

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

**RELAÇÕES TRÓFICAS ENTRE TRÊS ESPÉCIES SINTÓPICAS DE *Rivulus*
(CYPRINODONTIFORMES: RIVULIDAE) EM IGARAPÉS DA RESERVA DUCKE,
MANAUS, AMAZONAS.**

SUZANNE SOUSA FERNANDES

MANAUS-AM

MAIO, 2014

SUZANNE SOUSA FERNANDES

**RELAÇÕES TRÓFICAS ENTRE TRÊS ESPÉCIES SINTÓPICAS DE *Rivulus*
(CYPRINODONTIFORMES: RIVULIDAE) EM IGARAPÉS DA RESERVA DUCKE,
MANAUS, AMAZONAS.**

Orientadora: Dra. Cláudia Pereira de Deus

Coorientador: Dr. Jansen Alfredo Sampaio Zuanon

Fontes Financiadoras: FAPEAM, CNPq

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia de Água Doce e Pesca Interior do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, Área de Concentração em Ecologia.

MANAUS-AM

MAIO, 2014

**RELAÇÕES TRÓFICAS ENTRE TRÊS ESPÉCIES SINTÓPICAS DE *Rivulus*
(CYPRINODONTIFORMES: RIVULIDAE) EM IGARAPÉS DA RESERVA DUCKE,
MANAUS, AMAZONAS.**

SUZANNE SOUSA FERNANDES

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia de Água Doce e Pesca Interior do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, Área de Concentração em Ecologia.

Relação da banca julgadora:

Dra. Carla Ferreira Rezende – UFC

Dra. Cristina Motta Bührnheim – UEA

Dr. Efrem Jorge Gondim Ferreira – INPA

MANAUS-AM

MAIO, 2014.

FICHA CATALOGRÁFICA

F363 Fernandes, Suzanne Sousa
Relações tróficas entre três espécies sintópicas de *Rivulus* (Cyprinodontiformes: Rivulidae) em igarapés da Reserva Ducke, / Suzanne Sousa Fernandes. --- Manaus: [s.n.], 2014.
xii, 49 f.: il. color.

Dissertação (Mestrado) --- INPA, Manaus, 2014.
Orientadora: Cláudia Pereira de Deus.
Coorientador: Jansen Alfredo Sampaio Zuanon.
Área de concentração: Biologia de Água Doce e Pesca Interior

1. Peixes - Ecologia. 2. Poças temporárias. 3. Rivulidae I. Título.

CDD 597.0929

Sinopse:

Estudou-se a partilha de recursos alimentares por três espécies sintópicas de *Rivulus* em poças temporárias localizadas na Reserva Florestal Adolpho Ducke, em Manaus, AM., avaliando-se a sobreposição alimentar e variação da amplitude de nicho trófico em diferentes situações de coocorrência dessas espécies. A disponibilidade de presas no ambiente também foi estudada.

Palavras-chave: poças temporárias; partilha de recursos; coocorrência; nicho trófico, disponibilidade de presas.

AGRADECIMENTOS

À minha querida orientadora Cláudia de Deus, seu apoio e acompanhamento fizeram deste trabalho uma verdadeira aprendizagem contínua. Foi um imenso prazer e sempre será trabalhar com você!

Ao Jansen Zuanon, seus ensinamentos desde a graduação e por todo Mestrado tornaram tudo mais possível e agradável. Obrigada

Aos MSc. Rafael Leitão pelas conversas e trocas de ideias sobre o meu projeto. Obrigada pela sua imensa ajuda. Ao Msc. Gabriel Barros pela ajuda nos últimos ajustes da dissertação.

Àquela cujo amor pela biologia de água doce foi a minha inspiração inicial. Professora Cristina Bührnheim, obrigada por transformar cada aula numa verdadeira viagem pela Amazônia.

À minha “turminha de mestrado” pela troca de ideia e experiências: Alen Passos Maduro, Daniela Wolf, Fernanda Dragan, Fernando Atroch, Jefferson Sodré, Morena Villar e Moema Vasconcelos.

Às meninas do laboratório de Insetos Aquáticos da Dra. Neusa Hamada, pelos auxílios nas identificações: Vivian de Oliveira e Daniara Colpani.

Ao pessoal da sala de alunos: André Galuch, Leandro Cortes e Morena Villar. Valeu!

Aos amigos da pós que trouxeram bons momentos e ótimas vivências. Moema (Moemita) torcendo sempre por você minha conterrânea. Rosa Maria pelas divertidas risadas. Luciana Crema por sua determinação exemplar. Fernanda Freda (tartaruguinhas) pela sua empolgação contagiante. Thalita Amorin por toda sua amizade. Ana Guerreiro por toda ajuda na dissertação. Diana Ferreira e Jannise Chong pelos momentos agradáveis.

Aos meus amigos e companheiros de campo: Jefferson (Jeffe), Cláudia (Claudinha), Sergio Cunha e o auxiliar de campo José Lopes (Seu Zé). Muita história boa pra contar, sem dúvida!

Às minhas amigas de longa data Jociane Melo, Nainny Rayra e Elizangêla Reis pela paciência durante a ausência e por tornar nossos encontros únicos.

À Claudinha, por sua chegada ao Mestrado e por mais dois anos de amadurecimento juntas, parceria que fez toda a diferença nessa jornada. Obrigada.

À minha irmãzinha de coração Aysha Chagas

À minha família, Geraldo, Marlene e Fernanda Fernandes por todo o apoio. E a todos aqueles que torceram por meu trabalho. MUITÍSSIMO obrigada.

RESUMO

Este estudo teve como objetivo analisar as relações tróficas entre *Rivulus micropus*, *R. kirovskyi* e *R. obscurus* em ambientes de poças temporárias na Reserva Florestal Adolpho Ducke. As coletas foram realizadas entre fevereiro e junho de 2013. Foram capturados 382 indivíduos, sendo 149 *R. micropus*, 210 *R. kirovskyi* e 23 *R. obscurus*. Para a análise das dietas foram verificados o Grau de Repleção dos estômagos, Volume Relativo (V%) e a Frequência de Ocorrência (FO%) dos itens alimentares, combinados no cálculo do Índice Alimentar (IAi). Gráficos de estratégias alimentares foram elaborados para cada espécie e de acordo com a situação de sintopia nas poças. Análises de amplitude de nicho foram realizadas em nível individual e de espécie (Índice de Levins) e o Índice de sobreposição alimentar (Morisita-Horn) foi calculado entre dois pares de espécies: *Rivulus micropus* com *R. kirovskyi*, e *R. kirovskyi* com *R. obscurus*. As três espécies foram classificadas como invertívoras. O espectro alimentar de *R. micropus* incluiu 25 itens, representados principalmente por Hymenoptera. A dieta de *Rivulus kirovskyi* foi representada por 22 itens, com predomínio de invertebrados autóctones, principalmente larvas de Chironomidae, e a baixa amplitude de nicho. *Rivulus obscurus* apresentou 13 itens na dieta, consumindo alimentos de origem autóctone e alóctone, principalmente Hemiptera (ninfas) e Hymenoptera. Essa espécie apresentou maior amplitude de nicho, quando comparada às outras duas espécies; entretanto, houve variação interindividual, sendo que alguns indivíduos apresentaram nicho mais estreito. Houve baixa sobreposição alimentar entre os pares de espécies em ocorrência sintópica quando comparadas com situações de ocorrência isolada nas poças, o que pode indicar a existência de competição entre elas. As três espécies utilizaram os recursos alimentares mais abundantes nas poças, porém apresentaram certo grau de seletividade alimentar, principalmente em relação à origem (autóctone ou alóctone). A ingestão das presas não parece ser determinada exclusivamente pela sua maior oferta ou disponibilidade no ambiente, mas (talvez) pelo seu conteúdo energético, o que estaria de acordo com a teoria de forrageamento ótimo.

ABSTRACT

This study aimed to analyze the trophic relations between *Rivulus micropus*, *R. obscurus* and *R. kirovskyi* in temporary ponds in the Reserva Florestal Adolpho Ducke, Amazonas, Brazil. Sampling was conducted between February and June 2013. A total of 149 specimens of *R. micropus*, 210 of *R. kirovskyi* and 23 of *R. obscurus* were captured. Diet was assessed using the stomach's degree of filling (DF), relative volume (V%) and Frequency of Occurrence (FO%) of food items, that were used for the calculation of the Feeding Index (FI_i). The feeding strategies were presented separately by species and according to the condition of syntopy. Analyses of trophic niche breadth were carried out at the individual and species level (Levins' index), and dietary overlap (Morisita-Horn's index) was calculated between two pairs of species: *R. micropus* with *R. kirovskyi*; and *R. kirovskyi* with *R. obscurus*. The three species were classified as invertivorous. The food spectrum of *R. micropus* included 25 items, represented mainly by Hymenoptera. The diet of *R. kirovskyi* was represented by 22 items, with a predominance of autochthonous resources, especially chironomid larvae, and the niche breadth of the species was narrow. *Rivulus obscurus* presented 13 food items comprised by both autochthonous and allochthonous resources, mainly nymphs of Hemiptera and Hymenoptera; its niche breadth was wider when compared to the other two species, but showed inter-individual variation with some individuals showing narrower trophic niche. There was a very low dietary overlap between pairs of species under syntopic occurrence when compared to the diet of individuals in a single-species condition in the ponds, which may indicate therefore competition and niche displacement. The three species used the most abundant food resources in the ponds, but showed some degree of feeding selectivity, especially in relation to the origin of the items (autochthonous or allochthonous). The ingestion of prey does not seem to be determined only by the abundance or availability in the environment, but perhaps by its energy content, which would be in agreement to the optimal foraging theory.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO.....	1
OBJETIVOS.....	6
Objetivo geral.....	6
MATERIAL E MÉTODOS.....	7
Área de estudo.....	7
Delineamento amostral.....	8
Parcelas aquáticas.....	8
Caracterização de poças marginais temporárias.....	10
Captura dos peixes.....	10
Disponibilidade de presas.....	10
Dieta das espécies de <i>Rivulus</i>	12
Amplitude do Nicho Trófico.....	14
Sobreposição de nichos tróficos.....	15
Seletividade no consumo de presas pelas espécies de <i>Rivulus</i>	15
Análise da Estratégia Alimentar das espécies de <i>Rivulus</i>	16
RESULTADOS.....	18
Caracterização de poças marginais temporárias.....	18
Ocorrência das espécies de <i>Rivulus</i> nas poças.....	18
Dieta das espécies de <i>Rivulus</i> - Índice Alimentar (IAi).....	20
Amplitude do nicho trófico (Índice de Levins).....	24
Sobreposição de nichos tróficos.....	26
Estratégia alimentar das três espécies de <i>Rivulus</i>	27
Disponibilidade e consumo de presas (Índice de Eletividade).....	31

Contribuição dos itens alimentares de origem alóctone e autóctone na dieta das três espécies de <i>Rivulus</i>	34
DISCUSSÃO	35
CONCLUSÕES E CONSIDERAÇÕES FINAIS	40
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	42

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Características limnológicas e estruturais das poças amostradas ao longo de igarapés da Reserva Ducke. X= Média; e DP = desvio-padrão.....	18
Tabela 2: Ocorrência das três espécies de <i>Rivulus</i> nas microbacias da Reserva Ducke. (<i>R. micro</i> = <i>R. micropus</i> ; <i>R. kiro</i> = <i>R. kirovskyi</i> ; <i>R. obs</i> = <i>R. obscurus</i>) e respectivos números de indivíduos..	19
Tabela 3: Amplitude de variação de comprimento padrão (CP) e peso das três espécies de <i>Rivulus</i> . X = média, DP = desvio padrão.....	20
Tabela 4: Classificação taxonômica dos itens alimentares encontrados no conteúdo estomacal das três espécies de <i>Rivulus</i> e respectivos valores do Índice Alimentar (IAi%). (l=larva; n=ninfa; p=pupa; a=adulto).....	22
Tabela 5: Valores de Índice Alimentar para as três espécies de <i>Rivulus</i> nas diferentes situações: <i>R. micropus</i> em coocorrência com <i>R. kirovskyi</i> (MIC+KIR) e de forma isolada (MIC+0); <i>R. kirovskyi</i> em ocorrência <i>R. micropus</i> (KIR+MIC) e com <i>R. obscurus</i> (KIR+OBS), de forma isolada (KIR+0). Os insetos consumidos foram classificados como: a=adulto; l=larva; n=ninfa de exemplares analisados de cada espécie de <i>Rivulus</i>	24
Tabela 6: Densidade (itens/m ²) dos alimentos de origem alóctone, seus valores percentuais e do Índice de Eletividade (Ivlev) calculado para a relação entre disponibilidade e consumo, para as três espécies de <i>Rivulus</i> estudadas nas parcelas aquáticas da Reserva Ducke (a=adulto).....	32
Tabela 7: Densidade (itens/m ²) dos alimentos potenciais de origem autóctone, seus valores percentuais e o Índice de Eletividade (Ivlev) calculado para a relação entre disponibilidade e consumo, para as três espécies de <i>Rivulus</i> estudadas nas parcelas aquáticas da Reserva Ducke. (l=larva, p=pupa, n=ninfa, a=adulto).....	32

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1: Espécies de *Rivulus* estudadas na Reserva Ducke. A) *R. micropus*; B) *R. kirovskyi*; C) *R. obscurus*. 5
- Figura 2: Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD), localizada ao norte da cidade de Manaus (02°53'S, 59°58'W). Fonte: Espírito-Santo (2007). 7
- Figura 3: Mapa da Reserva Florestal Adolpho Ducke. Os pontos em preto indicam as parcelas aquáticas amostradas no presente estudo, e as caixas em branco identificam a microbacia à qual o igarapé pertence (duas letras iniciais), a ordem do igarapé (primeiro número) e local de amostragem (segundo número). 9
- Figura 4: Esquema representativo de uma parcela aquática. Fonte: Sodré (2013). 9
- Figura 5: Diagrama de Costello (1990) modificado por Amundsen *et al.* (1996): Estratégia alimentar (especialização-generalização), a importância das presas (dominante-rara) e a contribuição da amplitude do nicho (CFE= componente fenotípico interindividual e CFI= componente fenotípico intraindividual). 17
- Figura 6: Valores de Índice Alimentar (IAi) observados para a dieta das três espécies de *Rivulus*. Os itens incluídos na figura representam 95% das dietas. (a=adulto; l=larva; n=ninfa). 23
- Figura 7: Valores de amplitude de nicho trófico para *Rivulus micropus* em ocorrência isolada (MIC+0) e quando em ocorrência sintópica com *R. kirovskyi* (MIC+KIR). Kruskal-Wallis, $p = 0,029$ 25
- Figura 8: Valores de amplitude de nicho trófico para *Rivulus kirovskyi* em ocorrência isolada (KIR+0), em ocorrência sintópica com *R. micropus* (KIR+MIC), e em ocorrência sintópica com *R. obscurus* (KIR+OBS). Letras diferentes indicam diferença significativa ($p < 0,05$) entre as situações de coocorrência. 26
- Figura 9: Representação gráfica dos itens alimentares distribuídos de acordo com a abundância específica da presa (AE%) e frequência de ocorrência (FO%) nos estômagos, conforme Amundsen *et al.* (1996), para exemplares de *Rivulus micropus* em ocorrência com *R. kirovskyi* (MIR+KIR) (n=110), e em ocorrência isolada (MIC+0)(n=5). 28
- Figura 10: Representação gráfica dos itens alimentares distribuídos de acordo com a abundância específica da presa (AE%) e frequência de ocorrência (FO%) nos estômagos, conforme Amundsen *et al.* (1996), para exemplares de *Rivulus kirovskyi* em ocorrência com *R. micropus* (KIR+MIC) (n=44), em ocorrência com *R. obscurus* (KIR+OBS) (n=13), e em ocorrência isolada (KIR+0)(n=22). 29

Figura 11: Representação gráfica dos itens alimentares distribuídos de acordo com a abundância específica da presa (AE%) e Frequência de Ocorrência (FO%) nos estômagos, conforme Amundsen *et al.* (1996), para exemplares de *Rivulus obscurus* em ocorrência com *R. kirovskyi* (OBS+KIR) (n=19)..... 30

Figura 12: Análise de correlação entre número de itens alimentares de origem autóctone e área das poças em cada parcela ($r^2=0,282$; $p<0,05$). Cada ponto representa uma parcela, cuja área representa o somatório das áreas de todas as poças presentes na parcela. O número total de itens representa o somatório de todos os itens autóctones coletados com puçá nas poças da parcela... 33

Figura 13: Valores de Eletividade (Índice de Ivlev) calculados para o conjunto de itens alimentares de origem alóctone e autóctone para as três espécies de *Rivulus* estudadas nas parcelas aquáticas da Reserva Ducke. 35

INTRODUÇÃO

Os estudos de alimentação representam importantes fontes de dados para a formulação de modelos para o entendimento de interações intraespecíficas e interespecíficas, como a predação e a competição (Zavala-Camin, 1996). Estudos da dieta de peixes geram informações que proporcionam a compreensão dessas interações, além de revelar as relações entre os peixes e o meio onde vivem (Hahn *et al.*, 1997).

