

**Universidade Estadual de Maringá
Centro de Ciências Biológicas - Departamento de Biologia
Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos
Continentais**

**Influência de variações morfológicas intra-
específicas no conteúdo energético de *Hoplias* aff.
malabaricus (Bloch, 1794) na planície de
inundação do alto rio Paraná**

Michele de Faveri Gimenes

**Maringá
2006**

Michele de Faveri Gimenes

Influência de variações morfológicas intra-específicas no conteúdo energético de *Hoplias* aff. *malabaricus* (Bloch, 1794) na planície de inundação do alto rio Paraná

Dissertação de Mestrado apresentada ao programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais da Universidade Estadual de Maringá, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais.

Orientadora: Prof. Dra. Evanilde Benedito Cecílio

**Maringá
2006**

Dedico este trabalho a minha família, ao Ricardo, aos meus amigos e aos meus avós Bruno e Assumpta (*in memorian*). Todos me fizeram acreditar que as dificuldades da vida surgem para nos tornar mais preparados, não mais amargos ...

Agradecimentos

A realização deste trabalho foi possível graças ao amparo, a compreensão e à ajuda de muitas pessoas:

A Deus, primeiramente, por ter iluminado meu caminho e colocado pessoas tão especiais em minha vida;

À Prof. Dra. Evanilde Benedito Cecílio, por me aceitar como orientanda e pelo privilégio de compartilhar comigo sua experiência e sabedoria;

Ao Prof. Dr. Edson Fontes de Oliveira, pela co-orientação, pela amizade, pela dedicação, e disposição, e a sua esposa, Lú, pela elaboração dos desenhos.

Ao Wefferson da Graça pela disposição e ajuda na identificação das traíras.

Ao Prof. Dr. Luiz Gomes pelas sugestões e leitura do resumo em inglês.

À toda minha família, especialmente meu pai Anivar, minha mãe Cleusa, meu irmão Bruno e a Tia Léo, pelo incentivo, amor, palavras e gestos nas horas em que mais precisei;

Ao meu namorado, Ricardo, companheiro e amigo, pelo incentivo, carinho e compreensão;

A todos os professores do Programa de Pós-graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais;

Ao Nupélia, pelo apoio logístico e ao CNPq, pela bolsa de estudos concedida.

Aos amigos do laboratório de Ecologia Energética: Gislaine, Marília, Vanessa, Ana Rute, Ana Christina, Alexandre, Guilherme, Bruno, Vivian, Lourdes, Sandra, e Daniele, pela ajuda, consolo, e pelos momentos especiais que ficarão guardados eternamente;

A Sara, amiga fiel, que sacrificou seus finais de semana e noites para me ajudar;

Às secretárias do PEA, Aldenir e Mércia, e à equipe da Biblioteca Setorial, Salete, João e Márcia por facilitarem e auxiliarem minha vida acadêmica.

Aos meus amigos do mestrado, Gustavo, Luis, Carina, Ana Paula, Giovana, Geziele, Fabiana e especialmente ao grupo blush, Fernanda, Cíntia, Dayane, Geuza, Josi, Paula, e Thiago. O exemplo de vida de vocês permanecerá comigo como um precioso legado;

Aos inesquecíveis amigos de graduação André, Carla, Marie, Leia e Paula;

Aos funcionários da Base Avançada de Pesquisas do Nupélia;

A todos que de alguma forma contribuíram para a realização deste trabalho.

SUMÁRIO

RESUMO	1
ABSTRACT	2
INTRODUÇÃO	3
MATERIAL E MÉTODOS	5
ÁREA DE ESTUDO.....	5
AMOSTRAGEM.....	6
OBTENÇÃO DAS MEDIDAS MORFOMÉTRICAS LINEARES, ÁREAS DE OLHOS E DE NADADEIRAS.....	7
OBTENÇÃO DO CONTEÚDO DE ENERGIA	9
ANÁLISE DOS DADOS OBTIDOS.....	9
A) CALORIMETRIA	9
B) ECOMORFOLOGIA	9
RESULTADOS	11
DISCUSSÃO	19
REFERÊNCIAS	26
ANEXO I.	33

