Universidade do Estado do Rio de Janeiro

Centro Biomédico

Instituto de Biologia Roberto Alcantara Gomes

Luisa Resende Manna

Ecologia funcional de duas comunidades de peixes de riacho: a importância da variação intraespecífica e interespecífica em diferentes atributos ecológicos

Rio de Janeiro

2015

Luisa Resende Manna

Ecologia funcional de duas comunidades de peixes de riacho: a importância da variação intraespecífica e interespecífica em diferentes atributos ecológicos

Tese apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor, ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, do Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Área de concentração: Ecologia.

Orientadora: Prof.ª Dra. Rosana Mazzoni

Coorientadores: Prof.ª Dra. Carla Ferreira Rezende

Prof. Dr. Sébastien Villéger

Rio de Janeiro

2015

CATALOGAÇÃO NA FONTE

UERJ / REDE SIRIUS / BIBLIOTECA CTC/A

M281 Manna, Luisa Resende.
Ecologia funcional de duas comunidades de peixes de riacho: a importância da variação intraespecífica e interespecífica em diferentes atributos ecológicos / \ Luisa Resende Manna.- 2015.
113f.: il.

Orientadora: Rosana Mazzoni.
Coorientadores: Carla Ferreira Rezende, Sébastien Villéger.
Tese (Doutorado em Ecologia e Evolução) - Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia Roberto Alcantara Gomes.

1. Ecologia aquática - Teses. 2. Peixe de água doce - Comportamento - Teses. 3. Peixe de água doce - Morfologia - Teses. 4. Peixe de água doce - Alimentação - Teses. 5. Peixe - Ecologia - Teses. I. Mazzoni, Rosana. II. Rezende, Carla Ferreira. III. Villéger, Sébastien. IV. Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Instituto de Biologia Roberto Alcantara Gomes. III. Título.

CDU 574.5

Autorizo, apenas para fins acadêmicos e científicos, a reprodução total ou parcial desta tese, desde que citada a fonte.

_____ _____

Assinatura Data

Luisa Resende Manna

Ecologia funcional de duas comunidades de peixes de riacho: a importância da variação intraespecífica e interespecífica em diferentes atributos ecológicos

Tese apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor, ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, do Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Área de concentração: Ecologia.

Aprovada em 23 de fevereiro de 2015.

Orientadora:

Prof.ª Dra. Rosana Mazzoni
Instituto de Biologia Roberto Alcantara Gomes - UERJ

Banca Examinadora:

_____
Prof. Dr. Bruno Henrique Pimentel Rosado
Instituto de Biologia Roberto Alcantara Gomes - UERJ

_____
Prof. Dr. André Tavares Corrêa Dias
Instituto de Biologia Roberto Alcantara Gomes - UERJ

_____
Prof. Dr. Luciano Neves dos Santos
Univerdade Federal do Estado do Rio de Janeiro

_____
Prof.ª Dra. Mônica Ceneviva Bastos
Universidade Estadual Paulista

Rio de Janeiro

2015

AGRADECIMENTOS

Nesses quatro anos de muito trabalho e estudo, muitas pessoas me ajudaram a concluir esta etapa tão importante da minha vida e eu não poderia deixar de agradece-las pelo apoio incondicional.

Primeiramente, agradeço a minha orientadora e amiga *Rosana Mazzoni*. Muito obrigada pela confiança e oportunidade em me deixar realizar um trabalho tão árduo e importante junto a sua equipe. São muitos anos de parceria e eu só tenho a agradecer por todos os ensinamentos, todo o apoio, todas as nossas conversas e todo o incentivo que eu venho recebendo durante a minha vida acadêmica. Certamente, você faz parte disso tudo e eu não poderia concretizar nenhum trabalho sem a sua ajuda. Deixo aqui registrada a minha eterna gratidão!

Agradeço também a minha grande amiga e co-orientadora *Carla Ferreira Rezende* que vem me acompanhando por tantos anos e nunca, mas nunca desistiu de mim! Com seu jeitinho calmo de ser e sua inteligência ímpar, conseguiu me proporcionar ensinamentos inigualáveis. Adoro nossas conversas ecológicas, adoro nossos passeios cearenses e principalmente, adoro ser sua parceira de trabalho e de vida! Muito obrigada por toda a força, confiança e amizade! Espero ainda dividir muitos momentos inesquecíveis em sua companhia.

I am also grateful to my supervisor in Montpellier, France, *Dr. Sébastien Villéger*, for all the support and opportunity to realize a wonderful work on his lab with his team. Thank you very much for teaching me about many ecological analyses, for listening my ideas and always give me important advices. The time I spent in Montpellier was essential to finalize my thesis. Merci beaucoup, Seb!

Gostaria de agradecer imensamente a todos os membros da banca por aceitarem fazer parte da avaliação desta tese e por todas as contribuições. Meu muito obrigada ao *Prof. Dr. Bruno Henrique Pimentel Rosado*, *Prof. Dr. André Tavares Corrêa Dias*, *Prof. Dr. Luciano Neves dos Santos* e *Prof.ª Dr.ª Mônica Ceneviva Bastos*, e aos membros suplentes *Prof. Dr. Jean Carlos Miranda* e *Prof.ª Dr.ª Vanderlaine Amaral de Menezes*.

Agradeço também ao *Prof. Dr. Fabrício Barreto Teresa* por aceitar a revisão desta tese em um período tão conturbado do ano. Certamente suas contribuições foram muito importantes para a finalização deste trabalho.

A todos os membros do laboratório de Ecologia de Peixes da UERJ: *Maíra Moraes*, *Raquel Costa*, *Bruno Gorini*, *Rebeca Alves*, *Tatiana Freitas*, *Rafael Azevedo*, *Tulio Portella*, *Raphael Motizuki*, *Michel Francis*, *Piatã Marques*, *Leonardo Lobo*, *Pedro Henrique Bello*,

Ariane Lima e *Viviane Bernardes dos Santos*. Meus sinceros agradecimentos por toda a ajuda nos trabalhos de campo na localidade da Mata Atlântica, toda a troca de informações e bibliografias, e pelos momentos de descontração. Em especial, agradeço a *Rebeca Alves*, *Bruno Gorini*, *Tatiana Freitas* e *Rafael Azevedo* pela ajuda nas análises de bancada. A ajuda de todos vocês foi essencial para a realização deste trabalho e mesmo com tantas adversidades, sempre conseguimos nos divertir e fazer do trabalho sério, uma grande diversão. Afinal, amamos o que fazemos!

Não poderia deixar de agradecer também a todos os colegas que me ajudaram na coleta de dados na localidade do semiárido brasileiro. Passamos calor, comi muito feijão regado de coentro, mergulhei por horas e horas em um riacho de águas quentes e rasas, e vocês estavam na margem me ajudando a coletar todos os dados necessários. Muito obrigada a *Vinicius Martins*, *Marcelo Távora*, *Juliana Pereira*, *Mayara Correia*, *Germana Brasil*, e em especial, ao nosso fiel companheiro de quatro patas, *Shao-Lin*. Todos os momentos nesta terra boa, seja em campo ou em laboratório, foram essenciais para a minha formação profissional e pessoal! Muito obrigada!

To the fish team from Montpellier for the help, ecological discussions and friendship. I am especially grateful to *Raquel Marques* and *Anthi Oikonomou* that were the two most important friends that gave me all the support to finish my work in France.

Gostaria também de agradecer ao biólogo Jorge Bizarro por sempre me receber com muita atenção nos trabalhos de campo realizados na REGUA, em Cachoeiras de Macacu, Rio de Janeiro. Ao PPGEE-UERJ pelo apoio financeiro nos trabalhos de campo na localidade do Rio Guapiaçu. A todos os membros da Universidade Federal do Ceará e aos funcionários da Fazenda Experimental do Vale do Curu, por todo o apoio e oportunidade em realizar as coletas no Rio Curu, Ceará.

Agradeço em especial quatro professores que, mesmo sem saber, contribuíram bastante para a minha formação e finalização de ideias desta tese. Ao *Prof. Dr. Marcus Cianciaruso* que, ao lecionar um curso sobre diversidade funcional no PPGERN-UFC, criticou algumas ideias da minha tese, o que me deixou muito preocupada na época. Porém, após essas críticas, pude refletir melhor sobre a tese e dar um rumo mais concreto para a finalização de todo o meu trabalho. Ao *Prof. Dr. Bruno Henrique Pimentel Rosado* que, durante sua disciplina no PPGEE-UERJ, me ajudou a elucidar melhor as minhas ideias e me aconselhou a não desistir desta ideia funcional como o carro chefe da minha tese. E também aos dois professores, *Prof. Dr. André Tavares Corrêa Dias* e *Prof. Dr. Francesco de Bello* que, durante um curso oferecido pela PPGE-UFRJ, me proporcionaram conhecimentos imprescindíveis para a realização do meu

estágio no exterior durante o período sanduíche. Eu não desisti desta ideia de ecologia funcional devido a muitos conselhos que ouvi de vocês, muito obrigada!

Agradeço também as professoras *Dr.ª Ana Cristina Petry* pelas contribuições e apoio ao longo desses quatro anos e a *Dr.ª Rosana Souza Lima* pela ajuda na identificação das espécies.

Aos amigos biólogos pelo incentivo, apoio incondicional e discussões ecológicas ao longo desses quatro anos. Obrigada em especial a: *Lilian Prado, Rafaela Aires, Camila Cupello, Bianca Terra, Maíra Moraes, Jean Carlos Miranda, Piatã Marques, Tulio Portella, Joana Nogueira* e *Igor David da Costa*.

Não poderia esquecer dos incríveis secretários do PPGEE-UERJ. *Soninha*, *Henrique* e *Abrahão*, obrigada por todas as informações e paciência para resolver os problemas burocráticos.

Agradeço a agência de fomento CAPES pelas bolsas de doutorado e doutorado sanduíche.

A todos os meus familiares (avó, primas, tios, tias), aos amigos de infância e aos amigos mais recentes, pelos momentos de descontração e palavras de incentivo! Muito obrigada por sempre me animarem e acreditarem em mim! São tantas pessoas importantes na minha vida que eu não vou arriscar em citar nomes. Vocês sabem exatamente quem são. Amo vocês!

E por último, mas não menos importante, agradeço as quatro pessoas mais importantes da minha vida: meu namorado *David*, meu irmão *Marcos* e meus pais *Afonso* e *Virginia*. Vocês são meu alicerce e meu maior tesouro. Sem vocês, nada disso seria possível e eu jamais conseguiria finalizar qualquer objetivo da minha vida! Obrigada por me apoiarem desde sempre. O meu amor por vocês é eterno!

Obrigada também a natureza e seus peixinhos que me encantam cada vez mais e mais. Sem dúvida, este doutorado não é somente meu!

Vem, vamos embora que esperar não é saber
Quem sabe faz a hora, não espera acontecer.
Geraldo Vandré

RESUMO

MANNA, L. R. *Ecologia funcional de duas comunidades de peixes de riacho:* a importância da variação intraespecífica e interespecífica em diferentes atributos ecológicos. 2015. 113f.: il. Tese (Doutorado em Ecologia e Evolução) – Instituto de Biologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2015.

A compreensão sobre a estrutura e funcionamento das comunidades biológicas é uma das principais questões das teorias ecológicas e principalmente no contexto de diversidade funcional, já que os atributos das espécies influenciam fortemente a distribuição e o papel que os organismos desempenham nos ecossistemas. Neste trabalho, tivemos como objetivo avaliar a variabilidade intraespecífica e interespecífica dos atributos ecológicos em duas assembleias de peixes localizadas em riachos sujeitos a diferentes condições físicas. A variação na utilização dos recursos, seja entre indivíduos e/ou entre espécies pode nos ajudar a compreender as interações bióticas e a estrutura das populações e comunidades de peixes. Os atributos referentes a morfologia, dieta, uso do habitat e alguns aspectos comportamentais foram avaliados e suas variações foram testadas a partir dos valores individuais. As coletas foram realizadas em dois riachos tropicais, sendo um localizado no ambiente da Mata Atlântica e o outro, no ambiente do semiárido brasileiro. Além das análises empíricas, uma revisão bibliográfica sobre o tema e uma possível composição funcional dos grupos de peixes de riacho foram descritas no capítulo 1 da presente tese. Nos capítulos 2 e 3, foram testadas as hipóteses de que existe alta variabilidade intraespecífica em relação aos atributos ecológicos dos peixes e que esta variabilidade é influenciada pela alta disponibilidade de recursos, enquanto no capítulo 4, a variação entre os indivíduos foi testada em relação a aspectos comportamentais. Nossos resultados revelaram que, de fato, a variação intraespecífica foi alta em ambas as assembleias, porém na assembleia do semiárido, esta variabilidade foi maior. Este resultado pode estar relacionado a alta disponibilidade de recursos espaciais encontrada nesta localidade. A morfologia e a dieta apresentaram correlação significativa, porém foi fraca em ambas as assembleias, demonstrando assim a importância de mensurar esses dois aspectos da biodiversidade dos peixes. Os resultados relacionados ao uso do habitat também apresentaram alta variabilidade entre os indivíduos e entre as espécies nos dois riachos em estudo. A assembleia do semiárido apresentou maior variabilidade física com potenciais microambientes formados por bancos de macrófitas a serem explorados pelos organismos, permitindo assim, o uso diferenciado e a escolha individual por diferentes recursos espaciais. A variabilidade individual também foi encontrada no comportamento social de duas espécies desta assembleia, onde houve formação de cardumes compostos por indivíduos maiores nas extremidades com maior capacidade de fuga na relação presa-predador. Neste sentido, a alta variação intraespecífica para diversos aspectos funcionais avaliados neste trabalho evidencia ainda mais a importância de mensurar as características ecológicas dos peixes a partir de valores individuais. Adicionalmente, a partir desta ferramenta, podemos compreender melhor a complementaridade da especialização e originalidade ecológica dos indivíduos e finalmente, sugerir de que forma os atributos funcionais dos organismos influenciam a estrutura das populações e comunidades de peixes de riachos tropicais.

Palavras-chave: Variabilidade individual. Morfologia. Dieta. Uso do habitat. Comportamento de peixes. Riachos tropicais.

ABSTRACT

MANNA, L. R. *Functional ecology in two stream fish assemblages*: the importance of intra and interspecific variability from different ecological traits. 2015. 113f.: il. Tese (Doutorado em Ecologia e Evolução) – Instituto de Biologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2015.

Describing biological community structure and function is one of the principal issues on ecological theories. This issue is of particular interest for functional diversity since species traits can strongly influence the function and distribution of individuals in the ecosytem. Here we evaluated the intraspecific and interspecific variability of ecological traits in two stream fish assemblages under different physical conditions. Resource use variation within and/or between species can elucidate biotic interactions and the structure of fish communities and populations. Morphology, diet, habitat use, and behavioral aspects were analyzed and their variability was tested through individual values. We collected the samples in one stream located in Rainforest and the other in the Semiarid. Additionally, we did a review about the studies that explore this issue and suggested a possible functional composition of stream fish in chapter 1. The chapters 2 and 3 include the hypothesis that there is high intraspecific variability of fish traits and that this variability is higher at the environments with high resource availability. In the chapter 4 we tested the intraspecific variability of behavioral traits. Our results indicated that the intraspecific variability was high in both assemblages but when we compared the two assemblages, this variability was higher at the semiarid stream. This result can be related to the higher physical resources availability in this assemblage. The morphology and diet were correlated, but this correlation was weak in both assemblages, highlighting the importance of measuring these two aspects of fish biodiversity. The variability of habitat use was also high within and between species and it was influenced by stream physical structure. The semiarid stream presented potential microhabitats with macrophytes that can be explored by the individuals, allowing for differences in habitat use and individual choice for different spatial resources. The individual variability was also expressive on the social behaviour of two species in the semiarid stream, with schools formed by larger individuals at the edges, which have higher ability to avoid predation. Thus, the high intraspecific variability in some ecological traits confirm that it is important to quantify the fish traits from individual values. Moreover, we can explain better the complementarity of ecological specialization and originality from intraspecific variability. Finally, we can understand the influence of ecological traits on population and communities' structure of tropical stream fishes.

Keywords: Individual variation. Morphology. Diet. Habitat use. Fish behaviour. Tropical streams.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 - Mapas das duas áreas de estudo..... 19
Figura 2 - Precipitação total na cidade do Rio de Janeiro no ano de 2012 e no perído de 2002 a 2012..... 20
Figura 3 - Precipitação média na região do rio Curu no ano de 2012 e no perído de 2002 a 2012..... 20
Figura 4 - Destaque das duas localidades de coleta..... 22
Figura 5 - Relação entre o tempo (intervalo em anos) e o número de artigos científicos que abordam a diversidade funcional..... 26
Figura 6 - Representação gráfica do percentual de artigos sobre diversidade funcional de peixes para diferentes tipos de ambientes e regiões..... 27
Figura 7 - Técnicas de coleta nas duas áreas de estudo..... 40
Figura 8 - Medidas morfológicas mensuradas através de um paquímetro eletrônico para todos os indivíduos..... 42
Figura 9 - Representação dos índices de especialização e originalidade como acesso da variabilidade intraespecífica na morfologia e dieta..... 45
Figura 10- Algumas espécies do Rio Guapiaçu, Rio de Janeiro – RJ..... 47
Figura 11- Algumas espécies do Rio Curu, Pentecoste – CE..... 48
Figura 12- Correlações entre os índices de especialização e originalidade ecológica nas duas assembleias de peixes..... 54
Figura 13- Correlação entre a dissimilaridade morfológica e trófica dos peixes nas assembleias da Mata Atlântica e semiárido..... 55
Figura 14- Técnicas de amostragem no estudo de micro-hábitat nas duas áreas de estudo..... 69
Figura 15- Técnica do cálculo das variáveis de cobertura aquática e terrestre através de fotografias digitais..... 70
Figura 16- Análise de componentes principais dos recursos disponíveis de micro-hábitat nas duas localidades..... 73
Figura 17- Análise de componentes principais dos recursos de micro-hábitat utilizados por todos os indivíduos das duas localidades..... 74
Figura 18- Análise de variancia (ANOVA) entre as espécies para cada um dos cinco primeiros eixos da ACP na assembleia da Mata Atlântica..... 76

Figura 19- Análise de variancia (ANOVA) para cada um dos cinco primeiros eixos da ACP na assembleia do semiárido..... 77
Figura 20- Análise de componentes principais (ACP) para cada espécie da assembleia da Mata Atlântica..... 79
Figura 21- Análise de componentes principais (ACP) para cada espécie da assembleia do semiárido..... 80
Figura 22- Exemplo da variação sazonal na localidade de estudo..... 90
Figura 23- Espécies em estudo registradas no Rio Curu, município de Pentecoste – CE..... 91
Figura 24- Técnica de *snorkeling* utilizada na observação dos indivíduos no Rio Curu, município de Pentecoste – CE..... 92
Figura25 - Exemplo de um dos mesohabitats onde foram realizadas as observações subaquáticas no Rio Curu, município de Pentecoste – CE..... 92
Figura 26- Ilustração de um cardume misto e organizado, com indivíduos de maior porte nas extremidades anteriores do cardume e mais entocados no banco de macrófitas..... 94
Figura 27- Indivíduo de *Hoplias malabaricus* (em destaque) próximo ao cardume de caracídeos..... 95
Figura 28- Frequência dos tipos de forrageio realizados pelas duas espécies em um trecho do Rio Curu, Pentecoste - CE, Brasil..... 96

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Descrição das variáveis físicas nas duas localidades de estudo..... 21

Tabela 2 - Relação das publicações sobre diversidade funcional em comunidades de peixes e suas respectivas categorias..... 27

Tabela 3 - Artigos científicos que tratam da influência das características ambientais sobre a organização funcional das comunidades de peixes de riacho..... 29

Tabela 4 - Algumas medidas de diversidade funcional com suas respectivas informações..... 30

Tabela 5 - Grupos funcionais em comunidades de peixes de riacho e suas respectivas características e papéis funcionais..... 32

Tabela 6 - Relação dos treze atributos morfológicos mensurados..... 41

Tabela 7 - Ordens, famílias e espécies das duas assembleias em estudo com seus respectivos códigos..... 46

Tabela 8 - Distribuição de tamanho para cada espécie das duas assembleias em estudo..... 49

Tabela 9 - Valores de variância dos quatro primeiros eixos da ACoP para morfologia e dieta de cada espécie da assembleia da Mata Atlântica..... 50

Tabela 10 - Valores de variância dos quatro primeiros eixos da ACoP para morfologia e dieta de cada espécie da assembleia do semiárido..... 50

Tabela 11 - Resultados da ANOVA a partir dos quatro primeiros eixos da ACoP na morfologia e dieta das duas assembleias em estudo..... 51

Tabela 12 - Especialização e originalidade intraespecífica na morfologia e dieta de cada espécie..... 52

Tabela 13 - Ordens, famílias e espécies das duas assembleias em estudo com seus respectivos códigos e número amostral..... 72

Tabela 14 - Valores de variância no uso do habitat de cada espécie para os cinco primeiros eixos da ACP em cada comunidade..... 75

Tabela 15 - Valores de frequência de ocorrência (%) e teste do $\chi 2$ entre as diferentes táticas de forrageio realizadas por *Compsura heterura* e *Serrapinus piaba* do Rio Curu, Pentecoste - CE, Brasil..... 95

Tabela 16 - Valores percentuais de volume (VO%), frequência de ocorrência (FO%) e índice alimentar (IA*i*) para cada item consumido por *Compsura heterura* e *Serrapinus piaba* em um trecho do Rio Curu, Pentecoste - CE, Brasil..... 97
Tabela 17 - Classificação prévia das guildas morfológicas e tróficas para cada comunidade estudada e o número de espécies pertencentes a cada família.... 105

SUMÁRIO

	INTRODUÇÃO GERAL.....	15
1	**DIVERSIDADE FUNCIONAL DE PEIXES DE RIACHO: COMO AS ASSEMBLEIAS PODEM ESTAR ORGANIZADAS?**	23
1.1	**Introdução**.....	23
1.2	**Metodologia**.....	25
1.3	**Resultados**.....	25
1.4	**Fatores determinantes**.....	27
1.5	**Medidas de diversidade funcional**.....	29
1.6	**Composição funcional**.....	30
1.7	**Considerações finais**.....	33
1.8	**Referências**.....	34
2	**ALTA VARIABILIDADE INTRAESPECÍFICA NA DIETA E MORFOLOGIA EM COMUNIDADES DE PEIXES DE RIACHOS TROPICAIS**.....	38
2.1	**Introdução**.....	38
2.2	**Metodologia**.....	40
2.2.1	Coleta de dados.....	40
2.2.2	Análise dos atributos morfológicos e tróficos.....	41
2.2.3	Análise dos dados.....	43
2.3	**Resultados**.....	46
2.3.1	Descrição das assembleias.....	46
2.3.2	Variabilidade intraespecífica *vs*. Interespecífica.....	50
2.3.3	Especialização e originalidade intraespecífica.....	51
2.3.4	Efeito da variabilidade intraespecífica na correlação entre morfologia e dieta.....	53
2.4	**Discussão**.....	56
2.5	**Referências**.....	60
3	**VARIAÇÃO INTRAESPECÍFICA E INTERESPECÍFICA NO USO DO MICRO-HABITAT POR DUAS COMUNIDADES DE PEIXES EM RIACHOS SUJEITOS A DIFERENTES ESTRUTURAS FÍSICAS**.....	66

3.1 **Introdução**..... 66
3.2 **Metodologia**..... 68
3.2.1 Coleta de dados..... 68
3.2.2 Análise dos dados..... 70
3.3 **Resultados**..... 71
3.3.1 Descrição das assembleias..... 71
3.3.2 Disponibilidade dos recursos..... 72
3.3.3 Uso dos recursos..... 73
3.4 **Discussão**..... 81
3.5 **Referências**..... 84
4 **UM POR TODOS E TODOS POR UM: COMPORTAMENTO DE CARDUME DE DUAS ESPÉCIES DE CARACÍDEOS**..... 88
4.1 **Introdução**..... 88
4.2 **Metodologia**..... 89
4.2.1 Área de estudo..... 89
4.2.2 Breve descrição das espécies..... 90
4.2.3 Coleta e análise dos dados..... 91
4.3 **Resultados**..... 93
4.4 **Discussão**..... 97
4.5 **Referências**..... 100
CONSIDERAÇÕES FINAIS E PERSPECTIVAS..... 104
REFERÊNCIAS..... 109

INTRODUÇÃO GERAL

Os atributos funcionais dos organismos de uma comunidade podem afetar os processos ecossistêmicos (DIAZ; CABIDO, 2001; GRIME, 1997; POFF; ALLAN, 1995), permitindo assim, determinar a diversidade funcional desta comunidade. As informações a partir da diversidade funcional de uma comunidade proporcionam maior esclarecimento sobre o funcionamento deste ecossistema quando comparada somente a diversidade taxonômica (CIANCIARUSO et al., 2009; HOOPER et al., 2002; ODUM, 1969). Em diversos ramos da ecologia, o interesse pela diversidade funcional vem crescendo nos últimos anos e ganhando mais espaço nos estudos ecológicos (CIANCIARUSO et al., 2009). A diversidade funcional pode ser descrita pelas diferentes características biológicas que as espécies apresentam e que estão relacionadas às funções que estas desempenham no ecossistema (DIAZ; CABIDO, 2001). A descrição dessas características normalmente é quantificada através da média dos atributos ecológicos de cada espécie (ALBERT et al., 2010; BOLNICK et al., 2003), porém, a quantificação a partir de valores individuais (variação intraespecífica) passou a ser mais explorada recentemente (ALBERT et al., 2012; de BELLO et al., 2011; VIOLLE et al., 2011). No entanto, esta abordagem a partir de diferenças individuais ainda é escassa no grupo dos peixes (BRANDL; BELLWOOD, 2014).

O grupo dos peixes neotropicais é conhecido por ser altamente versátil (ABELHA et al., 2001), o que pode evidenciar ainda mais a existência de variabilidade intraespecífica e interespecífica em relação a diversos atributos ecológicos. Além disso, em comunidades aquáticas de riacho, a própria estrutura física (*e.g*. tipo de substrato, intensidade do fluxo de água, quantidade de matéria orgânica alóctone, largura do canal, profundidade, entre outros) pode alterar a composição e função da comunidade ao longo do gradiente fluvial (VANNOTE et al., 1980), e consequentemente, a exploração dos recursos pelos organismos (GOULDING et al., 1988). Alguns estudos abordam a influência das modificações antrópicas e/ou naturais (*e.g.* sobrepesca, desmatamento e introdução de espécies exóticas) nos ecossistemas aquáticos e de que maneira essas modificações afetam as comunidades de peixes de riacho (*e.g.* NICOLAS et al., 2010; PEASE et al., 2012; SCHLOSSER, 1982; SCHWARTZ et al., 2006; STELZENMÜLLER et al., 2009; TERESA; CASATTI, 2012; VILLÉGER et al., 2010). Porém, são poucos os estudos que avaliam essas diferenças a partir das características individuais das populações e comunidades.

Características relacionadas à ecologia trófica (*e.g*. guilda trófica e/ou dieta), utilização do mesohabitat ou micro-hábitat, distribuição espacial na coluna d'água, aspectos da história de vida (*e.g*. tamanho do ovócito, fecundidade total, tamanho de primeira maturação, guilda reprodutiva), capacidade de migração, aspectos comportamentais e morfologia podem apresentar variações entre os indivíduos de uma mesma espécie e/ou entre as espécies, e assim são capazes de determinar os grupos funcionais existentes em uma comunidade de peixes (BLANCK; LAMOUROUX, 2007; HIGGINS, 2010; HOEINGHAUS et al., 2007; PEASE et al., 2012; POFF; ALLAN, 1995; POOL et al., 2010; SCHLOSSER, 1982; STRECKER et al., 2011). Além disso, a variabilidade intraespecífica, ou seja, entre os indivíduos das populações, é expressa por uma gama maior dos valores dos atributos ecológicos e pode explicar as diferentes funções e respostas dos organismos de uma mesma espécie sob diferentes condições ambientais (ALBERT et al., 2010). Nas comunidades de peixes, as diferenças individuais estão relacionadas aos recursos disponíveis e às condições do ambiente (HOEINGHAUS et al., 2007; POOL et al., 2010) e podem estar sempre mudando, já que riachos, por suas dimensões reduzidas, são ambientes instáveis e sujeitos a frequentes variações físicas.

A variabilidade intraespecífica pode ser uma importante ferramenta para entender algumas lacunas em estudos que avaliaram apenas a variabilidade interespecífica (BLANCK; LAMOUROUX, 2007). Desta forma, quantificar os atributos ecológicos no contexto de variação intraespecífica *vs*. variação interespecífica pode ajudas a esclarecer e definir a relevância de determinados atributos ecológicos dos peixes. Por exemplo, características que apresentam maior variabilidade interespecífica acabam sendo importantes para compreender e predizer as respostas das comunidades de peixes nos ecossistemas (GOLDSTEIN; MEADOR, 2004; LAMOUROUX et al., 2002). Além disso, a variabilidade intraespecífica revela a especialização e originalidade individual das espécies (MOUILLOT et al., 2013), onde a especialização individual pode influenciar fortemente as dinâmicas das populações nos processos ecológicos e evolutivos (BOLNICK et al., 2003). Desta forma, avaliar as variações interespecíficas e intraespecíficas tem sido um dos temas mais importantes na ecologia de comunidades (McGILL et al., 2006) e em particular, nos estudos de diversidade funcional, já que as diferenças nas demandas e estratégias ecológicas dos organismos influenciam a organização e o funcionamento dos ecossistemas (LAVOREL; GARNIER, 2002). A morfologia, as características da história de vida, os hábitos alimentares e suas táticas de obtenção dos recursos alimentares, juntamente aos diferentes tipos de comportamentos sociais e ocupação espacial pelos peixes de água doce são consideradas importantes características a

serem mensuradas em trabalhos que procuram entender a diversidade funcional (STRECKER et al., 2011; TERESA; CASATTI, 2012) e a variação intrapopulacional dos peixes (BLANCK; LAMOUROUX, 2007; SVANBÄCK; BOLNICK, 2007). Todos esses atributos ecológicos podem sofrer variações causadas por fatores externos que estruturam os riachos (SCHLOSSER, 1982) e esta variação pode ser entre indivíduos (variação intraespecífica) e/ou entre espécies (variação interespecífica). Os ambientes da Mata Atlântica e do semi-árido brasileiro, locais onde as coletas da presente tese foram realizadas, apresentam diferenças em relação ao clima, ao regime de chuvas e a vegetação (BIZERRIL; PRIMO, 2001; GORDON, 1993; MALTCHIK, 1999), o que pode influenciar as variações no uso dos recursos pelas comunidades aquáticas (HOEINGHAUS et al., 2007; TERESA; CASATTI, 2012). Porém, apesar das diferenças na estrutura física, as duas localidades de estudo possuem alta disponibilidade de recursos tróficos e espaciais.

Na presente tese, a variação intraespecífica e interespecífica de diferentes atributos ecológicos em duas assembleias de peixes de riacho sujeitas a diferentes estruturas físicas foi avaliada. Assumindo a alta disponibilidade de recursos tróficos e espaciais nos dois riachos e a versatilidade no uso dos recursos pelas espécies de peixes tropicais, espera-se que há alta variabilidade intra e interespecífica em relação aos atributos morfológicos, tróficos, espaciais e comportamentais.

No primeiro capítulo, foi realizada uma revisão bibliográfica do assunto no grupo dos peixes de riachos tropicais, com o objetivo de avaliar a urgência da realização de estudos que procuram entender a diversidade funcional destas comunidades. Dentro deste contexto, os atributos morfológicos e tróficos (capítulo 2), o uso do habitat (capítulo 3) e alguns aspectos comportamentais (capítulo 4) foram escolhidos para avaliar se há variabilidade intraespecífica e interespecífica em duas assembleias de locais com diferentes estruturas físicas. Esta abordagem de variabilidade intraespecífica e interespecífica pode nos ajudar a entender a composição funcional das comunidades de peixes e por isso, foram avaliadas nos capítulos 2, 3 e 4.

Área de estudo

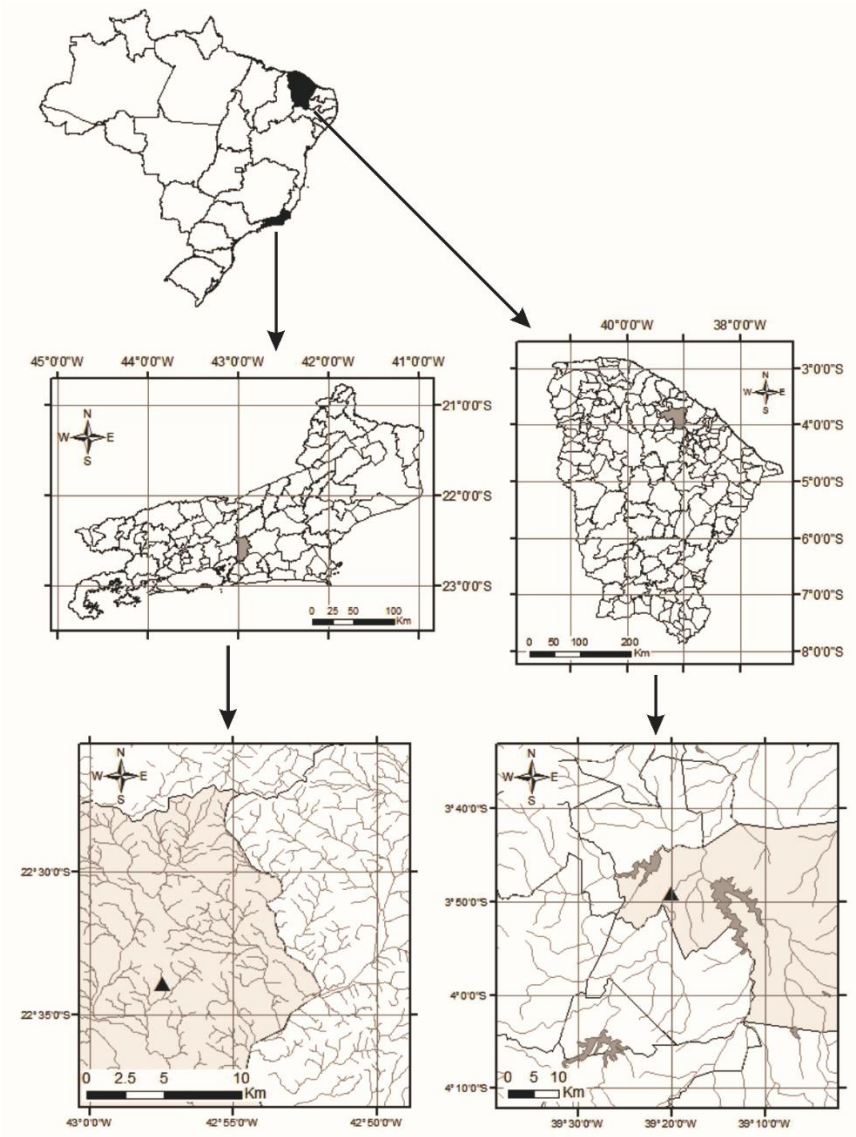
As coletas dos peixes para a obtenção de dados referentes aos capítulos 2 e 3 foram realizadas em dois riachos brasileiros (Figura 1) que apresentam diferentes condições ambientais e estruturas de micro-hábitat. O rio Guapiaçu localiza-se no Estado do Rio de Janeiro (sudeste do Brasil, 22º26'474"S, 42º45'747"O) e é um rio de 4ª ordem circundado por vegetação característica de Mata Atlântica. O rio Curu localiza-se no Estado do Ceará (nordeste do Brasil, 03º49'154"S, 39º19'958"O) e também é um rio de 4ª ordem, mas encontra-se circundado por vegetação típica de regiões do semiárido brasileiro, a caatinga.