O conhecimento da ecologia trófica de um sistema é fundamental para a compreensão de processos que regulam o funcionamento dos ecossistemas (Blaber, 1997; Cruz-Escalona *et al.*, 2000), já que o papel funcional das espécies no ambiente é fortemente baseado nas relações alimentares. O conhecimento das diversas formas de uso dos recursos gera informações sobre uso do hábitat, disponibilidade de presas e aspectos do comportamento das espécies envolvidas (Guedes, 2010), além de gerar dados para a discussão de aspectos teóricos, como a substituição de espécies no espaço e ao longo do tempo (Schoener, 1974).

A posição de um organismo dentro de uma comunidade e ecossistema é resultante de suas adaptações estruturais, respostas fisiológicas e comportamento específico (por herança e/ou aprendizado), e representa o nicho ecológico da espécie (Odum, 1959). Hutchinson (1957) define esta posição como um espaço multidimensional limitado por um conjunto de fatores bióticos e abióticos. O nicho ecológico de uma espécie revela as adaptações apresentadas pela espécie em relação ao uso de determinados recursos. É possível distinguir o nicho fundamental, representado pelo espaço ocupado na ausência de qualquer pressão vinda de outras espécies competidoras, e nicho realizado, ou seja, a parte do potencial que é realmente ocupada na presença de competidores. Teoricamente, duas espécies com as mesmas necessidades de recursos (com nichos ecológicos semelhantes) não podem coabitar o mesmo ambiente, pois a competição entre elas levaria à exclusão da menos competitiva, caso esses recursos sejam limitados (Volterra, 1926). Essa constatação levou à formulação do Princípio de Gause, ou Princípio da Exclusão Competitiva (Hardin, 1960). Neste sentido, espécies mais próximas, filogeneticamente relacionadas, devem ter requisitos ecológicos similares e provavelmente competem mais intensamente pelos mesmos recursos do que espécies não (ou distantemente) aparentadas (Princípio da Conservação de Nicho - Wiens, 2004; Wiens *et al.*, 2005). A coexistência, porém, é possível se elas utilizam apenas alguns dos mesmos recursos, ou seja, quando a sobreposição de

nicho é apenas parcial (Pianka, 1973; Futuyma, 1993), ou quando o recurso não é fortemente limitante (Volterra, 1926; Margalef, 1986; Pianka, 1994).

As variações morfológicas dos peixes podem ser uma resposta às pressões de seleção natural, resultando em processos de convergência (similaridade morfológica entre espécies relativamente distantes filogeneticamente) ou de divergência (diferenças morfológicas associadas a uma proximidade filogenética) (Peres-Neto, 1999). Schoener (1974) estudou as relações tróficas de espécies simpátricas (que ocorrem nem uma mesma região geográfica) e propôs três condições que permitiriam a coexistência de espécies filogeneticamente próximas ou morfológicamente similares em um ambiente: (1) as espécies exploram habitats ou microhabitats distintos, (2) consomem itens alimentares diferentes, ou (3) estão ativas em períodos diferentes do dia.

Barros (2012) estudou quatro espécies sintópicas de piabas (Characidae) em um igarapé localizado na Reserva Ducke, Manaus, Amazonas, e constatou que as mesmas se segregavam em relação ao uso dos estratos horizontal e vertical da coluna d'água, além de apresentarem diferenças morfológicas ligadas à utilização desses diferentes microhabitats. Essas características facilitam a coocorrência das espécies em um mesmo ambiente e representam formas de partilha dos recursos disponíveis em uma comunidade, o que resulta na diversificação de nichos ecológicos. Quanto mais estreitos os nichos, mais espécies poderiam coexistir em um ambiente; porém, para que várias espécies utilizem simultaneamente um determinado habitat, não é necessária a separação total de nicho, mas apenas uma redução no grau de sobreposição entre eles (Dajoz, 2005), além da disponibilidade do recurso em quantidade suficiente para suprir as necessidades das espécies.

Peixes ocupam uma ampla variedade de nichos ecológicos, fato atribuído à sua grande riqueza de espécies e à impressionante diversidade morfológica (Motta *et al.*, 1995). A enorme biodiversidade presente nas regiões tropicais representa um desafio para que se compreenda como um grande número de espécies coexiste em uma mesma comunidade, e como são partilhados os recursos, cuja disponibilidade sofre intensas variações sazonais (Esteves e Galetti Jr., 1996; Delariva, 1997). Neste sentido, a segregação alimentar é apontada como o mecanismo mais importante na partilha de recursos em assembleias de peixes (Loureiro-Crippa, 2006).

A dieta dos peixes é resultado da interação de vários fatores, como a preferência da espécie pelo alimento, a disponibilidade espacial e temporal desse recurso no ambiente, e o

acesso ao mesmo (Angemeier e Karr, 1984). A maioria dos peixes neotropicais apresenta uma considerável plasticidade em sua dieta, que pode variar em diferentes fases do seu ciclo de vida, com a disponibilidade sazonal do alimento, com os ciclos lunares e anuais, ou mesmo pela seleção ativa dos alimentos, de acordo com a preferência individual (Lowe-McConnell, 1999). Na literatura sobre plasticidade trófica, as espécies de peixes têm sido classificadas em três tipos básicos: generalistas (sem preferência acentuada por uma fonte alimentar, utilizando um amplo espectro de alimentos); especialistas (com dieta restrita a um número relativamente pequeno de itens e usualmente apresentando adaptações morfológicas tróficas); e oportunistas (que podem se alimentar de fontes não usuais em sua dieta, fazendo uso de uma fonte alimentar incomum, quando em abundância (Gerking, 1994; Abelha *et al.*, 2001). No uso do recurso alimentar, a alta sobreposição de nicho ocorre quando o recurso é escasso, a espécie se torna mais generalista e ocorre alta competição com o uso de vários recursos similares; quanto menor a disponibilidade de alimento no meio, maior deverá ser a largura de nicho (Pianka, 2000). Em caso de abundância de recurso, as espécies também podem ter alta sobreposição de nicho, porém pode não haver competição, já que a oferta alimentar é grande o suficiente para suprir a demanda, ou mesmo, existir baixa sobreposição de nicho devido a especialização em poucos recursos, portanto um nicho mais estreito (Matthews, 1998).

Raramente as espécies consomem indiscriminadamente os alimentos disponíveis; ao contrário, quase sempre exibem certo grau de seleção ou preferência por alguns poucos itens (Begon *et al.*, 2007). A preferência é definida quando a proporção de um alimento na dieta é mais alta que no ambiente em que o animal vive. Para se medir a preferência alimentar é necessário examinar a dieta por meio da análise do conteúdo estomacal, mas também estimar a disponibilidade dos diferentes tipos de alimento no ambiente (Begon *et al.*, 2007). Costello (1990) chamou a atenção para a informação sobre a raridade ou dominância das presas que são consumidas, a partir de uma análise gráfica e levando em consideração a abundância de um determinado item e sua frequência de ocorrência. Posteriormente, Amundsen *et al.* (1996), no intuito de aperfeiçoar o método, incluíram também informações sobre a estratégia alimentar e sobre a amplitude do nicho da espécie, o que permitiu uma análise mais acurada das estratégias alimentares das espécies.

Em riachos amazônicos (conhecidos regionalmente como igarapés), nas regiões próximas às cabeceiras, as cadeias alimentares são altamente dependentes de material que vem das matas

ciliares (alóctone). Esses sistemas aquáticos são muito sombreados pela floresta, o que limita a produtividade autóctone, fazendo com que o material de origem alóctone seja a principal fonte alimentar para os organismos ali viventes (Vannote *et al.*, 1980; Angermeier e Karr, 1984; Lowe-McConnell, 1999). Durante o período chuvoso, a elevada precipitação propicia um aumento do volume d'água e o transbordamento lateral do igarapé, formando, conseqüentemente, um conjunto de poças (geralmente pequenas e pouco profundas) ao longo de suas margens. Essas poças são formadas por uma combinação de fatores locais, que incluem os sistemas de raízes da vegetação ripária, a composição do solo, a morfologia do canal do riacho, e a capacidade de retenção da água por barreiras físicas, como troncos e galhos. As poças podem se manter conectadas ao igarapé durante as chuvas, ou ficarem isoladas quando o volume de água se torna reduzido, durante os períodos de estiagem (Pazin *et al.*, 2006). O hidroperíodo (período em que as poças retêm água) pode variar de dias até meses, sendo que algumas poças podem permanecer com água ao longo do ano todo (Pazin *et al.*, 2006).

As poças laterais aos igarapés sustentam um variado conjunto de organismos aquáticos, como invertebrados, anfíbios e peixes, que utilizam temporariamente estes ambientes para alimentação, refúgio e reprodução (Collinson *et al.*, 1995; Pazin *et al.*, 2006; Rodrigues *et al.*, 2010). Peixes do gênero *Rivulus* são encontrados em abundância nessas poças, e a exploração de diferentes fontes de alimento pode ser um dos fatores determinantes para a presença dessas espécies nesse ambiente (Pazin *et al.*, 2006). No período chuvoso, existe um aumento na quantidade e nas dimensões das poças, culminado com o carregamento de material alóctone para dentro das mesmas, o que supostamente resulta em um aumento na disponibilidade de alimentos. Estudos apontam que a maior quantidade de peixes nas poças ocorre justamente no período chuvoso (Pazin, 2004; Espírito-Santo *et al.*, 2009), o que parece corroborar essa hipótese. Entretanto, o uso das poças para outras atividades biológicas, como a reprodução, provavelmente também constitui fator determinante para a presença de uma maior quantidade de peixes nesse período (Espírito-Santo *et al.*, 2009).

A família Rivulidae pertence à ordem Cyprinodontiformes e compreende 242 espécies de pequenos peixes (3,0 a 8,0 cm de comprimento padrão) que habitam principalmente ambientes aquáticos temporários (poças, lagoas e charcos) ao longo das Américas do Sul e Central (Costa, 2003; Costa, 2005). Os rivulídeos são caracterizados por apresentarem corpo subcilíndrico, com o pedúnculo caudal comprimido lateralmente, pelo padrão de colorido exuberante de muitas

espécies, pela cabeça com o topo achatado e coberto por escamas grandes, boca voltada para cima e ausência de nadadeira adiposa (Costa, 2003). Um comportamento peculiar desse gênero é a capacidade de deslocamento entre poças e áreas rasas do canal de igarapés durante a estação chuvosa, por meio de grandes saltos através do ambiente terrestre (Huber, 1992).

Em estudos anteriores do Projeto Igarapés na Reserva Florestal Adolpho Ducke foram observadas diferentes combinações de coocorrência entre três espécies do gênero *Rivulus*: *R. micropus* (Steindachner, 1863), *R. kirovskyi* Costa, 2004 e *R. obscurus* Garman, 1895, que compartilham poças em duas bacias que drenam a área da reserva (Figura 1). As três espécies apresentam diferentes relações de similaridade no formato do corpo, tamanho e características comportamentais, mas parecem ocupar nichos ecológicos diferenciados (J. Zuanon, com. pess.). É possível que algum mecanismo de partilha de recursos esteja atuando na distribuição desigual dessas espécies nos diferentes sistemas de igarapés e poças associadas. Este estudo tem como objetivo principal entender como essas três espécies de *Rivulus* compartilham os recursos alimentares disponíveis no ambiente, sob diferentes situações de coocorrência nas poças.

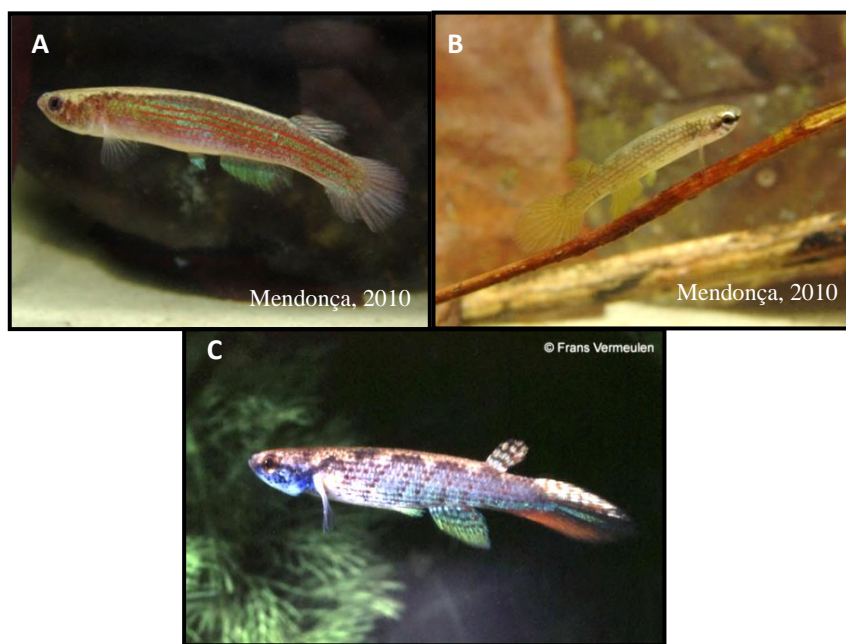


Figura 1: Espécies de *Rivulus* estudadas na Reserva Ducke. A) *R. micropus*; B) *R. kirovskyi*; C) *R. obscurus*.

OBJETIVOS

Objetivo geral

Avaliar as relações tróficas entre três espécies de *Rivulus* (*R. micropus*, *R. obscurus* e *R. kirovskyi*) em diferentes situações de coocorrência, em poças associadas a igarapés da Reserva Ducke, Manaus, Amazonas.

Objetivos específicos

- I. Determinar e comparar a dieta das três espécies de *Rivulus* em poças associadas a igarapés na Reserva Ducke;
- II. Comparar a amplitude e sobreposição de nicho trófico entre as três espécies de *Rivulus* nas poças;
- III. Estimar a disponibilidade de alimento nas poças durante o período chuvoso;
- IV. Relacionar a disponibilidade de recursos alimentares com a dieta das três espécies de *Rivulus* nas poças.

Hipóteses

No presente estudo foram testadas as seguintes hipóteses:

H₁1: A amplitude do nicho trófico das três espécies varia em função das condições de coocorrência entre elas;

H₁2: As espécies apresentam seletividade por presas em relação à disponibilidade de alimento nas poças, o que resulta em dietas distintas.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado na Reserva Florestal Adolpho Ducke, uma área de floresta tropical úmida de terra firme com cerca de 10.000 ha pertencente ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), localizada ao norte da cidade de Manaus (02°53'S, 59°58'W) (Figura 2). A Reserva tem duas bacias hidrográficas, delimitadas por um platô central no sentido norte-sul. A bacia do leste (bacia do igarapé Puraquequara) possui três microbacias: igarapés Tinga, Uberê e Ipiranga; e a bacia do oeste (bacia do igarapé Tarumã) reúne duas microbacias: igarapés Acará e Bolívia. As nascentes da maioria dos igarapés estão localizadas dentro da área reserva com exceção de algumas nascentes do igarapé Bolívia. Com o avanço dos bairros próximos, apenas a porção leste faz contato com a floresta contínua, através de um estreito corredor florestal. Apresenta estação chuvosa de novembro a maio, sendo os meses de março e abril os de maior precipitação. A estação seca ocorre de junho a outubro, sendo setembro normalmente o mês mais seco. A temperatura média anual é de 26°C, com pouca variação térmica durante o ano (Ribeiro *et al.*, 1999).

