envolve tanto a disponibilidade local de itens alimentares (que aparentemente foi o que mais influenciou nessa variação entre as localidades), quanto à composição da ictiofauna que compartilha o ambiente com *Mesonauta festivus*, a qual poderia estar influenciando, rejeitando a nossa hipótese, pois a variação do contexto ecológico local, como a composição da ictiofauna, precisaria ser melhor testada.

8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abelha, M.C.F.; Agostinho, A.A.; Goulart, E. 2001. Plasticidade trófica em peixes de água doce. *Acta Scientiarum Biological Sciences*, 23: 425-434.

Afik, D.; Karasov, W.H. 1995. The trade-offs between digestion rate and efficiency in warblers and their ecological implications. *Ecology*, 76: 2247-2257.

Agashe, D.; Bolnick, D.I. 2010. Intraspecific genetic variation and competition interact to influence niche expansion. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277:2915-2924.

Agostinho, A.A.; Gomes, L. C.; Julio Jr., H. F. 2003. Relações entre macrófitas aquáticas e fauna de peixes. *In*: Thomaz, S. M.; Bini, L. M. (EDUEM) *Ecologia e Manejo de Macrófitas Aquáticas*. Cap. 13. Maringá. p. 261-279.

Albert, J.S.; Reis, R. E. 2011. *Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes*. University of California Press, Berkeley, CA, USA. 408pp.

Almeida, R.G. 1984. Biologia alimentar de três espécies de Triportheus (Pisces: Characoidei: Characidae) do lago Castanho, Amazonas. *Acta Amazonica*, 14(1): 48-76.

Amaral, J.L.; Adis, J.; Prance, G.T. 1997. On the vegetation of a seazonal mixedwater forest near Manaus, Brazilian Amazonia. *Amazoniana*, 14 (3/4): 335-347.

Araújo, M.S.; Bolnick, D.I.; Machado, G.; Giaretta, A.A.; Reis, S.F. 2007b. Using δ13C stable isotopes to quantify individual-level diet variation. *Oecologia*, 152(4): 643-654.

Araújo, M.S.; Bolnick, D.I.; Martinelli, L.A.; Giaretta, A.A.; Dos Reis, S.F. 2009. Individual-level diet variation in four species of Brazilian frogs. *Journal of Animal Ecology*, 78(4): 848-856.

Araújo, M.S.; Costa-Pereira, R. 2013. Latitudinal gradients in intraspecific ecological diversity. *Biology Letters*, 9 (6): 1-4.

Araújo, M.S.; dos Reis, S.F.; Giaretta, A.A.; Machado, G.; Bolnick, D.I. 2007a. Intrapopulation diet variation in four frogs (Leptodactylidae) of the Brazilian Savannah. *Journal Information*, 4: 855-865.

Araújo, M.S.; Gonzaga, M.O. 2007. Individual specialization in the hunting wasp Trypoxylon (Trypargilum) albonigrum (Hymenoptera, Crabronidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61: 1855-1863.

Araújo, M.S.; Guimarães, Jr. Pr; Svanbäck, R; Pinheiro, A; Guimarães, P; Reis S.F.D.; Bolnick, D.I. 2008. Network analysis reveals contrasting effects of intraspecific competition on individual vs. population diets. *Ecology*, 89 (7): 1981-1993.

Araújo, MS; Bolnick, D.I.; Laymen, C.A. 2011. The ecological causes of individual specialization. *Ecology Letters*, 14: 948–958.

Araújo-Lima, C. A. R. M.; Forsberg, B. R.; Victoria, R.; Martinelli, L.A. 1986. Energy sources for detritivorous fishes in the Amazon. *Science*, 234: 1256–1258.

Balcombe, S.R.; Bunn, S.E.; Mckenzie-Smith, F.J.; Davies, P.M. 2005. Variability of fish diets between dry and flood periods in an arid zone floodplain river. *Journal of Fish Biology*, 67: 1552-1567.

Barrella, W.; Beaumord, A.C.; Petrere-Jr, M. 1994. Comparison between the fish communities of Manso river (MT) and Jacaré Pepira river (SP), Brazil. *Acta biologica venezuelica*, 15(2): 1-15.

Beaumord, A.C.; Petrere-Jr., M. 1994. Fish communities of Manso river, Chapada dos Guimarães, MT, Brasil. *Acta biologica venezuelica*, 15(2): 21-35.

Belovsky, G. E. 1978. Diet optimization in a generalist herbivore: the moose. *Theoretical population biology*, 14 (1): 105-34.

Benedito-Cecilio, E.; Araújo-Lima, C. A. R. M. 2002. Variation in the carbon isotope composition of Semaprochilodus insignis, a detritivorous fish associated with oligotrophic and eutrophic Amazonian rivers. *Journal of Fish Biology*, 60 (6): 1603-1607.

Benedito-Cecilio, E.; Araujo-Lima, C.A.R.M.; Forsberg, B.R.; Bittencourt, M.M.; Martinelli, L.C. 2000. Carbon sources of Amazonian fisheries. *Fisheries Management and Ecology*, 7: 305-315.

Binning, S. A.; L. J.; Chapman. 2010. Is intraspecific variation in diet and morphology related to environmental gradients? Exploring Liem's paradox in a cichlid fish. *Integrative Zoology*, 5: 241-255.

Bittencourt, M. M.; Amadio, S. A. 2007. Proposta para identificação rápida dos períodos hidrológicos em áreas de várzea do Rio Solimões - Amazonas nas proximidades de Manaus. *Acta Amazonica*, 37(2): 307-312.

Bleich, M.B.; Piedade, M.T F.; Knopki, P B.; Castro, N.G. D.D.; Jati, S.R.; Sousa, R.N.D. 2014. Influência das condições do habitat sobre a estrutura de herbáceas aquáticas na região do Lago Catalão, Manaus, AM. *Acta Amazonica*, 44: 481–490.

Bolnick, D. I.; Yang, L. H.; Fordyce, J. A.; Davis, J. M.; Svanbäck, R. 2002. Measuring individual-level resource specialization. *Ecology*, 83(10): 2936-2941.

Bolnick, D.I. 2004. Can intraspecific competition drive disruptive selection? An experimental test in natural populations of sticklebacks. *Evolution*, 58: 608-618.

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. 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 26: 183-192.

Bolnick, D.I.; Ingram, T.; Stutz, W.E.; Snowberg, L.K.; Lau, O.L.; Paull, J.S. 2010. Ecological release from interspecific competition leads to decoupled changes in population and individual niche width. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277: 1789- 1797.

Bolnick, D.I.; Svanbäck, R.; Araújo, M.S.; Persson, L. 2007. Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104 (24): 10075-10079.

Bolnick, D.I.; Svanbäck, 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. *American Naturalist*, 161: 1-28.

Bowen, S.H.; Lutz, E.V.; Ahlgren, M.O. 1995. Dietary protein and energy as determinants of food quality – trophic strategies compared. *Ecology*, 76: 899–907.