O rio Guapiaçu encontra-se dentro da Reserva Ecológica de Guapiaçu (REGUA), uma organização não governamental construída em terras particulares, localizada no município de Cachoeiras de Macacu, porção centro-sul do estado do Rio de Janeiro. O rio Guapiaçu é o principal afluente do rio Macacu, situa-se na bacia do rio Macacu e nasce na Serra dos Órgãos a cerca de 1.700 metros de altitude, percorrendo aproximadamente 74 km de extensão até encontrar o rio Guapimirim. Na Mata Atlântica, os riachos estão sujeitos à influência de chuvas intensas que promovem bruscas elevações em suas vazões, levando a alterações significativas na paisagem fluvial (BIZERRIL; PRIMO, 2001; GORDON, 1993). As coletas no rio Guapiaçu foram realizadas nos meses de junho, julho e outubro de 2012. Os meses de junho e julho são comumente caracterizados pela estação seca, corroborando os dados de precipitação total no ano de estudo. No entanto, o mês de outubro é caracterizado pelo ínicio da época chuvosa, o que não ocorreu de fato durante a época da coleta de dados. Este mês de outubro foi um mês atípico, onde chuvas intensas não ocorreram e consequentemente, ele foi considerado como parte da estação seca (Figura 2).

O rio Curu nasce na Serra do Machado a aproximadamente 800 metros de altitude e possui 195 km de extensão. O rio Curu está inserido na bacia hidrográfica do Curu situada no município de Pentecoste, porção noroeste do Estado do Ceará. Esta bacia faz limite com o Oceano Atlântico ao norte, com as bacias do Coreaú e Banabuiú ao sul, com a bacia Metropolitana a leste e com a bacia do Litoral a oeste e pode ser considerada de pequeno porte quando comparada as outras bacias hidrográficas do Ceará (GORAYEB et al., 2005). A principal característica hidrográfica do semiárido brasileiro é o caráter intermitente de seus rios. Os riachos são irregulares, onde o fluxo de água superficial desaparece durante seu período de estiagem (MALTCHIK, 1999). Já no caso do rio Curu, ele se caracteriza por ser um rio perenizado artificialmente, onde o fluxo de água reduz drasticamente na estação seca e aumenta

na estação chuvosa. As coletas no rio Curu foram realizadas nos meses de abril, maio e setembro, caracterizados como meses típicos da estação seca no ano de 2012. Apesar dos meses de abril e maio serem considerados meses chuvosos, o ano de 2012 foi um ano atípico e as chuvas foram menos intensas quando comparadas aos anos anteriores (Figura 3), tornando possível a realização da coleta de dados neste período.

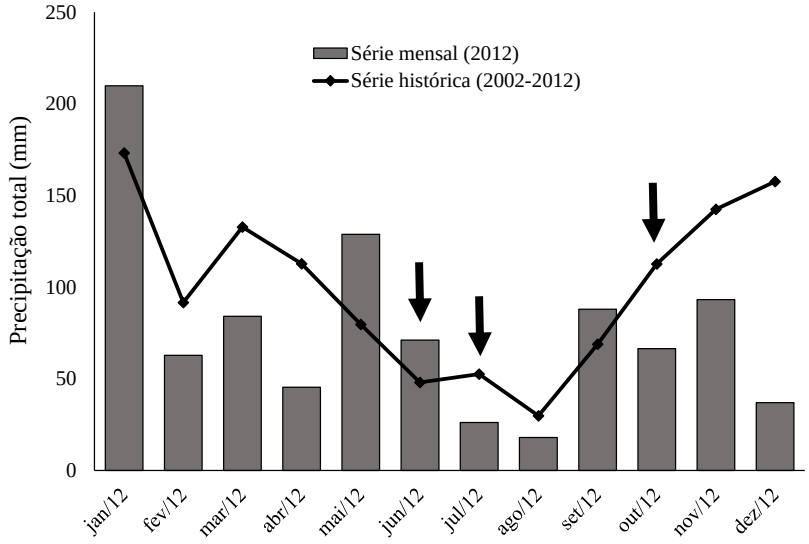
Figura 1 - Mapa das duas áreas de estudo.



Legenda: O Estado do Rio de Janeiro está representado na porção esquerda da figura e o Estado do Ceará, na porção direita. As duas localidades de coleta estão representadas pelos dois triângulos pretos.

Fonte: Ilustração confeccionada por Gisele Winck, 2014.

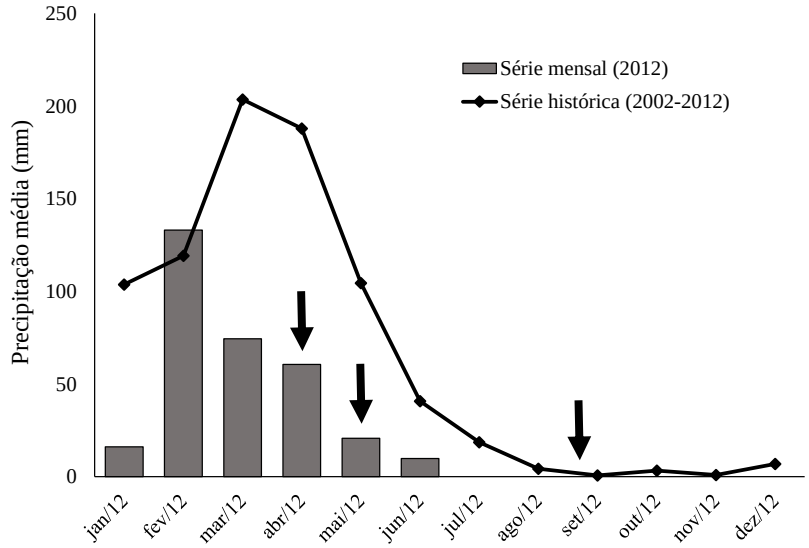
Figura 2 - Precipitação total na cidade do Rio de Janeiro no ano de 2012 e no perído de 2002 a 2012.



Legenda: As barras em cinza indicam os valores de precipitação total ao longo dos meses de 2012 e a linha preta, a série histórica com os valores médios de precipitação total entre os anos de 2002 e 2012. As setas indicam os meses nos quais foram realizadas as coletas.

Fonte: Dados obtidos no site do INMET, 2015.

Figura 3 - Precipitação média na região do rio Curu no ano de 2012 e no perído de 2002 a 2012.



Legenda: As barras em cinza indicam os valores de precipitação média ao longo dos meses de 2012 e a linha preta, a série histórica com os valores médios de precipitação média entre os anos de 2002 e 2012. As setas indicam os meses nos quais foram realizadas as coletas.

Fonte: Dados obtidos no site da FUNCEME, 2015.

As duas áreas de estudo apresentam diferenças em relação às estruturas físicas dos riachos como: tipo de mesohabitat; substrato; proporção de cobertura vegetal terrestre e aquática; largura do riacho; profundidade total e velocidade da corrente de água. O riacho na área de estudo do semiárido é mais estreito e mais raso quando comparado ao riacho da Mata Atlântica que atinge largura máxima de 13 metros e profundidade máxima de 1,5 metros (Tabela 1). As duas localidades apresentam os mesohabitats de poça e rápido, porém no semiárido não há presença de corredeiras, o que pode estar relacionado com a baixa quantidade do substrato pedra, típico de ambientes de corredeiras. O riacho na Mata Atlântica possui maior quantidade de cobertura vegetal terrestre (dossel) (Figura 4A) enquanto o riacho no semiárido é caracterizado pela presença de bancos de macrófitas que justificam a alta presença de cobertura aquática (Figura 4B).

Além disso, as duas localidades de estudo apresentam similaridades em relação a intensidade da atividade antrópica. Em torno do rio Guapiaçu, é possível observar atividade de pasto localizada em pequenos trechos ao longo do rio. O rio Curu localiza-se dentro da Fazenda Experimental do Vale do Curu pertencente a Universidade Federal do Ceará. A localidade em estudo encontra-se próximo a uma área de monocultura experimental, além de sofrer influência do açude Pereira Miranda durante a estação chuvosa, onde o nível de água sobe drasticamente e uma porção das águas do açude pode adentrar algumas localidades ao longo do rio. No entanto, as coletas do presente estudo foram realizadas apenas nos meses considerados como estação seca.

Tabela 1 - Descrição das variáveis físicas nas duas localidades de estudo.

		Rio Guapiaçu (Mata Atlântica)	**Rio Curu** (Semiárido)
Mesohabitat (%)	Poça	41,7	45,8
	Rápido	51,5	54,2
	Corredeira	6,8	0
Substrato (%)	Pedra	35,6	0,14
	Areia	46,4	67,85
	Folhiço	7,4	7,85
	Cascalho grosso	7,1	5,28
	Cascalho fino	3,5	17,22
	Silte	0	1,67
Cobertura vegetal aquática (%)	Macrófitas e vegetação ripária	0	75
Cobertura vegetal terrestre (%)	Dossel	85	20
Largura (m)	Mínimo – Máximo	5,2 – 13,0	1,6 – 8,0
Profundidade (m)		0,95 – 1,5	0,15 – 0,8
Velocidade da água (m/s)		0 – 0,54	0 – 0,46

Figura 4 - Destaque das duas localidades de coleta.

(a) (b)

Legenda: (a) Mata Atlântica; (b) Semiárido.
Fotos: Luisa Manna, 2012.

1 DIVERSIDADE FUNCIONAL DE PEIXES DE RIACHO: COMO AS ASSEMBLEIAS PODEM ESTAR ORGANIZADAS?

Manuscrito publicado no periódico *Oecologia Australis*, volume 17, número 3, páginas 402 a 410, no ano de 2013.

1.1 **Introdução**

A estrutura funcional das comunidades pode nos trazer informações mais precisas sobre o funcionamento de um ecossistema quando comparada somente à diversidade taxonômica (CIANCIARUSO et al., 2009; HOOPER et al., 2002; ODUM, 1969), uma vez que as qualidades funcionais dos organismos afetam os processos deste ecossistema (DIAZ; CABIDO, 2001; GRIME, 1997; POFF; ALLAN, 1995). O interesse pela diversidade funcional cresceu nos últimos anos e é um conceito que ganhou espaço e importância nos estudos ecológicos (CIANCIARUSO et al., 2009). A diversidade funcional pode ser descrita pelas diferentes características biológicas das espécies e está relacionada às funções que estas desempenham no ecossistema (DIAZ; CABIDO, 2001). Pode ser expressa de várias maneiras, incluindo a densidade relativa de grupos funcionais (SPEHN et al., 2000), a variedade de interações ecológicas (MARTINEZ, 1996) ou as diferenças médias dos caracteres funcionais das populações de uma comunidade (WALKER et al., 1999).

Esta abordagem de grupos funcionais é utilizada em diferentes escalas e ecossistemas, e para diferentes grupos de organismos, como por exemplo, plantas, insetos, fauna de solo e micro-organismos (HOOPER et al., 2002). A classificação dos grupos funcionais pode apresentar duas abordagens diferentes: a primeira se refere aos efeitos das espécies sobre as propriedades do ecossistema (*e.g.* ciclo de nutrientes), e a segunda se refere às respostas das espécies às mudanças do ambiente que, por sua vez, podem interferir em sua sobrevivência (*e.g.* clima, disponibilidade de recursos) (HOOPER et al., 2002; LANDSBERG, 1999). Quando a abordagem é feita na capacidade de resposta da comunidade em relação aos distúrbios ambientais, é possível sugerir que a resiliência da comunidade está relacionada à diversidade dessas respostas (WALKER et al., 1999). No entanto, um número maior de estudos que investigam o funcionamento dos ecossistemas tem utilizado a abordagem que engloba os efeitos

dos diferentes grupos funcionais na comunidade e na dinâmica do ecossistema (HOOPER et al., 2002).

A partir dos inúmeros textos que versam sobre a classificação funcional das espécies de uma comunidade, destacamos a proposta de classificação funcional em guildas e grupos funcionais (*e.g.* SIMBERLOFF; DAYAN, 1991). No entanto, existem diferenças na definição de guildas e grupos funcionais. O conceito de grupo funcional se refere a diversas funções no ecossistema, como o ciclo de nutrientes, aquisição e armazenamento de recursos, defesa contra predação, polinização, dispersão de sementes, ou qualquer processo fundamental para o funcionamento de uma comunidade/ecossistema realizado por um grupo de espécies, enquanto o conceito de guildas engloba apenas a aquisição de recursos (BLONDEL, 2003).

O uso dos recursos pode ser influenciado pelas características funcionais das espécies e determinam a organização e o funcionamento da comunidade (EROS et al., 2009; POFF; ALLAN, 1995; TERESA; CASATTI, 2012). Estudos revelam que a conexão entre a biodiversidade de espécies e o funcionamento da comunidade se mantém devido à complementaridade no uso dos recursos (PETCHEY; GASTON, 2002). A complementaridade funcional pode ser resultante de processos como alta disponibilidade, partilha e facilitação no uso dos recursos (LOREAU, 2004), e qualquer perda ou adição de espécies nas comunidades que apresentam complementaridade funcional pode afetar diretamente o funcionamento deste ecossistema (JONHSON, 2000). Porém, quando esta complementaridade é baixa, a comunidade pode apresentar redundância funcional, onde espécies diferentes acabam desempenhando o mesmo papel funcional e qualquer mudança na diversidade das espécies não altera o funcionamento dos ecossistemas (JONHSON, 2000; LOREAU, 2000; LOREAU; HECTOR, 2001; LOREAU, 2004).

Apesar das comunidades de peixes de riacho serem relativamente bem compreendidas em relação a sua estrutura e composição taxonômica, isso não ocorre para a compreensão dos atributos funcionais dessas comunidades (TERESA, 2012). Neste contexto, a presente revisão tem como objetivo apresentar um levantamento quantitativo das publicações sobre diversidade funcional em comunidades de peixes de riacho e descrever suas principais composições funcionais.

1.2 **Metodologia**

A evolução quantitativa das publicações científicas que abordam a diversidade funcional em comunidades de peixes foi estabelecida a partir da busca bibliográfica baseada nas palavras-chave *"functional diversity + fish"* e *"functional groups + fish"* através da ferramenta *Web of Science* na base de dados *ISI Web of Knowledge* para o período de 1962 a abril de 2013. Essa busca foi realizada para publicações que continham estes dois conjuntos de palavras nas sessões 'título' e 'palavras-chave'. A amostragem se limitou a artigos completos publicados em periódicos registrados na base de dados utilizada. Teses, dissertações, livros e resumos científicos não foram considerados.

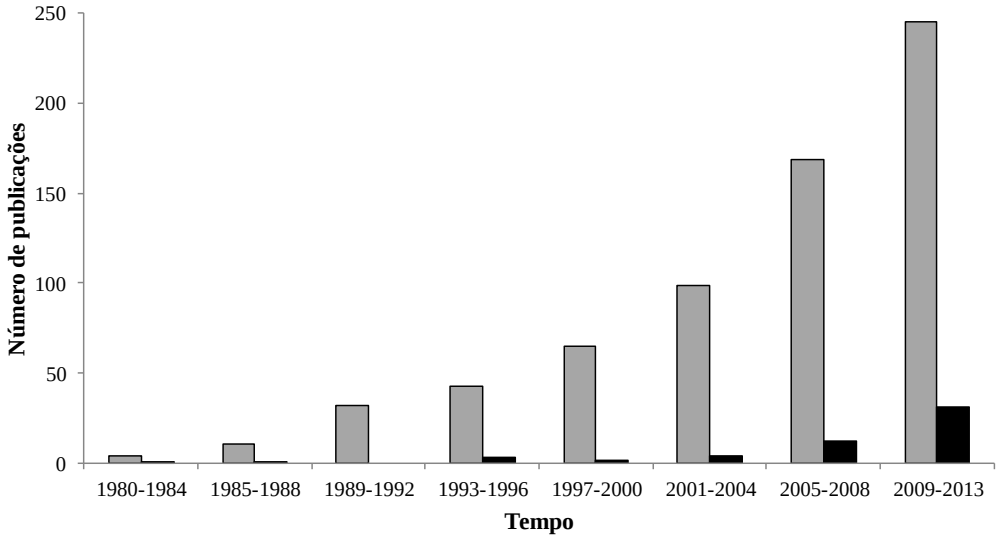
A pesquisa foi realizada para diferentes comunidades de peixes em diferentes tipos de ambiente. Após o levantamento, o material foi classificado em categorias de acordo com o tipo de ambiente onde o estudo foi realizado: ambiente marinho, estuário, lago, lagoa e riacho. Esta classificação foi realizada com o intuito de comparar a quantidade de trabalhos realizados em cada tipo de ambiente, enfatizando a contribuição das publicações em comunidades de riacho.

As áreas de pesquisa, denominadas na base de dados, também foram consideradas e as publicações encontradas foram separadas de acordo com a área. Essas áreas estão representadas pelas categorias: anatomia e morfologia, comportamento, biologia da conservação, biologia, ecologia, ciências ambientais, evolução, pesca, biologia marinha e de água doce, e zoologia.

1.3 **Resultados**

O panorama histórico das publicações em comunidades de peixes foi representado por uma quantidade baixa de artigos científicos. Foram encontradas 54 publicações que abordaram o tema para esse grupo de vertebrados (Figura 5), dentre os quais 49 tinham acesso disponível.

Figura 5 - Relação entre o tempo (intervalo em anos) e o número de artigos científicos que abordam a diversidade funcional.

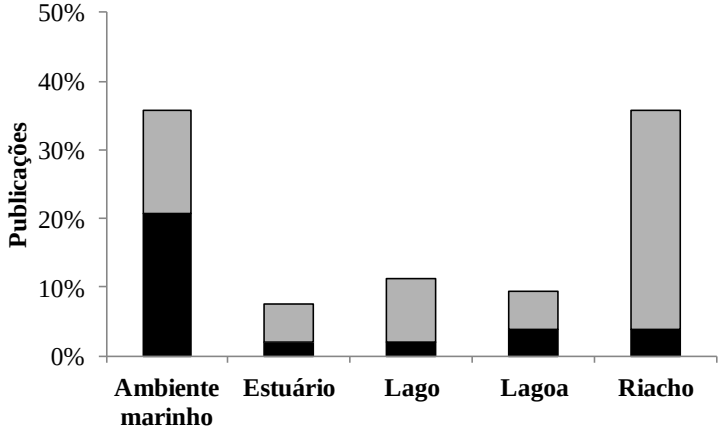


Legenda: Barras em cinza referem-se ao total de publicações e barras em preto as publicações relacionadas ao grupo dos peixes.

Os primeiros trabalhos que procuraram esclarecer os processos ecossistêmicos através da diversidade funcional das comunidades aquáticas surgiram nos anos 80, com os trabalhos de Vannote et al. (1980) e Schlosser (1982). Esses autores buscaram analisar a relação das variáveis físicas com a funcionalidade das comunidades aquáticas ao longo de gradientes fluviais. Porém, o uso do termo "diversidade funcional" ganhou mais importância na última década (PETCHEY; GASTON, 2002) e foi ampliado para uso em diversos outros grupos de organismos, inclusive os peixes (Figura 5).

Em uma análise detalhada, nota-se que do total de trabalhos realizados em diferentes tipos de ecossistemas, 33% foram realizados em riachos (Figura 6), sendo que a maioria está concentrada em ambientes da região temperada. Essa observação evidencia a necessidade de estudos dessa natureza para comunidades de peixes da região tropical.

Figura 6 - Representação gráfica do percentual de artigos sobre diversidade funcional de peixes para diferentes tipos de ambientes e regiões.



Legenda: As barras em cinza referem-se à região temperada e barras em preto à região tropical.

De acordo com as categorias definidas pela *Web of Science*, é possível notar que essas publicações estão voltadas principalmente para as áreas de "Ecologia", "Pesca" e "Biologia marinha e de água doce" (Tabela 2).

Tabela 2 - Relação das publicações sobre diversidade funcional em comunidades de peixes e suas respectivas categorias.

Categoria	Número de publicações
Anatomia e Morfologia	1
Comportamento	1
Biologia da conservação	3
Biologia	4
Ecologia	13
Ciências ambientais	3
Evolução	2
Pesca	12
Biologia marinha e de água doce	9
Zoologia	6
Total	**54**

1.4 **Fatores determinantes**

As características locais do habitat, fatores ambientais e a disponibilidade de recursos são fatores que podem influenciar as interações bióticas, determinar a organização funcional de uma comunidade (HOOPER et al., 2002; MARSH-MATTHEWS; MATTHEWS, 2000) e

limitar a habilidade das espécies em persistir nesta comunidade (HOEINGHAUS et al., 2007). Além disso, as perturbações locais dos ecossistemas (ex. desmatamento) podem alterar os fatores externos e a funcionalidade das espécies (BISWAS; MALLIK 2010). Quando comparada a riqueza das espécies, a organização funcional das assembleias é influenciada de forma diferente por esses fatores abióticos (MARSH-MATTHEWS; MATTHEWS, 2000). No entanto, o conhecimento sobre como esses fatores influenciam a funcionalidade das comunidades de peixes ainda é escasso, principalmente quando se trata de comunidades de água doce (HOEINGHAUS et al., 2007).

Entre os fatores que influenciam direta e indiretamente uma comunidade de peixes de riacho, destaca-se a presença e estrutura da vegetação ripária que determinam algumas condições hidrológicas (*e.g.* temperatura e oxigênio dissolvido) e a contribuição do material alóctone, de extrema importância na alimentação, refúgio e sítios de reprodução para as espécies de peixes (LOWE-MCCONNELL, 1987; SCHNEIDER; WINEMILLER, 2008). A perda da vegetação ripária pode causar impactos sobre a composição e diversidade das espécies e influencia o desempenho funcional destas (TERESA; CASATTI, 2012). Além disso, a própria estrutura física dos riachos (*e.g.* tipo de substrato, intensidade do fluxo de água, quantidade de matéria orgânica alóctone, largura do canal, profundidade) pode alterar a composição e função da comunidade ao longo do gradiente fluvial (VANNOTE et al., 1980).

Alguns estudos abordam a influência das modificações antrópicas e/ou naturais nos ecossistemas aquáticos e de que maneira essas modificações afetam as comunidades de peixes de riacho (*e.g.* PEASE et al., 2012; SCHLOSSER, 1982; TERESA; CASATTI, 2012; VILLÉGER et al., 2010). São poucos os estudos que utilizam índices de diversidade funcional para avaliar alterações na organização funcional das comunidades (Tabela 3). Existem abordagens que relacionam a perda ou modificação da abundancia e riqueza de espécies à perda de funcionalidade (*e.g.* MIRANDA et al., 2005; PYRON et al., 2011). A influência de efeitos ambientais e antrópicos (*e.g.* sobrepesca, desmatamento e introdução de espécies exóticas) sobre as comunidades de peixes também é abordada em outros tipos de ambientes, como por exemplo, lagoas, estuários e recifes de coral (*e.g.* BREWER et al., 2012; EROS et al., 2009; MOUILLOT et al., 2007; NICOLAS et al., 2010; NYITRAI et al., 2012; SCHWARTZ et al., 2006; STELZENMÜLLER et al., 2009).

Tabela 3 - Artigos científicos que tratam da influência das características ambientais sobre a organização funcional das comunidades de peixes de riacho. Os artigos encontram-se em ordem cronológica decrescente.

Tipo de característica	Influência na organização funcional	Fonte
Quantidade de cobertura vegetal	Nas localidades com menor cobertura vegetal, a diversidade taxonômica e funcional foi maior. No entanto, algumas características funcionais foram exclusivas para cada tipo de ambiente.	TERESA; CASATTI, 2012
Variáveis ambientais locais	Aumento da diversidade taxonômica e funcional ao longo do gradiente fluvial, com maior diversidade nas localidades mais baixas.	PEASE et al., 2012
Variáveis ambientais locais e regionais	A estrutura funcional das comunidades foi determinada pelas condições físicas de cada tipo de habitat, independentemente da localização geográfica do riacho.	HOEINGHAUS et al., 2007
Condições hidrológicas	Ambientes estáveis apresentaram maior número de espécies especialistas, enquanto as espécies generalistas foram mais encontradas em ambientes com alta variabilidade física.	POFF; ALLAN, 1995

1.5 **Medidas de diversidade funcional**

A diversidade funcional tem mostrado grande importância na compreensão dos processos ecossistêmicos, enquanto a riqueza de espécies parece ser relativamente fraca para explicar esses processos (MOKANY et al., 2008). Por isso, a compreensão sobre o funcionamento dos ecossistemas, através de medidas de diversidade funcional, tem ganhado mais espaço nos estudos de ecologia (CIANCIARUSO et al., 2009). Essa medida leva em consideração as características dos indivíduos e suas interações, ao contrário dos índices clássicos de diversidade (*e.g. Simpson's diversity*, *Shannon's diversity*) que consideram apenas a abundância e riqueza de espécies (MOKANY et al., 2008; PETCHEY; GASTON, 2002).

Uma medida comum de diversidade funcional é o número de grupos funcionais existentes em uma comunidade (FONSECA; GANADE, 2001), conhecida como *FGR*, do inglês *functional group richness* (WRIGHT et al., 2006). Porém, esta medida não engloba a diversidade taxonômica, ao contrário da medida *FD* (*functional diversity*) proposta por Petchey e Gaston (2002), o índice de Rao (FD_Q *– Rao's quadratic entropy*) proposto por Botta-Dukát (2005) e os índices multidimensionais propostos por Villéger et al. (2008), já utilizados em estudos com peixes de riacho (*e.g.* PEASE et al., 2012; TERESA; CASATTI, 2012; VILLÉGER et al., 2010). Esses tipos de medida consideram a distância filogenética e as características funcionais das espécies de uma comunidade (Tabela 4).

Tabela 4 - Algumas medidas de diversidade funcional com suas respectivas informações.

Tipo de índice	Leva em consideração a abundância das espécies?	Leva em consideração as características das espécies?	Já utilizado em estudos de peixes de riacho?	Fonte
FGR *(functional group richness)*	Não	Sim	Sim	WRIGHT et al., 2006
FD *(functional diversity)*	Não	Sim	Sim	PETCHEY; GASTON, 2002
FD_Q *(Rao's quadratic entropy)*	Sim	Sim	Sim	BOTTA-DUKÁT, 2005
FRO *(functional regularity index)*	Sim	Sim	Não	MOUILLOT et al., 2004
FD_{var}	Sim	Sim	Não	MASON et al., 2003

Fonte: Adaptada de MOKANY et al., 2008.

1.6 **Composição funcional**

Um grupo funcional em uma comunidade de peixes de riacho pode ser determinado a partir de diferentes características, tais como características tróficas, utilização do mesohabitat ou micro-hábitat, distribuição espacial na coluna d'água, aspectos da história de vida, capacidade de migração e morfologia (HIGGINS, 2010; HOEINGHAUS et al., 2007; PEASE et al., 2012; POFF; ALLAN, 1995; POOL et al., 2010; SCHLOSSER, 1982). As características mais comuns utilizadas neste tipo de estudo são: o tipo de dieta (*e.g.* guilda trófica) e algumas características de história de vida (ex. tamanho do ovócito, fecundidade total, tamanho de primeira maturação, guilda reprodutiva) (STRECKER et al., 2011). Teresa e Casatti (2012) ao analisarem os efeitos da cobertura vegetal sobre a organização funcional de uma comunidade de peixes de riacho, utilizaram a tolerância a hipoxia como um fator determinante para separar os grupos funcionais.

Ao separar uma comunidade de peixes em diferentes grupos funcionais, é preciso analisar esta comunidade de acordo com suas características funcionais independente de suas relações filogenéticas (CIANCIARUSO et al., 2009). Grupos funcionais podem apresentar diferentes guildas relacionadas a diferentes características (BLONDEL 2003), porém uma guilda não deve ser considerada um grupo funcional. Por exemplo, peixes que utilizam o fundo do riacho e procuram alimento através da especulação do substrato se aproximam de outro grupo de peixes que apresentam morfologia distinta, porém também exploram o substrato e

apresentam o hábito alimentar de pastagem. Esses dois grupos podem utilizar o mesmo local de forrageamento (*e.g.* substrato), porém apresentam táticas de forrageamento diferentes e desempenham diferentes papéis funcionais no ecossistema. O grupo de peixes que possui o hábito de especular o substrato pode se alimentar de invertebrados e contribui para o controle dessas populações, enquanto o grupo que apresenta o hábito alimentar de pastagem e consome componentes do perifíton, desempenha papel importante na ciclagem dos nutrientes. Dessa forma, podemos encontrar grupos de espécies com diferentes papéis funcionais, porém com algumas características em comum (Tabela 5).

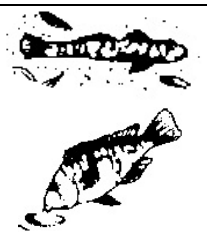
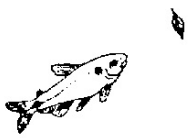
A organização funcional de uma comunidade aquática em riachos está diretamente relacionada ao gradiente das variáveis físicas ao longo de um riacho, desde as localidades de cabeceira até as localidades mais baixas próximas a desembocadura (SCHLOSSER, 1982). Neste sentido, o conceito do rio contínuo proposto por Vannote et al. (1980) e já citado anteriormente nesta revisão, deve ser aplicado no sentido de testar a funcionalidade das comunidades aquáticas ao longo deste gradiente fluvial, onde grupos funcionais existentes em localidades mais altas apresentam diferenças quando comparados a grupos funcionais das localidades mais baixas. Esses grupos funcionais foram classificados pelos autores de acordo com os diferentes grupos tróficos que participam de processos ecológicos como, por exemplo, entrada de energia no sistema aquático, e transporte e armazenamento da matéria orgânica. De acordo com este conceito, as localidades mais baixas de um rio apresentam menor quantidade de cobertura vegetal, o que favorece entrada de luminosidade no sistema e aumento da comunidade planctônica. Este fato favorece a presença de espécies de peixes que se alimentam de plâncton, o que não ocorre nas localidades mais altas, onde a entrada de matéria alóctone é maior devido à grande quantidade de cobertura vegetal e permite a presença de espécies que se alimentam de invertebrados de origem alóctone ou de origem autóctone, que por sua vez, consomem material alóctone.

Nos peixes, é comum que essas mudanças estejam relacionadas à plasticidade trófica de algumas espécies que são capazes de mudar sua dieta ao longo deste contínuo e de acordo com a disponibilidade dos recursos alimentares (MANNA et al., 2012). A funcionalidade dos grupos de espécies pode mudar junto dessas mudanças tróficas (MIRANDA et al., 2005). Além da plasticidade trófica apresentada por peixes de riacho, os tipos de habitat disponíveis (*e.g.* ambientes de poça ou corredeira) nas diferentes localidades de um riacho também influenciam a composição funcional das comunidades, já que as características desse habitat (*e.g.* tipo de substrato, intensidade do fluxo de água, profundidade) influenciam a formação dos grupos

funcionais em um riacho (SCHLOSSER, 1982; VANNOTE, 1980), questão explorada no tópico “Fatores determinantes” desta revisão.

Os grupos funcionais nas comunidades de peixes estão sempre relacionados aos recursos disponíveis no ambiente (HOEINGHAUS et al., 2007; POOL et al., 2010) e podem mudar, já que riachos são ambientes instáveis e sujeitos a constantes variações físicas.

Tabela 5 - Grupos funcionais em comunidades de peixes de riacho e suas respectivas características e papéis funcionais.

Grupos	Características		Funcionalidade
I	**a.** Carnívoro/Insetívoro/Piscívoro **b.** Predador de espreita/Especulação de substrato **c.** Uso das margens **d.** Fundo **e.** Remanso **f.** Grande		Controle das populações de invertebrados e/ou outros peixes
II	**a.** Onívoro **b.** Investe em itens arrastados pela corrente **c.** Uso das margens e canal **d.** Coluna d'água (do fundo a superfície) **e.** Rápido/Remanso **f.** Pequeno a Médio		Contribui na produtividade primária através da diminuição na quantidade de itens em suspensão
III	**a.** Herbívoro/Detritívoro **b.** Pastagem **c.** Uso do canal **d.** Fundo **e.** Rápido/Remanso **f.** Grande		Contribui na ciclagem de nutrientes
IV	**a.** Detritívoro/Onívoro **b.** Especulação de substrato **c.** Uso das margens **d.** Fundo **e.** Remanso **f.** Médio		Controle das populações de invertebrados / Remoção de matéria orgânica
V	**a.** Onívoro/Detritívoro **b.** Investe em itens da superfície **c.** Uso das margens **d.** Superfície **e.** Rápido/Remanso **f.** Pequeno		Remoção de matéria orgânica / Participa da cadeia trófica como presa para espécies piscívoras

Nota: (a) – dieta; (b) – hábito alimentar; (c) – uso do habitat; (d) – distribuição vertical; (e) – tipo de mesohabitat; (f) – tamanho corporal.

Fonte: SABINO, 1999; HOEINGHAUS et al., 2007; TERESA; CASATTI, 2012.

1.7 **Considerações finais**

O uso da teoria de diversidade funcional como uma ferramenta para explicar os processos ecossistêmicos que ocorrem em comunidades de peixes tem se mostrado eficiente para diversos tipos de ambiente, inclusive os riachos. Estudos nesta linha de pesquisa tendem a crescer nos próximos anos, já que a diversidade taxonômica não consegue explicar a totalidade das relações interespecíficas e o funcionamento dos ecossistemas (HOOPER et al., 2002). Podemos destacar a importância da aplicação de índices de diversidade funcional para caracterizar a organização de uma comunidade juntamente com suas qualidades funcionais.

Em comunidades aquáticas, os grupos funcionais sofrem grande influência de fatores externos e são determinados de acordo com as variáveis físicas que caracterizam diferentes tipos de habitat com seus respectivos recursos, sejam eles, espaciais, tróficos ou reprodutivos. Outra característica que pode determinar a qualidade funcional de determinado grupo de peixes é a morfologia que influencia o desempenho funcional dos organismos (DUMAY et al., 2004; NORTON, 1995). Por exemplo, organismos que apresentam boca ventral e corpo achatado tendem a ocupar o leito do riacho e consequentemente, forrageiam próximo ao substrato e contribuem na ciclagem dos nutrientes.

Os grupos funcionais devem ser identificados de acordo com suas qualidades funcionais e interações ecológicas (HOOPER et al., 2002). Além disso, é importante lembrar que a filogenia entre diferentes espécies pode explicar a composição de uma comunidade, porém nunca uma organização funcional. Esta abordagem de funcionalidade das espécies pode nos trazer maior esclarecimento sobre os processos ecossistêmicos, já que as relações interespecíficas determinam a coexistência das espécies (CIANCIARUSO et al., 2009; DIAZ; CABIDO, 2001; GRIME, 1997; HOOPER et al., 2002; POFF; ALLAN, 1995).

A aplicação desta abordagem no grupo dos peixes de riacho cresceu nos últimos anos e pode esclarecer algumas perguntas sobre o funcionamento dos ecossistemas aquáticos. Porém, quando comparamos os estudos realizados nas regiões temperadas e tropicais, ainda são poucos os estudos sobre a diversidade funcional dos peixes de riacho realizados nas regiões tropicais. Neste sentido, as análises de diversidade filogenética e principalmente, funcional devem ser abordadas como ferramenta de análise para a compreensão do funcionamento e composição de uma comunidade, inclusive em comunidades de peixes.

1.8 **Referências**

BISWAS, S. R.; MALLIK, A. U. Disturbance effects on species diversity and functional diversity in riparian and upland plant communities. *Ecology*, v. 91, p. 28-35, 2010.

BLONDEL, J. Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos*, v. 100, p. 223-231, 2003.

BOTTA-DUKÁT, Z. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science*, v. 16, p. 533-540, 2005.

BREWER, T. D.; CINNER, J. E.; FISHER, R.; GREEN, A.; WILSON, S. K. Market access, population density, and socioeconomic development explain diversity and functional group biomass of coral reef fish assemblages. *Global Environmental Change*, v. 22, p. 399-406, 2012.

CIANCIARUSO, M. V.; SILVA, I. A.; BATALHA, M. A. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotropica*, v. 9, n.3, bn01309032009, 2009.