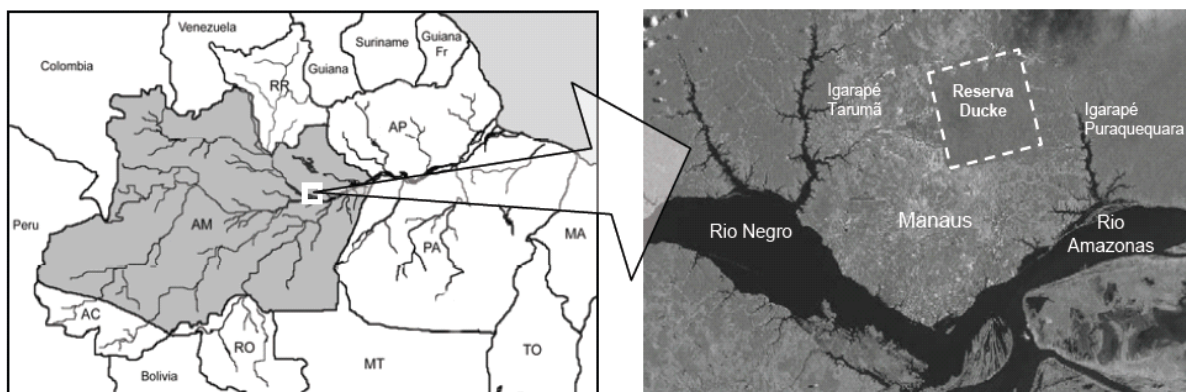


Figura 2: Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD), localizada ao norte da cidade de Manaus (02°53'S, 59°58'W).
Fonte: Espírito-Santo (2007).

As amostragens foram realizadas em quatro microbacias da Reserva Ducke: Acará e Bolívia (Bacia Oeste), Tinga e Ipiranga (Bacia Leste), entre fevereiro e junho de 2013, que corresponde ao período chuvoso na Amazônia Central.

Delineamento amostral

Parcelas aquáticas

Mendonça e colaboradores (2005) estabeleceram parcelas aquáticas permanentes na área da Reserva Ducke. Com base nessas informações, 16 parcelas aquáticas foram amostradas no presente estudo (Figura 3), de acordo com a disponibilidade de poças marginais (Menin, 2005; Pazin *et al.*, 2006) e considerando a presença das espécies de *Rivulus*, a partir de informações disponibilizadas por Pazin *et al.* (2006) e no banco de dados de monitoramento dessas parcelas pela equipe do Projeto Igarapés (J. Zuanon, com. pessoal). Cada parcela inclui um trecho de 50 metros de comprimento ao longo do leito de igarapé (Figura 4).

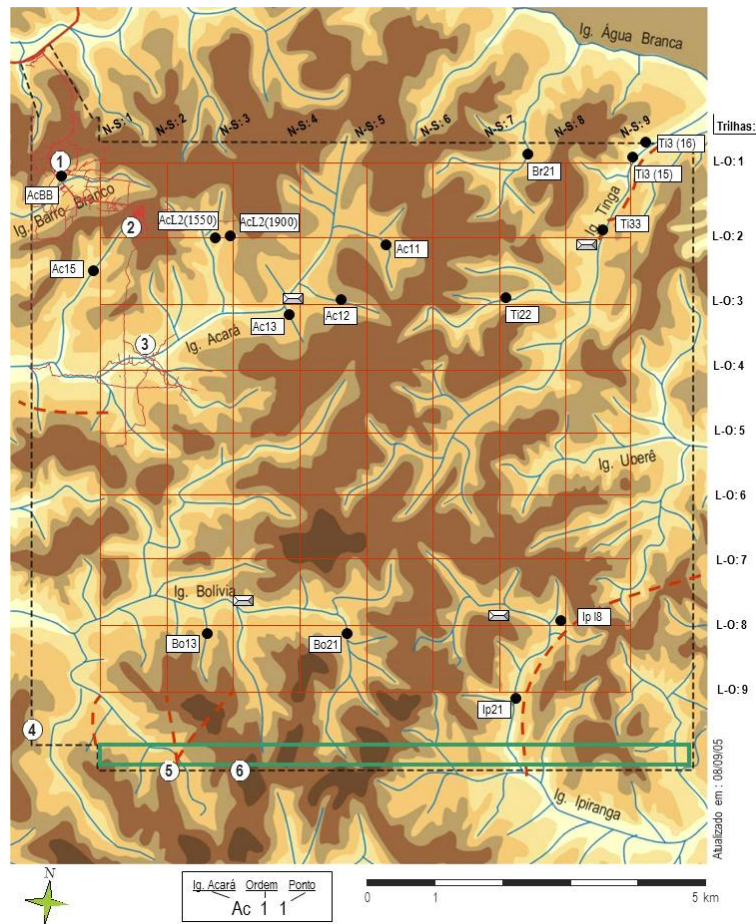


Figura 3: Mapa da Reserva Florestal Adolpho Ducke. Os pontos em preto indicam as parcelas aquáticas amostradas no presente estudo, e as caixas em branco identificam a microbacia à qual o igarapé pertence (duas letras iniciais), a ordem do igarapé (primeiro número) e local de amostragem (segundo número).

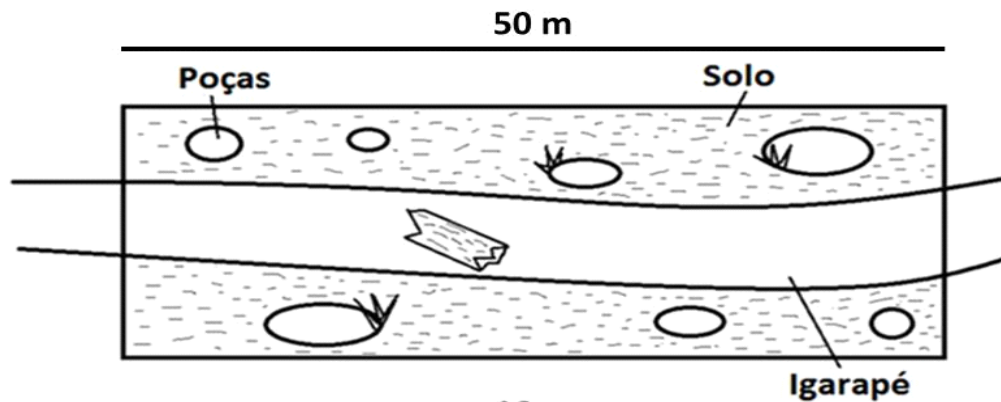


Figura 4: Esquema representativo de uma parcela aquática. Fonte: Sodré (2013).

Caracterização de poças marginais temporárias

Todas as poças marginais existentes ao longo da parcela aquática foram numeradas, de forma que as informações registradas fossem individualizadas. Para a caracterização das poças, registraram-se medidas de profundidade, comprimento e largura, com o uso de trena. Os tipos de substratos do fundo foram classificados visualmente em: areia, liteira grossa, liteira fina, raízes e troncos. As variáveis limnológicas, como potencial hidrogeniônico (pH), oxigênio dissolvido ($\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$), condutividade elétrica ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$) e temperatura ($^{\circ}\text{C}$) foram mensuradas com o uso de aparelho multiparamétrico portátil.

Captura dos peixes

Os peixes foram coletados no período diurno com o uso de pequenos puçás. Cada poça foi vasculhada por um período de 5 minutos contínuos ou até nenhum peixe fosse capturado. Após a coleta, os exemplares foram imediatamente sacrificados com uma dose letal de anestésico (Eugenol) e em seguida fixados em formol a 10%, para preservar ao máximo a integridade do conteúdo estomacal.

Disponibilidade de presas

Para estimar a disponibilidade de presas de origem alóctone, ou seja, oriundas da floresta ripária, foram distribuídas ao acaso seis bandejas plásticas (50 cm x 35 cm) em cada parcela, dispostas próximas às poças, totalizando 90 amostras ($15,75 \text{ m}^2$). Em cada bandeja, utilizou-se uma solução de água com detergente em quantidade suficiente para cobrir o fundo da bandeja. As mesmas permaneceram instaladas por um período de 24 horas (adaptações de Rezende e Mazoni, 2006). Com uso de pinça, os macroinvertebrados foram recolhidos e colocados em tubos tipo Eppendorf contendo solução alcoólica a 70%. Em laboratório as presas foram identificadas ao

nível taxonômico mais preciso possível e a densidade de cada grupo taxonômico calculada em função da área da bandeja ($\text{ind}/\text{m}^2/24\text{h}$).

Para estimativas da disponibilidade de presas autóctones foram realizadas coletas de invertebrados aquáticos em até seis poças ao acaso por parcela (algumas parcelas possuíam menos de seis poças), totalizando 81 amostras ($70,98 \text{ m}^2$). O esforço de captura foi padronizado em oito investidas com um puçá de malha fina (1,0 mm) em cada poça. As coletas dos invertebrados autóctones foram sempre realizadas após a coleta dos peixes; isso foi necessário porque as espécies de *Rivulus* poderiam saltar para fora d'água durante as amostragens de invertebrados, atrapalhando a coleta de peixes. Uma pré-triagem do material coletado com o puçá foi feita no local, retirando-se galhos, folhas grandes e outros detritos. Posteriormente, o material foi acondicionado em sacos plásticos etiquetados e contendo solução alcoólica a 70%. Por se tratar de uma coleta no período chuvoso, algumas dificuldades em campo foram encontradas, como a perda de todo o conteúdo das bandejas em uma parcela (IP21). Devido a essa situação, a disponibilidade de presas alóctones e autóctones dessa parcela foi desconsiderada, sendo assim coletado material de disponibilidade de apenas 15 parcelas.

No laboratório de Sistemática e Ecologia de Peixes, o material coletado nas poças foi lavado com peneira de malha fina, triado sob microscópio estereoscópico e acondicionado em solução alcoólica em tubos Eppendorf. Para as identificações foram utilizadas as chaves taxonômicas contidas nos trabalhos de Hamada e Ferreira-Klepper (2012), Rafael *et al.* (2012), e Merrit e Cummins (1996). A identificação dos invertebrados, em níveis de ordem e família, foi feita com ajuda de especialistas do Laboratório de Citotaxonomia de Insetos Aquáticos do INPA. A densidade de cada grupo de invertebrados/presas foi calculada em função da área da poça (em m^2), tendo como base para o cálculo a figura geométrica de uma elipse ($A = \pi ab$; onde: a=comprimento, b=largura).

Dieta das espécies de *Rivulus*

Em laboratório os peixes foram medidos (comprimento padrão - CP, em cm) com uso de paquímetro digital, e pesados (g) por meio de uma balança de precisão. Cada indivíduo foi fixado com pequenos alfinetes sobre uma placa de isopor e teve a cavidade abdominal aberta com bisturi e tesoura cirúrgica.

O Grau de Repleção estomacal (GR) de cada exemplar foi determinado por meio da análise visual da quantidade de alimento contida no estômago, expressa em porcentagem (Hahn *et. al.*, 1997) GR: 0= vazio; 25%= até um quarto do volume do estômago preenchido com alimento; 50% = entre um quarto e metade do volume com alimento; 75%= acima da metade e até três quartos do volume preenchidos com alimento; e 100%= estômago completamente cheio, com paredes distendidas. O conteúdo estomacal foi retirado, e os itens separados sob microscópio estereoscópico. A fim de caracterizar a dieta alimentar das três espécies, foram utilizadas as medidas de Frequência de Ocorrência (Hynes, 1950; Hyslop, 1980) e o Volume Relativo dos itens alimentares (Soares, 1979):

Frequência de Ocorrência (FO% = n° de vezes que um determinado item ocorreu em relação ao total de estômagos analisados com alimento, expresso em porcentagem):

$$FO\% = \frac{ei}{E} * 100$$

FO%: Frequência percentual de ocorrência de determinado item alimentar;

ei: quantidade de estômagos com o item *i*;

E: número total de estômagos com conteúdo alimentar.

Volume Relativo (V% = volume de um determinado item em relação ao volume total de alimento no estômago, em porcentagem):

$$V\% = \frac{vi}{VT} * 100$$

V%: Porcentagem volumétrica do item amostrado;

v_i : volume do item i amostrado;

VT : volume total dos itens amostrados.

Essas duas medidas foram combinadas para o cálculo do Índice Alimentar (IA_i) (Kawakami e Vazzoler, 1980) de cada categoria de alimento. O IA_i determina a importância efetiva do item na alimentação da espécie e contribui para análises de possíveis similaridades e sobreposição alimentar entre duas espécies. O seu cálculo é expresso a seguir:

$$IA_i = \frac{(F_i * V_i)}{\sum_{x=1}^n (F_i * V_i)} * 100$$

Onde:

IA_i : Índice alimentar;

F_i : frequência de ocorrência (%) do determinado item;

V_i : volume (%) do determinado item.

Para o cálculo do IA_i os valores de volume relativo de cada item alimentar foram multiplicados pelo Grau de Repleção do estômago, de forma a corrigir as eventuais distorções geradas pelo uso de porcentagens na descrição do conteúdo estomacal de cada exemplar analisado.

Amplitude do Nicho Trófico

Para demonstrar o nível relativo de especialização nas dietas em nível de espécie e indivíduos foram calculadas as amplitudes de nicho trófico, segundo o Índice de Levins (Krebs, 1989). Para o cálculo de p_j foram aplicados os valores do volume de cada item alimentar. Sua equação é expressa a seguir:

$$B = \frac{1}{\sum p_j^2}$$

Onde:

B : amplitude do nicho trófico;

p_j : proporção de cada item alimentar na dieta

$$B_A = \frac{B-1}{n-1}$$

A amplitude do nicho trófico foi padronizada por meio da expressão matemática de Hurlbert (1978), que varia de 0 (zero), quando uma espécie consome somente um tipo de alimento, a 1 (um), quando uma espécie consome diversos tipos de alimento em proporções similares:

Onde:

B_A : amplitude do nicho trófico padronizada;

B : amplitude do nicho trófico (Índice de Levins);

n : número total de itens na dieta da espécie.

Sobreposição de nichos tróficos

A similaridade entre as dietas das três espécies de *Rivulus* foi calculada por meio do Índice simplificado de Morisita-Horn (Horn, 1966; Krebs, 1998). Para esse cálculo, utilizou-se os valores do IAI para a proporção de cada item alimentar. Sua medida é uma escala que varia de 0 (zero), indicando ausência de sobreposição ou similaridade entre as dietas, a 1 (um), indicando sobreposição completa. O seu cálculo é expresso a seguir:

$$C_H = \frac{2 \sum_i^n p_{ij} p_{ik}}{\sum_i^n p_{ij}^2 + \sum_i^n p_{ik}^2}$$

Onde:

C_H : Índice de Morisita de sobreposição entre as espécies j e k ;

p_{ij} : proporção de alimento i no total de alimentos usados pela espécie j ;

p_{ik} : proporção de alimento i no total de alimentos usados pela espécie k ;

n : número total de itens alimentares.

Seletividade no consumo de presas pelas espécies de *Rivulus*

Para relacionar a disponibilidade e uso de recursos alimentares (presas) pelas espécies de *Rivulus* foi utilizado o Índice de Eletividade de Ivlev (1961). Os valores do índice variam entre -1,0 e +1,0, onde valores positivos indicam preferência, ou seja, consumo proporcionalmente maior do que a disponibilidade no ambiente, e valores negativos indicam rejeição, ou seja, consumo menor que a disponibilidade; valores próximos a 0 (zero) indicam consumo diretamente proporcional à abundância das presas no ambiente (Krebs, 1989). No presente trabalho, valores maiores que $E_i = 0,60$ foram considerados altos (Pinto e Uieda, 2007; Carvalho, 2008). A percentagem de presas i na dieta (r_i) foi representada pelos valores de Volume Relativo (V%) das presas nas dietas das espécies. A percentagem da presa i no ambiente (n_i) foi representada pelos

valores de densidades de presas (ind.m²) nas amostras (bandejas e coleta com puçá nas poças). Nessas análises, a contribuição das presas autóctones e alóctones foi avaliada separadamente.

$$E = \frac{(r_i - n_i)}{(r_i + n_i)}$$

Onde:

E_i: Índice de eletividade para presa *i*;

r_i: percentagem da presa *i* na dieta;

n_i: percentagem da presa *i* no ambiente.

Análise da Estratégia Alimentar das espécies de *Rivulus*

A elaboração de gráficos para a análise do tipo de estratégia alimentar (especialista ou generalista) foi proposta inicialmente por Costello (1990), com base na importância da presa consumida (rara ou dominante). Posteriormente, Amundsen *et al.*, (1996) fizeram modificações visando uma análise mais detalhada da estratégia alimentar e dos componentes individuais de amplitude de nicho trófico, considerando as variações fenotípicas interindividuais (CFEs) e intraindividuais (CFIs) (Figura 5). O gráfico apresenta uma estrutura bidimensional, com dois parâmetros: a abundância específica da presa (*AE%*) e a frequência de ocorrência (*FO%*). Para o cálculo da abundância específica da presa considera-se a porcentagem com que esta presa ocorre em relação ao total dos estômagos que contenham esta presa. No presente estudo, foram utilizados os valores de volume dos itens para o cálculo de abundância específica.

$$AE = \frac{si}{STi} * 100$$

Onde:

AE: Abundância Específica da presa;

si: volume da presa *i* no conteúdo estomacal;

STi: volume total de alimentos dos predadores com a presa *i* no estômago.

