



VARIAÇÃO INTRAESPECÍFICA EM PEIXES DE RIACHO COM ÊNFASE NA ECOLOGIA TRÓFICA

Luisa Resende Manna^{1} & Carla Ferreira Rezende²*

¹ Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Departamento de Ecologia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução. Rua São Francisco Xavier, 524, CEP 20550-013, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

² Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Departamento de Biologia, Laboratório de Ecossistemas Aquáticos, Campus do Pici, CEP 60020-181, Fortaleza, CE, Brasil.

E-mails: luisamanna@gmail.com (*autor correspondente); carla.rezende@ufc.br.

Resumo: Estudos que avaliam a importância da variação intraespecífica na estrutura e funcionamento de comunidades de peixes de riacho ainda são escassos. Entretanto, mensurar as características ecológicas no nível individual é de extrema importância, pois a resposta das espécies frente às variações ambientais ocorre no nível do indivíduo. Em riachos, onde as variações ambientais são constantes, essa abordagem torna-se ainda mais necessária. A variação intraespecífica em peixes de riacho pode ser mensurada a partir de diferentes características ecológicas, por exemplo, morfologia, dieta, história de vida e uso do habitat, sendo que essas características podem variar entre populações ou entre indivíduos da mesma população. O principal objetivo desse artigo foi apresentar metodologias e estudos que abordaram a variação intraespecífica na ecologia trófica de peixes de riacho. Os estudos que relacionam o papel da variação intraespecífica com a estrutura de populações e/ou comunidades foram selecionados, e suas principais implicações ecológicas, discutidas. As ferramentas de análise utilizadas para mensurar essa escala de variação são muitas, entre elas, os índices funcionais (e.g. especialização e originalidade intraespecífica), além de análises multivariadas. Os resultados gerados a partir dessas análises individuais são promissores e possuem grande potencial para explicar o funcionamento das populações e comunidades de peixes de riacho.

Palavras-chave: diferenças individuais; características ecológicas; relações tróficas; variação intrapopulacional.

INTRASPECIFIC VARIATION IN STREAM FISH WITH EMPHASIS ON TROPHIC ECOLOGY: Assessing intraspecific variability in community structure and functioning are still scarce for stream-dwelling fish. However, measuring ecological traits for individuals is important since species' response for environmental conditions occurs at the individual level, especially in streams which suffers constantly physical disturbances. Intraspecific variability can be measured for several ecological traits, such as morphology, diet, life-history, and habitat use that varies between populations or within populations. Here, we present some methods and studies that evaluated intraspecific trophic variability in stream-dwelling fish. Results revealing the role of individual variation in structure of biological populations and/or communities were selected, and principal issues were discussed. There are a lot of statistical tools that can test individual variation including functional indexes and multivariate analyzes. Results generated

from such individual analyzes have high potential to explain the functioning of stream fish populations and communities.

Keywords: ecological traits; feeding ecology; within-population variance; within-species variability.

INTRODUÇÃO

Princípios e aplicações

A variação intraespecífica pode ser definida como a variação total de uma determinada característica ecológica (ou conjunto de características) expressa por indivíduos de uma mesma espécie (Albert *et al.* 2011). De forma geral, as características ecológicas (*traits* no inglês) são aquelas capazes de revelar o desempenho de um organismo em um determinado ambiente, por exemplo, a morfologia, a dieta ou características reprodutivas. Os indivíduos de uma mesma população podem utilizar diferentes recursos dentro daquele ambiente que compartilham (Łomnicki 1980), revelando uma variação de uma determinada característica ecológica (*e.g.* dieta) que ocorre no nível do indivíduo, denominada variação intraespecífica ou individual. Neste artigo, iremos sempre utilizar os termos ‘característica ecológica’ quando quisermos nos referir a essas características expressas por diferentes indivíduos e o termo ‘variação intraespecífica’ para caracterizar essa variação que ocorre entre indivíduos da mesma espécie e/ou população.

As diferenças ecológicas que ocorrem entre coespecíficos (indivíduos que pertencem a mesma espécie) foram inicialmente reconhecidas por Charles Darwin ao descrever variações entre indivíduos com idade, sexo e tamanho distintos. Dentro de uma percepção mais complexa, diferenças em características do comportamento, fisiologia e morfologia entre indivíduos também foram descritas por Darwin (Darwin 1859). Assim, pode-se notar que variações individuais dentro de grupos vegetais e animais já são reconhecidas há bastante tempo nos estudos ecológicos clássicos. No entanto, o interesse dos ecólogos por esse tipo de variação diminuiu após meados dos anos 70 e sua quantificação foi fortemente ignorada nesta época (Bolnick *et al.* 2011). Contudo, nos últimos 20 anos, mensurar a variação intraespecífica vem ganhando mais destaque (Bolnick *et al.* 2003), o qual se dá devido à importância do papel

ecológico que indivíduos podem desempenhar em processos ecológicos dentro das comunidades e ecossistemas (Bolnick *et al.* 2002, Post *et al.* 2008). Dessa forma, avaliar o papel de cada indivíduo em diferentes funções ecossistêmicas (*e.g.* ciclagem de nutrientes, produtividade e contribuição em teias alimentares) vem se mostrando crucial para a compreensão da estrutura funcional de comunidades e ecossistemas (Des Roches *et al.* 2018).

Em alguns casos, a variação intraespecífica em relação a uma característica ecológica ou ao longo de uma dimensão de nicho ecológico (*niche* ou *trait axis*) pode ser mais importante que a variação interespecífica para compreender processos ecológicos e estruturação de comunidades (Bolnick *et al.* 2011, Violle *et al.* 2012). Como é possível observar na Figura 1, a variação ecológica mensurada a partir de valores individuais reflete uma maior amplitude de nicho das espécies, o que nos permite verificar a existência de sobreposição no uso dos recursos entre diferentes espécies (Figura 1a). Essa maior amplitude de valores facilita o entendimento sobre as regras de estrutura e montagem das comunidades biológicas, a força das interações ecológicas, e conseqüentemente, as estratégias de coexistência entre diferentes espécies (Lichstein *et al.* 2007). Quantificar características ecológicas a partir dos valores médios das espécies (Figura 1b) pode esconder variações individuais que são importantes para definir a força da competição intraespecífica e a sobreposição de nicho, além de subestimar a capacidade de coexistência entre espécies e diversidade dos recursos ecológicos utilizados. Isso porque esse tipo de quantificação representa uma pequena fração do papel ecológico de uma determinada população (Bolnick *et al.* 2003, Violle *et al.* 2012).

Características mensuradas no grupo dos peixes

Características ecológicas mensuradas em estudos com peixes de riacho podem ser representadas por atributos relacionados à dieta,

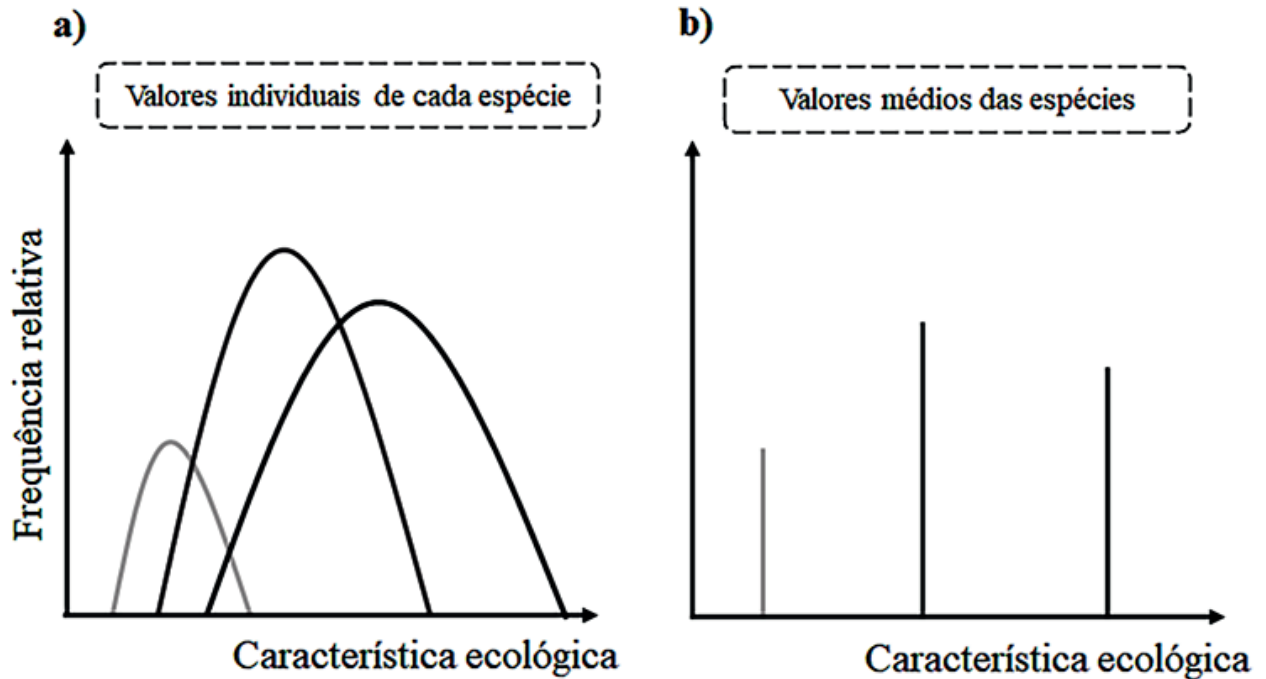


Figura 1. Representação de dois tipos de variação ecológica: (a) variação intraespecífica, que é quantificada a partir de valores individuais em relação a uma determinada característica ecológica e, portanto, capaz de revelar sobreposição no uso dos recursos entre os indivíduos de diferentes espécies; e (b) variação interespecífica calculada a partir dos valores médios de cada espécie, onde essa sobreposição não aparece. Cada linha de cor diferente representa uma espécie. Adaptado de Violle *et al.* (2012).

Figure 1. Graphical representation considering the two levels of ecological variation: (a) intraspecific variability quantified with individual values of ecological traits, revealing niche overlap between individuals of different species; and (b) interspecific variability quantified with mean values of species traits with no niche overlap. Each different colored line represents one species. Adapted from Violle *et al.* (2012).

uso do habitat, ecomorfologia, história de vida, características genéticas, desenvolvimento de características ósseas e comportamento (*e.g.* Mabee *et al.* 2000, Pitcher & Evans 2001, Araújo *et al.* 2008, Manna *et al.* 2017, 2019). Os resultados gerados a partir da variação intraespecífica desses atributos contribuem para o entendimento de teorias ecológicas e evolutivas, desde padrões de coexistência, interações inter- e intraespecíficas, adaptação local até mecanismos evolutivos frente a mudanças e distúrbios ambientais (Magurran 1986, Harding *et al.* 2019, Griffiths *et al.* 2020).