DIAZ, S.; CABIDO, M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 16, n. 11, p. 646-655, 2001.

DUMAY, O.; TARI, P. S.; TOMASINI, J. A.; MOUILLOT, D. Functional groups of lagoon fish species in Languedoc Roussillon, southern France. *Journal of Fish Biology*, v. 64, p. 970-983, 2004.

EROS, T.; HEINO, J.; SCHMERA, D.; RASK, M. Characterising functional trait diversity and trait–environment relationships in fish assemblages of boreal lakes. *Freshwater Biology*, v. 54, p. 1788-1803, 2009.

FONSECA, C. R.; GANADE, G. Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology*, v. 89, p. 118-125, 2001.

GRIME, J. P. Biodiversity and ecosystem function: the debate deepens. *Science*, v. 277, p. 1260-1261, 1997.

HIGGINS, C. L. Patterns of functional and taxonomic organization of stream fishes: inferences based on α, β, and γ diversities. *Ecography*, v. 33, p. 678-687, 2010.

HOEINGHAUS, D. J.; WINEMILLER, K. O.; BIRNBAUM, J. S. Local and regional determinants of stream fish assemblage structure: inferences based on taxonomic *vs.* functional groups. *Journal of Biogeography*, v. 34, p. 324-338, 2007.

HOOPER, D. U.; SOLAN, M.; SYMSTAD, A.; DIAZ, S.; BUCHMANN, N.; DEGRANGE, V.; GRIME, P.; HULOT, F.; MERMILLOD-BLONDIN, F.; ROY, J.; SPEHN, E.; VAN PEER, L. Species diversity, functional diversity, and ecosystem functioning. In: LOREAU,

M.; NAEEM, S.; INCHAUSTI, P. (Eds.). *Biodiversity and Ecosystem Functioning*: Synthesis and Perspectives. Oxford: Oxford University Press, 2002. p. 195-281.

JOHNSON, K. H. Trophic-dynamic considerations in relating species diversity to ecosystem resilience. *Biological Reviews*, v. 75, p. 347-376, 2000.

LANDSBERG, J. Response and effect — different reasons for classifying plant functional types under grazing. In: VIth International Rangeland Congress Proceedings. Queensland, Australia, 1999. p. 911-915.

LOREAU, M.; HECTOR, A. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, v. 412, p. 72-76, 2001.

LOREAU, M. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos*, v. 91, p. 3-17, 2000.

LOREAU, M. Does functional redundancy exist? *Oikos*, v. 104, n. 3, p. 606-611, 2004.

LOWE-MCCONNELL, R. H. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge: Cambridge University Press, 1987.

MANNA, L. R.; REZENDE, C. F.; MAZZONI, R. Plasticity in the diet of *Astyanax taeniatus* in a coastal stream from Southeast Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, v. 72, n. 4, p. 919-928, 2012.

MARSH-MATTHEWS, E.; MATTHEWS, W. J. Geographic, terrestrial and aquatic factors: which most influence the structure of stream fish assemblages in the Midwestern United States? *Ecology of Freshwater Fish*, v. 9, p. 9-21, 2000.

MARTINEZ, N. D. Defining and measuring functional aspects of biodiversity. In: GASTON, K. J. (Ed.). *Biodiversity*: a biology of numbers and difference. Oxford: Blackwell Science, 1996. p. 114-148.

MASON, N. W. H.; MACGILLIVRAY, K.; STEEL, J. B.; WILSON, J. B. An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science*, v. 14, p. 571-578, 2003.

MIRANDA, J. R.; MOUILLOT, D.; HERNANDEZ, D. F.; LOPEZ, A. S.; CHI, T. D.; PEREZ, L. A. Changes in four complementary facets of fish diversity in a tropical coastal lagoon after 18 years: a functional interpretation. *Marine Ecology Progress Series*, v. 304, p. 1-13, 2005.

MOKANY, K.; ASH, J.; ROXBURGH, S. Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *Journal of Ecology*, v. 96, p. 884-893, 2008.

MOUILLOT, D.; DUMAY, O.; TOMASINI, J. A. Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in coastal lagoon fish communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, v. 71, p. 443-456, 2007.

MOUILLOT, D.; MASON, N. W. H.; DUMAY, O.; WILSON, J. B. Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. *Oecologia*, v. 142, p. 353-359, 2004.

NICOLAS, D.; LOBRY, J.; LEPAPE, O.; BOËT, P. Functional diversity in European estuaries: Relating the composition of fish assemblages to the abiotic environment. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, v. 88, p. 329-338, 2010.

NORTON, S. F. A functional approach to ecomorphological patterns of feeding in cottid fishes. *Environmental Biology of Fishes*, v. 44, p. 61-78, 1995.

NYITRAI, D.; MARTINHO, F.; DOLBETH, M.; BAPTISTA, J.; PARDAL, M. A. Trends in estuarine fish assemblages facing different environmental conditions: combining diversity with functional attributes. *Aquatic Ecology*, v. 46, p. 201-214, 2012.

ODUM, E. O. The strategy of ecosystem development. *Science*, v. 164, p. 262-270, 1969.

PEASE, A. A.; GONZÁLEZ-DÍAZ, A. A.; RODILES-HERNÁNDEZ, R.; WINEMILLER, K. O. Functional diversity and trait-environment relationships of stream fish assemblages in a large tropical catchment. *Freshwater Biology*, v. 57, p. 1060-1075, 2012.

PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, v. 5, p. 402-411, 2002.

POFF, N. L.; ALLAN, J. D. Functional organization of stream fish assemblages in relation to hydrological variability. *Ecology*, v. 76, n. 2, p. 606-627, 1995.

POOL, T. K.; OLDEN, J. D.; WHITTIER, J. B.; PAUKERT, C. P. Environmental drivers of fish functional diversity and composition in the Lower Colorado River Basin. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, v. 67, p. 1791-1807, 2010.

PYRON, M.; WILLIAMS, L.; BEUGLY, J.; JACQUEMIN, S. J. The role of trait-based approaches in understanding stream fish assemblages. *Freshwater Biology*, v. 56, p. 1579-1592, 2011.

SABINO, J. Comportamento de peixes de riachos brasileiros: métodos de estudos para uma abordagem naturalística. In: CARAMASCHI, E.P.; MAZZONI, R.; PERES-NETO, P.R. (Eds.). *Ecologia de Peixes de Riachos, Série Oecologia Brasiliensis*. Rio de Janeiro: Computer & Publish Editoração Ltda, 1999. p. 183-208.

SCHLOSSER, I. J. Fish community structure and function along two habitat gradients in a headwater stream. *Ecological Monographs*, v. 52, p. 395-414, 1982.

SCHNEIDER, K. N.; WINEMILLER, K. O. Structural complexity of woody debris patches influences fish and macroinvertebrate species richness in a temperate floodplain-river system. *Hydrobiologia*, v. 610, p. 235-244, 2008.

SCHWARTZ, J. D. M.; PALLIN, M. J.; MICHENER, R. H.; MBABAZI, D.; KAUFMAN, L. Effects of Nile perch, *Lates niloticus*, on functional and specific fish diversity in Uganda's Lake Kyoga system. *African Journal of Ecology*, v. 44, p. 145-156, 2006.

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

SPEHN, E. M.; JOSHI, J.; SCHMID, B.; DIEMER, M.; KORNER, C. Above-ground resource use increases with plant species richness in experimental grassland ecosystems. *Functional Ecology*, v. 14, p. 326-337, 2000.

STELZENMÜLLER, V.; MAYNOU, F.; MARTÍN, P. Patterns of species and functional diversity around a coastal marine reserve: a fisheries perspective. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, v. 19, p. 554-565, 2009.

STRECKER, A. L.; OLDEN, J. D.; WHITTIER, J. B.; PAUKERT, C. P. Defining conservation priorities for freshwater fishes according to taxonomic, functional, and phylogenetic diversity. *Ecological Applications*, v. 21, n. 8, p. 3002-3013, 2011.

TERESA, F. B.; CASATTI, L. Influence of forest cover and mesohabitat types on functional and taxonomic diversity of fish communities in Neotropical lowland streams. *Ecology of Freshwater Fishes*, v. 21, n. 3, p. 433-442, 2012.

TERESA, F. B. *Diversidade funcional de comunidades de peixes de riachos*. 2012. 101 f. Tese (Doutorado em Biologia Animal) - Universidade Estadual Paulista "Julio de Mesquita Filho". São José do Rio Preto, São Paulo, 2012.

VANNOTE, R. L.; MINSHALL, G. W.; CUMMINS, K. W.; SEDELL, J. R.; CUSHING, C. E. The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, v. 37, p. 130-137, 1980.

VILLÉGER, S.; MASON, N. W. H.; MOUILLOT, D. New Multidimensional Functional Diversity Indices for a Multifaceted in Functional Ecology. *Ecology*, v. 89, n. 8, p. 2290-2301, 2008.

VILLÉGER, S.; MIRANDA, J. R.; HERNANDEZ, D. F.; MOUILLOT, D. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications*, v. 20, n. 6, p. 1512-1522, 2010.

WALKER, B.; KINZIG, A.; LANGRIDGE J. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Zoology and Botany*, v. 21, p. 91-124, 1999.

WRIGHT, J. P.; NAEEM, S.; HECTOR, A.; LEHMAN, C.; REICH, P. B.; SCHMID, B.; TILMAN, D. Conventional functional classification schemes underestimate the relationship with ecosystem functioning. *Ecology Letters*, v. 9, p. 111-120, 2006.

2 ALTA VARIABILIDADE INTRAESPECÍFICA NA DIETA E MORFOLOGIA EM COMUNIDADES DE PEIXES DE RIACHOS TROPICAIS

Manuscrito a ser submetido para o periódico *Hydrobiologia* no ano de 2015 e desenvolvido durante o período sanduíche sob a supervisão do Dr. Sébastien Villéger.

2.1 **Introdução**

As comunidades e populações ecológicas variam ao longo do tempo e espaço (ROSENZWEIG, 1995), principalmente devido a forte relação que existe entre a variabilidade dos processos ecológicos, os filtros ambientais e as interações bióticas nas comunidades. Entender como esses aspectos ecológicos influenciam a biodiversidade em diferentes níveis de organização tem sido um dos temas mais importantes na ecologia de comunidades. Esta abordagem de contabilizar as características biológicas dos organismos é particularmente interessante no contexto de diversidade funcional, pois a diversidade funcional reflete o uso dos recursos pelas espécies e suas demandas espaciais (LAVOREL; GARNIER, 2002), e é moldada pelas condições ambientais, podendo afetar assim o funcionamento dos ecossistemas (VIOLLE et al., 2011).

Em muitos casos, a diversidade funcional das assembleias ecológicas é mensurada baseando-se em valores das características ecológicas das espécies através das médias dos valores populacionais, pressupondo que a variabilidade intraespecífica é mais baixa do que a interespecífica (ALBERT et al., 2010a; BOLNICK et al., 2003). Apesar dos estudos ecológicos que abordam a variabilidade intrapopulacional ainda serem escassos (ver ALBERT et al., 2010b; CIANCIARUSO et al., 2009; PAVOINE; IZSÁK, 2014), a utilização desta ferramenta tem se tornado cada vez mais frequente (ALBERT et al., 2012; de BELLO et al., 2011; VIOLLE et al., 2011). Além disso, inúmeros estudos demonstraram que indivíduos da mesma espécie podem apresentar diferenças marcantes em relação a dieta, morfologia e história de vida (BLANCK; LAMOUROUX, 2007; POST et al., 2008; SVANBÄCK; BOLNICK, 2007) levando ao uso diferenciado dos recursos, as habilidades competitivas e/ou táticas anti-predatórias (BOLNICK et al., 2011).

As condições ambientais podem afetar tanto a variabilidade intraespecífica quanto a interespecífica. Porém, a resposta da variabilidade intraespecífica a gradientes ambientais tem sido pouco explorada, inclusive em comunidades de peixes (*e.g.* BLANCK; LAMOUROUX, 2007; BRANDL; BELLWOOD, 2014; ERÖS et al., 2009; GOLDSTEIN; MEADOR, 2004; MATTHEWS et al., 2010). Por exemplo, diferentes estruturas físicas de substrato, intensidade do fluxo de água, quantidade de matéria orgânica alóctone e autóctone, disponibilizam diferentes recursos para serem explorados pelas espécies de peixes (VANNOTE et al., 1980). Além disso, muitas espécies apresentam alta plasticidade na morfologia e hábitos alimentares (SVANBÄCK; PERSSON, 2004; WARD et al., 2006) e conseguem suportar variações na disponibilidade dos recursos e nas condições abióticas (GOULDING et al., 1988). Alguns aspectos ecológicos dos peixes, como uso do habitat, hábitos alimentares, morfologia e história de vida, podem variar entre as localidades de um mesmo rio (MANNA et al., 2012; TERESA; CASATTI, 2012), além da variabilidade ontogenética que também pode influenciar na composição funcional das comunidades (WOLFF et al., 2009). Desta forma, torna-se necessário avaliar os atributos ecológicos em relação a variabilidade intraespecífica e interespecífica em diferentes condições ambientais (MCGILL et al., 2006).

A variabilidade trófica é amplamente utilizada como descritora da estrutura das assembleias de peixes (BOYLE; HORN, 2006). No entanto, avaliar a composição da dieta das espécies de peixes é uma tarefa árdua, e a morfologia tem sido utilizada como descritora da dieta (POUILLY et al., 2003; SIBBING; NAGELKERKE, 2001; WARD-CAMPBELL et al., 2005). Porém, alguns estudos que avaliaram a relação entre morfologia e dieta a partir de valores médios das espécies rejeitaram essa hipótese e reportaram fraca correlação entre morfologia e dieta, o que sugere que os limites definidos pela morfologia para explicar a dieta são amplos demais para definir as mudanças que ocorrem nas estratégias alimentares dos peixes (ALBOUY et al., 2011; IBAÑEZ et al., 2007). Neste sentido, torna-se urgente e importante contabilizar a variabilidade intraespecífica morfológica e trófica nesta suposta explicação da dieta através dos atributos morfológicos.

No presente trabalho, a variabilidade intra e interespecífica da morfologia e dieta das espécies de duas assembleias de peixes em dois riachos pertencentes a diferentes biomas brasileiros foi avaliada. Assumindo que existe alta disponibilidade de recursos tróficos em ambos sistemas e que as espécies estudadas apresentam grande versatilidade no uso dos recursos ecológicos, espera-se que haja alta variabilidade intra e interespecífica e que as variações na dieta não sejam explicadas por diferenças morfológicas.

2.2 **Metodologia**

2.2.1 Coleta de dados

As coletas foram realizadas durante a estação seca nos meses de abril, maio e setembro de 2012 no riacho do semiárido e nos meses de junho, julho e outubro de 2012 no riacho da Mata Atlântica. Em cada localidade, um trecho de 200 metros foi delimitado e cercado por redes de malha (5mm entrenós), onde os peixes foram capturados através de pesca elétrica (MAZZONI et al., 2000) (Figura 7A), com o auxílio de redes de espera e redes de malha 5 mm (Figura 7B). Todos os exemplares foram anestesiados em uma solução de 0,4ml de eugenol, 3,6ml de metanol e 1L de água destilada, e posteriormente fixados em formalina 10%. Após sete dias, todos os espécimes foram conservados em álcool 70% e armazenados em potes separados por espécie.

Figura 7 - Técnicas de coleta nas duas áreas de estudo.

(a) (b)

Legenda: (a) - Amostragens através de pesca elétrica; (b) - redes de malha de 5 mm entrenós.
Fotos: Arquivo de fotos do Laboratório de Ecologia de Peixes – UERJ e do Laboratório de Ecologia de Rios do Semiárido – UFC, 2012.

2.2.2 Análise dos atributos morfológicos e tróficos

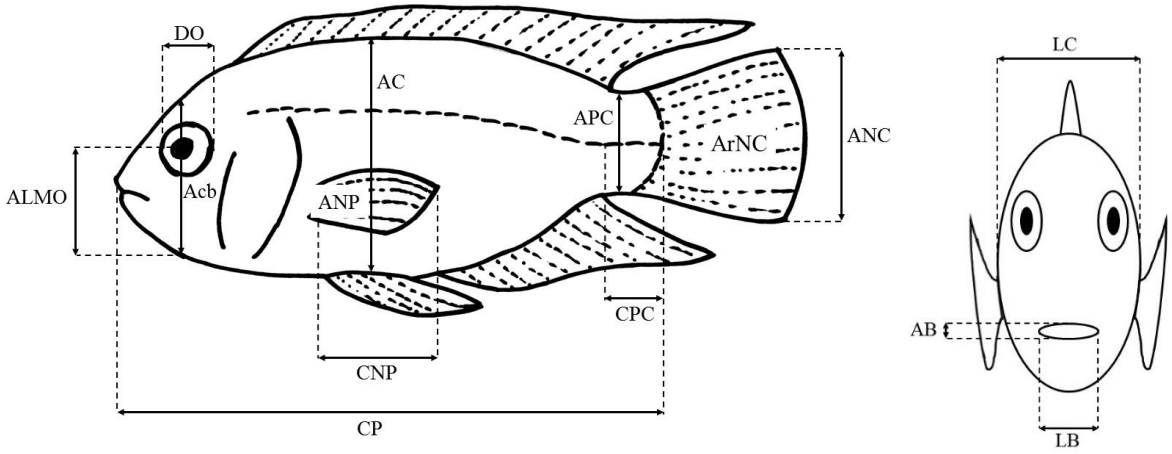
Um total de quatorze medidas morfológicas (Figura 8) foram registradas para cada indivíduo e o peso total também foi mensurado, segundo Villéger et al. (2010). Através dessas medidas, 13 atributos morfológicos (Tabela 6) foram calculados com o objetivo de descrever o tipo de aquisição alimentar e locomoção de cada indivíduo através de atributos relacionados ao tamanho e formato da boca, tamanho e formato do corpo, e áreas das nadadeiras (ALBOUY et al., 2010; MASON et al., 2008; MOUCHET et al., 2010; POUILLY et al., 2003; VILLÉGER et al., 2010; WINEMILLER, 1991).

Tabela 6 - Relação dos treze atributos morfológicos mensurados.

Atributo morfológico		Fórmula	Interpretação ecológica
Área do aparelho bucal	=	$\frac{LB \times AB}{LC \times AC}$	Natureza/tamanho dos itens alimentares capturados
Formato do aparelho bucal	=	$\frac{AB}{LB}$	Estratégia de captura dos itens alimentares
Quociente intestinal	=	$\frac{CoIn}{CP}$	Capacidade de digestão de itens pouco energéticos como vegetais e detritos
Tamanho do olho	=	$\frac{DO}{Acb}$	Detecção de presas
Posição do olho	=	$\frac{ALMO}{LC}$	Posição vertical na coluna d'água
Índice de compressão	=	$\frac{AC}{LC}$	Posição vertical na coluna d'água e hidrodinamismo
Superfície transversal do corpo	=	$\frac{log10((\pi/4 \times LC \times AC)+1)}{(log10\ Peso +1)}$	Influência da distribuição de peso ao longo do corpo no hidrodinamismo
Aspecto da nadadeira peitoral	=	$\frac{CNP^2}{ANP}$	Uso da nadadeira peitoral para propulsão
Compressão do pedúnculo caudal	=	$\frac{ANC}{APC}$	Eficiência na propulsão através da redução de tração
Aspecto da nadadeira caudal	=	$\frac{ANC^2}{ArNC}$	Uso da nadadeira caudal na propulsão e/ou direção
Razão da superfície das nadadeiras	=	$\frac{2 \times ANP}{ArNC}$	Tipo principal de propulsão entre a nadadeira caudal e peitoral
Superfície das nadadeiras sobre a razão do corpo	=	$\frac{(2 \times ANP) + ArNC}{\pi/4 \times LC \times AC}$	Aceleração e/ou eficiência de manobras
Comprimento relativo do pedúnculo caudal	=	$\frac{CPC}{CP}$	Eficiência de propulsão caudal

Nota: *CoIn* = comprimento do intestino. Os outros códigos das medidas morfológicas listados nas fórmulas matemáticas são equivalentes aos códigos da Figura 6.

Figura 8 - Medidas morfológicas mensuradas através de um paquímetro eletrônico para todos os indivíduos.



(a) (b)

Legenda: (a) visão lateral e (b) visão frontal peixe. (a): CP = comprimento padrão, AC = altura do corpo, ANC = altura da nadadeira caudal, ArNC = área da nadadeira caudal, CPC = comprimento do pedúnculo caudal, APC = altura do pedúnculo caudal, DO = diâmetro do olho, ALMO = altura da linha média dos olhos, Acb = altura da cabeça, CNP = comprimento da nadadeira peitoral, ANP = área da nadadeira peitoral. (b): LC = largura do corpo, AB = altura da boca, LB = largura da boca.

Todas as medidas foram mensuradas utilizando um paquímetro eletrônico de precisão 0,1 mm. Cada indivíduo foi pesado em uma balança eletrônica de precisão 0,001 g com o intuito de obter o peso corporal. Após a remoção e fixação das nadadeiras em um papel milimetrado, o número de campos foi contabilizado para obter todos os valores referentes as medidas das nadadeiras. Para as espécies da família Loricariidae, a posição do olho foi determinada igual a 1, pois seus olhos se localizam na parte superior da cabeça. Para as espécies da ordem Gymnotiformes que não possuem nadadeira caudal, o comprimento e área da nadadeira caudal ganharam valores iguais a zero.

Após a dissecção de todos os exemplares coletados, o comprimento do intestino (*CoIn*) (cm) e o peso do estômago (g) foram mensurados, e o estágio reprodutivo da gônada (para identificar a classe etária de cada indivíduo) também foi determinado. Indivíduos adultos foram considerados aqueles indivíduos que apresentaram algum tipo de desenvolvimento gonadal enquanto indivíduos jovens foram atribuídos a indivíduos imaturos, sem qualquer evidência de fase reprodutiva. O conteúdo alimentar de cada indivíduo foi conservado em álcool 70%, e a identificação dos itens alimentares foi realizada através de microscópio estereoscópio até o menor nível taxonômico possível de acordo com a literatura (BICUDO; BICUDO, 1970; MUGNAI et al., 2010; PASSOS et al., 2007; PES et al., 2005; SALLES et al., 2004;

TRIPLEHORN; JOHNSON, 2005). Os itens alimentares foram agrupados em sete categorias: peixe, algas, perifíton, matéria vegetal terrestre, invertebrados aquáticos, invertebrados terrestres e detritos, sendo esta última categoria representada por matéria orgânica fina particulada. A abundância relativa de cada categoria alimentar foi calculada para cada indivíduo, assim como o volume relativo de cada item dentro do estômago e/ou intestino (HYSLOP, 1980).

2.2.3 Análise de dados

Cada atributo morfológico foi reduzido a uma média nula e a um desvio padrão de 1, para que tivessem o mesmo peso, e então a distância Euclidiana foi calculada entre os indivíduos utilizando os valores padronizados dos atributos. Para a dieta, a abundância relativa dos itens alimentares foi utilizada para calcular a distância de Bray-Curtis entre todos os indivíduos. Com o intuito de comparar a variabilidade intra e interespecífica, duas análises de coordenadas principais (ACoP) foram realizadas, a partir da distância Euclidiana calculada para os dados morfológicos e distância de Bray-Curtis para os dados de dieta. Os quatro primeiros eixos de cada ACoP foram mantidos como representantes das características funcionais das espécies para a aplicação de análises posteriores. A distância entre os indivíduos no espaço multidimensional (4 eixos) foi fortemente correlacionada à distância inicial dos valores dos atributos (teste de Mantel: r = 0,948 e 0,943 para morfologia e dieta, respectivamente), justificando a utilização dos valores dos quatro primeiros eixos da ACoP em outras análises. Em cada assembleia, as análises para avaliar a variabilidade intraespecífica (*i.e.* diferenças entre indivíduos ou dentro das espécies) e a variabilidade interespecífica (*i.e.* entre espécies) foram as mesmas para os dados de morfologia e dieta. A variância de cada espécie foi calculada e uma análise de variância (ANOVA) em cada comunidade de peixes foi aplicada para testar a variabilidade intraespecífica *vs.* interespecífica para a posição individual em cada um dos quatro eixos da ACoP. As diferenças morfológicas e tróficas entre as espécies das assembleias também foram testadas através de uma análise de variância multivariada permutacional (PERMANOVA), com o intuito de confirmar os testes univariados.

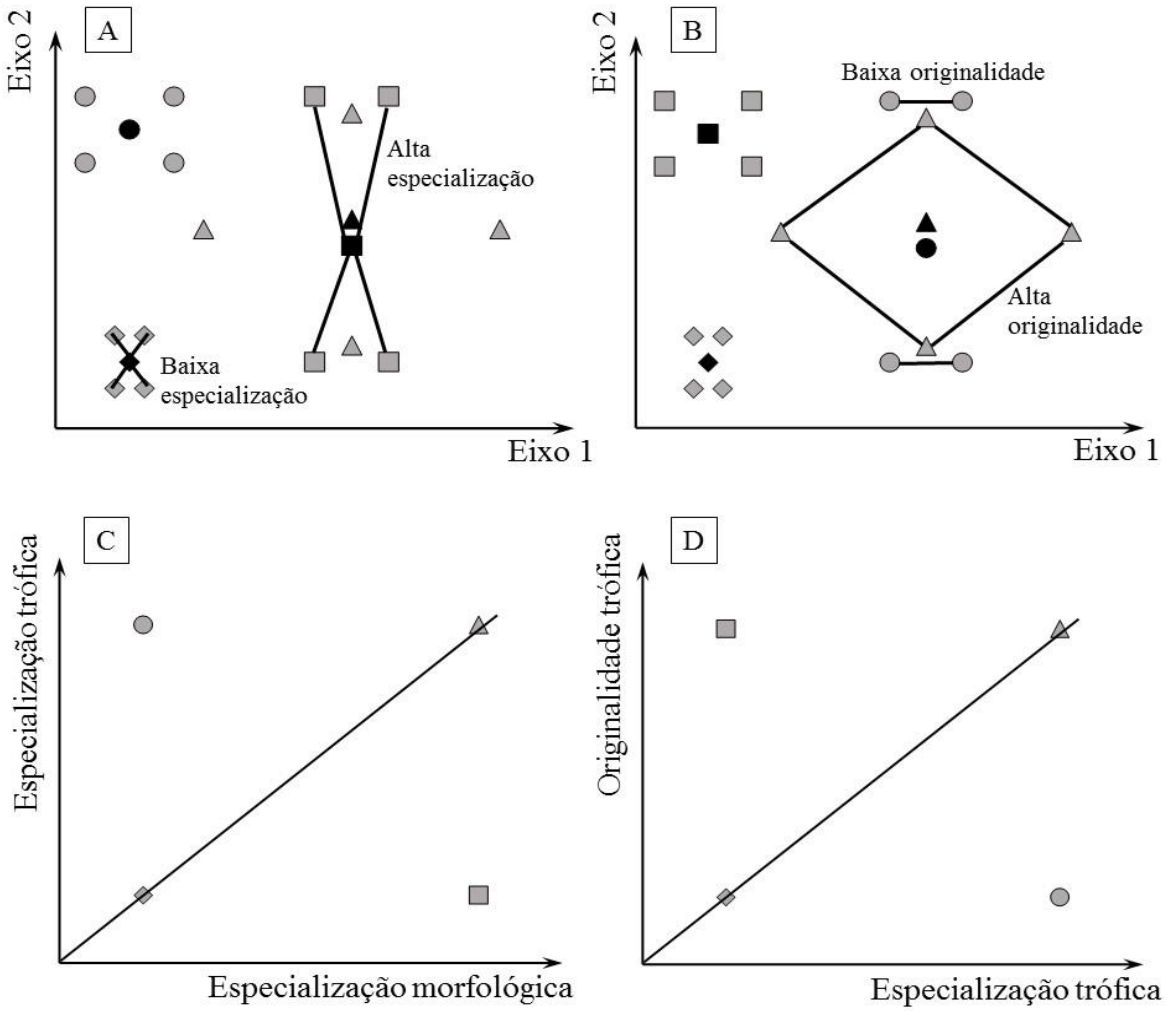
Assim como a variabilidade interespecífica, a variabilidade intraespecífica é um conceito que envolve diversos aspectos ecológicos (Figura 9). Por isso, a variabilidade

intraespecífica foi avaliada através dos índices de especialização e originalidade individual. Esses índices foram inicialmente desenvolvidos com o intuito de medir a diversidade funcional de uma comunidade baseada na média dos atributos de cada espécie (BUISSON et al., 2013; MOUILLOT et al., 2013). No presente trabalho, a especialização individual de uma espécie foi calculada como a distância média de um indivíduo hipotético até a média dos atributos da espécie dentro de um espaço multidimensional (Figura 9), tornando-se assim similar à definição comum de variabilidade, *i.e.* desvio padrão. Quando todos os indivíduos são idênticos, o desvio é zero, e aumenta conforme os indivíduos se diferenciam (*i.e.* baixa redundância funcional). No entanto, a alta especialização individual pode esconder diferentes níveis de originalidade individual, ou seja, podem existir grupos diferentes de indivíduos compostos por indivíduos similares ou um grande grupo composto por indivíduos com particularidades ecológicas. A originalidade individual de cada espécie foi avaliada como a média da similaridade entre pares de indivíduos (*i.e.* distância média ao vizinho mais próximo no espaço multidimensional) (Figura 9). Quando a espécie é representada por pares de indivíduos idênticos, a originalidade individual é baixa, porém aumenta quando determinados indivíduos são diferentes dos demais. Esses índices foram calculados para cada espécie a partir dos valores individuais dos atributos morfológicos e tróficos obtidos a partir dos quatro primeiros eixos da ACoP.

Finalmente, com o intuito de avaliar a explicação da dieta através da morfologia em cada assembleia, um teste de correlação de Mantel foi aplicado a partir das distâncias Euclidianas entre os indivíduos nos espaços multidimensionais (4 eixos) de cada ACoP. Para testar se é possível desconsiderar a variabilidade intraespecífica nesta relação entre morfologia e dieta, as mesmas análises foram aplicadas a partir dos valores médios dos atributos das espécies no espaço multidimensional (4 eixos).

Os dados utilizados em todas as análises foram referentes as espécies que apresentaram no mínimo, cinco indivíduos. O número de indivíduos por espécie foi mais baixo nas análises de dieta, pois alguns indivíduos apresentaram estômago vazio. Todas as análises foram realizadas no software R (R 3.1.0.,R *Development Core Team* 2014) utilizando os pacotes "*vegan*", "*ade4*" e "*ape*".

Figura 9 - Representação dos índices de especialização e originalidade individual como acesso da variabilidade intraespecífica na morfologia e dieta.



Legenda: Os espaços multidimensionais (apenas dois eixos para melhor visualização) obtidos pela ACoP em relação aos atributos morfológicos (A) e tróficos (B) para quatro espécies hipotéticas (símbolos geométricos) a partir de quatro indivíduos (símbolos de cor cinza). A média hipotética de cada espécie está representada pelos símbolos de cor preta. A especialização individual de duas espécies está ilustrada no painel A: valores altos (representados por quadrados) indicam que os indivíduos estão, em média, mais distantes da média da espécie enquanto valores mais baixos (representados por losangos) indicam que os indivíduos são mais similares (redundância funcional). A originalidade individual está ilustrada no painel B, onde valores baixos (círculos) indicam que todos os indivíduos possuem pelo menos um indivíduo com características similares as suas próprias características, e valores altos (triângulos) indicam que cada indivíduo possui características únicas. Neste exemplo, as quatro espécies hipotéticas possuem variabilidades intraespecíficas contrastantes em relação a morfologia e dieta (C) com diferentes valores de especialização e originalidade individual (D).

2.3 **Resultados**

2.3.1 Descrição das assembleias

No total, 231 indivíduos foram coletados no Rio Curu (semiárido), pertencentes a 4 ordens, 8 famílias e 13 espécies, e 306 indivíduos no Rio Guapiaçu (Mata Atlântica), pertencentes a 4 ordens, 8 famílias e 15 espécies (Tabela 7 e Figuras 10 e 11). As duas assembleias de peixes não apresentam nenhuma espécie em comum.

Tabela 7 - Ordens, famílias e espécies das duas assembleias em estudo com seus respectivos códigos.

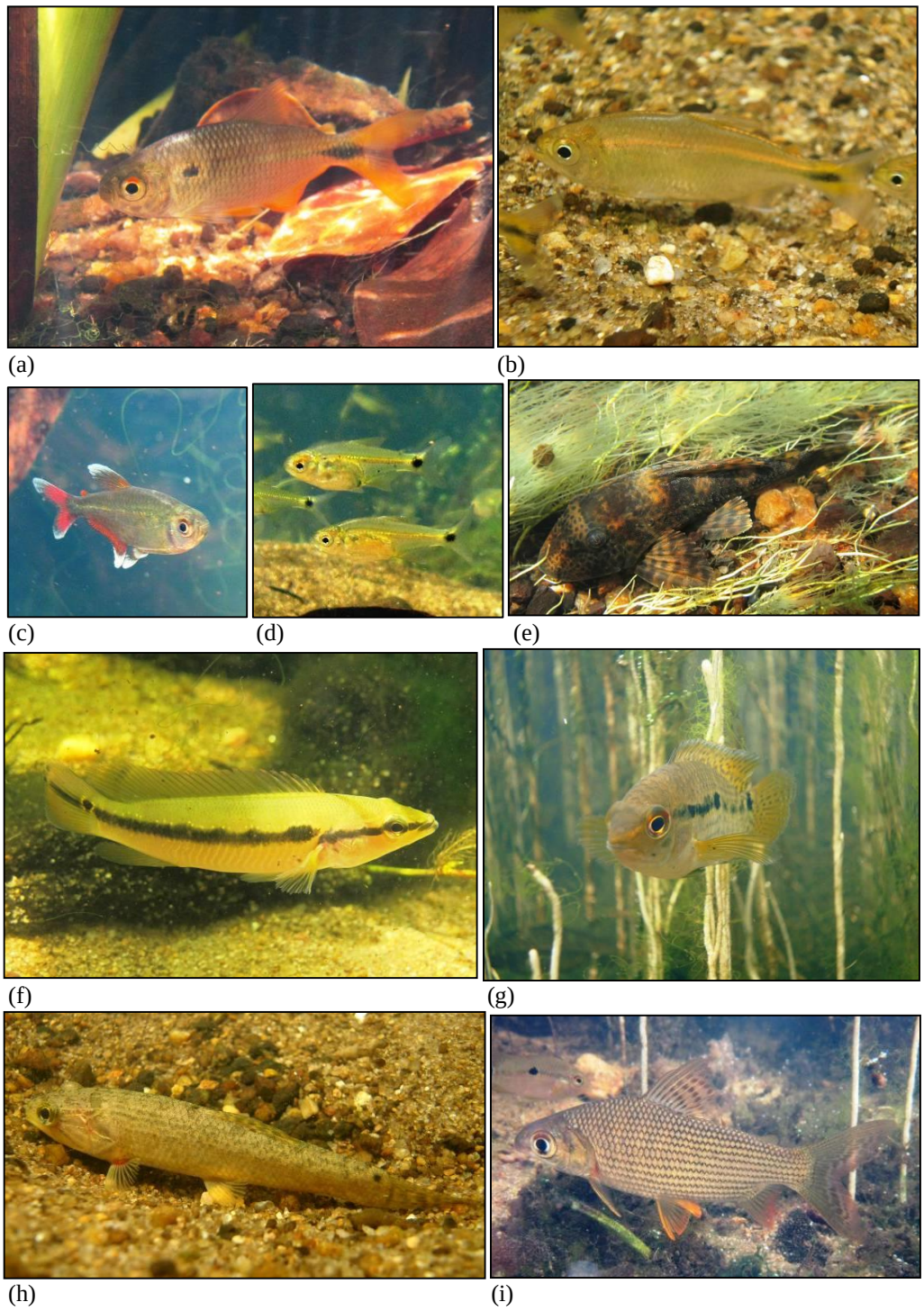
Ordens / Famílias	**Espécies**	**Código das espécies**	**Assembleia**
Characiformes			
Anostomidae	*Leporinus piau* Fowler, 1941	LP	SE
Characidae	*Astyanax hastatus* Myers, 1928	AH	MA
	Astyanax janeiroensis Eigenmann, 1908	AJ	MA
	Astyanax taeniatus (Jenyns, 1842)	AT	MA
	Bryconamericus sp.	BRY	MA
	Mimagoniates microlepis (Steindachner, 1877)	MM	MA
	Astyanax bimaculatus (Linnaeus, 1758)	AB	SE
	Astyanax fasciatus (Cuvier, 1819)	AF	SE
	Compsura heterura Eigenmann, 1915	CH	SE
	Serrapinnus piaba (Lütken, 1875)	SP	SE
Crenuchidae	*Characidium vidali* Travassos, 1967	CV	MA
Erythrinidae	*Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794)	HM	SE
Prochilodontidae	*Prochilodus brevis* Steindachner, 1875	PB	SE
Cyprinodontiformes			
Poeciliidae	*Phalloceros* sp.	PHA	MA
	Poecilia vivipara Bloch and Schneider, 1801	PV	SE
	Poecilia reticulata Peters, 1859	PR	SE
Gymnotiformes			
Gymnotidae	*Gymnotus pantherinus* (Steindachner, 1908)	GP	MA
Perciformes			
Cichlidae	*Cichlasoma orientale* Kullander, 1983	CO	SE
	Crenichicla menezesi Ploeg, 1991	CM	SE
Siluriformes			
Auchenipteridae	*Parauchenipterus galeatus* (Linnaeus, 1766)	PG	SE
Callichthyidae	*Scleromystax barbatus* (Quoy and Gaimard, 1824)	SB	MA
Heptapteridae	*Acentronichthys leptos* Eigenmann and Eigenmann, 1889	AL	MA
	Pimelodella lateristriga (Lichtenstein, 1823)	PL	MA
Loricariidae	*Ancistrus multispinis* (Regan, 1912)	AM	MA
	Schizolecis guntheri (Miranda Ribeiro, 1918)	SG	MA
	Rineloricaria sp.	RI	MA
	Hypostomus jaguribensis (Fowler, 1915)	HJ	SE
Trichomycteridae	*Trichomycterus* sp.	TRI	MA

Nota: MA = Assembleia da Mata Atlântica; SE = Assembleia do semiárido.

