

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE
AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS

ALESSANDRA FERNANDES

**Variações populacionais e intrapopulacionais de um pimelodídeo
omnívoro: efeitos da dinâmica sazonal em uma planície de
inundação Neotropical**

Maringá
2015

ALESSANDRA FERNANDES

**Variações populacionais e intrapopulacionais de um pimeleodídeo
omnívoro: efeitos da dinâmica sazonal em uma planície de
inundação Neotropical**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais.
Área de concentração: Ciências Ambientais

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Norma Segatti Hahn
Coorientador: Prof. Dr. Luciano Lazzarini Wolff

Maringá
2015

F363v Fernandes, Alessandra, 1990-
Variações populacionais e intrapopulacionais de um pimelodídeo omnívoro : efeitos da dinâmica sazonal em uma planície de inundação Neotropical / Alessandra Fernandes. -- Maringá, 2015.
26 f. : il.

Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)-- Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2015.
Orientadora: Prof.^a Dr.^a Norma Segatti Hahn.
Coorientador: Prof. Dr. Luciano Lazzarini Wolff.

1. *Pimelodus maculatus* (Siluriformes, Pimelodidae) “mandi amarelo” - Dieta alimentar - Planície de inundação - Pantanal matogrossense. 2. Peixes de água doce - Alimentação - Especialização individual. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -597.49153098172
NBR/CIP - 12899 AACR/2

ALESSANDRA FERNANDES

**Variações populacionais e intrapopulacionais de um pímelodídeo
omnívoro: efeitos da dinâmica sazonal em uma planície de
inundação Neotropical**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Prof.^a Dr.^a Norma Segatti Hahn
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Dr.^a Rosemara Fugi
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Prof.^a Dr.^a Rosilene Delariva
Universidade Estadual do Oeste do Paraná (Unioeste)

Aprovada em: 13 de agosto de 2015.

Local de defesa: Anfiteatro Prof. “Keshiyu Nakatani”, Nupélia, Bloco G-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

AGRADECIMENTOS

À Deus primeiramente, que me deu forças a cada dia e que me ensinou que algumas coisas não tão boas que aconteceram na vida serviram para me fortalecer.

Aos meus pais, Sebastião e Nilza. É inexplicável os exemplos de fé, persistência, honestidade, amor que meus pais me deram por toda a vida. Mãe, você é minha fortaleza e meu grande exemplo. Ao meu irmão Leonardo, que nesses últimos anos se tornou mais responsável e está correndo atrás dos seus sonhos.

Ao meu marido, Rodrigo. Inimaginável eu conseguir chegar aqui sem você. Seu incentivo, amor e paciência a cada dia foi muito importante. Foi durante o mestrado que nos casamos e estamos construindo nossa família. Você é a pessoa mais persistente nos estudos que já vi, queria um pouquinho disso para mim.

À minha orientadora, Norma Segatti Hahn, por todas as oportunidades, apoio, incentivo, confiança, amizade, compreensão das minhas limitações e sempre me auxiliando a superá-las. Você é um grande exemplo de profissional e mulher.

Ao Luciano Wolff, pelo apoio e ensinamentos com este tema tão diferente dos trabalhados no laboratório.

À Andreia Isaac, que abriu as portas para o estágio no laboratório em 2011. Obrigada pela persistência, pelos ensinamentos, e mesmo distante durante o mestrado me incentivou e se preocupou.

À todas meninas do laboratório de Ecologia Trófica pelos momentos de descontração e risadas, pela ajuda e o apoio emocional e profissional.

Ao professor Márcio Araújo, por responder meus e-mails com milhares de dúvidas sobre o programa DIETA de forma tão explicativa, sincera e educada.

Ao Herick Santana, à Marlene Rodrigues e, principalmente, à Natália Carniatto por esclarecer minhas dúvidas sobre estatística.

À minha turma de mestrado, que mesmo eu não participando sempre dos churrascos, os momentos que tivemos serão levados para sempre.

Às meninas da secretaria, Jocemara e Aldenir, por sempre me atenderem de forma educada e prestativa.

À Salete e ao João, pela ajuda com a parte bibliográfica, com tamanha educação.

Ao Programa de Pós Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais por fornecer a infraestrutura e pelo auxílio no desenvolvimento da pesquisa.

Aos professores do curso de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais por fazer parte da construção do meu conhecimento.

À Rosemara Fugi e à Rosilene Delariva, por aceitarem fazer parte da banca e contribuir para a melhoria deste trabalho.

Ao órgão de fomento CNPq pela bolsa de mestrado.

Variações populacionais e intrapopulacionais de um pimelodídeo omnívoro: efeitos da dinâmica sazonal em uma planície de inundação Neotropical

RESUMO

Apesar de variação intrapopulacional em nichos ser um fenômeno conhecido nas populações animais, para peixes estes estudos ainda são pouco compreendidos. Sabe-se que para estes animais a variação individual no uso de recursos pode resultar de diferenças ambientais na disponibilidade de alimentos, promovida pelo espaço e/ou diferenças sazonais. Foi investigada as variações populacionais e intrapopulacionais na dieta de *Pimelodus maculatus*, nas estações de seca e cheia em lagoas do Pantanal, Mato Grosso, Brasil. Na estação seca, a dieta foi baseada principalmente em escama, peixes e detritos, enquanto na estação chuvosa foi fruto e semente, mostrando uma diferença significativa. Os valores de amplitude de nicho trófico foram relativamente baixos e de sazonalidade similar. Altos valores de variação entre os indivíduos na dieta (E) e baixos valores do grau de agrupamento (C_{ws}), independente da época foram encontrados. A combinação destes valores mostraram que na população existem indivíduos especialistas e generalistas, indicando uma dieta aninhada. O índice de especialização individual (PSi) foi estatisticamente menor no período da cheia, mostrando que os indivíduos foram mais especialistas. Assim, a disponibilidade sazonal de recursos parece ser o principal mecanismo para a especialização da dieta tanto em nível populacional quanto individual.

Palavras chave: *Pimelodus maculatus*. Dieta. Especialização individual. Variação sazonal. Planície de inundação.

Populational and within-population variations in the diet of an omnivore catfish: effects of seasonal dynamics in a Neotropical floodplain

ABSTRACT

Although intra-population variation in niches is a widespread phenomenon in animal populations to fish these studies remain poorly understood. It is known that for these animals the individual variation in the use of resources can result from environmental differences in food availability, promoted by space and/or seasonal differences. Based on this, we investigated the populational and within-population variations in the diet of *Pimelodus maculatus*, in the dry and wet seasons in the lagoons of the Pantanal, Mato Grosso, Brazil. In the dry season the diet was based mainly on scale, fish and detritus while in wet season on fruit and seed, showing a significant difference. The trophic niche breadth values were relatively low and seasonally similar. High values of variation between individuals in the diet (E) and low values of the degree of clustering (C_{ws}) regardless of season were found. The combination of these values showed that in the population there are specialists and generalists individuals indicating one nested diet. The median individual specialization index (PSi) was statistically lower in wet season, showing that individuals were more specialists. Thus, the seasonal availability of resources appears to be the main mechanism for the diet specialization in both population and individual level.