Breda, 2005. Ecomorfologia de locomoção de peixes com enfoque para espécies neotropicais. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 27(4):371-381.

Brito, J.G. 2006. *Influência do pulso de inundação sobre variáveis limnológicas de um lago de várzea da Amazônia Central, lago Catalão*. Dissertação Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus, Amazonas. 212pp.

Cabana, G.; Rasmussen, J.B. 1994. Modelling food chain structure and contaminant bioaccumulation using stable nitrogen isotopes. *Nature*, 372: 255 – 257.

Cabana, G.; Rasmussen, J.B. 1996. Comparing aquatic food chains using nitrogen isotopes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93 (10): 844 -10 578.

Campos, D.F. 2012. *Reprodução e transferência energética para gônadas de três espécies de peixes em uma área de várzea na Amazônia Central*. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas. 58 pp.

Carassou, L.; Kulbicki, M.; Nicola, T.J.R.; Polunin, V.C. 2008. Assessment of fish trophic status and relationships by stable isotope data in the coral reef lagoon of New Caledonia, southwest Pacific. *Aquatic Living Resources*, 21: 1-12.

Carvalho, M.C. 2008. Uso dos isótopos estáveis de carbono, nitrogênio e enxofre em estudos de ecologia costeira. *Oecologia brasiliensis*, 12(4): 694-705.

Cassemiro, F.A.S.; Rangel, T. F. L. V. B.; Pelicice, F. M.; Hahn, N. S. 2008. Allometric and ontogenetic patterns related to feeding of a neotropical fish, Satanoperca pappaterra (Perciformes, Cichlidae). *Ecology of Freshwater Fish*, 17(1): 155-164.

Cavalcante, D.P.; Silva, D.B.; Queiroz, H.L. 2014. Feeding ecology of *Cichlasoma amazonarum* (Teleostei, Cichlidae) in the Central Amazon Lakes, Brazil. *Revista Uakari*, 10 (1): s/p.

Chapin, III F.S.; Zavaleta, E. S.; Eviner, V.T; Naylor, R.I.; Vitousek, P.M.; Reynolds H. I.; Hooper, D.U; Lavorel, S.; Sala, O.E.; Hobbie, S.E.; Mack, M.C.; Díaz, S. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405: 234-242.

Chevin, L. M.; Lande, R.; Mace, G. M. 2010. Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: towards a predictive theory. *PLOS Biology*, 8(4): 1–8.

Claro Jr., L. H.; Julião, G. R.; Antunes, V. Z.; Tello, P. G.; Vascocelos, E. 2002. Fauna de invertebrados nas raízes de Eichhornia crassipes (Pontederiaceae) na várzea no período de seca no Lago Camaleão, Ilha da Marchantaria, AM, Brasil. *In*: Venticinque, E.; Zuanon, J. (Eds). *Ecologia da Floresta Amazônica*. Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia, Manaus, Amazonas. p. 39-41.

Claro-Jr, L.; Ferreira, E.; Zuanon, J.; Araujo-Lima, C. 2004. O efeito da floresta alagada na alimentação de três espécies de peixes onívoros em lagos de várzea da Amazônia Central, Brasil. *Acta Amazonica*, 34(1): 133-137.

Corredor, M. C. F. 2004. *Influência das variações temporais da disponibilidade relativa de habitats sobre a comunidade de peixes em um lago de várzea da Amazônia Central.* Dissertação mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Amazonas. 89pp.

Costa, D. I.; Romagnoli C. F.; Carmo, L. L.T.; Ribas, C.; Leite, G. R.; Zuanon, J. 2011. Ictiofauna associada a bancos de herbáceas aquáticas flutuantes na ilha da

Marchantaria, rio Solimões, Amazônia Central, Brasil. *Revista Colombiana de Ciência Animal*, 3(1): 148-156.

Costa, G.C.; Mesquita, D.O.; Colli, G. R.; Vitt, L. J. 2008. Niche expansion and the niche variation hypothesis: does the degree of individual variation increase in depauperate assemblages? *The American Naturalist*, 172(6): 868-877.

Costa-Pereira, R. 2013. *Dinâmica Sazonal Fenotípica, na Especialização Individual e Parasitária no Lambari Astyanax Asuncionensis*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal De Mato Grosso Do Sul, Campo Grande, Mato Grosso de Sul. 98pp.

Costa-Pereira, R.; Tavares, L.E.R.; De Camargo, P.B.; Araújo, M.S. 2017. Seasonal population and individual niche dynamics in a tetra fish in the Pantanal wetlands. *Biotropica*, 49: 531- 538.

Costello, M.J. 1990. Predator feeding strategy and prey importance: a new graphical analysis. *Journal of Fish Biology*, 36: 261-263.

Dall, S. R. X.; Bell, A. M.; Bonick, D. I.; Ratnieks, F. L. W. 2012. An evolutionary ecology of individual differences. *Ecology Letters*, 15:1189-1198.

Darimont, C.T.; Paquet, P.C.; Reimchen, T.E. 2009. Landscape heterogeneity and marine subsidy generate extensive intrapopulation niche diversity in a large terrestrial vertebrate. *Journal of Animal Ecology*, 78: 126–133.

Degani, G.; Viola, S.; Yehuda, Y. 1997. Apparent digestibility of protein and carbohidrate in feed ingredients for adult tilapia (Oreochromis aureus x Oreochromis niloticus). *The Israeli journal of aquaculture*, 49: 115-123.

Delariva, R.L.; Agostinho, A.A.; K. Nakatani G. Baumgartner. 1994 Ichthyofauna associated to aquatic macrophytes in the upper Paraná River floodplain. *Revista Unimar*, 6: 41-60.

DeNiro, M.J.; Epstein, S. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 42: 495-506.

Do Vale, J.D. 2003. *Composição e abundância da ictiofauna na área do Catalão, Amazônia Central*. Dissertação Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus, Amazonas. 59pp.

Doebeli, M.; Blok, H.J.; Leimar, O.; Dieckmann, U. 2007. Multimodal pattern formation in phenotype distributions of sexual populations. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274: 347-357.

Dormann, C.F.; Gruber, B.; Fründ, J. 2008. Introducing the bipartite package: analysing ecological networks. *R News*, 8: 8-11.

Dray, S.; Dufour, A.B. 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22(4):1-20.

Ducatti, C. 2007. Aplicação dos isótopos estáveis em aquicultura. *Revista Brasileira de Zootecnia, Suplemento especial*, 36: 1-10.

Durell, S.E.A.; Le, V.D.I.T. 2000. Individual feeding specialization in shorebirds: population consequences and conservation implications. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 75: 503-518.

Dutra, D.L. 2010. *Estrutura trófica da assembleia de peixes associada a bancos de herbáceas aquáticas em áreas de várzea ao longo do rio Amazonas*. Dissertação de mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, AM. 40pp.

Dvoraki, J.; Bestz, E.P.H. 1982. Macro-invertebrate communities associated with the macrophytes of Lake Vechten: structural and functional relationships. *Hydrobiologia*, 95: 115–126.

