

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

ANA LÚCIA PAZ CARDOZO

**A complexidade do *habitat* e a variação individual na dieta e na morfologia
de uma espécie de peixe associada à macrófitas**

Maringá
2020

ANA LÚCIA PAZ CARDOZO

**A complexidade do *habitat* e a variação individual na dieta e na morfologia
de uma espécie de peixe associada à macrófitas**

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 Ecologia e Limnologia.
Área de concentração: Ecologia e Limnologia.

Orientadora: Dr.^a Rosemara Fugi

Maringá
2020

"Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)"
(Biblioteca Setorial - UEM. Nupélia, Maringá, PR, Brasil)

C268c Cardozo, Ana Lúcia Paz, 1996-
A complexidade do *habitat* e a variação individual na dieta e na morfologia de uma espécie de peixe associada à macrófitas / Ana Lúcia Paz Cardozo. -- Maringá, 2020.
38 f. : il.

Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--
Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2020.
Orientadora: Dr.^a Rosemara Fugi.

1. Populações, Ecologia de - Especialização individual - Baía, Rio, Bacia - Paraná (Estado). 2. Ecologia trófica - Indivíduos da mesma espécie - Baía, Rio, Bacia - Paraná (Estado). 3. Macrófitas aquáticas - Complexidade estrutural. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -577.82098162

ANA LÚCIA PAZ CARDOZO

A complexidade do *habitat* e a variação individual na dieta e na morfologia de uma espécie de peixe associada à macrófitas

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 Ecologia e Limnologia e aprovada pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

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

Prof.^a Dr.^a Ana Paula Vidotto Magnoni
Universidade Estadual de Londrina (UEL)

Dr.^a Bianca Ramos de Meira
Fundação UniCesumar (Pós-doutoranda UniCesumar)

Aprovada em 18 de fevereiro de 2020.

Local de Defesa: Auditório do Nupélia, Bloco H-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais e família, Maria das Dores, Airton e Marcelo, pelo apoio e compreensão durante todos esses anos.

A minha orientadora, Dr.^a Rosemara Fugi, pela paciência, dedicação e confiança e por todos ensinamentos que tanto contribuíram para o meu crescimento acadêmico e pessoal. É uma honra ser sua orientada.

Aos colegas e amigos de laboratório, Kátia, Bárbara, Isadora, Matheus e Thiago, pelas contribuições e companheirismo. Muito obrigada por todas as tardes de risada e café com bolo.

As amigas que sempre estão comigo, mesmo à distância: Clara, Vivian, Eduarda e Vitória.

Aos membros da banca avaliadora, pela disponibilidade e contribuições.

Ao Nupélia e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA) pela infraestrutura.

Aos acadêmicos e professores dos laboratórios de Macrófitas Aquáticas, Zooplâncton, Ovos e Larvas e Peixes (Museu), pelo auxílio na triagem e identificação taxonômica das plantas, invertebrados e peixes.

Aos funcionários da Biblioteca Setorial do Nupélia, Salete e João, pelo suporte e disposição.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes) pela bolsa concedida.

A complexidade do *habitat* e a variação individual na dieta e na morfologia de uma espécie de peixe associada à macrófitas

RESUMO

Espécies generalistas podem ser compostas por indivíduos especialistas, que utilizam uma pequena parte do nicho da população. Este processo é conhecido como especialização individual e pode envolver mudanças na dieta e na morfologia. Investigou-se a hipótese de que variações individuais na dieta e na morfologia de peixes associados à macrófitas estão relacionadas à complexidade do *habitat* e que maiores níveis de especialização individual serão encontrados nos níveis intermediários de biomassa de macrófitas. Foram amostrados peixes e macrófitas em 30 bancos multiespecíficos de macrófitas com diferentes biomassas em um trecho de 13,7 km de extensão do rio Baía (planície de inundação do rio Paraná). A complexidade do *habitat* foi medida por meio da biomassa das macrófitas aquáticas (selecionou-se cinco bancos com biomassas baixas, cinco com biomassas intermediárias e cinco com biomassas altas) e a espécie de peixe utilizada foi *Moenkhausia forestii*. Analisou-se a dieta dos indivíduos mediante o método volumétrico e a morfologia mediante 18 medidas lineares e seis medidas de área. Para avaliar a especialização individual na dieta utilizou-se o Índice de Especialização (IS) e o Índice NODF de aninhamento. A especialização individual morfológica foi avaliada por intermédio da diversidade ecomorfológica para cada nível de biomassa de macrófitas. As correlações entre a dieta e a morfologia foram avaliadas por meio de um teste de Mantel. Os valores de IS e NODF indicaram maior especialização individual na dieta em bancos de macrófitas com baixas biomassas. A maior especialização morfológica individual foi verificada em bancos de macrófitas com biomassas intermediárias. O teste de Mantel mostrou que não houve correlação significativa entre a dieta e a morfologia. A especialização individual da dieta de *M. forestii* está relacionada com o aumento da competição, principalmente intraespecífica, intensificada pela baixa disponibilidade de recursos nos bancos de baixas biomassas. A especialização morfológica por sua vez está relacionada com a maior disponibilidade e acessibilidade aos recursos dentro dos bancos de biomassas intermediárias, onde existem condições ideais para o aumento da riqueza e abundância de recursos e pouca complexidade estrutural quando comparado aos bancos de biomassa alta.

Palavras-chave: Biomassa de macrófitas. Dieta aninhada. Diversidade ecomorfológica. Especialização individual. *Moenkhausia forestii*.

Habitat complexity and individual variation in diet and morphology of a fish species associated with macrophytes

ABSTRACT

Generalist species can be composed of specialist individuals, who use a small part of the population's niche. This process is known as individual specialization and can involve changes in diet and morphology. In this study, we hypothesized that individual variations in the diet and morphology of fish associated with macrophytes are related to the habitat's complexity and greater levels of individual specialization will be found in the intermediate levels of macrophyte biomass. Fish and macrophytes were sampled in 30 multispecific macrophytes stands with different biomasses in a 13.7 km stretch of the rio Baía (Paraná River floodplain). Habitat complexity was assessed using the biomass of aquatic macrophytes (five stands with low biomass, five with intermediate biomass and five with high biomass were selected) and the fish species used in this study was *Moenkhausia forestii*. The individuals' diet was evaluated using the volumetric method, and the morphology through 18 linear measurements and six area measurements. To assess individual specialization in the diet, the Specialization Index (IS) and the NODF nesting index were used. Individual morphological specialization was assessed using ecomorphological diversity for each level of macrophyte biomass. Correlations between diet and morphology were assessed using the Mantel test. IS and NODF values indicated greater individual specialization in the diet in macrophytes stands with low biomass. The greatest individual morphological specialization was found in macrophytes stands with intermediate biomasses. The Mantel test showed that there was no significant correlation between diet and morphology. The individual specialization of *M. forestii* diet is related to the increase in competition, mainly intraspecific, intensified by the low availability of resources in low biomass stands. Morphological specialization, in turn, is related to greater availability and accessibility to resources within the intermediate biomass stands, where there are ideal conditions for increasing richness and abundance of resources and little structural complexity when compared to high biomass stands.

Keywords: Macrophyte biomass. Nested diets. Ecomorphological diversity. Individual specialization. *Moenkhausia forestii*.

Dissertação elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Ecology of Freshwater Fish*. Disponível em: <https://link.springer.com/journal/10750>

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	9
2 MATERIAL E MÉTODOS	11
2.1 Área de Estudo.....	11
2.2 Amostras.....	12
2.3 Procedimentos Laboratoriais	13
2.4 Análise dos dados.....	13
3 RESULTADOS	15
3.1 Dieta da população	15
3.2 Especialização individual.....	17
3.2.1 Dieta	17
3.2.2 Morfologia.....	20
4 DISCUSSÃO... ..	23
4.1 Especialização da dieta.....	23
4.2 Especialização da morfologia	25
REFERÊNCIAS	27
APÊNDICE A - Valores de aninhamento (NODF) e Índice de especialização (IS).....	35
APÊNDICE B – Porcentagem de contribuição dos índices ecomorfológicos para cada eixo da PCA.	36
ANEXO A - Índices ecomorfológicos retirados de Prado et al., 2016	37

1 INTRODUÇÃO

Os ecólogos têm usado há muito tempo a teoria do nicho para descrever a ecologia de uma espécie como um todo, tratando os indivíduos como ecologicamente iguais (Bolnick et al., 2003). Van Valen (1965) propôs a hipótese de variação de nicho (Niche Hypothesis Variation), que sugere que mesmo na ausência de competição interespecífica, a expansão de nicho pode ocorrer devido ao aumento na variação no uso dos recursos entre os indivíduos de uma mesma população. Assim, as espécies consideradas generalistas podem, na verdade, ser compostas por indivíduos especialistas, que utilizam uma pequena parte do nicho da população (Bolnick et al., 2003; Cobain, Steward, Trueman & Jensen, 2019; Cunha, Wolff, & Hahn, 2018; Latli, Michel, Lepoint & Kestemont, 2019). Este processo, conhecido como especialização individual, é definido como a proporção da dieta de um indivíduo em relação à dieta da população e pode envolver mudanças morfológicas, constituindo uma boa escala de diversidade, pois caracteriza o uso de recurso em nível individual (Bolnick et al., 2003; Bolnick, Yang, Fordyce, Davis, & Svanback, 2002; Kristjánsson & Leblanc, 2018). Ainda, a dieta dos indivíduos especializados pode ser um subconjunto da dieta dos indivíduos generalistas, e dessa forma, a população pode apresentar um perfil aninhado (Araújo, Bolnick, & Layman, 2011). O processo de especialização individual pode aumentar a estabilidade das populações e reduzir o risco de extinção ao promover a coexistência não apenas entre os indivíduos, mas também entre outras escalas ecológicas, como comunidades e ecossistemas (Bolnick & Ballare, 2020).