Keywords: *Pimelodus maculatus*. Diet. Individual specialization. Seasonal variation. Floodplain.

Dissertação elaborada e formatada
conforme as normas da revista científica
Hydrobiologia em:
<<http://link.springer.com/journal/10750>>

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	08
2 MATERIAL E MÉTODOS	10
2.1 ÁREA DE ESTUDO	10
2.2 AMOSTRAGENS	11
2.3 ANÁLISE DA DIETA	12
2.4 ANÁLISES PRÉVIAS	13
2.5 ANÁLISE DOS DADOS	14
2.5.1 Variação Sazonal	14
2.5.2 Amplitude de Nicho	14
2.5.3 Variação entre-indivíduos	14
2.5.4 Grau de agrupamento	14
2.5.5 Especialização trófica individual.....	15
3 RESULTADOS	16
3.1 DIETA POPULACIONAL	16
3.2 DIETA INTRAPOPULACIONAL	17
4 DISCUSSÃO	18
5 CONCLUSÃO	21
REFERÊNCIAS	21

1 INTRODUÇÃO

Estudos sobre ecologia trófica geralmente atribuem o hábito alimentar ou a guilda/grupo trófico de uma população, com base no alimento predominante na dieta de todos os indivíduos analisados. Dessa maneira, considera-se que todos eles sejam ecologicamente equivalentes (Bolnick et al., 2003; 2011), sem levar em conta as diferenças individuais que possam existir, como àquelas relacionados ao comportamento, fisiologia e morfologia de cada um (Persson et al., 1997), ou mesmo aos fatores ambientais vigentes.

Uma população pode ser composta apenas por indivíduos generalistas, ou somente por especialistas ou uma combinação de ambos (Araújo et al., 2010). Nesse último caso, a dieta dos especialistas pode ser um subconjunto ordenado da dieta dos generalistas, e é esperado que a dieta da população seja aninhada (Atmar & Patterson, 1993). Porém, a dieta dos indivíduos pode ser sobre-dispersada, caso estes utilizem diferentes faixas do nicho trófico da população e se sobreponham pouco uns com os outros (Bolnick 2004; Eklöv & Svanbäck, 2006; Araújo et al., 2010) ou ainda, os indivíduos podem formar grupos discretos especializados em diferentes recursos (Araújo et al., 2008; 2009).

Muito embora a ocorrência de variações intrapopulacionais não seja novidade na ecologia, somente nos últimos anos o tema tem sido mais explorado, após revisão de Bolnick et al. (2003). Assim, a incidência de especialização individual tem sido verificada em diferentes grupos taxonômicos, incluindo diversos táxons de invertebrados e vertebrados (Bolnick, 2004; Eklöv & Svanbäck, 2006; Araújo et al., 2008; 2009; 2010; Woo et al., 2008; Newsome et al., 2010; Vander Zanden et al., 2010; Matich et al., 2011; Franco-Trecu et al., 2014; Robertson et al., 2015) mas, para os peixes os estudos são ainda incipientes (*e.g.* Svanbäck & Persson, 2004; Brodersen et al., 2012; Zhao et al., 2014; Svanbäck et al., 2015) e para peixes tropicais de água doce foi encontrado apenas um registro sobre o tema (Pessanha & Araújo, 2014).

A especialização individual é um dos mecanismos que contribui para a variação intrapopulacional do nicho e apresenta importantes implicações ecológicas e evolutivas, tanto que diversos modelos de dinâmica populacional predizem que populações ecologicamente variáveis são mais estáveis (Fox, 2005). Adicionalmente, se indivíduos usam somente um subconjunto do nicho da população, interações

competitivas serão frequência-dependentes e favorecerão estratégias raras, podendo levar à seleção disruptiva (Bolnick et al., 2003; Bolnick, 2004; Svanbäck & Bolnick, 2005; Martin & Pfennig, 2009; Cucherousset et al., 2011).

Um indivíduo especialista pode ser definido como aquele cujo nicho é substancialmente mais estreito do que o nicho de sua população, por razões não relacionadas ao sexo, idade ou discreto polimorfismo (Bolnick et al., 2003). Assim, populações consideradas generalistas tróficas podem, frequentemente, serem compostas por indivíduos especialistas (Araújo et al., 2010), que acabam sendo negligenciados nos estudos de ecologia trófica em função da população ser vista como um todo (Svanbäck et al., 2015). Adicionalmente, tem sido mostrado que variações entre indivíduos podem compreender uma grande proporção da largura de nicho da população, especialmente para espécies que exibem alimentação generalista em nível de população (Bolnick et al., 2003; 2007; Svanbäck et al., 2015).

Para os peixes, a variação individual na utilização de recursos pode resultar de diferenças ambientais na disponibilidade de alimentos, promovida pelo espaço e/ou diferenças sazonais (Prejs & Prejs, 1987; Winemiller & Winemiller, 2003). Isso é especialmente observado em regiões que apresenta uma dinâmica sazonal complexa, produzindo mudanças abruptas na disponibilidade de recursos alimentares. Neste caso, peixe generalista vivendo em planícies de inundação, onde os períodos de seca e cheia são bem definidos causando flutuações nas fontes de alimentos podem representar bons modelos para investigar variações tróficas. O sistema de baías Chacororé-Sinhá Mariana, uma extensa planície de inundação, pertencem à região norte do Pantanal, no Estado de Mato Grosso e *Pimelodus maculatus* Lacépède, 1803 (Siluriformes, Pimelodidae), é um mandi-amarelo de porte médio pertencente a fauna de peixes deste sistema. Por causa de sua frequência e abundância (Silva et al., 2007; Novakowski et al., 2008; Corrêa et al., 2009), e da sua alimentação abranger recursos de vários níveis tróficos, essas características aumentam a chance de encontrar diferenciação individual dentro de uma população (Svanbäck et al., 2015), sendo esta espécie escolhida para este estudo. Estudos sobre a ecologia trófica são bem documentados (Basile-Martins et al., 1986; Lolis & Andrian, 1996; Lobón-Cervia & Bennemann, 2000; Lima-Júnior & Goitein, 2003; 2004; Silva et al., 2007), devido à sua ampla distribuição geográfica na América do Sul e sua abundância em muitos sistemas aquáticos brasileiros (Lobón-Cervia & Bennemann, 2000).

Neste estudo foi investigado a dieta do omnívoro *P. maculatus*, em nível populacional e individual, na planície de inundação do Pantanal. Foram abordadas as seguintes questões: (i) considerando que a disponibilidade dos recursos alimentares aumenta na estação chuvosa, é esperado que a dieta das espécies difere entre as estações do ano e também que, há uma expansão do nicho trófico a nível da população; (ii) uma vez que as espécies omnívoras têm a oportunidade de usar diferentes recursos alimentares, é esperado que na estação chuvosa ocorra especialização individual.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 ÁREA DE ESTUDO

Os locais amostrados pertencem à bacia do rio Cuiabá que cobre uma área de aproximadamente 9,365 km², compreendendo também regiões do Cerrado Pantanal, no estado de Mato Grosso, áreas importantes de diversidade de espécies, estando entre as 34 áreas prioritárias para conservação (Mittermeier et al., 2005).