Estes, J.A.; Riedman, M.L.; Staedler, M.M.; Tinker, M.T; Lyon, B.E. 2003. Individual variation in prey selection by sea otters: patterns, causes and implications. *Journal of Animal Ecology*, 72:144-155.

Estrada, J. A.; Rice, A. N.; Lutcavage, M. E.; Skomal, G. B. 2003. Predicting trophic position in sharks of the northwest Atlantic Ocean using stable isotope analysis. *Journal of Marine Biological Assessment*, 83: 1347–1350.

Evangelista, C.; Boiche, A.; Lecerf, A.; Cucherousset, J. 2014. Ecological opportunities and intraspecific competition alter trophic niche specialization in an opportunistic stream predator. *Journal of Animal Ecology*, 83:1025-1034.

Evolutionary Ecology Research, 1: 111–128.

Faria, A. C. E. A.; Benedito, E. 2011. Quality and digestibility of food ingested by various trophic fish groups in the Upper Paraná River floodplain. Revista de Biología Tropical, 59: 85-101.

Fernandez, J. M. 1993. *Fontes autotróficas de energia em juvenis de Jaraqui, Semaprochilodus insignis (Schomburgk, 1841) e curimata, Prochilodus nigricans Agassiz, 1829 (Pisces: Prochilodontidae) de Amazônia central.* Dissertação de Mestrado, Universidade do Amazonas, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas. 56pp.

Fink, W.I.; Fink, S.V. 1979. A Amazônia Central e seus Peixes. Acta Amazonica, 8(4):19-42.fishes and amphibians in the Lower Solimões River, Central Amazon. *Journal of Tropical Ecology*, 19: 333-336.

Forsberg, B.R.; Araujo-Lima, C.A.R.M.; Martinelli, L. A.; Victoria, R. L.; Bonassi, J. A. 1993. Autotrophic carbon sources for fish of the central Amazon. *Ecology*, 74: 643-652.

France, R.L. 1995. Critical examination of stable isotope analysis as a means for tracing carbon pathways in stream ecosystems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52: 651-656.

Fricke, R.; Eschmeyer, W.N.; Van Der Laan, R.; 2019. Eschmeyer's Catalog of fishes: genera, species, references. (http://researcharchive.calacademy.org/ research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp.). Acesso: 01/06/2019.

Fry, B. 2008. *Stable Isotope Ecology*. Springer Science Business Media, LLC, New York, USA. 316pp.

Gatz, Jr. A. J. 1979. Community organization in fishes as indicated by morphological features. *Ecology* , 60(4): 711-718.

González, R. 2006. Nota Sobre La Presencia Del Festivo *Mesonauta festivus* (Heckel, 1840) En El Lago Gatún, Panamá. *Tecnociência*, 8:1.

Goulding, M. 1980. *The fishes and the forest: explorations in Amazonian natural history*. University of California Press, Berkeley, CA, USA. 280 pp.

Goulding, M.; Barthem, R.; Ferreira, E. 2003. *The Smithsonian atlas of the Amazon*. Smithsonian Books, Washington and London. 253pp.

Goulding, M.; Carvalho, M.L.; Ferreira, E.G. 1988. *Rio Negro, rich life in poor water*. SPB Academic Publishing. The Hague, Netherlands. 200 pp.

Goulding, M.; Smith, N.J.H.; Mahar, D.J. 1996. *Floods of fortune - ecology and economy along the Amazon*. New York, NY, Columbia University Press. 193pp.

Grenouillet, G.; Pont, D. 2001. Juveniles fish in macrophyte beds: influence of food resources, habitat structure and body size. *Journal of Fish Biology*, 59 (4): 939-959.

Grey, J. 2006. The use of stable isotope analyses in freshwater ecology: Current awareness. *Polish Journal of Ecology*, 54: 563-584.

Hahn, N. S.; Fugi, R.; Andrian, I. F. 2004. Trophic ecology of fish assemblages. *In*: Agostinho, A. A.; Rodrigues, L.; Gomes, L.C.; Thomaz, S. M.; Miranda, L.E (Eds).

Structure and functioning of the Paraná River and its floodplain: LTER – Site 6 – (PELD). Maringá. p. 247-270.

Hamada, N.; Ferreira-Keppler, R.L. 2012. *Guia Ilustrado de insetos aquáticos e semiaquáticos da Reserva Florestal Ducke. Manaus*. Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Amazonas. 198pp.

Hamada, N.; Nessimian, J. L.; Querino, R. B. 2014. *Insetos aquáticos na Amazônia Brasileira: taxonomia, biologia e ecologia*. Manaus, INPA. 724pp.

Harvery, C.J.; Kitchell, J.F. 2000. A stable isotope evaluation of the structure and spatial heterogeneity of a Lake Superior food web. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57: 1395-1403.

Heckman, C. W. 1998. The Seasonal Succession of Biotic Communities in Wetlands of the Tropical Wetand-Dry Climatic Zone: V. Aquatic Invertebrate Communities in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *International Rewiew of Hydrobiology*, 83(1): 31-63.

Herrera, L.G.M.; Korine, C.; Fleming, T.H.; Arad, Z. 2008. Dietary implications of intrapopulation variation in nitrogen isotope composition of an old world fruit bat. *Journal of Mammalogy*, 89(5): 1184-1190.

Henderson, P.A.; H.F. Hamilton. 1995. Standing crop and distribution of fish in drifting and attached floating meadow within an Upper Amazonian varzea lake. *Journal of Fish Biology*, 47: 266-276.

Hesslein, R. H.; K. A. Hallard; Ramlal, P. 1993. Replacement of sulfur, carbon, and nitrogen, in tissue of growing broad whitefish (Coregonus nasus) in response to a change in diet traced by $\delta^{34}S$, $\delta\ ^{13}C$, and $\delta\ ^{15}N$. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50: 2071-2076.

Higuti, J.; Velho, L.F.M.; Lansac-Tôha, F. A.; Martens, K. 2007. Pleuston communities are buffered from regional flood pulses: the example of ostracods in the Paraná River floodplain, Brazil. *Freshwater Biology*, 52: 1930-1943.

Hughes, A.R.; Inouye, B.D.; Johnson, M.T.; Underwood, N.; Vellend, M. 2008. Ecological consequences of genetic diversity. *Ecology Letters*, 11: 609-623.

Hutchinson G.E. 1957. Concluding remarks: Cold Spring Harbor symposium. *Quantitative Biology*, 22: 415-427.

Hyslop, J. 1980. Stomach contents analysis a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 17: 411-429.

Jepsen, D.B.; Winemiller, K.O. 2002. Structure of tropical river food webs revealed by stable isotope ratios. *Oikos*, 96, 46–55.

Johannsson, O.E.; Laggett, M.F.; Rudstam, L.G.; Servos, M.R.; All Mohammadian, M.; Gal, G.; Dermott, R.M.; Hesslein, R.H. 2001. Diet of Mysis relicta in Lake Ontario as revealed by stable isotope and gut content analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58: 1975-1986.