No grupo dos peixes, os primeiros trabalhos que abordam diferenças entre indivíduos na compreensão da estrutura e dinâmica de comunidades avaliaram características da morfologia que são mais facilmente obtidas, como tamanho corporal e formato do corpo (*e.g.* Wood & Bain 1995). Apesar de aspectos da morfologia trazerem inferências importantes sobre a relação entre os indivíduos e fatores físicos (*e.g.* fluxo da

corrente, de Barros *et al.* 2019), características morfológicas não revelam diferenças individuais que ocorrem em características mais refinadas (*e.g.* padrões de coloração) (Hurd 1997, Rodrigues *et al.* 2009). Em espécies que mudam de coloração no ato reprodutivo, indivíduos machos que apresentam uma coloração mais intensa podem obter maior sucesso reprodutivo através da seleção feita pelas fêmeas (Rick & Bakker 2008). A partir do conhecimento desse processo, seria possível entender um dos mecanismos que contribuíram para o curso evolutivo da espécie. Estudos que avaliam a relação entre o tamanho corporal e o uso de recursos também podem revelar diferenças que ocorrem entre grupos de indivíduos. Por exemplo, juvenis e adultos apresentam diferenças na obtenção do alimento e no uso do habitat, refletindo em interações positivas entre os indivíduos de uma mesma espécie (Dala-Corte & Fries 2018). Neste sentido, indivíduos jovens que exploram habitats

constituídos por bancos de macrófitas e próximas a margem dos riachos (ambientes com águas mais paradas e protegidos de predadores), conseguem obter alimento de forma mais fácil e eficiente, contribuindo para a sobrevivência e sucesso dos juvenis, e conseqüentemente da espécie (Manna *et al.* 2017). Características da dieta, quantificadas a partir de análises de conteúdo estomacal e/ou estequiometria, também são capazes de revelar diferenças individuais importantes para o entendimento sobre as interações ecológicas e manutenção de diferentes populações de peixes (Brazil-Sousa *et al.* 2009, El-Sabaawi *et al.* 2012, Villéger *et al.* 2012).

As características ecológicas citadas acima trazem diferentes implicações para o conhecimento sobre a ecologia dos peixes. Cada abordagem contribui de forma única para o avanço do conhecimento ecológico, desde respostas mais descritivas a respeito de uma população ou comunidade local (*e.g.* Brito *et al.* 2019, Manna *et al.* 2019) até respostas mais teóricas que ajudam a explicar dinâmicas ecológicas e/ou evolutivas (*e.g.* Matthews *et al.* 2010).

Tipos de variação intraespecífica

A variação intraespecífica pode ser classificada

em duas abordagens principais: (i) aquela que ocorre entre diferentes populações da mesma espécie, também conhecida como variação interpopulacional (*e.g.* Mouillot *et al.* 2013), e (ii) aquela que ocorre entre indivíduos da mesma população, também conhecida como variação intrapopulacional (*e.g.* Blanck & Lamouroux 2007, Svanbäck & Bolnick 2007) (Figura 2). É importante que esses tipos de variação estejam claros e conectados à pergunta do trabalho.

No grupo dos peixes, os dois tipos de variação intraespecífica são abordados (Tabela 1). Dentre os trabalhos publicados nos últimos 20 anos, aqueles que avaliam variações intrapopulacionais em características tróficas representam 45,4 % dos estudos publicados, variações entre populações de peixes representam 36,4 % e aqueles que avaliaram ambos os tipos de variação, 18,2 %. Alguns desses estudos trazem resultados referentes a variações na dieta com grupos de indivíduos que apresentam diferentes estratégias ecológicas para aumentar seu sucesso alimentar e, conseqüentemente, sua persistência e sobrevivência no ambiente. A partir de estudos sobre as estratégias tróficas individuais em peixes de riacho no Brasil e no mundo, os dois tipos de variação intraespecífica são revelados (Tabela 1), confirmando a importância de se

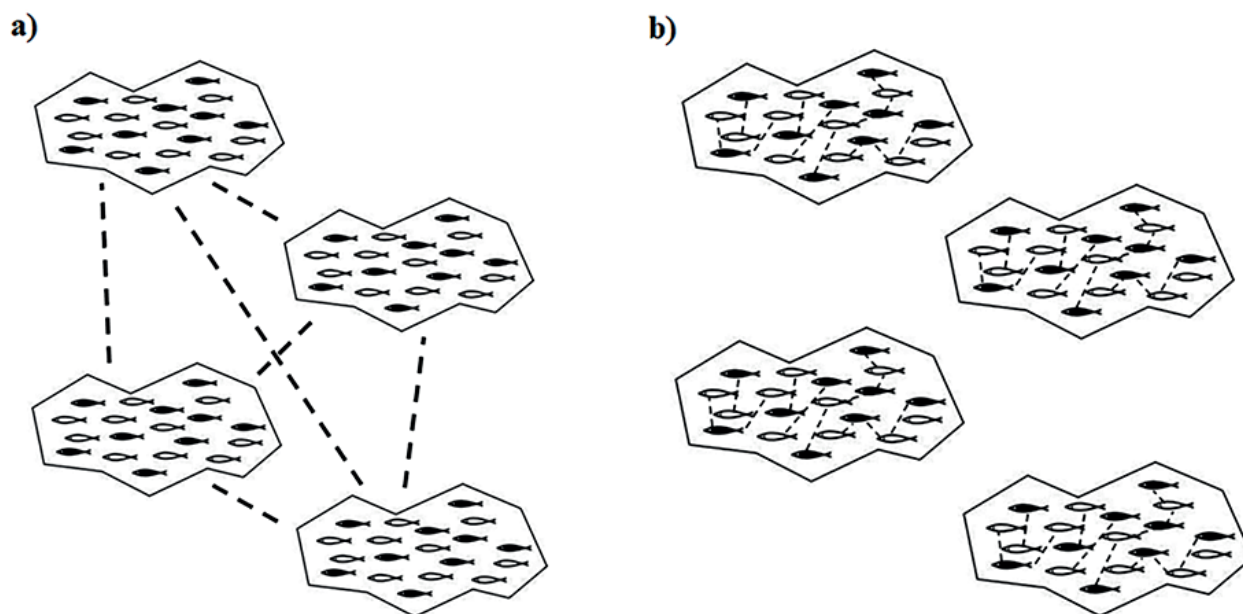


Figura 2. Tipos de variação intraespecífica: (a) entre populações, e (b) entre indivíduos da mesma população. As linhas tracejadas indicam a direção em que ocorre a variação.

Figure 2. Different types on intraspecific variability: (a) between-populations, and (b) within-populations. Dashed lines represent the direction of variation.

Tabela 1. Estudos que avaliaram a variação intraespecífica na ecologia trófica de peixes de riacho no Brasil e no mundo, suas características mensuradas, tipos de variação intraespecífica (EP - entre populações; DP - dentro de populações; AM - ambos) e principal implicação ecológica. A busca por artigos foi realizada no *Web of Science* (último acesso em fevereiro de 2021), utilizando as seguintes palavras-chave: (Intraspecific variability OR Intraspecific variation OR Individual variability OR Individual variation OR Individual specialization) AND Fish AND Stream. No total, foram encontrados 148 estudos publicados entre 2000 e 2021. No entanto, apenas aqueles artigos que relacionaram aspectos da variação intraespecífica com as estratégias tróficas em populações e/ou comunidades foram considerados, restando 22 artigos.

Table 1. Studies analyzing intraspecific variability in trophic ecology of stream fish in Brazil and other countries, their measured traits, types of intraspecific variability (EP – between populations; DP – within-populations; AM – both) and principal ecological issue. The manuscripts were searched in *Web of Science* (last access in February 2021) using the following keywords: (Intraspecific variability OR Intraspecific variation OR Individual variability OR Individual variation OR Individual specialization) AND Fish AND Stream. In total, 148 studies were published between 2000 and 2021. However, we selected the studies that evaluated intraspecific variability in trophic traits among fish populations and/or assemblages, remaining 22 studies.

Característica ecológica	Tipo de variação	Implicação ecológica	Local	Referência
Comportamento de forrageio	AM	Competição intraespecífica como agente estruturador de diferentes táticas de forrageio em <i>Salvelinus fontinalis</i> .	Ontario, Canadá	McLaughlin 2001
	DP	Diferenças individuais nas táticas de forrageio em <i>Salvelinus fontinalis</i> reconhecidas em ambiente natural se mantiveram sob diferentes condições experimentais, indicando presença de polimorfismo.	Ontario, Canadá	Wilson & McLaughlin 2007
	EP	Alta variação nas táticas de forrageio em populações de diferentes espécies de salmonídeos pode explicar a distribuição geográfica.	Islândia	Tunney & Steingrímsson 2012
	DP	Fatores intrínsecos e extrínsecos contribuíram para a alta variação intraespecífica em <i>Squalius torgalensis</i> , indicando alta flexibilidade comportamental no nível individual.	Ribeira do Torgal, Portugal	Martelo <i>et al.</i> 2013
	EP	Similaridade entre diferentes populações de <i>Salmo trutta</i> , sugerindo convergência no comportamento de acordo com a acessibilidade de presas.	Rio Tambre, Espanha	Sanchez-Hernandez & Cobo 2013
Dieta	DP	A plasticidade fenotípica determinou a especialização do nicho alimentar dos indivíduos maximizando a aptidão ao longo da vida em <i>Salvelinus leucomaenis</i> .	Nagano, Japão	Iguchi <i>et al.</i> 2004

Tabela 1. Continua na próxima página...
Table 1. Continues on next page...

Tabela 1. ...continuação
Table 1. ...continued

Característica ecológica	Tipo de variação	Implicação ecológica	Local	Referência
Dieta	EP	Plasticidade no comprimento do intestino em resposta à qualidade da dieta pode ser um mecanismo importante para explicar as mudanças tróficas durante as radiações evolutivas em espécies de ciclídeos.	Lago Tanganica, África	Wagner <i>et al.</i> 2009
	DP	Alta variação intraespecífica em espécies de peixes de diferentes posições tróficas, mensurada a partir da análise de isótopos estáveis.	Carolina do Sul, Estados Unidos	Fletcher <i>et al.</i> 2015
	DP	As mudanças ontogenéticas na dieta de <i>Salmo trutta</i> promoveram mudanças estruturais na teia trófica.	Rio Tormes, Espanha	Sanchez-Hernandez 2016
	DP	O consumo de invertebrados terrestres aumentou com a idade em <i>Salmo trutta</i> ; alto grau de variação individual (dentro dos grupos de indivíduos, jovens e adultos) no uso dos recursos.	Galícia, Espanha	Sanchez-Hernandez & Cobo 2016
	AM	A alta especialização individual em populações de <i>Etheostoma flabellare</i> foi correlacionada com a densidade de invertebrados e o número de competidores, e em <i>Etheostoma spectabile</i> com a diversidade e densidade de invertebrados.	Oklahoma, Estados Unidos	Hopper & Tobler 2016
	AM	A variação intraespecífica facilitou a partição de recursos entre espécies de pequenos caracídeos, em resposta à disponibilidade sazonal dos recursos tróficos.	Paraná, Brasil	Da Silva <i>et al.</i> 2017
	EP	Diferenças individuais no consumo de invertebrados entre populações de <i>Poecilia reticulata</i> com diferentes fenótipos (alta vs. baixa predação).	Trinidad & Tobago	Warbanski <i>et al.</i> 2017
	AM	A variação intraespecífica no crescimento e taxas de excreção foi melhor explicada pela composição da dieta quando comparada ao grau de especialização individual em <i>Lepomis gibbosus</i> ; importância em considerar valores individuais para entender os efeitos das espécies em processos ecossistêmicos.	Rio Garona, França	Evangelista <i>et al.</i> 2017

Tabela 1. Continua na próxima página...
Table 1. Continues on next page...