Os peixes usados neste estudo foram obtidos em coletas realizadas no complexo de baías e várzeas do Pantanal no município mato-grossense de Barão de Melgaço (16°20.3'S 55°54.2'W) situado na margem esquerda do rio Cuiabá (Fig. 1). Deste complexo, foram selecionados ambientes lênticos. A baía Chacororé (a terceira maior do pantanal) se liga a oeste ao rio Cuiabá e ao sul com a baía Sinhá Mariana. O fundo varia entre areno/lodoso, areno/argiloso e arenoso. A baía Chacororé possui comprimento máximo de 10,9 km, largura máxima de 9,88 km, largura média de 6 km e profundidade média de 2,75 m, representando um volume médio de 156x10⁶ m³ e área de 64,92 km². A baía Sinhá Mariana possui comprimento máximo de 8,75 km, largura máxima de 2,67 km, largura média de 1,29 km, e profundidade média de 3,58 m, representando um volume médio de 40,4x10⁶ m³ e área de 11,25 km² (Pacheco & Silva, 2009).

Estes locais foram escolhidos devido estarem sujeitos a um forte regime hidrológico sazonal, com períodos marcantes de seca e cheia. Assumiu-se que as duas baías apresentam dinâmica sazonal muito semelhante quanto a disponibilidade dos recursos alimentares para os peixes e, portanto, foram consideradas como um único sistema. Foi seguido o protocolo de amostragem de Pacheco & Silva (2009), que descreve como ambiente lêntico as baías do sistema Chacororé-Sinhá Mariana.

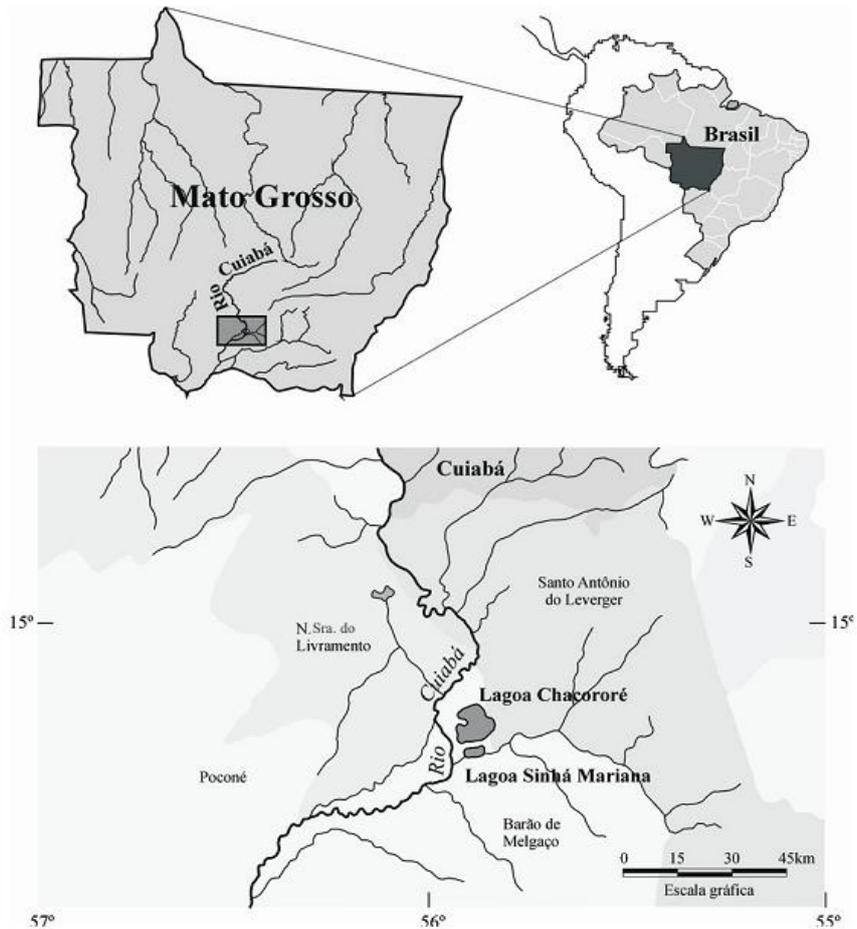


Fig. 1 Área de estudo, sistema de baías Chacororé-Sinhá Mariana, estado de Mato Grosso, Brasil.

2.2 AMOSTRAGENS

Os peixes foram amostrados mensalmente entre março/2000 e fevereiro/2001. Foi assumido que a estação chuvosa ocorreu durante os meses de março, abril, novembro e dezembro de 2000 e janeiro e fevereiro de 2001; e a estação seca de maio a outubro de 2000. Estas estações foram definidas de acordo com o fluxo de os níveis de água do rio Cuiabá (Fig. 2).

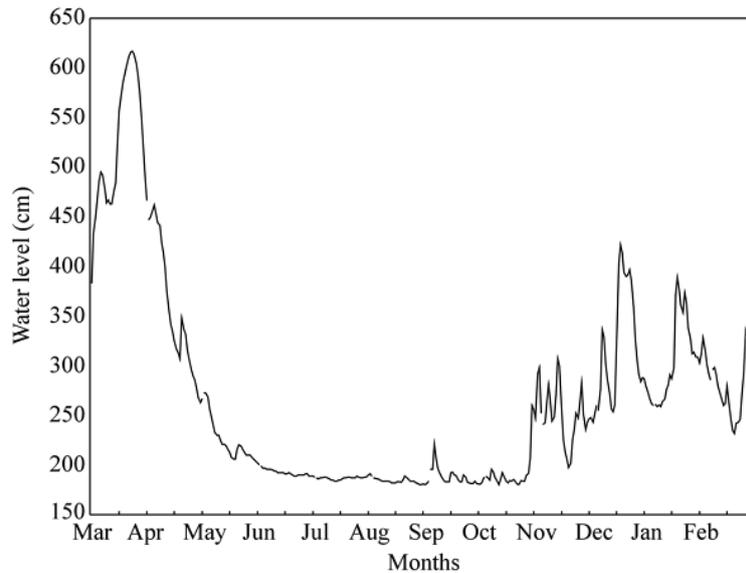


Fig. 2 Cotas diárias do nível hidrométrico do sistema de baías Chacororé-Sinhá Mariana, estado do Mato Grosso, Brasil, entre os meses de março de 2000 a fevereiro de 2001, indicando os períodos de seca e cheia. Dados fornecidos pela Agência Nacional de Águas (ANA).

Para a captura das espécimes foram utilizadas baterias de redes de espera simples com 10 m cada (malhas: 2,4 a 30 cm entre nós opostos) e tresmalhos com 10 m cada (malhas: 20, 22 e 24 cm entre nós opostos). As redes ficaram expostas por 24 horas, com despescas a cada 8 horas. O esforço de pesca foi o mesmo durante todo o período de estudos. Nas áreas litorâneas da baía, foram operadas redes de arrasto (20 m de comprimento e malha de 1 cm entre nós opostos) durante o dia e à noite.