Junk, W. J. 1997. General aspects of floodplain ecology with special reference to Amazonian floodplains. *In*: Junk, W. J. (Eds). *The Central Amazon Floodplain: ecology of a pulsing system*. Springer-Verlag. Ecological studies. p. 3-20.

Junk, W. J. 1997. The central Amazon floodplain: ecology of a pulsing system. *Springer*. 126.

Junk, W. J.; Howard-Williams, C. 1984. Ecology of aquatic macrophytes in Amazônia. *In*: H. Sioli (Eds). *The Amazon: Limnology and landscape ecology of a might tropical river and its basin*. Dorbrecht: Dr. W. Junk. p. 270-293.

Junk, W. J.; Piedade, M. T. F. 1997. Plant life in the floodplain with special reference to herbaceous plants. *In*: Junk, W.J. (Eds). *The central Amazon floodplain: ecology of a pulsing system*. Springer, Verlag, Berlin. p. 147-185.

Junk, W. J.; Piedade, M. T. F.; Schöngart, J.; Cohn-Haft, M.; Adeney, J. M.; Wittmann, F. 2011. A classification of major naturally-occurring Amazonian lowland wetlands. *Wetlands*, 31(4): 623-640.

Junk, W.J. 1985. Temporary fat storage, and adaptation of some fish species to the waterlevel fluctuations and related environmental changes of the Amazon river. *Amazoniana*, 9: 315-351.

Junk, W.J.; Bayley, P.B.; Sparks, R.E. 1989. The flood pulse concept in river – floodplain systems. In: Dodge, D.P. Proceedings of the International Large River Symposuim. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 106: 110-127.

Junk, W.J.; Soares, M.G.M.; Saint-Paul, U. 1997. The Fish. *In*: Junk, W.J. (Eds) *The Central Amazon Floodplain: Ecology of a pulsing system*. Springer-Verlag. Berlin, Germany. p. 385-408.

Kernaléguen, L.; Arnould, J.P.Y.; Guinet, C.; Cherel, Y. 2015. Determinants of individual foraging specialization in large marine vertebrates, the Antarctic and subantarctic fur seals. *Journal of Animal Ecology*, 84:1081-1091.

Kling, G.W.; Fry, R.; O'hrien, W.J. 1992. Stable isotopes and planktonic trophic structure in arctic lakes. *Ecology*, 73: 561- 566.

Kramer, D. L.; Bryant, M.J. 1995. Intestine length in the fishes of a tropical stream: 2. Relationships to diet: the long and short of a convoluted issue. *Environmental Biology of Fishes*, 42: 129-141.

Krebs, J.R.; R. McCleery. 1984. Optimization in behavioural ecology. *In*: Krebs J.R.; N.B. Davies (Eds). *Behavioural ecology*. Blackwell ,Oxford, p. 91-121.

Kubitzki, K.; Ziburski, A. 1994. Seed Dispersal in Flood Plain Forests of Amazonia. *Biotropica*, 26(1): 30-43.

Kullander, S. O. 1998. A phylogeny and classification of the South American Cichlidae (Teleostei: Perciformes). *In*: Malabarba, L.R.; Reis, R.E.; Vari, R.P.; Lucena, Z.M.; Lucena, C.A.S. (Eds). *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Porto Alegre, EDIPUCRS. p.461- 498.

Kullander, S.O.; Silfvergrip, M.C. 1991. Review of the South American cichlid genus Mesonauta Günther (Teleostei, Cichlidae) with description of two new species. *Revue Suisse Zool*, 98(2): 407-448

Leibold, M.A. 1995. The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology*, 76: 1371-1382.

Leite, R.G.; Silva, J.V.V.D.; Freitas, C.E. 2006. Abundância e distribuição das larvas de peixes no Lago Catalão e no encontro dos rios Solimões e Negro, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica*, 36: 557–562.

Lima-Junior, S. E.; Goitein R. 2003. Ontogenetic diet shifts of a Neotropical catfish, Pimelodus maculatus (Siluriformes, Pimelodidae): An ecomorphological approach. *Environmental Biology of Fishes*, 68: 73-79.

Lino, F.; Faria-Correa, M.; Días, F.; Quental, F. 2003. Dispersión de macroinvertebrados asociados a islas de macrófitas a la deriva en el rio Solimões, Amazonas-Brasil. *In*: Venticinque, E.; Zuanon, J. (Eds). *Ecologia da Floresta Amazônica*. Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia. Manaus. Amazonas. p. 53-55

Lins, P.M.D.O. 2011. *Ecomorfologia trófica de Acarichthys heckelii (Müller & Troschel, 1849), Heros efasciatus Heckel, 1840 e Mesonauta insignis (Heckel, 1840) (Perciformes: Cichlidae) nas reservas de desenvolvimento sustentável de Amanã e*

Mamirauá, Amazônia. Dissertação de mestrado, Universidade federal do Pará, Belém, Pará. 68pp.

Lomnicki, A. 1988. *Population ecology of individuals*. Princeton University Press, Princeton, N.J. 240pp.

Loreau, M.; Naeem, S.; Inchausti, P.; Bengtsson, J.; Grime, J.P.; Hector, A.; Hooper, D.U.; Huston, M.A; Raffaelli, D.; Schmid, B.; Tilman, D.; Wardle, D.A. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 294: 804-808.

Lowe-Mcconnel, R.H. 1987. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge University Press, Cambridge. 382pp.

Machado, F. A., 2003. *História natural de peixes do Pantanal com destaque em hábitos alimentares e defesa contra predadores*, Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Campinas, São Paulo. 99 pp.

Magalhães, E.R.S.; Yamamoto, K.C.; Anjos, H.D.B.; Loebens, S.C.; Soares, M.G.M. 2015. Bancos de macrófitas aquáticas em lago de várzea: alimentação de duas espécies de peixes na região de Manaus, Amazonas, Brasil. *Acta of Fisheries and Aquatic Resources*, 3(1): 25-40.

Manetta, G.I.; Benedito-Cecílio, E. 2003. Aplicação da técnica de isótopos estáveis na estimativa da taxa de turnover em estudos ecológicos: uma síntese. *Acta Scientiarum: Biological Sciences*, 25(1): 121-129.

Manly, B. F. J.; McDonald, L. L.; Thomas, D.L.; McDonald, T. L.; Erickson, W.P. 2002. *Resource Selection by Animals: Statistical Design and Analysis for Field Studies*. Dordrecht, Kluwer. 221 pp.

Marshall, B.G.; Forsberg, B.R.; Thomé-Souza, M.J.F. 2008. Autotrophic energy source for Paracheirodon axelrodi (Osteichthyes, Characidae) in the middle Negro River, Central Amazon, Brazil. *Hydrobiologia*, 596: 95-103.

Martinelli, L. A.; Ometto, J.P.H.B.; Ferraz, E.S.; Victoria, R.L.; Camargo, P.B.; Moreira, M. Z. 2009. *Desvendando questões ambientais com isótopos estáveis*. São Paulo, Oficina de textos. 144pp.