Tabela 1. ...continuação
Table 1. ...continued

Característica ecológica	Tipo de variação	Implicação ecológica	Local	Referência
Dieta	EP	Diferenças na dieta entre diferentes populações de <i>Bryconamericus iheringii</i> , indicando flexibilidade alimentar como adaptação a disponibilidade de presas.	Campos Sulinos, Brasil	Kokubun <i>et al.</i> 2018
	EP	Alta variação na dieta explicou as diferenças de exploração da coluna d'água por <i>Salmo trutta</i> , destaque para diferenças ontogenéticas bem marcadas.	Galícia, Espanha	Sanchez-Hernandez & Cobo 2018
	EP	Os efeitos da heterogeneidade espacial na composição da dieta de <i>Glanidium ribeiroi</i> e suas variações intraespecíficas foram cruciais para o sucesso das populações.	Rio Iguaçu, Brasil	Kliemann <i>et al.</i> 2019
	EP	Sazonalidade na disponibilidade de recursos alimentares foi o principal fator da variação de nicho individual desempenhando um papel importante na coexistência e interações em espécies de caracídeos.	Rios Piquiri e Iguaçu, Brasil	Neves <i>et al.</i> 2020
	DP	Presença de heteroespecíficos como provável causa da redução de nichos alimentares individuais em duas espécies de poecilídeos durante os estágios iniciais de invasão.	Rio de Janeiro, Brasil	Amaral <i>et al.</i> 2021
Relações entre morfologia e dieta	DP	Forte relação entre a forma do organismo e o desempenho trófico, fornecendo evidências empíricas do custo da especialização morfológica em peixes que se alimentam de itens de deriva.	Carolina do Norte, Estados Unidos	Rincón <i>et al.</i> 2007
	DP	Diferenças individuais na dieta relacionadas ao tamanho do corpo sugerem que os indivíduos de <i>Deuterodon stigmaturus</i> mudam seu nicho trófico e papel ecossistêmico ao longo do desenvolvimento ontogenético.	Rio Grande do Sul, Brasil	Dala-Corte <i>et al.</i> 2016
	DP	Alta variação intraespecífica na morfologia e dieta em duas comunidades de peixes; a variação na dieta não foi explicada pela variação morfológica em ambos os níveis (entre espécies e entre indivíduos).	Rio de Janeiro e Ceará, Brasil	Manna <i>et al.</i> 2019

considerar valores individuais em análises ecológicas.

Para exemplificar a existência de variação intraespecífica dentro de populações de peixes, dados referentes a duas espécies do gênero *Deuterodon*, que coexistem em um riacho costeiro de Mata Atlântica, revelam diferenças na dieta com alta variação intraespecífica em ambas as espécies (Manna *et al.* 2019). *Deuterodon hastatus* utiliza insetos aquáticos como principal fonte alimentar, enquanto *Deuterodon taeniatus*, matéria vegetal alóctone. No entanto, as duas espécies também utilizam outras fontes de alimento, por exemplo, algas e invertebrados terrestres. Essa alta variação intraespecífica pode ser observada a partir da distribuição dos dados dentro de um espaço funcional, enquanto as diferenças entre as espécies são representadas pelas diferenças na localização de cada espécie (Figura 3). Dessa forma, os indivíduos dessas espécies conseguem utilizar diversos recursos alimentares com alta

variação intraespecífica e, ao mesmo tempo, coexistirem dentro do mesmo riacho.

Variação intraespecífica e estrutura de comunidades

As dimensões de nichos ecológicos ocupadas por diferentes espécies têm sido quantificadas majoritariamente a partir de valores médios das espécies (Bolnick *et al.* 2003), por exemplo, a dieta de cada espécie é comumente definida a partir do consumo médio de presas de uma determinada população. No entanto, essa quantificação pode mascarar especificidades de alguns indivíduos quando comparados ao restante da população e, conseqüentemente, os papéis que cada indivíduo pode exercer sob o controle de uma determinada população de presa. Além disso, as diferenças individuais no consumo alimentar podem deslocar determinados indivíduos para um outro nicho trófico, diminuindo então a sobreposição de nicho e, conseqüentemente, a competição

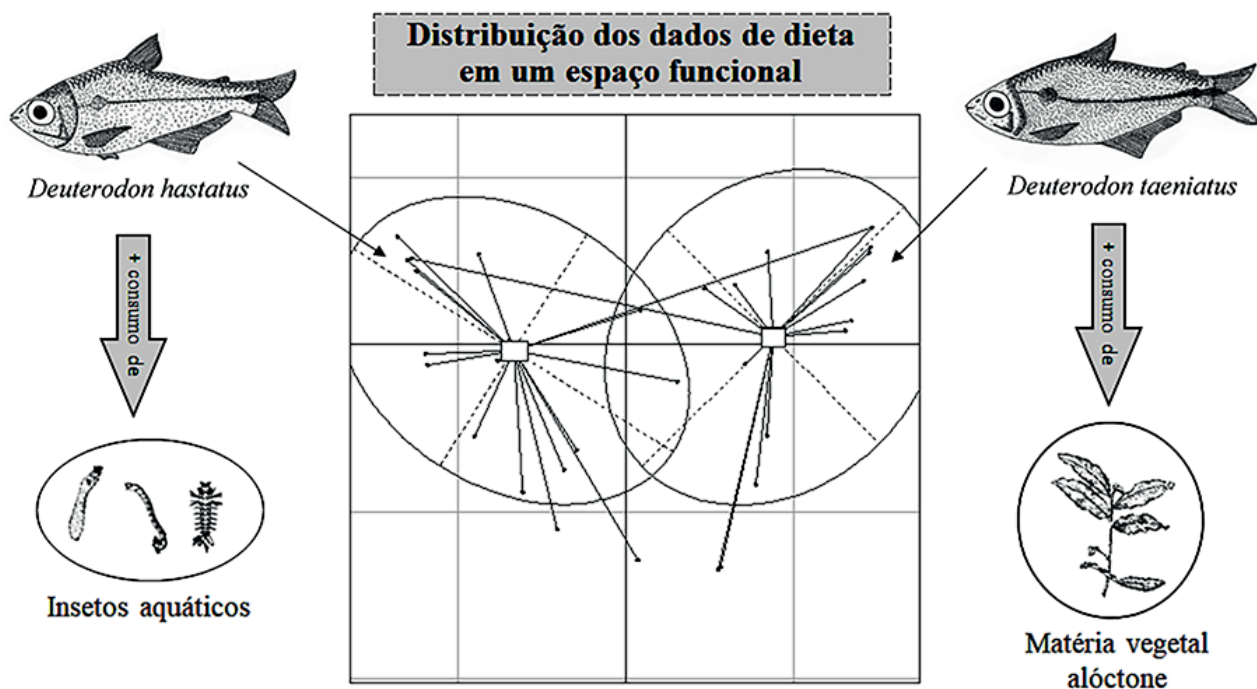


Figura 3. Representação gráfica de dados individuais na dieta de duas espécies de *Deuterodon* (retirado de Manna *et al.* 2019). Cada ponto representa um indivíduo e cada linha, a distância para a média da população (quadrado branco). Círculos representam a variação total de cada população. Essa distribuição de dados revela alta variação intraespecífica para ambas as espécies, mas em locais diferentes desse espaço funcional devido às diferenças em suas fontes principais de alimento.

Figure 3. Graphical representation of individual data in diet of two *Deuterodon* species (from Manna *et al.* 2019). Black dots indicate each individual and each line, the distance to population mean value (white square). Black circles represent total variation of each population. Data distribution reveals high intraspecific variability for both species but with different positions in functional space reflecting differences in the use of food resources.

intraespecífica (Svanbäck & Persson 2004). Dessa forma, quantificar a variação intraespecífica dentro do contexto de coexistência de espécies pode ser importante para entender a habilidade que cada indivíduo exerce para se manter dentro das comunidades e, conseqüentemente, contribuir para manter toda a sua população frente às dinâmicas das comunidades (Lichstein *et al.* 2007). Por exemplo, duas espécies próximas filogeneticamente (*e.g.* pertencentes ao mesmo gênero) podem apresentar alta variação intraespecífica no uso dos recursos ecológicos facilitando assim, sua coexistência em ambientes com alta disponibilidade de recursos (Nakano *et al.* 1999, Manna *et al.* 2017). No entanto, essa abordagem deve ser investigada em ambientes com baixa disponibilidade de recursos, pois a pressão da competição interespecífica afeta a amplitude da variação intraespecífica no uso dos recursos tróficos (Van Valen 1965, Bolnick *et al.* 2003, Araújo *et al.* 2011).

Características mensuradas para se compreender as dinâmicas que estruturam as populações e comunidades refletem o papel de cada indivíduo (Violle *et al.* 2007), onde informações sobre o crescimento e/ou a mortalidade de uma população são resultados de características realizadas exclusivamente por indivíduos, que podem claramente variar entre si. Portanto, se levarmos em consideração a média dessa população, perderemos informações importantes sobre o papel de cada indivíduo na determinação dessas dinâmicas populacionais (Violle *et al.* 2012).

Indivíduos e seus papéis funcionais

Contabilizar as características ecológicas dos organismos é particularmente interessante no contexto de diversidade funcional, pois esta reflete o uso dos recursos pelas espécies (Lavorel & Garnier 2002) e de que forma seus papéis funcionais influenciam os processos ecológicos, sendo moldados pelas condições ambientais, podendo então afetar o funcionamento dos ecossistemas (Violle *et al.* 2012).

Em muitos casos, a diversidade funcional é mensurada baseando-se em valores das características ecológicas das espécies através das médias dos valores populacionais, pressupondo que a variação intraespecífica é mais baixa do

que a interespecífica (Villéger *et al.* 2017). Apesar dos estudos ecológicos que abordam variações individuais ainda serem escassos (Pavoine & Izsák 2014), a utilização desta abordagem tem se tornado cada vez mais frequente (de Bello *et al.* 2011, Albert *et al.* 2012). Além disso, inúmeros estudos demonstraram que indivíduos da mesma espécie podem apresentar diferenças marcantes em relação a dieta, morfologia e história de vida (Blanck & Lamouroux 2007, Svanbäck & Bolnick 2007, Manna *et al.* 2019) levando ao uso diferenciado dos recursos, as habilidades competitivas e/ou táticas anti-predatórias (Bolnick *et al.* 2011).

Para entendermos melhor o papel dos indivíduos nas dinâmicas ecológicas, é importante evidenciar as diferenças entre espécies generalistas e/ou especialistas e indivíduos generalistas e/ou especialistas. De forma geral, a interpretação dessas classificações é oposta quando comparamos essas duas escalas de organização biológica (espécie *vs.* indivíduo). Estudos que avaliam a variação intraespecífica em peixes podem ser desenvolvidos para diferentes características ecológicas. No entanto, grande parte dos estudos tem focado em aspectos da dieta e, portanto, a maior parte dos exemplos citados neste artigo abordam aspectos da ecologia trófica dos peixes de riacho.

Espécies generalistas geralmente irão revelar alta variação intraespecífica (Smith *et al.* 2011). Isso ocorre porque os indivíduos podem utilizar diferentes recursos com cada indivíduo explorando um determinado recurso, diferenciando-se entre si, e então, contribuindo para a alta variação intraespecífica (Figura 4a). No entanto, uma espécie generalista também pode apresentar baixa variação intraespecífica, quando os indivíduos utilizam uma alta variedade de recursos, mas todos os indivíduos exploram essa alta variedade. Nesse último caso, teremos alta largura de nicho da espécie com alta sobreposição de nicho entre os indivíduos da espécie (Figura 4b). Por outro lado, uma comunidade composta por diversas espécies especialistas irá apresentar baixa variação intraespecífica. Isso porque, para que uma espécie seja especialista, os indivíduos devem explorar recursos similares e, conseqüentemente, poucas diferenças entre eles, refletindo então uma baixa variação intraespecífica.