Após a captura todos os exemplares foram identificados de acordo com Britski et al. (1999), medidos, pesados, eviscerados e os estômagos retirados e fixados em formol 4% para posterior análise da dieta. As gônadas foram retiradas e avaliadas quanto ao sexo e estágio de maturação (Vazzoler, 1996). Os estômagos foram preservadas em formaldeído a 4% e depois transferidos em etanol a 70%. Exemplares-testemunho de *P. maculatus* foram depositados na coleção de peixes do Museu de Peixes do Nupélia, Universidade Estadual de Maringá. (<http://www.nupelia.uem.br/colecao>).

2.3 ANÁLISE DA DIETA

Para as análises foram considerados estômagos que continham volume superior a 50% (estimativa visual). Os conteúdos estomacais foram analisados sob microscópio estereoscópico e os itens ou recursos identificados usando chaves taxonômicas

específicas. Os insetos foram identificados em nível de ordem, com exceção de Ceratopogonidae, Chaoboridae e Chironomidae, porém outros invertebrados foram identificados até o nível taxonômico em que foi possível, devido à dificuldade de reconhecimento (e.g. patas, carapaças quebradas e organismos em alto grau de digestão). Entretanto, para os recursos alimentares tais como vegetais (pedaços de folhas) frutos (geralmente pedaços ou sementes) e peixes (espinhos e musculatura) não puderam ser identificados em nível taxonômico. O estado avançado de digestão de alguns alimentos, o fato da espécie apresentar dentes faríngeos que maceram alguns alimentos (Lolis & Andrian, 1996) e de ingerir vegetais e animais já na forma de restos, não permitiu com que algumas categorias fossem identificadas com maior precisão. Escama e peixe não foram agrupados nas análises pelo fato de vários indivíduos terem consumido escama separadamente de outros vestígios de peixes.

Para quantificar os itens foi utilizado o método volumétrico (Hyslop, 1980), no qual se registra o volume de cada um deles, obtendo-se a porcentagem em relação ao volume total de todos os conteúdos estomacais. O volume foi obtido pelo deslocamento da coluna d'água, utilizando-se uma bateria de provetas graduadas, quando estes apresentavam volume superior a 0,1 ml ou através de placa milimetrada, onde o volume foi obtido em mm³ e posteriormente convertido em ml, quando este foi inferior a 0,1 ml (Hellawel & Abel, 1971).

2.4 ANÁLISES PRÉVIAS

Para investigar especialização individual em uma população, sem os efeitos da idade, sexo, ou discreto polimorfismo (Bolnick et al., 2003) são necessárias análises prévias para evitar que esses efeitos mascarem os objetivos desse tipo de pesquisa.

Pimelodus maculatus apresenta variações ontogenéticas claras na dieta, sendo os imaturos omnívoros e os adultos piscívoros (Basile-Martins et al., 1986; Lobón-Cervia & Bennemann, 2000; Lima-Júnior & Goitein, 2003; Silva et al., 2007). O piscivoria começa em comprimentos maiores e neste estudo foi observado entre 18,0 - 21,0 cm, e estes indivíduos estavam em alguma fase reprodutiva (adultos), sendo assim, excluídos da análise.

Informações sobre diferenças na dieta entre os sexos não foram encontradas na literatura. Dessa forma, os dados foram previamente testados e a PERMANOVA não mostrou diferença significativa na dieta entre machos e fêmeas ($F=1,66$; $p=0,06$). Essas análises foram feitas também considerando as interações entre os sexos e estações do

ciclo hidrológico, onde não foram encontradas diferenças significativas ($F=0,78$; $p=0,7$). (detalhes sobre essa análise encontram-se abaixo).

2.5 ANÁLISE DOS DADOS

2.5.1 Variação sazonal

Para avaliar as diferenças significativas na composição da dieta entre a estação seca e cheia foi utilizada uma análise de permutação de variância multivariada (PERMANOVA; Anderson, 2005), que foi aplicada em uma matriz de itens alimentares de cada indivíduo, com valores de volume transformados em $\log + 1$. Foi utilizada a dissimilaridade Bray-Curtis como uma medida da distância com dados transformados obtidos com 9999 permutações aleatórias com unidades apropriadas. Todas as análises estatísticas foram realizadas no *R Programming Environment* usando o pacote *Vegan* (The R Project for Statistical Computing, <http://www.r-project.org/>).

2.5.2 Amplitude de nicho

A amplitude de nicho trófico foi calculada usando o índice de Levin. Este índice assume que a amplitude da dieta pode ser estimada através da medição da uniformidade da distribuição dos elementos entre os diversos recursos alimentares. O valores variam de 1 quando apenas um tipo de alimento é encontrado na dieta até n , valores maiores que representam uma gama mais ampla de exploração de recursos.

2.5.3 Variação entre-indivíduos

Para quantificar o grau de variação na dieta entre indivíduos e estabelecer a ligação entre os padrões no uso dos recursos foi utilizado o índice de variação interindividual (E), baseado na sobreposição par a par da dieta entre todos os pares de indivíduos da população (Araújo et al., 2008). O índice E é positivamente relacionado com a variação do nicho e varia de 0, quando todos os indivíduos possuem dietas.

2.5.4 Grau de agrupamento

Para um dado nível de variação na dieta (E), indivíduos podem variar continuamente ao longo do eixo do nicho trófico da população ou podem ser organizados em grupos discretos especializados em distintos conjuntos de recursos (Araújo et al., 2010). Tal padrão de organização é chamado de agrupamento (Watts &

Strogatz, 1998) e pode ser identificado através do índice C_{ws} , o qual pode assumir valores ente -1 a +1 (Araújo et al., 2008). Quando C_{ws} for positivo (~ 1), indica que a população apresenta uma dieta agrupada e quando C_{ws} for negativo (~ -1), indica que os indivíduos tem uma variação contínua da dieta. Quando a combinação de E com C_{ws} , for igual a 0, não existe variação na dieta. Se a variação da dieta é contínua e os indivíduos sobrepõem pouco seus nichos tróficos, então $E \rightarrow 1$ e $C_{ws} \rightarrow -1$ (dietas sobre-dispersadas). Se a variação da dieta é discreta e os indivíduos formam grupos tróficos discretos, então $E \rightarrow 1$ e $C_{ws} \rightarrow +1$, ou seja, as dietas são agrupadas. Finalmente, se existem indivíduos especialistas e generalistas e se a dieta dos especialistas forma subconjuntos ordenados da dieta dos generalistas, então $E \rightarrow 1$ e $C_{ws} \rightarrow 0$. Assim, embora exista variação na dieta, os indivíduos nem formam grupos distintos nem têm dietas sobre-dispersadas (Araújo et al. 2010). O programa DIETA versão 1.0 foi utilizado para calcular os índices E e C_{ws} (Araújo et al., 2008). O programa DIETA1.exe, seu código fonte, e seu manual pode ser encontrado em *Ecological Archives E089-115-S1*.