Martinelli, L.A.; Victória, R.L.; Matsui, E.; Forsberg, B.R.; Mozeto, A.A. 1988. Utilização das variações naturais de 13C no estudo de cadeias alimentares em ambientes aquáticos: princípios e perspectivas. *Acta Limnológica Brasileira*, 11: 859-882.

Martins, E.G.; Araújo, M.S.; Bonato, V.; Dos Reis, S.F. 2008. Sex and season affect individual-level diet variation in the Neotropical marsupial Gracilinanus microtarsus (Didelphidae). *Biotropica*, 40(1): 132-135.

Martins, E.G.; Bonato, V.; Pinheiro H.P.; Reis, S. F. D. 2006. Diet of the gracile mouse opossum (Gracilinanus microtarsus) (Dideldimorphia: Didelphidae) in a Brazilian cerrado: patterns of food consumption and intrapopulation variation. *Journal of Zoology*, 1-8.

Matthews, B.; Mazumder, A. 2004. A critical evaluation of intrapopulation variation of δ13C and isotopic evidence of individual specialization. *Oecologia*, 140:361-371.

Medeiros, E.S.F.; Arthington, A.H. 2011. Allochthonous and autochthonous carbon sources for fish in floodplain lagoons of an Australian dryland river. *Environmental Biology of Fishes*, 90: 1-17.

Melack, J.M.; Forsberg, B.R. 2000. Biogeochemistry of Amazon floodplain lakes and associated wetlands. *In*: McClain, M.E.; Victoria, R.L. and J.E. Richey (eds.) *The biogeochemistry of the Amazon Basin*. Oxford University Press, Oxford. p. 235-274

Mérona, B.;Rankin-De-Merona, J. 2004. Food resource partitioning in a fish community of the central Amazon floodplain. *Neotropical Ichthyology*, 2(2): 75-84.

Minagawa, M.; Wada, E. 1984. Stepwise enrichment of 15N along food chains: Further evidence and the relation between δ15N and animal age. *Geochemica et Cosmochimica Acta*, 48: 1135-1140.

Mittelbach, G.G.; Osenberg, C.W.; Wainwright, P.C. 1999. Variation in feeding morphology between pumpkinseed populations : Phenotypic plasticity or evolution?

Mittelbaeh, G.G.; Osenberg, C.W; Wainwright, P.C. 1992. Variation in resource abundance affects diet and feeding morphology in the pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*). *Oecologia*, 90: 8–13.

Moreira-Hara, S.S., Zuanon, J.; Amadio, S. 2004. Relação entre o ciclo hidrológico e as atividades alimentar e reprodutiva de quatro espécies de peixes no Catalão, uma área de várzea na Amazônia Central. *Anais do congresso Brasileiro de Ecologia*.

Mortillaro, J.M.; Pouilly, M.; Wach, M.; Freitas, C.E.C.; Abril, G.; Meziane, T. 2015. Trophic opportunism of central Amazon floodplain fish. *Freshwater Biology*, 60:1659–1670.

Newsome, S.D.; Tinker, M.T.; Gill, V.A.; Hoyt, Z.N., Doroff, A., Nichol, L.; Bodkin, J.L. 2015. The interaction of intraspecific competition and habitat on individual diet specialization: a near range-wide examination of sea otters. *Oecologia*, 178:45-59.

Oksanen, J.; Blanchet, F.G.; Friendly, M.; Kindt, R.; Legendre, P.; Mcglinn, D.; Minchin, P.R.; O'hara, R.B.; Simpson, G.L.; Solymos, P.; Stevens, M.H.H.; Szoecs, E.; Wagner, H. 2017. Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.4-0. (https:// CRAN.R-project.org/package=vegan). Acesso: 05/01/2019.

Oliveira, A.C.B. 2003. Isótopos estáveis de C e N como indicadores qualitativo e quantitativo da dieta do tambaqui (*Colossoma macropomum*) da Amazônia central. Dissertação de Mestrado, Centro de Energia Nuclear na Agricultura/CENA-USP, São Paulo. 86pp.

Overman, N. C.; Parrish, D. L. 2001. Stable isotope composition of walleye: 15N accumulation with age and area-specific differences in δ13C. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58:1253-1260.

Papiol, V., Cartes, J.E., Fanelli, E., Maynou, F. 2012. Influence of environmental variables on the spatio-temporal dynamics of bentho-pelagic assemblages in the middle slope of the Balearic Basin (NW Mediterranean). *Deep-Sea Research I*, 61: 84-99.

Parnell, A.; Inger, R.; Bearhop, S.; Jackson, A.L. 2008. SIAR: stable isotope analysis in R. (http://cran.r-project.org/web/packages/siar/index.html). Acesso: 05/04/2019.

Parnell, A.C.; Inger, R, Bearhop, S. Jackson, A.L. 2010. Source Partitioning Using Stable Isotopes: Coping with Too Much Variation. *PlosOne*, 3 (5): 1-5.

Pasquaud, S.; Pillet, M.; David, V.; Sautour, B.; Elie, P. 2010. Determination of fish trophic levels in an estuarine system. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 86: 237-246.

Pelicice, F.M.; Agostinho, A.A.; Thomaz, S.M. 2005. Fish assemblages associated with Egeria in a tropical reservoir: investigating the effects of plant biomass and diel period. *Acta Oecologica*, 27: 9-16.

Pereira, A. L., Benedito, E. 2007. Isótopos estáveis em estudos ecológicos: métodos, aplicações e perspectivas. *Revista Biociências*, 13:16 - 27.

Peterson, B.J.; Fry, B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 293-320.

Petry, P.; Bayley, P.B. and Markle, D.F. (2003), Relationships between fish assemblages, macrophytes and environmental gradients in the Amazon River floodplain. *Journal of Fish Biology*, 63: 547-579.

Petry, P.; Bayley, P.B.; Markle, D.F. 2003. Relationships between fish assemblages, macrophytes and environmental gradients in the Amazon River floodplain. *Journal of Fish Biology*, 63: 547- 579.

Pettersson, L. B.; Hedenström, A. 2000. Energetics, cost reduction and functional consequences of fish morphology. *Proceedings of the Royal Society of London*, 267:759-764. 2000.

Piedade, M. T. F.; Junk, W.; D'Ângelo, S. A.; Wittmann, F.; Schöngart, J.; Barbosa, K. M.D.N.; Lopes, A., 2010. Aquatic herbaceous plants of the Amazon floodplains: state of the art and research needed. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 22 (2): 165-178.

Pinheiro, D.T.; Corrêa, J.M.S.; Chaves, C.S.; Campos, D.P.F.; Ponte, S.C.S.; Zacardi, D.M. 2016. Diversidade e distribuição da ictiofauna associada a bancos de macrófitas aquáticas de um lago de inundação amazônico, estado do Pará, Brasil. *Acta Fish*, 4(2):59-70.

Pires, T.H.S.; Campos, D.F.; Röpke, C.P.; Sodré, J.; Amadio, S.; Zuanon, J. 2014. Ecology and life-history of *Mesonauta festivus*: biological traits of a broad ranged and abundant Neotropical cichlid. *Environmental Biology of Fishes*, 98:789–99.