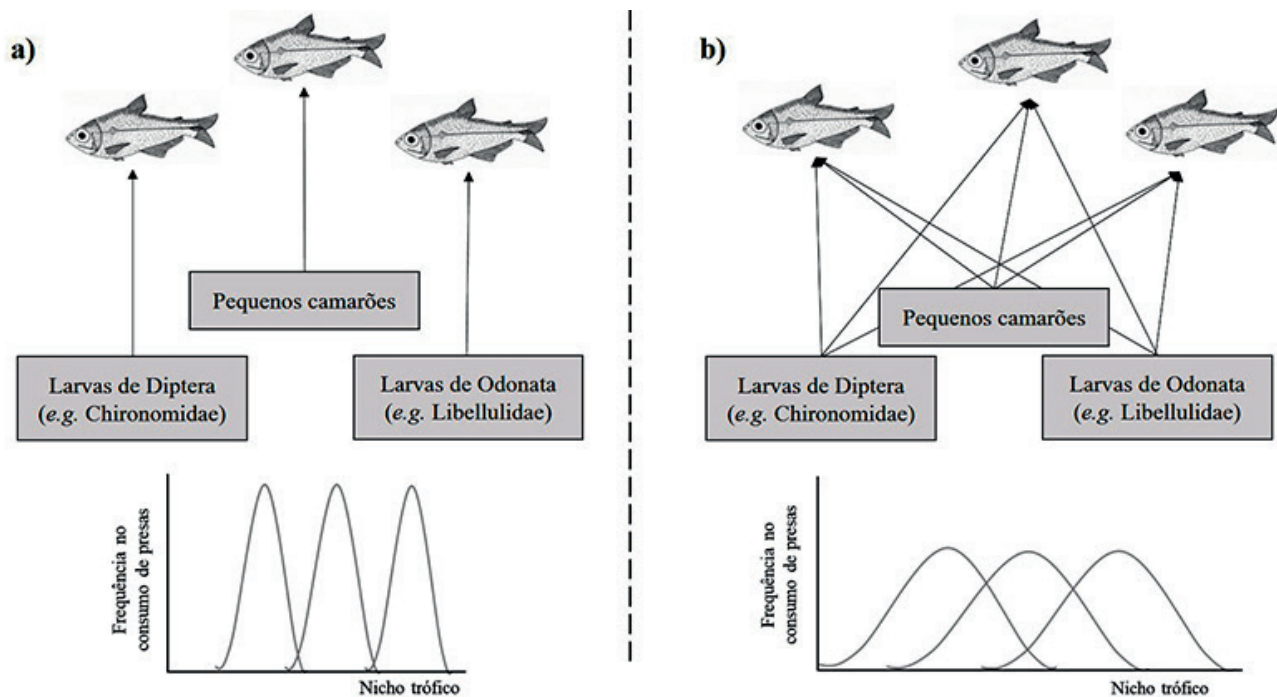


Figura 4. Diferentes populações e graus de variação intraespecífica: (a) uma população generalista com indivíduos especialistas e alto grau de variação intraespecífica; e (b) uma população generalista com indivíduos generalistas e baixo grau de variação intraespecífica. Cada linha cinza nos gráficos representa um indivíduo. Nota-se maior grau de sobreposição de nicho trófico na população do quadro (b).

Figure 4. Examples of populations with different levels of intraspecific variability: (a) generalist population with specialist individuals and high intraspecific variability; and (b) generalist population with generalist individuals and low intraspecific variability. Each gray line represents one individual. We can see higher trophic overlap in population (b).

Dependendo do grau de especialização individual, uma mesma espécie pode desempenhar papéis diferentes nas dinâmicas dos ecossistemas. Peixes da família Loricariidae são conhecidos por atuarem diretamente na ciclagem de nutrientes em riachos costeiros, a partir do balanço entre demanda e excreção de fósforo (Hood *et al.* 2005, Capps & Flecker 2013). No entanto, a demanda por fósforo varia entre grupos de indivíduos com diferentes valores de tamanho corporal (Santos *et al.* 2016), ocasionando diferenças no papel funcional entre os indivíduos da mesma espécie. Outro exemplo é a diferença individual do papel funcional da traíra *Hoplias malabaricus* no controle populacional de presas, pois indivíduos jovens controlam populações de invertebrados enquanto indivíduos adultos controlam outras populações de peixes, já que essa espécie se torna piscívora ao longo da vida (Mello *et al.* 2006). Assim, podemos notar que variações ontogenéticas influenciam diretamente o grau da variação intraespecífica

(Zhao *et al.* 2014) e, conseqüentemente, o papel dos indivíduos em processos ecossistêmicos.

ASPECTOS METODOLÓGICOS

Componentes da variação intraespecífica

A variação intraespecífica é um conceito que envolve diversos componentes ecológicos, que podem ser trabalhados e aplicados dentro de diferentes perspectivas (Figura 5). Neste artigo, vamos abordar três deles: (i) a especialização intraespecífica, que revela o quão ecologicamente diferente um indivíduo é em relação à toda a população, porém, não detecta as diferenças explicadas pelo dimorfismo sexual e ontogenia; (ii) a originalidade intraespecífica, capaz de revelar as diferenças que ocorrem dentro destes grupos de indivíduos; e (iii) a especialização individual, representada por indivíduos que possuem um nicho mais estreito quando comparados ao nicho da população, por razões que independem do sexo, idade ou grupo

morfológico (Bolnick *et al.* 2003, Mouillot *et al.* 2013, Manna *et al.* 2019).

Especialização e originalidade intraespecífica

Os componentes de especialização e originalidade intraespecífica são complementares e aplicados de forma conjunta, pois a especialização intraespecífica avalia as diferenças que existem entre os indivíduos e a média da população (Figuras 6a e 6c), enquanto a originalidade intraespecífica avalia as diferenças entre os pares de indivíduos (Figuras 6b e 6d) em relação a alguma característica ecológica (*e.g.* dieta, uso do habitat). Neste sentido, uma espécie com alta especialização intraespecífica pode esconder diferentes níveis de originalidade intraespecífica, ou seja, podem existir grupos diferentes de indivíduos compostos por indivíduos similares (*i.e.* machos vs. fêmeas ou jovens vs. adultos) ou um grande grupo composto por indivíduos com particularidades ecológicas e diferenças marcadas entre eles. Quando a espécie é

representada por pares de indivíduos idênticos, a originalidade intraespecífica é baixa, porém aumenta quando determinados indivíduos são diferentes dos demais (Figura 6).

Levando em consideração a complementaridade entre originalidade e especialização intraespecífica, as diferenças entre os valores dos dois componentes podem indicar o uso da originalidade como uma ferramenta importante na avaliação da variação intraespecífica de diferentes características ecológicas dos peixes (*e.g.* morfologia e dieta), onde alta originalidade individual indica diferenças entre pares de indivíduos e, assim, particularidades raras de alguns indivíduos (Manna *et al.* 2019). Os exemplos a seguir foram retirados de Manna *et al.* (2019) e compilados para facilitar o entendimento sobre a complementaridade entre os dois componentes.

Algumas espécies com elevada especialização intraespecífica morfológica podem apresentar originalidade intraespecífica baixa para a mesma característica. Em um riacho de Mata Atlântica, valores altos de especialização intraespecífica

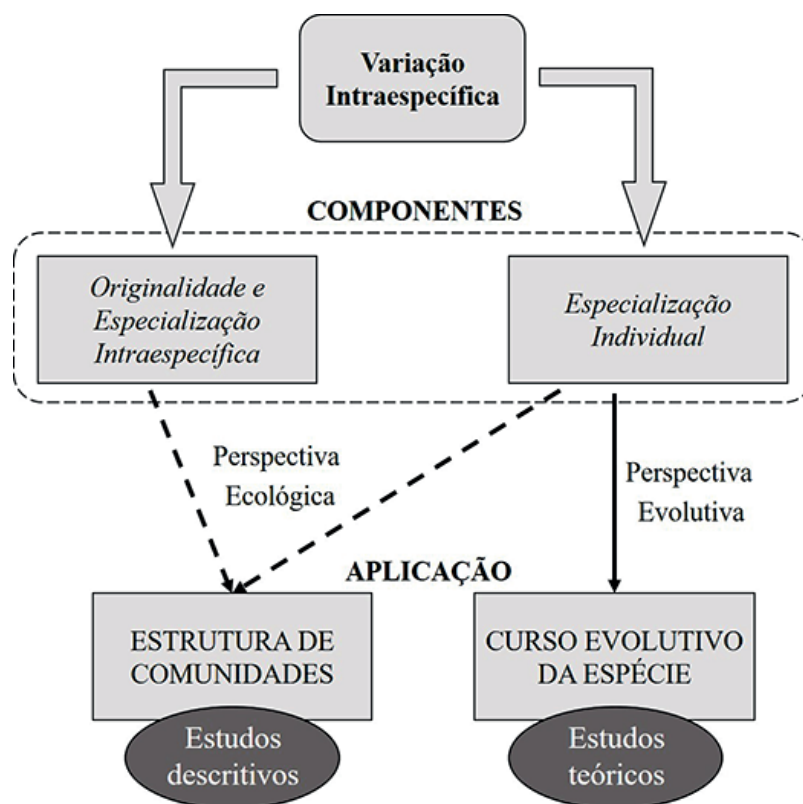


Figura 5. Fluxograma dos caminhos que os componentes intraespecíficos seguem dentro dos estudos ecológicos.

Figure 5. Framework of different directions on ecological studies considering individual components.

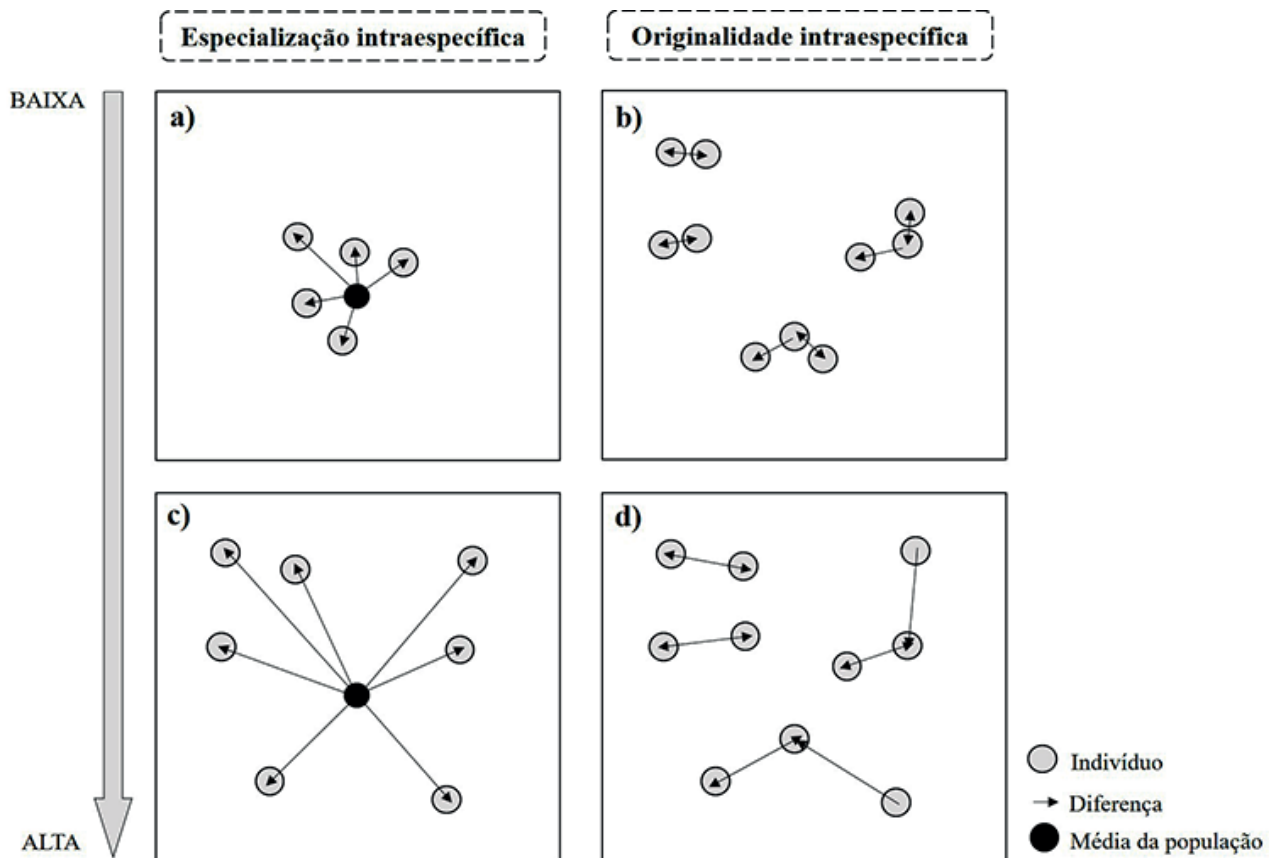


Figura 6. Representação gráfica dos componentes (i) especialização intraespecífica, indicando as diferenças entre os indivíduos e a média da população (a,c), e (ii) originalidade intraespecífica, indicando as diferenças entre pares de indivíduos (b, d), em relação a uma determinada característica ecológica (e.g. dieta). As setas de sentido único e duplo nas representações da originalidade indicam as diferenças calculadas entre cada indivíduo e seu vizinho mais próximo. A seta cinza indica o aumento nos valores de variação intraespecífica.