O uso de diferentes recursos por indivíduos da mesma espécie pode resultar em diferenças na morfologia dos indivíduos, ou seja, adaptações morfológicas resultantes do processo de especialização individual (Bolnick et al., 2010; Motta, Norton, & Luczkovich, 1995). As comparações intraespecíficas fornecem um nível mais apropriado para comparar a morfologia e testar hipóteses sobre especialização e generalização ecológica (Binning & Chapman, 2010). Alguns estudos encontraram uma forte relação entre especialização na dieta e na morfologia, onde a competição pode ser um mecanismo chave na intensificação dessa relação (Araújo et al., 2011; Snowberg, Hendrix, & Bolnick, 2015; Svanbäck & Bolnick, 2007). A resposta dos indivíduos à competição intraespecífica pode apresentar dois resultados, não excludentes. Quando a competição intraespecífica aumenta, espera-se que a amplitude total de nicho aumente e assim, a adição de novos recursos pode reduzir o impacto

da competição (Araújo et al., 2010). Em contrapartida, quando um subconjunto da população começa a usar um novo recurso, eles estão sujeitos a pressões de seleção que favorecem novas adaptações e reduzem a competição intraespecífica (Araújo et al., 2011; Bolnick, 2001; Svanback & Persson, 2004).

A variação individual é influenciada, dentre outros fatores, pela variabilidade do *habitat*, principalmente relacionada à sua complexidade estrutural (Vejrňíková et al., 2017). As plantas aquáticas estruturam o *habitat* e têm papel fundamental na distribuição das espécies de peixes de pequeno porte e juvenis de espécies de grande porte, pois fornecem abrigo e influenciam a disponibilidade dos organismos que servem de alimento para eles, como algas e invertebrados (Rodrigues & Bicudo, 2004; Taniguchi, Shigeru, & Tokeshi, 2003; Warfe & Barmuta, 2006). A morfologia das plantas aquáticas provê heterogeneidade e complexidade de *habitat*, sendo a sua estrutura um fator relevante para o aumento da riqueza e abundância de espécies nesses *habitat* (Agostinho, Thomaz, Gomes, & Baltar, 2007; Dibble & Thomaz, 2006; Thomaz, Dibble, Evangelista, Higuti, & Bini, 2008; Tolonen et al., 2005). Embora o efeito da complexidade seja reconhecido como positivo para peixes, *habitat* extremamente complexos podem representar uma barreira física para o forrageamento (Priyadarshana, Asaeda, & Manatunge, 2001; Thomaz & Cunha, 2010). Em contrapartida, *habitat* menos complexos, ou seja, mais acessíveis, podem diminuir a especialização individual da dieta (Marklund, Svanbäck, Zha, Scharnweber, & Eklöv, 2018). A estrutura de *habitat* fornecida pelas plantas, isto é, a complexidade, pode ser estimada indiretamente por medições simples, como por exemplo, por biomassa (Thomaz & Cunha, 2010). Em pequenas escalas espaciais, a biomassa de plantas aquáticas é um importante preditor da densidade de peixes (Pelicice, Thomaz, & Agostinho, 2008). De modo geral, as densidades de peixes são geralmente altas em bancos que possuem biomassas intermediárias (Dibble, Killgore, & Harrel, 1996; Carniatto, Thomaz, Cunha, Fugi, & Ota, 2013; Tokeshi & Arakaki, 2012).

O processo de especialização individual da dieta e da morfologia é raramente considerado quando se leva em conta a complexidade do *habitat*, e ainda existem poucas evidências de como a vegetação de macrófitas influencia a variação da dieta (Vejrňíková et al., 2017). Dessa forma, a hipótese a ser investigada neste estudo é de que variações na dieta e na morfologia entre indivíduos de uma população de peixes associada à macrófitas estão relacionadas à complexidade do *habitat*. Para isso, será avaliada a dieta de *Moenkhausia forestii* (Benine, Mariguela, & Oliveira, 2009) em bancos multiespecíficos de macrófitas com

diferentes biomassas, e serão testadas as seguintes predições: maiores níveis de especialização individual (i) na dieta e (ii) na morfologia serão encontrados nos níveis intermediários de biomassa de macrófitas e (iii) haverá uma correlação significativa entre a dieta e a morfologia.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de Estudo

O estudo foi desenvolvido no rio Baía ($22^{\circ} 43'23''$ S, $53^{\circ}17'25''$ W) (Figura 1), um tributário da Planície de Inundação do Alto rio Paraná que apresenta baixa velocidade de fluxo de água ($0,11 - 0,50$ m s^{-1}) e uma profundidade média de 3,2 m (Carvalho, Thomaz, Kobayashi, & Bini, 2013). Essas características permitem que esta região apresente uma zona litorânea pronunciada, com a presença bancos de macrófitas aquáticas em quase todo o seu perímetro, e grande diversidade de espécies de plantas aquáticas e peixes (Lopes, Cunha, Silva, Behrend, & Gomes, 2015; Thomaz, Carvalho, Padial, & Kobayashi, 2009).

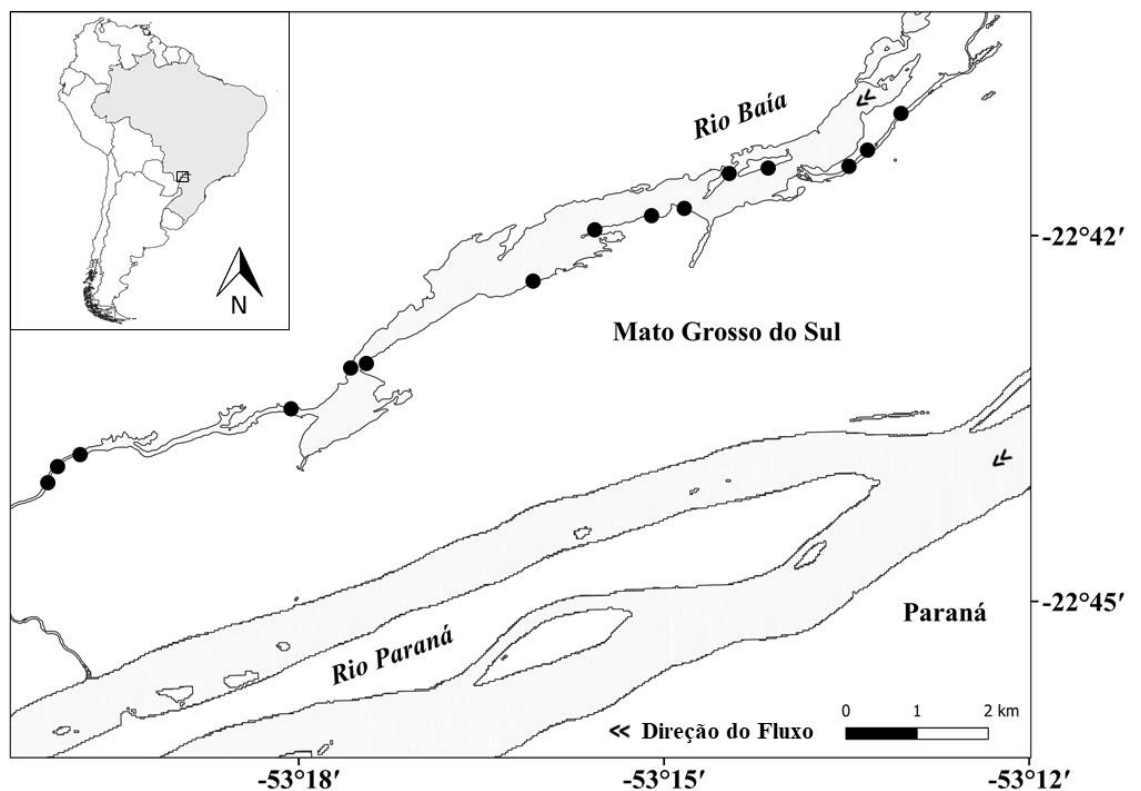


Figura. 1. Mapa da área de amostragem no rio Baía. Os pontos pretos indicam os locais de amostragem deste estudo. EPSG: 4618. Mapa por Marcelo Henrique Schmitz.

2.2 Amostragens

As amostragens foram realizadas entre cinco e dez de agosto de 2018, período de seca. Ao longo de um trecho de 13,7 km de extensão do rio Baía selecionou-se 30 bancos multiespecíficos de macrófitas (Figura 1) com uma distância de aproximadamente 350 m entre eles. Para seleção dos bancos foram utilizados dois critérios: ter *Eichhornia azurea* (Sw.) Kunth, uma das macrófitas aquáticas mais abundantes na planície do alto rio Paraná (Padial, Thomaz, & Agostinho, 2009), e apresentar diferentes biomassas, avaliadas visualmente no campo e, posteriormente, confirmada pelo do peso. Em cada banco foram realizadas amostragens simultâneas de macrófitas e peixes.

Para caracterizar a complexidade do *habitat*, as macrófitas foram coletadas usando um quadrado de 0,5 m x 0,5 m, e todo material vegetal contido a uma profundidade de 0,5 m foi removido. As plantas foram separadas por espécie, lavadas e secas até peso seco constante (PS) em estufa a 60 °C. Para estimar a complexidade do *habitat* fornecida pelas macrófitas foi usada a medida de biomassa expressa em gramas de peso seco/m³ (gPS.0,125m⁻³), dado que os valores de profundidade permitem estimar o volume da coluna d'água na qual as plantas foram coletadas.

Os peixes foram coletados utilizando armadilhas de acrílico tipo *minnowtrap* (Cunha et al., 2011; Dibble & Pelicice, 2010) instaladas na área onde foram coletadas as macrófitas. Em cada banco de macrófitas foram instaladas três armadilhas, com o objetivo de aumentar o esforço amostral. As armadilhas foram posicionadas dentro dos bancos de modo que minimizasse o efeito das espécies de peixes que transitam entre a área pelágica e a área estruturada pelas macrófitas. As armadilhas foram instaladas às 7h e revistadas a cada 8 horas, totalizando um esforço amostral de 24 horas. Os peixes capturados foram anestesiados com óleo de cravo, em conformidade com a prática ética, e fixados (10% de formalina). A espécie utilizada neste estudo, *Moenkhausia forestii*, pertence à família Characidae e é um peixe abundante nas zonas litorâneas colonizadas por macrófitas (Quirino, Carniatto, Guglielmetti, & Fugi, 2017). Este caracídeo de pequeno porte atinge um comprimento máximo de 3,8 cm, habita zonas litorâneas e sua dieta é composta principalmente por invertebrados e vegetais (Benine et al., 2009; Quirino et al., 2017). Todos os indivíduos utilizados neste estudo eram adultos, de forma que a variação individual não será resultado de mudanças ontogenéticas.