Resumo

O presente trabalho teve por objetivo identificar as diferenças morfológicas dos três morfotipos de *Hoplias* aff. *malabaricus* que possam refletir em diferentes comportamentos e no conteúdo de energia armazenado nos músculos. Variações energéticas e morfológicas associadas aos subsistemas (Ivinheima, Baía, Paraná), ambientes (rio, lagoa conectada, lagoa desconectada) e locais da planície alagável do alto rio Paraná, também foram avaliadas. As coletas foram realizadas, trimestralmente, de junho de 2004 a março de 2005, em nove pontos de coleta, distribuídos na calha principal dos rios Ivinheima, Baía e Paraná, em lagoas conectadas (lagoa dos Patos, lagoa do Guaraná, ressaco do Pau Véio e lagoa das Garças) e desconectadas (lagoa Ventura e lagoa Fechada). Para estabelecer possíveis relações entre os morfotipos quanto à exploração de recursos e investigar se a possível existência de diferenças morfológicas influenciam no conteúdo de energia, foram obtidas 32 medidas morfométricas lineares. Posteriormente, índices ecomorfológicos foram obtidos a partir das medidas morfométricas. As amostras de músculos de *H.* aff. *malabaricus* tiveram seu conteúdo calórico determinado em bomba calorimétrica (Parr 1261). Diferenças significativas foram encontradas no conteúdo calórico entre os morfotipos, entretanto os subsistemas, ambiente e local não influenciaram as médias calóricas encontradas. De forma geral, as tendências apresentadas demonstram um padrão ecomorfológico. O morfotipo 1 apresentou maior potencial de habilidade natatória na captura de presas. O morfotipo 2 apresentou maiores potenciais de manobrabilidade e captura de presas maiores. Entretanto, o morfotipo 3 apresentou menores potenciais de manobrabilidade e maior potencial para habitar ambientes mais abertos, não muito estruturados. O padrão observado para os três morfotipos de *H.* aff. *malabaricus* na planície alagável do alto rio Paraná pode subsidiar o entendimento de como indivíduos da mesma espécie diminuem a competição entre eles e como isto pode influenciar na alocação de energia.

Palavras-chave: calorimetria, ecomorfologia, *Hoplias* aff. *malabaricus*, rio Paraná, planície de inundação, morfotipos.

Abstract

The purpose of the present study was to identify the morphologic differences of three morphotypes of *Hoplias aff. malabaricus*. These differences may be related to distinct behavior and in energy content stored in the muscles. Energy and morphological variations associated to subsystems (Ivinheima, Baía, Paraná), environments (rivers, connected lagoons, disconnected lagoons) and sites of the upper Paraná river floodplain, were also evaluated. Samples were performed quarterly from June 2004 to March 2005, in nine locations, distributed along the main channel of rivers Ivinheima, Baía and Paraná, connected lagoons (Patos lagoon, Guaraná lagoon, “ressaco do Pau Véio” and Garças lagoon) and disconnected lagoons (Ventura lagoon and Fechada lagoon). To determine possible relationships among morphotypes in relation to the exploration of resources and to investigate the existence of morphologic differences that can influence energy content, we obtained 32 linear morphometric measures. Then, ecomorphological indexes were created using these morphometric measures. Muscles samples of *H. aff. malabaricus* had their caloric content determined in calorimeter bomb (Parr, 1261). Significant differences were found in the caloric content among the morphotypes, however the subsystems, environment and place did not influence caloric averages. In general, presented tendencies demonstrate an ecomorphological pattern. Morphotype 1 presented greater potential of natatory ability to capture of preys. Morphotype 2 presented greater maneuverability potential and capture of larger preys. However morphotype 3 presented smaller maneuverability potential and potential to inhabit more open environments, not very structured. The pattern observed for the three morphotypes of *H. aff. malabaricus* in the upper Paraná river floodplain can help to understand as individuals of the same species reduce competition among them and as this can influence energy allocation.

Key-words: calorimetry, ecomorphology, *Hoplias aff. malabaricus*, Paraná river, floodplain, morphotypes.

Introdução

Dentre as espécies de peixes piscívoras de elevada contribuição, em número e biomassa, para a planície de inundação do Alto rio Paraná (Luiz *et al.*, 2004) destaca-se a traíra, *Hoplias* aff. *malabaricus* (Bloch, 1794), a qual apresenta ampla distribuição geográfica, ocorrendo na maior parte das bacias hidrográficas da América do Sul (Gery, 1977). Trata-se de uma espécie sedentária bem adaptada a ambientes lênticos de água doce, com baixa profundidade e com vegetação, onde se refugiam e constroem ninhos, embora possa ser encontrada em rios de pequeno e grande porte (Sabino & Zuanon, 1998). Na planície de inundação do alto rio Paraná, *H. aff. malabaricus* é encontrada em praticamente todos os biótopos (Bialetzki *et al.*, 2002).