As análises gráficas das estratégias alimentares das três espécies de *Rivulus* foram comparadas com o gráfico proposto por Amundsen *et al.* (1996), onde os eixos representam a estratégia alimentar, a importância das presas e a contribuição da alimentação dos indivíduos para o nicho ecológico, conforme a Figura 5. Os gráficos foram elaborados para representar as diferentes situações de coocorrência entre as espécies de *Rivulus* nas poças.

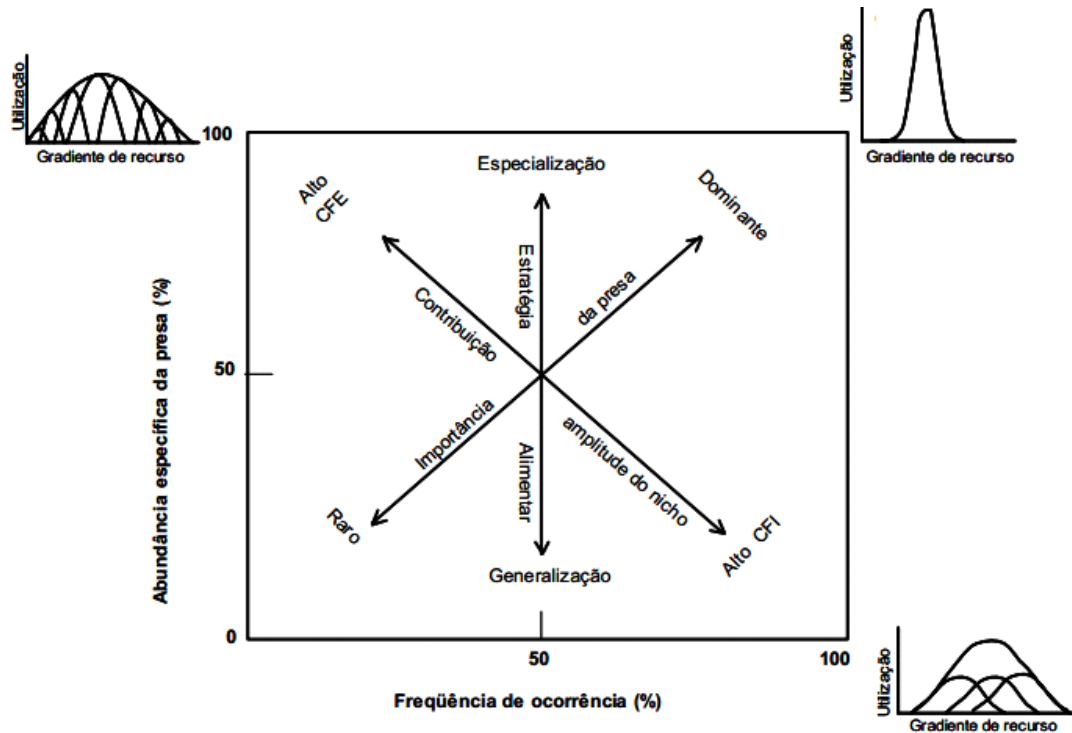


Figura 5: Diagrama de Costello (1990) modificado por Amundsen *et al.* (1996): Estratégia alimentar (especialização-generalização), a importância das presas (dominante-rara) e a contribuição da amplitude do nicho (CFE= componente fenotípico interindividual e CFI= componente fenotípico intraindividual).

RESULTADOS

Caracterização de poças marginais temporárias

As poças apresentaram variações quanto à área (0,03 a 5,01 m²) e profundidade (1,44 a 47,78 cm), bem como em relação aos diferentes parâmetros físico-químicos mensurados. O pH foi ácido, com média de 3,6. O oxigênio dissolvido foi um dos parâmetros mais variáveis, com mínimo de 0,09 e máximo de 4,45 mg*l⁻¹. A temperatura média da água foi de 24,91⁰C e a condutividade variou entre 12 e 43 µS*cm⁻¹. De modo geral todas as poças apresentaram substrato semelhante, composto principalmente de sedimento fino argiloso, coberto por uma camada espessa de folhiço e raízes (Tabela 1).

Tabela 1: Características limnológicas e estruturais das poças amostradas ao longo de igarapés da Reserva Ducke. X= Média; e DP = desvio-padrão.

Parâmetros	pH	O ₂	T ⁰	Condutividade (µ s.cm ⁻¹)	Área (m ²)	Profundidade (cm)
Intervalo	3,6-6,65	0,09-4,45	23,8-28,08	12,00-43,00	0,03-5,01	1,44-47,78
X±DP	4,61±0,59	2,28 ±1,15	24,91±0,59	21,11 ±8,30	0,81-0,90	5,85±4,8

Ocorrência das espécies de *Rivulus* nas poças

As três espécies de *Rivulus* foram coletadas em 16 parcelas nas quatro microbacias, sendo sete localizadas na microbacia do igarapé Acará, duas no Bolívia, duas no Ipiranga e cinco no Tinga. No total, foram coletados 382 indivíduos, sendo 149 *R. micropus*, 210 *R. kirovskyi* e 23 *R. obscurus*. Devido ao baixo número de indivíduos coletados em algumas parcelas, estabeleceu-se um número mínimo de três indivíduos (N≥3) para considerar a espécie presente na parcela e passível de inclusão nas análises de coocorrência.

Situações de coocorrência de duas espécies de *Rivulus* foram observadas nas quatro microbacias, mas não houve nenhum registro de coocorrência das três espécies em uma mesma parcela. *Rivulus micropus* e *R. kirovskyi* coocorreram nas quatro microbacias, e *R. kirovskyi* e *R.*

obscurus coocorreram apenas na microbacia do Tinga. Foi registrada também ocorrência isolada de *R. micropus* em uma parcela localizada na microbacia do Ipiranga, e de *Rivulus kirovskyi* em parcelas nas bacias do Acará e Tinga (Tabela 2).

Rivulus micropus foi a espécie que atingiu o maior tamanho, com comprimento padrão (CP) máximo de 45,82 mm peso máximo de 1,57 g. *Rivulus kirovskyi* foi a espécie com o menor tamanho máximo observado (22,43 mm CP) e menor peso máximo (1,06 g). *Rivulus obscurus* ocupou uma posição intermediária, com tamanho e peso máximos de 25,2 mm CP e 0,30 g (Tabela 3).

Tabela 2: Ocorrência das três espécies de *Rivulus* nas microbacias da Reserva Ducke. (*R. micro*= *R. micropus*; *R. kiro*= *R. kirovskyi*; *R. obs*= *R. obscurus*) e respectivos números de indivíduos. Os números entre parênteses representam o número de parcelas estudadas em cada microbacia .

Situações de ocorrência	Microbacias				Total
	Acará (7)	Bolívia (2)	Tinga (5)	Ipiranga (2)	
1 <i>R. micro</i> x <i>R. kiro</i> x <i>R. obs</i>	–	–	–	–	–
2 <i>R. micro</i> x <i>R. kiro</i>	52/57	9/23	75/30	5/17	141/127
3 <i>R. kiro</i> x <i>R. obs</i>	–	–	23/28	–	23/28
4 <i>R. micro</i> x <i>R. obs</i>	–	–	–	–	–
5 <i>R. micro</i>	–	–	–	8	8
6 <i>R. kiro</i>	38	–	17	–	55
7 <i>R. obs</i>	–	–	–	–	–
Total	147	32	173	30	382

Tabela 3: Amplitude de variação de comprimento padrão (CP) e peso das três espécies de *Rivulus*. X = média, DP = desvio padrão.

Espécies	Nº	Intervalo CP (mm)	X ± DP	Intervalo peso (g)	X ± DP
<i>R. micropus</i>	149	10,75 - 45,82	25,05 ± 9,2	0,01 - 1,57	0,35± 0,37
<i>R. kirovskyi</i>	210	4,32 - 22,43	15,64 ± 3,95	0,02 - 1,06	0,14± 0,08
<i>R. obscurus</i>	23	11,4 - 25,2	20,18 ± 3,67	0,04 - 0,3	0,17 ± 0,07

Dieta das espécies de *Rivulus* - Índice Alimentar (IAi)

Foi observada uma alta frequência de estômagos vazios nos 382 exemplares analisados. *Rivulus kirovskyi* apresentou maior número de estômagos vazios (131 indivíduos - 62,08%), seguida por *R. micropus* (n= 35; 23,17%) e *R. obscurus* (n= 4; 17,39%).

A análise do conteúdo estomacal das três espécies resultou em 29 tipos de itens alimentares, agrupados nas seguintes categorias: peixes, microcrustáceos (copépodos e cladóceras), aracnídeos (aranhas, pseudoescorpiões e ácaros), insetos (efemerópteros, odonatas, tricópteros, megalópteros, isópodos, blatários, coleópteros, dípteros, hemípteros e himenópteros), detritos (material orgânico amorfo) e fragmentos de insetos. Os itens também foram classificados segundo sua procedência: autóctones (origem aquática), representados por larvas, ninfas, pupas de insetos aquáticos, e alóctones (origem terrestre), representados por insetos terrestres ou formas adultas (aladas). Detrito orgânico foi considerado como de procedência indeterminada (Tabela 4).

Fragmentos de insetos foram comuns e abundantes nas dietas das três espécies, e foram inicialmente registrados como um item alimentar à parte. Entretanto, a fim de evitar interpretações errôneas nos cálculos da amplitude e sobreposição do nicho, já que podem representar partes não identificáveis dos demais insetos ingeridos, o seu volume relativo foi redistribuído proporcionalmente entre os outros itens alimentares na categoria de insetos. Para isso, descontou-se do volume total a fração correspondente aos fragmentos de insetos: $V = V_i * GR / V_t - V_{frag}$ (V_i = volume do item i ; GR = grau de repleção do estômago; V_t = volume total do estômago e V_{frag} = Volume do item fragmento de inseto) (Barros, 2012).

A dieta das três espécies é sumarizada na Tabela 4. *Rivulus micropus* consumiu 25 tipos de itens alimentares, sendo os principais: Hymenoptera ($IAi= 75,95\%$), detritos orgânicos ($IAi= 12,38\%$) e larvas de Chironomidae ($IAi= 4,68\%$); os demais itens ingeridos representaram, juntos, 6,98%. Nas situações onde houve coocorrência com *R. kirowskyi* (MIC+KIR), a dieta de *R. micropus* praticamente repete o padrão geral observado para a espécie: Hymenoptera ($IAi = 77,11\%$), detritos orgânicos ($IAi = 12,03\%$), larvas de Chironomidae ($IAi = 4,34\%$) e outros ($IAi = 6,51\%$) (Tabela 5). Na parcela onde houve ocorrência isolada de *R. micropus* (MIC+0) foram registrados apenas sete tipos de itens alimentares, representados principalmente por larvas de Coleoptera da família Dytiscidae ($IAi= 68,86\%$), seguidos por larvas de Diptera Ceratopogonidae (9,89%), Acari (9,41%) e outros (11,85%) (Tabela 5).

A dieta de *Rivulus kirowskyi* foi composta por 22 itens, com predomínio de larvas de Chironomidae ($IAi= 57,5\%$), detrito orgânico ($IAi= 30,28\%$), larvas de Coleoptera Scirtidae ($IAi= 4,38\%$) e outros ($IAi= 7,83\%$) (Tabela 4). *Rivulus kirowskyi*, quando em ocorrência com *R. micropus* (KIR+MIC), apresentou redução no número de tipos de itens alimentares consumidos ($n= 17$). Nesta situação, os principais alimentos ingeridos foram larvas de Diptera Chironomidae ($IAi=38,85\%$), detrito orgânico ($IAi=36,96\%$), larvas de Coleoptera Scirtidae ($IAi=9,62\%$) e outros (14,57%) (Tabela 5). Quando em ocorrência sintópica com *R. obscurus* (KIR+OBS), *R. kirowskyi* reduziu ainda mais a variedade de itens ingeridos ($n= 6$), representados principalmente por larvas de Diptera Chironomidae ($IAi= 85,06\%$), detrito orgânico ($IAi= 9,58\%$) e outros ($IAi= 5,33\%$) (Tabela 5). Em duas parcelas na microbacia do Acará e uma no Tinga, esta espécie foi encontrada isolada (KIR+0); nesta situação, os exemplares analisados haviam consumido 14 tipos de itens alimentares, sendo os principais: larvas de Diptera Chironomidae ($IAi = 42,41\%$), detrito orgânico ($IAi = 39,95\%$), pupas de Diptera ($IAi = 6,03\%$), larvas de Coleoptera Scirtidae ($IAi=5,80\%$) e outros (soma dos $IAi = 5,81\%$) (Tabela 5).

Rivulus obscurus esteve apenas em sintopia com *R. kirowskyi* (OBS+KIR). A dieta de *R. obscurus* compreendeu 13 itens, principalmente ninfas de Hemiptera Corixidae ($IAi= 30,80\%$), Hymenoptera ($IAi= 20,65\%$), detrito orgânico ($IAi= 16,42\%$), ninfas de Ephemeroptera ($IAi= 9,91\%$), Acari ($IAi= 7,69\%$), ninfas de Hemiptera Naucoridae ($IAi= 4,13\%$) e outros (10,4%) (Tabela 4). Apesar da dieta variada, alguns poucos itens se destacam para cada espécie (Figura 6).

Tabela 4: Classificação taxonômica dos itens alimentares encontrados no conteúdo estomacal das três espécies de *Rivulus* e respectivos valores do Índice Alimentar (IAi%). (l=larva; n=ninfa; p=pupa; a=adulto).

ITENS	<i>R. micropus</i> (n=115) <i>R. kirovskyi</i> (n=80) <i>R. obscurus</i> (n=19)		
	IAi		
Filo Chordata			
Classe Actinopterygii			
Ordem Siluriformes			
Superfamília Loricarioidea			
Família Callichthyidae	0,05	-	-
Filo Arthropoda			
Subfilo Crustacea			
Copepoda/Cladocera	0	0,02	0,15
Subfilo Cheliceriformes			
Classe Chelicerata			
Subclasse Arachnida			
Ordem Acari	3,11	2,18	7,69
Ordem Pseudoscorpionida	0,01	-	-
Ordem Araneae	0,11	0,06	-
Subfilo Atelocerata			
Superclasse Hexapoda			
Classe Insecta			
Ordem Ephemeroptera (n)	0,28	0,98	9,92
Ordem Odonata (n)	0,04	-	4,13
Ordem Trichoptera (l)		0,27	-
Ordem Megaloptera (l)	0,03	0,02	-
Ordem Isoptera (a)	0,25	-	-
Ordem Blattaria (a)	-	0,01	-
Ordem Coleoptera (l+a)			
Família Noteridae (a)	0,02	-	-
Família Dytiscidae (l)	0,23	-	1,03
Família Hydrophilidae (l)	0,22	0,12	1,45
Família Scirtidae (l)	0,46	4,38	-
Coleoptera não. Id (a)	0,3	0,57	-
Coleoptera não id. (l)	0,28	1,23	-
Coleoptera terrestre (a)	0,12	0,01	-
Ordem Diptera			
Família Ceratopogonidae (l)	0,25	0,17	1,03
Família Chironomidae (l)	4,68	57,5	1,96
Diptera não id. (p)	0,27	0,81	
Diptera não id. (a)	0,2	0,35	0,62
Diptera não id. (l)	0,19	-	-
Ordem Hemiptera			
Família Naucoridae (a+n)	-	0,12	4,13
Família Corixidae (a+n)	0,02	0,04	30,8
Hemiptera não id. (a+n)	0,54	0,01	-
Ordem Hymenoptera (a)	75,95	0,74	20,66