2.3 Procedimentos Laboratoriais

No laboratório, os peixes foram pesados, medidos e eviscerados. Os estômagos dos indivíduos que apresentaram conteúdo foram analisados sob microscópio estereoscópico e óptico. Para a determinação da composição da dieta, os itens alimentares foram identificados até o menor nível taxonômico possível e quantificados com o método volumétrico (Hyslop, 1980). Para comparar os padrões no uso individual dos recursos com a morfologia dos indivíduos, 18 medidas lineares e seis medidas de área foram tomadas nos indivíduos de *M. forestii*, baseado em Prado, Goulart, & Pagotto, 2016.

As medidas foram: comprimento total (TL), comprimento padrão (SL), largura da cabeça (HdD), comprimento da cabeça (HdL), altura da cabeça (HdH), largura da boca (MW), altura da boca (MH), altura do olho (EH), altura máxima do corpo (MBH), largura máxima do corpo (MBW), altura da linha mediana do corpo (BMH), altura do pedúnculo caudal (CPdH), largura do pedúnculo caudal (CPdW), comprimento do pedúnculo caudal (CPdL), área da nadadeira dorsal (DA), comprimento da nadadeira anal (AL), área da nadadeira anal (AA), altura da nadadeira caudal (CH), área da nadadeira caudal (CA), comprimento da nadadeira peitoral (PtL), área da nadadeira peitoral (PtA), comprimento da nadadeira pélvica (PvL), área da nadadeira pélvica (PvA) e área do olho (EA). Com essas medidas, posteriormente foram calculados os índices ecomorfológicos retirados de Prado et al., 2016, que estão listados no anexo A.

2.4 Análise dos dados

De acordo com a biomassa dos bancos de macrófitas, nós selecionamos cinco bancos para cada nível, agrupados da seguintes forma: baixa biomassa com peso < 150 g (variando entre 116,65 e 142,56 g), biomassa intermediária com 150g < peso < 250g (variando entre 163,81 e 213,21 g) e biomassa alta com peso > 250g (variando entre 263,33 e 443,94 g). Os bancos de cada nível foram considerados réplicas, totalizando 15 unidades amostrais.

Para avaliar a especialização individual trófica (predição i), foram utilizadas duas métricas: o Índice de Especialização (IS; Bolnick et al., 2002) e o índice NODF (*Nested Overlap Decreasing Fill*) de aninhamento (Almeida-Neto, Guimarães, Guimarães, Loyola, & Ulrich, 2008).

O Índice de Especialização (IS) é expresso pela média do Índice de Similaridade Proporcional (PS), e mede a sobreposição entre a dieta de cada indivíduo e a dieta da população. PS é calculado com a seguinte equação:

$$PS = 1 - 0,5 \sum_j |p_{ij} - q_j|$$

onde p_{ij} é a proporção do recurso j na dieta do indivíduo i e q_j é a proporção média do recurso j na dieta de todos os indivíduos dentro da população. O valor de IS varia de 0 (alta especialização individual) a 1 (nenhuma especialização individual). Para verificar diferenças significativas no IS entre os níveis de complexidade do *habitat*, foi calculado o teste não-paramétrico Kruskal-Wallis, onde a variável resposta foi o Índice de Especialização (IS) e a variável preditora o nível de complexidade (baixa, intermediária e alta).

Para caracterizar como a variação da dieta entre indivíduos é estruturada na população, e se a estrutura difere entre os níveis de biomassa (Marklund et al., 2018), foi realizada uma análise de aninhamento utilizando o índice NODF (Almeida-Neto et al., 2008), representado na forma de uma matriz retangular (\mathbf{R}) (Jordano, Bascompte, & Olesen, 2003), onde as linhas (m) representam os indivíduos e as colunas (n) descrevem os tipos de recursos utilizados. NODF é calculado com a seguinte equação:

$$NODF = \frac{\sum N_{pareado}}{\left[\frac{n(n-1)}{2} \right] + \left[\frac{m(m-1)}{2} \right]}$$

onde $\sum N_{pareado}$ é o grau de aninhamento, calculado para todos os indivíduos e recursos pareados (Almeida-Neto et al., 2008), para cada unidade amostral. A NODF tenderá a 100 quando a dieta de um indivíduo for um perfeito subconjunto da dieta da população, e tenderá a 0 quando esta demonstrar outros padrões, tais como dietas compartimentalizadas ou dispersadas (Almeida-Neto et al., 2008). Para testar se houve diferenças significativas, uma Análise de Variância (ANOVA) foi aplicada aos valores de NODF obtidos para cada banco em função dos níveis de biomassa.

Para testar a predição ii, a especialização individual morfológica foi avaliada por meio da diversidade ecomorfológica para cada nível de biomassa. Foi calculada a distância média

do centróide (DC) no espaço ecomorfológico multivariado. Para isso, foi utilizada uma matriz de índices ecomorfológicos para calcular uma matriz de dissimilaridade, utilizando a distância euclidiana. Em seguida, a matriz foi ordenada por uma Análise de Componentes Principais (PCA), e a variabilidade foi analisada por meio da PERMDISP (Anderson, 2006). Diferenças estatísticas foram testadas por meio de um teste de permutação. A distância de cada indivíduo (amostra) foi calculada em relação ao centróide de cada nível de biomassa (grupo) no espaço multivariado ordenado pela PCA.

Para testar a predição iii, as matrizes de dieta e dos índices ecomorfológicos foram usadas para calcular matrizes de dissimilaridade, utilizando a distância de Bray-Curtis e a euclidiana. Em seguida, um teste de Mantel foi aplicado às matrizes de dissimilaridade. As análises e os gráficos foram feitos utilizando os programas R na versão 3.5 (R Core Team, 2019) e Statistica 7.0.

3 RESULTADOS

3.1 Dieta da população

Foram analisadas a dieta e a morfologia de 363 indivíduos, sendo 97 em bancos de baixa biomassa, 136 em bancos intermediários e 130 em bancos de alta biomassa. A dieta das populações de *M. forestii* foi composta por 43 itens alimentares, sendo os principais vegetais e insetos. Nos bancos com baixa biomassa, foram registrados um total de 35 itens alimentares, sendo seis itens consumidos exclusivamente nesse tipo de banco, dentre eles duas famílias e uma ordem de microcrustáceos (Tabela 1). Nos bancos com biomassa intermediária, *M. forestii* consumiu 29 itens, dos quais larva de Trichoptera, ninfa de Orthoptera e Decapoda foram itens exclusivos. Nos bancos com alta biomassa, foram consumidos 30 itens alimentares, entretanto nenhum deles exclusivo.

Os vegetais estiveram presentes na dieta em todos os bancos de macrófitas e em volumes relativamente expressivos (>20%) na maioria deles (Tabela 1). Dentre os insetos aquáticos, as pupas de Diptera foram o item mais consumido independente da biomassa das macrófitas, mas dentre as diferentes biomassas, apresentaram maior importância nos bancos com biomassa alta (28,5% da dieta; Tabela 1). O segundo inseto aquático mais consumido foi Hemiptera, cuja participação na dieta foi mais elevada em bancos com biomassa baixa e

intermediária (7,23% e 8,62% da dieta, respectivamente), quando comparado a bancos com alta biomassa (3,78% da dieta) (Tabela 1).

Entre os insetos terrestres, Coleoptera foi o mais consumido nos bancos com biomassa intermediária (12,14% da dieta) e alta (7,25%), enquanto Hymenoptera se destacou nos bancos com baixa biomassa, representando 6,84% da dieta (Tabela 1). Dentre os demais invertebrados presentes na dieta, Araneae apresentou grande contribuição, particularmente nos bancos com biomassa intermediária (8,29% da dieta). Os microcrustáceos não apresentaram contribuição importante na dieta de *M. forestii*, com exceção de Bosminidae, que representou 6,0% na dieta da espécie em bancos com biomassa intermediária (Tabela 1).

Tabela 1. Percentual volumétrico médio dos itens alimentares na dieta de *M. forestii* associada a bancos de macrófitas aquáticas de biomassas baixa, intermediária e alta no rio Baía. (P) pupa, (L) larva, (N) ninfa, (A) adulto.

Recurso/Biomassa	Baixa	Intermediária	Alta
N	97	136	130
Plantas			
Folhas e caules	29,56	31,91	21,75
Sementes	0,43		0,17
Algas			
Zygnemaphyceae	3,54	3,05	17,21
Oedogonophyceae	3,43	2,55	0,40
Cyanophyceae	1,59		
Insetos Aquáticos			
Diptera (P)	20,58	15,40	28,52
Diptera (L)		1,36	0,44
Chironomidae (L)	0,57	0,55	0,32
Ceratopogonidae (L)	0,14	0,41	0,1
Sarcophagidae (L)	0,13		0,06
Simulidae (L)		0,06	0,06
Culicidae (L)	1,24	0,29	0,06
Odonata (N)	0,13	0,45	2,30
Trichoptera (L)		0,33	
Plecoptera (A)	0,12	0,28	
Ephemeroptera (A)	2,53	0,18	1,83
Hemiptera (A)	7,23	8,62	3,78
Insetos Terrestres			
Diptera (A)	0,87	0,98	1,43
Coleoptera (A)	4,58	12,14	7,25

Tabela 1. Continuação.