A traíra é uma espécie emboscadora (Winemiller, 1989; Sabino & Zuanon, 1998) e oportunista, pois mudanças na sua dieta em decorrência da oferta de alimento e da competição já foram detectadas por alguns autores (Pompeu & Godinho, 2001; Loureiro & Hahn, 1996; Carvalho *et al.*, 2002). É também considerada uma espécie-chave, estruturando assembléias de peixes de lagoas isoladas, na planície de inundação do rio Paraná (Petry, 2005).

Estudos de variabilidade genética suportam a idéia de que *Hoplias* aff. *malabaricus* é formada por um complexo de espécies que demonstraram diferenças citogenéticas inter e intrapopulacionais (Bertollo *et al.*, 1997; Dergam & Bertollo, 1990; Dergam *et al.*, 1998; Bertollo *et al.*, 2000). Pazza e Júlio Jr. (2003), analisando as traíras da planície de inundação do Alto rio Paraná, demonstraram que esta espécie está representada por pelo menos três citótipos (A, C e D) ocorrendo em simpatria, e enfatizaram a ausência de híbridos entre os indivíduos analisados. A suspeita da existência dos citótipos partiu de observações gerais sobre a morfologia das traíras.

A relação entre morfologia, fisiologia e performance ecológica tem ajudado a entender o comportamento individual, as interações tróficas e a evolução da diversidade morfológica (Pettersson *et al.*, 2000). Assim, variações morfológicas podem levar a diferenças funcionais e de desempenho ecológico que resultam em diferenças na exploração dos recursos e adaptabilidade (Breda, 2005). Portanto, grupos morfológicos dentro da mesma espécie podem estar correlacionados com o uso diferencial de recursos e habitat, representando a forma de obtenção e uso de energia pelas espécies.

Vários autores têm demonstrado a relação entre diferenças morfológicas intra-específicas e variações na dieta ou uso do habitat (Bourke, 1997; Neves & Monteiro,

2003), inclusive na planície de inundação do alto rio Paraná (Breda, 2005; Oliveira, 2005). Tais variações são importantes pois fornecem indícios de adaptações do organismo a diferentes condições do meio (Mina, 1991).

Alguns pesquisadores têm usado as mudanças no conteúdo energético de tecidos como indicadores de mudanças fisiológicas sazonais nos peixes, devido a estreita relação entre as variações no estado fisiológico do peixe e a composição do seu corpo (Hoss, 1974; Dawson & Grimm, 1980). Segundo Brett (1979), o requerimento energético dos peixes depende da espécie estudada, temperatura da água, tamanho do indivíduo, tipo de alimento, atividades fisiológicas (como reprodução) e fatores ambientais. Assim, variações nos valores calóricos podem refletir a incorporação de diferentes componentes nutricionais nos tecidos e mudanças fisiológicas durante a vida dos peixes (Meakins, 1976), devido a diferentes pressões ambientais.

O custo energético dos peixes para se manterem em um nicho pode determinar a sua distribuição e o uso do microhabitat (Allen, 1969), pois a energia armazenada no organismo corresponde ao resultado preciso das limitações e interações entre os custos e benefícios de uma determinada situação ecológica (Pianka, 1982).

A adaptação a essas situações ecológicas podem ser influenciadas pelas diferenças morfológicas, as quais estão diretamente relacionados à eficiência na aquisição do alimento, vulnerabilidade a predadores, desempenho locomotor e sucesso reprodutivo, características estas com conseqüências diretas para a ecologia das espécies. Portanto, a ligação entre morfologia, fisiologia e performance ecológica são os centros do estudo de adaptação e tem emergido como foco principal da moderna ecologia evolutiva (Lauder, 1996).

Neste sentido, o presente estudo teve como finalidade identificar as diferenças morfológicas dos três morfotipos de *H. aff. malabaricus* que possam refletir em diferenças no comportamento e no conteúdo de energia armazenado nos músculos, considerando que aspectos da auto-ecologia e possíveis diferenças nas estratégias de vida desses grupos ainda não foram alvos de investigação (Petry, 2005). Além disso, variações energéticas e morfológicas associadas aos ambientes da planície de inundação do alto rio Paraná, também foram avaliadas. A hipótese testada foi a de que variações no conteúdo energético e de performance ecológica de *Hoplias aff. malabaricus* são influenciadas pelas variações morfológicas intra-específicas.