Polis, G. A. 1984. Age structure component of niche width and intra-specific resource partiotioning: can age groups function as ecological species? *American Naturalist*, 123:541-564.

Post, D.M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83: 703-718.

Prado, K.L.L; Freitas, C.E.C; Soares, M.G.M. 2010. Assembleias de peixes associadas às macrófitas aquáticas em lagos de várzea do baixo rio Solimões. *Biotemas*, 23(1): 131-142.

Prang, G. 2007. An industry analysis of the freshwater ornamental Fishery with particular reference to the supply of Brazilian freshwater ornamentals to the UK market. *Uakari,* 7-51.

Prejs, A.; Prejs K. 1987. Feeding of tropical freshwater fishes: seasonality in source availability and resource use. *Oecologia*, 71:397–404

R Core Team. 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing.

Robertson, K.M.; Chivers, S.J. 1997. Prey occurrence in pantropical spotted dolphins, Stenella attenuata, from the eastern tropical Pacific. *Fishery Bulletin*, 95:334-348.

Resende, E.K.; Pereira, R; Almeida, V.L.L.; Silva, A.G. 2000. Peixes insetívoros e zooplanctófagos da planície inundável do rio Miranda, Mato Grosso do Sul, Brasil. *Boletim de Pesquisa EMBRAPA Pantanal*, (17): 1-42.

Robinson, B.W. 2000. Trade offs in habitat-specific foraging efficiency and the nascent adaptive divergence of sticklebacks in lakes. *Behaviour*, 137:865-888.

Robinson, B.W.; Wilson, D.S.; Margosian, A.S.; Lotito, P.T. 1993. Ecological and morphological differentiation of pumpkinseed sunfish in lakes without bluegill sunfish. *Evolutionary Ecology*, 7:451-464.

Robinson, B.W.; Wilson, D.S.; Shea, G.O. 1996. Trade-offs of ecological specialization: an intraspecific comparison of pumpkinseed sunfish phenotypes. *Ecology*, 77:170-178.

Röpke, C.P; Ferreira, E.F.; Zuanon, J. 2013. Seasonal changes in the use of feeding resources by fish in stands of aquatic macrophytes in an Amazonian floodplain. Environmental Biology of Fishes, 97: 401–414.

Rosemberg, C.B.B. 2016. Análise da variação espacial e temporal da dinâmica trófica e razão isotópica de carbono e nitrogênio de Diapoma alburnus (Pisces, Characiformes). Tese de doutorado. Pontifíca Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. 76 pp.

Roughgarden, J. 1979. *Theory of population genetics and evolutionary ecology: an introduction.* Macmillan, New York. 634pp.

Saint-Paul, U.; Zuanon, J.; Villacorta-Correa, M. A.; Garcia, M.; Fabré, N. N.; Berger, U.; Junk, W.J. 2000. Fish communities in Central Amazonia white- and the backwaters floodplains. *Environmental Biology of Fishes*, 57:235-250.

Sánchez-Botero, J.I.; Araújo-Lima, C.A.R.M. 2001. As macrófitas aquáticas como berçário para a ictiofauna da várzea do rio Amazonas. *Acta amazonica,* 31(3):437-447.

Sánchez-Piñero, F.; Polis, G.A. 2000. Bottom-up dynamics of allochthonous input: direct and indirect effects of seabirds on islands. *Ecology*, 81: 3117-3132.

Santos, C.J.A. 2013. *Composição e Estrutura Trófica de Assembleias De Peixes em Praias de Lago da Amazônia Central e suas Relações com Variáveis Ambientais Locais.* Dissertação de mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, AM. 120 pp.

Santos, C.L.; Santos, I.A.; Silva, C.J. 2009. Ecologia trófica de peixes ocorrentes em bancos de macrófitas aquáticas na baia Caiçara, Pantanal Mato- Grossense. *Revista Brasileira de Biociências*, 7(4).

Santos, G. M. 1981. Estudos de alimentação e hábitos alimentares de *Schizodon fasciatus* Agassiz, 1829, *Rhytiodus microlepis* Kner, 1859 e *Rhytiodus argentofuscus* Kner, 1859, do lago Janauacá – Am. *Acta Amazonica*, 11: 267-283.

Santos, G. M.; Ferreira, E. J. G; Zuanon, J. A. S. 2006. *Peixes comerciais de Manaus*. Manaus: Ibama/AM, ProVárzea, 126 pp.

Santos, G. M.; Mérona, B.; Juras, A. A.; Jégu, M. 2004. *Peixes do baixo rio Tocantins: 20 anos depois da Usina Hidrelétrica de Tucuruí*. Brasília: Eletronorte. 216pp.

Santos, G.M.; Ferreira, E. J. G. 1999. Peixes da Bacia Amazônica. *In:* Lowe McConnell, R. H.. *Estudos Ecologicos de Comunidades de Peixes Tropicais*. Edusp, Sao Paulo. 345-373pp.

Santos, M T P. *Mapas mentais na percepção dos moradores do Baixio, Iranduba/AM*. 2011. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo. 114pp.

Sanz-Aguilar, A.; Jovani, R.; Melián, C. J.; Pradel, R.; Tella, J. L. 2015. Multi-event capture–recapture analysis reveals individual foraging specialization in a generalist species. *Ecology*, 96(6): 1650-1660.

Schiesari, L.; Zuanon, J.; Azevedo-Ramos, C.; Garcia, M.; Gordo, M.; Messias, M.; Vieira, E.M. 2003. Macrophyte rafts as dispersal vectors for fishes and amphibians in the Lower Solimões River, Central Amazon. *Journal of Tropical Ecology*, 19: 333-336.

Schluter D. 1995. Adaptive radiation in sticklebacks: trade-offs in feeding performance and growth. *Ecology*, 76:82-90.

Schmidt, G.W. 1973. Primary production of phytoplankton in the three types of Amazonian waters. II. The limnology of a tropical floodplain lake in Central Amazonian (Lago do Castanho). *Amazoniana,* 4 (2):139-203.

Schoener, T.W. 1968 The Anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology*, 49:704-726.

Schoener, T.W. 1971. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 2: 369-404.

Schoener, T.W. 1986. Resource Partitioning. *In*: (Blackwell Scientific *) Community ecology: pattern and process*. Boston. 91-126 pp.

Schoener, T.W. 1989. The ecological niche. *In*: (Eds. Cherrett JM) *Ecological concepts*. Blackwell. 79-113 pp.

Semmens, B.X.; Ward, E.J.; Moore, J.W.; Darimont, C.T. 2009. Quantifying inter- and intra-population niche variability using hierarchical bayesian stable isotope mixing models. *PLoS ONE*, 4(7): 1-9.

Shine, R.; Reed, R.R.; Shetty, S.; Cogger, H.G. 2002. Relationships between sexual dimorphism and niche partitioning within a clade of sea-snakes (Laticaudinae). *Oecologia*, 133: 45-53.