Coleoptera (L)	0,69	1,54	2,29
Odonata (A)	0,91		0,47
Lepidoptera (A)	1,80		0,51
Lepidoptera (L)	2,46	0,82	3,22
Trichoptera (A)	0,94		
Orthoptera (A)	4,15	4,02	3,55
Orthoptera (N)		0,99	
Hymenoptera (A)	6,84	3,68	0,92
Thysanoptera (A)	0,08		
Microcrustáceos			
Macrothricidae	0,21		
Moenidae	0,10		0,01
Iliocryptidae	0,05		
Daphniidae	0,71	0,01	0,31
Chydoridae	0,17	0,25	0,09
Bosminidae	0,08	6,00	0,10
Cyclopoida	0,03		
Harpacticoida	0,01	0,02	0,02
Outros Invertebrados			
Acarina	0,08	0,55	0,14
Araneae	3,68	8,29	2,14
Collembola	0,31	0,35	0,55
Decapoda		0,91	

3.2 Especialização individual

3.2.1 Dieta

O Índice de Especialização (IS, apêndice A) apresentou o menor valor médio nos bancos de biomassa baixa (IS = 0,23), seguido por bancos de biomassa intermediária (IS = 0,36) e alta (IS = 0,40) (Figura 2). O teste não-paramétrico de Kruskal-Wallis mostrou diferenças significativas entre os níveis de biomassa ($H = 47,37$; $p < 0,00001$). As diferenças foram verificadas entre os níveis de biomassa baixa e intermediária ($p < 0,0001$) e baixa e alta ($p < 0,0001$), mas não houve diferença entre intermediária e alta ($p = 0,08$). Estes resultados indicam que *M. forestii* apresenta maior especialização individual, ou seja, a dieta foi mais variável, em bancos com baixa biomassa. O aumento no IS com o aumento da biomassa sugere uma tendência de redução na especialização (Figura 2).

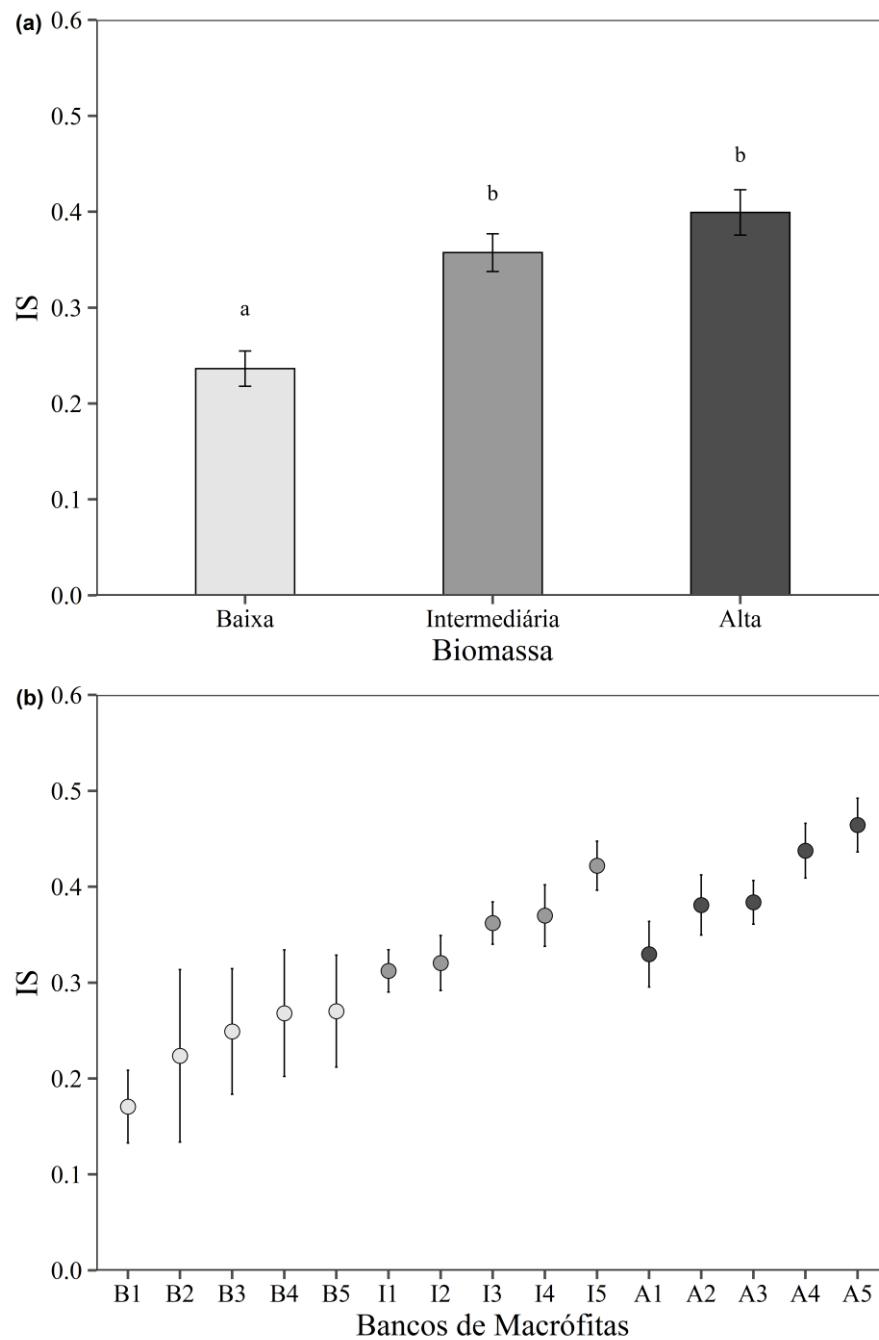


Figura 2. Valores médios (\pm erro padrão) do Índice de Especialização Individual (IS) de *Moenkhausia forestii* em bancos de macrófitas aquáticas com biomassa baixa, intermediária e alta **(a)** e para cada um dos pontos amostrados **(b)**. Em **(a)** letras diferentes mostram diferenças estatísticas significativas e, em **(b)** as diferentes biomassas estão representadas por diferentes cores (\circ = baixa, \bullet = intermediária e \bullet = alta).

A mesma tendência foi observada para o aninhamento da dieta (NODF, Figura 3a, apêndice A), que resultou em valores baixos para bancos de baixa biomassa (32,22), o que reflete dietas compartimentalizadas e indica mais uma vez que os indivíduos capturados nestes pontos são mais especializados do que aqueles encontrados em bancos de biomassa intermediária e alta. Houve diferenças estatísticas significativas entre os níveis de biomassa (ANOVA, $F_{2,12} = 4,27$; $p < 0,05$), sendo evidenciadas diferenças entre os níveis de biomassa baixa e alta ($p = 0,03$).

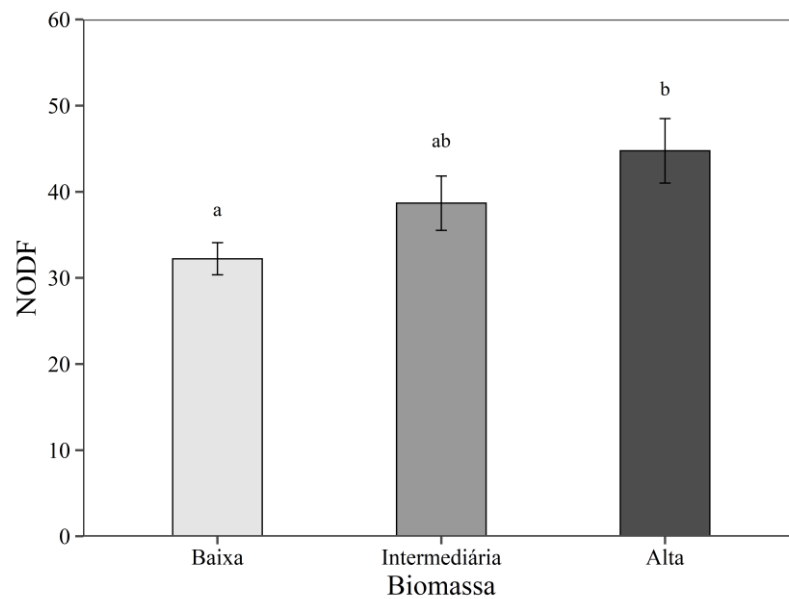


Figura 3. Valores médios (\pm erro padrão) do aninhamento (NODF) nos bancos de macrófitas aquáticas com biomassas baixas, intermediárias e altas no rio Baía. Letras diferentes indicam diferenças estatísticas significativas.

O gráfico de uso dos recursos (Figura 4) nos permite observar que nos bancos de baixa biomassa existe uma maior substituição dos recursos consumidos de indivíduo para indivíduo. Em contrapartida, nos bancos de biomassa intermediária e alta, muitos recursos se repetem de indivíduo para indivíduo, resultando em baixa substituição. Como consequência, os pontos de biomassas intermediárias e altas apresentaram maiores valores de NODF (Figura 3a; Figura 4).

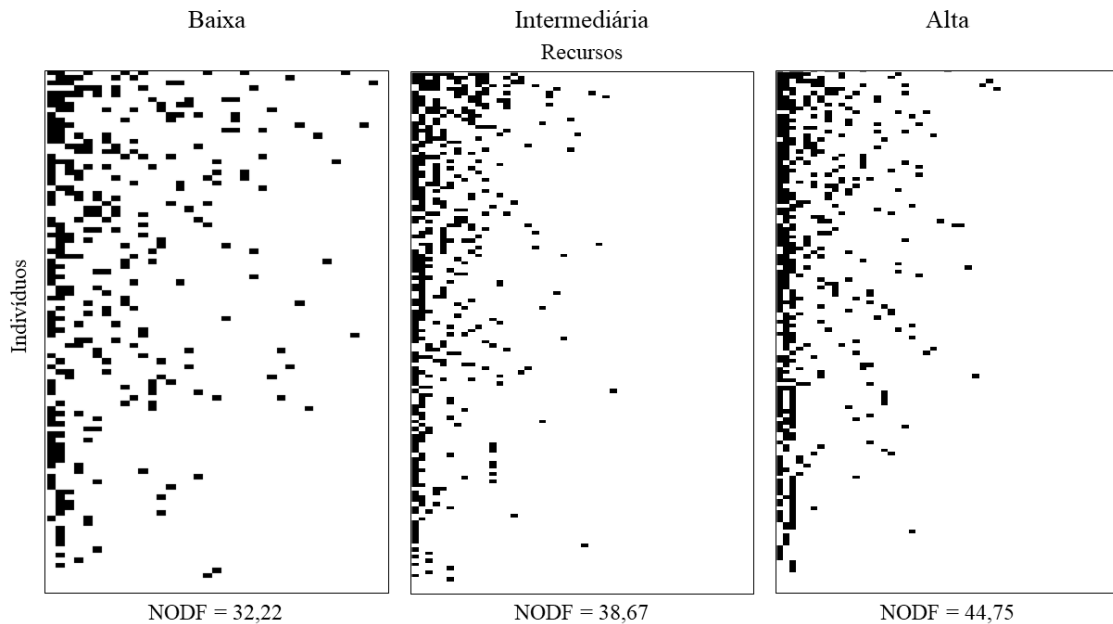


Figura 4. Matriz de presença/ausência descrevendo o uso dos recursos pelos indivíduos de *Moenkhausia forestii* capturados em bancos de macrófitas aquáticas com biomassas baixa, intermediária e alta no rio Baía. Os quadrados pretos indicam que um dado indivíduo consumiu um dado recurso.