Material e Métodos

Área de estudo

A área de estudo compreendeu um trecho da planície de inundação do alto rio Paraná (22°40'- 22°50'S; 53°10'- 53°40'W), que se estende desde a foz do rio Paranapanema até a foz do rio Ivinheima. As coletas foram realizadas trimestralmente, durante o período de junho de 2004 a março de 2005. As amostragens ocorreram em nove estações de coleta, pertencentes a três subsistemas: Ivinheima (rio Ivinheima, lagoa Ventura e lagoa dos Patos), Baía (rio Baía, lagoa Fechada e lagoa Guaraná) e Paraná (rio Paraná, ressaço do Pau Vêio e lagoa das Garças) (Fig. 1).

Dentre as lagoas citadas, somente a Ventura e Fechada foram caracterizadas como lagoas desconectadas (ambientes lânticos que não possuem contato direto com o rio), sendo as demais consideradas lagoas conectadas (ambientes lânticos, com conexão constante com o rio). Nesta última categoria incluiu-se ainda a estação de coleta ressaço do Pau Vêio.

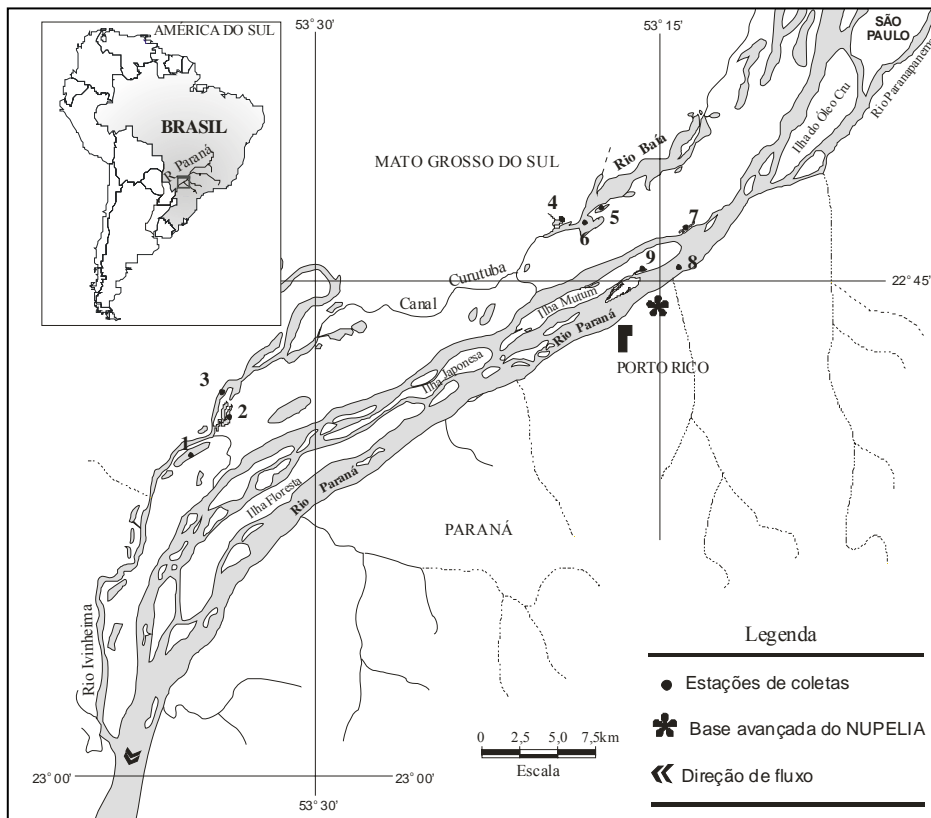


Fig. 1: Área de estudo com a localização das estações de coleta na planície de inundação do alto rio Paraná (1: lagoa Ventura; 2: lagoa dos Patos; 3: rio Ivinheima; 4: lagoa Guaraná; 5: lagoa Fechada; 6: rio Baía; 7: lagoa das Garças; 8: rio Paraná; 9: ressaço do Pau Vêio).

Amostragem

Redes de diferentes malhagens (de 2,4 a 16 cm entre nós adjacentes) foram expostas por 24 horas em cada local, com revistas a cada oito horas. Após a captura de cada exemplar de *Hoplias* aff. *malabaricus*, foram tomados dados como comprimento padrão (Ls) em centímetros e peso total (Wt) em gramas. Os indivíduos foram agrupados segundo Graça (2004) em *Hoplias* sp.1, sp.2 e sp.3 (Fig. 2). Entretanto, pelo fato das espécies não terem sido ainda descritas, no presente estudo, empregou-se o termo morfotipo, o qual segundo Lincoln *et al.* (1995) é mais adequado para designar uma dada variante intrapopulacional.