Silva, M.S, R.; Cunha, H.B.; Miranda, S.A.F.; Abrantes, N.G.; Santana, G.P. 2010. Rios da Amazônia: uma contribuição para classificação de acordo com seus usos preponderantes. *Reunião Regional da SBPC em Boa Vista, livro de resumos*.

Siqueira-Souza, F.K. 2007. *Diversidade Alfa e Beta das assembleias de peixes de lagos de várzea do médio rio Solimões (Amazonas-Brasil).* Dissertação de mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade federal do Amazonas, Manaus, Amazonas. 123pp.

Siqueira-Souza, F.K.; Freitas, C.E.C. 2004. Fish diversity of floodplain lakes on the lower stretch of the Solimões river. *Brazilian Journal Biology*, 64(3A): 501-510.

Sioli, H. 1968. Hydrochemistry and geology in the Brazilian Amazon region. *Amazoniana*, 1 (3): 267-277.

Sioli, H. 1984. The Amazon and its main affluents: Hydrography, morphology of the river types. *In*: Sioli, H. (Ed.). *The Amazon: limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht. p.127-166.

Skúlason, S.; Smith, T. B. 1995. Resource polymorphisms in vertebrates. *Trends in Ecology & Evolution*, 10: 366-370.

Smith T.B. 1990. Resource use by bill morphs of an African finch: evidence for intraspecific competition. *Ecology*, 71:1246-1257.

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.

Snowberg, L.K.; Hendrix, K.M.; Bolnick, D.I. 2015. Covarying variances: more morphologically variable populations also exhibit more diet variation. *Oecologia*, 178: 89-101.

Soares, C.B.S.S.; Teixeira, W.G.; Pinto, W.H. A.; Costa, I. Z. 2007. Geotecnologia aplicada ao estudo da dinâmica do uso e cobertura da terra na área de proteção ambiental (APA) Encontro Das Águas - Iranduba (AM). *Anais XIII Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto*, 3163-3170.

Soares, M.G.M., Almeida, R.G.; Junk, W.J. 1986. The tropic status of the fish fauna in lago Camaleão e macrophyte dominated Floodplain Lake in the middle Amazon. *Amazoniana*, 9(4): 511-526.

Soares, M.G.M.; Piedade, M.T.F.; Maia, L.A.; Darwich, A.; Oliveira, A.C.B.. 1999. Influência do Pulso de cheia e vazantes na dinâmica ecológica de áreas inundáveis. *In*: Secretaria Técnica - MCT. (Org.). *Programa Piloto para Proteção das Florestas Tropicais do Brasil* - Resultados (Fase Emergencial e Fase I). Brasília: Dupli Gráfica, p. 425-445.

Souza-Franco, G.M.; Takeda, A.M. 2000. Invertebrates associated with *Paspalum repens* (Poaceae) at the mouth of Caracu stream (1991-1992), affluent of the Paraná River, Porto Rico (PR) – Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 43 (3): 317-325.

Souza-Pereira, A. 2000. *Variáveis limnológicas e sua relação com as espécies de peixes onívoras e herbívoras do lago Camaleão, Amazonas, Brasil*. Monografia, Fundação Universidade do Amazonas, Manaus, Amazonas. 31pp.

Specziár, A.; Rezsu, E.T. 2009. Feeding guilds and food resource partitioning in a lake fish assemblage: An ontogenetic approach. *Journal of Fish Biology*, 75(1): 247–267.

Stephens, D.W.; Krebs, J.R. 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press. 263pp.

Sulzman, E.W. 2007. Stable isotope chemistry and measurement: a primer. *In*: Michener, R.; Lajtha, K. (Org.). *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*. 2nd ed. Oxford: Blackwell Publishing Ltd, MA, USA. P. 1-18.

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

Sweeting C. J.; Jennings S.; Polunin N. V. C. 2005. Variance in isotopic signatures as a descriptor of tissue turnover and degree of omnivory. Functional. *Ecology*,19(5): 777-784.

Sweeting, C.J.; Polunin, N.V.C.; Jennings, S. 2004. Tissue and fixative dependent shifts of $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ in preserved ecological material. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 18: 2587-2592.

Thomas, C.J.; Cahoon, L.B. 1993. Stable isotope analyses differentiate between different trophic pathways supporting rocky-reef fishes. *Marine Ecology Progress Series* 95, 19-24.

Thomaz S.M.; Bini L.M. 2003. Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas. EDUEM, Maringa. 341pp.

Tinker M.T.; Bentall G.; Estes J. A. 2008. Food limitation leads to behavioral diversification and dietary specialization in sea otters. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(2): 560-565.

Tonn, W.M.; Magnusson, J.J. 1982. Patterns in the species composition and richness of fish assemblages in northern Wisconsin lakes. *Ecology*, 73: 1149-1166.

Townsend, C.R.; Begon, M.; Harper, J.L. 2006. *Fundamentos em Ecologia*. Artmed, Porto Alegre. 752pp.

Uieda, V.S.; Pinto, T.L.F. 2011. Feeding selectivity of ichthyofaunal in a tropical stream: space-time variations in a tropical stream: space-time variations in trophic plasticity.Community. *Ecology*, 12(1):31–39.

Underwood, W.; Anthony, R; Gwaltney-Brant, S.; Poison, A.S.P.C.A; Meyer, R. 2020. *AVMA guidelines for the euthanasia of animals*. American Veterinary Medical Association, IL, USA. 121pp.

Van der Sleen, P.; Albert, J.S. 2018. *Field Guide to the Fishes of the Amazon, Orinoco e Guianas*. Princeton University Press, New Jersey, USA. 464pp.

Van Valen, L. 1965. Morphological variation and width of ecological niche. *American Naturalist*, 99: 377-390.

Vander Zanden M.J.; Rasmussen J.B. 1999. Primary consumer $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology*, 80: 1395-1404.

Vanderklift, M.A.; Ponsard, S. 2003. Sources of variation in consumer-diet $\delta^{15}N$ enrichment: a meta-analysis. *Oecologia*, 136: 169-182.

Watson, D.J.; Balon, E.K. 1984. Ecomorphological analysis of fish taxocenes in rainforest streams of northern Borneo. *Journal of Fish Biology* , 25: 371-383.

Werner, T.K.; Sherry, T.W. 1987. Behavioral feeding specialization in Pinaroloxias inornata, the “Darwin’s Finch” of Cocos Island, Costa Rica. *Proceedings of the National Academy of Science*, 84: 5506-5510.

West, L. 1986. Interindividual variation in prey selection by the snail Nucella (=Thais) Emarginata. *Ecology*, 67(3):798–809.

Wickham, H.; Francois, R. 2016. dplyr: A Grammar of Data Manipulation. R Package Version 0.4.3. (http://CRAN.R-project.org/package=dplyr). Acesso: 19/01/19.

Winemiller, K.O. 1989. Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia*, 81: 225-241.

Winemiller, K.O. 1991. Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. *Ecological Monographs*, 61(4): 343-365.