3.2.2 Morfologia

Com base na análise de ordenação realizada com os índices ecomorfológicos, é possível observar que os indivíduos capturados em bancos de biomassa intermediária estão mais dispersos do que nos demais níveis de biomassa (Figura 5a e b). O primeiro eixo da PCA explicou 15,5% da variação dos dados, enquanto que o segundo eixo explicou 13,9% (Figura 5). Os índices que mais contribuíram para essa ordenação dos indivíduos no primeiro eixo foram o índice de depressão (DI, 24,05%), altura relativa do pedúnculo caudal (RHPd, 23,14%), altura relativa da boca (RHM, 201,12%) (Figura 5b, apêndice B). Os índices que mais contribuíram para a ordenação no segundo eixo foram o índice de compressão (CI, 12,04%), a área relativa da nadadeira anal (RAA, 11,99%) e o comprimento relativo da cabeça (RLHd, 11,52%) (Figura 5b, apêndice B).

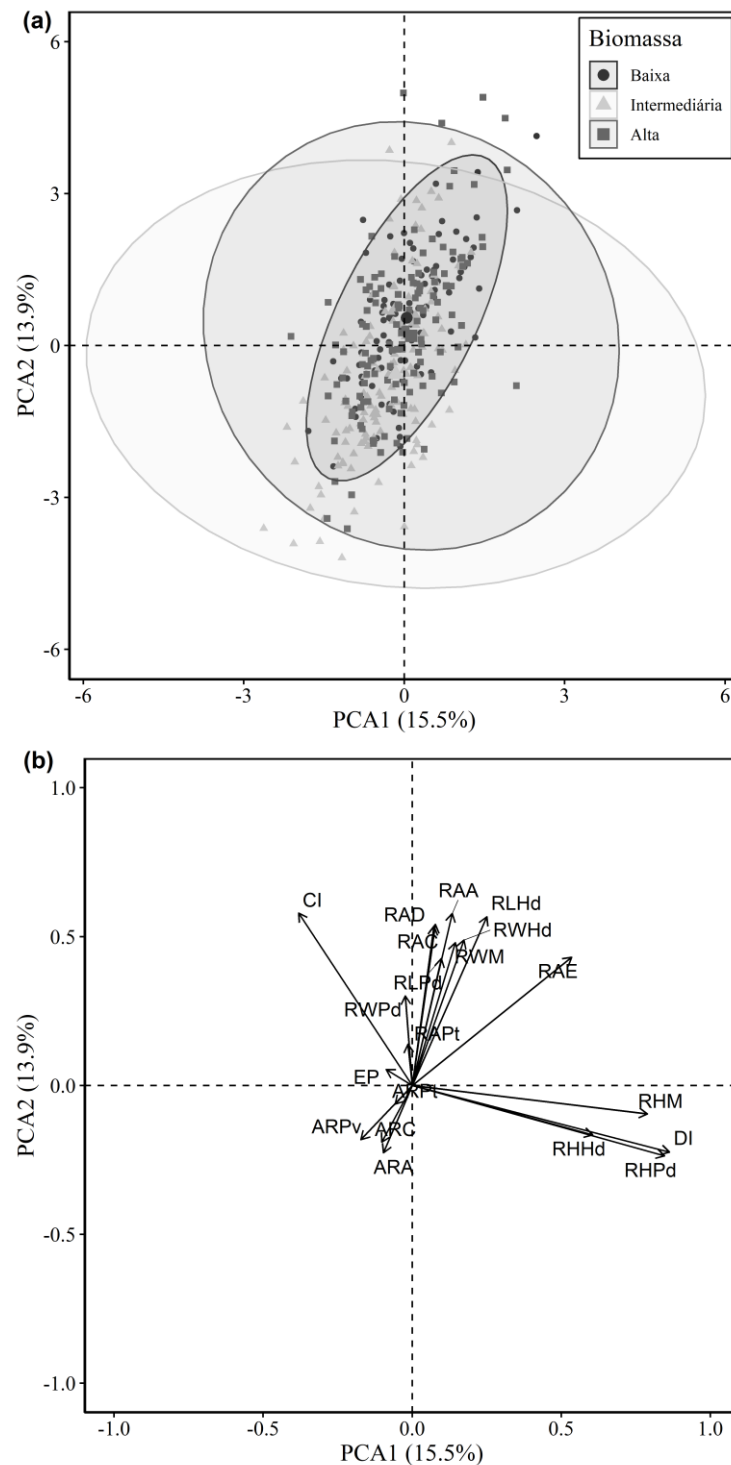


Figura. 5. Ordenação (a) dos indivíduos; (b) das variáveis baseadas nos scores da Análise de Componentes Principais (PCA) dos índices ecomorfológicos para as biomassas baixa, intermediária e alta no rio Baía, na planície de inundação do alto rio Paraná. CI= Índice de Compressão; DI = Índice de Depressão; RLPd = Comprimento relativo do pedúnculo caudal; RHPd = Altura relativa do pedúnculo caudal; RWPd = Largura relativa do pedúnculo caudal; RAD = Área relativa da nadadeira dorsal; RAC = Área relativa da nadadeira caudal; ARC = Razão aspecto da nadadeira caudal; RAA = Área relativa da

nadadeira anal; ARA = Aspecto razão da nadadeira anal; RAPt = Área relativa da nadadeira peitoral; ARPt = Razão aspecto da nadadeira peitoral; ARPv = Razão aspecto da nadadeira pélvica; RLHd = Comprimento relativo da cabeça; RHHd = Altura relativa da cabeça; RWHD = Largura relativa da cabeça; RHM = Altura relativa da boca; RWM = Largura relativa da boca; EP = Posição do olho; RAE = Área relativa do olho.

A PERMDISP evidenciou diferenças significativas na distância do centróide entre os bancos de biomassa intermediária e baixa ($p = 0,04$) e intermediária e alta ($p = 0,01$) (Figura 6). Os bancos de baixa e alta biomassa apresentaram os menores valores médios de distância do centróide (Figura 6), o que evidencia uma maior semelhança morfológica entre os indivíduos, e conseqüentemente, menor especialização individual morfológica (Figura 5a; Figura 6). Estes resultados corroboram a predição de maior especialização morfológica nas biomassas intermediárias.

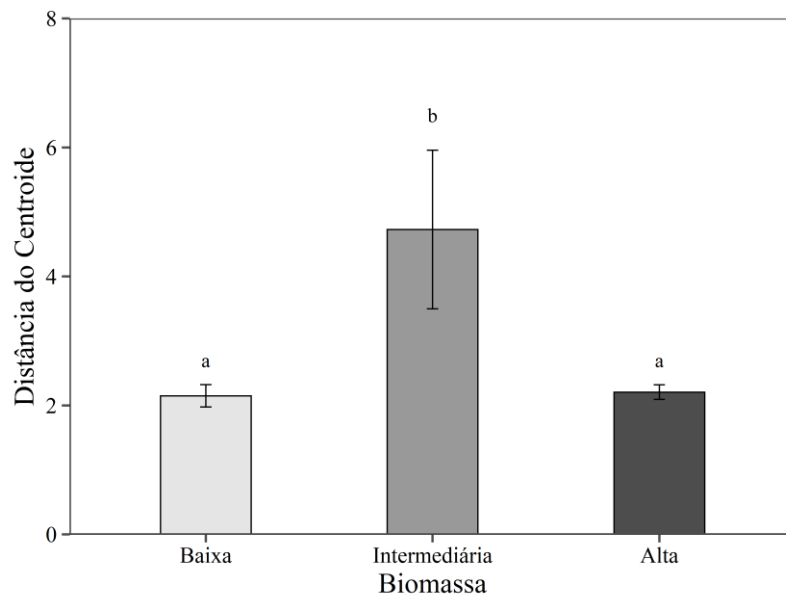


Figura 6. Média e erro padrão para a Distância do Centróide para as biomassas baixa, intermediária e alta no rio Baía. Letras diferentes simbolizam diferenças estatísticas significativas.

O teste de Mantel mostrou uma correlação baixa e não significativa entre a dieta e a morfologia ($r = -0,007$, $p = 0,49$), e dessa forma, a dieta dos indivíduos não explica a morfologia.

4 DISCUSSÃO

A dieta das populações de *M. forestii* foi composta predominantemente por insetos e vegetal aquáticos. Este resultado se assemelha aos obtidos por Quirino et al. (2015, 2017), que analisaram a dieta de *M. forestii* durante a estação seca. O grande número de itens (43) encontrados na dieta sugere que *M. forestii* apresenta um amplo nicho trófico, indicando que as populações podem ser compostas de indivíduos que se especializam em diferentes dietas (Cachera et al., 2017). *Moenkhausia forestii* apresentou um elevado consumo de pupa de Diptera em todos os níveis de biomassa de macrófitas em comparação com os demais insetos aquáticos, o que está relacionado ao fato de que as pupas são um estágio mais vulnerável. A vulnerabilidade das pupas está associada a migração delas para a superfície antes de emergirem como adultos (Backenbury, 2000). Ainda, os estágios alados (adultos) apresentam baixa dispersão, fazendo de local de desova os *habitat* aquáticos próximos (Petsch et al., 2017), e por essa razão as pupas se tornam também um recurso altamente abundante. Outro item alimentar muito consumido pela espécie foi vegetal aquático, recurso que também apresenta alta disponibilidade no ambiente. Esses dois itens podem ser responsáveis pela falta de variação individual nos níveis mais elevados de biomassa pois estão presentes em grandes quantidades, e com isso, acabam homogeneizando a variação individual e o agrupamento dos indivíduos.