Morfotipo 1



Morfotipo 2



Morfotipo 3



Fig. 2: Fotografias dos três morfotipos de *H. aff. malabaricus* da planície de inundação do alto rio Paraná (Graça, 2004).

Obtenção das medidas morfométricas lineares, áreas de olhos e de nadadeiras

Para estabelecer possíveis relações entre os morfotipos quanto à exploração de recursos e investigar se a possível existência de diferenças morfológicas influenciam no conteúdo de energia, foram estimadas 32 medidas morfométricas lineares.

As medidas foram relacionadas ao tronco, nadadeiras, cabeça, olho e boca e baseados na literatura sobre morfologia funcional (Gosline, 1971; Lindsey, 1978; Webb, 1980; Lauder, 1989; Videler, 1993; Webb *et al.*, 1996; Helfman *et al.*, 1997; Drucker & Lauder, 2000 e 2001; Blake, 2004). Com o uso de paquímetro manual, as medidas morfométricas lineares foram tomadas em centímetros, com aproximação em milímetros. As áreas dos olhos e das nadadeiras foram desenhadas a partir dos contornos das estruturas, os quais, posteriormente, foram utilizados para o cálculo da área interna por meio do *software* AUTOCAD (Lernout & Hauspie, 2004). Todos os dados morfológicos lineares e de áreas foram obtidos do lado esquerdo de cada espécime.

As medidas lineares e áreas estimadas foram: comprimento padrão (CP), altura máxima do corpo (AlMCp), altura da linha mediana do corpo (AlLM), largura máxima do corpo (LMCp), comprimento do pedúnculo caudal (CPd), altura do pedúnculo caudal (AlPd), largura do pedúnculo caudal (LPd), comprimento da cabeça (CCb), altura da cabeça (AlCb), altura da cabeça na linha dos olhos (AlLO), largura da cabeça (LCb), comprimento do focinho com a boca fechada (CFF), comprimento do focinho com a boca aberta (CFA), altura do olho (AlO), altura da boca (AlBo), largura da boca (LBo), comprimento da nadadeira dorsal (CD), altura da nadadeira dorsal (AlD), comprimento da nadadeira caudal (CC), altura da nadadeira caudal (AlC), comprimento da nadadeira anal (CA), altura da nadadeira anal (AlA), comprimento da nadadeira peitoral (CPt), altura da nadadeira peitoral (AlPt), comprimento da nadadeira pélvica (CPv), altura da nadadeira pélvica (AlPv), área da nadadeira caudal (AC), área da nadadeira dorsal (AD), área do olho (AO), área da nadadeira anal (AA), área da nadadeira pélvica (APv) e área da nadadeira peitoral (APt) (Fig. 3).

