



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

LEONARDO HENRIQUE COIMBRA VIEIRA

POLIMORFISMO EXPLICADO POR ESPECIALIZAÇÃO DA DIETA DE *Astyanax bimaculatus* (ACTINOPTERYGII: CHARACIDAE) EM HÁBITATS DE RIACHOS

FORTALEZA

2017

LEONARDO HENRIQUE COIMBRA VIEIRA

POLIMORFISMO EXPLICADO POR ESPECIALIZAÇÃO DA DIETA DE *Astyanax bimaculatus* (ACTINOPTERYGII: CHARACIDAE) EM HÁBITATS DE RIACHOS

Monografia apresentada ao Curso de Ciências Biológicas do Departamento de Biologia da Universidade Federal do Ceará como requisito parcial para obtenção de Título de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Jorge Iván Sánchez Botero.

Co-orientador: Me. Carlos Alberto de Sousa Rodrigues Filho.

FORTALEZA

2017

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Biblioteca Universitária
Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

V716p Vieira, Leonardo Henrique Coimbra.
Polimorfismo explicado por especialização da dieta de *Astyanax bimaculatus* (Actinopterygii: Characidae) em habitats de riachos / Leonardo Henrique Coimbra Vieira. – 2017.
35 f. : il. color.

Trabalho de Conclusão de Curso (graduação) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Curso de Ciências Biológicas, Fortaleza, 2017.

Orientação: Prof. Dr. Jorge Iván Sánchez Botero.

Coorientação: Prof. Me. Carlos Alberto de Sousa Rodrigues Filho.

1. Dieta. 2. Ecomorfologia. 3. Habitats. 4. Peixes de riacho. 5. Semiárido. I. Título.

CDD 570

LEONARDO HENRIQUE COIMBRA VIEIRA

POLIMORFISMO EXPLICADO POR ESPECIALIZAÇÃO DA DIETA DE *Astyanax bimaculatus* (ACTINOPTERYGII: CHARACIDAE) EM HÁBITATS DE RIACHOS

Monografia apresentada ao Curso de Ciências Biológicas do Departamento de Biologia da Universidade Federal do Ceará como requisito parcial para obtenção de Título de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Jorge Iván Sánchez Botero.

Aprovada em: 22/12/2017

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Jorge Iván Sánchez Botero (Orientador)
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof. Dr. Vicente Vieira Faria
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Dra. Maria Alice Leite Lima
Membro Associado ao Laboratório de Ecologia Aquática UFC

Ma. Castiele Holanda Bezerra
Universidade Federal do Ceará (UFC)

À minha querida família e a todos que
acreditaram em mim.

AGRADECIMENTOS

À minha querida e pequenina família, que suportou e compreendeu a necessidade anímica de mudança na vida laboral desse formando.

À minha querida companheira e colaboradora informal desta pesquisa, Jamile Moreira Meira.

Ao Prof. Dr. Jorge Iván Sánchez Botero, pelos anos de paciência, jogo de cintura e orientação.

Aos Mes. Carlos Alberto de Sousa Rodrigues Filho e Ronaldo César Gurgel Lourenço, pela dedicação à minha co-orientação, em especial pela acurácia de suas intermináveis correções.

Ao Prof. Dr. Vicente Faria, Dra. Maria Alice Leite Lima e Ma. Castiele Bezerra, pela participação em minha banca examinadora.

Ao CNPq, ICMBio e PPBio pelo fomento desse projeto.

Enfim, a todos que acreditaram e continuam acreditando em meu trabalho.

“O começo de todas as ciências é o espanto de as coisas serem o que são...” (Aristóteles)

RESUMO

A resposta dos organismos à heterogeneidade ambiental e sua relação com a coexistência de espécies semelhantes e/ou indivíduos da mesma espécie pode ser evidenciada por sua ecologia trófica e morfologia. Nesse estudo, visamos quantificar o polimorfismo de uma espécie ao longo do rio Jaguaribe (Ceará, Brasil) e, por meio de análises tróficas e funcionais, concluímos que o padrão de distribuição de traços funcionais de *Astyanax bimaculatus*, em habitats de riachos, foi direcionado principalmente por especialização de dieta. Nossos resultados apontam a dieta como principal preditor do padrão funcional – mesmo na presença de barramentos, considerados distúrbios de alta magnitude capazes de interferir na morfologia de peixes – portanto deve ser considerada em estudos de seleção de habitats para espécies de peixes, onde indivíduos que ocorrem em diferentes habitats podem ser considerados como entidades ecológicas únicas dentro de uma população. Assim, argumentamos que, para desenvolver um melhor entendimento acerca da magnitude da variação intraespecífica em relação à interespecífica e suas determinantes biológicas e ecológicas; e avaliar seu impacto no funcionamento do ecossistema, caracterizações de espécie baseadas em indivíduos oriundos de diversos tipos de habitats devem ser consideradas.

Palavras-chave: Dieta. Ecomorfologia. Habitats. Peixes de riacho. Semiárido.

ABSTRACT

The response of organisms to environmental heterogeneity and its relation to the coexistence of similar species and / or individuals of the same specie can be evidenced by their trophic ecology and morphology. In this study, we aimed to quantify the polymorphism of a specie in Jaguaribe river (Ceará, Brazil) and, we concluded through trophic and functional analyzes, that the distribution pattern of *Astyanax bimaculatus* functional traits, in streams habitats, was mainly directed by diet specialization. Our results point to diet as the main predictor of the functional pattern - even in the damming presence, which are considered high magnitude disturbances capable of interfering with fish morphology - and should therefore be considered in habitat selection studies for fish species; and that individuals from different habitats can be considered as unique ecological entities within a population. Thus, we argue that to develop a better understanding of the magnitude of intraspecific variation in relation to interspecific and its biological and ecological determinants; and assess their impact on ecosystem functioning, species characterizations based on individuals from different habitat types should be considered.

Key words: Diet. Ecomorphology. Habitats. Stream fish. Semiarid.

LISTA DE FIGURAS E TABELAS

Figura 1 – Divisão do Estado do Ceará em Bacia Hidrográficas e mapeamento hidrológico das sub-bacias estudadas	16
Figura 2 – Pontos de coleta de <i>A. bimaculatus</i> na bacia do rio Jaguaribe	17
Figura 3 – Representação gráfica de <i>A. bimaculatus</i> e das medições ecomorfológicas	18
Tabela 1 – Relação de traços funcionais obtidos a partir dos caracteres morfológicos	19
Figura 4 – Análise de função discriminante contrastando as características morfológicas dos indivíduos no tipo de hábitat (a) e selecionados por <i>forward selection</i> (b)	22
Figura 5 – Porcentagem média de itens alimentares consumidos por indivíduos de <i>A. bimaculatus</i> em habitats de macrófitas, poções e remansos	23
Tabela 2 — Resultados das regressões múltiplas entre as características morfológicas de <i>A. bimaculatus</i> e dieta: especialização ou hábito alimentar médio (PCoA); ou fragmentação por barramentos.....	24

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	14
2	OBJETIVOS	15
2.1	Objetivo Geral	15
2.2	Objetivos Específicos	15
3	MATERIAIS E MÉTODOS	16
3.1	Área de Estudo	16
3.2	Coleta de Dados	17
3.3	Medições Ecomorfológicas	18
3.4	Análises de Conteúdo Estomacal	20
3.5	Análises de Dados	20
4	RESULTADOS	21
5	DISCUSSÃO	25
6	CONCLUSÕES	28
	REFERÊNCIAS	28
	APÊNDICES	36

1 INTRODUÇÃO

A resposta dos organismos à heterogeneidade espacial é uma questão fundamental na ecologia e biologia evolutiva. O fenótipo das espécies pode ser entendido como a expressão física de características adaptadas ao meio (SAMWAYS *et al.*, 2015). Sua variabilidade representa um importante fator que permite que espécies se adaptem às condições ambientais locais e pressionam espécies à apresentar diferentes morfotipos (polimorfismo) que resultam de plasticidade fenotípica e/ou mecanismos genéticos (ANDERSSON, 2003). A extensão e causas dessa plasticidade pode nos ajudar a compreender como a especialização ecológica prediz a distribuição das espécies dentro de mudanças ambientais (ALAHUHTA *et al.*, 2017).

O polimorfismo baseado em hábitat é uma característica importante para a aptidão de peixes de riachos (SENAY *et al.*, 2015) e que geralmente envolve diferenças ontogenéticas e em traços funcionais (ZHAO *et al.*, 2014). Em adição, riachos provem diferentes tipos de habitats que apresentam características singulares, como diferenças no fluxo e na oferta de alimento, que podem promover respostas fenotípicas diferentes, como adaptações ao nado contínuo e à aquisição seletiva de alimentos, em nível de população. Deste modo, a abordagem funcional se configura como método apropriado para construção de inferências acerca de muitos aspectos da ecologia de peixes, como dieta (ANDERSSON, 2003) e preferência de hábitat (WINEMILLER, 1991; LANGERHANS *et al.*, 2003; LEAL *et al.*, 2010), já que evidenciam especializações funcionais adaptadas a habitats específicos (ROBINSON & PARSONS, 2002).

É possível que a fragmentação e/ou a segregação em habitats afetem a ecologia trófica de peixes de riachos e, indícios desse fato poderiam ser encontrados em seu hábito alimentar e traços funcionais. O polimorfismo trófico pode decorrer de diferenças no forrageio e resultar em fenótipos intraespecíficos que diferem em hábitat e morfologia, coexistindo simpatricamente (WIMBERGER, 1994). Em adição, em peixes de riachos, segregação em habitats é considerado o mais relevante mecanismo de partilha de recursos (GROSSMAN *et al.*, 1998; JACKSON *et al.*, 2001) e diferenças funcionais podem maximizar esse efeito (LEITÃO *et al.*, 2015), gerando padrões de segregação funcional em resposta às pressões tróficas de cada hábitat. Por outro lado, barramentos antrópicos são considerados distúrbios de alta magnitude que alteram habitats, populações e comunidades aquáticas (VIÉ *et al.*, 2009; WINEMILLER *et al.*, 2016), podendo ter diversos efeitos sobre a população.