Detritos orgânicos	12,38	30,28	16,42
Total	100,00	100,00	100,00

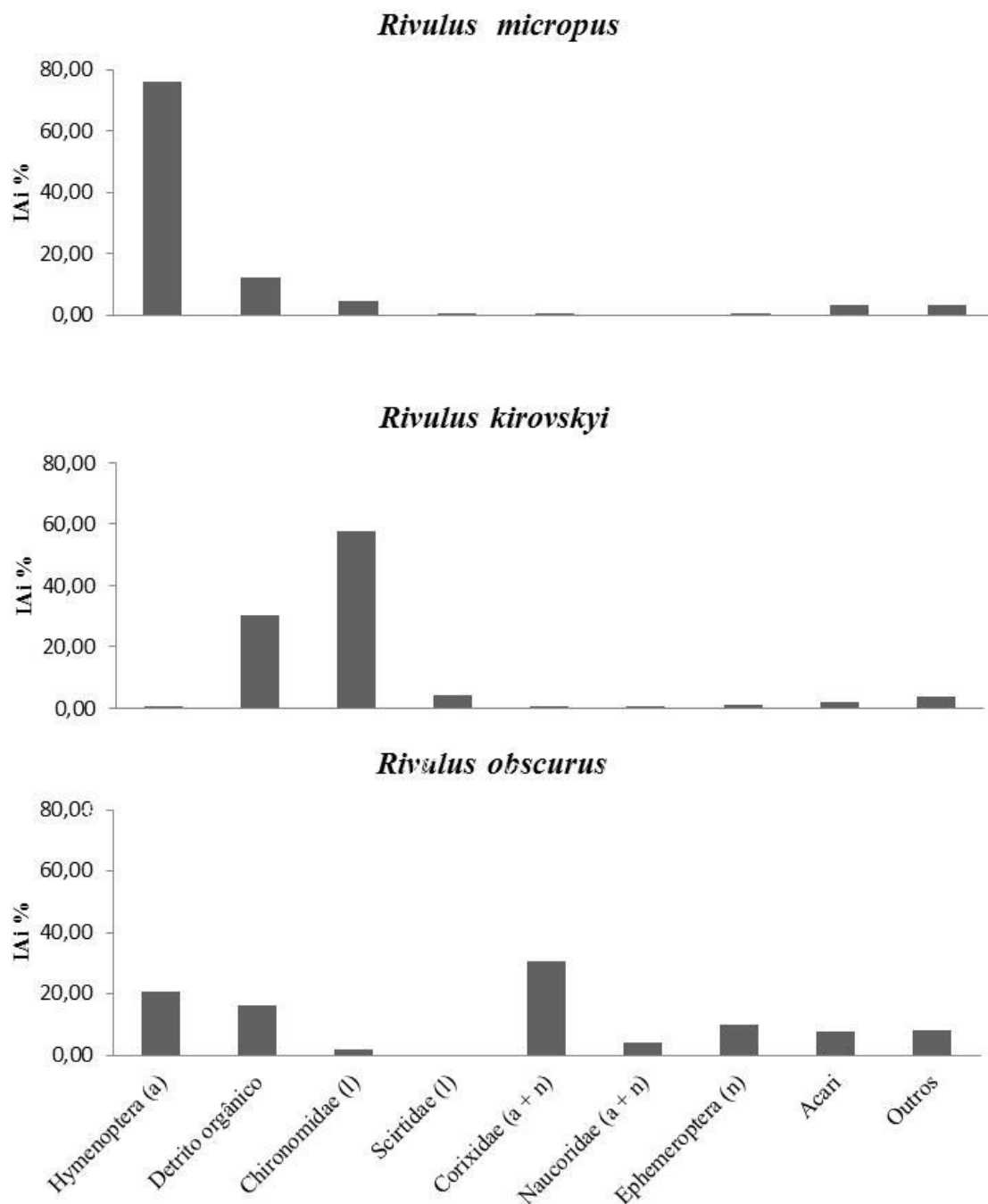


Figura 6: Valores de Índice Alimentar (IAi) observados para a dieta das três espécies de *Rivulus*. Os itens incluídos na figura representam 95% das dietas. (a=adulto; l=larva; n=ninfa).

Tabela 5: Valores de Índice Alimentar para as três espécies de *Rivulus* nas diferentes situações: *R. micropus* em coocorrência com *R. kirovskyi* (MIC+KIR) e de forma isolada (MIC+0); *R. kirovskyi* em ocorrência *R. micropus* (KIR+MIC) e com *R. obscurus* (KIR+OBS), de forma isolada (KIR+0); e *R. obscurus* em coocorrência com *R. kirovskyi* (OBS+KIR). Os insetos consumidos foram classificados como: a=adulto; l=larva; n=ninfa de exemplares analisados de cada espécie de *Rivulus*.

Itens alimentares	Índice Alimentar					
	n=110	n=05	n=44	n=13	n=22	n=19
	MIC+KIR	MIC+0	KIR+MIC	KIR+OBS	KIR+0	OBS+KIR
Megaloptera (n)	0,03	3,18	-	-	0,34	-
Ceratopogonidae (l)	0,2	9,89	0,43	-	0,1	1,03
Chironomidae (l)	4,34	-	38,85	85,07	42,41	1,96
Tabanidae (l)	-	-	0,54	-	-	-
Diptera não id. (l)	0,2	-	-	-	-	-
Diptera (p)	0,28	-	0,36	-	6,03	0,62
Diptera (a)	0,21	-	1,51	-	-	-
Naucoridae (a+n)	-	-	0,54	-	-	4,13
Corixidae (a+n)	0,02	-	0,18	-	-	30,8
Hemiptera não id. (a+n)	0,56	-	-	-	0,24	-
Hymenoptera (a)	77,11	0,88	0,18	1,71	0,6	20,66
Ephemeroptera (n)	0,28	-	2,49	0,39	-	9,92
Trichoptera (l)	-	-	0,54	-	0,13	-
Dytiscidae (l)	0,06	68,86	-	-	-	1,03
Scirtidae (l)	0,47	-	9,62	-	5,8	-
Hydrophilidae (l)	0,23	-	0,54	-	-	1,45
Coleoptera não id. (l)	0,29	-	5,31	-	-	-
Noteridae (a)	0,02	-	-	-	-	-
Coleoptera terrestre (a)	0,12	-	0,05	-	-	-
Coleoptera não id. (a)	0,31	-	0,68	-	2,01	-
Odonata (n)	0,04	-	-	-	-	4,13
Isoptera (a)	0,26	-	-	-	-	-
Blattaria (a)	-	-	-	-	0,24	-
Acari	2,75	9,41	1,22	3,14	1,68	7,69
Araneae	0,12	-	-	0,1	0,25	-
Pseudoscorpionida	0,01	-	-	-	-	-
Cladocera/ Copepoda	-	0,47	-	-	0,21	0,15
Callichthyidae	0,05	-	-	-	-	-
Detrito orgânico	12,04	7,32	36,96	9,59	39,95	16,42
Total	100	100	100	100	100	100

Amplitude do nicho trófico (Índice de Levins)

A análise de amplitude do nicho trófico das espécies complementa e corrobora os resultados obtidos para o Índice Alimentar. Nas parcelas onde *R. micropus* ocorreu isoladamente, o valor de amplitude do nicho ($Ba = 0,037$) foi significativamente maior do que quando em coocorrência com *R. kirovskyi* ($Ba = 0,004$) (KW, $p = 0,029$) (Figura 7).

Rivulus kirovskyi em ocorrência isolada (KIR+0) apresentou amplitude de nicho trófico muito restrita (apenas um tipo de item alimentar consumido; $Ba = 0,000$), pois a maioria dos indivíduos da espécie consumiu apenas um tipo de alimento (larvas de Diptera). Mesmo quando em coocorrência com *R. micropus* (KIR+MIC), a dieta de *R. kirovskyi* não apresentou diferença significativa ($Ba = 0,000$; KW, $p = 0,826$). Entretanto, quando em coocorrência com *R. obscurus* (KIR+OBS), a amplitude de nicho trófico de *R. kirovskyi* foi significativamente maior ($Ba = 0,145$) do que na condição isolada (KIR+0) (KW, $p = 0,020$) e do que quando em sintopia com *R. micropus* (KIR+MIC) (KW, $p = 0,006$) (Figura 8).

Das três espécies de *Rivulus* analisadas neste estudo, *R. obscurus* foi a que apresentou a maior amplitude de nicho trófico por espécie ($Ba = 0,535$).

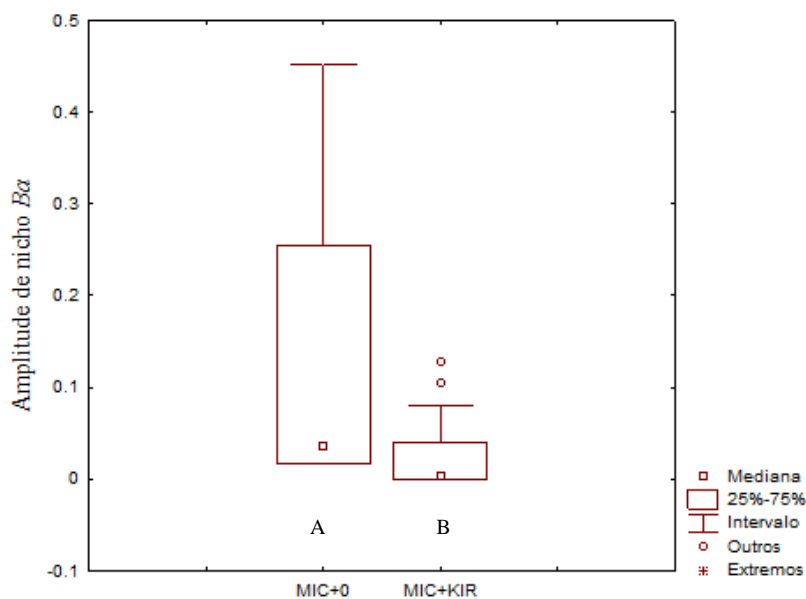


Figura 7: Valores de amplitude de nicho trófico para *Rivulus micropus* em ocorrência isolada (MIC+0) e quando em ocorrência sintópica com *R. kirovskyi* (MIC+KIR). Kruskal-Wallis, $p = 0,029$.

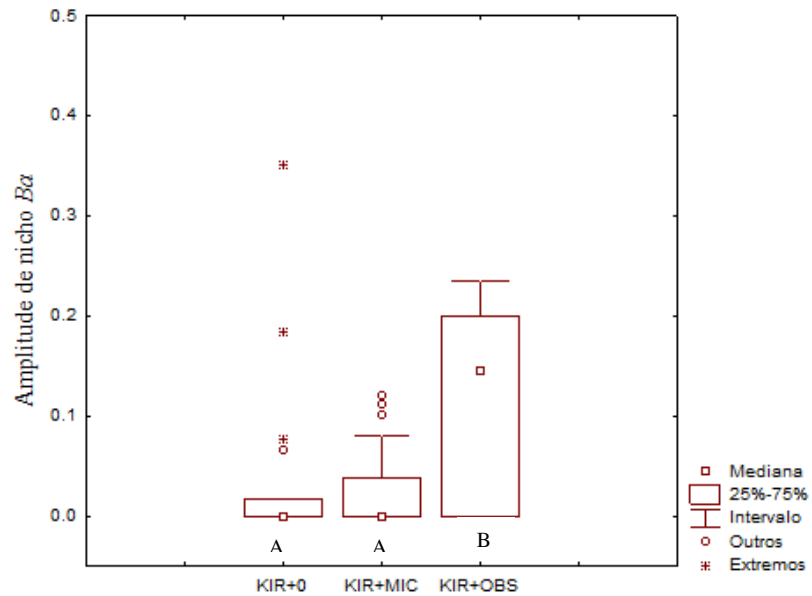


Figura 8: Valores de amplitude de nicho trófico para *Rivulus kirovskyi* em ocorrência isolada (KIR+0), em ocorrência sintópica com *R. micropus* (KIR+MIC), e em ocorrência sintópica com *R. obscurus* (KIR+OBS). Letras diferentes indicam diferença significativa ($p < 0,05$) entre as situações de coocorrência.

Sobreposição de nichos tróficos

A sobreposição das dietas foi comparada entre pares de espécies, de acordo com as situações de coocorrência observadas nas parcelas. A similaridade da dieta de *R. micropus* e *R. kirovskyi* foi muito baixa (Índice de Similaridade de Morisita $C_H = 0,002$). Resultado semelhante foi observado entre *R. kirovskyi* e *R. obscurus* ($C_H: 0,084$).

Estratégia alimentar das três espécies de *Rivulus*

A análise das estratégias alimentares das três espécies de *Rivulus* foi feita com base em gráficos (Amundsen *et al.*, 1996), nas situações de coocorrência e quando ocorrendo isoladamente nas parcelas.

A dieta *Rivulus micropus* quando em coocorrência com *R. kirovskyi* (MIC+KIR) compreendeu 25 itens alimentares, e evidenciou uma estratégia alimentar com tendência à especialização (alto componente fenotípico interindividual = CFE), com alguns indivíduos consumindo predominantemente peixe, Hemiptera, Coleoptera Dytiscidae (larvas) ou aranhas. No entanto, Hymenoptera foi a presa dominante para a maioria dos indivíduos analisados desta espécie (Figura 9). Quando em ocorrência isolada (MIC+0), foram consumidos apenas sete tipos de itens alimentares, com frequências e abundâncias individuais de menos de 50%, o que indica adoção de uma estratégia mais generalista (ou seja, um CFE mais baixo quando em ocorrência isolada nas parcelas) (Figura 9).

Rivulus kirovskyi em coocorrência com *R. micropus* (KIR+MIC) apresentou dieta composta por 17 itens. Nessa condição, alguns indivíduos de *R. kirovskyi* consumiram predominantemente Trichoptera (larvas), Hymenoptera, Diptera (pupas), Coleoptera Scirtidae (larvas) ou Ephemeroptera (ninfa) (embora com frequências de ocorrência baixas), indicando um alto CFE (Figura 10). Quando em ocorrência sintópica com *R. obscurus* (KIR+OBS), *R. kirovskyi* consumiu apenas seis tipos de itens alimentares e apresentou estratégia alimentar com tendência à especialização. Alguns indivíduos consumiram predominantemente Hymenoptera, no entanto, larva de Diptera Chironomidae foi a presa dominante para a maioria dos indivíduos analisados. Em ocorrência isolada (KIR+0) a espécie também apresentou estratégia alimentar com tendência à especialização de alguns indivíduos no consumo de Coleoptera (adultos) e Diptera (pupas), com alto CFE.

Rivulus obscurus coocorreu apenas com *R. kirovskyi* (OBS+KIR). Sua dieta compreendeu 13 tipos de itens alimentares, e houve especialização de alguns indivíduos no consumo de Dipteras Ceratopogonidae (larvas) e adultos, Hemiptera, Hymenoptera, Ephemeroptera e Coleoptera Hydrophilidae (larvas). Nenhum tipo de presa foi considerado dominante na dieta, resultando em um alto CFE (Figura 11).

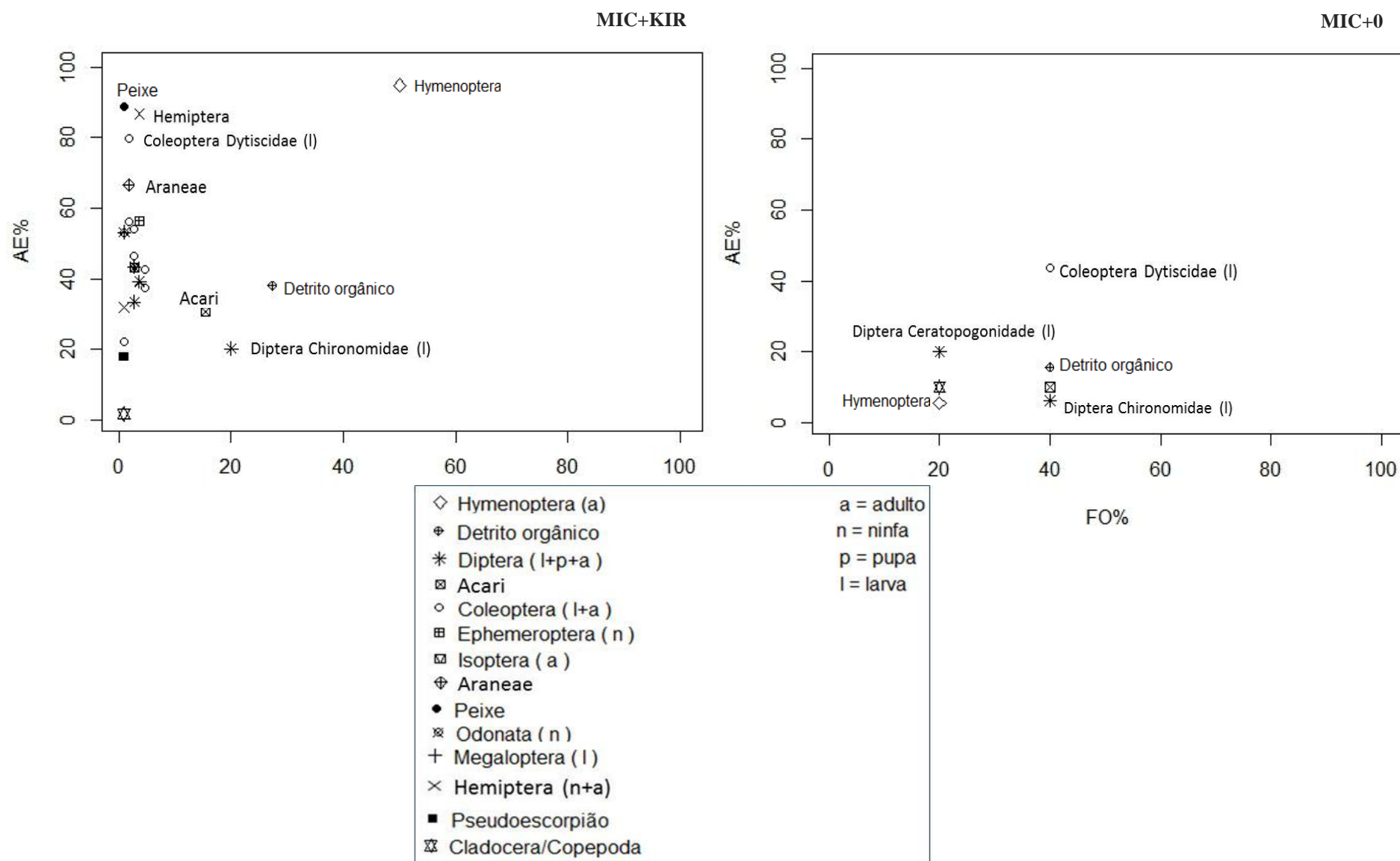


Figura 9: Representação gráfica dos itens alimentares distribuídos de acordo com a abundância específica da presa (AE%) e frequência de ocorrência (FO%) nos estômagos, conforme Amundsen *et al.* (1996), para exemplares de *Rivulus micropus* em ocorrência com *R.kirovskyi* (MIR+KIR) (n=110), e em ocorrência isolada (MIC+0)(n=5).