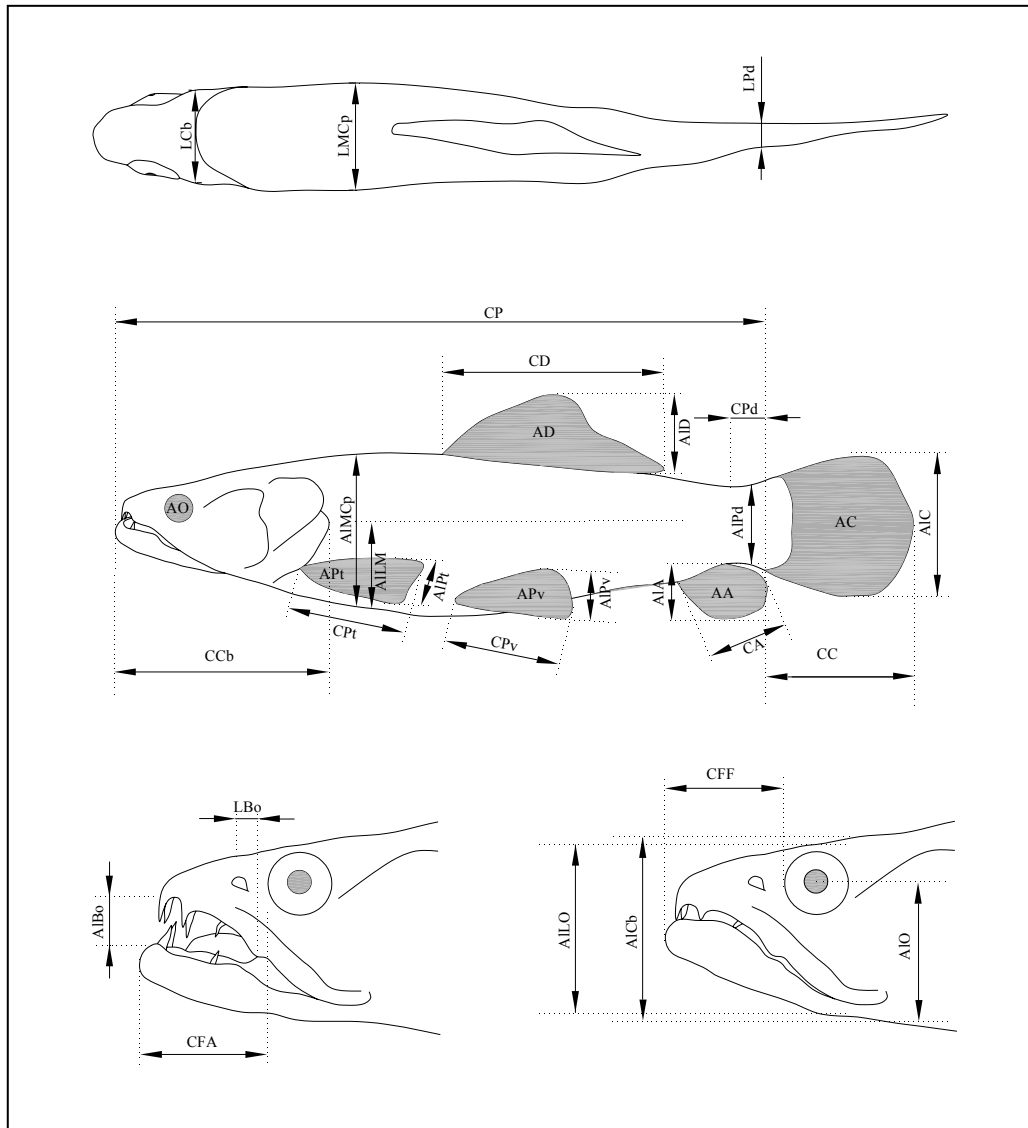


Fig. 3: Representação esquemática das medidas morfométricas lineares e áreas (as siglas estão descritas no texto).

Os índices ecomorfológicos foram calculados a partir das medidas morfométricas citadas acima. Estes índices expressam a forma das estruturas morfológicas, conseqüentemente, revelam seus papéis ecológicos (Gatz Jr., 1979; Watson & Balon, 1984; Freire & Agostinho, 2001; Piorski *et al.*, 2005). De acordo com Winemiller (1991), os índices eliminam o efeito do tamanho, propiciando comparações relacionadas apenas com a forma. O cálculo destes índices, assim como a seleção das estruturas relacionadas, também foram baseadas em estudos sobre morfologia funcional e ecomorfologia, sumarizados por Breda (2005) e Oliveira (2005) (Anexo I).

Obtenção do conteúdo de energia

A fim de relacionar a morfologia com a utilização de energia pelos morfotipos, após a obtenção das medidas morfométricas dos mesmos exemplares, foram extraídas amostras da musculatura de cada espécime, provenientes da região próxima a inserção da nadadeira dorsal. As amostras foram acondicionadas em papel alumínio, etiquetadas e congeladas. Posteriormente, foram secas em estufa de ventilação, a 60°C por 48 horas, e maceradas com auxílio de moinho de esferas, para obtenção de um pó fino e homogêneo. O conteúdo calórico (caloria por grama de peso seco) foi determinado em bomba calorimétrica (modelo Parr 1261), a qual mede o valor energético dos materiais biológicos através da liberação de calor durante o processo de combustão.

Análise dos dados obtidos

a) Calorimetria

Com o intuito de avaliar as diferenças na alocação de energia dos três morfotipos de traíra, foi feita, após inspeção gráfica, uma análise de variância (ANOVA) unifatorial sobre os valores calóricos, e uma ANOVA fatorial, para verificar a existência de diferenças significativas entre os valores calóricos associados aos subsistemas, ambientes e locais amostrados. As análises foram realizadas no programa Statistica 7.1. Quando os valores médios calóricos diferiram significativamente, foi utilizada o teste *a posteriori* de Tuckey, para avaliar quais morfotipos eram diferentes entre si.

b) Ecomorfologia

A fim de sumarizar a variação no conjunto de dados, foi realizada uma análise de componentes principais (ACP), a qual permite identificar padrões gerais na utilização de recursos, ou seja, se as características fenotípicas selecionadas correspondem às diferenças na utilização de recursos entre os morfotipos.