Partindo de que a dieta reflete características ambientais (WINEMILLER, 1989; WOOTTON, 1999), o hábito alimentar pode evidenciar os efeitos da segregação em habitats e da fragmentação do rio. Portanto, a investigação dos itens alimentares consumidos por espécies resistentes aos efeitos negativos de barramentos, prosperando em diferentes habitats, e que apresentem amplo espectro alimentar, como as do gênero *Astyanax* (AGOSTINHO *et al.*, 1984; DIAS *et al.*, 2005) mostra-se como adequada alternativa empírica para apontar correlações entre tipo de habitat e hábito alimentar, na presença de barramentos.

Assim, esse estudo parte da hipótese de que a espécie de peixe *Astyanax bimaculatus* (LINNAEUS, 1758), presente ao longo de todo rio Jaguaribe – localizado na região semiárida do Brasil e sob efeito de barramentos – apresentará variação em seus traços funcionais (polimorfismo) como resposta às pressões exercidas por aspectos tróficos dos habitats de riachos (remansos, poções e bancos de macrófitas) e pela fragmentação.

2 OBJETIVOS

2.1 Objetivo Geral

Investigar o polimorfismo da espécie de peixe *A. bimaculatus* em um rio semiárido brasileiro com regulação de fluxo.

2.2 Objetivos Específicos

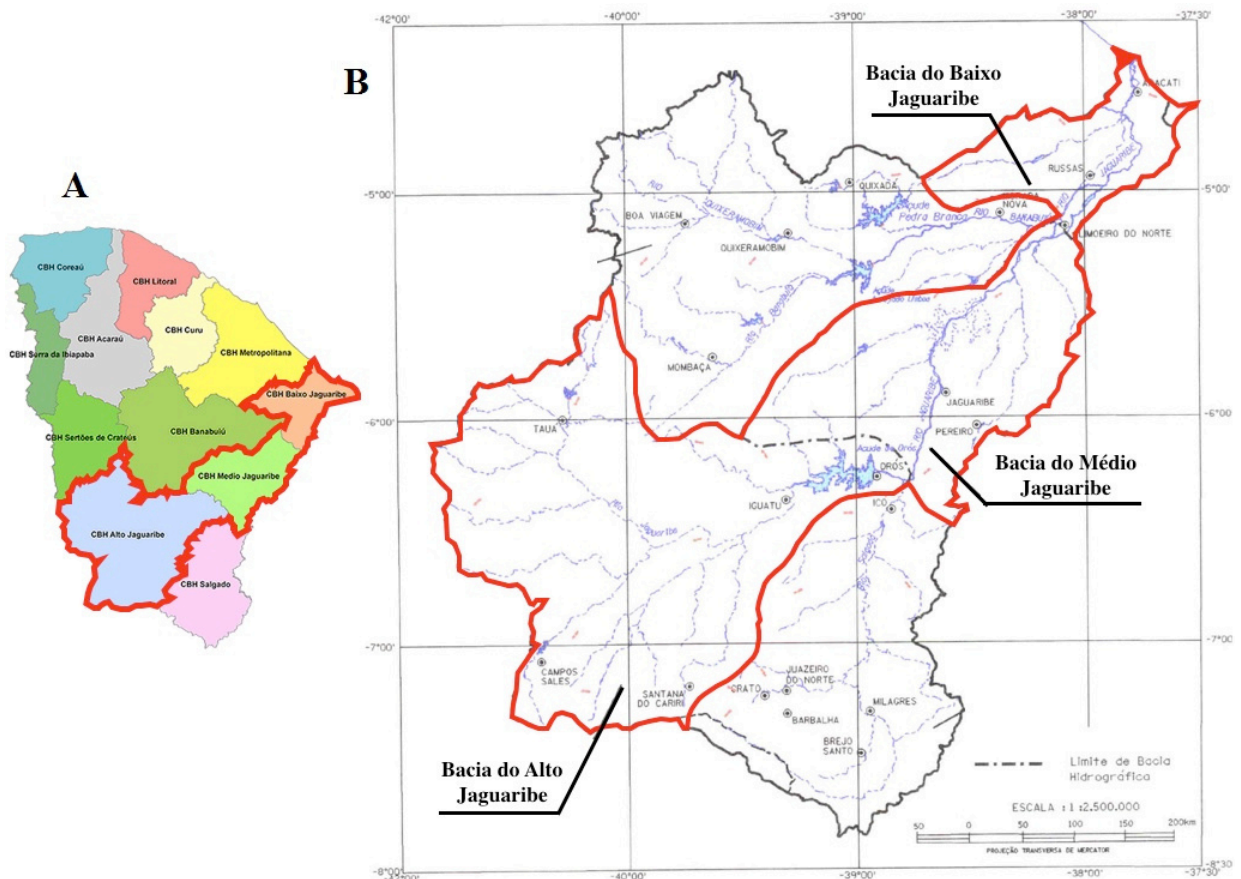
- Verificar se indivíduos de *A. bimaculatus* que ocorrem em habitats de macrófitas, remansos e poções diferem em seus atributos funcionais;
- Relacionar características morfológicas de *A. bimaculatus* com hábito alimentar, especialização de dieta e fragmentação por barramentos.

3 MATERIAIS E MÉTODOS

3.1 Área de Estudo

O rio Jaguaribe (FIGURA 1), localizado entre as coordenadas 4°30' e 7°45'S e 37°30' e 41°00'O, percorre uma extensão de 633 km (DIAS *et al.*, 2007) drenando uma área total de 72.645 km², equivalente a 51.9% da área total do Estado do Ceará (POMPEU & SOBRINHO, 1962; GARJULLI *et al.*, 2017) e tem 87% de seu fluxo normal controlado por sucessivos barramentos (DIAS *et al.*, 2007), dos quais se destacam, dois grandes reservatórios: Orós e Castanhão. O período de chuvas é concentrado entre janeiro e julho (ZANELLA, 2007) com precipitação média anual variando de 600 a 1.300 mm e médias termiais variando de 22.5 a 34°C (CAMPOS *et al.*, 1979). Desde 1992, o Plano Estadual de Recursos Hídricos propõe dividir o rio Jaguaribe em 5 sub-bacias: Alto, Médio e Baixo Jaguaribe, rio Banabuiú e rio Salgado (CEARÁ, 2009; GARJULLI *et al.*, 2017).

Figura 1 – Divisão do Estado do Ceará em Bacias Hidrográficas (Sub-bacias do Alto, Médio e Baixo Jaguaribe, em destaque) (A). Mapeamento hidrológico das sub-bacias estudadas (B).

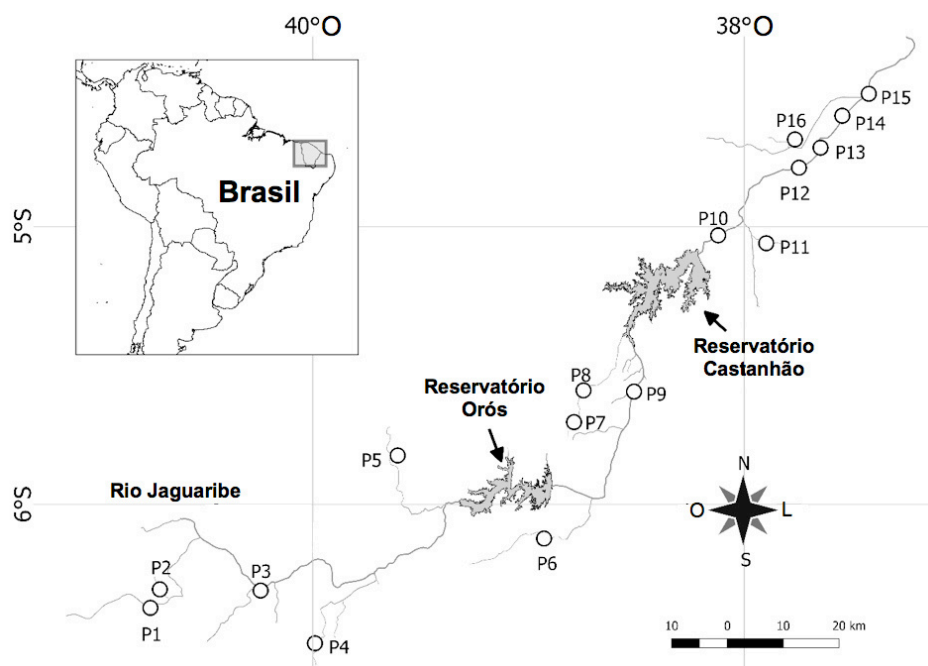


Fonte: www.cogerh.com.br e ww2.ibge.gov.br, consultados em novembro de 2017; adaptado pelo autor.