4.1 Especialização da dieta

A especialização individual na dieta de *M. forestii*, ao contrário das nossas expectativas, foi maior para os bancos de macrófitas com biomassa baixa, onde os menores valores médios de IS foram registrados. Os bancos de biomassa baixa diferiram estatisticamente dos bancos de biomassa intermediária e alta, mas estes não diferiram entre si. Isto indica que as populações de *M. forestii* nesses bancos são mais especializadas individualmente do que nos demais níveis de biomassa. Nesses bancos também foram encontrados os menores valores médios de NODF, o que indica dietas mais compartimentalizadas em relação aos demais níveis, ou seja, os indivíduos nesses bancos formam grupos que usam subconjuntos específicos do nicho da população (Araújo et al., 2010, Cunha et al., 2018). Os baixos valores de aninhamento encontrados para os bancos de biomassa baixa indicam também maior substituição de recursos de indivíduo para indivíduo,

mesmo com a ingestão de itens comuns (vegetal e pupa de Diptera). Estes resultados podem estar associados à menor abundância de recursos que provavelmente ocorre nos bancos com menor biomassa de plantas (Kovalenko, Thomaz & Warfe, 2012). Quando os recursos são abundantes, o que se espera nos bancos com maior biomassa de macrófitas, os indivíduos provavelmente dividem o conjunto disponível de itens alimentares com base nas suas preferências e assim, pode ocorrer um alto grau de aninhamento na dieta (Mateus, Ortega, Mendes & Penha, 2016).

As métricas utilizadas para avaliar a especialização individual na dieta (IS e NODF) evidenciaram uma tendência linear de diminuição da especialização com o aumento da biomassa dos bancos de macrófitas, ou seja, no *habitat* considerado mais complexo. Isso contradiz os resultados obtidos por Marklund et al. (2018) para *Perca fluviatilis* em um experimento manipulando a capacidade de acessar *habitat*. Os autores mostraram que os indivíduos de *P. fluviatilis* aumentaram a especialização da dieta quando a acessibilidade do *habitat* foi reduzida. A diminuição da especialização individual conforme o incremento da biomassa das macrófitas, observada em neste estudo, pode ser explicada pelo fato de que com o aumento da complexidade fornecida pela biomassa das plantas, aumenta-se também a riqueza e abundância de recursos (Kovalenko, Thomaz & Warfe, 2012). Assim, os indivíduos podem se tornar menos seletivos com a maior disponibilidade de recursos alimentares e a sobreposição intraespecífica pode ser maior (Dias et al., 2017).

A variação sazonal dos recursos, isto é, sua disponibilidade, e a variabilidade do uso de nichos pelos consumidores sustentam a ideia de que a especialização individual pode aumentar com maior diversidade de recursos (Araújo et al., 2011; Marklund et al., 2018). A competição intraespecífica é também considerada um dos principais impulsionadores das diferenças entre nichos interindividuais e variações na dieta (Araújo et al., 2011; Marklund et al., 2018; Mendes, Fernandes, Penha & Mateus, 2019). Uma maior diversidade e abundância de recursos, isto é, maior oportunidade ecológica (Araújo et al., 2011), era esperada em níveis intermediários de biomassa onde também, esperava-se encontrar a maior especialização individual de *M. forestii*. Entretanto, a maior especialização individual na dieta de *M. forestii* encontrada em bancos com baixa biomassa de macrófitas, parece estar mais relacionada ao aumento da competição intraespecífica intensificada pela menor disponibilidade de recursos que provavelmente é encontrada em *habitat* menos complexos (Araújo et al., 2010; Cobain et

al., 2019; Kovalenko et al., 2012). Durante a estação seca, a competição intraespecífica tende a se intensificar, uma vez que a disponibilidade de recursos é menor devido à contração dos ecossistemas (Correa e Winemiller, 2014; Costa-Pereira et al., 2017; Fitzgerald et al., 2016; Gomes et al., 2012).

A Teoria de Forrageamento Ótimo (OFT) sugere que os indivíduos sempre se alimentam dos recursos mais valiosos quando estes são mais abundantes, ignorando os recursos de menor valor quando o tempo de procura e manipulação pode ser melhor gasto na busca de recursos melhores (Araújo et al., 2011, Mendes et al., 2019). Mesmo que os recursos disponíveis não sejam tão valiosos energeticamente ou preferidos pela espécie, o aumento da competição intraespecífica pode esgotar os recursos habituais de uma população (Bolnick et al., 2010). Isto leva a uma situação em que novos recursos, normalmente de baixo valor energético e mais disponíveis, passam a ter maior importância energética e são então utilizados pelos indivíduos (Araújo et al., 2011; Bolnick et al., 2010; Ratcliffe, Adlard, Stowasser & McGill, 2018). A exemplo dos resultados deste estudo, Vejříková et al. (2017), em um estudo com macrófitas e peixes, encontraram maior variação individual na dieta de peixes em ambientes menos estruturados. Estes autores sugeriram que esses resultados estão associados com a menor abundância de recursos alimentares que leva à competição, tanto intraespecífica, quanto interespecífica. A presença de espécies congêneres (*Moenkhausia bonita* e *Moenkhausia sanctaefilomenae*), que apresentam dieta similar a *M. forestii* (Quirino et al., 2019; Tofóli et al., 2010), nos bancos de baixa biomassa (dados não publicados) pode ter contribuído também para o aumento da especialização.

4.2 Especialização da morfologia

Os maiores valores para a distância média do centroide foram encontrados nos bancos de biomassa intermediária e diferiram significativamente dos bancos de biomassa baixa e alta. Isso significa que os indivíduos nesses bancos são mais especializados morfologicamente do que nos demais bancos, corroborando a segunda predição proposta neste trabalho. Em geral, os indivíduos se adaptam morfologicamente para se adequar às suas preferências de *habitat* e recursos (Marklund et al., 2018). Um indivíduo escolherá consumir um recurso para maximizar seus benefícios de condicionamento físico (Cachera et al., 2017) e diminuir seu gasto energético. Dessa forma, espera-se que sua dieta dependa não apenas de características

dos recursos, mas também de suas próprias características (Cachera et al., 2017), como por exemplo a morfologia. Alguns estudos demonstraram que a variação na dieta geralmente está relacionada à variação na morfologia (Araújo et al., 2008; Svanbäck e Bolnick, 2007). Contudo, dada a contradição com os resultados obtidos na dieta e o resultado do teste de Mantel (rejeitando a terceira predição), é possível que a especialização individual na morfologia de *M. forestii* esteja associada à maior disponibilidade de recursos e maior acessibilidade, que provavelmente deve ocorrer nos bancos de biomassa intermediária.

Os índices que mais contribuíram para a ordenação dos indivíduos (DI, RHPd, RHM, CI, RAA e RLHd) Estão relacionados com a velocidade do fluxo de água, a complexidade ambiental, capacidade de manobra e tipo de presa ingerida (Oliveira et al., 2010; Prado et al., 2016). *Moenkhausia forestii* foi caracterizada por apresentar o corpo comprimido (Prado et al., 2016), e apresentou também baixa depressão do corpo neste estudo. Essas características são esperadas em peixes que ocupam ambientes lênticos e facilitam a ocupação e o estabelecimento em ambientes estruturados, como bancos de macrófitas (Esguícero & Arcifa, 2010; Oliveira et al., 2010; Prado et al., 2016). As características relacionadas à manobrabilidade e natação (RHPd e RAA) que ordenaram os indivíduos, mostram que alguns deles apresentam uma capacidade maior de explorar *habitat* estruturalmente mais complexos do que outros (Oliveira et al., 2010; Prado, Goulart, & Pagotto, 2016). Ainda, os índices RHM e RLHd estão relacionados com o recurso ingerido, pois refletem peixes com a capacidade de consumir itens maiores (Prado, Goulart, & Pagotto, 2016).

Todas essas características podem habilitar esses indivíduos, principalmente os que colonizaram bancos com biomassas intermediárias que são mais especializados morfologicamente, a explorarem os recursos alimentares e *microhabitat* para os quais sua morfologia e fisiologia conferem uma vantagem competitiva (Willis, Winemiller & Lopez-Fernandes, 2005). A especialização morfológica de *M. forestii* parece estar relacionada com a maior oportunidade ecológica, isto é, maior disponibilidade de recursos (Bolnick & Ballare, 2020). Ainda, sendo a disponibilidade e abundância de recursos nesses bancos maior do que em bancos de baixa biomassa, o efeito da competição intra e interespecífica é reduzido, e por essa razão a especialização individual na dieta é reduzida. Logo, a plasticidade fenotípica para explorar uma maior quantidade de recursos existe, mas os indivíduos dos bancos de biomassa intermediária parecem investir no consumo dos recursos mais rentáveis energeticamente do que em uma ampla variedade de presas, seguindo a teoria de forrageamento ótimo. Espécies

que apresentam maior diversidade morfológica podem ter um nicho trófico mais amplo em ambientes com menor disponibilidade de recursos alimentares, e um nicho trófico mais restrito em ambientes com abundantes recursos devido às preferências de forrageamento (Prado, Goulart, & Pagotto, 2016).

Outras questões podem estar envolvidas na especialização morfológica, entre elas a acessibilidade do *habitat*. Em níveis muito elevados de biomassa, as plantas aquáticas se tornam inadequadas devido às restrições químicas e físicas, que dificultam a visão e o movimento dos peixes, de forma que passam inclusive a diminuir a eficiência de forrageamento dos indivíduos e a especialização individual (Harrel e Dibble, 2001; Marklund et al., 2018; Warfe e Barmuta, 2006). *Moenkhausia forestii* apresentou maior especialização da dieta em bancos de biomassa baixa e especialização semelhante nos bancos de biomassas intermediárias e altas, enquanto que para morfologia não seguem essa mesma tendência. Binning & Chapman (2010) abordam que as causas de divergência entre morfologia e dieta, para populações de uma mesma espécie, podem ser a sazonalidade dos recursos e a plasticidade fenotípica. Em bancos de biomassa baixa, em que naturalmente espera-se menor disponibilidade de recursos, a especialização morfológica foi mais baixa. Da mesma forma, nos bancos de biomassa alta, ainda que apresentem alta disponibilidade, passam a apresentar obstáculos para os peixes, reduzindo o acesso aos recursos.