A ACP foi aplicada sobre a matriz de correlação, obtida a partir dos índices ecomorfológicos, os quais foram calculados com base nas medidas morfométricas lineares, utilizando o *software* PC-ORD v. 4.01 (McCune & Mefford, 1999).

A seleção dos eixos para interpretação foi realizada segundo o método de *broken-stick* (Jackson, 1993). Somente os autovalores maiores do que os esperados ao acaso, foram retidos para interpretação. A análise de variância (ANOVA) foi aplicada sobre os escores das espécies para cada eixo com a finalidade de identificar segregações

significativamente diferentes. A variabilidade entre os morfotipos associada aos subsistemas também foi avaliada por meio de análise de variância fatorial aplicadas para os eixos selecionados.

Para avaliar quais variáveis morfológicas mais contribuíram para a segregação dos morfotipos, foi realizada uma Análise Discriminante Canônica (ADC) (Johnson, 1998; Gotelli & Ellison, 2004). Para que as comparações da variação intra-específica fossem restritas a forma, foi excluída a variabilidade relacionada ao tamanho, utilizando os resíduos padronizados das regressões entre as 31 medidas morfológicas lineares e o comprimento padrão (Reist, 1985; Dynes *et al.*, 1999). O modelo da ADC também reclassificou os grupos observados, baseando-se nas distâncias mínimas entre as observações dentro dos grupos (Gotelli & Ellison, 2004).

Resultados

Na investigação da existência de diferenças na alocação de energia, foi avaliado o conteúdo calórico dos três morfotipos de traíras provenientes da planície de inundação do alto rio Paraná. Foram utilizados 133 exemplares agrupados nos três morfotipos (morfotipo1: n= 64; morfotipo 2: n=52; morfotipo 3: n= 17).

Observou-se a existência de diferenças significativas nas médias calóricas entre os morfotipos (ANOVA: G.L.=2; F=3,14; p=0,047) (Fig. 4), sendo o morfotipo 1 significativamente diferente do 2 (Tuckey: p < 0,05).

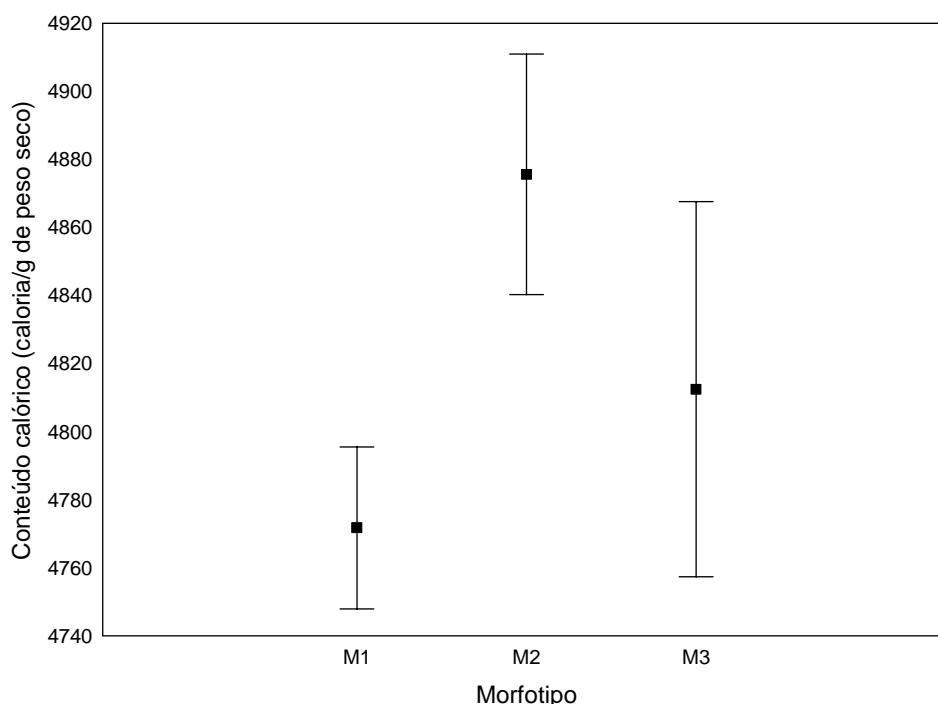


Fig. 4: Média (■) do conteúdo calórico e erro padrão (barras verticais), para os três morfotipos de *H. aff. malabaricus* (M1, M2 e M3) da planície de inundação do alto rio Paraná.