3.2 Coleta de Dados

Foram coletados indivíduos de *A. bimaculatus* em 16 pontos de três compartimentos do rio Jaguaribe (FIGURA 1), no período de chuvas (abril a maio), entre os anos de 2013 e 2015: I) Alto Jaguaribe, a montante do açude de Orós ($6^{\circ}14'20''\text{S}$ e $38^{\circ}55'34''\text{O}$); II) Médio Jaguaribe, a jusante do açude de Orós e a montante do açude Castanhão ($5^{\circ}29'26''\text{S}$ e $38^{\circ}27'3''\text{W}$) e III) Baixo Jaguaribe, a jusante do açude do Castanhão até o município de Jaguaruana ($4^{\circ}51'06''\text{S}$ e $37^{\circ}45'52''\text{W}$). Foram capturados 84 indivíduos de *A. bimaculatus* – 30 no alto Jaguaribe (10 em poções, 10 em remansos e 10 em bancos de macrófitas, nos pontos de coleta P1 a P5), 27 no médio Jaguaribe (16 em poções, 2 em remansos e 9 em bancos de macrófitas, nos pontos de coleta P6 a P9) e 27 no baixo Jaguaribe (7 em remansos e 20 em bancos de macrófitas, nos pontos de coleta P10 a P16) (FIGURA 2). Para a captura de *A. bimaculatus* foram utilizadas: rede de arrasto em poções, tarrafa em remansos e picaré em bancos de macrófitas. A seleção dos indivíduos foi realizada de forma a minimizar pseudorepetições filogenéticas, por selecionar indivíduos equitativamente entre os 16 pontos amostrais. Os exemplares de *A. bimaculatus* coletados foram anestesiados com etanol diluído, fixados em formol 10% e posteriormente conservados em álcool 70% para a realização de medições ecomorfológicas e análise de conteúdo estomacal no Laboratório de Ecologia Aquática da Universidade Federal Ceará (LEA).

Figura 2 – Pontos de coleta de *A. bimaculatus* no rio Jaguaribe.

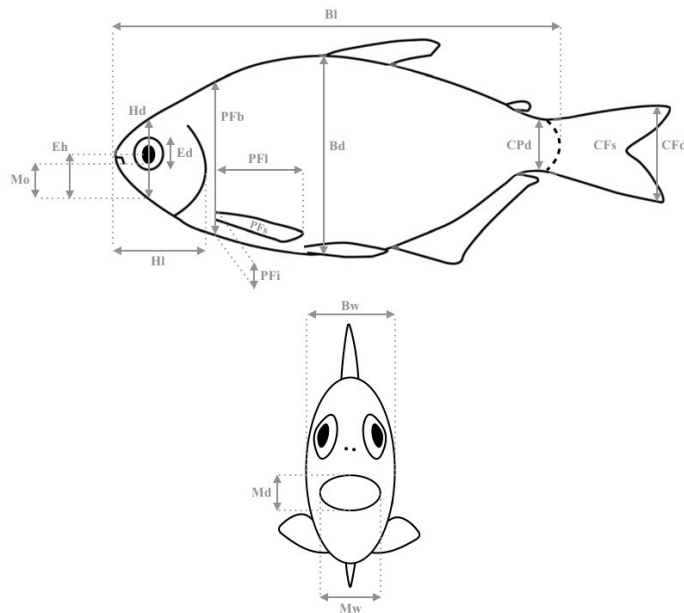


Fonte: De Oliveira (2016).

3.3 Análises Ecomorfológicas

Um conjunto de 17 caracteres morfológicos foi mensurado em 84 indivíduos de *A. bimaculatus*, com o auxílio de paquímetro digital e software de imagem (ImageJ; ZHAO *et al.*, 2014). Cada exemplar de *A. bimaculatus* foi disposto em uma superfície de poliestireno forrada com pano negro, junto a uma referência de escala e fixado com auxílio de alfinetes. Fotografias do lado esquerdo e do abdômen dos indivíduos foram realizadas com câmera digital e tripé. Os caracteres morfológicos obtidos foram os seguintes (FIGURA 3): **Bd** altura máxima do corpo, **Bl** comprimento padrão, **Hd** altura da cabeça, **Mo** posição da boca, **Eh** posição do olho, **Ed** diâmetro do olho, **PFb** altura do corpo alinhada na altura da inserção da nadadeira peitoral, **PFi** altura da inserção da nadadeira peitoral, **PFI** comprimento máximo da nadadeira peitoral, **PFs** área da nadadeira peitoral, **CFs** área da nadadeira caudal, **CFd** altura máxima da nadadeira caudal, **CPd** altura mínima do pedúnculo caudal; **Md** altura máxima da boca, **Mw** largura máxima da boca e **Bw** largura máxima do corpo (VILLÉGER *et al.*, 2010; ALBOUY *et al.*, 2011). Estes caracteres foram usados para o cálculo de seis traços funcionais (TABELA 1): indicadores de nado contínuo como espessura do pedúnculo caudal (**Cpt**) e razão de aspecto da nadadeira caudal (**Cfar**); de manobrabilidade como altura do corpo (**Bsh**) e superfície das nadadeiras peitorais (**Frt**), de aquisição de alimentos como posição dos olhos (**Eps**) e massa (**logM**); posteriormente, estes foram correlacionados com tipo de hábitat e dieta.

Figura 3 – Representação gráfica de *A. bimaculatus* e medições ecomorfológicas.



Fonte: Santos e Araújo (2015); adaptado pelo autor.

Tabela 1– Relação de traços funcionais obtidos a partir dos caracteres morfológicos.

Traço Funcional	Cálculo	Abreviação	Significado Ecológico	Referências
Profundidade do Pedúnculo Caudal	$\frac{CFd}{CPd}$	Cpt	Redução de arrasto devido à eficiência propulsiva	Webb (1984)
Razão de Aspecto da Nadadeira Caudal	$\frac{CFd^2}{CFs}$	Cfar	Uso da nadadeira caudal para propulsão e/ou direção	Webb (1984)
Altura do Corpo	$\frac{Bd}{Bw}$	Bsh	Posição vertical na coluna d'água e hidrodinamismo	Sibbing & Nagelkerke (2001)
Superfície das nadadeiras peitorais	$\frac{2 * PFs}{CFs}$	Frt	Principal tipo de propulsão entre as barbatanas caudal e peitoral	Villéger <i>et al.</i> (2010)
Posição dos Olhos	$\frac{Eh}{Hd}$	Eps	Posição vertical na coluna d'água	Gatz (1979)
Massa	$\text{Log}(\text{Massa} + 1)$	LogM	Resistência metabólica e habilidade de nado	Villéger <i>et al.</i> (2010)

Fonte: Leitão et al (2016); adaptado pelo autor.

3.4 Análises de Conteúdo Estomacal

No intuito de identificar correlações entre morfologia e dieta, após as medições ecomorfológicas, com auxílio de tesouras e pinças, dissecamos todos os indivíduos de *A. bimaculatus*, retiramos e mantivemos os estômagos em álcool 70% para a realização de análises de conteúdo estomacal. Posteriormente, uma porção de 1ml de conteúdo estomacal foi colocado em câmaras de contagem Sedgwick-Rafter para a identificação dos itens alimentares com auxílio de estereomicroscópios e microscópios óticos, obtendo as frequências de ocorrência e volumétricas dos itens alimentares, para posterior avaliação do Índice de Importância Alimentar (IAi) (KAWAKAMI & VAZZOLER, 1980). Classificamos os itens observados em: detritos, algas filamentosas, restos vegetais, sementes, zooplâncton, escamas, fragmentos de insetos, insetos aquáticos, insetos terrestres e gastrópodes.

3.5 Análises de Dados

Inicialmente, a normalidade dos dados morfométricos e alimentares de *A. bimaculatus* foram avaliados (Kornolgorov Smirnov test; $P < 0.05$) e, quando necessário, transformações foram realizadas. Os dados morfométricos foram padronizados (média 0 e desvio padrão 1). Entretanto, devido a dados alimentares não apresentarem distribuições lineares, foram realizadas transformações em raiz quadrada (CORREA *et al.*, 2011).

Diferenças morfológicas entre indivíduos de *A. bimaculatus* entre habitats foi verificada via Análise de Função Discriminante (DFA; habitat como variáveis de grupo e características morfológicas como resposta), utilizando um procedimento de *forward selection* para separar os preditores mais fortes de diferenças morfométricas entre habitats. Para testar se a segregação morfométrica promovida pelo tipo de habitat foi significativa, utilizamos a estatística λ de Wilks's e uma probabilidade associada a 95% de confiança ($P < 0,05$ para resultados significativos). Os dois primeiros eixos canônicos da DFA, assim como os principais atributos funcionais responsáveis pela diferenciação entre habitats, foram retidos para posteriores análises.

Regressões múltiplas com o procedimento de *forward selection* foram realizadas para determinar se a segregação morfológica entre habitats (eixos canônicos da DFA e principais traços morfológicos) foi explicada por dieta ou fragmentação. A dieta das espécies foi dividida em duas medidas complementares: nível de especialização (ANDERSON *et al.*, 2006) e hábito alimentar médio (NEVES *et al.*, 2015). A especialização foi definida como a

distância de cada indivíduo ao centróide de distribuição no espaço multivariado dentro de cada hábitat (Análise de Coordenadas Principais, PCoA; ANDERSON *et al.*, 2006). Por outro lado, o hábito alimentar médio foi definido como a posição de cada indivíduo dentro do espaço multifuncional, representados pelos escores dos indivíduos em uma PCoA, utilizando a matriz de dissimilaridade de Bray-Curtis. Para representar a dieta média utilizamos os dois primeiros eixos da PCoA.

4 RESULTADOS

A Análise de Função Discriminante revelou associação significativa entre as características morfológicas dos indivíduos e o tipo de hábitat (Wilks' $\lambda = 1,22$, F -stats = 6,28, $P < 0,001$). Em média, 88,8% dos indivíduos que habitam em bancos de macrófitas, 70% em poções e 80% dos indivíduos em remansos, foram associados a seus hábitats. Indivíduos que habitam bancos de macrófitas apresentaram maiores valores de Altura do Corpo (**Bsh**) e de Superfície das Nadadeiras Peitorais (**Fr**t). Indivíduos que habitam remansos e poções apresentaram maior massa corpórea (**logM**), porém diferiram quanto: a Espessura do Pedúnculo Caudal (**Cpt**), maiores valores em poções; e Razão de Aspecto da Nadadeira Caudal (**Cfar**), maiores valores em remansos (FIGURA 1).