Figura 10 - Algumas espécies do Rio Guapiaçu, Rio de Janeiro – RJ.

Legenda: *Scleromystax barbatus* (A); *Schizolecis guntheri* (B); *Phalloceros* sp. (C); *Pimelodella lateristriga* (D); *Mimagoniates microlepis* (E); *Acentronichthys leptos* (F); *Astyanax taenitaus* (G); *Rineloricaria* sp. (H); *Characidium vidali* (I).
Fotos: Luisa Manna, 2012.

Figura 11 - Algumas espécies do Rio Curu, Pentecoste – CE.



Legenda: *Astyanax bimaculatus* (A); *Astyanax fasciatus* (B); *Compsura heterura* (C); *Serrapinus piaba* (D); *Hypostomus jaguribensis* (E); *Crenicichla menezesi* (F); *Cichlasoma orientale* (G); *Hoplias malabaricus* (H); *Prochilodus brevis* (I).
Fotos: Luisa Manna, 2012.

A assembleia da Mata Atlântica apresentou, em média, 20 indivíduos por espécie nas análises morfológicas (máximo = 44; mínimo = 6; dp = 11,5) e tróficas (máximo = 44; mínimo = 7; dp = 10,6). A assembleia do semiárido apresentou, em média, 18 indivíduos por espécie (máximo = 54; mínimo = 5; dp = 11,1) para os atributos morfológicos e 14 indivíduos para dieta (máximo = 46; mínimo = 5; dp = 11,1).

Indivíduos de diferentes classes de tamanho foram coletados para todas as espécies, exceto para *Parauchenipterus galeatus* da assembleia do semiárido, onde nenhum indivíduo jovem foi coletado. Em média, 13 indivíduos adultos e 7 jovens foram coletados para cada espécie na assembleia da Mata Atlântica (máximo = 30; mínimo = 1; dp = 6,8), e 10 indivíduos adultos e 6 jovens na assembleia do semiárido (máximo = 41; mínimo = 1; dp = 7,9). O comprimento padrão médio por espécie variou de 19,03 mm a 176,10 mm (média=62,87 mm, dp=38,3) na assembleia da Mata Atlântica, e de 14,26 mm a 150,59 mm (média=62,66 mm, dp=45,6) na assembleia do semiárido (Tabela 8).

Tabela 8 - Distribuição de tamanho para cada espécie das duas assembleias em estudo.

	Comprimento padrão (mm)				Número de indivíduos	
	Máximo	Mínimo	Média	Desvio padrão	Jovens	Adultos
Mata Atlântica						
Astyanax janeiroensis (AJ)	92,45	58,12	82,56	12,60	1	5
Astyanax taeniatus (AT)	106,88	67,14	85,72	12,59	6	11
Astyanax hastatus (AH)	63,9	51,08	57,36	3,37	4	17
Bryconamericus sp. (BRY)	50,73	32,12	41,84	5,25	9	14
Mimagoniates microlepis (MM)	48,21	13,56	29,92	8,46	17	27
Schizolecis guntheri (SG)	47,62	28,93	38,05	5,07	5	12
Trichomycterus sp. (TRI)	54,79	27,49	42,02	9,58	3	5
Gymnotus pantherinus (GP)	221,43	112,59	176,10	33,19	1	9
Ancistrus multispinis (AM)	78,50	27,59	47,24	21,16	6	3
Acentronichthys leptos (AL)	77,43	28,60	57,22	13,42	8	11
Scleromystax barbatus (SB)	65,39	24,37	49,59	10,95	4	16
Rineloricaria sp. (RI)	146,99	61,44	100,73	22,92	8	16
Phalloceros sp. (PHA)	27,68	15,3	19,03	3,14	5	13
Characidium vidalli (CV)	62,22	24,17	44,46	9,20	13	30
Pimelodella lateristriga (PL)	106,61	27,32	71,18	21,43	15	14
Semiárido						
Parauchenipterus galetaus (PG)	166,10	140,60	150,59	7,30	0	10
Prochilodus brevis (PB)	219,00	61,02	106,95	50,25	5	6
Leporinus piau (LP)	228,00	72,82	138,50	49,31	1	5
Hypostomus jaguribensis (HJ)	150,17	16,73	99,29	57,01	2	3
Compsura heterura (CH)	27,52	17,58	23,90	2,33	13	41
Serrapinus piaba (SP)	32,09	23,68	28,02	1,94	5	20
Astyanax fasciatus (AF)	72,54	32,57	46,38	9,35	9	14
Astyanax bimaculatus (AB)	68,50	20,09	43,01	14,81	3	7
Hoplias malabaricus (HM)	272,00	17,91	56,25	65,08	14	2
Poecillia vivipara (PV)	32,29	15,96	23,72	4,62	16	20
Poecillia reticulata (PR)	20,33	11,70	14,26	2,91	5	4
Cichlasoma orientale (CO)	70,58	12,58	44,71	23,50	6	8
Crenicichla menezesi (CM)	95,18	24,69	38,94	20,76	9	6

2.3.2 Variabilidade intraespecífica *vs*. interespecífica

A variabilidade morfológica das espécies (variação intraespecífica), representada pelos valores de variância, foi, em média, maior na assembleia do semiárido do que na assembleia da Mata Atlântica: 2,58, 0,64, 0,55, 1,13 *vs*. 0,53, 0,31, 0,17, 0,22, respectivamente para cada um dos quatro eixos morfológicos da ACoP. Uma diferença similar, porém menor, foi identificada em relação a variabilidade trófica (Tabelas 9 e 10).

Tabela 9 - Valores de variância dos quatro primeiros eixos da PCoA para morfologia e dieta de cada espécie da assembleia da Mata Atlântica.

	Morfologia				**Dieta**			
	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3	Eixo 4	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3	Eixo 4
Astyanax taeniatus (AT)	0,301	0,153	0,210	0,043	0,036	0,014	0,006	0,024
Astyanax hastatus (AH)	0,043	0,187	0,109	0,085	0,052	0,015	0,025	0,020
Bryconamericus sp. (BRY)	0,094	0,235	0,067	0,057	0,029	0,035	0,004	0,018
Mimagoniates microlepis (MM)	1,524	1,033	0,756	1,128	0,039	0,052	0,053	0,017
Schizolecis guntheri (SG)	0,169	0,103	0,091	0,034	0,002	0,008	0,074	0,031
Trichomycterus sp. (TRI)	0,392	0,207	0,087	0,193	0,090	0,001	0,026	0,009
Gymnotus pantherinus (GP)	0,090	0,035	0,010	0,014	0,003	0,006	0,008	0,0008
Ancistrus multispinis (AM)	2,144	0,420	0,169	0,696	0,001	0,0006	0,037	0,006
Acentronichthys leptos (AL)	0,332	0,295	0,089	0,088	0,049	0,028	0,024	0,014
Scleromystax barbatus (SB)	0,150	0,638	0,140	0,142	0,002	0,0008	0,004	0,00008
Rineloricaria sp. (RI)	0,508	0,162	0,203	0,062	0,070	0,005	0,035	0,017
Phalloceros sp. (PHA)	0,352	0,154	0,121	0,176	0,058	0,005	0,025	0,022
Characidium vidali (CV)	0,559	0,237	0,218	0,348	0,016	0,0008	0,010	0,005
Pimelodella lateristriga (PL)	0,806	0,527	0,110	0,136	0,059	0,034	0,008	0,008

Tabela 10 - Valores de variância dos quatro primeiros eixos da PCoA para morfologia e dieta de cada espécie da assembleia do semiárido.

	Morfologia				**Dieta**			
	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3	Eixo 4	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3	Eixo 4
Prochilodus brevis (PB)	4,071	0,719	1,582	1,260	0,055	0,0008	0,015	0,002
Leporinus piau (LP)	5,912	1,205	1,795	4,835	0,105	0,039	0,070	0,009
Hypostomus jaguribensis (HJ)	13,325	3,563	0,814	5,691	0,0009	0,001	0,081	0,013
Compsura heterura (CH)	0,132	0,472	0,314	0,150	0,0007	0,005	0,00006	0,0008
Serrapinus piaba (SP)	0,160	0,314	0,131	0,164	0,040	0,001	0,005	0,012
Astyanax fasciatus (AF)	0,251	0,339	0,307	0,089	0,052	0,052	0,004	0,018
Astyanax bimaculatus (AB)	0,942	0,505	0,760	0,227	0,080	0,021	0,013	0,043
Hoplias malabaricus (HM)	1,083	0,143	0,278	0,139	0,076	0,014	0,001	0,002
Poecillia vivipara (PV)	0,481	0,074	0,138	0,151	0,170	0,010	0,038	0,016
Poecillia reticulata (PR)	0,639	0,223	0,175	0,311	0,049	0,001	0,003	0,005
Cichlasoma orientale (CO)	2,868	0,147	0,381	0,449	0,047	0,002	0,007	0,002
Crenicichla menezesi (CM)	1,200	0,055	0,037	0,143	0,031	0,033	0,001	0,005

A ANOVA revelou diferenças significativas na variabilidade interespecífica em relação a morfologia e dieta nas duas assembleias (Tabela 11). Os valores de F da ANOVA foram, em média, maiores para morfologia do que para dieta em ambas as assembleias (assembleia da Mata Atlântica - valores médios de F = 113,84 para morfologia e valores médios de F = 30,69 para dieta; assembleia do semiárido - valores médios de F = 74,36 para morfologia e valores médios de F = 16,19 para dieta), demonstrando que a razão entre variabilidade intra e interespecífica foi maior para dieta do que para morfologia. Além disso, os valores de F foram maiores na assembleia da Mata Atlântica para os dois atributos (morfologia e dieta), o que garante maior importância da variabilidade interespecífica nesta assembleia quando comparada à assembleia do semiárido.

Tabela 11 - Resultados da ANOVA a partir dos quatro primeiros eixos da ACoP na morfologia e dieta das duas assembleias em estudo.

	Mata Atlântica				Semiárido			
	Morfologia		Dieta		Morfologia		Dieta	
	F	valor de *p*	F	valor de *p*	F	valor de *p*	F	valor de *p*
Eixo 1	78,94	<0,001	43,17	<0,001	69,27	<0,001	19,32	<0,001
Eixo 2	83,83	<0,001	46,62	<0,001	124,7	<0,001	9,62	<0,001
Eixo 3	226,1	<0,001	7,92	<0,001	59,28	<0,001	22,05	<0,001
Eixo 4	66,48	<0,001	25,07	<0,001	44,21	<0,001	13,79	<0,001

Da mesma forma, a análise de variância multivariada permutacional (PERMANOVA) de todos os eixos da ACoP combinados revelou diferenças significativas entre as espécies das duas assembleias tanto para morfologia (Mata Atlântica — F=28,46; p<0.001 e semiárido — F=15,77; p<0.001) quanto para dieta (Mata Atlântica — F=27.19; p<0.001 e semiárido — F=13.64; p<0.001). Valores de F menores para a assembleia do semiárido indicam alto nível de variabilidade intraespecífica.

2.3.3 Especialização e originalidade individual

A especialização individual das espécies foi mais alta que a originalidade individual, tanto para os aspectos morfológicos quanto para os tróficos, nas duas assembleias (Tabela 12). Na assembleia da Mata Atlântica, os valores médios de especialização e originalidade individual da morfologia para todas as espécies foram de 0,20 (dp = 0,08) e 0,12 (dp = 0,03),

respectivamente, enquanto na assembleia do semiárido, o valor médio de especialização individual foi de 0,26 (dp = 0,14) e de originalidade individual foi de 0,16 (dp = 0,16). Para dieta, o valor médio de especialização individual foi de 0,49 (dp = 0,30) na assembleia da Mata Atlântica, e de 0,40 (dp = 0,32) na assembleia do semiárido, enquanto o valor médio de originalidade individual foi de 0,17 (dp = 0,13) na assembleia da Mata Atlântica e de 0,14 (dp = 0,16) na assembleia do semiárido.

Tabela 12 - Especialização e originalidade individual na morfologia e dieta de cada espécie.

	Mata Atlântica				**Semiárido**			
	Morfologia		Dieta		Morfologia		Dieta	
	Esp	*Ori*	*Esp*	*Ori*	*Esp*	*Ori*	*Esp*	*Ori*
Anostomidae								
Leporinus piau (LP)	-	-	-	-	0,361	0,242	0,564	0,264
Characidae								
Astyanax janeiroensis (AJ)	0,204	0,129	-	-	-	-	-	-
Astyanax taeniatus (AT)	0,202	0,122	0,819	0,245	-	-	-	-
Astyanax hastatus (AH)	0,191	0,096	0,479	0,239	-	-	-	-
Bryconamericus sp. (BRY)	0,062	0,097	0,493	0,140	-	-	-	-
Mimagoniates microlepis (MM)	0,215	0,157	0,761	0,269	-	-	-	-
Astyanax fasciatus (AF)	-	-	-	-	0,180	0,091	0,512	0,116
Astyanax bimaculatus (AB)	-	-	-	-	0,169	0,113	0,536	0,110
Compsura heterura (CH)	-	-	-	-	0,233	0,106	0	0
Serrapinus piaba (SP)	-	-	-	-	0,160	0,091	0,429	0,085
Crenuchidae								
Characidium vidalli (CV)	0,157	0,114	0,484	0,077	-	-	-	-
Erythrinidae								
Hoplias malabaricus (HM)	-	-	-	-	0,147	0,131	0,417	0,113
Prochilodontidae								
Prochilodus brevis (PB)	-	-	-	-	0,331	0,201	0	0
Poeciliidae								
Phalloceros sp. (PHA)	0,242	0,092	0,610	0,430	-	-	-	-
Poecillia reticulata (PR)	-	-	-	-	0,267	0,129	0,805	0,209
Poecillia vivipara (PV)	-	-	-	-	0,163	0,078	0,694	0,275
Gymnotidae								
Gymnotus pantherinus (GP)	0,318	0,067	0	0	-	-	-	-
Callichthyidae								
Scleromystax barbatus (SB)	0,167	0,111	0,454	0,071	-	-	-	-
Heptapteridae								
Acentronichthys leptos (AL)	0,140	0,084	0,484	0,184	-	-	-	-
Pimelodella lateristriga (PL)	0,145	0,107	0,439	0,185	-	-	-	-
Loricaridae								
Ancistrus multispinis (AM)	0,308	0,222	0,938	0,165	-	-	-	-
Rineloricaria sp. (RI)	0,406	0,130	0,531	0,378	-	-	-	-
Schizolecis guntheri (SG)	0,180	0,098	0,932	0,196	-	-	-	-
Hypostomus jaguribensis (HJ)	-	-	-	-	0,629	0,679	0,938	0,612
Trichomycteridae								
Trichomycterus sp. (TRI)	0,159	0,174	0	0	-	-	-	-
Cichlidae								
Cichlasoma orientale (CO)	-	-	-	-	0,159	0,093	0,414	0,141
Crenicichla menezesi (CM)	-		-		0,159	0,090	0	0
Auchenipteridae								
Parauchenipterus galeatus (PG)	-	-	-	-	0,426	0,116	-	-
Média total	**0,20**	**0,12**	**0,49**	**0,17**	**0,26**	**0,16**	**0,40**	**0,16**

Nota: *Esp* = especialização individual; *Ori* = originalidade individual.

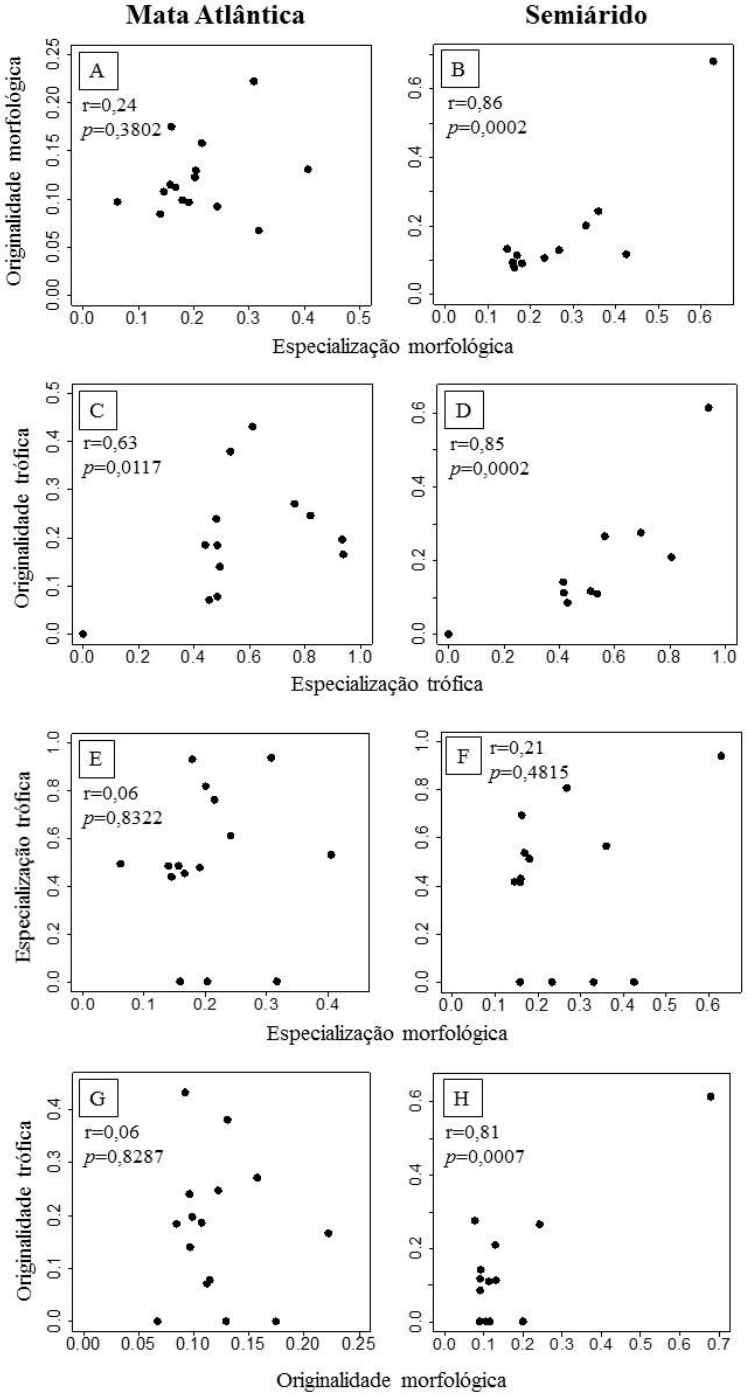
A correlação entre especialização e originalidade individual morfológica não foi significativa na assembleia da Mata Atlântica (r=0,24; *p*=0,3802. Figura 12A), enquanto na assembleia do semiárido, foi significativa (r=0,86; *p*=0,0002, Figura 12B). A correlação entre especialização e originalidade individual trófica foi fortemente significativa para ambas as assembleias em estudo (Mata Atlântica: r=0,63; *p*=0,0117 e semiárido: r=0,85; *p*=0,0002, Figuras 12C e 12D, respectivamente). Não houve correlação significativa entre especialização individual morfológica e trófica nas duas assembleias (Mata Atlântica: r=0,06; *p*=0,8388 e semiárido: r=0,21; *p*=0,4815, Figuras 12E e 12F, respectivamente), já para originalidade individual, uma correlação significativa foi encontrada apenas na assembleia do semiárido (Mata Atlântica: r=0,06; *p*=0,8287 e semiárido: r=0,81; *p*=0,0007, Figuras 12G e 12H, respectivamente).

2.3.4 Efeito da variabilidade intraespecífica na correlação entre morfologia e dieta

A distância média dos atributos ecológicos entre os indivíduos foi de 3,63 na assembleia da Mata Atlântica e de 3,60 na assembleia do semiárido, enquanto a distância média entre as espécies foi de 3,64 na assembleia da Mata Atlântica e de 4,27 na assembleia do Semiárido. Em relação aos dados de dieta, a distância média entre os indivíduos foi de 0,60 na assembleia da Mata Atlântica e 0,45 na assembleia do Semiárido, enquanto a distância média entre as espécies foi de 0,50 na assembleia da Mata Atlântica e 0,47 na assembleia do Semiárido.

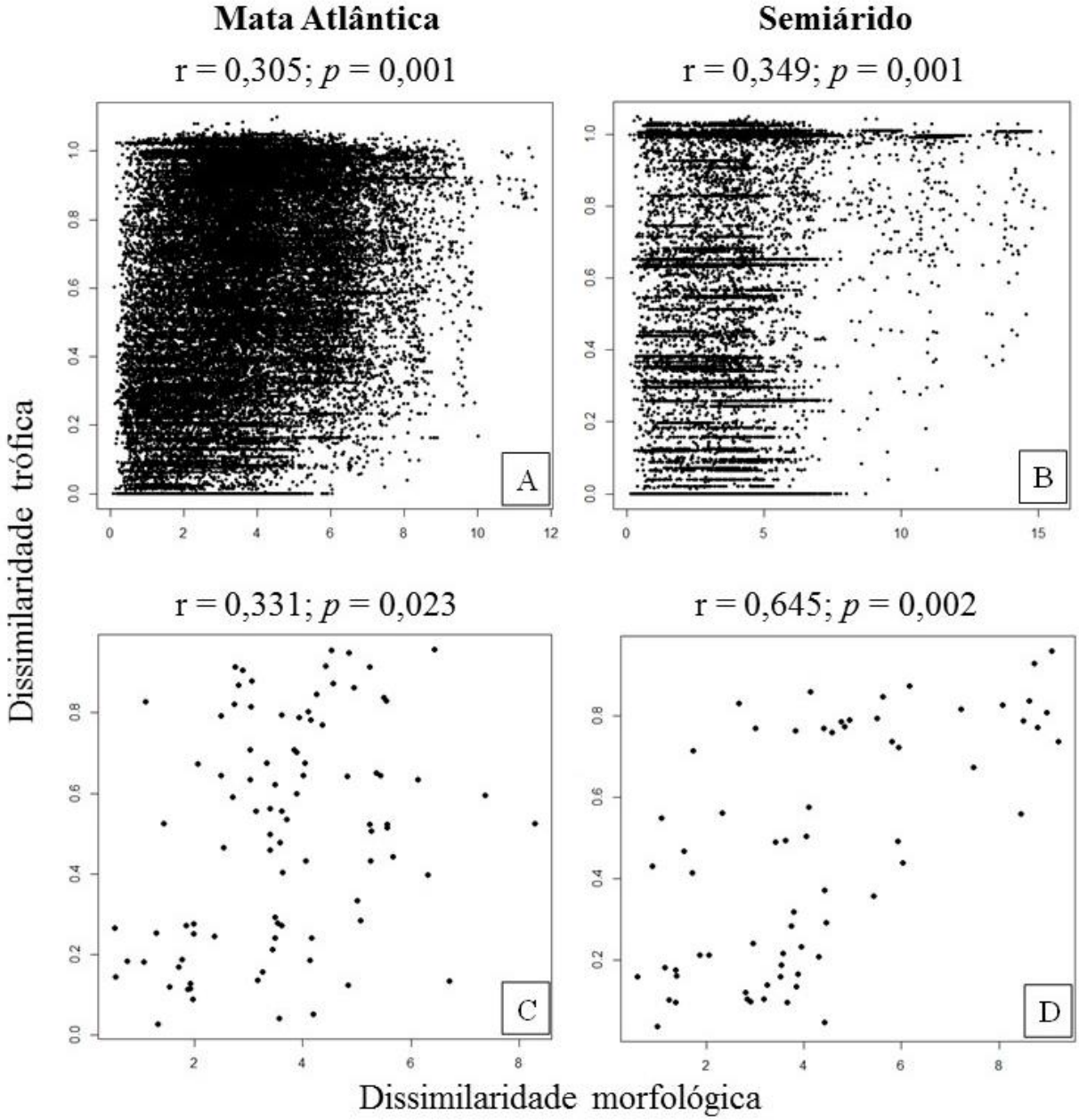
As correlações entre as dissimilaridades morfológicas e tróficas entre os indivíduos foram significativas, porém fracas, nos dois ecossistemas (Mata Atlântica - r=0,305; semiárido - r=0,349, Figuras 13A e 13B, respectivamente). As correlações entre as dissimilaridades morfológicas e tróficas mensuradas a partir dos valores médios das espécies foram maiores em ambos os ecossistemas, sendo que o valor mais alto foi encontrado na assembleia do semiárido (Mata Atlântica - r=0,331; semiárido - r=0,654, Figuras 13C e 13D, respectivamente).

Figura 12 - Correlações entre os índices de especialização e originalidade individual nas duas assembleias de peixes.



Legenda: (A e B) correlação entre especialição e originalidade individual morfológica; (C e D) correlação entre especialização e originalidade individual trófica; (E e F) correlação entre especialização individual trófica e morfológica; (G e H) correlação entre originalidade individual trófica e morfológica. Os valores de r são referentes aos coeficientes das correlações de Pearson com seus respectivos valores de *p*.

Figura 13 - Correlação entre a dissimilaridade morfológica e trófica dos peixes nas assembleias da Mata Atlântica e Semiárido.



Legenda: Os gráficos no topo da figura indicam correlações obtidas a partir dos valores de indivíduos (A , B), *i.e.* distância euclidiana a partir dos valores dos quatro primeiros eixos da ACoP em relação aos dados morfológicos e tróficos. Os gráficos na parte inferior da figura mostram resultados obtidos a partir dos valores de média dos atributos das espécies (C, D). Valores do teste de correlação de Mantel encontram-se acima de cada gráfico.

2.4 **Discussão**

A variabilidade intraespecífica na dieta das duas assembleias em estudo foi maior quando comparada a morfologia, confirmando assim o uso diferencial dos recursos tróficos pelos indivíduos. *Mimagoniates microlepis*, espécie pertencente a assembleia da Mata Atlântica, e *Poecilia reticulata*, espécie pertencente a assembleia do semiárido, foram as espécies com a maior variabilidade intraespecífica na dieta; fato que pode estar relacionado a alta plasticidade trófica e as diferenças ontogenéticas (BRANDL; BELLWOOD, 2014; GREY, 2001; GUO et al., 2014). Esses aspectos podem influenciar a variação dentro de cada espécie e entre espécies, e estão relacionados às alterações durante o desenvolvimento das características morfológicas, fisiológicas e comportamentais dos peixes (AMUNDSEN et al., 2003; BONATO; FIALHO, 2014; WOOTON, 1990). Ao contrário da variabilidade intraespecífica, a variação entre as espécies (variabilidade interespecífica) foi maior para morfologia devido a diferenças fenotípicas e taxonômicas que são mais evidentes entre espécies do que entre indivíduos da mesma espécie. Além disso, a maior variabilidade interespecífica foi observada na assembleia da Mata Atlântica para morfologia e dieta. No riacho da Mata Atlântica, um maior número de famílias e espécies foi analisado, resultando em uma composição taxonômica mais diversa nesta assembleia, o que permite uma variabilidade interespecífica mais alta. Adicionalmente, as duas assembleias se localizam em ambientes com diferentes condições abióticas, como estrutura física dos micro-hábitats e disponibilidade de recursos, o que pode explicar a diferença no nível de variabilidade interespecífica entre as duas assembleias de peixes.

Os aspectos relacionados à especialização individual e originalidade individual para morfologia e dieta apresentaram padrões contrastantes. Levando em consideração a complementaridade entre a originalidade e a especialização individual, as diferenças entre os valores dos dois índices sugerem o uso da originalidade como uma ferramenta importante na avaliação da variabilidade intraespecífica da morfologia e da dieta, onde alta originalidade individual indica diferenças entre pares de indivíduos e, assim, particularidades raras de alguns indivíduos podem ser reveladas. Por exemplo, indivíduos de duas espécies da ordem Siluriformes, uma pertencente a cada assembleia (*Trichomycterus* sp. da assembleia da Mata Atlântica e *Hypostomus jaguribensis* da assembleia do semiárido), foram, em média, mais originais do que especializados. O padrão de alta originalidade individual entre pares de

indivíduos revela alta variabilidade intraespecífica e está relacionado a um alto nível de singularidade dos indivíduos. Além disso, a especialização individual é apenas um dos componentes da variabilidade intraespecífica (ARAÚJO et al., 2011), e nossos resultados demonstram que o aspecto da originalidade individual pode nos trazer informações complementares acerca da variabilidade intraespecífica (MATTHEWS et al., 2010; SVANBÄCK; PERSSON, 2004).

Algumas espécies com elevada especialização individual morfológica ou trófica apresentaram originalidade individual alta e/ou baixa para a mesma característica (Figura 10). Por exemplo, na assembleia da Mata Atlântica, *Phalloceros* sp., *Rineloricaria* sp. e *Gymnotus pantherinus*, que possuem dimorfismo sexual e/ou variações ontogenéticas (BISAZZA; PILASTRO, 1997; GALINDO-VILLEGAS; SOSA-LIMA, 2002; LEAL et al., 2011; PY-DANIEL; FERNANDES, 2005), e quatro espécies da assembleia do semiárido (*Prochilodus brevis*, *Poecillia reticulata*, *Poecillia vivipara* e *Parauchenipterus galeatus*), apresentaram alta especialização individual morfológica. Entretanto, a originalidade individual dessas espécies foi baixa, o que significa que os pares de indivíduos do mesmo sexo ou classe etária são morfologicamente similares. Duas espécies da ordem Loricariidae (*Ancistrus multispinis* da assembleia da Mata Atlântica e *Hypostomus jaguribensis* da assembleia do semiárido) exibiram altos valores tanto para especialização intraespecífica quanto para originalidade intraespecífica em relação a morfologia. Essas duas espécies apresentaram particularidades no formato do corpo, com valores altos para o comprimento do pedúnculo caudal e para a superfície das nadadeiras, o que está relacionado a uma forte eficiência de propulsão no nado, permitindo assim a ocupação de microhabitats com alto fluxo de água (GUIMARÃES et al., 2010). Além disso, alguns loricarídeos (*e.g.* espécies do gênero *Ancistrus*), apresentam dimorfismo sexual na morfologia, como por exemplo, um complexo elaborado de odontódeos na parte lateral da cabeça que estão presentes em machos maduros (SABAJ et al., 1999), contribuindo assim para a alta variabilidade entre os indivíduos.

A maioria das espécies apresentou alta especialização individual e alta originalidade individual na dieta (ver Figuras 10C e 10D). Isso mostra que hábitos alimentares são mais versáteis que os atributos morfológicos, e que indivíduos estão mais aptos a mudar esses hábitos, resultando assim em maior originalidade individual (ARAÚJO et al., 2008, 2011). A plasticidade na dieta é um aspecto marcante dos peixes neotropicais, e a maioria das espécies consegue mudar de um item alimentar a outro conforme as mudanças dos recursos tróficos disponíveis. Além disso, a plasticidade pode explicar as alterações ontogenéticas na dieta de

muitas espécies (GUO et al., 2014; MANNA et al., 2012), e as diferenças tróficas podem ser explicadas pelas diferenças no tamanho do corpo dos indivíduos, onde indivíduos maiores são capazes de consumir presas maiores com maior eficiência (WEISE et al., 2010). No entanto, algumas espécies apresentaram comportamento especializado com valores de especialização individual e originalidade individual iguais a 0 (valores nulos), o que significa consumo de itens alimentares exclusivos. O alto consumo de invertebrados por *Astyanax janeiroensis*, *Gymnotus pantherinus* e *Trychomycterus* sp. (pertencentes a assembleia da Mata Atlântica), e *Compsura heterura* e *Crenicichla menezesi* (pertencentes a assembleia do semiárido) pode ter contribuído para os valores nulos dos índices. Para as espécies *Prochilodus brevis* e *Parauchenipterus galeatus*, da assembleia do semiárido, os valores nulos de especialização individual e originalidade individual podem ser explicados pelo consumo exclusivo de detritos e hábitos alimentares carnívoros/piscívoros, respectivamente. De fato, as espécies da família Characidae se alimentam de forma oportunista e generalista (LOBÓN-CERVIA; BENNEMANN, 2000; MANNA et al., 2012), além da presença de espécies consideradas predadores de emboscada ser comum nas assembleias de peixes de riacho (BREJÃO et al., 2013). Em relação as espécies da família Loricariidae, apesar de serem consideradas espécies que forrageiam exclusivamente no perifíton, elas podem ingerir uma grande variedade de presas associadas ao substrato durante o forrageio (MAZZONI et al., 2010). Além disso, as condições abióticas, como heterogeneidade do micro-hábitat (VIOLLE et al., 2011) e disponibilidade de recursos (EVANGELISTA et al., 2014), podem influenciar a variabilidade trófica.

A variabilidade morfológica não foi fortemente relacionada à dissimilaridade trófica entre as espécies das duas assembleias em estudo, sugerindo que a morfologia não deve ser considerada um bom preditor dos hábitos alimentares de peixes neotropicais. Além disso, nossos coeficientes de correlação foram mais baixos do que aqueles encontrados em estudos anteriores. Por exemplo, Ibañez et al. (2007) estudaram as relações entre dieta e morfologia em 30 espécies de peixes de riachos tropicais da Amazônia boliviana e encontraram coeficientes de 0,953 e 0,757 para os dois primeiros eixos da RDA (Análise de Redundância). Os resultados sugerem que as diferenças morfológicas (*e.g.* formato da boca e tamanho da abertura da boca), que determinaram os padrões de uso dos recursos, não foram fortes o suficiente para explicar os hábitos alimentares dos peixes, já que estes conseguem modificar sua escolha alimentar de acordo com as condições bióticas e/ou abióticas. Além disso, apesar de as espécies da família Characidae serem consideradas onívoras (LOBÓN-CERVIA; BENNEMANN, 2000; MANNA et al., 2012) e de as espécies da família Loricariidae serem consideradas detritívoras

(MAZZONI et al., 2010), nossos resultados confirmam que as espécies pertencentes a essas duas famílias podem explorar uma grande variedade de presas. Assim, a variabilidade morfológica e trófica não foi fortemente correlacionada devido ao comportamento alimentar plástico das espécies que apresentam morfologias similares e devido a convergência trófica entre espécies com morfologias diferentes, reforçando ainda mais a ideia de que a morfologia por si só não é suficientemente forte para explicar os aspectos alimentares das espécies de peixes de riachos.