2.5.5 Especialização trófica individual

Para estimar a especialização individual, foi utilizada a adaptação proposta do índice de similaridade proporcional (PSi), de Schoener (1968), o qual mede a sobreposição entre a dieta de cada indivíduo i e a dieta da população. O grau de especialização foi quantificado pela medida de similaridade proporcional entre a distribuição de recursos do indivíduo e a distribuição da população como um todo (Bolnick et al., 2002). Basicamente, PSi varia de próximo a 0 (máxima especialização individual) à 1 (nenhuma especialização individual). Os valores de PSi de todos os indivíduos de uma população podem então serem calculados e sumarizados como uma medida da especialização individual da população como um todo, a qual é a média dos valores de PSi (Bolnick et al., 2002; Araújo et al., 2009). Os valores medianos de PSi foram interpretados como a especialização individual média da população, e foram comparados entre os diferentes períodos hidrológicos através do teste não paramétrico U de Mann-Whitney ($\alpha=0,05$). O PSi de cada indivíduo foi calculado através do programa IndSpec 1.0, utilizando-se da matriz quantitativa dos itens registrados para os indivíduos (Bolnick et al., 2002).

3 RESULTADOS

3.1 DIETA POPULACIONAL

A análise dos conteúdos estomacais de juvenis de *Pimelodus maculatus* (n=54 na seca; Cp=4,4-18,0; n=40 na cheia; Cp=3,6-18,0) revelou que a espécie possui uma dieta diversificada, consumindo invertebrados aquáticos e terrestres, peixes, plantas e detritos. Durante a seca, a dieta foi baseada principalmente em escama/peixe/detrimento (>78%). Entretanto, na cheia, ocorreu uma grande mudança na preferência dos recursos, onde fruto/semente compôs quase 50% da dieta e o consumo de escama/peixe/detrimento decresceu para aproximadamente 37% (Tabela 1).

Os resultados da PERMANOVA mostraram diferença sazonal significativa na composição da dieta entre as estações seca e chuvosa ($F = 3,65$; $p < 0,001$).

Os valores de amplitude de nicho trófico foram relativamente baixos e sazonalmente semelhantes, com discreto incremento na seca ($B_{seca} = 4,52$ e $B_{cheia} = 4,04$).

Tabela 1 Composição da dieta de juvenis de *Pimelodus maculatus* durante os períodos de seca e cheia no sistema de baías Chacororé - Sinhá Mariana, Pantanal, Mato Grosso, Brasil. Dados expressos como percentual do volume dos itens alimentares. * = valores < 0.01% e – categoria não registrada. Valores em negrito representam os recursos preferenciais.

RECURSO	SECA	CHEIA
INSETO AQUÁTICO	1,98	1,49
Ceratopogonidae	0,01	-
Chaoboridae	0,01	*
Chironomidae	0,75	0,18
Coleoptera	-	0,05
Diptera	1,16	0,30
Ephemeroptera	0,01	0,38
Odonata	-	0,52
Trichoptera	0,05	0,08
INSETO TERRESTRE	5,41	9,62
Coleoptera	1,07	0,59
Diptera	-	*
Hemiptera	-	0,08
Hymenoptera	0,03	0,09
Isoptera	-	*
Lepidoptera	-	0,09
Orthoptera	-	*
Resto	4,31	8,76
INVERTEBRADO AQUÁTICO	6,41	1,68
Decapoda	6,13	1,26
Hydracarina	-	*
Nematoda	0,26	*
Ostracoda	0,01	0,42
INVERTEBRADO TERRESTRE	-	0,19
Annelida	-	0,19
Araneae	-	*
ESCAMA	32,65	14,74
PEIXE	24,59	11,96
VEGETAL SUPERIOR	4,91	6,78
FRUTO/SEMENTE	2,81	43,40
DETRITO	21,24	10,13
Nº DE INDIVÍDUOS	54	40

3.2 DIETA INTRAPOPULACIONAL

Elevados valores de variação na dieta entre-indivíduos (E) foram encontrados, tanto na seca quanto na cheia ($E=0.7516$ e $E=0.8213$, respectivamente). Em contrapartida, o grau de agrupamento (C_{ws}) foi baixo para esta espécie em ambos os períodos do ciclo hidrológico ($C_{ws}= -0.0030$ na seca e $C_{ws}=0.0352$ na cheia). Dessa forma, a combinação dos valores E e C_{ws} mostrou que existem indivíduos especialistas

e generalistas na população, sendo a dieta dos especialistas subconjuntos ordenados da dieta dos generalistas. Embora tenha sido evidenciada variação na dieta, os indivíduos não formaram grupos distintos e não mostraram dietas sobre-dispersadas, e sim uma dieta aninhada.

Os valores do índice de especialização individual (PSi) variaram de 0,063 à 0,667 durante a seca, e de 0,036 a 0,586 na cheia. A mediana do índice de especialização individual (PSi) foi estatisticamente menor na cheia ($U=761$; $n=94$; $p<0,05$), indicando que durante esse período os indivíduos mostraram-se mais especialistas (Fig. 3).

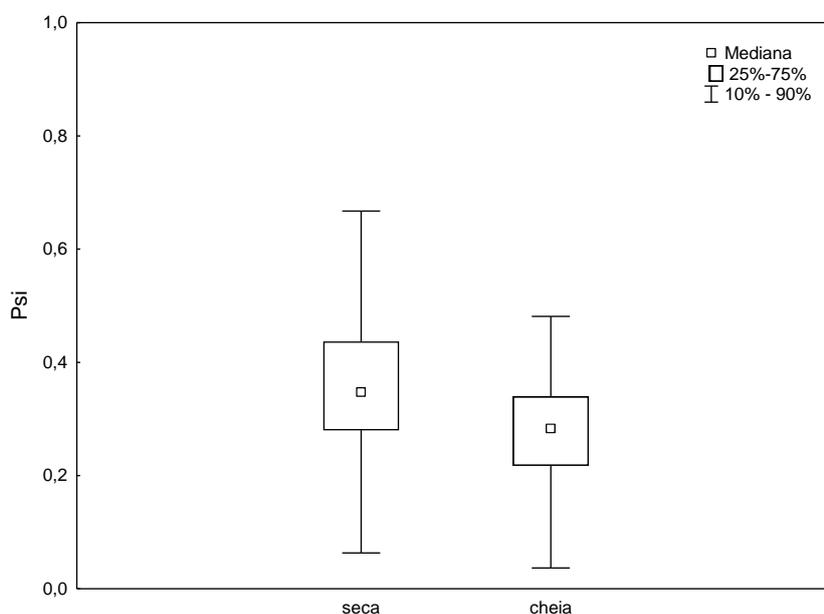


Fig. 3 Mediana e quartis dos valores do índice de especialização individual (PSi) de juvenis de *Pimelodus maculatus*. Quadrado interior indica o 50th percentil (mediana), a caixa abrange 50% dos dados, do 25º ao 75º percentil, e a linha vertical estende para os valores inclusos entre o 10º e o 90º percentil.