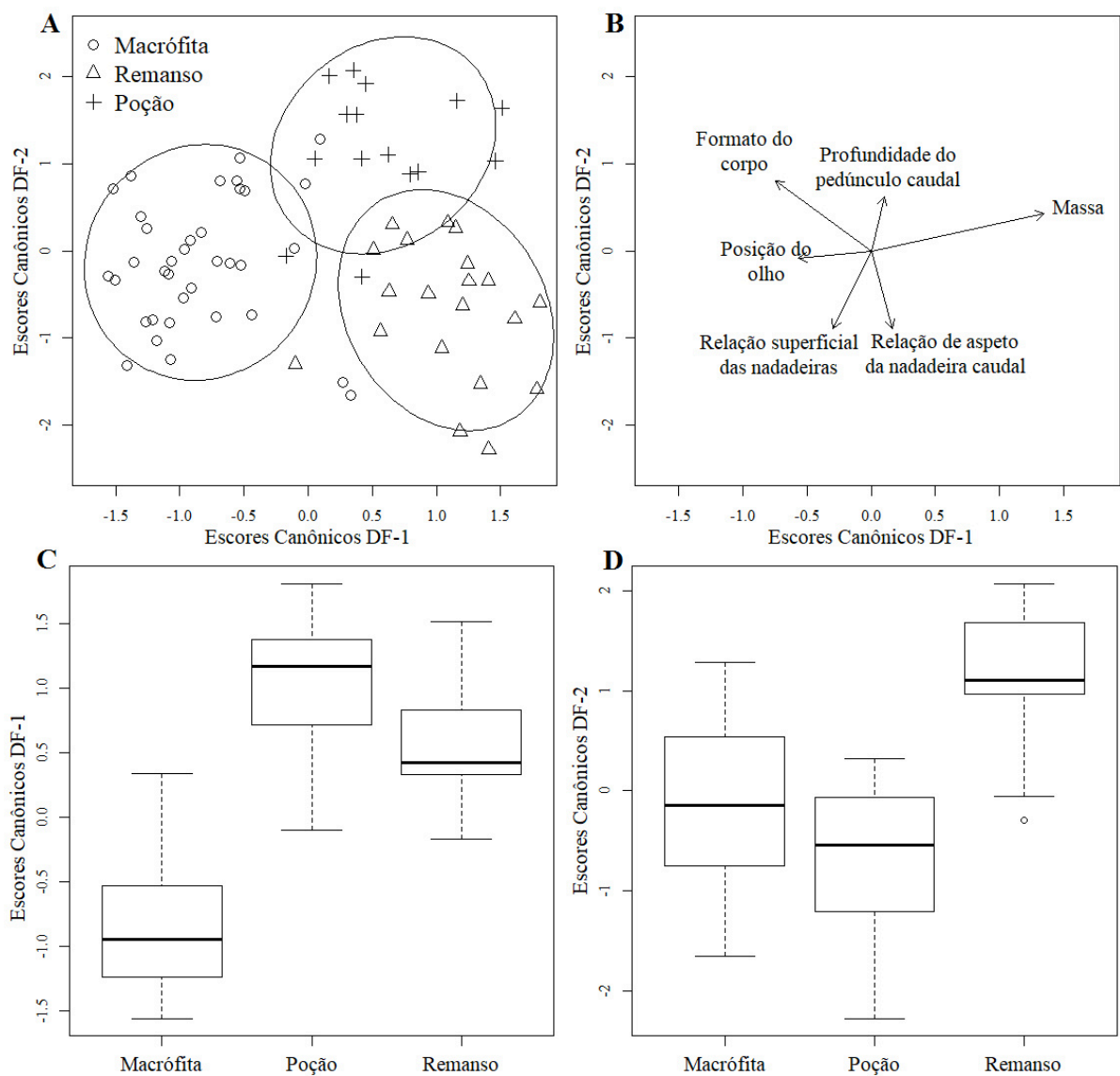
Indivíduos de *A. bimaculatus* apresentaram dietas diferentes em todos os hábitats amostrados. Em poções houve maior consumo de gastrópodes, restos vegetais, insetos terrestres e detritos; em remansos houve maior consumo de algas filamentosas, insetos aquáticos e itens não identificados; enquanto em bancos de macrófitas predominou o consumo de zooplâncton, escamas e fragmentos de insetos (FIGURA 2).

Os modelos de regressão múltipla evidenciaram a maior influência da dieta sobre a morfologia da espécie em comparação à fragmentação por barramentos. O principal eixo da DFA (eixo 1) explica as diferenças morfológicas entre hábitats unicamente pelo hábito alimentar médio e especialização de dieta; enquanto o eixo 2 explica unicamente o efeito dos barramentos, principalmente devido as diferenças morfológicas do pedúnculo caudal, único traço explicado exclusivamente por estes distúrbios (TABELA 2).

A análise individual dos traços evidencia a maior contribuição da dieta, em comparação aos barramentos, para a diferenciação morfológica entre indivíduos de diferentes hábitats. Quatro dos cinco traços funcionais analisados explicam o polimorfismo baseado em hábitat pela dieta – dos quais três, explicam unicamente pela dieta: massa corpórea, razão de aspecto da nadadeira caudal e altura do corpo. Especialização de dieta foi o fator explicativo mais forte, visto que foi significativa para todos os traços, exceto Altura do Corpo, explicada

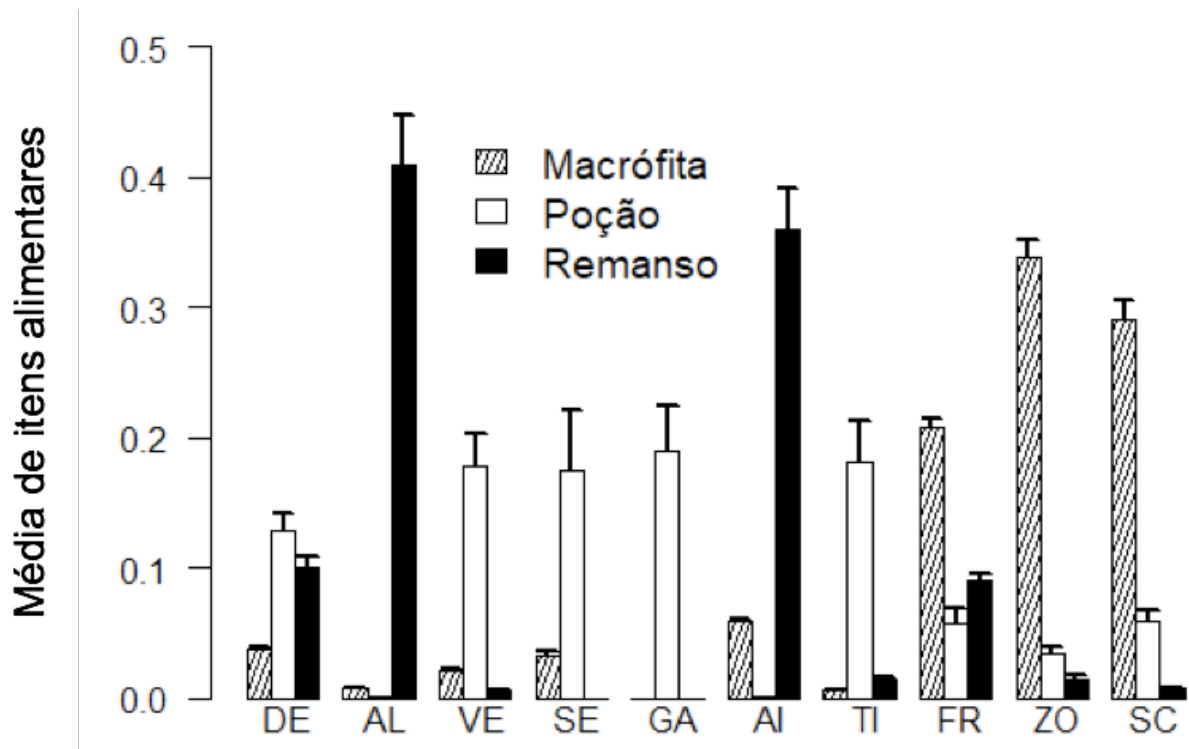
por hábito alimentar médio. Já massa corpórea foi o traço mais fortemente explicado por dieta, visto que tanto o hábito alimentar médio quanto a especialização de dieta foram significativos (TABELA 2).

Figura 4 – Análise de função discriminante (DFA) indicando as características morfológicas dos indivíduos no tipo de hábitat (A), selecionados por *forward selection* (B). Elipses incluem 80% dos indivíduos dentro de cada segmento ou hábitat. Para cada tipo de hábitat, Box plot dos escores canônicos do primeiro (DF-1) e segundo (DF-2) eixos são apresentados nas figuras (C) e (D).



Fonte: dados da pesquisa.

Figura 5 – Porcentagem média de itens alimentares consumidos por indivíduos de *A. bimaculatus* em habitats de macrófitas, poções e remansos. Barras de erros representam um erro padrão da porcentagem média de cada item alimentar. (DE) detritos; (AL) algas filamentosas; (VE) restos vegetais; (SE) sementes; (GA) gastrópodes; (AI) insetos aquáticos; (TI) insetos terrestres; (FR) fragmento de insetos; (ZO) zooplâncton e (SC) escamas.



Fonte: dados da pesquisa.