Em resumo, os resultados mostraram que a complexidade do *habitat* fornecida pelas macrófitas pode favorecer a especialização individual de *M. forestii*. Esta espécie apresentou maior especialização individual na dieta em bancos de biomassa baixa e maior especialização morfológica em bancos de biomassa intermediária. Mesmo contrastantes, estes resultados estão intimamente relacionados com a intensidade da competição, principalmente a intraespecífica, e com a disponibilidade e abundância de recursos nos bancos. Dessa forma, fica evidente a importância da complexidade de *habitat* nas interações ecológicas e na estabilidade das populações.

REFERÊNCIAS

- Agostinho, A., Thomaz, S., Gomes, L., & Baltar, S. (2007). Influence of the macrophyte *Eichhornia azurea* on fish assemblage of the Upper Paraná River floodplain (Brazil). *Aquatic Ecology*, 41, 611-619. <https://doi.org/10.1007/s10452-007-9122-2>

- Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães, P., Loyola, R., & Ulrich, W. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117, 1227-1239. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16644.x>
- Anderson, M. (2006). Distance-Based Tests for Homogeneity of Multivariate Dispersions. *Biometrics*, 62, 245-253. <https://doi.org/10.1111/j.1541-0420.2005.00440.x>
- Araújo, M. S., Guimarães, P. R., Svanbäck, R., Pinheiro, A., Guimarães, P., Reis, S. F., & Bolnick, D. I. (2008). Network analysis reveals contrasting effects of intraspecific competition on individual vs. population diets. *Ecology*, 89, 1981–1993. <https://doi.org/10.1890/07-0630.1>
- Araújo, M. S., Martins, E. G., Cruz, L. D., Fernandes, F. R., Linhares, A. X., Reis, S. F., & Guimarães, P. R. (2010). Nested diets: a novel pattern of individual-level resource use. *Oikos*, 119, 81-88. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17624.x>
- Araújo, M., Bolnick, D., & Layman, C. (2011). The ecological causes of individual specialization. *Ecology Letters*, 14, 948-958. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01662.x>
- Backenbury, J. (2000). Locomotory modes in the larva and pupa of *Chironomus plumosus* (Diptera, Chironomidae). *Journal of Insect Physiology*, 46, 1517–1527.
- Benine, R. C., Mariguela, T. C., & Oliveira, C. (2009). New species of *Moenkhausia* Eigenmann, 1903 (Characiformes: Characidae) with comments on the *Moenkhausia oligolepis* species complex. *Neotropical Ichthyology*, 7, 161–168. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252009000200005>
- Binning, S. A., & Chapman, L. J. (2010). Is intraspecific variation in diet and morphology related to environmental gradients? Exploring Liem's paradox in a cichlid fish. *Integrative Zoology*, 5, 241–255.
- Bolnick, D. I. (2001). Intraspecific competition favours niche width expansion in *Drosophila melanogaster*. *Nature*, 410, 463-466.
- Bolnick, D. I., & Ballare, K. M. (2020). Resource diversity promotes among-individual diet variation, but not genomic diversity, in lake stickleback. *Ecology Letters*.

- Bolnick, D., Ingram, T., Stutz, W., Snowberg, L. K., Lau, O. L., & Paull, J. S. (2010). Ecological release from interspecific competition leads to decoupled changes in population and individual niche width. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Science*, 277, 1789-1797. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0018>
- Bolnick, D., Svanback, R., Fordyce, J., Yang, L., Davis, J., Hulsey, C., & Forister, M. (2003). The Ecology of Individuals: Incidence and Implications of Individual Specialization. *The American Naturalist*, 161, p.1-28. <https://doi.org/10.1086/343878>
- Bolnick, D., Yang, L., Fordyce, J., Davis, J., & Svanback, R. (2002). Measuring individual-level resource specialization. *Ecology*, 83, 2936-2941. <https://doi.org/10.1890/0012-9658>
- Cachera, M., Ernande, B., Villanueva, M. C., & Lefebvre, S. (2017). Individual diet variation in a marine fish assemblage: Optimal Foraging Theory, Niche Variation Hypothesis and functional identity. *Journal of Sea Research*, 120, 60–71.
- Carniatto, N., Thomaz, S.M., Cunha, E.R., Fugi, R., & Ota, R.R. (2013). Effects of an invasive alien Poaceae on aquatic macrophytes and fish communities in a Neotropical reservoir. *Biotropica*, 45, 747–754.
- Carvalho, P., Thomaz, S. M., Kobayashi, J. T., & Bini, L. M. (2013). Species richness increases the resilience of wetland plant communities in a tropical floodplain. *Austral Ecology*, 38: 592–598.
- Cobain, M. R. D., Steward, W., Trueman, C. N., & Jensen, A. (2019). Individual trophic specialization in juvenile European seabass: implications for the management of a commercially important species. *ICES Journal of Marine Science*, 76, 1784–1793.
- Correa, S., & Winemiller, K. (2014). Niche partitioning among frugivorous fishes in response to fluctuating resources in the Amazonian floodplain forest. *Ecology*, 95(1), pp.210-224.
- Costa-Pereira, R., Tavares, L., Camargo, P., & Araújo, M. (2017). Seasonal population and individual niche dynamics in a tetra fish in the Pantanal wetlands. *Biotropica*, 49(4), pp.531-538.
- Cunha, A., Wolff, L., & Hahn, N. (2018). Seasonal changes at population and individual levels in the diet of juvenile catfish in a Neotropical floodplain. *Journal of Freshwater Ecology*, 33, 273-284. <https://doi.org/10.1080/02705060.2018.1442371>

- Cunha, E. R., Thomaz, S. M., Evangelista H. B. A., Carniato, J., Souza, C. F., & Fugi, R. (2011). Small-sized fish assemblages do not differ between a native and a recently established nonindigenous macrophyte in a Neotropical ecosystem. *Natureza & Conservação*, 9, 61–66. <https://doi: 10.4322/natcon.2011.007>
- Dibble, E. D., & Pelicice, F. M. (2010) Influence of aquatic plant-specific *habitat* on an assemblage of small Neotropical floodplain fishes. *Ecology of Freshwater Fish*, 9, 381–389. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2010.00420.x>
- Dibble, E., Killgore, K., & Harrel, S. (1996). Assesment of Fish-Plant Interactions. *American Fishes Society Symposium*, 16, 357-372.
- Esguícero, A. L. H., & Arcifa, M. S. (2010). Which is the best environment for the development of the early life stages of fish during the dry season? *Acta Limnologica Brasiliensia*, 22, 267–275.
- Fitzgerald, D., Winemiller, K., Sabaj Pérez, M., & Sousa, L. (2016). Seasonal changes in the assembly mechanisms structuring tropical fish communities. *Ecology*, 98(1), pp.21-31.
- Gomes, L., Bulla, C., Agostinho, A., Vasconcelos, L., & Miranda, L. (2012). Fish assemblage dynamics in a Neotropical floodplain relative to aquatic macrophytes and the homogenizing effect of a flood pulse. *Hydrobiologia*, 685(1), pp.97-107.
- Harrel, S.L., & Dibble, E. D. (2001). Foraging efficiency of juvenile bluegill, *Lepomis macrochirus*, among different vegetated *habitats*. *Environmental biology of fishes*, 62, 441–453.
- Hyslop, E. J. (1980). Stomach contents analysis review of methods and their applications. *Journal of Fish Biology*, 17, 411–429. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1980.tb02775.x>
- Jordano, P., Bascompte, J., & Olesen, J. (2003). Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters*, 6, 69-81. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00403.x>
- Keddy, P.A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3, 157–164. <https://doi.org/10.2307/3235676>
- Kovalenko, K. E., Thomaz, S. M., & Warfe, D. M. (2012). *Habitat* complexity: Approaches and future directions. *Hydrobiologia*, 685, 1–17.

- Kristjánsson, B. K., & Leblanc, C. A. (2018). Variation in the magnitude of morphological and dietary differences between individuals among populations of small benthic Arctic charr in relation to ecological factors. *Ecology and Evolution*, 8, 1573–1581.
- Latli, A., Michel, L. N., Lepoint, G., & Kestemont, P. (2019). River *habitat* homogenisation enhances trophic competition and promotes individual specialisation among young of the year fish. *Freshwater Biology*, 64, 520–531.
- Lopes, T. M., Cunha, E. R., Silva, J. C. B., Behrend, R. D. L., & Gomes, L. C. (2015). Dense macrophytes influence the horizontal distribution of fish in floodplain lakes. *Environmental Biology of Fishes*, 98, 1741–1755. <https://doi.org/10.1007/s10641-015-0394-4>.
- Marklund, M., Svanbäck, R., Zha, Y., Scharnweber, K., & Eklöv, P. (2018). The influence of *habitat* accessibility on the dietary and morphological specialisation of an aquatic predator. *Oikos*, 127, 160–169. <https://doi.org/10.1111/oik.04094>
- Mateus, L., Ortega, J., Mendes, A., & Penha, J. (2016). Nonlinear effect of density on trophic niche width and between-individual variation in diet in a neotropical cichlid. *Austral Ecology*, 41, 492–500.
- Mendes, A., Fernandes, I. M., Penha, J., & Mateus, L. (2019). Intra and not interspecific competition drives intra-population variation in resource use by a neotropical fish species. *Environmental Biology of Fishes*, 102, 1097–1105.
- Motta, P., Norton, S., & Luczkovich, J. (1995). Perspectives on the ecomorphology of bony fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 44, 11–20.
- Oliveira, E. F., Goulart, E., Breda, L., Minte-Vera, C. V., de Paiva, L. R. S., & Vismara, M. R. (2010). Ecomorphological patterns of the fish assemblage in a tropical floodplain: Effects of trophic, spatial and phylogenetic structures. *Neotropical Ichthyology*, 8, 569–586
- Padial, A. A., Thomaz, S. M., & Agostinho, A. A. (2009). Effects of structural heterogeneity provided by the floating macrophyte *Eichhornia azurea* on the predation efficiency and *habitat* use of the small Neotropical fish *Moenkhausia sanctaefilomenae*. *Hydrobiologia*, 624, 161–170. <https://doi.org/10.1007/s10750-008-9690-8>