Contudo, mesmo com a inovação do presente estudo de considerar a variabilidade intraespecífica na correlação da dieta e morfologia dos peixes, esta relação foi fraca. Este resultado pode ser explicado pelo fato de que espécies de peixes de riachos neotropicais apresentam alta plasticidade e versatilidade na dieta (LOWE-MCCONNELL, 1990; SVANBÄCK; PERSSON, 2004), e mesmo espécies com morfologia especializada não necessariamente são especialistas em relação aos hábitos alimentares (BELLWOOD et al., 2006). Desta forma, a versatilidade permite que indivíduos com morfologias similares possuam dietas diferentes. Os padrões descritos em nossos resultados sugerem que as relações entre morfologia e dieta são flexíveis e podem ser influenciadas pelas condições bióticas e/ou abióticas, já que os peixes conseguem modificar suas presas preferenciais (WARD et al., 2006). Em nosso estudo, a correlação entre morfologia e dieta foi mais alta na assembleia do semiárido, o que pode ser explicado pelo fato de que as duas assembleias estão inseridas em dois riachos com diferenças na disponibilidade de vegetação aquática, onde o riacho do semiárido possui maior diversidade, aumentando assim a heterogeneidade de micro-hábitats a serem explorados como potenciais locais de alimentação e reprodução. Assim, a morfologia explicou melhor a dieta na assembleia do semiárido, sugerindo que as espécies estão morfologicamente adaptadas à heterogeneidade física, e a variabilidade ambiental pode influenciar a plasticidade morfológica e trófica (BELLWOOD et al., 2006; HEGRENES, 2001). No entanto, análises do conteúdo estomacal fornecem uma composição momentânea das estratégias alimentares dos indivíduos, o que pode esconder o conteúdo que é realmente assimilado através da dieta (GREY, 2001). Assim, a utilização das técnicas de isótopos estáveis pode ser de grande ajuda para complementar a análise do conteúdo estomacal e permitir resultados mais exatos para a compreensão dos aspectos alimentares na variabilidade intraespecífica.

Finalmente, os resultados do presente capítulo indicam que os dois aspectos da variabilidade intraespecífica (especialização individual e originalidade individual) são ferramentas complementares e os altos valores de ambos os componentes nas duas assembleias

reforçam a importância de quantificar as diferenças individuais em estudos empíricos dentro da ecologia de peixes. Assim, inserir a variabilidade intraespecífica é fundamental para análises ecológicas futuras, onde a diversidade funcional é explorada. Desta forma, a grande variabilidade nos atributos morfológicos e tróficos entre os indivíduos de uma mesma espécie (variação intraespecífica) desafia o uso de valores médios das características funcionais (variação interespecífica) para descrever a diversidade funcional em diferentes ecossistemas. Além disso, é importante considerar os hábitos alimentares dos indivíduos, já que as características morfológicas não explicaram a dieta das espécies de peixes. Dentro de uma perspectiva aplicada, a média das características ecológicas das espécies deve ser substituída pelos valores individuais dos atributos funcionais, e na utilização dos índices de diversidade funcional, a especialização individual e a originalidade individual devem ser consideradas, para assim, quantificar a relação entre a variabilidade dos atributos funcionais e os processos do ecossistema.

2.5 **Referências**

ALBERT, C. H.; de BELLO, F.; BOULANGEAT, I.; PELLET, G.; LAVOREL, S.; THUILLER, W. On the importance of intraspecific variability for the quantification of functional diversity. *Oikos*, v. 121, p. 116-126, 2012.

ALBERT, C. H.; THUILLER, W.; YOCCOZ, N. G.; SOUDANT, A.; BOUCHER, F.; SACCONE, P.; LAVOREL, S. Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology*, v. 98, p. 604-613, 2010a.

ALBERT, C. H.; THUILLER, W.; YOCCOZ, N. G.; DOUZET, R.; AUBERT, S.; LAVOREL, S. A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra-vs. interspecific variability in plant traits. *Functional Ecology*, v. 24, p. 1192-1201, 2010b.

ALBOUY, C.; GUILHAUMON, F.; VILLÉGER, S.; MOUCHET, M.; MERCIER, L.; CULIOLI, J. M.; TOMASINI, J. A.; Le LOC'H, F.; MOUILLOT, D. Predicting trophic guild and diet overlap from functional traits: statistics, opportunities and limitations for marine ecology. *Marine Ecology Progress Series*, v. 436, p. 17-28, 2011.

AMUNDSEN, P. A.; BØHN, T.; POPOVA, O. A.; STALDVIK, F. J.; RESHETNIKOV, Y. S.; KASHULIN, N.A.; LUKIN, A. A. Ontogenetic niche shifts and resource partitioning in a subarctic piscivore fish guild. *Hydrobiologia*, v. 497, p. 109-119, 2003.

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

ARAÚJO, M. S.; GUIMARÃES-JR, P. R.; SVANBÄCK, R.; PINHEIRO, A.; GUIMARÃES, P.; REIS, S. F.; BOLNICK, D. Network analysis reveals contrasting effects of intraspecific competition on individual vs. population diets. *Ecology*, v. 89, p. 1981-1993, 2008.

BELLWOOD, D. R.; WAINWRIGHT, P. C.; FULTON, C. J.; HOEY, A. S. Functional versatility supports coral reef biodiversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 273, p. 101-107, 2006.

BICUDO, C. E. M.; BICUDO, R. M. T. *Algas de águas continentais brasileira: chave ilustrada para identificação de gêneros*. São Paulo: FBDEC, 1970.

BISAZZA, A.; PILASTRO, A. Small male mating advantage and reversed size dimorphism in poeciliid fishes. *Journal of Fish Biology*, v. 50, p. 397-406, 1997.

BLANCK, A.; LAMOUROUX, N. Large-scale intraspecific variation in life-history traits of European freshwater fish. *Journal of Biogeography*, v. 34, p. 862-875, 2007.

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

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

BONATO, K. O.; FIALHO, C. B. Evidence of Niche Partitioning under Ontogenetic Influences among Three Morphologically Similar Siluriformes in Small Subtropical Streams. *PloS one*, v. 9, e110999, 2014.

BOYLE, K. S.; HORN, M. H. Comparison of feeding guild structure and ecomorphology of intertidal fish assemblages from central California and central Chile. *Marine Ecology Progress Series*, v. 319, p. 65-84, 2006.

BRANDL, S. J.; BELLWOOD, D. R. Individual-based analyses reveal limited functional overlap in a coral reef fish community. *Journal of Animal Ecology*, v. 83, v. 661-670, 2014.

BREJÃO, G. L.; GERHARD, P.; ZUANON, J. Functional trophic composition of the ichthyofauna of forest streams in eastern Brazilian Amazon. *Neotropical Ichthyology*, v. 11, p. 361-373, 2013.

BUISSON, L.; GRENOUILLET, G.; VILLÉGER, S.; CANAL, J.; LAFFAILLE, P. Toward a loss of functional diversity in stream fish assemblages under climate change. *Global change biology*, v. 19, p. 387-400, 2013.

CIANCIARUSO, M. V.; BATALHA, M. A.; GASTON, K. J.; PETCHEY, O. L. Including intraspecific variability in functional diversity. *Ecology*, v. 90, p. 81-89, 2009.

de BELLO, F.; LAVOREL, S.; ALBERT, C. H.; THUILLER, W.; GRIGULIS, K.; DOLEZAL, J.; JANECEK, S.; LEPS, J. Quantifying the relevance of intraspecific trait variability for functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, v. 2, p. 163-174, 2011.

ERÖS, T.; HEINO, J.; SCHMERA, D.; RASK, M. Characterising functional traits diversity and trait-environment relationships in fish assemblages of boreal lakes. *Freshwater Biology*, v. 54, p. 1788-1803, 2009.

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

GALINDO-VILLEGAS, J.; SOSA-LIMA, F. Gonopodial system review and a new fish record of *Poeciliopsis infans* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) for Lake Patzcuaro, Michoacan, central Mexico. *Revista de Biologia Tropical*, v. 50, p. 1151-1157, 2002.

GOLDSTEIN, R. M.; MEADOR, M. R. Comparisons of fish species traits from small streams to large rivers. *Transactions of the American Fisheries Society*, v. 133, p. 971-983, 2004.

GOULDING, M.; CARVALHO, M. L.; FERREIRA, E. G. *Rio Negro*: rich life in poor water: amazonian diversity and foodchain ecology as seen through fish communities. Netherlands: SPB Academic Publishing, 1988.

GREY, J. Ontogeny and dietary specialization in brown trout (*Salmo trutta* L.) from Loch Ness, Scotland, examined using stable isotopes of carbon and nitrogen. *Ecology of Freshwater Fish*, v. 10, p. 168-176, 2001.

GUIMARÃES, A. T. B.; MENEZES, M. S.; PERET, A. C. Composição da ictiofauna em função da fisiografia de um riacho costeiro de Floresta Atlântica – Brasil. *Biota Neotropica*, v. 10, p. 57-65, 2010.

GUO, Z.; LIU, J.; LEK, S.; LI, Z.; ZHU, F.; TANG, J.; CUCHEROUSSET, J. Trophic niche differences between two congeneric goby species: evidence for ontogenetic diet shift and habitat use. *Aquatic Biology*, v. 20, p. 23-33, 2014.

HEGRENES, S. Diet-induced phenotypic plasticity of feeding morphology in the orangespotted sunfish, *Lepomis humilis*. *Ecology of Freshwater Fish*, v. 10, p. 35-42, 2001.

HYSLOP, E. J. Stomach contents analysis - a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, v. 17, p. 411-429, 1980.

IBAÑEZ, C.; TEDESCO, P. A.; BIGORNE, R.; HUGUENY, B.; POUILLY, M.; ZEPITA, C.; ZUBIETA, J.; OBERDORFF, T. Dietary-morphological relationships in fish assemblages of small forested streams in the Bolivian Amazon. *Aquatic Living Resources*, v. 20, p. 131-142, 2007.

LAVOREL, S.; GARNIER, E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, v. 16, p. 545-556, 2002.

LEAL, C. G.; JUNQUEIRA, N. T.; POMPEU, P. S. Morphology and habitat use by fishes of the Rio das Velhas basin in southeastern Brazil. *Environmental Biology of Fishes*, v. 90, p. 143-157, 2011.

LOBÓN-CERVIÁ, J.; BENNEMANN, S. Temporal trophic shifts and feeding diversity in two sympatric, neotropical, omnivorous fishes: *Astyanax bimaculatus* and *Pimelodus maculatus* in Rio Tibagi (Paraná, Southern Brazil). *Archiv fuer Hydrobiologie*, v. 149, p. 285-306, 2000.

LOWE-MCCONNELL, R. H. *Ecological Studies in tropical fish communities*. Cambridge: Cambridge University Press, 1987.

MANNA, L. R.; REZENDE, C. F.; MAZZONI, R. Plasticity in the diet of *Astyanax taeniatus* in a coastal stream from Southeast Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, v. 72, p. 919-928, 2012.

MASON, N. W. H.; LANOISELÉE, C.; MOUILLOT, D.; WILSON, J. B.; ARGILLIER, C. Does niche overlap control relative abundance in French lacustrine fish communities? A new method incorporating functional traits. *Journal of Animal Ecology*, v. 77, p. 661-669, 2008.

MATTHEWS, B.; MARCHINKO, K. B.; BOLNICK, D. I.; MAZUMDER, A. Specialization of trophic position and habitat use by sticklebacks in an adaptive radiation. *Ecology*, v. 91, p. 1025-1034, 2010.

MAZZONI, R.; REZENDE, C. F.; MANNA, L. R. Feeding Ecology of *Hypostomus punctatus* Valenciennes, 1840 (Osteichthyes, Loricariidae) in a coastal stream from Southeast Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, v. 70, p. 569-574, 2010.

MAZZONI, R.; FRENERICH-VERANI, N.; CARAMASCHI, E. P. Electrofishing as a sampling technique for coastal stream fish populations in the Southeast of Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*, v. 60, p. 205-216, 2000.

MCGILL, B. J.; ENQUIST, B. J.; WEIHER, E.; WESTBOY, M. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 21, p. 178-185, 2006.

MOUCHET, M. A.; VILLÉGER, S.; MASON, N. W. H.; MOUILLOT, D. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, v. 24, p. 867-876, 2010.

MOUILLOT, D.; GRAHAM, N. A. J.; VILLÉGER, S.; MASON, N. W. H.; BELLWOOD, D. R. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 28, p. 167-177, 2013.

MUGNAI, R.; NESSIMIAN, J. L.; BAPTISTA, D. F. *Manual de identificação de macroinvertebrados aquáticos do Estado do Rio de Janeiro*. Rio de Janeiro: Technical Books Editora, 2010.

PASSOS, M. I. S.; NESSIMIAN, J. L.; JUNIOR, N. F. Chaves para identificação dos gêneros de Elmidae (Coleoptera) acorrentes no Estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia*, v. 51, p. 42-53, 2007.

PAVOINE, S.; IZSÁK, J. New biodiversity measure that includes consistent interspecific and intraspecific components. *Methods in Ecology and Evolution*, v. 5, p. 165-172, 2014.

PES, A. M. O.; HAMADA, N.; NESSIMIAN, J. L. Chaves de identificação de larvas para famílias e gêneros de Trichoptera (Insecta) da Amazônia Central, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia*, v. 49, p. 181-20, 2005.

POST, D. M.; PALKOVACS, E. P.; SCHIELKE, E. G.; DODSON, S. I. Intraspecific variation in a predator affects community structure and cascading trophic interactions. *Ecology*, v. 89, p. 2019-2032, 2008.

POUILLY, M.; LINO, F.; BRETENOUX, J.-G.; ROSALES, C. Dietary-morphological relationships in a fish assemblage of the Bolivian Amazonian floodplain. *Journal of Fish Biology*, v. 62, p. 1137-1158, 2003.

PY-DANIEL, L. H. R.; FERNANDES, C. C. Dimorfismo sexual em Siluriformes e Gymnotiformes (Ostariophysi) da Amazônia. *Acta Amazonica*, v. 35, p. 97-110, 2005.
ROSENZWEIG, M. L. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge: Cambridge University Press, 1995.

SABAJ, M. K.; ARMBRUSTER, J. W.; PAGE, L. M. Spawning in *Ancistrus* (Siluriformes: Loricariidae) with comments on the evolution of snout tentacles as a novel reproductive strategy: larval mimicry. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, v. 10, p. 217-229, 1999.

SALLES, F. F.; DA-SILVA, E. R.; SERRÃO, J. E.; FRANCISCHETTI, C. N. Baetidae (Ephemeroptera) na região Sudeste do Brasil: Novos registros e chave para os gêneros no estágio ninfal. *Neotropical Entomology*, v. 33, p. 725-735, 2004.

SIBBING, F. A.; NAGELKERKE, L. A. J. Resource partitioning by Lake Tana barbs predicted from fish morphometrics and prey characteristics. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, v. 10, p. 393-437, 2001.

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

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

TERESA, F. B.; CASATTI, L. Influence of forest cover and mesohabitat types on functional and taxonomic diversity of fish communities in Neotropical lowland streams. *Ecology of Freshwater Fish*, v. 21, p. 433-442, 2012.

TRIPLEHORN, C. A.; JOHNSON, N. F. *Borror and Delong's Introduction to the Study of Insects*. Ohio: Publisher Thomson Brooks/Cole, 2005.

VANNOTE, R. L.; MINSHALL, G. W.; CUMMINS, K. W.; SEDELL, J. R.; CUSHING, C. E. The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, v. 37, p. 130-137, 1980.

VILLÉGER, S.; MIRANDA, J. R.; HERNANDEZ, D. F.; MOUILLOT, D. Constrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications*, v. 20, p. 1512-1522, 2010.

VIOLLE, C.; ENQUIST, B. J.; MCGILL, B. J.; JIANG, L.; ALBERT, C. H.; HULSHOF, C.; JUNG, V.; MESSIER, J. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 27, p. 244-252, 2011.

WARD, A. J.; WEBSTER, M. M.; HART, P. J. Intraspecific food competition in fishes. *Fish and Fisheries*, v. 7, p. 231-261, 2006.

WARD-CAMPBELL, B. M. S.; BEAMISH, F. W. H.; KONGCHAIYA, C. Morphological characteristics in relation to diet in five coexisting Thai fish species. *Journal of Fish Biology*, v. 67, p. 1266-1279, 2005.

WEISE, M. J.; HARVEY, J. T.; COSTA, D. P. The role of body size in individual-based foraging strategies of a top marine predator. *Ecology*, v. 91, p. 1004-1015, 2010.

WINEMILLER, K. O. Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. *Ecological Monographs*, v. 61, p. 343-365, 1991.

WOLFF, L. L.; ABILHOA, V.; RIOS, F. S.; DONATTI, L. Spatial, seasonal and ontogenetic variation in the diet of *Astyanax* aff. *fasciatus* (Ostariophysi: Characidae) in an Atlantic Forest river, Southern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, v. 7, p. 257-266, 2009.

WOOTON, R. J. *Ecology of teleost fishes*. London: Chapman and Hall, 1990.

3 VARIAÇÃO INTRAESPECÍFICA E INTERESPECÍFICA NO USO DO MICRO-HABITAT POR DUAS COMUNIDADES DE PEIXES EM RIACHOS COM DIFERENTES ESTRUTURAS FÍSICAS

Manuscrito a ser submetido para o periódico *Environmental Biology of Fishes* no ano de 2015.

3.1 **Introdução**

Diferentes espécies de peixes apresentam padrões característicos em relação à escolha do hábitat e poucas espécies ocupam o mesmo espaço (WEATHERLEY, 1963), permitindo assim, a tendência de algumas espécies e/ou indivíduos a se especializarem em um determinado espaço ecológico (ROFF, 1992). Desta forma, os peixes de água doce utilizam uma grande variedade de recursos do habitat que diferem de acordo com as pressões ambientais (LEAL et al., 2011).

Os diferentes tipos de hábitat que os peixes de riacho ocupam podem ser definidos em diferentes escalas. Por exemplo, o mesohabitat, que representa unidades espaciais mais amplas relacionadas à ocupação longitudinal e lateral pela espécie e é caracterizado pela presença de áreas de poças, rápidos ou corredeiras. Em uma escala menor tem-se o micro-hábitat, que representa as subunidades dos mesohabitats com suas respectivas composições estruturais (SEDELL et al., 1990) e se caracterizam pelas variáveis físicas aferidas em relação à posição focal do peixe (*e.g.* velocidade da corrente, profundidade, distância do fundo, substrato, entre outros) (INOUE; NUNOKAWA, 2002). Os estudos do uso de habitat são frequentemente utilizados em temas centrais da pesquisa ecológica (partilha de recursos, mecanismos de organização da comunidade, ecomorfologia, forrageamento ótimo, ecologia histórica e da paisagem) e descrevem as características das áreas ocupadas por peixes em uma escala pontual (RINCÓN, 1999). Portanto, através da análise do uso do micro-hábitat pelas diferentes espécies de peixes, é possível reconhecer as diversas formas de ocupação espacial pelas espécies de uma comunidade (YAMASAKI et al., 2006).

O uso do habitat pelos peixes é fortemente influenciado pela disponibilidade dos recursos alimentares e dos parâmetros físicos, como por exemplo, velocidade da corrente, tipo

de substrato e profundidade da coluna d'água (GREENBERG, 1991; RINCÓN, 1999). Gray e Stauffer-Jr. (1999) afirmam que o uso diferencial do habitat pode estar relacionado à partilha de recursos que facilita a coexistência das espécies. Esta afirmação é ressaltada por Suarez e Junior (2003) que justificam a formação de grupos de espécies co-ocorrentes como uma consequência dessa diferenciação no uso do habitat. Em estudos que avaliam o modo de vida dos peixes, é possível adquirir informações detalhadas em relação aos padrões de distribuição e exploração espacial, táticas alimentares e período de atividade (BUCK; SAZIMA, 1995; SABINO; CASTRO, 1990).

A escolha do habitat é uma escolha individual, em resposta a diversos estímulos ambientais, como por exemplo, tipo de substrato, disponibilidade de recursos alimentares e profundidade adequada (WOOTON, 1990), onde as diferenças nessas escolhas proporcionam diferentes distribuições espaciais das espécies em uma comunidade (UIEDA, 1984). Segundo Greenberg (1991), a diferença mais pronunciada em uma comunidade de peixes é a escolha no uso do habitat. Portanto, os indivíduos tendem a especializar-se na exploração de tipos específicos de habitat (BUCK, 1994; SABINO; CASTRO, 1990; UIEDA, 1984). Neste contexto, torna-se essencial considerar a variação intraespecífica que existe na utilização dos recursos do micro-hábitat pelos peixes. No grupo dos peixes, a maior parte dos trabalhos que avaliam a variabilidade no uso do habitat entre os indivíduos foi realizada através de experimentos em laboratório ou através da observação e classificação dos indivíduos apenas em relação à distribuição na coluna d'água (*e.g.* bentônicos, pelágicos) (BOURKE et al., 1997; MATTHEWS et al., 2010). Estudos que avaliam a utilização do uso do habitat em pequena escala (*i.e.* micro-hábitat) ainda são escassos (*e.g.* BEYER et al., 2007; CENEVIVA-BASTOS et al., 2010; GRAY; STAUFFER-JR, 1999; MANNA et al., 2014; MAZZONI et al., 2011).

Este trabalho foi realizado em duas assembleias de peixes de riacho, que vivem sob diferentes condições físicas. Na Mata Atlântica, a heterogeneidade física dos riachos é descrita pela alta presença de cobertura vegetal terrestre (dossel) e diferentes tipos de ambientes lênticos e lóticos (poças, rápidos e corredeiras). Nos riachos do semiárido brasileiro, a cobertura vegetal autóctone, como por exemplo, algas filamentosas e macrófitas aquáticas, é extremamente importante na estrutura das comunidades de peixes (GURGEL et al., 2005; SILVA et al., 2010), podendo proporcionar diferentes tipos de micro-hábitats. Em ambientes com alta disponibilidade de recursos, espera-se que os indivíduos utilizem uma maior gama de recursos e consequentemente, apresentem alta variabilidade ecológica (LOREAU, 2004). Além disso,

as duas assembleias em estudo encontram-se em ambientes com alta heterogeneidade física, porém, com estruturas físicas (disponibilidade de micro-hábitats) contrastantes.

No presente trabalho, as diferenças no uso do micro-hábitat por duas comunidades de peixes foram avaliadas em dois níveis de especificidade: a variação intraespecífica e interespecífica. Assumindo que existe forte influência da disponibilidade de recursos sob a escolha individual e que os dois riachos em estudo apresentam alta heterogeneidade física e alta disponibilidade de recursos espaciais, espera-se que haja alta variabilidade intra e interespecífica em relação a utilização do micro-hábitat.

3.2 **Metodologia**

3.2.1 Coleta de dados

O estudo de uso do micro-hábitat foi realizado através da observação subaquática (Figura 14) das comunidades em cada localidade de estudo. Os registros foram realizados em duas etapas: (i) quantificação dos recursos utilizados pelos peixes e (ii) quantificação dos recursos disponíveis em cada área de estudo. Cada observação foi baseada em uma abordagem focal individual (*sensu* ALTMANN, 1974) e através da técnica de mergulho livre (*snorkeling*). O comprimento padrão dos indivíduos foi estimado com o auxílio de uma régua graduada em centímetros (Figura 14A).

Para a quantificação dos recursos utilizados, o mergulhador entrou com calma e permaneceu por aproximadamente 10 minutos a jusante do local, para permitir que os peixes se acostumassem com o observador. Durante as sessões de mergulho, o mergulhador era seguido por outro pesquisador, localizado a jusante, o qual auxiliava no manejo de equipamentos e no registro dos dados obtidos pelo primeiro (Figura 14C). O mergulhador, durante a observação, passou da parte jusante para a parte montante da localidade de estudo e para cada visualização foram registrados os seguintes parâmetros relativos à posição focal do peixe:

(i) Distância da margem: Distância entre o ponto amostral e a margem mais próxima. Mensuração com trena ou régua (em cm).

(ii) Velocidade Média: Média das velocidades de fundo, meio e topo da coluna d'água (em m/s). Mensuração através de fluxômetro digital (Figura 14B).

(iii) Cobertura aquática: Proporção de elementos aquáticos abaixo da superfície da água, como por exemplo, vegetação submersa, em torno do ponto amostral que possa oferecer algum tipo de proteção aos indivíduos. Mensuração através do registro de fotografias digitais e em seguida, avaliadas no software Adobe Photoshop CS5.1 baseada na proporção de pixels ocupada pela vegetação em relação ao total de pixels da imagem (Figura 15).

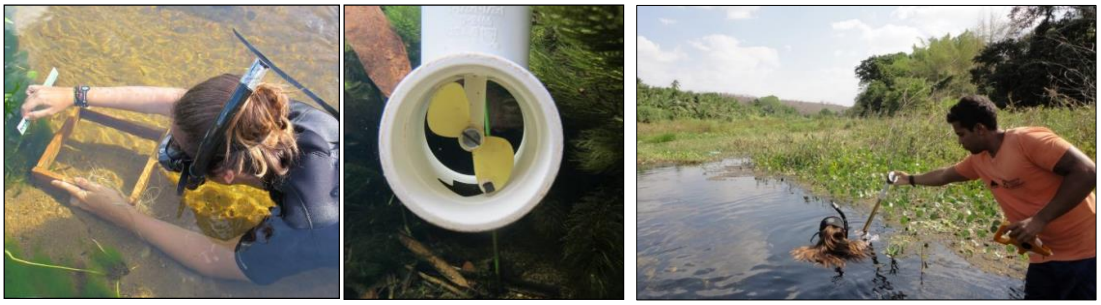
(iv) Cobertura terrestre: grau de sombreamento sobre o ponto amostral. Mensuração através do registro de fotografias digitais e em seguida, avaliadas no software Adobe Photoshop CS5.1 baseada na proporção de pixels ocupada pela vegetação em relação ao total de pixels da imagem (Figura 15).

(v) Substrato: os diferentes tipos de substrato foram classificados em areia, silte, cascalho grosso e fino, pedra, folhiço e macrófita. Mensuração através do quadrat de 400cm^2 dividido em 100 partes iguais (Figura 14A).

(vi) Profundidade: valores da profundidade do riacho da superfície até o fundo da coluna d'água no local do ponto amostral. Mensuração com régua (em cm).

(vii) Tipo de mesohabitat: os diferentes tipos de mesohabitat foram mensurados visualmente e classificados em rápido, poça e corredeira.

Figura 14 - Técnicas de amostragem no estudo de micro-habitat nas duas áreas de estudo.

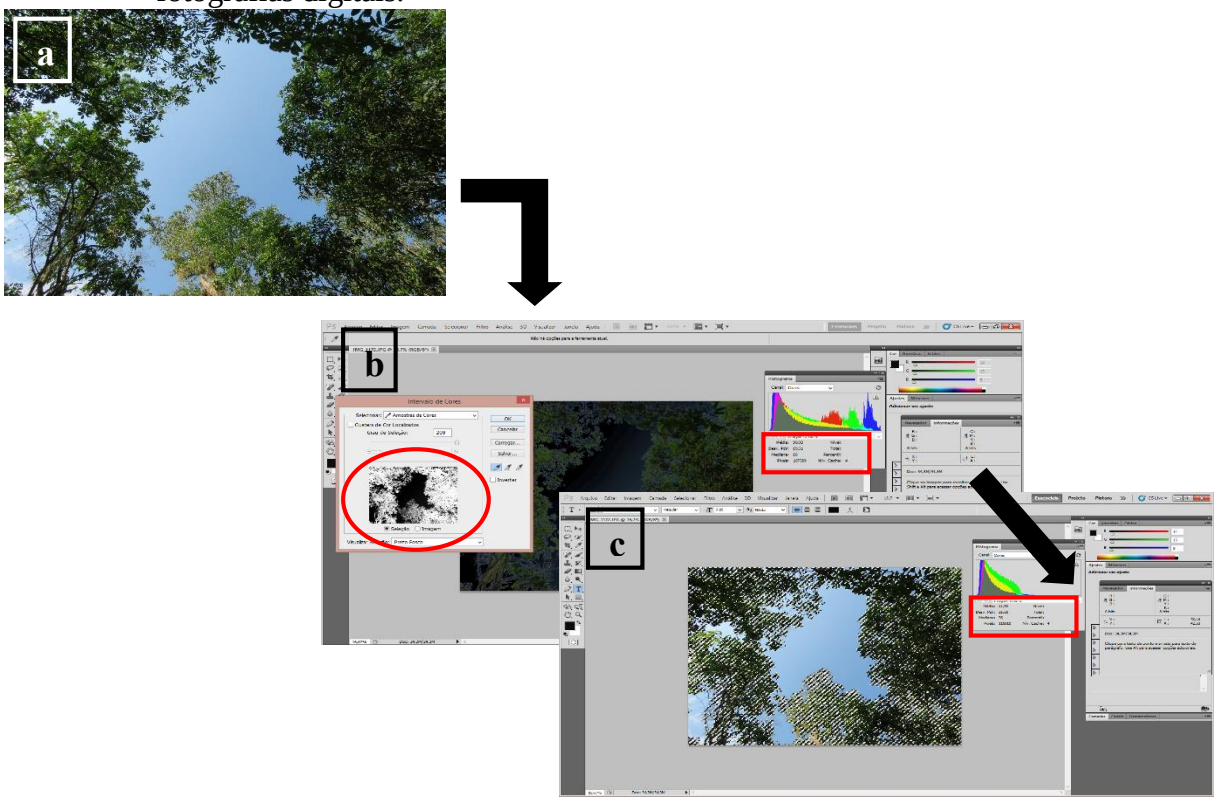


(a) (b) (c)

Legenda: (a) Detalhe da técnica para mensurar o tamanho dos indivíduos amostrados e o tipo de substrato através de um quadrat 20x20 cm (400 cm^2); (b) Detalhe do fluxômetro digital; (c) Técnica de observação para cada indivíduo avistado.

Fotos: Arquivo de fotos do Laboratório de Ecologia de Peixes - UERJ e do Laboratório de Ecologia de Rios do Semiárido – UFC, 2012.

Figura 15 - Técnica do cálculo das variáveis de cobertura aquática e terrestre através de fotografias digitais.



Legenda: (a) - Exemplo de uma fotografia; (b) - No programa Abobe Photoshop CS5.1, foi calculada a proporção de pixels da vegetação utilizando a função “Intervalo de cores” sobre o número total de pixels da imagem; (c) Resultado final.

Para a determinação da disponibilidade de recursos do micro-hábitat, os parâmetros foram medidos em quadrats aleatórios de 20 x 20 cm (400 cm^2) ao longo do mesmo trecho de riacho onde os peixes foram observados, cobrindo em torno de 10% da área amostrada. Todos os parâmetros listados anteriormente foram mensurados para cada quadrat (microhábitats disponíveis) (Figura 14A), com exceção da variável referente a distância da margem.

3.2.2 Análise dos dados

A diferença na disponibilidade das características físicas dos micro-hábitats entre as duas localidades de estudo foi avaliada através de uma análise de componentes principais (ACP) e para testar se esta diferença é significativa, uma análise de similaridade de dados (ANOSIM) foi aplicada. A variância dos recursos do micro-hábitat também foi calculada a partir dos valores dos cinco primeiros eixos da ACP.

Para comparar a variabilidade no uso dos recursos pelos indivíduos (variação intraespecífica) e pelas espécies (variação interespecífica), uma análise de componentes principais foi utilizada a partir dos dados de indíviduos e a partir da média das espécies. Os cinco primeiros eixos da ACP foram mantidos para análises posteriores. Uma análise de similaridade de dados (ANOSIM) também foi calculada para os dados individuais no uso dos recursos, com o intuito de observar se houve diferença significativa entre as duas assembleias. A variância no uso dos recursos foi calculada para ambos os grupos de dados (indíviduos *vs*. espécies). Para testar a diferença no uso dos recursos entre as espécies (variação interespecífica), análises de variância multivariada (ANOVA e PERMANOVA) foram utilizadas a partir dos valores de cada eixo da ACP.

Todas as análises foram realizadas no software R (R 3.1.0., R Development Core Team 2014), utilizando os pacotes "ade4" (DRAY; DUFOUR, 2007) e "vegan" (DIXON, 2003) e as funções "dudi.pca", "anosim", "adonis", "var" e "aov". Adicionalmente, análises de componentes principais (ACP) foram aplicadas para cada espécie com o intuito de descrever e ilustrar o uso dos recursos utilizados por cada espécie.

3.3 **Resultados**

3.3.1 Descrição das assembleias

Um total de 741 indivíduos foi observado durante as sessões de mergulho, sendo 437 pertencentes à assembleia da Mata Atlântica e 304 pertencentes à assembleia do semiárido. A ordem Siluriformes foi exclusiva e a mais representativa na assembleia da Mata Atlântica, com 6 espécies, enquanto no semiárido, a ordem mais representativa foi Characiformes, com 5 espécies. A ordem Perciformes foi exclusiva da assembleia do semiárido, enquanto a ordem Cyprinodontiformes ocorreu em ambas as assembleias, com 1 espécie na Mata Atlântica e 2 espécies no semiárido (Tabela 13). Além disso, indivíduos de diversos tamanhos foram observados em ambas as assembleias e o tempo de amostragem foi de 34 horas na localidade da Mata Atlântica e 21 horas na localidade do semiárido, totalizando 55 horas de observação subaquática.

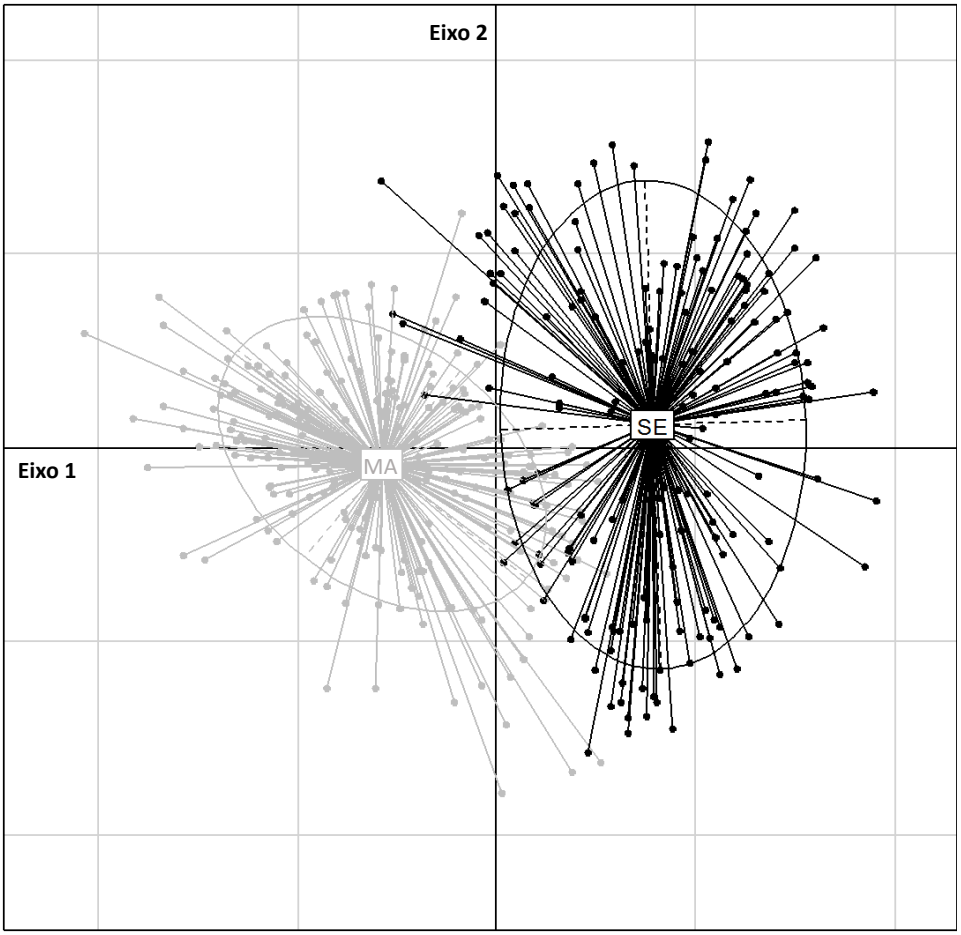
Tabela 13 - Ordens, famílias e espécies das duas assembleias em estudo com seus respectivos códigos e número amostral.