Tabela 2– Resultados das regressões múltiplas entre as características morfológicas de *A. bimaculatus* e dieta: especialização ou hábito alimentar médio (PCoA); ou fragmentação por barramentos.

Morfologia	Regressão Múltipla	Variáveis Retidas	β	SE of β	t	P
DF-1	AdjR ² = 31,01; F _(1,68) = 16,73; P < 0,001	PCoA-1	-2,30	0,87	-2,62	0,010
		Especialização	4,56	1,44	3,15	0,002
DF-2		Fragmentação	-0,85	0,17	-5,00	0,001
Bsh (Altura do Corpo)	AdjR ² = 5,92; F _(1,69) = 5,46; P = 0,022	PCoA-1	0,86	0,37	2,33	0,022
Eps (Altura dos Olhos)	AdjR ² = 15,32; F _(3,66) = 4,17; P = 0,004	PCoA-2	0,04	0,02	1,72	0,089
		Fragmentação	-0,01	0,01	-2,43	0,017
		Especialização	0,07	0,02	2,69	0,008
Frt (Superfície das Nadadeiras Peitorais)	AdjR ² = 31,79; F _(3,66) = 9,15; P < 0,001	PCoA-1	-0,12	0,08	-1,44	0,152
		PCoA-2	0,19	0,10	1,85	0,068
		Fragmentação	0,07	0,02	2,83	0,006
		Especialização	0,30	0,13	2,18	0,032
Cfar (Razão de Aspecto da Nadadeira Caudal)	AdjR ² = 10,63; F _(3,69) = 9,32; P = 0,003	Especialização	0,96	0,31	3,04	0,003
logM (Massa Corpórea)	AdjR ² = 27,75; F _(3,67) = 9,96; P < 0,001	PCoA-1	-0,66	0,27	-2,42	0,018
		PCoA-2	0,47	0,30	1,57	0,118
		Especialização	1,32	0,45	2,90	0,005
Cpt (Espessura do Pedúnculo Caudal)	AdjR ² = 20,73; F _(3,68) = 10,15; P < 0,001	PCoA-1	-0,23	0,16	-1,47	0,145
		Fragmentação	-0,23	0,05	-4,41	0,001

Fonte: dados da pesquisa; em negrito valores significativos com $\alpha < 0,05$. SE, erro padrão.

5 DISCUSSÃO

Os traços funcionais de espécies de peixes de riachos estão fortemente relacionados com o tipo de hábitat (MISE *et al.*, 2015; SENAY *et al.*, 2015). Nesse estudo encontrei suporte para essa afirmativa em populações de *A. bimaculatus* de uma rede de drenagem intermitente com alterações na regulação de fluxo. Em adição, encontramos que o polimorfismo funcional entre os indivíduos de diferentes hábitats foi explicado principalmente por especialização de dieta. Diferentes itens foram consumidos em cada hábitat, sugerindo uma relação entre traços funcionais e o sucesso na exploração das condições e recursos dos hábitats de riachos avaliados. Em contrapartida, regulação de fluxo foi pouco explicativa dos padrões de diferenciação morfológica das populações de *A. bimaculatus*.

A morfologia dos peixes encontrados em bancos de macrófitas difere significativamente de poção e remanso. Traços funcionais relacionados com posição da coluna d'água (maior altura do corpo) e capacidade de propulsão (maior superfície das nadadeiras peitorais) indicam que os bancos de macrófitas favorecem a abundância de indivíduos com maior manobrabilidade, geralmente resultantes da seleção em ambientes lênticos (LANGERHANS, 2008; HASS *et al.*, 2010; SANTOS & ARAÚJO, 2015). Essas características facilitam a exploração da alta complexidade estrutural encontrada em hábitats de macrófitas (RIBEIRO *et al.*, 2016). Os baixos valores de massa e comprimento padrão desses indivíduos sugere que, como evidenciado em outros estudos (*e.g.* SANCHEZ-BOTERO & ARAÚJO LIMA, 2001; ARANTES *et al.*, 2017), macrófitas funcionam como berçários e aumentam as taxas de sobrevivência e recrutamento, oferecendo proteção contra predadores (GRENOUILLET *et al.*, 2000; HARRISON *et al.*, 2005; YU & LEE, 2005; ROWE *et al.*, 2007). O alto consumo de zooplâncton, fragmentos de insetos e escamas nesse hábitat, está relacionado com a posição dos olhos, traço associado à aquisição seletiva de alimentos (HENDRY *et al.*, 2002; ZHAO *et al.*, 2014), e sugere uma pressão por forrageio especializado em presas lentas, fora da zona de maior correnteza. Por outro lado, os traços funcionais dos indivíduos encontrados em remansos e poções foram mais semelhantes. A maior biomassa (“massa”) dos espécimes, em comparação com os bancos de macrófitas aquáticas, poderia estar associada à ontogenia, traços de maior espessura do pedúnculo caudal em poções e maiores valores de razão de aspecto da nadadeira caudal em remansos. Ambos os traços são indicadores de nado contínuo (OLIVEIRA *et al.*, 2010) e geralmente são resultantes da seleção em ambientes de fluxo rápido (LANGERHANS, 2008; HASS *et al.*,

2010). O consumo de itens em remansos concentrou-se principalmente em algas filamentosas e insetos aquáticos, enquanto em poções dividiu-se em quatro itens majoritários: restos vegetais, sementes, gastrópodes e insetos terrestres. Sugerindo que a exploração de remansos e poções se dá por indivíduos com maior capacidade de propulsão e melhor evasão a predação (LAGERHANS, 2009; SANTOS & ARAÚJO, 2015), sofrendo pressão por um forrageio mais generalista e apto à captura de presas mais rápidas. Esse panorama mostra que as diferenças morfológicas obtidas entre os indivíduos, correspondem a traços que podem ter impacto direto sobre a aptidão, como performance do nado e dieta (LANGERHANS E REZNICK, 2010); e que a correlação entre tamanho e uso do hábitat se configura como uma importante estratégia que permite o estabelecimento de diferentes entidades funcionais, dependendo do tipo de hábitat investigado para sistemas aquáticos.

A comparação de populações de *A. bimaculatus* nos três compartimentos do rio estudado, indicou menor importância da regulação de fluxo nos padrões de variação funcional. Nesse estudo, não amostramos em regiões represadas, o que possivelmente contribuiu para baixa importância dos barramentos. Esse resultado acrescenta informações aos estudos que demonstram a importância da fragmentação natural (TORRENTE-VILARA *et al.*, 2011) e artificial (LANGERHANS, 2008; HAAS *et al.*, 2015; SANTOS E ARAÚJO, 2015) para padrões ecológicos em peixes, e demonstrando que a oferta diferencial de recursos alimentares, provida pelos hábitats, apresentaria maior relevância para o polimorfismo em peixes de riachos.

O polimorfismo baseado em hábitat é uma característica importante de peixes de riachos, pois permite que populações explorem diferentes níveis de variabilidade espacial e temporal dos ambientes (SENAY *et al.*, 2015), obtendo um balanço entre competição e forrageio (ROSENZWEIG, 1985). Os resultados apontam a especialização de dieta como um fator relevante à seleção de hábitat. De fato, o padrão de polimorfismo é explicado principalmente pela especialização de dieta dos indivíduos de cada hábitat, indicando que o sucesso adaptativo das populações de *A. bimaculatus* é favorecido pela exploração diferencial dos recursos alimentares ofertados. A importância do polimorfismo para a diminuição da competição intraespecífica, por redução da sobreposição de nicho trófico, tem sido explorada em relação à ontogenia (ZHAO *et al.*, 2014). No entanto, aqui demonstramos uma forte relação entre exploração diferencial de recursos alimentares e segregação funcional entre indivíduos de diferentes hábitats. Assim, defendemos que os indivíduos oriundos de diversos hábitats devem ser considerados diferentes entidades funcionais em estudos ecológicos (VIOLE *et al.*, 2012). Essa interpretação levanta importantes reflexões sobre a utilização de

traços funcionais morfométricos em estudos de diversidade funcional de peixes de riachos, já que a seleção de 5 a 10 indivíduos adultos tem sido considerada suficiente para a caracterização de espécies. Nossos resultados contrastam com este consenso, já que o padrão de segregação morfológica encontrado em *A. bimaculatus* sugere que uma amostragem dos diversos habitats em que a espécie ocorre, possivelmente apresentaria maior acurácia.

A abordagem funcional tem esclarecido a importância da variabilidade intraespecífica em diversos contextos (SANTOS & ARAÚJO, 2015; SENAY *et al.*, 2015; ZHAO *et al.*, 2015). Entretanto, estudos baseados na abordagem funcional concentraram-se principalmente nas diferenças de traços funcionais entre espécies, sem levar em conta os possíveis efeitos da variação intraespecífica em populações animais (VIOLLE *et al.*, 2012). O consenso a respeito da caracterização de espécies não necessitar de medições que contemplem uma maior diversidade de tamanhos e habitats contribui com esta negligência (JUNG *et al.*, 2010; ALBERT *et al.*, 2012; ZHAO *et al.*, 2015). Fato que dificulta a medição da magnitude da variação intraespecífica em relação à interespecífica, comprometendo a compreensão de suas determinantes biológicas e ecológicas e, finalmente, a avaliação de seu impacto no funcionamento do ecossistema (VILLÉGER *et al.*, 2017). Nossos resultados suportam a recomendação de que, para desenvolver um melhor entendimento acerca da ecologia funcional de peixes e da biologia das espécies como um todo, caracterizações baseadas em indivíduos de diversos tamanhos e oriundos dos diversos tipos de habitats poderiam ser incentivadas.