- Pellicice, F. M., Thomaz, S. M., & Agostinho, A. A. (2008). Simple relationships to predict attributes of fish assemblages in patches of submerged macrophytes. *Neotropical Ichthyology*, 6, 543-550. <http://dx.doi.org/10.1590/S1679-62252008000400001>.
- Prado, A. V. R., Goulart, E., & Pagotto, J. P. A. (2016). Ecomorphology and use of food resources: Inter- and intraspecific relationships of fish fauna associated with macrophyte stands. *Neotropical Ichthyology*, 14, e150140. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20150140>.
- Priyadarshana T., Asaeda, T., & Manatunge, J. (2001). Foraging behaviour of planktivorous fish in artificial vegetation: the effects on swimming and feeding. *Hydrobiologia*, 442, 231-239.
- Quirino, B. A., Carniatto, N., Gaiotto, J. V., & Fugi, R. (2015). Seasonal variation in the use of food resources by small fishes inhabiting the littoral zone in a Neotropical floodplain lake. *Aquatic Ecology*, 49, 431–440.
- Quirino, B. A., Carniatto, N., Guglielmetti, R., & Fugi, R. (2017). Changes in diet and niche breadth of a small fish species in response to the floodplain pulse in a Neotropical floodplain lake. *Limnologia*, 62, 126–131. <http://dx.doi.org/10.1016/j.limno.2016.10.005>
- Quirino, B. A., Carniatto, N., Thomaz, S. M., & Fugi, R. (2019). Small fish diet in connected and isolated lakes in a Neotropical floodplain. *Ecology of Freshwater Fish*, 28, 97–109
- R Core Team. (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rodrigues L., & Bicudo, D.C. (2004) Periphytic algae. In: Agostinho AA, Rodrigues L, Gomes LC, Thomaz SM, Miranda LE (eds) Structure and functioning of the Parana´ River and its floodplain. Eduem, Maringa´, pp 125–144.
- Snowberg, L., Hendrix, K., & Bolnick, D. (2015). Covarying variances: more morphologically variable populations also exhibit more diet variation. *Oecologia*, 178, 89-101. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3200-7>
- Svanback, R., & Bolnick, D. (2007). Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274, 839-844. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.0198>

- Svanbäck, S., & Persson, L. (2004). Individual diet specialization, niche width and population dynamics: implications for trophic polymorphisms. *Journal of Animal Ecology*, 73, 973–982.
- Taniguchi, H., Shigeru, N., & Tokeshi, M. (2003). Influences of *habitat* complexity on the diversity and abundance of epiphytic invertebrates on plants. *Freshwater Biology*, 48, 718–728. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01047.x>
- Thomaz, S. M., & Cunha, E. R. (2010). The role of macrophytes in *habitat* structuring in aquatic ecosystems: methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages' composition and biodiversity. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 22, 218-236. <http://dx.doi.org/10.4322/actalb.02202011>
- Thomaz, S. M., Carvalho, P., Padial, A. A., & Kobayashi, J. T. (2009). Temporal and spatial patterns of aquatic macrophyte diversity in the Upper Paraná River floodplain. *Brazilian Journal of Biology*, 69, 617-625. <http://dx.doi.org/10.1590/S1519-69842009000300016>
- Thomaz, S. M., Dibble, E. D., Evangelista, L. R., Higuti, J., & Bini, L. M. (2008). Influence of aquatic macrophyte *habitat* complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. *Freshwater Biology*, 53, 358-367. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01898.x>
- Tófoli, R. M., Hahn, N. S., Alves, G. H. Z., & Novakowski, G. C. (2010). Uso do alimento por duas espécies simpátricas de Moenkhausia (Characiformes, Characidae) em um riacho da Região Centro-Oeste do Brasil. *Iheringia - Serie Zoologia*, 100, 201–206
- Tokeshi, M., & Arakaki, S. (2012). *Habitat* complexity in aquatic systems: fractals and beyond. *Hydrobiologia*, 685, 27–47. <http://doi.org/10.1007/s10750-011-0832-z>
- Tolonen, K. T., Holopainen, I. J., Hämäläinen, H., Rahkola-Sorsa, M., Ylöstalo, P., Mikkonen, K., & Karjalainen, J. (2005). Littoral species diversity and biomass: concordance among organismal groups and the effects of environmental variables. *Biodiversity and Conservation*, 14, 961–980. <http://doi.org/10.1007/s10531-004-8414-2>
- Vejříková, I., Eloranta, A. P., Vejřík, L., Šmejkal, M., Čech, M., Sajdlová, Z., Frouzová, J., Kiljunen, M., & Peterka, J. (2017). Macrophytes shape trophic niche variation among generalist fishes. *PLoS ONE*, 12: 1–13.

- Warfe, D. M., & Barmuta, L. A. (2006). *Habitat* structural complexity mediates food web dynamics in a freshwater macrophyte community. *Oecologia*, 150, 141–154. <http://doi.org/10.1007/s00442-006-0505-1>
- Willis, S. C., Winemiller, K. O., & Lopez-Fernandez, H. (2005). *Habitat* structural complexity and morphological diversity of fish assemblages in a Neotropical floodplain river. *Oecologia*, 142, 284–295.

APÊNDICE A - Valores de aninhamento (NODF) e Índice de especialização (IS).

Ponto	Biomassa	NODF	IS
29	Baixa	33,26	0,418256
16	Baixa	32,74	0,335009
28	Baixa	33,95	0,269116
17	Baixa	36,08	0,468094
01	Baixa	25,08	0,221816
21	Intermediária	34,75	0,376137
04	Intermediária	34,43	0,400993
07	Intermediária	47,73	0,480101
03	Intermediária	44,72	0,32225
27	Intermediária	31,74	0,48862
12	Alta	35,41	0,52232
09	Alta	40,12	0,407979
19	Alta	41,33	0,575865
13	Alta	51,41	0,47634

APÊNDICE B – Porcentagem de contribuição dos índices ecomorfológicos para cada eixo da PCA.

Índice	PCA 1	PCA 2
EP	0,25	0,10
ARPt	0,11	0,14
RHM	20,12	0,33
RAPt	0,01	0,69
RHHd	11,84	0,98
ARPv	0,96	1,19
ARC	0,34	1,30
DI	24,06	1,79
ARA	0,30	1,84
RHPd	23,15	2,00
RWPd	0,02	3,25
RLPd	0,31	6,53
RAE	9,24	6,66
RWM	0,68	8,27
RWHd	0,98	8,59
RAC	0,17	10,26
RAD	0,19	10,53
RLHd	2,02	11,52
RAA	0,58	11,99
CI	4,69	12,05

ANEXO A - Índices ecomorfológicos retirados de Prado et al., 2016,

Índice	Fórmula	Medidas
Índice de Compressão (CI)	$CI = \frac{MBH}{MBW}$	MBH = Altura máxima do corpo MBW = Largura máxima do corpo
Índice de Depressão (DI)	$DI = \frac{BMH}{MBH}$	BMH = Altura da linha média do corpo MBH = Altura máxima do corpo
Comprimento Relativo do Pedúnculo Caudal (RLPd)	$RLPd = \frac{CPdL}{SL}$	CPdL= Comprimento do pedúnculo caudal SL = Comprimento padrão
Altura Relativa do Pedúnculo Caudal (RHPd)	$RHPd = \frac{CPdH}{MBH}$	CPdH = Altura do pedúnculo caudal MBH = Altura máxima do corpo
Largura Relativa do Pedúnculo Caudal (RWPd)	$RWPd = \frac{CPdW}{MBW}$	CPdW = Largura do pedúnculo caudal MBW = Largura máxima do corpo
Área Relativa da Nadadeira Dorsal (RAD)	$RAD = \frac{DA}{(SL)^2}$	DA = Área da nadadeira dorsal SL = Comprimento padrão
Área Relativa da Nadadeira Caudal (RAC)	$RAC = \frac{CA}{(SL)^2}$	CA = Área da nadadeira caudal SL = Comprimento padrão
Razão-aspecto da Nadadeira Caudal (ARC)	$ARC = \frac{(CH)^2}{CA}$	CH = Altura da nadadeira caudal CA = Área da nadadeira caudal
Área Relativa da Nadadeira Anal (RAA)	$RAA = \frac{AA}{(SL)^2}$	AA = Área da nadadeira anal SL = Comprimento padrão
Razão-aspecto da Nadadeira Anal (ARA)	$ARA = \frac{(AL)^2}{AA}$	AL = Comprimento da nadadeira anal AA = Área da nadadeira anal
Área Relativa da Nadadeira Peitoral	$RAPt = \frac{PtA}{(SL)^2}$	PtA = Área da nadadeira peitoral

(RAPt)		SL = Comprimento padrão
Razão-aspecto da Nadadeira Peitoral (ARPt)	$ARPt = \frac{(PtL)^2}{PtA}$	PtL = Comprimento da nadadeira peitoral PtA = Área da nadadeira peitoral
Razão-aspecto da Nadadeira Pélvica (ARPv)	$ARPv = \frac{(PvL)^2}{PvA}$	PvL = Comprimento da nadadeira pélvica PvA = Área da nadadeira pélvica
Comprimento Relativo da Cabeça (RLHd)	$RLHd = \frac{HdL}{SL}$	HdL = Comprimento da cabeça SL = Comprimento padrão
Altura Relativa da Cabeça (RHHd)	$RHHd = \frac{HdH}{MBH}$	HdH = Altura da cabeça MBH = Altura máxima do corpo
Largura Relativa da Cabeça (RWHd)	$RWHd = \frac{HdW}{MBW}$	HdW = Largura da cabeça MBW = Largura máxima do corpo
Altura Relativa da Boca (RHM)	$RHM = \frac{MH}{MBH}$	MH = Altura da boca MBH = Altura máxima do corpo
Largura Relativa da Boca (RWM)	$RWM = \frac{MW}{MBW}$	MW = Largura da boca MBW = Largura máxima do corpo
Posição do Olho (EP)	$EP = \frac{EH}{HdH}$	EH = Altura do olho HdH = Altura da cabeça
Área Relativa do Olho (RAE)	$RAE = \frac{EA}{SL}$	EA = Área do olho SL = Comprimento padrão

Fonte: Prado *et al.*, 2016.