Figure 6. Graphical representation of two components (i) intraspecific specialization, indicating differences between individuals and mean population (a,c), and (ii) intraspecific originality, indicating differences between pairs of individuals (b,d), both in some ecological trait (e.g. diet). Arrows with unique or double directions indicate the differences computed between each individual and the most closely-neighbor. Gray arrow indicates the increase in values of intraspecific variability.

foram registrados na morfologia das espécies *Phalloceros tupinamba* e *Gymnotus pantherinus* que possuem dimorfismo sexual e/ou variações ontogenéticas (Bisazza & Pilastro 1997, Galindo-Villegas & Sosa-Lima 2002, Py-Daniel & Fernandes 2005). Nesse caso, a originalidade intraespecífica dessas espécies é baixa, o que significa que os pares de indivíduos do mesmo sexo ou classe etária são morfologicamente similares. Por outro lado, indivíduos do mesmo sexo podem apresentar diferenças individuais marcantes (Perazzo *et al.* 2019), demonstrando que o aspecto da originalidade intraespecífica pode nos trazer informações complementares acerca da variação intraespecífica (Svanbäck & Persson 2004, Matthews *et al.* 2010).

Em relação à dieta, sabe-se que hábitos alimentares são mais versáteis que as características morfológicas, e que indivíduos estão mais aptos a mudar esses hábitos, resultando assim em maior originalidade intraespecífica (Araújo *et al.* 2008, 2011). A plasticidade na dieta é um aspecto marcante dos peixes neotropicais, e a maioria das espécies consegue mudar de um item alimentar a outro conforme mudanças nos recursos tróficos disponíveis. Além disso, a plasticidade pode explicar as alterações ontogenéticas na dieta de muitas espécies (Manna *et al.* 2012, Guo *et al.* 2014), e as diferenças tróficas podem ser explicadas pelas diferenças no tamanho do corpo dos indivíduos, onde indivíduos maiores são capazes de consumir

presas maiores com maior eficiência (Weise *et al.* 2010). No entanto, algumas espécies apresentam comportamento especializado com baixos valores de especialização e originalidade intraespecífica, o que significa consumo de itens alimentares exclusivos. Por exemplo, o alto consumo de invertebrados por *Gymnotus pantherinus* em um riacho de Mata Atlântica contribui para uma baixa variação intraespecífica, onde grande parte dos indivíduos dessa espécie explora o mesmo recurso alimentar. Por outro lado, indivíduos de *Deuterodon taeniatus* se alimentam de forma oportunista e generalista (Lobón-Cervia & Bennemann 2000, Manna *et al.* 2012), contribuindo para altos valores de especialização e originalidade intraespecífica (Manna *et al.* 2019). O loricarídeo *Hypostomus jaguribensis*, apesar de ser uma espécie que forrageia no perifíton, existem registros de indivíduos consumindo grande variedade de presas associadas ao substrato durante o forrageio, contribuindo para altos valores de variação intraespecífica (Manna *et al.* 2019). Além disso, as condições abióticas, como heterogeneidade do microhabitat e disponibilidade de recursos (Evangelista *et al.* 2014), podem influenciar a variabilidade trófica e conseqüentemente, diferenças individuais no consumo de recursos alimentares.

Calculando a especialização e originalidade intraespecífica

Os índices de especialização e originalidade intraespecífica foram adaptados por Manna *et al.* (2019) a partir de índices inicialmente desenvolvidos para medir a diversidade funcional de uma comunidade baseada na média das características de cada espécie (Buisson *et al.* 2013, Mouillot *et al.* 2013). A especialização intraespecífica de uma espécie é calculada como a distância média de um indivíduo até a média das características da espécie dentro de um espaço multidimensional, tornando-se assim similar à definição comum de variabilidade, *i.e.* desvio padrão. Quando todos os indivíduos são idênticos, o desvio é zero, e aumenta conforme os indivíduos se diferenciam (*i.e.* baixa redundância funcional). Já a originalidade intraespecífica de uma espécie é avaliada como a média da similaridade entre pares de indivíduos (*i.e.* distância média ao vizinho mais próximo no espaço multidimensional). Esses

índices podem ser calculados para cada espécie a partir dos valores individuais de características ecológicas obtidos a partir dos diferentes eixos gerados em uma análise de agrupamento, por exemplo, uma PCA. O procedimento e pacote estatístico utilizados para o cálculo desses índices são similares aos índices calculados para o nível de espécie (FSpe e FORi; ver detalhes na Figura 4 de Teresa *et al.* 2021). No entanto, os índices de especialização e originalidade intraespecífica são gerados a partir de valores individuais inseridos na matriz de dados (mais detalhes em Mouillot *et al.* 2013 e Manna *et al.* 2019).

Especialização individual

A especialização individual é uma escala mais refinada da variação intraespecífica, sendo mais um dos componentes utilizados para avaliar este tipo de variação (Bolnick *et al.* 2003). Ela é avaliada dentro de grupos de organismos e, além da perspectiva ecológica, é capaz de ser estudada dentro de uma perspectiva evolutiva (Araújo *et al.* 2011). A especialização individual reflete as variações que ocorrem entre determinados indivíduos, pertencentes ao mesmo grupo ecológico, por exemplo, machos ou fêmeas, jovens ou adultos. Assim, esse tipo de abordagem quantifica as diferenças somente entre indivíduos machos, ou somente entre indivíduos fêmeas. Essa abordagem requer um levantamento de dados mais específico, buscando sempre retirar os ruídos de variação (*i.e.* variações discretas) que podem ocorrer entre esses grupos específicos de indivíduos, sendo aplicada majoritariamente para características de dieta, dentro do contexto da ecologia trófica dos peixes.

A especialização individual engloba três tipos de variação: (i) a variação total da população; (ii) a variação média entre os indivíduos da população; e (iii) a variação média de cada indivíduo. Essas variações foram propostas por Bolnick *et al.* (2003) e estão representadas na Figura 7. Neste artigo, elas são respectivamente apresentadas como *Var1*, *Var2* e *Var3*. A especialização individual aumenta conforme a sobreposição do nicho ecológico diminui entre os indivíduos da mesma população. Na Figura 7a, a *Var3* (representada pela variação de cada indivíduo) é maior e, conseqüentemente, a sobreposição entre os indivíduos. Isso significa que os indivíduos de uma determinada

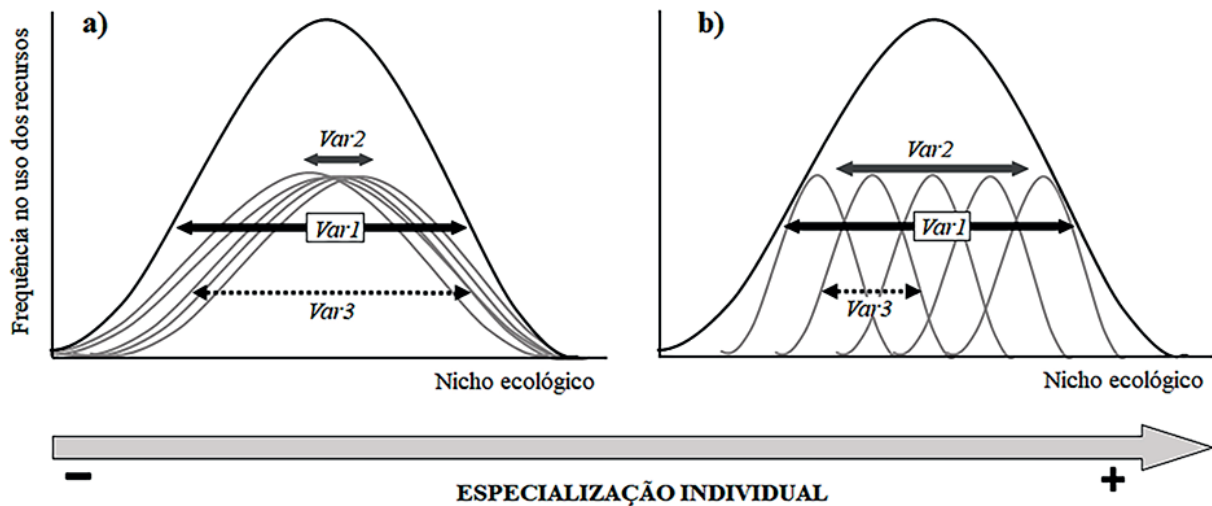


Figura 7. Representação gráfica da especialização individual que indica diferenças dentro de grupos de indivíduos (*i.e.* juvenis, ou adultos). *Var1* representa a variação total de um determinado grupo de indivíduos dentro da população, *Var2*, a variação média entre os indivíduos e *Var3*, a variação média de cada indivíduo. O sentido da seta em cinza representa o aumento na especialização individual. Adaptado de Bolnick *et al.* (2003).

Figure 7. Graphical representation of individual specialization indicating the differences within groups of individuals (*i.e.* juveniles or adults). *Var1* represents the total variation of one specific group of individuals inside population, *Var2*, the mean variation between individuals and *Var3*, mean variation of each individual. The direction of gray arrow indicates the increase in individual specialization. Adapted from Bolnick *et al.* (2003).

população utilizam recursos similares e não são especializados individualmente. Apesar da variação total da população não diferir entre os dois cenários, podemos notar que quando a *Var2* (representada pela variação média entre os indivíduos) aumenta e *Var3* diminui, temos um aumento da especialização individual (Figura 7b).

Calculando a especialização individual

A especialização individual, proposta por Bolnick *et al.* (2003), também pode ser avaliada através de índices matemáticos e é utilizada em estudos relacionados a características da dieta. Esse componente é parcialmente baseado em cálculos de amplitude de nicho e são comumente utilizados em estudos com uma perspectiva evolutiva (Araújo *et al.* 2011), sendo considerado um fator de variação determinante para caracterizar a dieta total de uma população. Existem diferentes índices de especialização individual e eles podem ser aplicados a partir de dados contínuos ou discretos. Uma revisão feita por Bolnick *et al.* (2002) apresenta vantagens e desvantagens de cada índice, além de discutir suas respectivas aplicações. Zaccarelli *et al.* (2013) propõem um

pacote estatístico (*R Individual Specialization – RinSp*) e descrevem detalhes de como se calculam esses índices na interface R. Outro índice de especialização individual proposto e descrito em Araújo *et al.* (2008) se baseou na teoria de redes complexas e pode ser aplicado em estudos que avaliam as diferenças individuais em situações de competição intraespecífica sob a perspectiva da teoria do forrageamento ótimo.

Outras ferramentas de análise

Três ferramentas estatísticas univariadas são comumente utilizadas em estudos de variação intraespecífica: (i) desvio padrão, (ii) variância, e (iii) análise de variâncias (ANOVA). O desvio padrão é baseado nas diferenças entre os valores absolutos observados que giram em torno da média, sendo essas diferenças elevadas ao quadrado, enquanto a variância se trata da média desse desvio quadrado. A variância é uma medida de dispersão desses valores e indicam a distância entre os valores observados e esperados. Dessa forma, ambas podem descrever a variação intraespecífica de uma população.