4 DISCUSSÃO

O consumo de detritos, plantas e animais por *P. maculatus*, destaca a participação da espécie em diferentes níveis da cadeia alimentar, confirmando assim o seu hábito generalista no nível populacional (Lolis & Andrian, 1996; Lobón-Cervia & Bennemann, 2000; Lima Junior & Goitein, 2003; 2004; Silva et al., 2007).

Para a população de *P. maculatus*, a sazonalidade trófica foi de fato evidente, com resultados significativos. No período da seca, o elevado consumo de detrito, pode ser uma evidência da contração de nicho trófico (*sensu* Pires et al., 2013), pois indica que a espécie forrageou o substrato a procura de organismos bentônicos, que segundo

Lima-Junior & Goitein (2003) é o recurso preferencial entre os indivíduos juvenis. Na suposta ausência destes organismos, supõe-se que, a população explorou escamas e restos de peixes (>50%) junto ao substrato. Durante a cheia, nota-se uma mudança marcante na dieta, quando frutos e sementes se destacaram nos conteúdos estomacais, com incremento de insetos e invertebrados terrestres, como é previsível neste período quando os recursos alóctones se tornam mais disponíveis (Agostinho et al., 2004). Este fato evidencia que houve uma expansão do nicho trófico da população (Pires et al., 2013), uma vez que os recursos explorados na seca se mantiveram na dieta durante a cheia, embora em menores proporções.

Estes resultados sustentam a ideia de que peixes generalistas tem a capacidade de alterar suas dietas de acordo com a oferta do alimento no ambiente (Gerking, 1994; Hahn & Fugi, 2007). Na água doce, as flutuações em nível de recursos, são decorrentes principalmente das oscilações hidrológicas intra-anuais nos corpos d'água (Hahn & Fugi, 2007; Coleman II et al., 2011). Diversos autores concordam que em rios onde ocorrem inundações, os ciclos são de abundância de recursos na estação chuvosa e limitação na seca (Prejs & Prejs, 1987; Winemiller & Jepsen, 1998; Agostinho et al., 2004). Nesse sentido, ambientes regidos por inundações sazonais, como as planícies de inundação, estão sujeitos a modificações no hábitat que conseqüentemente interfere na mobilidade dos peixes e na procura por alimento em outras áreas. Embora tenha ficado evidente que houve expansão de nicho trófico na estação chuvosa (17 tipos de itens na seca contra 26 na cheia), os resultados da amplitude de nicho trófico foram semelhantes entre as estações. Isso parece contradizer o acima exposto, entretanto deve-se considerar as características do índice que leva em conta não só a riqueza de itens como a quantidade ingerida; neste último caso, o predomínio de um único item na cheia e de dois na seca.

Variações na dieta entre juvenis de *P. maculatus* foram elevadas ($E \sim 1$) independente do período hidrológico. Esta espécie exibe uma variação ontogenética marcante, como já mencionado, o que reduz a competição intraespecífica entre jovens e adultos. Além disso, no sistema de baías Chacororé-Sinhá Mariana, como em outras planícies alagáveis tropicais, a diversidade e disponibilidade de recursos para os peixes é elevada (Hahn et al., 2004; Corrêa et al., 2009). Essa segregação provavelmente permitiu com que os indivíduos se segregassem entre fontes de alimento alternativos (neste caso, vários taxa de invertebrados encontrados em baixa proporção nos conteúdos estomacais). Assim, a suposição de que a variações tróficas individuais em populações

animais podem ser elevadas quanto maior for a competição por alimento (Svanbäck & Persson, 2004; Svanbäck et al., 2011), parece não se aplicar para a espécie em questão. No entanto, esta hipótese se baseia em especulações e, como tal, deve ser confirmada por observações mais precisas.

A combinação dos resultados de variação individual (E) e índice de agrupamento (C_{ws}) mostrou um padrão misto para a população de *P. maculatus*, com indivíduos generalistas e especialistas, sendo a dieta dos últimos, subconjuntos ordenados da dieta dos generalistas. Assim, a dieta, mostrou-se aninhada em ambos os períodos, indicando que indivíduos generalistas interagem sobre um núcleo maior de recursos, enquanto que especialistas interagem mais com subgrupos deste núcleo, do que com os recursos de outros especialistas (Kondoh et al., 2010). Por sua vez, isso indica a presença de especializações individuais assimétricas dentro das populações, corroborando com estudos de peixes em regiões temperadas, como verificado *Perca fluviatilis* (Svanbäck & Eklöv, 2002) e *Gasterosteus aculeatus* (Araújo et al., 2008). Os últimos autores comentam que, se os indivíduos diferem em relação às suas preferências alimentares, eles ficarão organizados em grupos discretos, especializados em parcelas distintas dos recursos. Porém esses autores observaram que quando indivíduos de *G. aculeatus* foram submetidos a diferentes situações de densidade populacional, eles passaram a consumir presas alternativas de maior abundância, mudando o padrão dos agrupamentos. Assim, há indícios de que para a população de *P. maculatus* os agrupamentos tróficos sejam também temporários e regidos pela disponibilidade de alimentos no ambiente.

Os baixos valores do índice de especialização individual (PSi) indicaram que durante o período da cheia os indivíduos de *P. maculatus* mostraram-se significativamente mais especialistas. Este fato pode ser decorrência do elevado aporte de recursos alóctones que entra no sistema, aumentando a oferta e permitindo o forrageamento individual, cada qual em diferentes faixas do nicho trófico da população, havendo então, pouca sobreposição uns com os outros. É possível inferir também que essa maior especialização individual seja decorrente da distribuição espacial dos recursos, pois de acordo com Pringle et al. (1988) em ambientes fluviais os recursos são distribuídos em mosaicos, variáveis no tempo e no espaço. Na cheia, grandes extensões da área terrestre são alagadas e os peixes tem a oportunidade de transitar mais livremente, sendo que alguns indivíduos podem encontrar recursos muitas vezes não detectados por outros, devido a maior habilidade natatória. É importante ressaltar que

P. maculatus possui barbilhões mentonianos bem desenvolvidos, sendo estes mais utilizados pelos jovens (omnívoros) que detectam o alimento por estímulos químicos do que pelos adultos (piscívoros) que utilizam mais a visão (Lima-Júnior & Goitein, 2003).

A presença de recursos alimentares heterogêneos no ambiente (Luo et al., 1996; Lehtiniemi et al., 2007) pode resultar em especialização individual temporal. Para peixes, Specziár (1999), mostrou que existe uma dualidade acentuada na estratégia de alimentação de *Rutilus rutilus*, especialmente na zona litorânea, onde eles exibiram especialização de curto prazo, quer pelo consumo de moluscos quer pelo consumo de algas filamentosas. A especialização individual temporal é algumas vezes altamente estocástica (Luo et al., 1996) e o componente estocástico está relacionado à heterogeneidade de pequena escala na densidade e composição taxonômica dos recursos alimentares (Specziár & Erös, 2014). Para *P. maculatus*, as diferenças tróficas encontradas, tanto em nível populacional quanto individual, parecem ter sido regidas pelo componente estocástico, que é o responsável pela especialização individual de curto prazo. Wilson & Yoshimura (1994) alertam que se as mudanças no ambiente são estocásticas, nenhum traço é favorecido, e a evolução dos especialistas é menos provável.