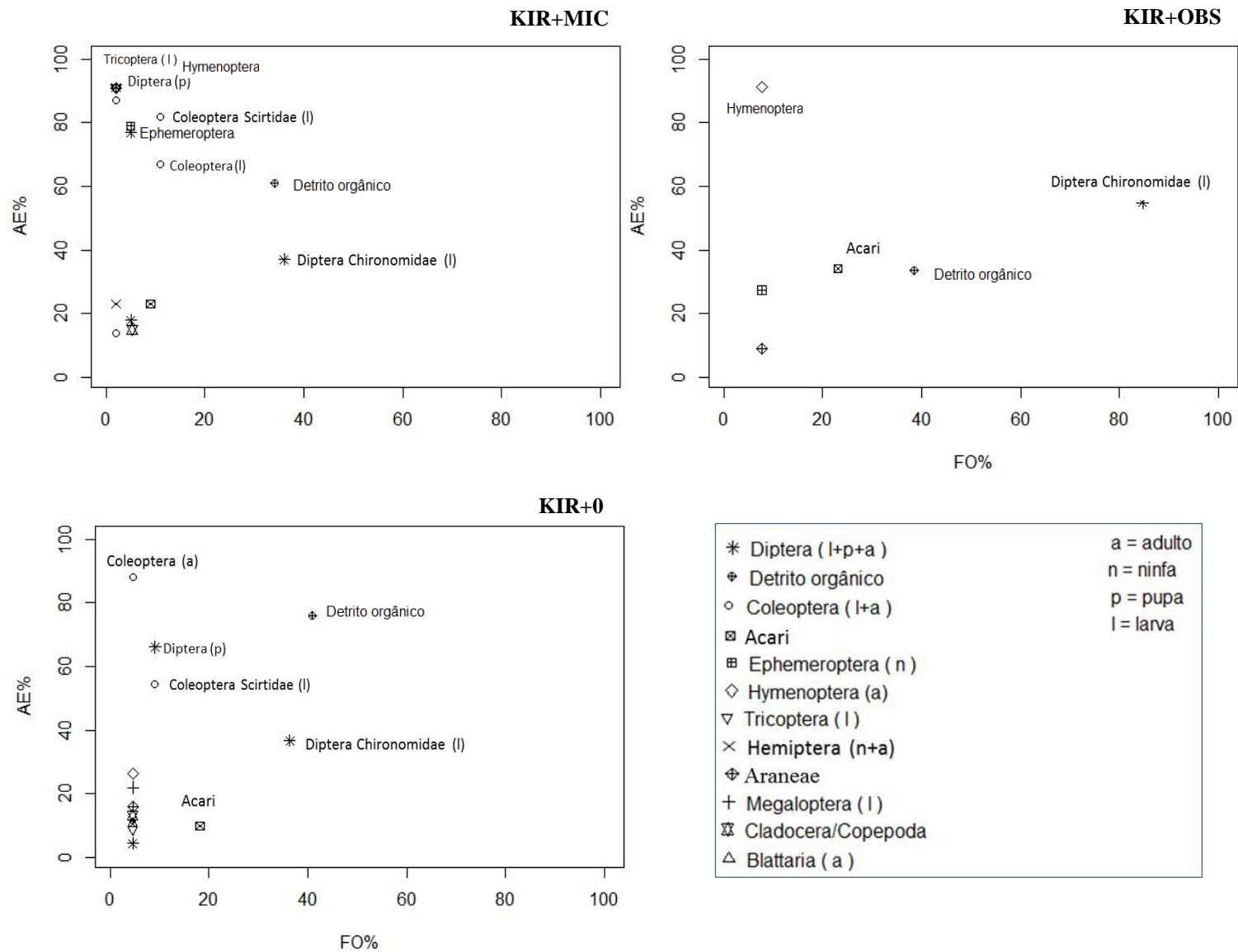


Figura 10: Representação gráfica dos itens alimentares distribuídos de acordo com a abundância específica da presa (AE%) e frequência de ocorrência (FO%) nos estômagos, conforme Amundsen *et al.* (1996), para exemplares de *Rivulus kirovskyi* em ocorrência com *R. micropus* (KIR+MIC) (n=44), em ocorrência com *R. obscurus* (KIR+OBS) (n=13), e em ocorrência isolada (KIR+0)(n=22).

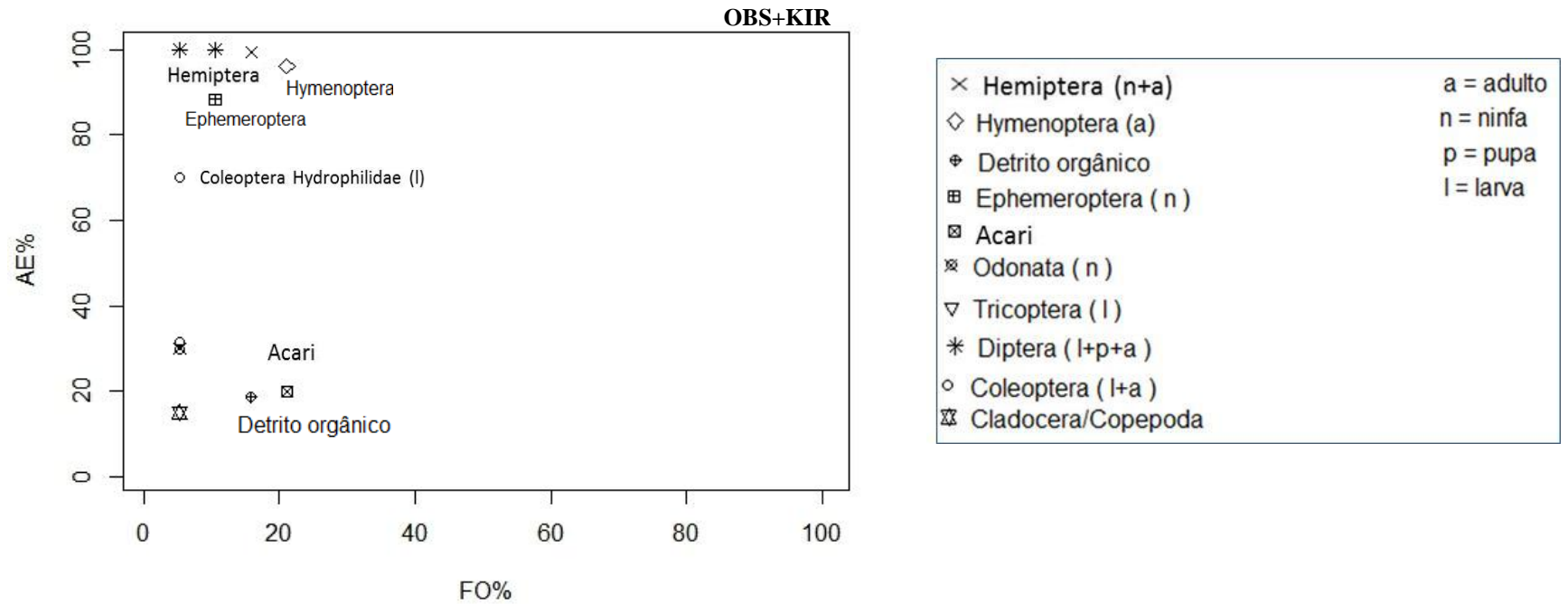


Figura 11: Representação gráfica dos itens alimentares distribuídos de acordo com a abundância específica da presa (AE%) e Frequência de Ocorrência (FO%) nos estômagos, conforme Amundsen *et al.* (1996), para exemplares de *Rivulus obscurus* em ocorrência com *R. kirovskyi* (OBS+KIR) (n=19).

Disponibilidade e consumo de presas (Índice de Eletividade)

Os itens alimentares potenciais e de origem alóctone, capturados nas bandejas armadas nas parcelas, foram representados principalmente por insetos adultos e também por outros organismos, tais como colêmbolos e aracnídeos. Dentre os artrópodes de origem terrestre, os mais abundantes foram Diptera e Hymenoptera (29,72 e 24,76%, respectivamente), seguidos por Orthoptera (21,23%), Araneae (6,37%) Coleoptera (5,19%), Plecoptera (1,65%), Trichoptera, Isoptera e Hemiptera (1,42% cada), Blattaria (0,24%) e outros (8,5%) (Tabela 6).

Quanto aos itens autóctones amostrados com puçás nas poças, a disponibilidade foi representada por insetos, tanto em estágios imaturos (larvas, ninfas e pupas), quanto por adultos de algumas famílias de hábitos estritamente aquáticos. Larvas de Diptera e de Trichoptera representaram 56,54 e 17,67%, respectivamente, seguidas por adultos e larvas de Coleoptera (13,78 e 4,95%, respectivamente), Ephemeroptera (4,24%), Odonata (1,77%) e Hemiptera (0,71%) (Tabela 7).

Uma análise de regressão feita aponta relação positiva entre a área das poças e a disponibilidade de itens autóctones ($r^2=0,282$; $p=0,042$; $n= 16$ parcelas; Figura 12). Esta análise foi realizada utilizando o programa estatístico Statistica versão 7.

Tabela 6: Densidades (itens/m²) dos alimentos de origem alóctone, seus valores percentuais (%) e do Índice de Eletividade (Ivlev) calculado para a relação entre disponibilidade e consumo, para as três espécies de *Rivulus* estudadas nas parcelas aquáticas da Reserva Ducke (a=adulto).

ITENS/PRESAS	Densidade (m ²)		Índice de Ivlev		
	Ind.m ²	%	<i>Rivulus micropus</i>	<i>Rivulus kirovskyi</i>	<i>Rivulus obscurus</i>
Diptera (a)	8	29,72	-0,77	-0,42	-0,57
Hymenoptera (a)	6,67	24,76	0,51	-0,19	0,46
Orthoptera	5,71	21,23	-1	-1	-1
Araneae	1,71	6,37	-0,34	0,53	-1
Coleoptera terrestre (a)	1,4	5,19	-0,22	-0,71	-1
Hemiptera (a)	1,33	4,95	-1	-1	-1
Plecoptera (a)	0,44	1,65	-1	-1	-1
Trichoptera (a)	0,38	1,42	-1	-1	-1
Isoptera (a)	0,38	1,42	0,53	-1	-1
Collembola	0,38	1,42	-1	-1	-1
Ephemeroptera (a)	0,25	0,94	-1	-1	-1
Acari	0,19	0,71	0,86	0,90	0,94
Blattaria (a)	0,06	0,24	-1	0,63	-1
Densidade Total de Indivíduos	26,92	100			
Número Total de Indivíduos	424				

Tabela 7: Densidade (itens/m²) dos alimentos potenciais de origem autóctone, seus valores percentuais e o Índice de Eletividade (Ivlev) calculado para a relação entre disponibilidade e consumo, para as três espécies de *Rivulus* estudadas nas parcelas aquáticas da Reserva Ducke. (l=larva, p=pupa, n=ninfa, a=adulto).

ITENS/PRESAS	Densidade (m ²)		Índice de Ivlev		
	Ind.m ²	%	<i>Rivulus micropus</i>	<i>Rivulus kirovskyi</i>	<i>Rivulus obscurus</i>
Diptera (l)	2,25	56,54	-0,28	-0,07	-0,77
Trichoptera (l)	0,7	17,67	-1	-0,66	-1
Coleoptera (a)	0,55	13,78	-0,79	-1	-1
Coleoptera (l)	0,2	4,95	0,74	0,69	0,28
Ephemeroptera (n)	0,17	4,24	0,25	0,35	0,61
Odonata (n)	0,07	1,77	0,37	-1	0,79
Hemiptera (a+n)	0,03	0,71	0,92	0,73	0,97
Diptera (p)	0,01	0,35	0,90	0,91	-1
Densidade Total de Indivíduos	3,99	100			
Número Total de Indivíduos	281				

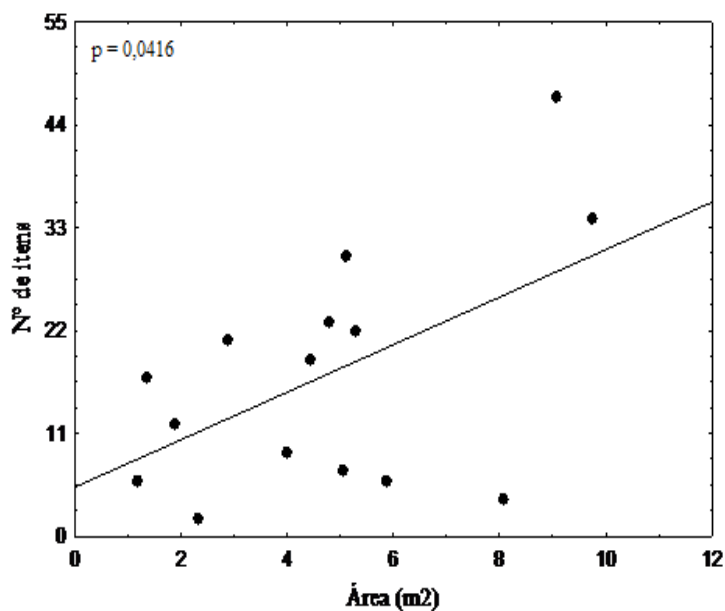


Figura 12: Análise de correlação entre número de itens alimentares de origem autóctone e área das poças em cada parcela ($r^2=0,282$; $p<0,05$). Cada ponto representa uma parcela, cuja área representa o somatório das áreas de todas as poças presentes na parcela. O número total de itens representa o somatório de todos os itens autóctones coletados com puçá nas poças da parcela.

Contribuição dos itens alimentares de origem alóctone e autóctone na dieta das três espécies de *Rivulus*

Com base nos valores calculados do Índice de Ivlev para os itens de origem alóctone, nota-se que dípteros adultos foram abundantes no ambiente, mas não foram preferenciais para as três espécies de *Rivulus* estudadas nas parcelas aquáticas da Reserva Ducke, sugerindo que sejam ingeridos pela sua grande disponibilidade. Hymenoptera foi a presa de preferência apenas para *R. micropus* e *R. obscurus*, sendo de pouca aceitação por *R. kirovskyi*. As três espécies de *Rivulus* demonstraram alta preferência por Acari (*R. micropus*: $E_i = 0,86$; *R. kirovskyi*: $E_i = 0,90$; *R. obscurus*: $E_i = 0,94$), apesar da baixa disponibilidade no ambiente. As demais presas de origem alóctone apresentaram baixa preferência pelas três espécies de *Rivulus*, com exceção de Blattaria para *R. kirovskyi* ($E_i=0,63$): dos 13 tipos de itens alóctones disponíveis no ambiente, as espécies de *Rivulus* consumiram menos de 50% deles (Tabela 5). No geral os itens alóctones foram menos aceitos por *R. kirovskyi* e *R. obscurus* ($E_i = -0,37$ e $-0,47$, respectivamente), enquanto que *R. micropus* consumiu os itens na mesma proporção encontrada no ambiente ($E_i = -0,04$) (Figura 13).