A ANOVA, por sua vez, é aplicada para

confirmar se há ou não diferença significativa entre as médias das amostras (espécies e/ou populações), sendo a técnica mais utilizada em estudos que testam a variação intraespecífica (Mitchell & Bakker 2014). Também é possível utilizar a dispersão dos valores para observar diferenças nas amplitudes da variação intraespecífica entre os grupos amostrados. Um grupo de espécies pertencente a uma determinada comunidade pode apresentar maior variação intraespecífica (representada pela dispersão dos dados em um *boxplot*) e diferença significativa entre as médias das espécies (Figura 8a), enquanto outro grupo de espécies pode apresentar baixa variação intraespecífica sem diferenças no uso de um determinado recurso entre as espécies (Figura 8b). Uma outra maneira de interpretar as variações individuais a partir dos resultados da ANOVA é observar os valores de F, onde menores valores indicam maior nível de variação intraespecífica quando comparamos diferentes características ecológicas (Manna *et al.* 2019).

Em relação aos métodos multivariados, podemos destacar a análise permutacional de variâncias (PERMANOVA), a análise de dispersão permutacional (PERMDISP) e a análise de componentes principais (PCA) (*e.g.* Mitchell & Bakker 2014, Manna *et al.* 2019, Amaral *et al.* 2021). A PERMANOVA e PERMDISP podem

ser aplicadas com o intuito de confirmar os testes univariados, revelando tanto diferenças entre espécies (variação interespecífica) como dentro de espécies (variação intraespecífica). A principal diferença entre essas duas análises é que a PERMDISP, além de revelar diferenças entre os indivíduos da mesma espécie, também é capaz de indicar a força dessa variação a partir de diferenças na dispersão dos dados.

Por outro lado, a PCA pode ser utilizada para ilustrar essa variação individual dentro de um espaço multidimensional quando, por exemplo, comparamos a seleção de um determinado recurso entre indivíduos de espécies diferentes. Em um ambiente onde temos uma determinada quantidade de recursos disponíveis, os indivíduos de uma espécie podem utilizar uma maior gama de recursos (Figura 9a) quando comparada a outra espécie (Figura 9b), revelando então diferenças na variação intraespecífica entre elas.

Coleta de dados

Técnicas de captura

As técnicas utilizadas nesse tipo de estudo são essencialmente aquelas consideradas tradicionais, representadas pelas peneiras, picarés, redes de espera e pesca elétrica (ver detalhes em Alves *et al.* 2021). No entanto, é importante adequar a sua técnica ao grupo

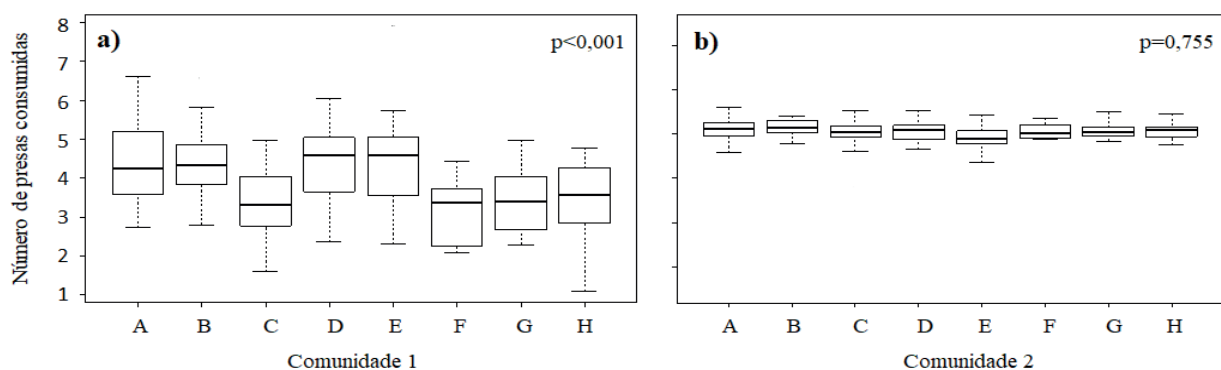


Figura 8. Exemplo hipotético com diferenças na variação intraespecífica (representada pela amplitude dos quadrados brancos) entre duas comunidades no consumo de uma determinada presa. As letras no eixo X representam as espécies e os valores de p no canto direito superior de cada gráfico representam presença ou ausência de diferença significativa entre as espécies.

Figure 8. Hypothetical example showing differences in intraspecific variability (represented by the range of white squares) between two assemblages in relation to consumption of one food item. X axis represents different species and p values in right superior corner of each graphic represent presence or absence of significant differences between species.

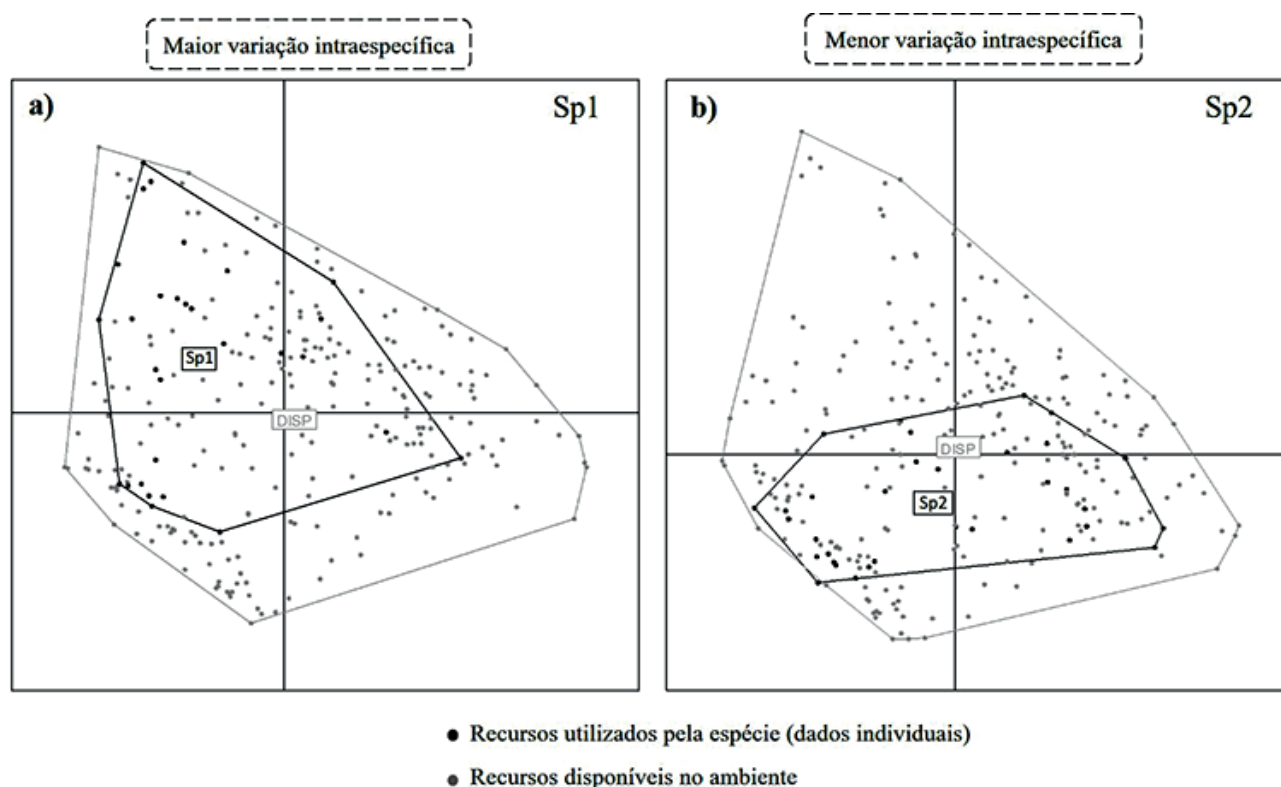


Figura 9. Exemplo hipotético, onde dentro de um universo de dados referente aos recursos disponíveis (círculos em cinza - DISP), os indivíduos de uma determinada espécie (Sp1) utilizam mais recursos (círculos em pretos) ocupando então, maior espaço funcional (a), enquanto outra espécie (Sp2) utiliza menor quantidade de recursos e consequentemente, menor espaço funcional (b).

Figure 9. Hypothetical example with resources availability data (gray circles – DISP), where individuals of one species (Sp1) are using higher diversity of resources (black circles) and consequently, a higher functional space (a). On the other hand, individuals of another species (Sp2) are using lower diversity of resources with reduced functional space (b).

de indivíduos que você está trabalhando. Por exemplo, se a sua amostra busca englobar espécies de grande porte, a técnica de rede de espera pode ser suficiente. No entanto, quando o trabalho avalia variação intraespecífica em espécies de variados tamanhos corporais, a pesca elétrica pode ser uma técnica mais eficiente, já que é capaz de capturar indivíduos de diferentes tamanhos. Lembrando que a biologia do peixe também influencia diretamente na eficiência da técnica de captura utilizada.

Em trabalhos de observação subaquática, a individualização é bastante complicada, pois requer a capacidade do mergulhador e/ou observador em reconhecer cada indivíduo. Essa dificuldade é um grande desafio para o desenvolvimento de estudos que testam a variação individual de peixes em seus ambientes naturais (Grossman & Freeman 1987, Manna *et al.* 2017). Porém, podemos destacar alguns esforços nessa área a partir de técnicas de marcação

como o uso de elastômeros e foto-identificação (a partir de marcas naturais no corpo do peixe) que viabilizam esse reconhecimento individualizado (Dala-Corte *et al.* 2016). Ensaios laboratoriais também vêm sendo realizados a fim de testar diferenças em síndromes comportamentais e interações tróficas entre indivíduos (Amaral *et al.* 2021; Kerr & Ingram 2021).

Número de indivíduos

Trabalhos que buscam avaliar a variação intraespecífica devem medir esforços para coletar e/ou observar o maior número de indivíduos possível, pois o objetivo principal é confirmar se há ou não variação significativa além da média da população. Diferenças ecológicas entre os indivíduos não são detectadas a partir da média e por isso, quanto mais indivíduos forem amostrados, mais robusta será essa detecção. Não há um número exato de indivíduos capaz de garantir uma boa representatividade de

uma determinada população. O que se deve fazer é, dentro das condições cabíveis no desenvolvimento do estudo, amostrar a maior quantidade possível de indivíduos.

Essa decisão também deve ser ponderada de acordo com a pergunta e objetivos do trabalho. Neste sentido, Burton *et al.* (2017) alertam que seria mais urgente que os pesquisadores direcionem os seus esforços em obter uma amostra suficiente para testar o grau de variação intraespecífica de uma característica ecológica dentro de uma única condição ambiental ao invés de testar essa variação em diversas condições ambientais. Assim, estudos descritivos e locais sobre a variação intraespecífica em peixes de riacho mostram-se altamente relevantes.

Variação ambiental

Outro ponto importante para a realização de um bom delineamento amostral em estudos de variação intraespecífica é a exclusão de possíveis variações ambientais, como a sazonal e a espacial, que criam ruídos nos dados ecológicos obtidos. As amostragens devem ser realizadas no mesmo período, pois riachos sofrem diretamente a influência de chuvas e, conseqüentemente, mudanças em sua estrutura física. Essas mudanças, por sua vez, afetam o comportamento dos peixes. Por esse motivo, é muito importante que o levantamento dos dados seja feito em períodos idênticos, evitando que as amostragens sejam realizadas em diferentes períodos sazonais (*e.g.* seco *vs.* chuvoso). Além da variação sazonal, é importante que os pesquisadores se atentem às variações espaciais dos riachos. Por exemplo, se os peixes serão amostrados em diferentes porções do mesmo riacho, é importante garantir que essas porções possuam estruturas físicas similares, por exemplo, mesma quantidade de cobertura do dossel, tipos de mesohabitat (*i.e.* corredeiras, poças e rápidos) e impactos antrópicos (se houver na região da área de estudo).