5 CONCLUSÃO

Em suma, os resultados da dieta de *P. maculatus* mostraram que a sazonalidade na oferta de recursos alimentares foi o principal responsável pelo grau de especificidade alimentar, tanto em nível populacional quanto individual. O acesso de alguns indivíduos em maiores áreas de forrageio durante a estação chuvosa combinada com a capacidade de forrageamento individual permitiu a especialização individual a esta população de mandi-amarelo. Assim, os resultados obtidos servirão de suporte empírico, agregando mais informações sobre a biologia de *P. maculatus*, uma espécie amplamente distribuída e ecologicamente importante do ponto de vista das teias alimentares.

REFERÊNCIAS

- Agostinho A.A., L.C. Gomes, S. Veríssimo & E.K. Okada, 2004. Flood regime, dam regulation and fish in the Upper Paraná River: effects on assemblage attributes, reproduction and recruitment. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 14: 11-19.
- Anderson, M.J., 2005. PERMANOVA: a FORTRAN computer program for

- permutational multivariate analysis of variance. Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand.
- Araújo M.S., D.I. Bolnick, L.A. Martinelli, A.A. Giaretta & S.F. Reis, 2009. Individual-level diet variation in four species of Brazilian frogs. *Journal of Animal Ecology* 78: 848-856.
- Araújo M.S., P.R. Guimarães Jr, R. Svanbäck, A. Pinheiro, P. Guimarães, S.F. Reis & D.I. Bolnick, 2008. Network analysis reveals contrasting effects of intraspecific competition on individual vs. population diets. *Ecology* 89: 1981-1993.
- Araújo M.S., E.G. Martins, L.D. Cruz, F.R. Fernandes, A.X. Linhares, S.F. Reis & P.R. Guimarães Jr., 2010. Nested diets: a novel pattern of individual-level resource use. *Oikos* 119: 81-88.
- Atmar W. & B.D. Patterson, 1993. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia* 96: 373-382.
- Basile-Martins M.A., M.N. Cipólli & H.M. Godinho, 1986. Alimentação do mandi, *Pimelodus maculatus* Lacépède, 1803 (Osteichthyes, Pimelodidae) de trechos do rio Jaguari e Piracicaba, São Paulo – Brasil. *Boletim do Instituto de Pesca* 13: 17-29.
- Bolnick D.I., 2004. Can intraspecific competition drive disruptive selection? An experimental test in natural populations of sticklebacks. *Evolution* 58: 608-618.
- Bolnick D.I., P. Amarasekare, M.S. Araújo, R. Bürger, J. Levine, M. Novak, H.W.R. Volker, Achreiber, S.J. Urban, M.C. & Vasseur, D., 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 26: 183–192.
- Bolnick D.I., R. Svanbäck , J.A. Fordyce, L.H. Yang, J.M. Davis, C.D. Hulsey, M.L. Forister, 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist* 161: 1-28.
- Bolnick D.I., R. Svanbäck, M.S. Araújo & L. Persson, 2007. Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous. *PNAS* 104: 10075–10079.
- Bolnick D.I., L.H. Yang, J.A. Fordyce, J.M. Davis & R. Svanbäck, 2002. Measuring individual-level resource specialization. *Ecology* 83: 2936-2941.
- Britski H.A., K.Z. Silimon & B.S. Lopes., 1999. Peixes do Pantanal – manual de identificação. EMBRAPA, Brasília

- Brodersen J., H.J. Malmquist, F. Landkildehus, T.L. Lauridsen, S.L. Amsinck, R. Bjerring, M. Søndergaard, L.S. Johansson, K.S. Christoffersen & E. Jeppesen, 2012. Short-and long term niche segregation and individual specialization of brown trout (*Salmo trutta*) in species poor Faroese lakes. *Environmental Biology of Fish* 93: 305–318.
- Coleman II J.C., M.C. Miller & F.L. Mink, 2011. Hydrologic disturbance reduces biological integrity in urban streams. *Environmental Monitoring Assessment* 172: 663-687.
- Corrêa C.E., A.C. Petry & N.S. Hahn, 2009. Influência do ciclo hidrológico na dieta e estrutura trófica da ictiofauna do rio Cuiabá, Pantanal Mato-Grossense. *Iheringia Série Zoologia* 99: 456-463
- Cucherousset J., A. Acou, S. Blanchet, J.R. Britton, W.R.C. Beaumont & R.E. Gozlan, 2011. Fitness consequences of individual specialisation in resource use and trophic morphology in European eels. *Oecologia* 167: 75–84.
- Eklöv P. & R. Svanbäck, 2006. Predation risk influences adaptive morphological variation in fish populations. *The American Naturalist* 167: 440-452.
- Franco-Trecu V., D. Auriol-Gamboa & P. Inchausti, 2014. Individual trophic specialisation and niche segregation explain the contrasting population trends of two sympatric otariids. *Marine Biology* 161: 609–618.
- Fox G.A., 2005. Extinction risk of heterogeneous populations. *Ecology*, 86: 1191–1198.
- Gerking S.D., 1994. *Feeding Ecology of Fish*. Academic Press, San Diego.
- Hahn N.S. & R. Fugi, 2007. Alimentação de peixes em reservatórios brasileiros: alterações e consequências nos estágios iniciais do represamento. *Oecologia Brasiliensis* 11: 469-480.
- Hahn N.S., R. Fugi & I.F.Andrian, 2004. Trophic ecology of the fish assemblages. In: Thomaz S.M., A.A. Agostinho & N.S. Hahn (eds.) *The Upper Paraná River and its Floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. Backhuys Publishers, Leiden: 247-269.
- Hellawel J.M & R.A. Abel, 1971. A rapid volumetric method for the analysis of the food of fishes. *Journal Fish Biology* 3: 29-37.
- Hyslop E.J., 1980. Stomach contents analysis review of methods and their applications. *Journal Fish Biology* 17:411-429.
- Kondoh M., S. Kato & Y. Sakato, 2010. Food webs are built up with nested subwebs.