Os valores calculados do Índice de Ivlev para os itens de origem autóctone (Tabela 7) mostram que larvas de Diptera não foram preferenciais para *Rivulus micropus* e *Rivulus obscurus*, apesar de serem abundantes no ambiente, *R. kirovskyi* as consome na mesma proporção da disponibilidade, sugerindo consumo devido a abundância no meio. Larvas de Trichoptera também apresentaram pouca aceitação pelas três espécies, o mesmo ocorreu com adultos de Coleoptera. Larvas de Coleoptera foram preferenciais para as três espécies, mesmo com a baixa abundância no ambiente (Tabela 7). Hemiptera e pupas de Diptera apresentaram baixa densidade no ambiente, mas foram consumidas de modo altamente preferencial por *R. micropus* e *R. kirovskyi*. No geral, itens autóctones foram mais aceitos por *R. kirovskyi* e *R. obscurus* ($E_i = 0,29$ e $0,33$, respectivamente), enquanto que *R. micropus* consumiu os itens autóctones na mesma proporção encontrada no ambiente ($E_i = -0,07$) (Figura 13).

Nota-se que as espécies de *Rivulus* têm seletividade quanto à origem dos recursos. *Rivulus micropus* é a menos seletiva, consumindo itens autóctones e alóctones em proporções similares às de suas abundâncias no ambiente. Por outro lado, *Rivulus kirovskyi* foi mais seletiva, consumindo (itens autóctones) ou rejeitando (itens alóctones) diversos itens alimentares. *Rivulus obscurus*

apresentou seletividade positiva para itens autóctones e negativa para alóctones, porém mais fortemente do que *R. kirovskyi* (Figura 13).

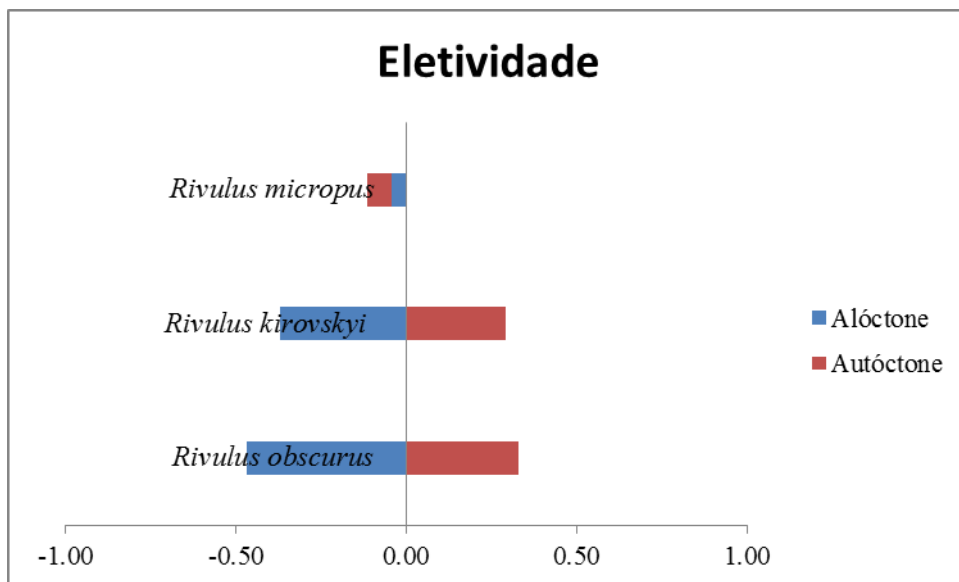


Figura 13: Valores de Eletividade (Índice de Ivlev) calculados para o conjunto de itens alimentares de origem alóctone e autóctone para as três espécies de *Rivulus* estudadas nas parcelas aquáticas da Reserva Ducke.

DISCUSSÃO

Apesar das três espécies de *Rivulus* compartilharem os ambientes de poças, serem ativas no mesmo período do dia, e consumirem vários tipos de presas em comum, os exemplares analisados ingeriram predominantemente itens alimentares distintos. Isso possibilita a coexistência entre elas nas poças por meio da modulação de suas preferências alimentares, o que minimiza as sobreposições nas dietas e, possivelmente, a competição por recursos tróficos entre as três espécies. Diferenças morfológicas, tais como tamanho corporal, posição e grau de abertura de boca, entre outras, possibilitam aos predadores a seletividade diferenciada de presas, o que também contribui para a coexistência entre diferentes espécies (Gatz, 1979).

As dietas das três espécies de *Rivulus* foram compostas principalmente por insetos e outros invertebrados. Estudos sobre a dieta de peixes de igarapés da Amazônia demonstram a grande importância dos macroinvertebrados como presas nesses sistemas aquáticos (Knopell, 1970; Saul, 1975; Soares, 1979; Henderson e Walker, 1986; Silva, 1993). Vários trabalhos realizados com outras espécies de *Rivulus* corroboram esse resultado, descrevendo a predominância da dieta invertívora e o elevado consumo de itens autóctones, principalmente de insetos imaturos (Shibatta e Bennemann, 2003; Abilhoa *et. al.*, 2010; Contente e Stefanoni, 2010).

Apesar da predominância de invertebrados de origem autóctone, alguns itens alóctones, representados principalmente por Hymenoptera, foram importantes principalmente na dieta de *Rivulus micropus*. Esta espécie foi a que apresentou a dieta mais generalizada, sendo registrado, surpreendentemente, o consumo de um pequeno peixe (um jovem Callichthyidae: Siluriformes). O consumo mais abundante de himenópteros (neste caso, pequenas formigas) foi provavelmente facilitado pelo maior tamanho corporal e abertura de boca de *Rivulus micropus*, quando em comparação com as outras duas espécies incluídas neste estudo. Taylor (1992), em um estudo sobre *Rivulus marmoratus*, também relata a importância de itens alimentares de origem terrestre na alimentação dessa espécie. Segundo Williams (2005; 2007), em ambiente de poças os principais colonizadores são os insetos (Hemiptera, Coleoptera, Trichoptera, Diptera), crustáceos e aracnídeos aquáticos.

A ingestão de detritos foi frequente na dieta das três espécies, principalmente para *Rivulus kirovskyi*. É possível que a presença constante de detritos no conteúdo estomacal das três espécies

de *Rivulus* aqui estudadas seja proveniente do trato digestivo das larvas de Diptera (Hamada e Ferreira-Klepper, 2012), já que a morfologia do aparato bucal, bem como a posição superior da boca das espécies de *Rivulus* não parecem adequadas para a ingestão de detritos que ficam depositados principalmente no fundo de poças. O registro de ocorrência de detritos proveniente do trato digestivo de larvas de Diptera no trato digestivo de peixes também foi observado por Carvalho (2014).

A fonte principal de energia para as espécies de *Rivulus* é, portanto, oriunda dos macroinvertebrados, tanto de origem alóctone quanto autóctone, e sua alta disponibilidade no ambiente se reflete na dieta das espécies (Sabino e Castro, 1990; Esteves e Aranha, 1999; Lowe-McConnell, 1999). Para ambientes de riachos (igarapés) há poucos trabalhos relacionando dieta e disponibilidade de presas. Rezende e Mazzoni (2006), Pinto e Uieda (2007), Carvalho (2008), Uieda e Pinto (2011), e Rezende *et al.*, (2011; 2013) relacionaram estrutura trófica de peixes de riachos e disponibilidade de alimento, e todos apontam o consumo das presas mais abundantes no meio pelas espécies estudadas. Porém, a maioria dos trabalhos utiliza o conjunto de itens alimentares incluídos na dieta dos peixes como estimador dos recursos disponíveis no ambiente.

Foi possível quantificar diretamente a disponibilidade de presas potenciais para as três espécies de *Rivulus*. Apesar de todas apresentarem amplitude de nichos tróficos relativamente estreitas quando comparadas com a disponibilidade de itens alimentares potenciais (especialmente de origem alóctone), mostrando certa especialização no consumo de alguns ou poucos itens alimentares, as três espécies de *Rivulus* apresentaram um número elevado de itens fazendo parte de suas dietas. Esse fato revela que as três espécies utilizam um amplo espectro de presas, mas que os indivíduos de cada espécie apresentam consumo predominante de um ou poucos itens em particular. Segundo Araújo *et al.* (2011), muitas populações generalistas são compostas por indivíduos que tendem à especialização, onde o grau de variação da dieta entre indivíduos depende do nível de competição intra e interespecífica, da oportunidade ecológica e da predação (Araújo *et al.*, 2011).

Quando comparamos a disponibilidade de recursos nos ambientes de poças presentes nas parcelas aquáticas (itens alóctones e autóctones), e a sua utilização pelas espécies, é possível observar que alguns tipos de alimentos, mesmo ocorrendo em alta abundância no meio, não foram consumidos em proporções correspondentes pelas espécies. É o caso de dípteros adultos, que constituíram o item de origem alóctone com maior densidade nas parcelas (8 ind*m²), mas

cujos valores do Índice de Eletividade para as três espécies sempre foram negativos ($E_i < 0$). O contrário também foi verdadeiro: Acari, por exemplo, apresentou-se em baixa densidade no ambiente ($0,19 \text{ ind} \cdot \text{m}^2$), sendo, porém, um tipo de alimento preferido pelas três espécies: *R. micropus* ($E_i = 0,86$); *R. kirowskyi* ($E_i = 0,90$) e *R. obscurus* ($E_i = 0,94$).

A existência de uma relação direta entre a área de poças e o número de presas potenciais disponíveis indica que poças maiores contêm uma maior quantidade absoluta de alimento para as espécies de *Rivulus*. Entretanto, a escolha da presa não parece ser determinada exclusivamente pela sua maior oferta ou disponibilidade no ambiente, mas talvez pelo seu maior potencial energético (Gerking, 1994). Apesar do consumo de presas abundantes no ambiente também representar uma forma de otimizar o uso de energia gasta no forrageamento, em função do menor gasto de energia na procura e seleção de presas (Stephens e Krebs, 1986), os predadores otimizam seu forrageamento em função da qualidade e tamanho das presas como forma de balancear custos e benefícios (Stephens e Krebs 1986; Mittelbach, 2002), ou seja, o gasto de energia em função da energia adquirida pelo alimento.

Quanto às situações de coocorrência entre as espécies de *Rivulus*, foi possível observar que a presença de uma espécie congênica pode interferir na amplitude de nicho trófico de *R. micropus* e *R. kirowskyi*. De fato, *R. micropus*, apresentou estreitamento do nicho ecológico quando em sintopia com *R. kirowskyi*, consumindo um menor número de tipos de presas. Essa resposta pode representar uma forma de partilha dos recursos alimentares disponíveis nas poças, minimizando a competição interespecífica, caso seja acompanhada por uma especialização no consumo dos alimentos pelas duas espécies envolvidas (Araújo *et al.*, 2011). Esses resultados foram corroborados pela baixa sobreposição alimentar (e conseqüente baixa similaridade na dieta) entre as duas espécies. Uma baixa sobreposição de dietas também foi observada entre *R. kirowskyi* e *R. obscurus* em sintopia nas poças; entretanto, nessa situação *R. kirowskyi* apresentou uma maior amplitude de nicho trófico, o que é surpreendente. É possível que essa maior amplitude de nicho exibida por *R. kirowskyi* seja resultado do consumo de uma maior variedade de presas, mas em proporções homogeneamente baixas, quando na presença de *R. obscurus*. Nesse caso, poderia estar ocorrendo um deslocamento de nicho (Begon *et al.*, 2007), com *R. kirowskyi* sendo forçado a consumir presas não preferenciais, em função de uma menor capacidade competitiva do que *R. obscurus*. Entretanto, não é possível descartar a hipótese de que essa situação represente um evento fortuito, resultante de uma maior disponibilidade de presas na

parcela (Igarapé Tinga) com a maior área registrada entre as outras estudadas (9,02 m²), e onde as duas espécies foram observadas em coocorrência (= oportunidade ecológica).

Barros (2012) estudou quatro espécies de Characidae consideradas onívoras e oportunistas, que ocorrem em sintopia em riachos amazônicos. Esse autor observou uma maior seletividade no consumo de itens alimentares, resultando em estreitamento de nicho trófico e – hipoteticamente – facilitando a coocorrência entre as espécies estudadas. Apesar de não terem sido registrados casos de coocorrência entre *R. micropus* e *R. obscurus* nas parcelas aquáticas da Reserva Ducke, os valores de uma sobreposição simulada, revelaram um valor relativamente alto ($C_H = 0,46$), o que poderia explicar a ausência de ocorrência sintópica entre essas duas espécies, o que constituiria um provável caso de exclusão competitiva.

Os resultados gerados pelo presente estudo corroboram a hipótese de sobreposição parcial do nicho (Pianka, 1973; Schoener, 1974), já que as espécies utilizam os recursos alimentares de forma diferenciada, minimizando a possibilidade de competição entre elas. Em função das pequenas dimensões dos ambientes de poças temporárias, é difícil haver uma variedade de microhabitats para macroorganismos (Polacik *et al.* (2003). Sendo assim, a possibilidade de separação de nichos entre as espécies pode ficar restrita ao consumo diferenciado de itens alimentares (= especialização trófica). Polacik *et al.* (2003), estudando espécies de peixes do gênero *Nothobranchius* em ambientes de poças temporárias de savana na África, também encontraram nichos tróficos bem distintos.

As análises das estratégias alimentares de *R. micropus* e *R. kirovskyi* mostraram que as espécies apresentaram tendência à especialização trófica tanto em nível de espécie como de indivíduo, por meio do consumo predominante de alguns itens alimentares, e amplitude do nicho mais estreita. Já *R. obscurus* apresentou tendência à especialização individual, porém sem a predominância de nenhum item na dieta, e com amplitude de nicho maior quando comparado às outras duas espécies. As três espécies de *Rivulus* apresentaram alto componente fenotípico interindividual. Uma população com nicho estreito geralmente é composta de indivíduos com nichos estreitos e especializados (Amundsen *et al.*, 1996), como no caso de *R. micropus* e *R. kirovskyi*. Por outro lado, uma população com nicho amplo pode ser composta por indivíduos com qualquer amplitude de nicho (estrito, largo, ou mesmo uma combinação de ambos) (Amundsen *et al.*, 1996). Esse parece ter sido o caso de *R. obscurus*, cuja amplitude em nível de espécie foi conspicuamente mais larga do que a individual. Duas forças potenciais estariam

envolvidas na formação de indivíduos mais especialistas: forrageamento em um ambiente heterogêneo, e/ou mecanismos biológicos, como variações fenotípicas ou comportamentais (Smith, 2011).

A especialização entre indivíduos de uma população é um fenômeno bastante comum em populações naturais, porém os fatores que influenciam a magnitude desse fenômeno e como esta poderia afetar a dinâmica ecológica de um sistema, ainda são temas bastante discutidos (Araújo *et al.*, 2011). Segundo esses autores, as causas ecológicas de especialização individual numa população têm como base a Teoria do Forrageamento Ótimo. Nesse modelo, assume-se que os indivíduos sempre preferem recursos que lhes garantam maior ganho energético com o menor custo para obtê-lo.

Neste sentido, a variabilidade alimentar expressa pelos indivíduos de cada uma das espécies de *Rivulus* aqui estudadas pode ter sido influenciada tanto pela dinâmica na disponibilidade de recursos, como pelo comportamento alimentar mais ou menos flexível de cada espécie, o que permitiria a mudança de preferência pelos diferentes tipos de alimento, dependendo das situações vivenciadas na natureza. O conjunto dessas características determina a adaptabilidade trófica de cada espécie (Gerking, 1994) e pode influenciar decisivamente no seu potencial de ocupar diferentes tipos de ambientes e coocorrer com a diversidade de espécies presentes no ecossistema.