CONCLUSÃO

Apesar de estudos sobre coexistência de espécies e relações intraespecíficas serem antigos na ecologia, durante as décadas de 80 e 90, a maioria dos estudos de ecologia trófica eram voltados para variações entre populações, de forma que

a média representasse a população. Mesmo com um número elevado de indivíduos analisados nestes estudos, as variações individuais não eram consideradas. No entanto, na última década observou-se que já se sabe que muitas características ecológicas variam entre os indivíduos de uma mesma espécie (Bolnick *et al.* 2003) e que os resultados obtidos a partir dessa abordagem são capazes de elucidar diversas lacunas teóricas que explicam a coexistência de espécies, estrutura e funcionamento de populações e comunidades biológicas (Villéger *et al.* 2017). Dessa forma, dentro de uma perspectiva aplicada, dados individuais podem complementar a abordagem populacional (média das características ecológicas das espécies) de forma que grupos de indivíduos desempenhando diferentes papéis ecológicos possam ser identificados.

AGRADECIMENTOS

As autoras agradecem aos dois revisores pela contribuição na revisão do manuscrito, a Dra. Anielly Oliveira, pela ilustração dos peixes, e ao Msc. Jeferson Amaral, pela ajuda na confecção das figuras.

REFERÊNCIAS

- Albert, C. H., de Bello, F., Boulangeat, I., Pellet, G., Lavorel, S., & Thuiller, W. 2012. On the importance of intraspecific variability for the quantification of functional diversity. *Oikos*, 121(1), 116–126. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2011.19672.x
- Albert, C. H., Grassein, F., Schurr, F. M., Vieilledent, G., & Violle, C. 2011. When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology?. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 13(3), 217–225. DOI: 10.1016/j.ppees.2011.04.003
- Alves, C. B. M., Pompeu, P. S., Mazzoni, R., & Brito, M. F. G. 2021. Avanços em métodos para estudos de ecologia de peixes em riachos tropicais. *Oecologia Australis*, 25(2), 247–265. DOI: 10.4257/oeco.2021.2502.03
- Amaral, J. R., Manna, L. R., Mazzoni, R., Neres-Lima, V., Marques, P. S., El-Sabaawi, R. W., & Zandonà, E. 2021. Testing the short-term

- effects of a fish invader on the trophic ecology of a closely related species. *Hydrobiologia*, 1–14. DOI: 10.1007/s10750-020-04489-3
- Araújo, M. S., Bolnick, D. I., & Layman, C. A. 2011. The ecological causes of individual specialization. *Ecology Letters*, 14(9), 948–958. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2011.01662.x
- Araújo, M. S., Guimarães-Jr, P. R., Svanbäck, R., Pinheiro, A., Guimarães, P., Reis, S. F., & Bolnick, D. 2008. Network analysis reveals contrasting effects of intraspecific competition on individual vs. population diets. *Ecology*, 89(7), 1981–1993. DOI: 10.1890/07-0630.1
- Bisazza, A., & Pilastro, A. 1997. Small male mating advantage and reversed size dimorphism in poeciliid fishes. *Journal of Fish Biology*, 50(2), 397–406. DOI: 10.1111/j.1095-8649.1997.tb01367.x
- Blanck, A., & Lamouroux, N. 2007. Large-scale intraspecific variation in life-history traits of European freshwater fish. *Journal of Biogeography*, 34(5), 862–875. DOI: 10.1111/j.1365-2699.2006.01654.x
- Bolnick, D. I., Amarasekare, P., Araújo, M. S., Bürger, R., Levine, J. M., Novak, M., Rudolf, V. H. W., Schreiber, S. J., Urban, M. C., & Vasseur, D. A. 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 26(4), 183–192. DOI: 10.1016/j.tree.2011.01.009
- Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., Davis, J. M., Hulsey, C. D., & Forister, M. L. 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist*, 161(1), 1–28. DOI: 10.1086/343878
- Bolnick, D. I., Yang, L. H., Fordyce, J. A., Davis, J. M., & Svanbäck, R. 2002. Measuring individual-level resource specialization. *Ecology*, 83(10), 2936–2941. DOI: <https://doi.org/fcxwvh>
- Brazil-Sousa, C., Marques, R. M., & Albrecht, M. P. 2009. Segregação alimentar entre duas espécies de Heptapteridae no rio Macaé, RJ. *Biota Neotropica*, 9(3), 31–37. DOI: 10.1590/S1676-06032009000300002
- Brito, G. J., Lima, L. G. D., Oliveira, R. E., & Pessanha, A. 2019. Intraspecific food resource partitioning in Brazilian silverside *Atherinella brasiliensis* (Atheriniformes: Atherinopsidae) in a tropical estuary, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 17(2), e180108. DOI: 10.1590/1982-0224-20180108
- Buisson, L., Grenouillet, G., Villéger, S., Canal, J., & Laffaille, P. 2013. Toward a loss of functional diversity in stream fish assemblages under climate change. *Global change biology*, 19(2), 387–400. DOI: 10.1111/gcb.12056
- Burton, J. I., Perakis, S. S., McKenzie, S. C., Lawrence, C. E., & Puettmann, K. J. 2017. Intraspecific variability and reaction norms of forest understorey plant species traits. *Functional Ecology*, 31(10), 1881–1893. DOI: 10.1111/1365-2435.12898
- Capps, K. A., & Flecker, A. S. 2013. Invasive fishes generate biogeochemical hotspots in a nutrient-limited system. *PLoS One*, 8(1), e54093. DOI: 10.1371/journal.pone.0054093
- Da Silva, J. C., Gubiani, É. A., Neves, M. P., & Delariva, R. L. 2017. Coexisting small fish species in lotic neotropical environments: evidence of trophic niche differentiation. *Aquatic Ecology*, 51(2), 275–288. DOI: 10.1007/s10452-017-9616-5
- Dala-Corte, R. B., & De Fries, L. 2018. Inter and intraspecific variation in fish body size constrains microhabitat use in a subtropical drainage. *Environmental Biology of Fishes*, 101(7), 1205–1217. DOI: 10.1007/s10641-018-0769-4
- Dala-Corte, R. B., Silva, E. R. D., & Fialho, C. B. 2016. Diet-morphology relationship in the stream-dwelling characid *Deuterodon stigmaturus* (Gomes, 1947) (Characiformes: Characidae) is partially conditioned by ontogenetic development. *Neotropical Ichthyology*, 14(2). DOI: 10.1590/1982-0224-20150178
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection*. London: John Murray.
- de Barros, T. F., Louvise, J., & Caramaschi, É. P. 2019. Flow gradient drives morphological divergence in an Amazon pelagic stream fish. *Hydrobiologia*, 833, 217–229. DOI: 10.1007/s10750-019-3902-2
- de Bello, F., Lavorel, S., Albert, C.H., Thuiller, W., Grigulis, K., Dolezal, J., Janecek, S., & Leps, J. 2011. Quantifying the relevance of intraspecific trait variability for functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 2(2), 163–174. DOI: 10.1111/j.2041-210X.2010.00071.x
- Des Roches, S., Post, D. M., Turley, N. E., Bailey, J.

- K., Hendry, A. P., Kinnison, M. T., Schweitzer, J. A., & Palkovacs, E. P. 2018. The ecological importance of intraspecific variation. *Nature ecology & evolution*, 2(1), 57–64. DOI: 10.1038/s41559-017-0402-5
- El-Sabaawi, R. W., Zandonà, E., Kohler, T. J., Marshall, M. C., Moslemi, J. M., Travis, J., López-Sepulcre, A., Ferrière, R., Pringle, C. M., Thomas, S. A., Reznick, D. N., & Flecker, A. S. 2012. Widespread intraspecific organismal stoichiometry among populations of the Trinidadian guppy. *Functional Ecology*, 26(3), 666–676. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2012.01974.x
- Evangelista, C., Boiche, A., Lecerf, A., & Cucherousset, J. 2014. Ecological opportunities and intraspecific competition alter trophic niche specialization in an opportunistic stream predator. *Journal of Animal Ecology*, 83(5), 1025–1034. DOI: 10.1111/1365-2656.12208
- Evangelista, C., Lecerf, A., Britton, J. R., & Cucherousset, J. 2017. Resource composition mediates the effects of intraspecific variability in nutrient recycling on ecosystem processes. *Oikos*, 126(10), 1439–1450. DOI: 10.1111/oik.03787
- Fletcher, D. E., Lindell, A. H., Stillings, G. K., Mills, G. L., Blas, S. A., & McArthur, J. V. 2015. Trophic variation in coastal plain stream predatory fishes. *Southeastern Naturalist*, 14(2), 373–396. DOI: 10.1656/058.014.0217
- Galindo-Villegas, J., & Sosa-Lima, F. 2002. Gonopodial system review and a new fish record of *Poeciliopsis infans* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) for Lake Patzcuaro, Michoacan, central Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 50(3–4), 1151–1157.
- Griffiths, J. I., Childs, D. Z., Bassar, R. D., Coulson, T., Reznick, D. N., & Rees, M. 2020. Individual differences determine the strength of ecological interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(29), 17068–17073. DOI: 10.1073/pnas.2000635117
- Grossman, G. D., & Freeman, M. C. 1987. Microhabitat use in a stream fish assemblage. *Journal of Zoology*, 212(1), 151–176. DOI: 10.1111/j.1469-7998.1987.tb05121.x
- Guo, Z., Liu, J., Lek, S., Li, Z., Zhu, F., Tang, J., & Cucherousset, J. 2014. Trophic niche differences between two congeneric goby species: evidence for ontogenetic diet shift and habitat use. *Aquatic Biology*, 20(1), 23–33. DOI: 10.3354/ab00530
- Harding, H. R., Gordon, T. A., Eastcott, E., Simpson, S. D., & Radford, A. N. 2019. Causes and consequences of intraspecific variation in animal responses to anthropogenic noise. *Behavioral Ecology*, 30(6), 1501–1511. DOI: 10.1093/beheco/arz114
- Hood, J. M., Vanni, M. J., & Flecker, A. S. 2005. Nutrient recycling by two phosphorus-rich grazing catfish: the potential for phosphorus-limitation of fish growth. *Oecologia*, 146(2), 247–257. DOI: 10.1007/s00442-005-0202-5
- Hopper, G. W., & Tobler, M. 2016. Patterns of trophic resource use and individual specialization in two species of darters (*Etheostoma*: Percidae). *Evolutionary Ecology Research*, 17(1), 53–73.
- Hurd, P. L. 1997. Cooperative signalling between opponents in fish fights. *Animal Behaviour*, 54(5), 1309–1315. DOI: 10.1006/anbe.1997.0531
- Iguchi, K. I., Matsubara, N., Yodo, T., & Maekawa, K. 2004. Individual food niche specialization in stream-dwelling charr. *Ichthyological Research*, 51(4), 321–326. DOI: 10.1007/s10228-004-0237-3
- Kerr, N. R., & Ingram, T. 2021. Personality does not predict individual niche variation in a freshwater fish. *Behavioral Ecology*, 32(1), 159–167. DOI: 10.1093/beheco/araa117
- Kliemann, B. C. K., Baldasso, M. C., Pini, S. F. R., Makrakis, M. C., Makrakis, S., & Delariva, R. L. 2019. Assessing the diet and trophic niche breadth of an omnivorous fish (*Glanidium ribeiroi*) in subtropical lotic environments: intraspecific and ontogenetic responses to spatial variations. *Marine and Freshwater Research*, 70(8), 1116–1128. DOI: 10.1071/MF18149
- Kokubun, É. E., Bonato, K. O., Burress, E. D., & Fialho, C. B. 2018. Diet and body shape among populations of *Bryconamericus iheringii* (Otophysi: Characidae) across the Campos Sulinos ecosystem. *Neotropical Ichthyology*, 16(4). DOI: 10.1590/1982-0224-20170167
- Lavorel, S., & Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16(5), 545–556. DOI: 10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x
- Lichstein, J. W., Dushoff, J., Levin, S. A., & Pacala, S. W. 2007. Intraspecific variation and species