6 CONCLUSÕES

Este estudo obteve evidências que o polimorfismo baseado em hábitat para peixes de riachos é fortemente afetado pela especialização de dieta em populações de *A. bimaculatus*. Esta diferenciação funcional permite a exploração de recursos nos diferentes tipos de habitat disponíveis em riachos (SENAY *et al.*, 2015), podendo diminuir a competição intraespecífica por redução da sobreposição de nicho trófico. Dessa forma, argumentamos que, assim como a ontogenia (ZHAO *et al.*, 2015), a dieta também deve ser considerada em estudos de seleção de habitats para espécies de peixes. Em contraste com outros estudos, (LANGERHANS, 2008; HASS *et al.*, 2010; SANTOS & ARAÚJO, 2015) a fragmentação não influenciou tão fortemente o perfil fenotípico de populações em habitats naturais, não oriundos diretamente da ação dos barramentos. Recomendamos que futuros estudos elucidem as singularidades na disponibilidade de alimento de cada hábitat e sua relação com a especialização de dieta; e se as diferenças morfológicas decorrem de mecanismos genéticos.

REFERÊNCIAS

AGOSTINHO, C. A.; MOLINARI, S.; AGOSTINHO, A. A.; VERANI, J. Ciclo reprodutivo e primeira maturação sexual de fêmeas do lambari *Astyanax bimaculatus* (L.) (Osteichthyes-Characidae) do rio Ivaí. **Revista Brasileira Biologia**, Paraná v. 44, p. 31–36, 1984.

ALAHUHTA, J.; ECKE, F.; JOHNSON, L. B.; SASS, L.; HEINO, J. A comparative analysis reveals little evidence for niche conservatism in aquatic macrophytes among four areas on two continents. **Oikos**, [s.l.], v. 126, n. 1, p. 136-148, 2017.

ALBERT, C. H.; DE BELLO, F.; BOULANGEAT, I.; PELLET, G.; LAVOREL, S.; THUILLER, W. On the importance of intraspecific variability for the quantification of functional diversity. **Oikos**. [s.l.], v. 121, n. 1, p. 116-126, 2012.

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

ANDERSSON, J. Effects of diet-induced resource polymorphism on performance in arctic charr (*Salvelinus alpinus*). **Evolutionary Ecology Research**, Umeå, v. 5, p. 213-228, 2003.

ANDERSON, M. J.; ELLINGSEN, K. E.; MCARDLE, B. H. Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. **Ecology Letters**. v. 9, p. 683–693, 2006.

ARANTES, C. C.; WINEMILLER, K. O.; PETRERE, M.; CASTELLO, L.; HESS, L. L.; FREITAS, C.E.C. Relationships between forest cover and fish diversity in the Amazon River floodplain. **Journal of Applied Ecology**. v. 00 p. 1–10, 2017.

CAMPOS, M.; BRAGA, A. P. G.; MELLO, A. A.; SOUZA, E. M.; SILVA, F. A. F.; FRANÇA, J. B. Projeto Rio Jaguaribe, estados do Ceará, Rio Grande do Norte e Paraíba: relatório final de geologia. Brasília: **DNPM.149**, 1979.

CORREA, C. E.; ALBRECHT, M. P.; HAHN, N. S. Patterns of niche breadth and feeding overlap of the fish fauna in the seasonal Brazilian Pantanal, Cuiabá River basin. **Neotropical Ichthyology**. v. 9, n. 3, p. 637-646, 2011.

CEARA. ASSEMBLEIA LEGISLATIVA. **Cadernos Regionais da Sub-bacias do Alto, médio e baixo Jaguaribe**. p. 111, 2009.

CHAMPION, P. D.; TANNER, C. C. Seasonality of macrophytes and interaction with flow in a New Zealand lowland stream. **Hydrobiologia**, v. 441, p. 1–12, 2000.

DE OLIVEIRA, M. I. D., *Co-ocorrência de peixes ao longo de um gradiente longitudinal na bacia do rio Jaguaribe, CE, Brasil*. 2016. 41f. Monografia – Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2016.

DIAS, R.M.; BAILLY, D.; ANTÔNIO, R. R.; SUZUKI, H. I. Colonization of the Corumbá Reservoir (Corumbá River, Paraná River Basin, Goiás State, Brazil) by the “lambari” *Astyanax altiparanae* (Tetragonopterinae; Characidae). **Brazilian Archives of Biology Technology**, v. 48, p. 467–476, 2005.

DIAS, F. J. S. et al. Dependência do tempo de residência da água no estuário do Rio Jaguaribe

(NE, BRASIL), em relação à entrada de águas marinhas e a descarga de água doce. **AOCEANO: Associação Brasileira de Oceanografia**, p. 1-3, 2007.

GARJULLI, R., OLIVEIRA, J. L. F., ALVAREZ, U. P., BEZERRA, H. E. R. Proposta metodológica para organização de usuários de água; a experiência do Ceará. <http://www.cogerh.com.br/gestao/metodologica.html>. Acesso em outubro de 2017.

GATZ, A. J. Community organization in fishes as indicated by morphological features. **Ecology**, v. 60, p. 711–718, 1979.

GRENOUILLET, G.; PONT, D.; OLIVIER J. M. Habitat occupancy patterns of juvenile fishes in a large lowland river: interactions with macrophytes. **Archiv fur Hydrobiologie**, v. 149, p. 307–326, 2000.

GROSSMAN, G. D.; RATJCZAK, R. E.; CRAWFORD, M.; FREEMAN, M. C. Assemblage organization in stream fishes: effects of environmental variation and interspecific interactions. **Ecological Monographs**, v. 68, p. 396–420, 1998.

HARRISON, S. S. C.; BRADLEY, D. C.; HARRIS, I. T. Uncoupling strong predator–prey interactions in streams: the role of marginal macrophytes. **Oikos**, v. 108, p. 433–448, 2005.

HAAS, T. C.; BLUM, M. J.; HEINS, D. C. Morphological responses of a stream fish to water impoundment. **Biology Letters**, [s.l.], v. 6, n. 6, p.803-806, 2010.

HARRISON S. S. C.; BRADLEY D. C.; HARRIS, I. T. Uncoupling strong predator–prey interactions in streams: the role of marginal macrophytes. **Oikos**, v. 108, p. 433–448, 2005.

HENDRY, A. P.; TAYLOR, E. B.; MCPHAIL, J. D. adaptive divergence and the balance between selection and gene flow: lake and stream stickleback in the misty system. **Evolution**, [s.l.], v. 56, n. 6, p.1199-1216, 2002.

HYNES, H. B. N. The Ecology of Running Waters. **University of Toronto Press**, Toronto, 1970.

JACOBSEN, D.; SCHULTZ, R.; ENCALADA, A. Structure and diversity of stream invertebrate assemblages: the influence of temperature with altitude and latitude. **Freshwater Biology**, v. 38 p.247–261, 1997.

JACKSON, D. A.; PERES-NETO, P. R.; OLDEN, J. D. What controls who is where in freshwater fish communities: the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 58, p.57–170, 2001.

JUNG, V.; VIOLLE, C.; MONDY, C.; HOFFMANN, L.; MULLER, S. Intraspecific variability and trait-based community assembly. **Journal Of Ecology**, [s.l.], v. 98, n. 5, p. 1134-1140, 2010.

KAWAKAMI, E.; VAZZOLER, G. Método gráfico e estimativa de índice alimentar aplicado no estudo de alimentação de peixes. **Boletim Instituto Oceanográfico**, v. 29, p. 250-207, 1980.

LANGERHANS R. B.; LAYMAN G. A.; LANGERHANS A. K.; DEWITT T. J. Habitat-associated morphological divergence in two Neotropical fish species. **Biological Journal of the Linnean Society**. v. 80, p. 689 – 698, 2003.

LANGERHANS, R. B. Predictability of phenotypic differentiation across flow regimes in fishes. **Integrative and Comparative Biology**, v. 48, p. 750–768, 2008.

LANGERHANS, R. B. Trade-off between steady and unsteady swimming underlies predator-driven divergence in *Gambusia affinis*. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 22, p. 1057–1075, 2009.

LANGERHANS, R. B.; REZNICK, D. N. Ecology and evolution of swimming performance in fishes: predicting evolution with biomechanics. *In*: DOMENICI, P.; KAPOOR, B. G. (Eds.) **Fish locomotion: an eco-ethological perspective**, Enfield, pp. 200–248, 2010.

LEAL, C. G.; JUNQUEIRA, N. T.; POMPEU, P. S. Morphology and habitat use by fishes of the Rio das Velhas basin in southeastern Brazil. **Environmental Biology of Fishes.**, v. 90, p.143–157, 2010.

LEITÃO, R. P.; SÁNCHEZ-BOTERO, J. I.; KASPER, D.; TRIVÉRIO-CARDOSO, V.; ARAÚJO, C. M.; ZUANON, J. CARAMASCHI, E. P. Microhabitat segregation and fine ecomorphological dissimilarity between two closely phylogenetically related grazer fishes in an Atlantic Forest stream, Brazil. **Environmental Biology of Fishes**, [s.l.], v. 98, n. 9, p.2009-2019, 2015.

LEITÃO, R. P.; ZUANON, J.; VILLÉGER, S.; WILLIAMS, S. E.; BARALOTO, C.; FORTUNEL, C.; MENDONÇA, F. P.; MOUILLOT, D. Rare species contribute disproportionately to the functional structure of species assemblages. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 283, p. 1-9, 2016.

MISE, F. T; SOUZA, F.; PAGOTTO, J. P. A.; GOULART, E. Intraspecific ecomorphological variations in *Poecilia reticulata* (Actinopterygii, Cyprinodontiformes): comparing populations of distinct environments. **Série Zoologia**, [s.l.], v. 105, n. 2, p.217-222, 2015.