Ordens / Famílias	Espécies	Código das espécies	Número de indivíduos
Mata Atlântica			
Characiformes			
Characidae	*Astyanax hastatus* Myers, 1928	AH	8
	Astyanax taeniatus (Jenyns, 1842)	AT	28
	Bryconamericus sp.	BRY	36
	Mimagoniates microlepis (Steindachner, 1877)	MM	29
Crenuchidae	*Characidium vidali* Travassos, 1967	CV	150
Cyprinodontiformes			
Poeciliidae	*Phalloceros* sp.	PHA	21
Siluriformes			
Callichthyidae	*Scleromystax barbatus* (Quoy and Gaimard, 1824)	SB	72
Heptapteridae	*Pimelodella lateristriga* (Lichtenstein, 1823)	PL	27
Loricariidae	*Ancistrus multispinis* (Regan, 1912)	AM	31
	Schizolecis guntheri (Miranda Ribeiro, 1918)	SG	20
	Rineloricaria sp.	RI	9
Trichomycteridae	*Trichomycterus* sp.	TRI	6
Semi-árido			
Characiformes			
Characidae	*Astyanax bimaculatus* (Linnaeus, 1758)	AB	63
	Astyanax fasciatus (Cuvier, 1819)	AF	33
	Compsura heterura Eigenmann, 1915	CH	55
	Serrapinnus piaba (Lütken, 1875)	SP	32
Cyprinodontiformes			
Poeciliidae	*Poecilia vivipara* Bloch and Schneider, 1801	PV	26
	Poecilia reticulata Peters, 1859	PR	5
Perciformes			
Cichlidae	*Cichlasoma orientale* Kullander, 1983	CO	51
	Crenichicla menezesi Ploeg, 1991	CM	39

3.3.2 Disponibilidade de recursos

As duas localidades de estudo foram diferentes em relação à disponibilidade dos recursos do micro-hábitat. Os recursos de cobertura aquática e o substrato macrófita foram ausentes na localidade da Mata Atlântica, enquanto o substrato pedra foi pouco encontrado na localidade do semiárido. Esta diferença foi significativa (ANOSIM – R=0,4251; p<0,001) e encontra-se ilustrada na ACP (Figura 16). Adicionalmente, a variancia média da disponibilidade dos recursos calculada para os cinco primeiros eixos da ACP foi maior na assembleia do semiárido (Mata Atlântica = 1,11; semiárido = 1,58), indicando maior diversidade de micro-hábitats nesta localidade de estudo.

Figura 16 - Análise de componentes principais dos recursos disponíveis de micro-hábitat nas duas localidades.

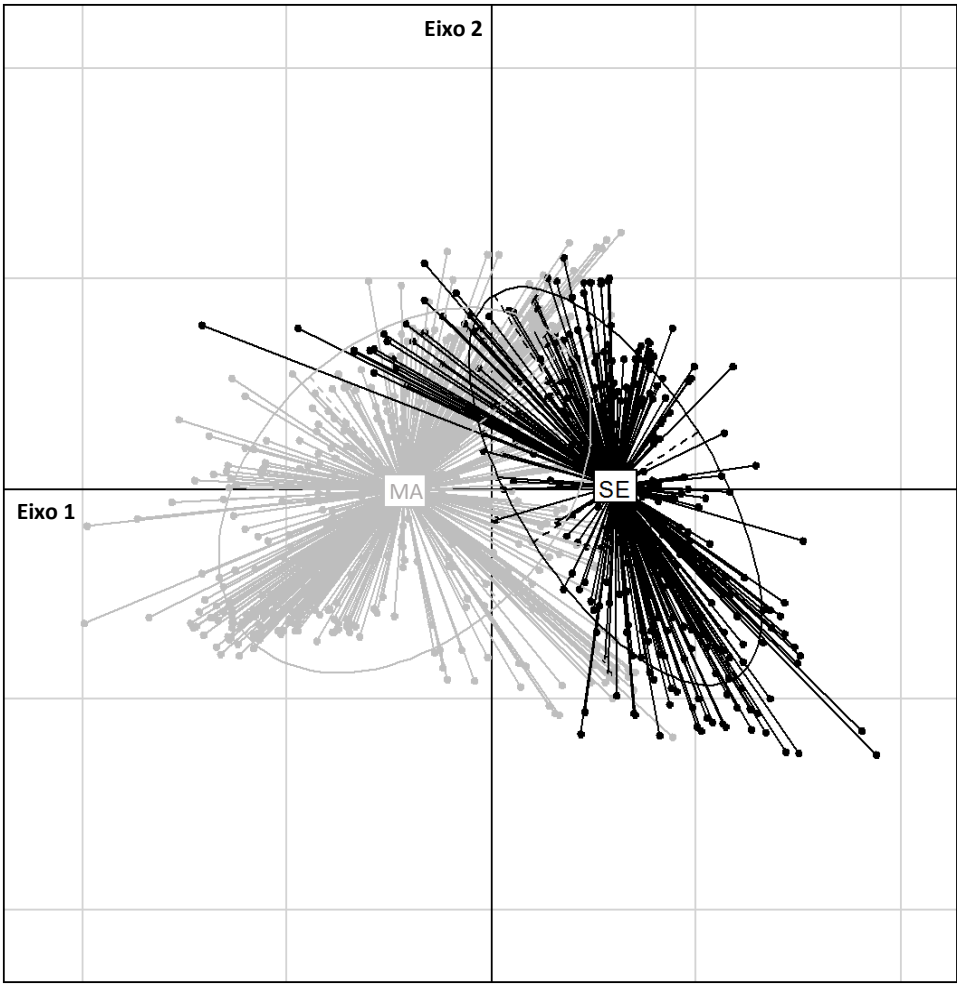


Legenda: Mata Atlântica (MA; pontos cinzas) e semiárido (SE; pontos pretos).

3.3.3 Uso dos recursos

As duas assembleias de peixes se diferenciaram em relação à utilização dos recursos do micro-hábitat. Esta diferença foi significativa (ANOSIM – R=0,14; p<0,001) e encontra-se ilustrada na ACP (Figura 17). Adicionalmente, a variabilidade individual no uso dos recursos (variação intraespecífica) para os cinco primeiros eixos da ACP foi, em média, maior na assembleia do semiárido quando comparada a da Mata Atlântica (Tabela 14).

Figura 17 - Análise de componentes principais dos recursos de micro-hábitat utilizados por todos os indivíduos das duas localidades.



Legenda: Mata Atlântica (MA; pontos cinzas) e semiárido (SE; pontos pretos).

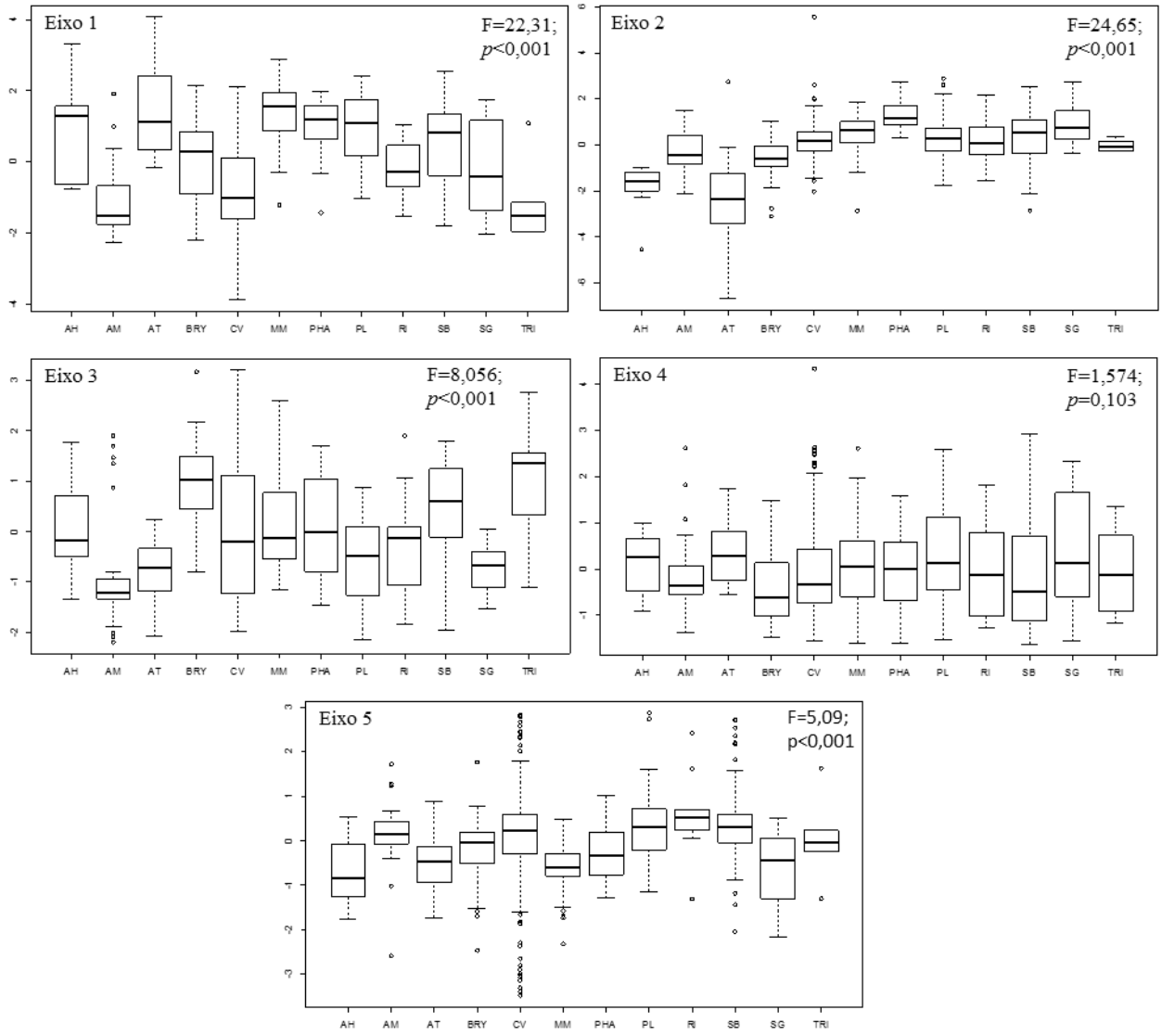
Tabela 14 - Valores de variância no uso do habitat de cada espécie para os cinco primeiros eixos da ACP em cada comunidade.

	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3	Eixo 4	Eixo 5	**Média**
Mata Atlântica						
Astyanax taeniatus (AT)	1,280	3,633	0,410	0,440	0,422	**1,237**
Astyanax hastatus (AH)	2,102	1,327	0,970	0,533	0,642	**1,115**
Bryconamericus sp. (BRY)	1,380	0,741	0,654	0,679	0,623	**0,815**
Mimagoniates microlepis (MM)	0,919	0,900	0,872	1,279	0,452	**0,884**
Schizolecis guntheri (SG)	1,810	0,692	0,197	1,488	0,667	**0,971**
Trichomycterus sp. (TRI)	1,316	0,615	1,742	1,045	0,883	**1,120**
Ancistrus multispinis (AM)	0,994	0,751	1,214	0,644	0,521	**0,825**
Scleromystax barbatus (SB)	1,119	1,064	0,958	1,562	0,787	**1,098**
Rineloricaria sp. (RI)	0,891	1,295	1,438	1,370	1,069	**1,212**
Phalloceros sp. (PHA)	0,703	0,375	0,999	0,771	0,341	**0,638**
Characidium vidali (CV)	1,414	0,756	2,046	1,303	1,609	**1,426**
Pimelodella lateristriga (PL)	1,111	1,286	0,907	1,349	0,893	**1,109**
Média	**1,253**	**1,120**	**1,034**	**1,039**	**0,742**	**1,038**
Semi-árido						
Compsura heterura (CH)	2,372	1,989	0,665	1,052	0,752	**1,366**
Serrapinus piaba (SP)	3,660	1,290	1,100	0,696	0,115	**1,372**
Astyanax fasciatus (AF)	2,689	1,292	1,214	0,765	0,550	**1,302**
Astyanax bimaculatus (AB)	2,914	1,533	1,236	0,874	1,926	**1,696**
Poecillia vivipara (PV)	3,317	0,988	1,098	0,562	0,116	**1,216**
Poecillia reticulata (PR)	1,162	0,310	0,999	2,034	0,176	**0,936**
Cichlasoma orientale (CO)	2,400	1,248	0,951	0,903	0,993	**1,299**
Crenicichla menezesi (CM)	2,339	1,456	1,137	1,108	2,088	**1,626**
Média	**2,607**	**1,263**	**1,050**	**0,999**	**0,839**	**1,352**

Nota: As médias de variancia de cada eixo, espécie e comunidade estão destacadas em negrito.

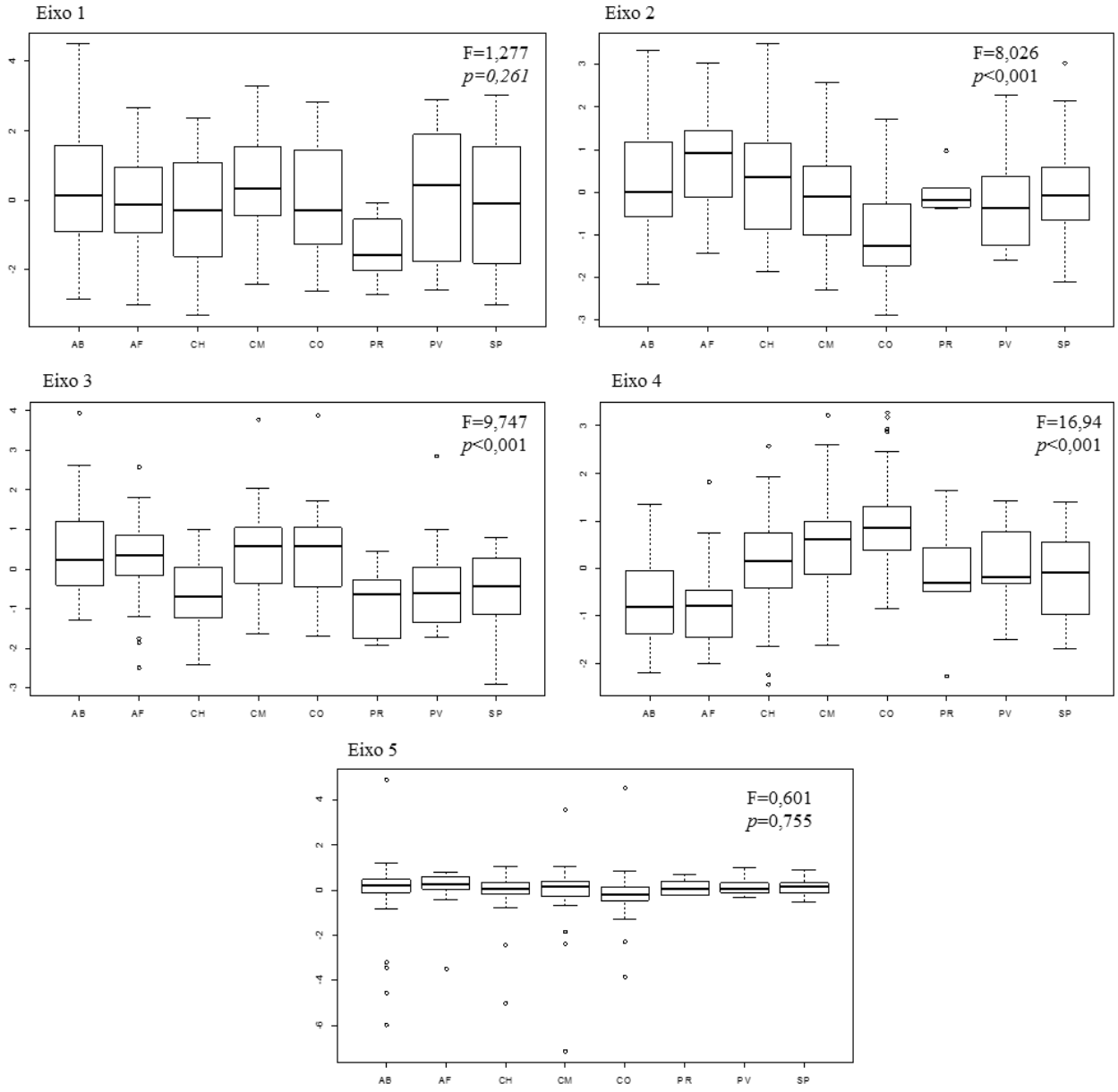
A análise de variância multivariada (ADONIS) de todos os eixos da ACP revelou diferenças significativas entre as espécies das duas assembleias, onde valores de F menores para a assembleia do semiárido demonstram maior variabilidade intraespecífica nesta assembleia e valores maiores de F na Mata Atlântica indicam maior variabilidade interespecífica (Mata Atlântica — $F=7,25$; $p<0.001$ e semiárido — $F=4,84$; $p<0.001$). Da mesma forma, a análise de variancia (ANOVA) revelou diferenças significativas na variação do uso dos recursos pelas espécies em quatro dos cinco primeiros eixos da ACP na assembleia da Mata Atlântica (Figura 18) e em três dos cinco primeiros eixos da ACP na assembleia do Semiárido (Figura 19). Na Mata Atlântica, a média dos valores de F foi maior quando comparada à assembleia do semiárido (Mata Atlântica – média dos valores de $F = 12,33$; semiárido – média dos valores de $F = 7,32$), revelando maior importância da variabilidade interespecífica na assembleia da Mata Atlântica.

Figura 18 - Análise de variancia (ANOVA) entre as espécies para cada um dos cinco primeiros eixos da ACP na assembleia da Mata Atlântica.



Legenda: *Astyanax hastatus* (AH); *Ancistrus multispinis* (AM); *Astyanax taeniatus* (AT); *Bryconamericus* sp. (BRY); *Characidium vidalli* (CV); *Mimagoniates microlepis* (MM); *Phalloceros* sp. (PHA); *Pimelodella lateristriga* (PL); *Rineloricaria* sp. (RI); *Scleromystax barbatus* (SB); *Schizolecis guntheri* (SG); *Trichomycterus* sp. (TRI).

Figura 19 - Análise de variancia (ANOVA) para cada um dos cinco primeiros eixos da ACP na assembleia do semiárido.

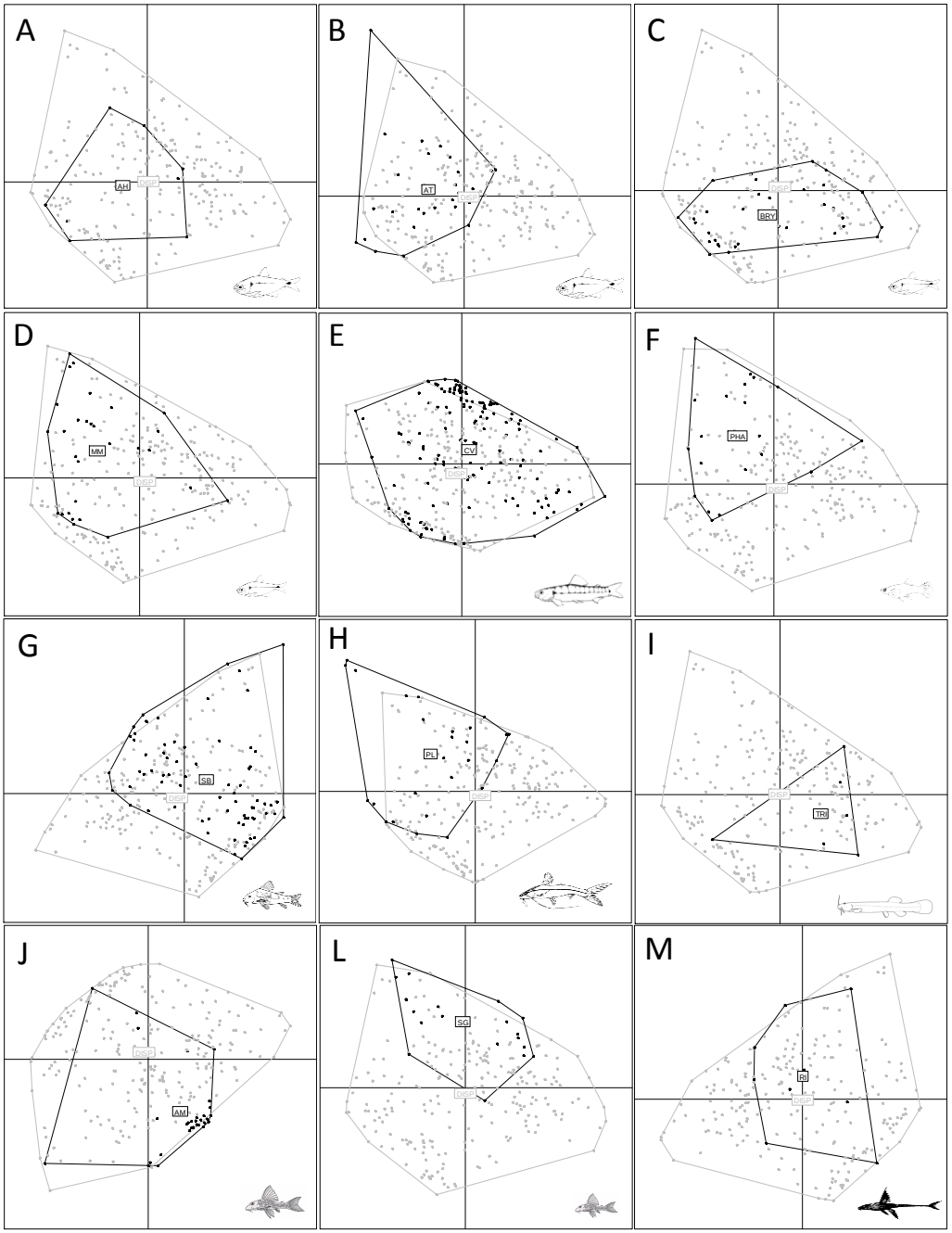


Legenda: *Astyanax bimaculatus* (AB); *Astyanax fasciatus* (AF); *Compsura heterura* (CH); *Crenicichla menezesi* (CM); *Cichlasoma orientale* (CO); *Poecilia reticulata* (PR); *Poecilia vivipara* (PV); *Serrapinus piaba* (SP).

Na assembleia da Mata Atlântica, as variáveis de micro-hábitat que moldaram a distribuição das espécies de Characiformes foram velocidade da água, e os substratos pedra e areia, onde *Characidium vidalli* apresentou distribuição mais ampla dentro do universo de recursos disponíveis (Figuras 20E), corroborando os resultados de variância (Tabela 14). A única espécie da ordem Cyprinodontiformes, representada por *Phalloceros* sp., foi encontrada mais próxima à margem, em locais de baixa correnteza com a presença de pedra e areia, sendo seletiva em relação a esses parâmetros (Figura 20F) e sendo a espécie com o menor valor de variância no uso dos recursos (variância média = 0,638). Na ordem dos Siluriformes, *Scleromystax barbatus* e *Pimelodella lateristriga* utilizaram uma maior gama de recursos do micro-hábitat (Figuras 18G e 18H), porém apresentaram menor variabilidade (variância média = 1,098 e 1,109, respectivamente) quando comparadas a *Trichomycterus* sp. que apesar de ter sido mais seletiva em relação à variável de velocidade da água, sendo encontrada principalmente em locais de correnteza, apresentou maior variabilidade (variância média = 1,120) no uso dos outros recursos (profundidade, largura, substratos cascalho grosso e fino, e cobertura terrestre). As espécies pertencentes à família Loricariidae apresentaram algumas diferenças na utilização da variável de profundidade, onde *Ancistrus multispinis* foi encontrada em locais mais profundos quando comparada as espécies *Schizolecis guntheri* e *Rineloricaria* sp. Além disso, essas duas últimas espécies apresentaram o uso do hábitat mais estreito (Figuras 20L e 20M), porém maiores valores de variância média (Tabela 14).

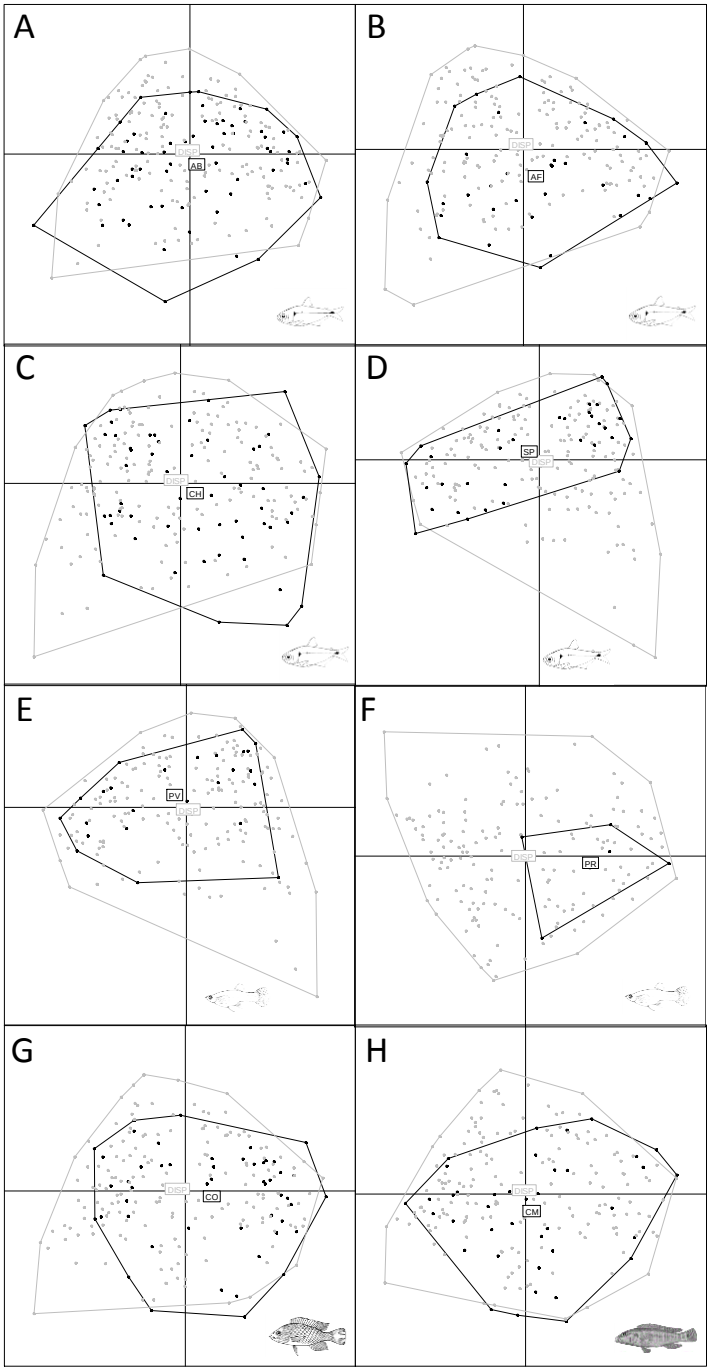
Na assembleia do semiárido, as espécies da família Characidae foram encontradas principalmente em profundidades que variavam de 20 cm a 60 cm e em locais com presença do substrato areia. Dentre essas espécies, *Serrapinus piaba* foi a que apresentou menor amplitude no uso dos recursos (Figura 21D). As duas espécies do gênero *Poecilia* apresentaram diferenças em relação ao uso do habitat, onde *Poecilia reticulata* ocupou menor espaço dentro dos recursos disponíveis (Figura 21F) e foi encontrada em locais de maior cobertura terrestre quando comparada a *Poecilia vivipara*. Além disso, as duas espécies de *Poecilia* foram as que apresentaram menor variabilidade no uso dos recursos (Tabela 14). Por outro lado, as duas espécies de Perciformes não apresentaram diferenças na utilização de recursos e sua distribuição espacial foi fortemente influenciada pelas variáveis de profundidade, cobertura terrestre e os substratos folhiço e macrófita (Figuras 21G e 21H), porém *Crenicichla menezesi* apresentou maiores valores de variância (variância média =1,626) quando comparada a *Cichlasoma orientale* (variância média = 1,299).

Figura 20 - Análise de componentes principais (ACP) para cada espécie da assembleia da Mata Atlântica.



Legenda: Pontos em cinza indicam a disponibilidade dos recursos e pontos em preto, o uso de cada espécie. (A) *Astyanax hastatus*; (B) *Astyanax taeniatus*; (C) *Bryconamericus* sp.; (D) *Mimagoniates microlepis*; (E) *Characidium vidalli*; (F) *Phalloceros* sp.; (G) *Scleromystax barbatus*; (H) *Pimelodella lateristriga*; (I) *Trichomycterus* sp.; (J) *Ancistrus multispinis*; (L) *Schizolecis guntheri*; (M) *Rineloricaria* sp.

Figura 21 - Análise de componentes principais (ACP) para cada espécie da assembleia do semiárido.



Legenda: Pontos em cinza indicam a disponibilidade dos recursos e pontos em preto, o uso de cada espécie. (A) - *Astyanax bimaculatus*; (B) - *Astyanax fasciatus*; (C) - *Compsura heterura*; (D) - *Serrapinus piaba*; (E) - *Poecilia vivipara*; (F) - *Poecilia reticulata*; (G) - *Cichlasoma orientale*; (H) - *Crenicichla menezesi*.

3.4 **Discussão**

As duas localidades em estudo apresentaram diferenças significativas em relação à estrutura física, com diferentes tipos de micro-hábitat a serem explorados pelas diferentes espécies de peixes. No entanto, ambas apresentaram alta heterogeneidade física. Esta alta disponibilidade de recursos facilita a diferenciação na escolha dos recursos pelas diferentes espécies, aumentando assim, a variabilidade ecológica (HEGRENES, 2001; LOREAU, 2004; BELLWOOD et al., 2006). O riacho inserido na região de Mata Atlântica apresentou grande quantidade de cobertura terrestre (dossel), presença de três tipos de mesohabitat e maior largura do canal. Essas características proporcionam a utilização de ambientes caracterizados por alta velocidade da corrente de água e destaca a importância da entrada de material alóctone na utilização dos recursos pelas espécies (LOWE-MCCONNELL, 1987; SCHNEIDER; WINEMILLER, 2008). Além disso, a presença de dossel também permite a entrada de matéria vegetal, criando diversos tipos de microambientes, em substratos caracterizados pela presença de folhiço. Assim, este tipo de estrutura física pode explicar a maior presença de espécies da família Loricariidae nesta assembleia (CASATTI et al., 2001; CASATTI, 2005). No entanto, a localidade do semiárido foi caracterizada por uma diferente estrutura física com alta presença de macrófitas aquáticas e águas paradas, proporcionando diversos tipos de abrigo para as espécies. Da mesma forma, este tipo de estrutura física também confirma alta heterogeneidade de recursos (KOEHN; NICOL, 2014), justificando assim, a ocorrência de espécies da família Cichlidae, caracterizadas por apresentarem comportamento territorialista e construírem ninhos (*e.g. Cichlasoma orientale*) (LINHARES et al., 2014), além de algumas espécies serem consideradas predadores de espreita (*e.g. Crenicichla menezesi*) (SAZIMA, 1986) e utilizarem bancos de macrófitas como potenciais micro-hábitats.

Os indivíduos das duas assembleias estudadas utilizaram os recursos espaciais de forma diferenciada, com maior variabilidade individual na assembleia do semiárido. As causas da variação individual no comportamento dos peixes ainda são desconhecidas (BOURKE et al., 1997), e as diferenças entre os indivíduos muitas vezes não são incorporadas nos estudos ecológicos, onde populações são consideradas homogêneas (HAMMERSCHLAG-PEYER; LAYMAN, 2010). No entanto, os resultados do presente estudo sugerem que existe variabilidade substancial entre os indivíduos das duas assembleias de peixes em relação a exploração dos recursos do micro-hábitat. Da mesma forma, a variabilidade interespecífica foi

significativa nas duas assembleias, destacando assim a importância de avaliar tanto a variabilidade entre as espécies de uma comunidade como a variabilidade individual nas populações. A PERMANOVA revelou diferenças significativas entre as espécies das duas assembleias, onde a variabilidade interespecífica foi mais importante na assembleia da Mata Atlântica enquanto a variabilidade intraespecífica foi mais importante na assembleia do semiárido. Esta diferença pode estar relacionada à disponibilidade de recursos e as diferentes estruturas físicas dos riachos (KOEHN; NICOL, 2014; LOREAU, 2004). A variabilidade de recursos foi maior na assembleia do semiárido, permitindo assim uma alta disponibilidade de recursos do micro-hábitat a serem utilizados pelos peixes e consequentemente, maior variabilidade intraespecífica. Esta relação entre variabilidade fenotípica e/ou comportamental e a variabilidade ambiental já foi descrita na bibliografia (BELLWOOD et al., 2006; HAMMERSCHLAG-PEYER; LAYMAN, 2010; HEGRENES, 2001; PRATCHETT et al., 2012), evidenciando assim a importância da influência da disponibilidade dos recursos nas diferenças individuais em relação ao uso dos recursos ecológicos. Além disso, a maior variabilidade intraespecífica na assembleia do Semiárido também foi encontrada para os padrões morfológicos e tróficos (ver resultados do capítulo 2), confirmando assim a relação entre alta variabilidade de recursos e variabilidade individual dos atributos ecológicos.

A análise descritiva no uso dos recursos do habitat pelas espécies da assembleia da Mata Atlântica revelou a existência de espécies generalistas e especialistas, com similaridades entre espécies da mesma ordem. Esta similaridade também foi encontrada por Leal et al. (2011), onde espécies de Siluriformes foram encontrados em ambientes de maior correnteza quando comparadas as espécies de Characiformes, devido as suas características morfológicas adaptadas a locais com alto fluxo na corrente de água. Na assembleia da Mata Atlântica, as espécies *Bryconamericus* sp., *Phalloceros* sp. e *Ancistrus multispinis* foram mais seletivas em relação ao uso do micro-hábitat enquanto na assembleia do semiárido apenas duas espécies (*Serrapinus piaba* e *Poecilia reticulata*) apresentaram menor variação espacial. A especialização no uso do habitat por espécies de peixes pode estar relacionada a posição trófica das espécies nas comunidades e às suas especificidades morfológicas (MATTHEWS et al., 2010). Este cenário com maior quantidade de espécies seletivas na assembleia da Mata Atlântica pode influenciar a maior variabilidade interespecífica, onde espécies utilizam pequenos e diferentes locais do micro-hábitat e segregam espacialmente (KOEHN; NICOL, 2014) enquanto, na assembleia do semiárido, os indivíduos de diferentes espécies utilizam uma maior gama de recursos espaciais e permitem maior variabilidade nas populações.