CONCLUSÕES E CONSIDERAÇÕES FINAIS

- As três espécies de *Rivulus* estudadas podem ser classificadas como invertívoras, consumidoras de itens de origem autóctone e alóctone, mas cada uma apresentou predomínio de itens alimentares distintos. *Rivulus micropus* consumiu principalmente Hymenoptera (formigas, de origem alóctone), *R. kirovskyi* ingeriu predominantemente larvas de Diptera Chironomidae (autóctones), e *R. obscurus* apresentou dieta com predominância de ninfas de Hemiptera Corixidae (autóctones) e Hymenoptera (alóctones). Tais diferenças na dieta permitiram que as espécies de *Rivulus* compartilhassem o ambiente das poças laterais aos igarapés, possivelmente minimizando a competição interespecífica por alimentos.
- *Rivulus micropus* e *R. kirovskyi* apresentaram tendência à especialização trófica, com menor amplitude de nicho, onde os indivíduos parecem se especializar no consumo de determinados tipos de presas. *Rivulus obscurus* apresentou maior amplitude de nicho trófico quando comparada às outras duas espécies estudadas, mas também incluiu indivíduos com dietas especializadas. A especialização trófica mostrada por alguns indivíduos, em função da variação individual, foi algo relativamente comum observado entre os indivíduos das três espécies aqui estudadas.
- *Rivulus micropus* restringiu seu nicho quando em coocorrência com *R. kirovskyi*, possivelmente como forma de evitar uma competição mais intensa. Por outro lado, *R. kirovskyi* apresentou maior amplitude de nicho quando em coocorrência com *R. obscurus*.
- As três espécies fizeram uso dos recursos alimentares abundantes nas poças, porém apresentam certo grau de seletividade alimentar, principalmente em relação à origem dos itens consumidos. *Rivulus micropus* ingeriu itens de origem autóctone e alóctone na mesma proporção de sua disponibilidade no ambiente; *R. kirovskyi* apresentou seletividade, preferindo diversos itens autóctones e rejeitando itens alóctones; *R. obscurus* apresentou uma seletividade positiva para itens autóctones e negativa para alóctones, porém mais fortemente do que *R. kirovskyi*.
- A ingestão das presas não parece ter sido determinada exclusivamente pela sua maior oferta ou disponibilidade no ambiente.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abelha, M.C.F.; Agostinho, A.A.; Goulart, E. 2001. Plasticidade trófica em peixes de água doce. *Acta Scientiarum*, 23 (2): 425-434.
- Abilhoa, V.; Vitule, J.R.; Bornatowski, H. 2010. Feeding ecology of *Rivulus luelingi* (Aplocheiloidei: Rivulidae) in a Coastal Atlantic Rainforest stream, southern Brazil. *Neotropical ichthyology*; 8 (4): 813-818.
- Angermeier, P.L.; Karr, J. R. 1983. Fish Communities along environmental gradients in a system of tropical streams. *Environmental Biololy of Fishes*, 9: 117-135.
- Amundsen, P.A.; Gabler, H.M.; Stalduik, F.J. 1996. A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data-modification of the Costello (1990) method. . *Journal of Fish Biology*, 48: 607-614.
- Aranha, J.M.R. 1993. Método para análise quantitativa de algas e outros itens microscópicos de alimentação de peixes. *Acta Biológica Paranaense.*, Curitiba,22 (1,2,3,4: 71-76.
- Araújo, M.S.; Bolnick, D.I.; Craig, A.L. 2011. The ecological causes of individual specialisation. *Ecology Letters*, 14:948–958.
- Barros, G.G. 2012. *Ecomorfologia e uso de recursos por quatro espécies sintópicas de peixes (Characidae) em igarapés amazônicos de terra firme, Amazonas, Brasil*. Dissertação apresentada no Programa de pos-graduação em Biologia de Agua Doce e Pesca Interior. INPA. 75pp.
- Begon, M.; Townsend, C. R.; Harper, J. L. 2007. *Ecologia de Indivíduos a Ecossistemas*. 4.ed. Artmed. 752pp.
- Bennemann, S.T.; Casatti, L.; Oliveira, D.C. 2006. Alimentação de peixes: proposta para análise de itens registrados em conteúdos gástricos. *Biota Neotropica*, 6 (2): 2006.
- Blaber, S. J. M. 1997. *Fish and Fisheries of Tropical Estuaries*. London: Chapman e Hall, 388pp.

Carvalho, L.N. 2008. *História Natural de peixes de igarapés amazônicos: utilizando a abordagem do Conceito do Rio Contínuo*. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. Tese de Doutorado. INPA. 142pp.

Carvalho, M.S., Zuanon, J. A. S.; Ferreira, E. 2014. Diving in the sand: the natural history of *Pygidianops amphioxus* (Siluriformes: Trichomycteridae), a miniature catfish of Central Amazonian streams in Brazil. *Environmental Biology of Fishes*, 97 (1):59-68.

Collinson, N.H.; Biggs, J.; Corfield, A.; Hodson, M. J.; Walker, D.; Whitfield, M. Williams, P. J. 1995. Temporary and permanent ponds: an assessment of the effect of drying out on the conservation value of aquatic macroinvertebrates. *Biological Conservation*, 74: 125-133.

Contente, R.; Stefanoni, M. 2010. Diet of the Atlantic rainforest killifish *Rivulus santensis* (Rivulidae, Cyprinodontiformes) in southeastern Brazil. *Journal of Applied Ichthyology*, 26 (6):930–932.

Costa, W.J.E.M. 2003. Family Rivulidae, In: Reis, R. E.; Kullander, S. O.; Ferraris, C. J. *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. Edipucrs, Porto Alegre. p.526-548.

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

Cruz-Escalona, V.H.; Abitia-Cardenes, L.A.; Campos-Davila, L.; Galvan-Magana, F. 2000. Trophic interrelations of the three most abundant fish species from Laguna San Ignacio, Baja California Sur, Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 66:361-373.

Dajoz, R. 2005. *Princípios de Ecologia*. -7.ed. – Porto Alegre: Artmed. 519pp.

Delariva, R.L. 1997. *Partição de recursos entre seis espécies de Loricariidae no Alto Rio Paraná, na região de Guaíra-PR: Distribuição espacial, morfológica e ecologia trófica*. *Dissertação de mestrado*. Universidade Estadual de Maringá. 49pp.

Espírito-Santo, H.M.V. 2007. *Variação temporal da ictiofauna em igarapés de terra-firme, Reserva Ducke, Manaus, Amazonas*. Dissertação apresentada no Programa de pós-graduação de Mestrado em Ecologia . INPA. 41pp.

- Esteves, K.E.; Galetti Jr., P.M. 1996. Food partitioning among some characids of a small Brazilian floodplain lake from the Paraná viver basin. *Environmental Biology of Fishes*, 42:375-389.
- Futuyma, D.J. 1993. *Biologia Evolutiva*. 2ed. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética. 631pp.
- Gatz, A.J.Jr. 1979. Community organization in fishes as indicated by morphological features. *Ecology*, 60:711-718.
- Gerking, S.D. 1994. *Feeding ecology of fish*. Califórnia: Academic Press. 416pp.
- Guedes, A.P.P. 2010. *Hábitos alimentares e organização trófica da comunidade de peixes da Baía de Sepetiba, Rio de Janeiro, Brasil*. Tese de Doutorado. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. 132pp.
- Hahn, N.S.; Fugi, R.; Almeida, V.L.L.; Russo, M.R.; Loureiro, V.E. 1997. Dieta e atividade alimentar de peixes do reservatório de Segredo. In Agostinho, A. A.; Gomes, L. C. (Coord.) *Reservatório de Segredo: bases ecológicas para o manejo*. Maringá. UDUEM.
- Hamada, N.; Ferreira-Keppler, R.L, 2012. *Guia ilustrado de insetos aquáticos e semiaquáticos da Reserva Florestal Ducke*. Manaus: EDUA. 198 pp.
- Hardin, G. 1960. The Competitive Exclusion Principle. *Science*, New Series, 131(3409):1292.
- Henderson, P.A.; Walker, I. 1986. On the leaf litter community of the Amazonian blackwater stream Tarumazinho. *Journal of Tropical Ecology*, 2: 1-17.
- Horn, H.S. 1966. Measurement of “overlap” in comparative ecological studies. *The American Naturalist*. 100: 419-424.
- Huber, J.H. 1992. Review of *Rivulus*. *Ecobiogeography - Relationships*. Cybium Suppl., Soc. fr. *Ichtyologie Publ.*: 586 p.
- Hurlbert, S.H. 1987. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology*, 59: .67-77.

Hutchinson, G.E, 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbour Symposium on *Quantitative Biology*,22:415–427.

Hynes, H.B.N. 1950. The food of freshwater sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*) with a review of methods used in studies of the food of fishes. *Journal of Fish Biology*,19:35-58.

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

Ivlev, V.S. 1961. Experimental ecology of the feeding of fishes. Yale University Press, New Haven, Connecticut.

Kawakami, E.; Vazzoler, G. 1980. Método de estimativa de índice de importância alimentar aplicado no estudo de alimentação de peixes. *Bolm Instituto de Oceanografia*. São Paulo,29 (2):205-207.

Knöppel, H.A. 1970. Food of Central Amazonian Fishes: Contribution to the nutrient-ecology of amazonian rain-forest-streams. *Amazoniana*, 2(3):257-352.

Krebs, C. J. 1998. *Ecological Methodology*. 2nd Edition. Benjamin Cummings, Menlo Park, California. 620pp.

Loureiro-Crippa, V.E. 2006. *Dieta, hábitos alimentares e morfologia trófica de peixes de pequeno porte, em lagoas da planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil*. Maringá. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Maringá. 40pp.

Lowe-McConnell, R.H. 1999. *Estudos Ecológicos de Comunidades de Peixes Tropicais*. Edusp, São Paulo. 366 pp.

Margalef, R. 1986. *Ecologia*. Barcelona. Omega Ediciones. 951pp.

Matthews, W.J. 1998. *Patterns in Freshwater Fish Ecology*. Chapman and Hall, New York, NY. Second printing. Kluwer Academic Press. 757 pp.

Merritt, R. W.; Cummin, S.K.W., 1996. *An Introduction Aquatic insect of North America*.- 3.ed. Dubuque. Kendal/Hunt Publishing Company. 862pp.

- Mittelbach, G.C. 2002. Fish foraging and habitat choice: a theoretical perspective. *In Handbook of Fish and Fisheries*, Vol. 1 (Hart, P.J.B. & Reynolds, J.D., eds). Oxford: Blackwell Science, 251-266.
- Mendonça, F.P.; Magnusson, W.E.; Zuanon, J. 2005. Relationships Between Habitat Characteristics and Fish Assemblages in Small Streams of Central Amazonia. *Copeia*, 2005 (4):750-763.
- Motta, P.J.; Norton, S.F.; Luczkovich, J.J. 1995. Perspective on the ecomorphology of bony fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 44 (1-3):23-33.
- Odum, E.P.1959. *Fundamentals of Ecology*. W. B. Sanders, Philadelephia. 546pp.
- Pazin, V.F.V. 2004. *Assembleias de peixes em poças temporárias marginais a riachos de terra-firme, Amazônia Central*. Dissertação apresentada no Programa de pos-graduação em Ecologia INPA/UFAM, 42pp.
- Pazin, V.F.V; Magnusson,W.E; Zuanon, J. A. S.; F. P. Mendonça. 2006. Fish assemblages in temporary ponds adjacent to “terra-firme” streams in central Amazonia. *Freshwater Biology* 51:1025–1037.
- Pianka, E.R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 53-74. Selected as "This Week's Citation Classic" in Current Contents (Agriculture, Biology & Environmental Sciences) (1988), 19 (35): 18.
- Pianka, E. R. 1994. *Evolutionary ecology*. New York, Harper Collins College. 416pp.
- Pianka, E.R. 2000. Nich ecology. Pp 267-289, In: *Evolutionary Ecology*. Pianka, E.R. 6 ed. Smith *et al.*, 2011. Generalist niche, specialist strategy: the diet of an Australian percichthyid. *Journal of Fish Biology* (2011) 78:1183 – 1199.
- Pinto, T.L.F.;Uieda, V.S. 2007. Aquatic insects selected as food for fishes of a tropical stream: Are there spatial and seasonal differences in their selectivity? *Acta Limnologica Brasiliensia*. 19 (1):67-78.
- Polacik, M.; Harrod, C.; Blazek, R.; Reichard, M. 2014. Trophic niche partitioning in communities of African annual fish: evidence from stable isotopes. *Hydrobiologia*, 721:99–106

- Rafael, J. A.; Melo, G. A. R.; C. J. B. de Carvalho; S. A. Casari & R. Constantino. 2012. *Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia*. Ribeirão Preto. Holos Editora. 810 pp.
- Rezende, C.F.; Mazzoni, R., 2006. Disponibilidade e uso de recursos alóctones por *Bryconamericus microcephalus* (Miranda-Ribeiro)(Actinopterygii, Characidae), no córrego Andorinha, Ilha Grande, Rio de Janeiro, Brasil. CF Rezende, R Mazzoni. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23 (1): 218-222.
- Rezende, C.F.; Mazzoni, R.; Caramaschi, E. P.; Rodrigues, D; Moraes, M. 2011. Prey selection by two benthic fish species in a Mato Grosso stream, Rio de Janeiro, Brazil. *Revista de Biología Tropical*, 59 (4): 1697-1706.
- Rezende, C.F.; Lobón-Cerviá, J.; Caramaschi, E. P.; Mazzoni, R. 2013. Trophic ecology of two benthivorous fishes in relation to drift and benthos composition in a pristine Serra do Mar stream (Rio de Janeiro, Brazil). *Fundamental and Applied Limnology*, 183 (2): 163–175.
- Ribeiro, J.E.L. da S.; Hopkins, M.J.G.; Vicentini, A.; Sothers, C.A.; Costa, M. A. da S.; Brito, J.M.; Souza, M.A.D.; Martins, L.H.P.; Lohmann, L.G.; Assuncao, P.A.C.L.; Pereira, E.C.; Silva C.F.; Mesquita, M.R; Procópio, L.C.1999. *Flora da Reserva Ducke: Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme da Amazônia Central*. Editora INPA. Manaus, Brasil. 816pp.
- Rodrigues, J.; Lima, A.P.; Magnusson, W.E, 2010. Temporary pond availability and tadpole. *Herpetologica*, 66 (2):124–130.
- Ross, S.T. 1986. Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies. *Copeia*, 2:352-388.
- Sampaio, A.L.A. 2011. *Ecomorfologia predizendo a segregação do nicho trófico entre dois Ciclídeos Neotropicais*. Dissertação apresentada na Universidade Estadual de Maringá. 40pp.
- Saul, W.G. 1975. An ecological study of fishes at a site in upper Amazonian Ecuador. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* , 127:93-134.
- Schoener, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185:27-38.

- Silva, C. 1993. Alimentação e distribuição espacial de algumas espécies de peixes do igarapé do Candiru, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica*, 23 (2-3): 271-285.
- Smith, A. J; Baumgartner, L. J; Taylor, M. D, 2011. Generalist niche, specialist strategy: the diet of an Australian percichthyid. *Journal of Fish Biology* (2011) 78:1183 – 1199.
- Soares, M.G.M. 1979. Aspectos ecológicos (alimentação e reprodução) dos peixes do igarapé do Porto, Aripuanã, MT. *Acta Amazonica*,9: 325-352.
- Shibatta, A.O; Bennemann, T.S. 2003. Plasticidade alimentar em *Rivulus pictus* Costa (Osteichthyes, Cyprinodontiformes, Rivulidae) de uma pequena lagoa em Brasília, Distrito Federal, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 20 (4): 615-618.
- Stephens, D.W.; Krebs, J.R. 1986. *Foraging Theory*, Princeton University Press, Princeton. 247 p.
- Taylor, D.S. 1992. Diet of the killifish *Rivulus marmoratus* collected from land crab burrows, with further ecological notes. *Environmental Biology of Fishes*, 33 (4):389-393.
- Uieda, V.S.; Pinto, T.L.F. 2011. Feeding selectivity of ichthyofauna in a tropical stream: space-time variations in trophic plasticity. *Community Ecology*,12 (1): 31-39.
- Vannote, R.L.; Minshall, G.W.; Cummins, K.W.; Sedell, J.;Cushing, C.E. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fish Aquatic Sciences*, 37:130 – 137.
- Volterra, V. 1926. Variations and fluctuations of the numbers of individuals in animal species living together. (Reprinted in 1931). In Chapman R. N. (eds) *Animal Ecology*. New York, McGrawHill. Niche Conservatism: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology. *Annual Reviews Ecology Evolution Systematic*, 36:519–39.
- Williams, D.D. 2005. *The biology of temporary waters*. Book. 333pp.
- Williams, D.D. 2007. Habitat background selection by colonizing intermittent pond invertebrates. *Hydrobiologia*. 592:487–498
- Wiens, J.J. 2004. Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution* 58:193–197.

Wiens, J.J.; Graham, C.H. 2005. Niche conservatism: Integrating Evolution, Ecology and Conservation Biology. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 36: 519-539.

Zavala-Camin, L.A. 1996. *Introdução ao estudo sobre alimentação natural em peixes*. EDUEM, Maringá. 126pp.