- Ecology 91:3123-3130.
- Lehtiniemi M., T. Hakala, S. Saesmas & M. Viitasalo, 2007. Prey selection by the larvae of three species of littoral fishes on natural zooplankton assemblages. *Aquatic Ecology* 41:85–94.
- Levins R., 1968. Evolution in changing environments: some theoretical explorations. Princeton University Press, Princeton.
- Lima-Júnior S.E. & R. Goitein, 2003. Ontogenetic diet of a Neotropical catfish, *Pimelodus maculatus* (Siluriformes, Pimelodidae): an ecomorphological approach. *Environmental Biology of Fishes* 68: 73-79.
- Lima-Júnior S.E. & R. Goitein, 2004. Diet and feeding activity of *Pimelodus maculatus* (Osteichthyes, Pimelodidae) in Piracicaba River (State of São Paulo, Brazil) – the effect of seasonality. *Boletim do Instituto de Pesca* 30:135-140.
- Lobón-Cerviá J. & S.T. Bennemann, 2000. Temporal trophic shifts and feeding diversity in two sympatric, neotropical omnivorous fishes: *Astyanax bimaculatus* and *Pimelodus maculatus* in Rio Tibagi (Paraná, Southern Brazil). *Archiv fur Hydrobiologie* 149:285-306.
- Lolis A.A. & I.F. Andrian, 1996. Alimentação de *Pimelodus maculatus* Lacépède 1803 (Siluriformes, Pimelodidae), na planície de inundação do Alto Rio Paraná, Brasil. *Boletim do Instituto de Pesca* 23: 187-202.
- Luo J., S.B. Brandt & M.J. Klebasko, 1996. Virtual reality of planktivores: a fish's perspective of prey size selection. *Marine Ecology Progress Serie* 140: 271–283.
- Martin R.A. & D.W. Pfennig, 2009. Disruptive selection in natural populations: the roles of ecological specialization and resource competition. *The American Naturalist* 174:268–281.
- Matich P., M.R. Heithaus & C.A. Layman, 2011. Contrasting patterns of individual specialization and trophic coupling in two marine apex predators. *Journal of Animal Ecology* 80: 294–305.
- Mittermeier R.A., G.A.B. Fonseca, A.B. Rylands & K. Brandon, 2005. A Brief History of Biodiversity Conservation in Brazil. *Conservation Biology*, 19: 601–607.
- Newsome S.D., G.B. Bantall, M.T. Tinker, O. Oftedal, K. Ralls, M.L. Fogel & J.A. Estes, 2010. Variation in diet-vibrissae $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ trophic discrimination factors in a wild population of California sea otters (*Enhydra lutris nereis*). *Ecological Applications* 20: 1744–1752.

- Novakowski G.C., N.S. Hahn & R. Fugi, 2008. Diet seasonality and food overlap of the fish assemblage in a pantanal pond. *Neotropical Ichthyology* 6: 567-576.
- Pacheco E.B. & C.J. Silva, 2009. Fish associated with aquatic macrophytes in the Chacororé-Sinhá Mariana Lake system and Mutum River, Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 69: 101-108.
- Persson L., S. Diehl, P. Eklöv & B. Chirstensen, 1997. Flexibility in fish behaviour – consequences at the population and community levels. In: Godin J.G.J. (ed.) *Behaviour Ecology of Teleost Fishes*. Oxford University Press, Nova York: 316-343.
- Pessanha A.L.M. & F.G. Araújo, 2014. Shifts of the feeding niche along the size dimension of three juvenile fish species in a tidal mudflat in southeastern Brazil. *Marine Biology* 161: 543–550.
- Pires M.M., E.G. Martins, M.S. Araújo & A.F. Reis, 2013. Between-individual variation drives the seasonal dynamics in the trophic niche of a Neotropical marsupial *Austral Ecology* 38: 664–671.
- Prejs A. & K. Prejs, 1987. Feeding of tropical freshwater fishes: seasonality in resource availability and resource use. *Oecologia* 71: 397-404.
- Pringle C.M., R.J. Naiman, G. Bretschko, J.R. Karr, M.W. Oswood, J.R. Webster, R.L. Welcomme & M.J. Winterbourn, 1988. Patch dynamics in lotic systems: the stream as a mosaic. *Journal of the North American Benthological Society* 7: 503-524.
- Robertson A., R.A. McDouals, R.J. Delahay, S.D. Kelly & S. Bearhop, 2015. Resource availability affects individual niche variation and its consequences in group-living European badgers *Melesmeles*. *Oecologia* 178: 31–43.
- Schoener T.W., 1968. The *Anolis* lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology* 49: 704–726.
- Silva E.L., R. Fugi & N.S. Hahn, 2007. Variações temporais e ontogenéticas na dieta de um peixe onívoro em ambiente impactado (reservatório) e em ambiente natural (baía) da bacia do rio Cuiabá. *Acta Scientiarum Biological Sciences* 29: 387-394.
- Specziár A., 1999. Food habits and feeding strategy of five cyprinids in the main habitats of Lake Balaton. *Halászat* 92: 124–132.
- Specziár A. & T. Erös, 2014. Dietary variability in fishes: the roles of taxonomic, spatial, temporal and ontogenetic factors. *Hydrobiologia* 724: 109–125.

- Svanbäck R. & D. Bolnick, 2005. Intraspecific competition affects the strength of individual specialization: an optimal diet theory method. *Evolutionary Ecology Research* 7: 993–1012.
- Svanbäck R. & P. Eklöv, 2002. Effects of habitat and food resources on morphology and ontogenetic growth trajectories in perch. *Oecologia* 131: 61–70.
- Svanbäck R. & L. Persson, 2004. Individual diet specialization, niche width and population dynamics: implications for trophic polymorphisms. *Journal of Animal Ecology* 73: 973–982.
- Svanbäck R., A. Quevedo, J. Olsson & P. Eklöv, 2015. Individuals in food webs: the relationships between trophic position, omnivory and among-individual diet variation. *Oecologia* 178: 103–114.
- Svanbäck R., C. Rydberg, K. Leonardsson & G. Englund, 2011. Diet specialization in a fluctuating population of *Saduria entomon*: a consequence of resource or forager densities? *Oikos* 120: 848–854.
- Vander Zanden H.B., K.A. Bjorndal, K.J. Reich & A.B. Bolten, 2010. Individual specialists in a generalist population: results from a long-term stable isotope series. *Biology Letters* 6: 711–714.
- Vazzoler A.E.A.M., 1996. *Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática*. EDUEM, Maringá
- Watts D.J. & S.H. Strogatz, 1998. Collective dynamics of “small-world” networks. *Nature* 393: 440–442.
- Wilson D.S. & J. Yoshimura, 1994. On the coexistence of specialists and generalists. *The American Naturalist* 144: 692–707.
- Winemiller K.O. & D.B. Jepsen, 1998. Effects of seasonality and fish movement on tropical river food webs. *Journal Fish Biology* 53: 267–296.
- Winemiller K.O. & L.C. Kelso-Winemiller, 2003. Food habits of tilapiine cichlids of the Upper Zambezi River and floodplains during the descending phase of the hydrological cycle. *Journal Fish Biology* 63: 120–128.
- Woo K.J., K.H. Elliott, M. Davidson, A.J. Gaston & G.K. Davoren, 2008. Individual specialization in diet by a generalist marine predator reflects specialization in foraging behavior. *Journal of Animal Ecology* 77: 1082–109.
- Zhao T., S. Villéger, S. Lek & J. Cucherousset., 2014. High intraspecific variability in the functional niche of a predator is associated with ontogenetic shift and individual specialization. *Ecology and Evolution* 4: 4649–4657.