As espécies *Trichomycterus* sp. da assembleia da Mata Atlântica e *Serrapinus piaba* do semiárido ocuparam um pequeno espaço multidimensional no uso dos recursos (ver Figuras 20I e 21D), porém apresentaram altos valores de variabilidade intraespecífica. Este resultado pode ser explicado pela complementaridade dos dois índices ecológicos representados pela especialização e originalidade das espécies (ver discussão do capítulo 2; BUISSON et al., 2013; MOUILLOT et al., 2013). O pequeno espaço ocupado por essas duas espécies nas ilustrações da ACP pode representar alta especialização no uso dos recursos, enquanto valores altos de variabilidade indicam alta originalidade, demonstrando assim a importância na complementaridade desses dois índices (ARAÚJO et al., 2011; MATTHEWS et al., 2010; SVANBÄCK; PERSSON, 2004). Espécies com alta especialização e alta originalidade individual apresentam diferenças entre pares de indivíduos e particularidades no uso dos recursos, corroborando com os resultados encontrados para *Trichomycterus* sp. em relação aos atributos morfológicos e tróficos (ver resultados do capítulo 2). O uso do habitat por *Serrapinus piaba* também foi investigado por Leal et al. (2011), onde a espécie foi seletiva em relação a algumas variáveis do micro-hábitat, sendo encontrada em locais fundos com águas paradas e presença do substrato areia.

O uso do habitat pelas espécies das duas assembleias em estudo apresentou alta variabilidade intraespecífica e interespecífica. A utilização da variação ecológica no grupo dos peixes no nível de indivíduos ainda é escassa (BLANCK; LAMOUROUX, 2007; BRANDL; BELLWOOD, 2014; GOLDSTEIN; MEADOR, 2004), porém vem ganhando mais espaço em estudos ecológicos de diversos grupos animais e vegetais (de BELLO et al., 2011; VIOLLE et al., 2011). A alta plasticidade encontrada em peixes de água doce confirma a importância de mensurar atributos ecológicos a partir de valores individuais, permitindo assim a investigação da variabilidade intraespecífica. No entanto, a variação intrapopulacional relacionada aos atributos de uso do habitat é melhor abordada em peixes marinhos (*e.g.* HAMMERSCHLAG-PEYER; LAYMAN, 2010; PRATCHETT et al., 2012) enquanto a maior parte dos trabalhos que estudam o uso do habitat por espécies de peixes de riacho ainda é descritiva (*e.g.* LEAL et al., 2011; MANNA et al., 2014; MAZZONI et al., 2011) e restrita a estudos populacionais (*e.g.* BOURKE et al., 1997; GREENBERG et al., 1997; JOHNSON et al., 2011). Desta forma, a avaliação no uso do habitat por espécies de peixes de água doce através da quantificação dos atributos individuais e as relações entre as diferentes populações podem esclarecer melhor a ecologia e a estrutura destas comunidades.

3.5 **Referências**

ALTMANN, J. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, v. 49, p. 227-265, 1974.

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

BELLWOOD, D. R.; HOEY, A. S.; ACKERMAN, J. L.; DEPCZYNSKI, M. Coral bleaching, reef fish community phase shifts and the resilience of coral reefs. *Global Change Biology*, v. 12, n. 9, p. 1587-1594, 2006.

BEYER, K.; COPP, G. H.; GOZLAN, R. E. Microhabitat use and interspecific associations of introduced topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva* and native fishes in a small stream. *Journal of Fish Biology*, v. 71, p. 224-238, 2007.

BLANCK, A.; LAMOUROUX, N. Large-scale intraspecific variation in life-history traits of European freshwater fish. *Journal of Biogeography*, v. 34, p. 862-875, 2007.

BOURKE, P., MAGNAN, P., & RODRIGUEZ, M. A. Individual variations in habitat use and morphology in brook charr. *Journal of Fish Biology*, v. 51, n. 4, p. 783-794, 1997.

BRANDL, S. J.; BELLWOOD, D. R. Individual-based analyses reveal limited functional overlap in a coral reef fish community. *Journal of Animal Ecology*, v. 83, p. 661-670, 2014.

BUCK, S. *História natural de uma comunidade de cascudos (Loricariidae) na Mata Atlântica:* Habitat, atividade e alimentação. 1994. 64 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) - Universidade Estadual Paulista, UNESP, São Paulo, 1994.

BUCK, S.; SAZIMA, I. An assemblage of mailed catfishes (Loricariidae) in southeastern Brazil: distribution, activity and feeding. *Ichthyological Explorations of Freshwaters*, v. 6, p. 325-332, 1995.

BUISSON, L.; GRENOUILLET, G.; VILLÉGER, S.; CANAL, J.; LAFFAILLE, P. Toward a loss of functional diversity in stream fish assemblages under climate change. *Global change biology*, v. 19, p. 387-400, 2013.

CASATTI, L. Fish assemblage structure in a first order stream, southeastern Brazil: longitudinal distribution, seasonality, and microhabitat diversity. *Biota Neotropica*, v. 5, n. 1, p. 1-9, 2005.

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

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

de BELLO, F.; LAVOREL, S. ; ALBERT, C.H. ; THUILLER, W. ; GRIGULIS K.; DOLEZAL, J.; JANECEK, S.; LEPS, J. Quantifying the relevance of intraspecific trait variability for functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, v. 2, p. 163-174, 2011.

DIXON, P. VEGAN, a package of R functions for community ecology. *Journal of Vegetation Science*, v. 4, n. 6, p. 927-930, 2003.

DRAY, S.; DUFOUR, A. B. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of statistical software*, v. 22, n. 4, p. 1-20, 2007.

GOLDSTEIN, R. M.; MEADOR, M. R. Comparisons of fish species traits from small streams to large rivers. *Transactions of the American Fisheries Society*, v. 133, p. 971-983, 2004.

GRAY, E. S.; STAUFFER-JR, J. R. Comparative microhabitat use of ecologically similar benthic fishes. *Environmental Biology of Fishes*, v. 56, p. 443-453, 1999.

GREENBERG, L. A. Habitat use and feeding behavior of thirteen species of benthic stream fishes. *Environmental Biology of Fishes*, v. 31, p. 389-401, 1991.

GREENBERG, L. A.; BERGMAN, E.; EKLÖV, A. G. Effects of predation and intraspecific interactions on habitat use and foraging by brown trout in artificial streams. *Ecology of Freshwater Fish*, v. 6, n. 1, p. 16-26, 1997.

GURGEL, H. C. B., N. B. SILVA, F. D. LUCAS & L. L. G. SOUZA. 2005. Alimentação da comunidade de peixes de um trecho do Rio Ceará Mirim, em Umari, Taipu, Estado do Rio Grande do Norte, Brasil. *Acta Scientiarum Animal Sciences* 27(2): 229-233.

HAMMERSCHLAG-PEYER, C. M.; LAYMAN, C. A. Intrapopulation variation in habitat use by two abundant coastal fish species. *Marine Ecology Progress Series*, v. 415, p. 211-220, 2010.

HEGRENES, S. Diet-induced phenotypic plasticity of feeding morphology in the orangespotted sunfish, *Lepomis humilis*. *Ecology of Freshwater Fish*, v. 10, p. 35-42, 2001.

INOUE, M.; NUNOKAWA, M. Effects of longitudinal variations in stream habitat structure on fish abundance: an analysis based on subunit-scale habitat classification. *Freshwater Biology*, 47, p. 1594-1607, 2002.

JOHNSON, J. H.; ROSS, R. M.; DROPKIN, D. S.; REDELL, L. A. Ontogenetic and diel variation in stream habitat use by brook trout (Salvelinus fontinalis) in a headwater stream. *Journal of Freshwater Ecology*, v. 26, n. 1, p. 143-152, 2011.

KOEHN, J. D.; NICOL, S. J. Comparative habitat use by large riverine fishes. *Marine and Freshwater Research*, v. 65, n. 2, p. 164-174, 2014.

LEAL, C. G.; JUNQUEIRA, N. T.; POMPEU, P. S. Morphology and habitat use by fishes of the Rio das Velhas basin in southeastern Brazil. *Environmental Biology of Fishes*, v. 90, n. 2, p. 143-157, 2011.

LINHARES, J. C. S.; MANNA, L. R.; MAZZONI, R.; REZENDE, C. F.; SILVA, J. R. F. Reproductive tactics optimizing the survival of the offspring of *Cichlasoma orientale* (Perciformes: Cichlidae). *Revista de Biología Tropical*, v. 62, n. 3, p. 1007-1018, 2014.

LOREAU, M. Does functional redundancy exist? *Oikos*, v. 104, n. 3, p. 606-611. 2004.

LOWE-MCCONNELL, R. H. *Ecological Studies in tropical fish communities*. Cambridge: Cambridge University Press, 1987.

MANNA, L. R.; REZENDE, C. F.; MAZZONI, R. Habitat use by *Astyanax taeniatus* (Jenyns, 1842) (Characiformes: Characidae) in a coastal stream from Southeast Brazil. *Neotropical Ichthyology*, v. 12, n. 1, p. 187-192, 2014.

MATTHEWS, B.; MARCHINKO, K. B.; BOLNICK, D. I.; MAZUMDER, A. Specialization of trophic position and habitat use by sticklebacks in an adaptive radiation. *Ecology*, v. 91, n. 4, p. 1025-1034. 2010.

MAZZONI, R.; NOVAES, V. C.; IGLESIAS-RIOS, R. Microhabitat use by *Phalloceros harpagos* Lucinda (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) from a coastal stream from Southeast Brazil. *Neotropical Ichthyology*, v. 9, p. 665-672, 2011.

MOUILLOT, D.; GRAHAM, N. A. J.; VILLÉGER, S.; MASON, N. W. H.; BELLWOOD, D. R. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 28, p. 167-177, 2013.

PRATCHETT, M. S.; COKER, D. J.; JONES, G. P.; MUNDAY, P. L. Specialization in habitat use by coral reef damselfishes and their susceptibility to habitat loss. *Ecology and Evolution*, v. 2, n. 9, p. 2168-2180, 2012.

RINCÓN, P. A. Uso do micro-hábitat em peixes de riachos: métodos e perspectivas. In: CARAMASCHI, E. P.; MAZZONI, R.; PERES-NETO, P.R. (Eds.). *Ecologia de Peixes de Riachos, Série Oecologia Brasiliensis*. Rio de Janeiro: Computer & Publish Editoração Ltda, 1999, p. 23-90.

ROFF, D. A. *The Evolution of Life Histories:* Theory and Analysis. London: Chapman & Hall, 1992.

SABINO, J. & R. M. C. CASTRO. Alimentação, Período de Atividade e Distribuição Espacial dos Peixes de um Riacho da Floresta Atlântica (Sudeste do Brasil). *Revista Brasileira de Biologia*, v. 50, n. 1, p. 23-36, 1990.

SAZIMA, I. Similarities in feeding behaviour between some marine and freshwater fishes in two tropical communities. *Journal of Fish Biology*, v. 29, p. 53-65, 1986.

SCHNEIDER, K. N.; WINEMILLER, K. O. Structural complexity of woody debris patches influences fish and macroinvertebrate species richness in a temperate floodplain-river system. *Hydrobiologia*, v. 610, p. 235-244, 2008.

SEDELL, J. R.; REEVES, G. H.; HAUER, F. R.; STANFORD J. A.; HAWKINS, C. P. Role of Refugia from Disturbances: Modern Fragmented and Disconnected River Systems. *Environmental Management*, v. 14, n. 5, p. 711-724, 1990.

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

SUAREZ, Y. R.; JUNIOR, M. P. Associações de espécies de peixes em ambientes lóticos da bacia do rio Iguatemi, Estado do Mato Grosso do Sul. *Acta Scientiarum Biological Sciences*, v. 25, n. 2, p. 361-367, 2003.

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

UIEDA, V. S. Ocorrência e distribuição dos peixes em um riacho de água doce. *Revista Brasileira de Biologia*, v. 44, n. 2, p. 203-213, 1984.

VIOLLE, C.; ENQUIST, B. J.; MCGILL, B. J.; JIANG, L.; ALBERT, C. H.; HULSHOF, C.; JUNG, V.; MESSIER, J. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 27, p. 244-252, 2011.

WEATHERLEY, A. H. Notions of niche and competition among animals, with especial reference to freshwater fish. *Nature*, v. 197, n. 5, p. 14-17, 1963.

WOOTON, R. J. *Ecology of Teleost Fishes*. New York: Chapman and Hall, 1990.

YAMASAKI, Y.; HARAMOTO, S.; FUKASAWA, T. Habitat uses of freshwater fishes on the scale of reach system provided in small streams. *Environmental Biology of Fishes*, v. 75, p. 333–341, 2006.

4 UM POR TODOS E TODOS POR UM: COMPORTAMENTO DE CARDUME DE DUAS ESPÉCIES DE CARACÍDEOS

Manuscrito submetido para o periódico *Acta Ethologica* no ano de 2014.

4.1 **Introdução**

A formação de grupos de indivíduos é considerada uma vantajosa estratégia anti-predatória (GALTON, 1871; KEENLEYSIDE, 1979; WILLIAMS, 1964), onde a posição de cada indivíduo dentro do grupo pode influenciar o risco de predação per capita (HAMILTON, 1971). Os indivíduos podem diferir em relação ao comportamento social dentro de um grupo, onde alguns indivíduos desempenham o papel de líderes e influenciam fortemente o comportamento social de todo o grupo, enquanto outros indivíduos são considerados como seguidores (JOLLES et al., 2014). Cardumes com maior número de indivíduos conseguem balancear os hábitos de forrageio e vigilância de potenciais predadores com maior eficácia e assim, sofrem menos ataques (MAGURRAN et al., 1985). No entanto, predadores podem avistar com maior facilidade grupos de indivíduos do que um único indivíduo (PITCHER, 1986). Desta forma, as características ecológicas de cada predador também influenciam o risco de predação (PARRISH, 1989).

Os peixes apresentam três comportamentos básicos para evitar um possível ataque predatório. O primeiro é representado pela detecção através de sentidos visuais, olfativos ou auditivos; o segundo é o reconhecimento e avaliação do predador; e finalmente a resposta de fuga (KELLEY; MAGURRAN, 2003). Quando há formação de cardume, os indivíduos que apresentam maior experiência na realização de estratégias anti-predatórias, podem influenciar os indivíduos com menos experiência (KELLEY et al.; 2003) e consequentemente, evitam a predação em grupo. Cardumes de espécies típicas de água doce já foram investigados e apresentaram diversas estratégias anti-predatórias, sendo representadas pelo tamanho do cardume, posição dos indivíduos dentro do cardume, interações de aprendizagem entre indivíduos e vigilância no reconhecimento de predadores (*e.g.* KELLEY et al., 2003; KELLEY; MAGURRAN, 2003; KRAUSE, 1993; MAGURRAN et al., 1985).

Espécies da família Characidae são típicas nos riachos brasileiros (MENEZES et al., 2007), porém são poucos os registros comportamentais relacionados à formação de cardumes como tática anti-predatória (*e.g.* SUZUKI; ORSI, 2008). A distribuição espacial dos cardumes e suas reações diante sinais de interferência já foram testadas (*e.g.* CARVALHO et al., 2007; DUBOC, 2007; SUZUKI; ORSI, 2008), porém nenhum deles registrou a interação presa-predador. Além disso, os indivíduos de um cardume podem apresentar diferenças comportamentais na formação de um grupo (MARRAS; DOMENICI, 2013), onde a posição de cada indivíduo dentro do cardume pode estar relacionada ao tamanho corporal (PITCHER et al., 1982). As espécies *Compsura heterura* Eigenmann 1915 (Figura 1A) e *Serrapinus piaba* (Lütken 1875) (Figura 1B) são caracídeos que formam grupos de indivíduos próximos às margens do riacho do presente estudo (*personal field observations*) e tornam-se bons objetos de estudo para avaliar diferenças individuais no comportamento social e nas interações presa-predador.

No presente trabalho, as diferenças individuais na formação de cardumes como uma possível tática anti-predatória foram avaliadas através de duas espécies de caracídeos de um riacho do semiárido brasileiro. Assumindo que existem diferenças comportamentais na formação de um cardume e que os indivíduos assumem diferentes posições dentro de um grupo, espera-se que os indivíduos das duas espécies em estudo apresentem diferenças em relação ao comportamento social.

4.2 **Metodologia**

4.2.1 Área de estudo

A coleta de dados foi realizada em um trecho com 100 metros de extensão (03°49’154” S, 39°19’958” O) localizada no Rio Curu, município de Pentecoste, no Estado do Ceará, região do semiárido brasileiro. O Rio Curu é um riacho de 4ª ordem que nasce na Serra do Machado a aproximadamente 800 metros de altitude e possui 195 km de extensão. A localidade de estudo possui dois tipos básicos de mesohabitat (poça e rápido), substrato composto basicamente por areia e cascalho e presença de bancos de macrófitas ao longo de toda a área.

A principal característica hidrográfica do semiárido brasileiro é o caráter intermitente de seus rios. O Rio Curu é perenizado artificialmente, seu fluxo de água reduz durante a estação seca e aumenta drasticamente durante a estação chuvosa, o que impossibilita a realização de observações subaquáticas nesta estação (Figura 22). Desta forma, o presente estudo foi realizado no mês de novembro de 2011, época caracterizada pela estação seca. Além disso, nesta época do ano, o local de estudo apresenta águas claras e rasas e as espécies em estudo apresentam altas densidades contribuindo para a realização das observações subaquáticas.

Figura 22 - Exemplo da variação sazonal na localidade de estudo.

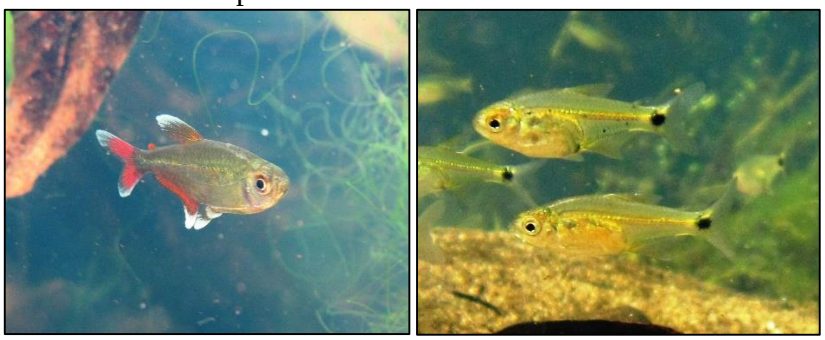
(a) (b)

Legenda: (a) - nível de água alto durante a estação chuvosa em abril de 2011; (b) - nível de água baixo durante a estação seca em novembro de 2011, período onde foi realizado o estudo.

4.2.2 Breve descrição das espécies

As duas espécies em estudo pertencem à família Characidae e são conhecidas popularmente como piabinhas. *Compsura heterura* (Figura 23A) pode alcançar comprimento padrão de até 3,7 cm enquanto *Serrapinus piaba* (Figura 23B) apresenta o formato do corpo um pouco mais alongado e alcança comprimento padrão de até 3,5 cm. Ambas as espécies são classificadas como pelágicas e utilizam toda a coluna d'água na busca de alimentos.

Figura 23 - Espécies em estudo registradas no Rio Curu, município de Pentecoste – CE.



(a) (b)

Legenda: (a) - Indivíduo de *Compsura heterura*; (b) - dois indivíduos de *Serrapinus piaba*.

4.2.3 Coleta e análise dos dados

As observações foram realizadas através da técnica de mergulho livre (*snorkeling*, Figura 24) em 62 sessões de mergulhos de aproximadamente 30 minutos cada em diferentes períodos do dia (manhã, tarde e noite), totalizando 30 horas de registro subaquático. Os dados foram coletados a partir dos métodos *ad libitum* (LEHNER, 1996) e animal-focal, onde cada grupo de peixes foi o foco das observações e cada categoria comportamental foi registrada (*sensu* SABINO, 1999). Os cardumes foram observados em sete diferentes mesohabitats ao longo da localidade de estudo, caracterizados como áreas de baixa profundidade, baixa correnteza e próximas à margem com a presença de bancos de macrófitas (Figura 24). Devido à semelhança morfológica entre as espécies de caracídeos, o observador (LRM) realizou um treinamento com sessões de mergulho *a priori*, totalizando 10 horas de esforço, a fim de evitar qualquer confusão na identificação dos indivíduos.

Figura 24 - Técnica de *snorkeling* utilizada na observação dos indivíduos no Rio Curu, município de Pentecoste – CE.

Figura 25 - Exemplo de um dos mesohabitats onde foram realizadas as observações subaquáticas no Rio Curu, município de Pentecoste – CE.

Dois tipos principais de comportamento foram registrados: (i) organização de cardume: se cada grupo de indivíduos apresentava ou não um comportamento de cardume, caracterizado por indivíduos de maior porte localizados nas extremidades do cardume e indivíduos menores no centro; e (ii) reação ao predador: comportamento caracterizado basicamente pela proximidade de um possível predador ao cardume em observação. Além disso, foram registradas as táticas alimentares apresentadas pelos indivíduos dos grupos estudados. Para

verificar se as táticas alimentares diferenciaram significativamente entre as duas espécies, utilizamos o teste do χ^2 de contingência 2x2 (ZAR, 1999).

Para verificar a composição da dieta das espécies, 20 exemplares de cada espécie foram coletados através de rede de malha (5mm) após todo o período de observação subaquática. Cada exemplar coletado foi anestesiado em uma solução de 0,4 ml de óleo de cravo, 3,6 ml de metanol e 1L de água destilada e posteriormente, fixados em formol 10%. Todo o material foi armazenado em sacos plásticos devidamente etiquetados e transportado para o laboratório. Após sete dias, os indivíduos foram transferidos para álcool 70% e então armazenados em potes de vidro, separados por espécie. Após a dissecção, os estômagos foram conservados em álcool 70% para posterior análise.

A análise do conteúdo estomacal foi realizada sob microscópio estereoscópico de acordo com métodos qualitativos e quantitativos (métodos da Frequência de Ocorrência (FO%) e Volumétrico (V%) – HYSLOP, 1980), sendo os itens identificados no menor nível taxonômico possível com auxílio de bibliografia especializada (MUGNAI et al., 2010; PÉS et al., 2005; SALLES et al., 2004). A partir da frequência de ocorrência e da frequência volumétrica de cada item registrado nos estômagos em relação à totalidade da dieta, foi calculado o Índice Alimentar (IA*i*) proposto por Kawakami e Vazzoler (1980) e adaptado por Hahn et al. (1997), através da seguinte equação para cada item alimentar: $IAi = (Fi*Vi) / \sum (Fi*Vi) *100$, onde $i = 1,2,...n$ itens alimentares; F*i* = frequência de ocorrência de determinado item alimentar; e V*i* = volume de determinado item alimentar. Espécimes-testemunho foram coletados e depositados na coleção ictiológica do laboratório de sistemática e morfologia de peixes da Universidade Federal da Paraíba (UFPB 7075, UFPB 7077).

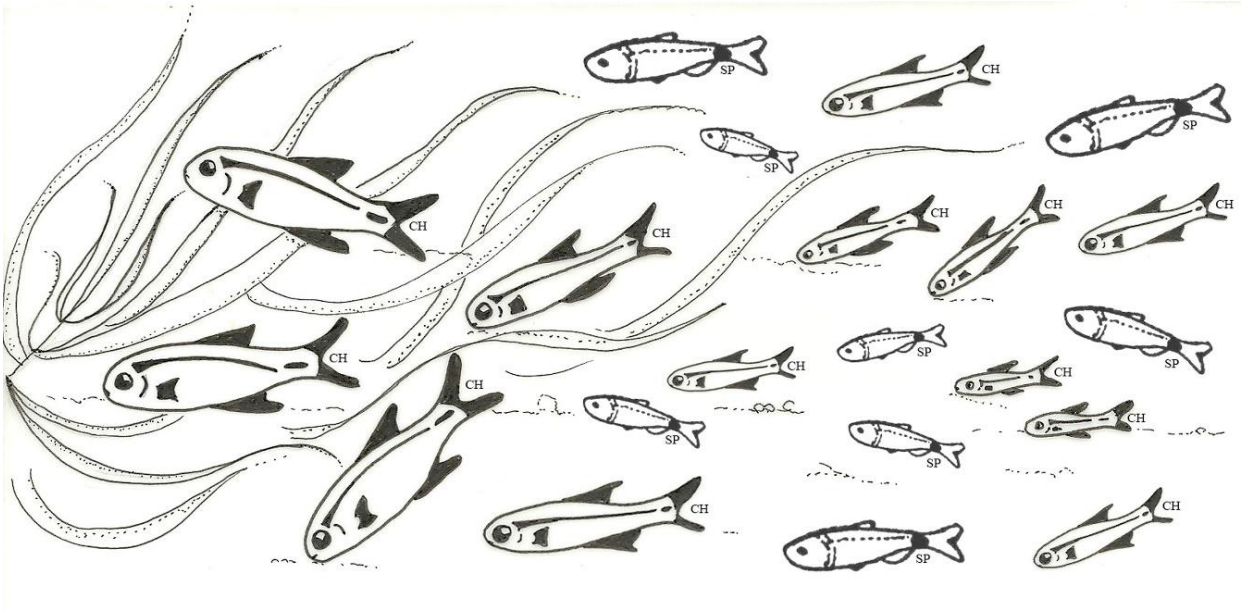
4.3 **Resultados**

A partir das observações subaquáticas, cardumes organizados das duas espécies (cardumes mistos) foram encontrados em 74,2% do tempo de observação, onde os indivíduos maiores estavam localizados nas extremidades do cardume enquanto os indivíduos menores se concentravam no centro (Figura 26). Dois potenciais predadores, *Hoplias malabaricus* e *Crenicichla menezesi*, foram observados próximos aos cardumes em 16 das 62 sessões de mergulho realizadas, representando 25,8% (Figura 27). Esses predadores e o ciclídeo

Cichlasoma orientale, uma espécie altamente territorialista, investiram contra os cardumes 15 vezes e em 53,3% dos ataques, os indivíduos maiores retornaram ao local que estavam antes dos indivíduos menores, recuperando rapidamente a organização inicial.

As táticas de forrageio foram representadas por quatro táticas principais: (i) forrageio no substrato; (ii) forrageio no meio da coluna d'água; (iii) forrageio na superfície; e (iv) forrageio nas macrófitas. As duas espécies possuem as mesmas táticas de forrageio e não houve diferença significativa entre elas (Tabela 15), porém o forrageio no meio da coluna d'água e na superfície foram as principais táticas realizadas por ambas as espécies.

Figura 26 – Ilustração de um cardume misto e organizado, com indivíduos de maior porte nas extremidades anteriores do cardume e mais entocados no banco de macrófitas.



Legenda: CH - Indivíduos de *Compsura heterura*, SP – Indivíduos de *Serrapinus piaba* (SP)

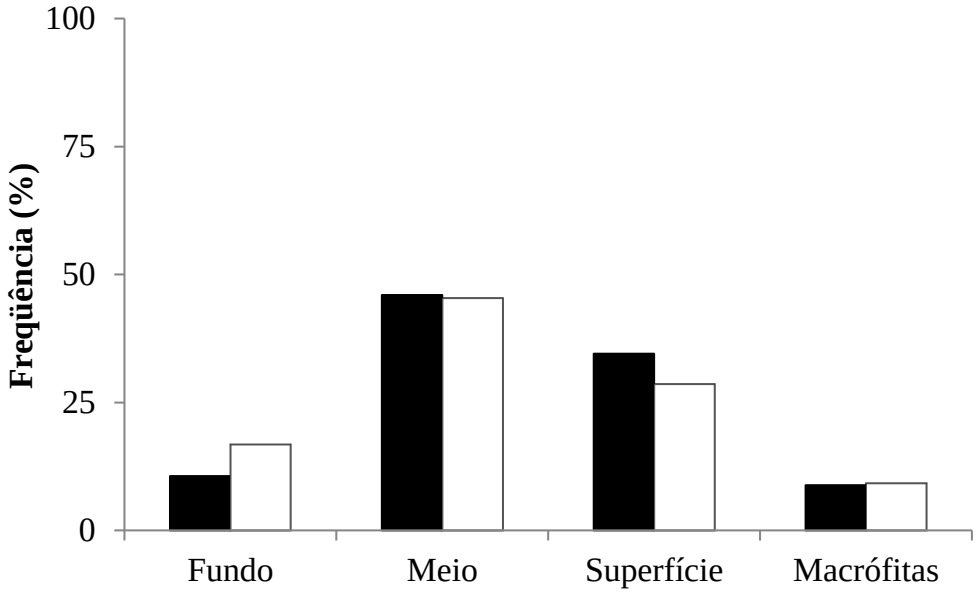
Figura 27 - Indivíduo de *Hoplias malabaricus* (em destaque) próximo ao cardume de caracídeos.

Tabela 15 - Valores de frequência de ocorrência (%) e teste do χ^2 entre as diferentes táticas de forrageio realizadas por *Compsura heterura* e *Serrapinus piaba* do Rio Curu, Pentecoste - CE, Brasil.

	Frequencia de Ocorrência (%)		**Qui-Quadrado**	
Tipo de forrageio	*Compsura heterura*	*Serrapinus piaba*	X^2	*p*
Fundo	10,6	16,8	2,27	>0,1
Meio	46,0	45,4		
Superfície	34,5	28,6		
Macrófita	8,8	9,2		

O forrageio no meio da coluna d'água foi representado por 46% para *C. heterura* e 45,4% para *S. piaba*, enquanto o forrageio na superfície por 34,5% para *C. heterura* e 28,6% para *S. piaba* (Figura 28).

Figura 28 - Frequência dos tipos de forrageio realizados pelas duas espécies em um trecho do Rio Curu, Pentecoste - CE, Brasil.



Legenda: *Compsura heterura* (barras pretas) e *Serrapinus piaba* (barras brancas)

Porém, através da análise de conteúdo alimentar, as duas espécies apresentaram diferenças em relação à composição dos itens em suas dietas. *Compsura heterura* consumiu preferencialmente o item fragmento de inseto aquático (IA*i* = 76,07) enquanto *Serrapinus piaba* apresentou alga filamentosa (IA*i* = 31,78) e ostracoda (IA*i* = 25,76) como seus principais itens alimentares (Tabela 16).

Tabela 16 - Valores percentuais de volume (VO%), frequência de ocorrência (FO%) e índice alimentar (IA*i*) para cada item consumido por *Compsura heterura* e *Serrapinus piaba* em um trecho do Rio Curu, Pentecoste - CE, Brasil.

	Compsura heterura			***Serrapinus piaba***		
Itens	**VO%**	**FO%**	**IA*i***	**VO%**	**FO%**	**IA*i***
Diptera						
Chironomidae	6,34	50,00	5,16	4,15	46,67	3,28
Chironomidae (pupa)	3,76	16,67	1,02	0,00	0,00	0,00
Simuliidae	0,00	0,00	0,00	0,96	6,67	0,11
Trichoptera						
Pupa	2,82	16,67	0,76	0,00	0,00	0,00
Hydroptilidae	12,68	33,33	6,87	0,00	0,00	0,00
Coleoptera						
Larva	0,00	0,00	0,00	0,32	6,67	0,04
Ephemeroptera						
Baetidae	4,23	16,67	1,15	0,16	6,67	0,02
Fragmento de Inseto Aquático	56,10	83,33	76,07	16,27	66,67	18,38
Ostracoda	6,10	66,67	6,62	17,54	86,67	25,76
Acari	0,00	0,00	0,00	0,32	6,67	0,04
Nematoda	0,94	8,33	0,13	0,00	0,00	0,00
Matéria vegetal	0,94	8,33	0,13	3,83	13,33	0,86
Alga Filamentosa	0,00	0,00	0,00	31,26	60,00	31,78
Filamentos vegetais	2,35	41,67	1,59	20,73	53,33	18,74
Matéria orgânica	3,76	8,33	0,51	4,47	13,33	1,01

4.4 **Discussão**

Os cardumes observados apresentaram um padrão de organização com variação individual, onde indivíduos de maior porte se concentraram nas extremidades do cardume e indivíduos de menor porte, na área central. Esta organização pode estar relacionada a algum tipo de tática anti-predatória. Grupos de indivíduos conseguem detectar com maior eficácia a presença de um predador do que indivíduos sozinhos (MAGURRAN et al., 1985) e a formação de cardume pode reduzir o risco de predação per capita (LANDEAU; TERBORGH, 1986). De acordo com a teoria de Hamilton (1971), indivíduos que ocupam a periferia de um cardume podem estar mais propensos ao risco de predação do que indivíduos que ocupam o centro do

cardume. Porém, este risco está relacionado ao tamanho do cardume, onde a proporção de indivíduos periféricos em relação aos centrais torna-se pequena quando estes cardumes apresentam poucos indivíduos e ambas as posições sofrem o mesmo risco de predação (PARRISH, 1989). Além disso, o risco de predação é influenciado pelas táticas de ataque dos próprios predadores (BERTRAM, 1978; PARRISH, 1989). Os cardumes mistos de *C. heterura* e *S. piaba* do Rio Curu são caracterizados por grupos de aproximadamente 25 indivíduos que sofrem ataques de predadores com diferentes táticas predatórias. *Hoplias malabaricus* possui uma tática predatória conhecida como "senta e espera" baseada exclusivamente na percepção visual (SABINO; ZUANON, 1997; WINEMILLER, 1989) enquanto *Crenicichla menezesi* é um predador de procura mais ativa que utiliza a vegetação marginal para se esconder e surpreender a presa (SAZIMA, 1986). Desta forma, sugerimos que essas duas espécies utilizam esta organização de cardume como um possível comportamento de diminuição no risco de predação.

A formação de cardume é um comportamento social que incorpora estratégias para um indivíduo manter-se próximo e alinhado aos outros membros do grupo (GRÜNBAUM, 1998). Os cardumes observados no trecho em estudo do Rio Curu são caracterizados por cardumes mistos formados por duas espécies da mesma família, porém de gêneros diferentes. Este comportamento social, onde há transferência de informações entre os indivíduos do mesmo grupo, pode ser benéfico para ambas as espécies (PARRISH et al., 2002). Os grupos formados por essas espécies podem estar se beneficiando a partir do momento que indivíduos maiores mantêm posições preferenciais dentro do cardume e realizam comportamentos de fuga quando um possível predador torna-se perceptível a eles. Um comportamento semelhante a este observado no presente estudo é descrito na literatura como *taxis* (termo em inglês), onde um organismo muda de direção rapidamente conforme alguma condição local torna-se inapropriada (GRÜNBAUM, 1998). Porém, este movimento caracterizado como *taxis* é descrito em maior escala (*e.g.* movimentos migratórios). Esse tipo de comunicação entre os indivíduos de um cardume pode ocorrer através da transmissão visual (MAGURRAN, 1990; SMITH, 1992) e em situações de estresse, espécies de Characidae podem formar cardumes mais coesos (DUBOC, 2007) no intuito de diminuir a taxa de predação contra o cardume (MILINSKI, 1987; SUZUKI; ORSI, 2008).

Os indivíduos de *C. heterura* e *S. piaba* formaram cardumes coesos e apresentaram comportamentos anti-predatórios baseados na fuga rápida por indivíduos maiores, desencadeando na fuga dos indivíduos menores. Este tipo de comportamento pode ter sido

facilitado pela formação dos cardumes (KELLEY et al., 2003) e assim, permitindo uma possível cooperação entre as espécies (ZHENG et al., 2005). A cooperação em grupos de indivíduos é representada por indivíduos que colaboram e indivíduos que não colaboram, denominados *defectors* (termo em inglês) (NOWAK, 2006). Reproduzindo este cenário para o nosso estudo, podemos classificar os indivíduos de maior porte como aqueles que colaboram e os indivíduos menores seriam beneficiados a partir do momento que estivessem formando o mesmo cardume, evidenciando assim variação individual dentro das populações. No entanto, existe uma discussão acerca de que cardumes podem ser desvantajosos na defesa contra predadores (MAGURRAN, 1990; MAGURRAN; SEGHERS, 1990; PITCHER, 1986), pois em algumas circunstâncias, os predadores apresentam táticas eficazes de detectar uma grande quantidade de grupos de indivíduos através de sentidos visuais ou auditivos (*e.g.* aves e mamíferos aquáticos) (PITCHER, 1986). Porém, já foi constatado que algumas espécies de peixes conseguem diminuir o risco de predação quando formam grupos de indivíduos (*e.g.* KELLEY et al., 2003; PITCHER et al., 1986; SEGHERS, 1974; THEODORAKIS, 1989;) através da vigilância por indivíduos mais experientes que conseguem detectar com maior eficácia a presença de um predador e os indivíduos menos experientes ficam salvos de uma possível predação (BROWN; DREIER, 2002; KELLEY et al., 2003). A partir disso, destaca-se a importância de novos estudos comportamentais que possam esclarecer determinadas interações presa-predador através da investigação de diferenças no comportamento individual.