NEVES, M. P.; DELARIVA, R. L.; WOLFF, L. L. Diet and ecomorphological relationships of an endemic, species-poor fish assemblage in a stream in the Iguazu National Park. **Neotropical Ichthyology**, Maringá, v. 13, n. 1, p. 245-254, 2015.

OLIVEIRA, E. F.; GOULART, E.; BREDA, L.; MINTE-VERA, C. V.; PAIVA, L. R. de S.; VISMARA, M. R. Ecomorphological patterns of the fish assemblage in a tropical floodplain: effects of trophic, spatial and phylogenetic structures. **Neotropical Ichthyology**, v. 8, n. 3, p. 569-586, 2010.

POMPEU & SOBRINHO, T. **Esboço Fisiográfico do Ceará**. Fortaleza: Imprensa Oficial do Ceará, n. 3. p. 76-77. 1962.

RIBEIRO, M. D.; TERESA, F. B.; CASATTI, L. Use of functional traits to assess changes in stream fish assemblages across a habitat gradient. **Neotropical Ichthyology**, Maringá, v. 14, n. 1, 2016.

ROSENZWEIG, M. L. Some theoretical aspects of habitat selection. *In*: CODY, M. L. (Ed.). *Habitat selection in birds* (pp. 517-540). **Academic Press**, 1985.

ROBINSON, B. W.; PARSONS, K. J. Changing times, spaces and faces: tests and implications of adaptive morphological plasticity in the fishes of northern postglacial lakes. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 59, p. 1819–183, 2002.

ROWE, D. K.; SMITH, J. P.; BAKER, C. Agonistic interactions between *Gambusia affinis* and *Galaxias maculatus*: Implications for whitebait fisheries in New Zealand rivers. **Journal of Applied Ichthyology**, v. 23, p. 668–674, 2007.

SÁNCHEZ-BOTERO, J. I.; ARAÚJO-LIMA C. A. R. M. As macrófitas aquáticas como berçário da ictiofauna da várzea do rio Amazonas. **Acta Amazônica**, v. 31, n. 3, p. 437 – 447, 2001.

SANTOS, A. B. I.; ARAÚJO, F. G. Evidence of morphological differences between *Astyanax bimaculatus* (Actinopterygii: Characidae) from reaches above and below dams on a tropical river. **Environmental Biology of Fishes**, [s.l.], v. 98, n. 1, p. 183-191, 2015.

SAMWAYS, Kurt M.; LEAVITT, P. R.; MAGNAN, P.; RODRÍGUEZ, M. A.; PERES-NETO, P. R. Convergent polymorphism between stream and lake habitats: the case of brook char. **Canadian Journal Of Fisheries And Aquatic Sciences**, [s.l.], v. 72, n. 9, p.1406-1414, 2015.

SENAY, C.; BOISCLAIR, D.; PERES-NETO, P. R. Habitat-based polymorphism is common in stream fishes. **Journal of Animal Ecology**, [s.l.], v. 84, n. 1, p. 219-227, 2014.

SIBBING, F. A. & NAGELKERKE, L. A. J. Resource partitioning by Lake Tana barbs predicted from fish morphometrics and prey characteristics. **Reviews in Fish Biology and Fisheries**, v. 10, p. 393-43, 2001.

TORRENTE-VILARA, G.; ZUANON, J.; LEPRIEUR, F.; OBERDORFF, T.; TEDESCO, P. A. Effects of natural rapids and waterfalls on fish assemblage structure in the Madeira River (Amazon Basin). **Ecology of Freshwater Fish**, v. 20, p. 588–597, 2011.

VIÉ, J.; HILTON-TAYLOR, C.; STUART, S. Wildlife in a changing world: an analysis of the 2008 IUCN Red List of Threatened Species. **World Conservation Union**, Suíça. 2009.

VIOLLE, C.; ENQUIST, B. J.; MCGILL, L. J.; ALBERT C. H.; HULSHOF C. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 27, p. 244–252, 2012.

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

VILLÉGER, S.; BROSSE, S.; MOUCHET, M.; MOUILLOT, D.; VANNI, M. J. Functional ecology of fish: current approaches and future challenges. **Aquatic Sciences**, [s.l.], p.1-19, 2017.

WEBB, P.W. Form and function in fish swimming. **Scientific American**, v. 251, p. 72-82, 1984.

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

WIMBERGER, P. H. Trophic polymorphisms, plasticity and speciation in vertebrates. *In*: STOUDE D. J.; FRESH K. L.; FELLER R. J. (Eds.) **Theory and Application in Fish Feeding Ecology**. pp. 19–43. University of South Carolina Press, Columbia, 1994.

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

WINEMILLER, K. O.; MCINTYRE, P. B.; CASTELLO L.; FLUET-CHOUINARD, E.; GIARRIZZO, T.; NAM, S.; BAIRD, I. G.; DARWALL, W.; LUJAN, N. K.; HARRISON, I.; STIASSNY, M. L. J.; SILVANO, R. A. M.; FITZGERALD, D. B.; PELICICE, F. M.; AGOSTINHO, A. A.; GOMES, L. C.; ALBERT, J. S.; BARAN, E.; PETRERE JR. M.; ZARFL, C.; MULLIGAN, M.; SULLIVAN, J. P.; ARANTES, C. C.; SOUSA, L. M.; KONING, A. A.; HOEINGHAUS, D. J.; SABAJ, M.; LUNDBERG J. G.; ARMBRUSTER, J.; THIEME, M. L.; PETRY, P.; ZUANON, J.; TORRENTE G.; SNOEKS, J.; OU, C.; RAINBOTH, W.; PAVANELLI, C. S; AKAMA, A. Balancing hydropower and biodiversity

in the Amazon, Congo, and Mekong. **Science**, v. 351, p.128-129, 2016.

WOOTTON, R.J. Ecology of teleost fish. **Kluwer Academic Publishers**, Holanda, p. 386, 1999.

YU, S. L.; & LEE, T. W. Habitat segregation by fishes in western Taiwan rivers. **Journal of Applied Ichthyology**, v. 21, p. 531–534, 2005.

ZANELLA, M. E. As características climáticas e os recursos hídricos do Ceará. *In*: SILVA, J. B.; CAVALCANTE, T. C.; DANTAS, E. W. C. (Orgs.). **Ceará: um novo olhar geográfico**. Pp. 169-188. Edições Demócrito Rocha, Fortaleza. p. 480, 2007.

ZHAO, T.; VILLÉGER, S. LEK, S.; CUCHEROUSSET, J. High intraspecific variability in the functional niche of a predator is associated with ontogenetic shift and individual specialization. **Ecology and Evolution**, [s.l.], v. 4, n. 24, p. 4649-4657, 2015.

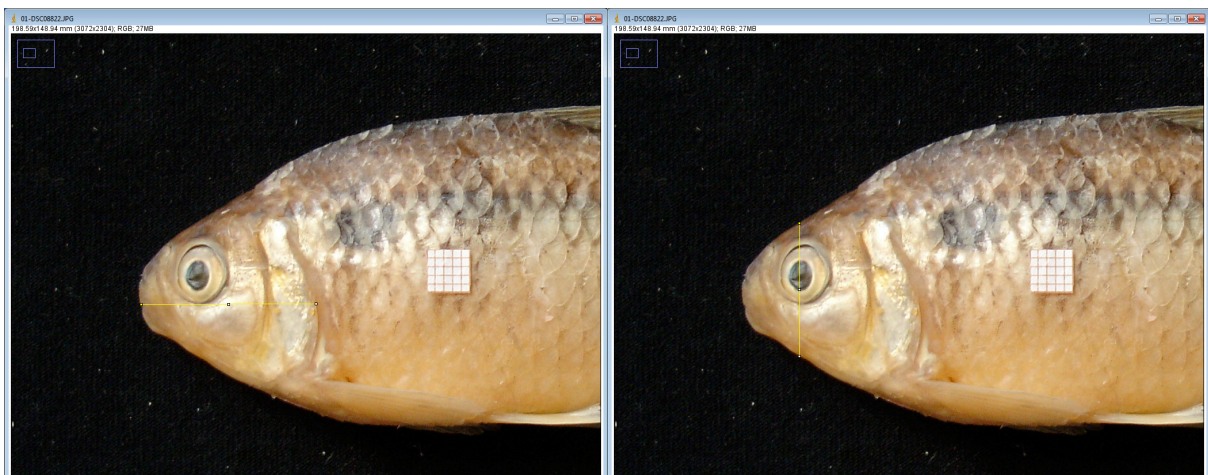
APÊNDICES

APÊNDICE A – Medições ecomorfológicas obtidas no ImageJ.

Altura Máxima do Corpo (Bd) e Comprimento Padrão, mensurado da ponta do focinho até o final da placa hipural (Bl).