Winemiller, K.O. 1996. Factors driving temporal and spatial variation in aquatic floodplain food web. *In*: Polis G.A; Winemiller, K.O. (Eds) *Food Webs: integration of patterns and dynamics*. Kluwer Academic Publishers, Massachusetts. 298–312.

Wootton, R.J. 1990. *Ecology of Teleost Fishes*. Fish and Fisheries Series 1. Chapman e Hall, London. 404pp.

Yamamoto, K.C.; Oliveira, A.C.B.; Soares, M.G.M. 2001. Distribuição e Alimentação de *Mylossoma duriventre* no Lago Camaleão, Amazônia Central, Manaus, AM. *Anais do XXIII Congresso de Zoologia*, 410-411.

Yamamoto, K.C; Soares, M.G.M; Freitas; C.E.C. 2004. Alimentação de *Triportheus angulatus* (Spix e Agassiz, 1829) no lago Camaleão, Manaus, AM, Brasil. *Acta Amazonica*, 34(4): 653-659.

Zaccarelli, N.; Bolnick, D.I.; Mancinelli, G. 2013. RInsp: an R package for the analysis of intra-specific variation in resource use. *Methods in Ecology and Evolution*, 4:1018–1023.

Zavala-Camim, L.A. 1996. *Introdução aos estudos sobre alimentação natural em peixes*. EDUEM, Maringá. 129pp.

Apêndice A. Lista das espécies coletadas juntos aos exemplares de *Mesonauta festivus* residentes nos bancos de herbáceas aquáticos dos quatro locais amostrados. X – espécie presente no local.

Fauna acompanhante	Catalão	Pirapora	Janauari	Iranduba
Acarichthys heckeli	X			
Acaronia nassa	X			
Acestrorhynchus falcirostris	X	X		
Adontosternarchus balaenops				
Agoniates anchovia			X	
Astronotus ocellatus		X	X	
Astronotus crassipinnis				X
Astrodoras asterifrons				X
Anodus sp	X			
Apistogramma agassizii		X		
Aphyocharax avary			X	
Anablepsoides ornatus		X		
Boulengerella maculata		X		
Brachyhypopomus beebei				X
Brachyhypopomus bennetti				X
Brachyhypopomus brevirostris				X
Brachyhypopomus pinnicaudatus				X
Centromochlus heckelii			X	
Cichla monoculus	X	X	X	X
Cichlasoma amazonarum	X			X
Colomesus asellus			X	

Curimatella alburna	X			
Cyphocharax spiluropsis	X			
Corydoras hastatus		X		
Curimatopsis crypticus		X		
Curimatopsis macrolepis		X		
Crenicichla inpa				
Ctenobrycon spilurus			X	
Chalceus erythrurus				X
Eigenmannia aff. *trilineata*				X
Hemigrammus diagonicus	X			X
Hemigrammus lunatus		X		
Hemigrammus ocellifer		X		
Hemigrammus haraldi			X	
Heros notatus	X	X		
Heros spurius	X			
Hoplias malabaricus	X	X		
Hyphessobrycon eques	X			X
Hypselecara temporalis	X			
Iguanodectes spilurus			X	
Laemolyta proxima	X	X		X
Laetacara curviceps		X		
Lepidosirum paradoxa				X
Leporinus friderici	X			X
Leporinus fasciatus		X		

Lycengraulis batesii			X	
Metynnis lippincottianus	X			
Metynnis luna		X		
Metynnis longipinnis		X		
Moenkhausia collettii			X	
Moenkhausia gracilima			X	
Moenkhausia intermedia			X	
Mylossoma albiscopus	X			
Mylossoma aureum			X	
Nannostomus unifasciatus			X	
Nannostomus eques				X
Odontostilbe fugitiva				X
Ossancora asterophysa			X	
Prochilodus nigricans	X			
Pellona flavipinnis			X	
Prionobrama filigera			X	
Prochilodus nigricans	X			
Pygocentrus nattereri			X	
Pyrrhulina brevis			X	
Rhytiodus microlepis	X	X		
Roeboides myersi	X			
Roeboides biserialis			X	
Satanoperca jurupari	X			
Schizodon fasciatus	X	X		X

Semaprochilodus insignis	X			X
Serrapinnus micropterus			X	
Serrasalmus elongatus	X			
Serrasalmus maculatus	X			
Serrasalmus rhombeus		X		
Serrasalmus sp. "Rob"		X		
Synbranchus madeirae		X		X
Synbranchus aff. *Lampreia*				X
Synbranchus sp. *"Cinza"*				X
Trachelyopterus porosus	X	X		X
Triportheus albus	X			X
Triportheus angulatus				X
Triportheus auritus	X			

Apêndice B. Itens alimentares consumidos pelo *Mesonauta festivus* nos quatro locais amostrados e sua respectiva classificação em grupos alimentares funcionais. X= presença do item alimentar na dieta por população.

Grupo alimentar funcional	Item Alimentar	Catalão	Pirapora	Janauari	Iranduba
Alga	Algas filamentosas	X	X	X	X
Macrófitas	*Paspalum repens*	X		X	
	Echinochloa polystachya		X		
	Oryza grandiglumis				X
Crustáceos	*Macrobrachium amazonicum*	X	X	X	X
	Palaemon ivonicus	X			X
Gastropoda	*Pomacea dolioides*	X	X	X	X
	Biomphalaria sp		X	X	
Insetos aquáticos	**DIPTERA**				
	Larva de Culicidae	X	X		X
	COLEOPTERA				
	Noteridae, *Hydrocanthus*	X	X		
	Dytiscidae, *Megadytes*		X	X	X
	HEMIPTERA				
	Corixidae, *Monogobia*	X		X	X
	Naucoridae, *Pelocoris*		X		X
	Notonectidae, *Martarega*			X	X
	LEPIDOPTERA				
	Larva de Arctiidae		X		
	COLEOPTERA				
	Hydrophilidae, *Derallus*		X		
	Hydrophilidae,*Tropisternus*	X	X	X	X
	HEMIPTERA				
	Belostomatidae	X		X	
	Belostomatidae, *Belostoma*		X		X
	Belostomatidae, *Lethocerus*				X
	Nepidae			X	
	Nepidae, Ranatra	X	X		X
	COLEOPTERA				
	Larva de Helodidae			X	
	DIPTERA				

	Larva de Stratiomyidae		X	X	
	EPHEMEROPTERA				
	Larva de Baetidae		X		X
	Larva de Polymitarcyidae				X
	ODONATA				
	Larva de Aeshenidae			X	
	Larva de Coenagrionidae		X		
	Larva de Protoneuridae			X	
	Larva de Libellulidae	X	X	X	X
Insetos semi-aquáticos	**ORTHOPTERA**				
	Acrididae		X	X	
	Conocephalus sp.			X	
	Culicidae			X	
	Phlugis sp.			X	
	Paulinia acuminata	X	X	X	X
Insetos terrestres	**COLEOPTERA**				
	Buprestidae		X		
	Chrysomelidae		X	X	