Espécies de Characidae são altamente ativas e forrageiam em grupos (SAZIMA, 1980; CASATTI, 2002), o que foi observado no presente estudo. Porém, a posição dos indivíduos dentro de um cardume pode influenciar o sucesso alimentar (KRAUSE et al., 1992). Os indivíduos que estão à frente do cardume conseguem avistar possíveis presas com maior facilidade e aumentam assim, a chance de capturá-las (PARRISH et al., 1989). *Compsura heterura* e *S. piaba* apresentaram as mesmas táticas de forrageio, porém diferentes composições na dieta. *Serrapinus piaba* foi observado com maior frequência investindo no substrato e nas macrófitas, o que pode explicar a composição de sua dieta caracterizada pela presença de algas filamentosas e Ostracoda. No estudo de Dias e Fialho (2009), o item alimentar 'algas' também foi o principal item consumido por *S. piaba*. Além disso, o microcrustáceo Ostracoda é considerado bentônico associado a algas e realiza o comportamento de raspagem sobre estas para obter alimento (GRANT et al., 1983), justificando assim a presença deste crustáceo na dieta da espécie. As duas espécies consumiram invertebrados aquáticos, porém *C. heterura* consumiu este item em maior quantidade. Este padrão alimentar não foi descrito para *C.*

heterura, uma espécie conhecida por consumir itens vegetais (DIAS; FIALHO, 2009) e esta diferença na composição da dieta pode ser uma estratégia para permitir sua coexistência. Desta forma, sugere-se que a segregação alimentar facilita a coexistência (WOOTON, 1990; NAKANO et al., 1999) e aparentemente as duas espécies em estudo não competem por recursos alimentares. Além disso, a formação de cardumes mistos de *C. heterura* e *S. piaba* pode permitir uma possível cooperação entre os indivíduos, e ambas as espécies conseguem se defender contra ataques de predadores. No entanto, ainda são necessárias maiores investigações a partir de experimentos para complementar os dados do presente trabalho e assim, concluir a importância da variabilidade individual na formação de cardume para a manutenção dessas populações de peixes.

4.5 **Referências**

BERTRAM, B. C. R. Living in groups: predators and prey. In: KREBS, J. R; DAVIES, N. B. *Behavioural ecology*. (Eds.). Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1978, p. 64–96.

BROWN, G. E.; DREIER, V. M. Predator inspection behavior and attack cone avoidance in a characin fish: the effects of predator diet and prey experience. *Animal Behaviour*, v. 63, p. 1175-1181, 2002.

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

CASATTI, L. Alimentação dos peixes em um riacho do Parque Estadual Morro do Diabo, Bacia do Alto Rio Paraná, Sudeste do Brasil. *Biota Neotropica*, v. 2, n. 2, p. 1-14, 2002.

DIAS, T. S.; FIALHO, C. B. Biologia alimentar de quatro espécies simpátricas de Cheirodontinae (Characiformes, Characidae) do rio Ceará Mirim, Rio Grande do Norte. *Iheringia*, v. 99, n. 3, p. 242-248, 2009.

DUBOC, L. F. Análise comparativa e aspectos ecológicos da reação de alarme em duas espécies de *Mimagoniates* (Ostariophysi, Characidae, Glandulocaudinae). *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 24, n. 4, p. 1163-1185, 2007.

GALTON, F. Gregariousness in cattle and in men. *MacMillan's Magazine*, v. 23, n. 136, p. 353-357, 1871.

GORAYEB, A.; SOUZA, M. J. N.; FIGUEIREDO, M. C. B.; ARAÚJO, L. F. P.; ROSA, M. F.; SILVA, E. V. Aspectos geoambientais, condições de uso e ocupação do solo e níveis de

desmatamento da bacia hidrográfica do rio Curu, Ceará - Brasil. *Geografia*, v. 14, p. 85-106, 2005.

GRANT, I. F.; EGAN, E. A.; ALEXANDER, M. Measurement of rates of the ostracod *Cyprinotus carolinensis* on blue-green algae. *Hydrobiologia*, v. 106, p. 199-208, 1983.

GRUNBAUM, D. Schooling as a strategy for taxis in a noisy environment. *Evolutionary Ecology*, v. 12, p. 503-522, 1998.

HAHN, N. S.; ALMEIDA, V. L. L.; LUZ-AGOSTINHO, K. D. G. Alimentação e ciclo alimentar diário de *Hoplosternum littorale* (Hancock) (Siluriformes, Callichthyidae) nas lagoas Guaraná e Patos da Planície do Alto Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 14, n. 1, p. 57-64, 1997.

HAMILTON, W. D. Geometry fir the Selfish Herd. *Journal of Theoretical Biology*, v. 31, n. 2, p. 295-311, 1971.

HYSLOP, E. J. Stomach contents analysis - a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, v. 17, p. 411-429, 1980.

JOLLES, J. W.; FLEETWOOD-WILSON, A.; NAKAYAMA, S.; STUMPE, M. C.; JOHNSTONE, R. A.; MANICA, A. The role of previous social experience on risk-taking and leadership in three-spined sticklebacks. *Behavioral Ecology*, doi:10.1093/beheco/aru146, 2014.

KAWAKAMI, E.; VAZZOLER, G. Método gráfico e estimativa de índice alimentar aplicado no estudo da alimentação de peixes. *Boletim do Instituto Oceonográfico*, v. 29, p. 205-207, 1980.

KEENLEYSIDE, M. H. *Diversity and adaptation in fish behavior*. Springer: Berlin, 1979.

KELLEY, J. L.; EVANS, J. P.; RAMNARINE, I. W.; MAGURRAN, A. E. Back to school: can antipredator behaviour in guppies be enhanced through social learning? *Animal Behaviour*, v. 65, p. 655-662, 2003.

KELLEY, J. L.; MAGURRAN, A. E. Learned predator recognition and antipredator responses in fishes. *Fish and Fisheries*, v. 4, p. 216-226, 2003.

KRAUSE, J. The relationship between foraging and shoal position in a mixed shoal of roach (*Rutilus rutilus*) and chub (*Leuciscus cephalus*): a field study. *Oecologia*, v. 93, p. 356-359. 1993.

KRAUSE, J.; BUMANN, D.; TODT, D. Relationship between the position preference and nutritional state of individulas in schools of juvenile roach (*Rutilus rutilus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 30, p. 177-180, 1992.

LANDEAU, L.; TERBORGH, J. Oddity and the 'confusion effect' in predation. *Animal Behaviour*, v. 34, p. 1372-1380, 1986.
LEHNER, P.N. *Handbook of Ethological Methods*. Cambridge University Press: United Kingdom, 1996.

MAGURRAN, A. E. & B. H. SEGHERS. Population differences in predator recognition and attack cone avoidance in the guppy *Poecilia reticulata*. *Animal Behaviour*, v. 40, p. 443-452, 1990.

MAGURRAN, A. E. The adaptive significance of schooling as an anti-predator defence in fish. *Annales Zoologici Fennici*, v. 27, p. 51-66, 1990.

MAGURRAN, A. E.; OULTON, W. J.; PITCHER, T. J. Vigilant behaviour and shoal size in minnows. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, v. 67, p. 167-178, 1985.

MARRAS, S.; DOMENICI, P. Schooling fish under attack are not all equal: Some lead, others follow. *PloS one*, v. 8, n. 6, e65784, 2013.

MENEZES, N. A.; WEITZMAN, S. H.; OYAKAWA, O. S.; LIMA, F. C. T.; CASTRO, R. M. C.; WEITZMAN, M. J. *Peixes de Água Doce da Mata Atlântica:* lista preliminar das espécies e comentários sobre conservação de peixes de água doce neotropicais. São Paulo: MZUSP, 2007.

MILINSKI, M. Constraints placed by predators on feeding behaviour. In: PITCHER, T. J. (Ed.). *The behaviour of teleost fishes*. Springer US, 1986, p. 236-252.

MUGNAI, R.; NESSIMIAN, J. L.; BAPTISTA, D. F. *Manual de identificação de macroinvertebrados aquáticos do Estado do Rio de Janeiro*. Rio de Janeiro: Technical Books Editora, 2010.

NAKANO, S.; FAUSCH, K. D.; KITANO, S. Flexible niche partitioning via a foraging mode shift: a proposed mechanism for coexistence in stream-dwelling charrs. *Journal of Animal Ecology*, v. 68, p. 1079-1092, 1999.

NOWAK, M. A. Five Rules for the Evolution of Cooperation. *Science*, v. 314, p. 1560-1563, 2006.

PARRISH, J. K. Re-examining the selfish herd: are central fish safer? *Animal Behaviour*, v. 38, p. 1048-1053, 1989.

PARRISH, J. K.; STRAND, S. W.; LOTT, J. L. Predation on a school of flat-iron herring, *Harengula thrissina*. *Copeia*, v. 4, p. 1089-1091, 1989.

PARRISH, J. K.; VISCIDO, S. V.; GRUNBAUM, D. Self-Organized Fish Schools: An Examination of Emergent Properties. *The Biological Bulletin*, v. 202, p. 296-305, 2002.

PES, A. M. O.; HAMADA, N.; NESSIMIAN, J. L. Chaves de identificação de larvas para famílias e gêneros de Trichoptera (Insecta) da Amazônia Central, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia*, v. 49, n. 2, p. 181-204, 2005.

PITCHER, T. J. Functions of shoaling behaviour in teleosts. In: PITCHER, T. J. (Ed.). *The behaviour of teleost fishes*. Springer US, 1986, p. 294-337.

PITCHER, T. J.; MAGURRAN, A. E.; ALLAN, J. R. Size-segregative behavior in minnow shoals. *Journal of Fish Biology*, v. 29, n. A, p. 83-95, 1986.

PITCHER, T. J.; WYCHE, C. J.; MAGURRAN, A. E. Evidence for position preferences in schooling mackerel. *Animal Behaviour*, v. 30, n. 3, p. 932-934, 1982.

SABINO, J. Comportamento de peixes de riachos brasileiros: métodos de estudos para uma abordagem naturalística. In: CARAMASCHI, E. P.; MAZZONI, R.; PERES-NETO, P. R. (Eds.). *Ecologia de Peixes de Riachos, Série Oecologia Brasiliensis*. Rio de Janeiro: Computer & Publish Editoração Ltda, 1999, p. 183-208.

SABINO, J.; ZUANON, J. A stream fish assemblage in Central Amazonia: distribution, activity patterns and feeding behavior. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, v. 8, n. 3, p. 201-210, 1997.

SALLES, F. F, E. R. DA-SILVA, J. E. SERRÃO & C. N. FRANCISCHETTI. Baetidae (Ephemeroptera) na região Sudeste do Brasil: Novos registros e chave para os gêneros no estágio ninfal. *Neotropical Entomology*, v. 33, n. 5, p. 725-735, 2004.

SAZIMA, I. Behavior of two Brazilian species of parodontid fishes, *Apareiodon piracicabe* and *A. ibitiensis*. *Copeia*, v. 1, p. 166-169, 1980.

SAZIMA, I. Similarities in feeding behavior between some marine and freshwater fishes in two tropical communities. *Journal of Fish Biology*, v. 29, p. 53-65, 1986.

SEGHERS, B. H. Schooling Behavior in the Guppy (*Poecilia reticulata*: An Evolutionary Response to Predation. *Evolution*, v. 28, n. 3, p. 486-489, 1974.

SMITH, R. J. F. Alarm signals in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, v. 2, p. 33-63, 1992.

SUZUKI, F. M.; ORSI, M. L. Formação de cardumes por *Astyanax altiparanae* (Teleostei: Characidae) no Rio Congonhas, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 25, n. 3, p. 566-569, 2008.

THEODORAKIS, C. W. Size segregation and the effects of oddity on predation risk in minnow schools. *Animal Behaviour*, v. 38, p. 496-502, 1989.

WILLIAMS, G. C. *Measurement of consociation among fishes and comments on the evolution of schooling*. Michigan State University Museum, 1964.

WINEMILLER, K. O. Ontogenetic diet shifts and resource partitioning among piscivorous fishes in the Venezuelan Ilanos. *Environmental Biology of Fishes*, v. 26, p. 177-199, 1989.

WOOTON, R. J. *Ecology of Teleost Fishes*. New York: Chapman and Hall, 1990.

ZAR, J. *Biostatistical analysis*. Upper Saddle River, NJ: Prentice Hall, 1999.

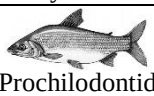
ZHENG, M.; KASHIMORI, Y.; HOSHINO, O.; FUJITA, K.; KAMBARA, T. Behavior pattern (innate action) of individuals in fish schools generating efficient collective evasion form predation. *Journal of Theoretical Biology*, v. 235, p. 153-167, 2005.

CONSIDERAÇÕES FINAIS E PERSPECTIVAS

A utilização dos atributos ecológicos das espécies para entender a estrutura e o funcionamento das comunidades ecológicas tem ganhado mais espaço e importância dentro dos estudos de caso (CIANCIARUSO et al., 2009). A quantificação dos atributos funcionais a partir dos valores médios das características das espécies é mais comum nos estudos ecológicos (ALBERT et al., 2010; BOLNICK et al., 2003) e por isso a variação intraespecífica acaba sendo ignorada. No entanto, muitos estudos encontraram diferenças individuais em relação a diferentes atributos ecológicos (*e.g.* BLANCK; LAMOUROUX, 2007; POST et al., 2008; SVANBÄCK; BOLNICK, 2007), demonstrando assim, a importância de avaliar e reconhecer a variação intraespecífica para a compreensão das estratégias ecológicas das diferentes populações de peixes.

Na presente tese, uma revisão desta abordagem funcional em comunidades de peixes de riacho foi realizada a partir da necessidade do maior entendimento e divulgação deste tema. A organização funcional de uma comunidade de peixes de riacho pode ser determinada a partir de características ecológicas relacionadas a dieta, uso do habitat, reprodução, morfologia e capacidade de migração (HIGGINS, 2010; HOEINGHAUS et al., 2007; PEASE et al., 2012; POFF; ALLAN, 1995; POOL et al., 2010; SCHLOSSER, 1982). As espécies de peixes pertencentes a cada grupo funcional apresentam similaridades ecológicas que são fortemente influenciadas por fatores externos diretamente relacionados ao gradiente das variáveis físicas ao longo de um riacho (SCHLOSSER, 1982). A aplicação desta abordagem funcional no grupo dos peixes de riacho pode disponibilizar informações relevantes sobre o funcionamento dos ecossistemas aquáticos. Neste sentido, as análises de diversidade funcional devem ser utilizadas como ferramentas de análise para a compreensão do funcionamento e estrutura de uma comunidade ecológica. Neste contexto de grupos funcionais, uma perspectiva do estudo consiste em realizar uma classificação das duas comunidades estudadas em grupos funcionais de acordo com os diferentes atributos ecológicos (classificação prévia na Tabela 17 a partir dos dados de morfologia e dieta descritos no capítulo 2) e associar as funções a cada tipo de característica ecológica (*e.g.* quais funções podem ser influenciadas pelos diferentes hábitos alimentares).

Tabela 17 - Classificação prévia das guildas morfológicas e tróficas para cada comunidade estudada e o número de espécies pertencentes a cada família.

	CAC	CFC	CAV	CAT	CFP	CAL
ON	Characidae (1) Poeciliidae (1)	-	Loricariidae (1)	-	-	-
INS	Characidae (3)	Crenuchidae (1)	-	Heptapteridae (1) Trichomycteridae (1)	Callichthyidae (1)	Gymnotidae (1)
CAR	-	-	-	Heptapteridae (1)	-	-
PF	-	-	Loricariidae (2)	-	-	-
Mata Atlântica						
ON	Characidae (1)	Anostomidae (1)	-	-	-	-
HER	Characidae (1)	-	-	-	-	-
INS	Characidae (2) Poeciliidae (1)	Cichlidae (1)	-	-	-	-
CAR	Cichlidae (1)	-	-	-	-	-
PIS	-	Erythrinidae (1)	-	-	-	-
DET	-	 Prochilodontidae (1)	Loricariidae (1)	-	-	-
PF	Poeciliidae (1)	-	-	-	-	-
Semiárido						

Legenda: Morfologia: CAC - corpo alto e lateralmente comprimido; CFC - corpo fusiforme e lateralmente comprimido; CAV - corpo achatado e boca ventral; CAT - corpo achatado e boca terminal; CFP - corpo fusiforme com nadadeiras peitorais voltadas para baixo; CAL - corpo alongado. Dieta: ON - Onívoro; INS - Insetívoro; CAR - Carnívoro; PF - Comedor de perifíton; HER - Herbívoro; PIS - Piscívoro; DET - Detritívoro.

Fonte: Adaptada de BOYLE; HORN 2006.

A alta variabilidade intraespecífica já foi descrita em estudos de diferentes grupos taxonômicos (BLANCK; LAMOUROUX, 2007; BRANDL; BELLWOOD, 2014; ERÖS et al., 2009; GOLDSTEIN; MEADOR, 2004; MATTHEWS et al., 2010) e a partir dos resultados do presente trabalho, pode ser considerada uma ferramenta de extrema importância para a compreensão do funcionamento das comunidades de peixes. As duas assembleias estudadas na presente tese apresentaram alta variabilidade intraespecífica em relação aos diferentes atributos ecológicos: morfologia, dieta, uso do habitat e comportamento social. Porém, essas duas comunidades de peixes encontram-se em dois biomas brasileiros e consequentemente, estão sob diferentes condições físicas. Em função disso, a variabilidade interespecífica em relação a morfologia, dieta e uso do habitat foi maior na assembleia da Mata Atlântica, o que pode ser explicado pelo maior número de espécies nesta assembleia e pelo uso diferenciado dos recursos entre grupos de espécies. Por exemplo, as espécies desta assembleia segregam mais em relação à utilização dos recursos enquanto as espécies da assembleia do semiárido partilham determinados recursos e os indivíduos apresentam maior variabilidade ecológica, com maiores amplitudes de nicho.

Os índices de especialização individual e originalidade individual também foram essenciais para compreender a variabilidade intraespecífica em relação à morfologia e dieta nas duas assembleias. A maioria das espécies apresentou alta especialização e originalidade individual na dieta, o que pode estar relacionado ao fato dos hábitos alimentares serem mais plásticos que os aspectos morfológicos (ABELHA et al., 2001). Além disso, algumas espécies apresentaram valores altos de especialização individual e valores baixos de originalidade individual, onde existem diferentes grupos de indivíduos com similaridades ecológicas. Porém, a originalidade individual é representada pelas diferenças entre os pares de espécie, ou seja, entre um indivíduo ao seu vizinho mais próximo dentro de um espaço multidimensional (BUISSON et al., 2013; MOUILLOT et al., 2013). Sendo assim, avaliar somente a especialização individual pode esconder diferentes níveis de originalidade individual e consequentemente, particularidades de diversos atributos funcionais. Desta forma, conclui-se que estes dois índices funcionais são complementares e são ferramentas importantes para compreender a variabilidade intraespecífica nas populações de peixes.

Ainda em relação à morfologia e dieta das comunidades de peixes de riacho, o presente estudo avaliou a correlação que existe entre esses dois aspectos da biodiversidade dos peixes. Alguns estudos utilizam a morfologia como descritora das habilidades tróficas dos organismos (*e.g.* SIBBING; NAGELKERKE, 2001; POUILLY et al., 2003; WARD-CAMPBELL et al.,

2005). No entanto, esta correlação foi considerada fraca para alguns grupos de peixes (*e.g.* IBAÑEZ et al., 2007; ALBOUY et al., 2011). Os resultados do presente trabalho também confirmam que esta correlação não é forte suficiente para assumir a descrição dos aspectos tróficos através das características morfológicas, tornando-se importante mensurar as características relacionadas a dieta em estudos ecológicos de peixes de riacho. Em relação aos dados utilizados para testar essa correlação, pretende-se realizar uma correlação entre morfologia e dieta para cada espécie estudada, com o intuito de verificar se existem espécies com maior força de correlação entre os dois atributos ecológicos.

A distribuição espacial e o comportamento social de peixes de riacho também foram avaliados na presente tese, com o objetivo de entender a influência da variabilidade individual sobre as estratégias de ocupação espacial e co-ocorrência das espécies. A escolha do habitat é uma escolha individual e é influenciada por diversos fatores físicos como tipo de substrato, disponibilidade de recursos e profundidade adequada (WOOTON, 1990). As duas assembleias de peixes que foram estudadas estão sob diferentes estruturas físicas em locais caracterizados por alta heterogeneidade de recursos. Da mesma forma que a morfologia e dieta, a variação intraespecífica no uso do habitat foi importante em ambas as assembleias, porém foi maior na assembleia do semiárido brasileiro. Este resultado pode estar relacionado à maior disponibilidade de recursos do micro-hábitat nesta assembleia, permitindo assim a formação de potenciais microambientes a serem explorados pelas espécies de peixes (KOEHN; NICOL, 2014; LOREAU, 2004). Assim, da mesma forma que foi realizada a correlação entre morfologia e dieta no capítulo 2, pretende-se avaliar também a correlação entre morfologia e uso do habitat com o objetivo de testar a força de explicação dos padrões de uso do habitat pelos atributos morfológicos.

Adicionalmente, duas espécies de caracídeos pertencentes à assembleia do semiárido foram estudadas em relação às diferentes estratégias individuais no comportamento social de formação de cardumes. Os cardumes observados também apresentaram variabilidade intraespecífica com comportamentos diferenciados entre os indivíduos e formações caracterizadas pela presença de indivíduos de maior porte nas extremidades do cardume com diferenças em relação a capacidade de propulsão do nado. Esta diferença intrapopulacional dentro de cardumes com a presença de indivíduos líderes e outros seguidores corrobora outros estudos descritos na literatura (*e.g.* JOLLES et al., 2014; MARRAS; DOMENICI, 2013). Outro aspecto importante é que esta formação de cardumes pode estar relacionada a táticas de fuga na relação presa-predador (GALTON, 1871; KEENLEYSIDE, 1979; WILLIAMS, 1964),

refletindo na manutenção e sobrevivência dessas populações de peixes. A principal diferença encontrada entre os indivíduos dos caracídeos que formaram cardumes coesos foi relacionada à capacidade de fuga durante um ataque de algum predador, onde os indivíduos maiores conseguiram fugir e retornar ao local antes dos indivíduos menores, retornando rapidamente à organização inicial do cardume. A composição da dieta dessas duas espécies também apresentou diferenças significativas, no entanto, as estratégias de forrageio foram similares. Neste sentido, sugere-se que a formação desses cardumes mistos, onde indivíduos apresentam diferentes comportamentos e se alimentam de diferentes recursos, pode facilitar a coexistência e confirmar a capacidade de estratégias individuais que buscam a sobrevivência e manutenção das comunidades de peixes. No entanto, uma maior investigação a partir de uma abordagem experimental ainda é necessária para concluir a importância da variação individual dentro dos cardumes.

Para compreender melhor a importância da variabilidade intraespecífica e interespecífica em diferentes comunidades de peixes de riachos brasileiros, é necessário ampliar os testes utilizados na presente tese em outras comunidades. Além disso, relacionar os diferentes atributos ecológicos às funções realizadas pelos organismos é uma das perspectivas deste trabalho, permitindo assim, compreender o papel funcional de cada espécie e o efeito de suas variações intrapopulacionais em diferentes ecossistemas. Os resultados dos capítulos 2, 3 e 4 confirmam a importância de mensurar os atributos funcionais dos peixes de água doce, questão levantada pela revisão bibliográfica do capítulo 1. Finalmente, a variabilidade intraespecífica encontrada nas duas assembleias estudadas na presente tese é mais uma evidência da importância de considerar as variações individuais em diversos aspectos ecológicos dos peixes de riacho e pode ajudar a compreender a estrutura funcional das populações e comunidades deste grupo taxonômico.

REFERÊNCIAS

ABELHA, M. C. F.; AGOSTINHO, A. A.; GOULART, E. Plasticidade trófica em peixes de água doce. *Acta Scientiarum*, v. 23, n. 2, p. 425-434, 2001.

ALBERT C. H.; THUILLER, W.; YOCCOZ, N. G.; SOUDANT, A.; BOUCHER, F.; SACCONE, P.; LAVOREL, S. Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology*, v. 98, p. 604-613, 2010.

ALBERT, C. H.; de BELLO, F.; BOULANGEAT, I.; PELLET, G.; LAVOREL, S.; THUILLER, W. On the importance of intraspecific variability for the quantification of functional diversity. *Oikos*, v. 121, p. 116-126, 2012.

ALBOUY, C.; GUILHAUMON, F.; VILLÉGER, S.; MOUCHET, M.; MERCIER, L.; CULIOLI, J. M.; TOMASINI, J. A.; Le LOC'H, F.; MOUILLOT, D. Predicting trophic guild and diet overlap from functional traits: statistics, opportunities and limitations for marine ecology. *Marine Ecology Progress Series*, v. 436, p. 17-28, 2011.

BIZERRIL, C. R. S. F.; PRIMO, P. *Peixes de Águas Interiores*. Rio de Janeiro: FEMAR-SEMADS/GTZ, 2001.

BLANCK, A.; LAMOUROUX, N. Large-scale intraspecific variation in life-history traits of European freshwater fish. *Journal of Biogeography*, v. 34, p. 862-875, 2007.

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

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

BOYLE, K. S.; HORN, M. H. Comparison of feeding guild structure and ecomorphology of intertidal fish assemblages from central California and central Chile. *Marine Ecology Progress Series*, v. 319, p. 65-84, 2006.

BRANDL, S. J.; BELLWOOD, D. R. Individual-based analyses reveal limited functional overlap in a coral reef fish community. *Journal of Animal Ecology*, v. 83, p. 661-670, 2014.

BUISSON, L.; GRENOUILLET, G.; VILLÉGER, S.; CANAL, J.; LAFFAILLE, P. Toward a loss of functional diversity in stream fish assemblages under climate change. *Global change biology*, v. 19, p. 387-400, 2013.

CIANCIARUSO, M. V.; BATALHA, M. A.; GASTON, K. J.; PETCHEY, O. L. Including intraspecific variability in functional diversity. *Ecology*, v. 90, p. 81-89, 2009.

CIANCIARUSO, M. V.; SILVA, I. A.; BATALHA, M. A. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotropica*, v. 9, n. 3, bn01309032009, 2009.

de BELLO, F.; LAVOREL, S. ; ALBERT, C.H. ; THUILLER, W. ; GRIGULIS K.; DOLEZAL, J.; JANECEK, S.; LEPS, J. Quantifying the relevance of intraspecific trait variability for functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, v. 2, p. 163-174, 2011.

DIAZ, S.; CABIDO, M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 16, n. 11, p. 646-655, 2001.

ERÖS T.; HEINO, J.; SCHMERA, D.; RASK, M. Characterising functional traits diversity and trait-environment relationships in fish assemblages of boreal lakes. *Freshwater Biology*, v. 54, p. 1788-1803, 2009.

GALTON, F. Gregariousness in cattle and in men. *MacMillan's Magazine*, v. 23, n. 136, p. 353-357, 1871.

GOLDSTEIN, R. M.; MEADOR, M. R. Comparisons of fish species traits from small streams to large rivers. *Transactions of the American Fisheries Society*, v. 133, p. 971-983, 2004.

GORAYEB, A.; SOUZA, M. J. N.; FIGUEIRÊDO, M. C. B.; ARAÚJO, L. F. P.; ROSA, M. F.; SILVA, E. V. Aspectos geoambientais, condições de uso e ocupação do solo e níveis de desmatamento da bacia hidrográfica do rio Curu, Ceará - Brasil. *Geografia*, v. 14, p. 85-106, 2005.

GORDON, N. D. *Stream Hydrology*: an introduction. Chichester: John Willey and Sons, 1993.

GOULDING, M.; CARVALHO, M. L.; FERREIRA, E. G. *Rio Negro*: rich life in poor water: amazonian diversity and foodchain ecology as seen through fish communities. Netherlands: SPB Academic Publishing, 1988.

GRIME, J. P. Biodiversity and ecosystem function: the debate deepens. *Science*, v. 277, p. 1260-1261, 1997.

HIGGINS, C. L. Patterns of functional and taxonomic organization of stream fishes: inferences based on α, β, and γ diversities. *Ecography*, v. 33, p. 678-687, 2010.

HOEINGHAUS, D. J.; WINEMILLER, K. O.; BIRNBAUM, J. S. Local and regional determinants of stream fish assemblage structure: inferences based on taxonomic *vs*. functional groups. *Journal of Biogeography*, v. 34, p. 324-338, 2007.

HOOPER, D. U.; SOLAN, M.; SYMSTAD, A.; DIAZ, S.; BUCHMANN, N.; DEGRANGE, V.; GRIME, P.; HULOT, F.; MERMILLOD-BLONDIN, F.; ROY, J.; SPEHN, E.; VAN PEER, L. Species diversity, functional diversity, and ecosystem functioning. In: LOREAU, M.; NAEEM, S.; INCHAUSTI, P. (Eds.). *Biodiversity and Ecosystem Functioning*: Synthesis and Perspectives. Oxford: Oxford University Press, 2002. p. 195-281.

IBAÑEZ, C.; TEDESCO, P. A.; BIGORNE, R.; HUGUENY, B.; POUILLY, M.; ZEPITA, C.; ZUBIETA, J.; OBERDORFF, T. Dietary-morphological relationships in fish assemblages of small forested streams in the Bolivian Amazon. *Aquatic Living Resources*, v. 20, p. 131-142, 2007.

JOLLES, J. W.; FLEETWOOD-WILSON, A.; NAKAYAMA, S.; STUMPE, M. C.; JOHNSTONE, R. A.; MANICA, A. The role of previous social experience on risk-taking and leadership in three-spined sticklebacks. *Behavioral Ecology*, doi:10.1093/beheco/aru146, 2014.

KEENLEYSIDE, M. H. *Diversity and adaptation in fish behavior*. Berlin: Springer, 1979.

KOEHN, J. D.; NICOL, S. J. Comparative habitat use by large riverine fishes. *Marine and Freshwater Research*, v. 65, n. 2, p. 164-174, 2014.

LAMOUROUX, N.; POFF, N. L.; ANGERMEIER, P. L. Intercontinental convergence of stream fish community traits along geomorphic and hydraulic gradients. *Ecology*, v. 83, n. 7, p. 1792-1807, 2002.

LAVOREL, S.; GARNIER, E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, v. 16, p. 545-556, 2002.

LOREAU, M. Does functional redundancy exist? *Oikos*, v. 104, n. 3, p. 606-611, 2004.

MALTCHIK, L. Ecologia de rios intermitentes tropicais. In: POMPEO, M. L. M. (Ed.). *Perspectivas da limnologia no Brasil*. São Luiz: Gráfica e Editora União, 1999. p. 77-89.

MARRAS, S.; DOMENICI, P. Schooling fish under attack are not all equal: Some lead, others follow. *PloS one*, v. 8, n. 6, e65784, 2013.

MATTHEWS, B.; MARCHINKO, K. B.; BOLNICK, D. I.; MAZUMDER, A. Specialization of trophic position and habitat use by sticklebacks in an adaptive radiation. *Ecology*, v. 91, n. 4, p. 1025-1034, 2010.

MCGILL, B. J.; ENQUIST, B. J.; WEIHER, E.; WESTOBY, M. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 21, n. 4, p. 178-185, 2006.

MOUILLOT, D.; GRAHAM, N. A. J.; VILLÉGER, S.; MASON, N. W. H.; BELLWOOD, D. R. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 28, p. 167-177, 2013.

NICOLAS, D.; LOBRY, J.; LEPAPE, O.; BOËT, P. Functional diversity in European estuaries: Relating the composition of fish assemblages to the abiotic environment. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, v. 88, p. 329-338, 2010.

ODUM, E. O. The strategy of ecosystem development. *Science*, v. 164, p. 262-270, 1969.

PEASE, A. A.; GONZÁLEZ-DÍAZ, A. A.; RODILES-HERNÁNDEZ, R.; WINEMILLER, K. O. Functional diversity and trait-environment relationships of stream fish assemblages in a large tropical catchment. *Freshwater Biology*, v. 57, p. 1060-1075, 2012.

POFF, N. L.; ALLAN, J. D. Functional organization of stream fish assemblages in relation to hydrological variability. *Ecology*, v. 76, n. 2, p. 606-627, 1995.

POOL, T. K.; OLDEN, J. D.; WHITTIER, J. B.; PAUKERT, C. P. Environmental drivers of fish functional diversity and composition in the Lower Colorado River Basin. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, v. 67, p. 1791-1807, 2010.

POST, D. M.; PALKOVACS, E. P.; SCHIELKE, E. G.; DODSON, S. I. Intraspecific variation in a predator affects community structure and cascading trophic interactions. *Ecology*, v. 89, p. 2019-2032, 2008.

POUILLY, M.; LINO, F.; BRETENOUX, J.-G.; ROSALES, C. Dietary-morphological relationships in a fish assemblage of the Bolivian Amazonian floodplain. *Journal of Fish Biology*, v. 62, p. 1137-1158, 2003.

SCHLOSSER, I. J. Fish community structure and function along two habitat gradients in a headwater stream. *Ecological Monographs*, v. 52, p. 395-414, 1982.

SCHWARTZ, J. D. M.; PALLIN, M. J.; MICHENER, R. H.; MBABAZI, D.; KAUFMAN, L. Effects of Nile perch, *Lates niloticus*, on functional and specific fish diversity in Uganda's Lake Kyoga system. *African Journal of Ecology*, v. 44, p. 145-156, 2006.

SIBBING, F. A.; NAGELKERKE, L. A. J. Resource partitioning by Lake Tana barbs predicted from fish morphometrics and prey characteristics. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, v. 10, p. 393-437, 2001.

STELZENMÜLLER, V.; MAYNOU, F.; MARTÍN, P. Patterns of species and functional diversity around a coastal marine reserve: a fisheries perspective. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, v. 19, p. 554-565, 2009.

STRECKER, A. L.; OLDEN, J. D.; WHITTIER, J. B.; PAUKERT, C. P. Defining conservation priorities for freshwater fishes according to taxonomic, functional, and phylogenetic diversity. *Ecological Applications*, v. 21, n. 8, p. 3002-3013, 2011.

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

TERESA, F. B.; CASATTI, L. Influence of forest cover and mesohabitat types on functional and taxonomic diversity of fish communities in Neotropical lowland streams. *Ecology of Freshwater Fishes*, v. 21, n. 3, p. 433-442, 2012.

VANNOTE, R. L.; MINSHALL, G. W.; CUMMINS, K. W.; SEDELL, J. R.; CUSHING, C. E. The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, v. 37, p. 130-137, 1980.

VILLÉGER, S.; MIRANDA, J. R.; HERNANDEZ, D. F.; MOUILLOT, D. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications*, v. 20, n. 6, p. 1512-1522, 2010.

VIOLLE, C.; ENQUIST, B. J.; MCGILL, B. J.; JIANG, L.; ALBERT, C. H.; HULSHOF, C.; JUNG, V.; MESSIER, J. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 27, p. 244-252, 2011.

WARD-CAMPBELL, B. M. S.; BEAMISH, F. W. H.; KONGCHAIYA, C. Morphological characteristics in relation to diet in five coexisting Thai fish species. *Journal of Fish Biology*, v. 67, p. 1266-1279, 2005.

WILLIAMS, G. C. *Measurement of consociation among fishes and comments on the evolution of schooling*. Michigan State University Museum, 1964.

WOOTON, R. J. *Ecology of Teleost Fishes*. New York: Chapman and Hall, 1990.