- coexistence. *The American Naturalist*, 170(6), 807–818. DOI: 10.1086/522937
- Lobón-Cerviá, J., & Bennemann, S. 2000. Temporal trophic shifts and feeding diversity in two sympatric, neotropical, omnivorous fishes: *Astyanax bimaculatus* and *Pimelodus maculatus* in Rio Tibagi (Paraná, Southern Brazil). *Archiv für Hydrobiologie*, 149(2), 285–306. DOI: 10.1127/archiv-hydrobiol/149/2000/285
- Lomnicki, A. 1980. Regulation of population density due to individual differences and patchy environment. *Oikos*, 185–193. DOI: 10.2307/3544426
- Mabee, P. M., Olmstead, K. L., & Cabbage, C. C. 2000. An experimental study of intraspecific variation, developmental timing, and heterochrony in fishes. *Evolution*, 54(6), 2091–2106. DOI: 10.1111/j.0014-3820.2000.tb01252.x
- Magurran, A. E. 1986. Individual differences in fish behaviour. In: Pitcher, T. J. (Ed.). *The Behavior of Teleost Fishes*. pp. 338–365. Croon Helm Press. London
- Manna, L. R., Rezende, C. F., & Mazzoni, R. 2012. Plasticity in the diet of *Astyanax taeniatus* in a coastal stream from Southeast Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 72(4), 919–928. DOI: 10.1590/S1519-69842012000500020
- Manna, L. R., Rezende, C. F., & Mazzoni, R. 2017. Effect of body size on microhabitat preferences in stream-dwelling fishes. *Journal of Applied Ichthyology*, 33(2), 193–202. DOI: 10.1111/jai.13320
- Manna, L. R., Villéger, S., Rezende, C. F., & Mazzoni, R. 2019. High intraspecific variability in morphology and diet in tropical stream fish communities. *Ecology of Freshwater Fish*, 28(1), 41–52. DOI: 10.1111/eff.12425
- Martelo, J., Grossman, G. D., & Filomena Magalhães, M. 2013. Extrinsic and intrinsic factors influence daily activity of a Mediterranean cyprinid. *Ecology of Freshwater Fish*, 22(2), 307–316. DOI: 10.1111/eff.12027
- Matthews, B., Marchinko, K. B., Bolnick, D. I., & Mazumder, A. 2010. Specialization of trophic position and habitat use by sticklebacks in an adaptive radiation. *Ecology*, 91(4), 1025–1034. DOI: 10.1890/09-0235.1
- McLaughlin, R. L. 2001. Behavioural diversification in brook charr: adaptive responses to local conditions. *Journal of Animal Ecology*, 70(2), 325–337. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2001.00491.x
- Mello, F. T., Iglesias, C., Borthagaray, A. I., Mazzeo, N., Vilches, J., Larrea, D., & Ballabio, R. 2006. Ontogenetic allometric coefficient changes: implications of diet shift and morphometric traits in *Hoplias malabaricus* (Bloch) (Characiforme, Erythrinidae). *Journal of Fish Biology*, 69(6), 1770–1778. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2006.01245.x
- Mitchell, R. M., & Bakker, J. D. 2014. Quantifying and comparing intraspecific functional trait variability: a case study with *Hypochaeris radicata*. *Functional Ecology*, 28(1), 258–269. DOI: 10.1111/1365-2435.12167
- Mouillot, D., Graham, N. A. J., Villéger, S., Mason, N. W. H., & Bellwood, D. R. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology and Evolution*, 28(3), 167–177. DOI: 10.1016/j.tree.2012.10.004
- Nakano, S., Kawaguchi, Y., Taniguchi, Y., Miyasaka, H., Shibata, Y., Urabe, H., & Kuhara, N. 1999. Selective foraging on terrestrial invertebrates by rainbow trout in a forested headwater stream in northern Japan. *Ecological Research*, 14(4), 351–360. DOI: 10.1046/j.1440-1703.1999.00315.x
- Neves, M. P., Costa-Pereira, R., Delariva, R. L., & Fialho, C. B. 2021. Seasonality and interspecific competition shape individual niche variation in co-occurring tetra fish in Neotropical streams. *Biotropica*, 53(1), 329–338. DOI: 10.1111/btp.12879
- Pavoine, S., & Izsák, J. 2014. New biodiversity measure that includes consistent interspecific and intraspecific components. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(2), 165–172. DOI: 10.1111/2041-210X.12142
- Perazzo, G. X., Corrêa, F., Calviño, P., Alonso, F., Salzburger, W., & Gava, A. 2019. Shape and size variation of *Jenynsia lineata* (Jenyns 1842) (Cyprinodontiformes: Anablepidae) from different coastal environments. *Hydrobiologia*, 828(1), 21–39. DOI: 10.1007/s10750-018-3794-6
- Pitcher, T. E., & Evans, J. P. 2001. Male phenotype and sperm number in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Canadian Journal of Zoology*, 79(10), 1891–1896. DOI: 10.1139/z01-142
- Post, D. M., Palkovacs, E. P., Schielke, E. G., & Dodson, S. I. 2008. Intraspecific variation in

- a predator affects community structure and cascading trophic interactions. *Ecology*, 89(7), 2019–2032. DOI: 10.1890/07-1216.1
- Py-Daniel, L. H. R., & Fernandes, C. C. 2005. Dimorfismo sexual em Siluriformes e Gymnotiformes (Ostariophysi) da Amazônia. *Acta Amazonica*, 35(1), 97–110.
- Rick, I. P., & Bakker, T. C. 2008. Color signaling in conspicuous red sticklebacks: do ultraviolet signals surpass others?. *BMC Evolutionary Biology*, 8(1), 1–9. DOI: 10.1186/1471-2148-8-189
- Rincón, P. A., Bastir, M., & Grossman, G. D. 2007. Form and performance: body shape and prey-capture success in four drift-feeding minnows. *Oecologia*, 152(2), 345–355. DOI: 10.1007/s00442-006-0651-5
- Rodrigues, R. R., Carvalho, L. N., Zuanon, J., & Del-Claro, K. 2009. Color changing and behavioral context in the Amazonian Dwarf Cichlid *Apistogramma hippolytae* (Perciformes). *Neotropical Ichthyology*, 7(4), 641–646. DOI: 10.1590/S1679-62252009000400013
- Sánchez-Hernández, J. 2016. Do age-related changes in feeding habits of brown trout alter structural properties of food webs?. *Aquatic Ecology*, 50(4), 685–695. DOI: 10.1007/s10452-016-9586-z
- Sánchez-Hernández, J., & Cobo, F. 2013. Foraging behaviour of brown trout in wild populations: can population density cause behaviourally-mediated foraging specializations?. *Animal Biology*, 63(4), 425–450. DOI: 10.1163/15707563-00002423
- Sánchez-Hernández, J., & Cobo, F. 2016. Ontogenetic shifts in terrestrial reliance of stream-dwelling brown trout. *Journal of Limnology*, 75(2). DOI: 10.4081/jlimnol.2016.1322
- Sánchez-Hernández, J., & Cobo, F. 2018. Modelling the factors influencing ontogenetic dietary shifts in stream-dwelling brown trout (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 75(4), 590–599. DOI: 10.1139/cjfas-2017-0021
- Santos, T. D. A., Terra, B. D. F., Zandona, E., Santaella, S. T., & Rezende, C. F. 2016. Phosphorus body content in an herbivorous fish in environments with different trophic state. *Journal of Limnology*, 75(3), 439–444. DOI: 10.4081/jlimnol.2016.1202
- Smith, J. A., Baumgartner, L. J., Suthers, I. M., & Taylor, M. D. 2011. Generalist niche, specialist strategy: the diet of an Australian percichthyid. *Journal of fish Biology*, 78(4), 1183–1199. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2011.02926.x
- Svanbäck, R., & Bolnick, D. I. 2007. Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. *Proceedings of the Royal Society*, 274(1611), 839–844. DOI: 10.1098/rspb.2006.0198
- Svanbäck, R., & Persson, L. 2004. Individual diet specialization, niche width and population dynamics: implications for trophic polymorphisms. *Journal of Animal Ecology*, 73(5), 973–982.
- Teresa, F. B., Rodrigues-Filho, C. A. S., & Leitão, R. P. 2021. Diversidade funcional de comunidades de peixes de riachos. *Oecologia Australis*, 25(2), 416–433. DOI: 10.4257/oeco.2021.2502.12
- Tunney, T. D., & Steingrímsson, S. Ó. 2012. Foraging mode variation in three stream-dwelling salmonid fishes. *Ecology of Freshwater Fish*, 21(4), 570–580. DOI: 10.1111/j.1600-0633.2012.00577.x
- Van Valen, L. 1965. Morphological variation and width of ecological niche. *The American Naturalist*, 99(908), 377–390. DOI: 10.1086/282379
- Villéger, S., Brosse, S., Mouchet, M., Mouillot, D., & Vanni, M. J. 2017. Functional ecology of fish: current approaches and future challenges. *Aquatic Sciences*, 79(4), 783–801. DOI: 10.1007/s00027-017-0546-z
- Villéger, S., Grenouillet, G., Suc, V., & Brosse, S. 2012. Intra- and interspecific differences in nutrient recycling by European freshwater fish. *Freshwater Biology*, 57(11), 2330–2341. DOI: 10.1111/fwb.12009
- Violle, C., Enquist, B. J., McGill, B. J., Jiang, L., Albert, C. H., Hulshof, C., Jung, V., & Messier, J. 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 27(4), 244–252. DOI: 10.1016/j.tree.2011.11.014
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 116(5), 882–892. DOI: 10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x
- Wagner, C. E., McIntyre, P. B., Buels, K. S., Gilbert, D. M., & Michel, E. 2009. Diet predicts intestine length in Lake Tanganyika's cichlid fishes.

- Functional Ecology, 23(6), 1122–1131. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2009.01589.x
- Warbanski, M. L., Marques, P., Frauendorf, T. C., Phillip, D. A., & El-Sabaawi, R. W. 2017. Implications of guppy (*Poecilia reticulata*) life-history phenotype for mosquito control. Ecology and evolution, 7(10), 3324–3334. DOI: 10.1002/ece3.2666
- Weise, M. J., Harvey, J. T., & Costa, D. P. 2010. The role of body size in individual-based foraging strategies of a top marine predator. Ecology, 91(4), 1004–1015. DOI: 10.1890/08-1554.1
- Wilson, A. D., & McLaughlin, R. L. 2007. Behavioural syndromes in brook charr, *Salvelinus fontinalis*: prey-search in the field corresponds with space use in novel laboratory situations. Animal Behaviour, 74(4), 689–698. DOI: 10.1016/j.anbehav.2007.01.009
- Wood, B. M., & Bain, M. B. 1995. Morphology and microhabitat use in stream fish. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 52(7), 1487–1498. DOI: 10.1139/f95-143
- Zaccarelli, N., Bolnick, D. I., & Mancinelli, G. 2013. RInSp: an R package for the analysis of individual specialization in resource use. Methods in Ecology and Evolution, 4(11), 1018–1023. DOI: 10.1111/2041-210X.12079
- Zhao, T., Villéger, S., Lek, S., & Cucherousset, J. 2014. High intraspecific variability in the functional niche of a predator is associated with ontogenetic shift and individual specialization. Ecology and Evolution, 4(24), 4649–4657. DOI: 10.1002/ece3.1260

Submitted: 10 October 2020

Accepted: 7 April 2021

*Associate Editors: Érica Pellegrini Caramaschi,
Rosana Mazzoni e
Rafael Pereira Leitão*