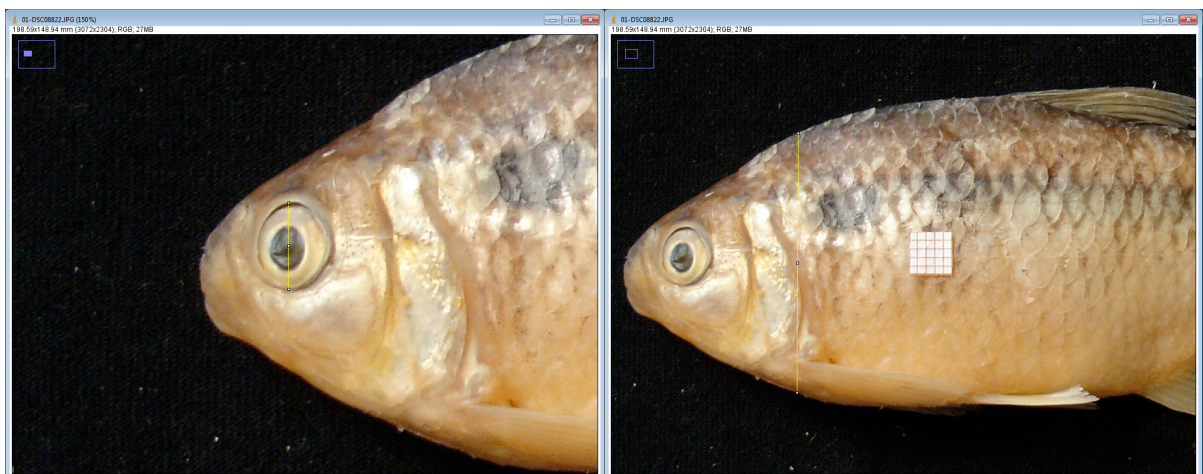
Comprimento da cabeça, mensurado da ponta do focinho a extremidade mais posterior do opérculo (Hl) e Altura da Cabeça, linha vertical que passa pelo meio do olho (Hd).



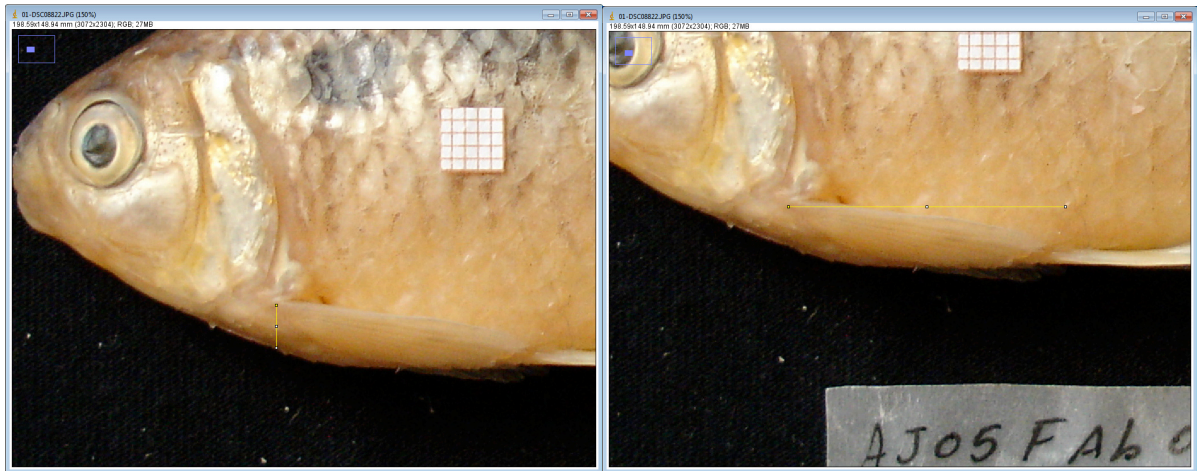
Posição da Boca, ponta da premaxila, ao longo da altura da cabeça (Mo) e Posição do Olho, exatamente o meio do olho, ao longo da altura da cabeça (Eh).



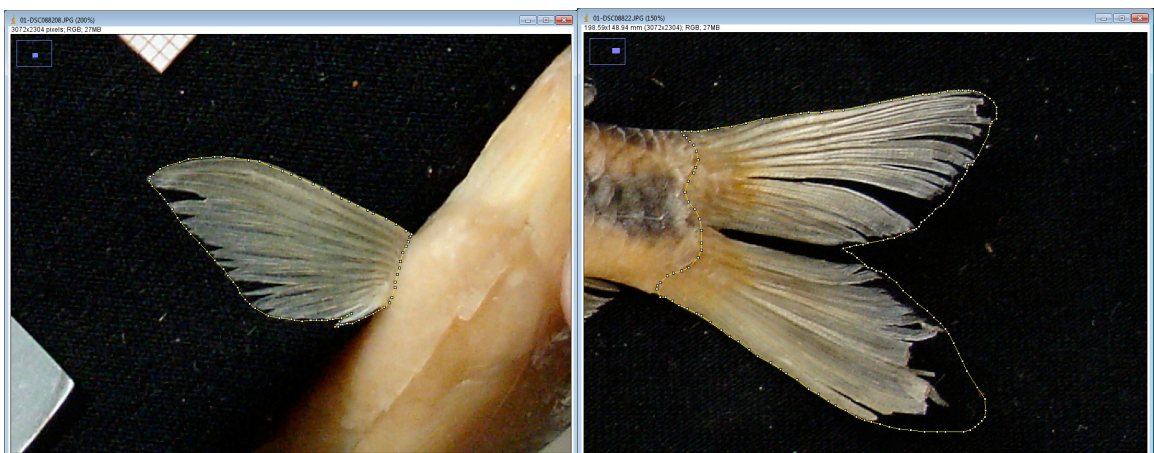
Diâmetro máximo do Olho (Ed) e Altura do corpo mensurada na linha vertical que passa pela insecção da nadadeira peitoral (PFb).



Altura da inserção da nadadeira peitoral (PFi) e Comprimento máximo da nadadeira peitoral (PFI)



Área da nadadeira peitoral em mm² (PFs) e Área da nadadeira caudal em mm² (CFs)



Altura máxima da nadadeira caudal (CFd) e Altura mínima do pedúnculo caudal (CPd)

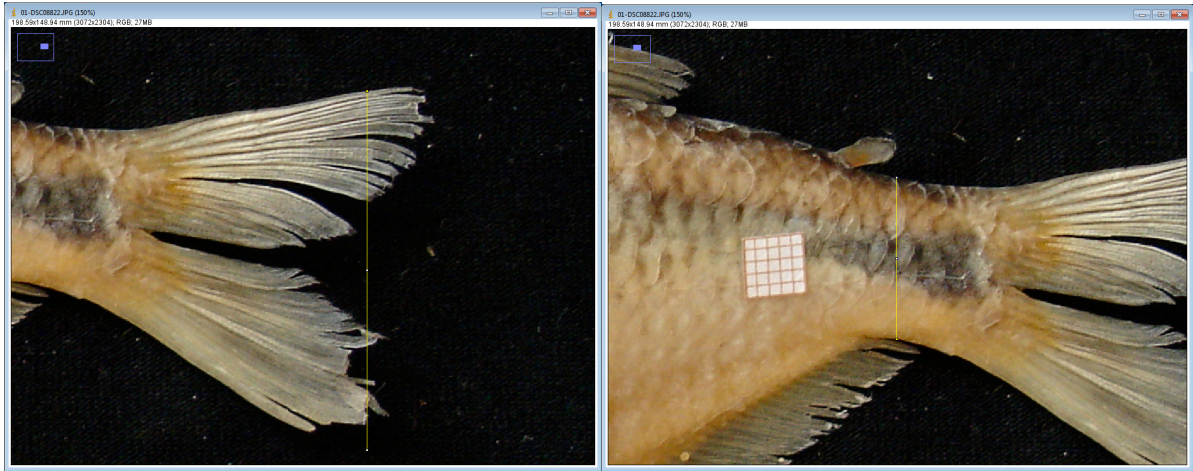
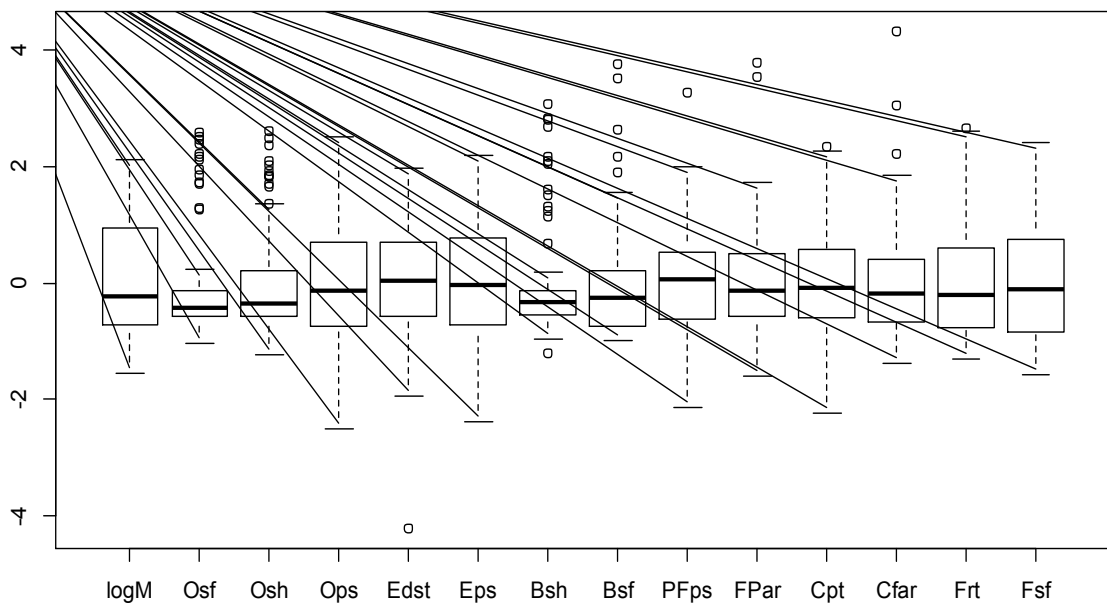


Gráfico de caixas dos traços funcionais das populações de *A. bimaculatus*. Após os testes de normalidade foram padronizados os dados em média = 0 e desvio padrão = 1 para amenizar o efeito de outliers (ex: Bsh, Bsf, Osf) nos cálculos de coeficiente de variância (R^2) para DFA e regressões múltiplas.



Fonte: dados da pesquisa