Devido ao baixo número de exemplares pertencentes ao morfotipo 3, a análise de variação espacial foi restrita a Lagoa Fechada. Os valores médios do conteúdo calórico indicaram que somente os morfotipos associados aos subsistemas (Baía, Ivinheima, Paraná) apresentaram diferenças significativas (ANOVA: G.L.=2; F=3,01; p=0,05) (Tabela I e Fig. 5). Para os ambientes (rio, lagoa conectada e lagoa desconectada) e para a lagoa Fechada não foram constatadas diferenças entre os valores médios do conteúdo calórico. Os efeitos dos morfotipos, subsistemas e ambientes foram independentes como indicado pela ausência de interação significativa entre eles.

Tabela I: Resultados da ANOVA realizada para os morfotipos de *H. aff. malabaricus*, analisados por subsistema, ambiente e local (G.L. = grau de liberdade).

		G.L.	F	p
Subsistema	Morfotipo	2	3,01	0,05
	Subsistema	2	1,04	0,35
	Interação	4	1,08	0,36
Ambiente	Morfotipo	2	1,81	0,16
	Ambiente	2	0,35	0,70
	Interação	4	0,35	0,83
Lagoa Fechada		2	0,942	0,40

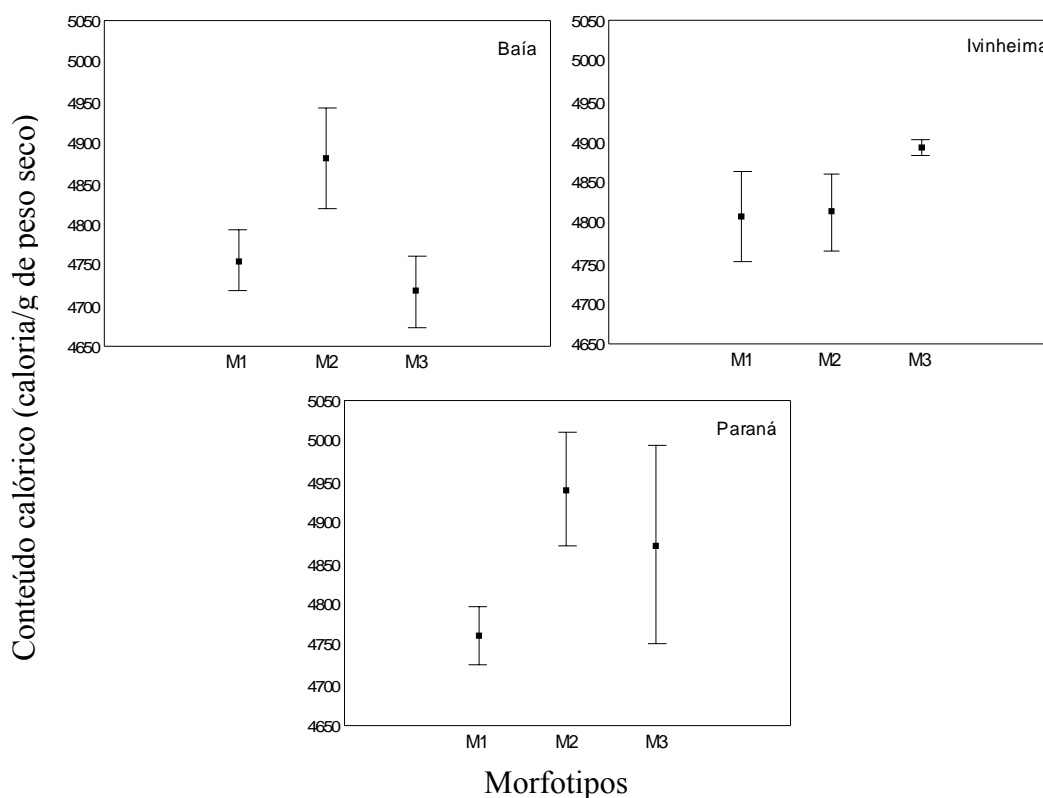


Fig. 5: Média (■) do conteúdo calórico e erro padrão (barras verticais), para os três morfotipos de *H. aff. malabaricus* por subsistema da planície de inundação do alto rio Paraná.

Na tentativa de verificar padrões gerais na utilização dos recursos com base na forma do corpo de *H. aff. malabaricus* foi feita uma análise de componentes principais (ACP). A ACP aplicada sobre a matriz de correlação combinada dos índices

ecomorfológicos para os três morfotipos, permitiu a identificação de atributos que os diferenciam.

A análise revelou a formação de três eixos significativos (componentes principais) de acordo com o método de *broken-stick* (Tabela II). Entretanto, a análise de variância dos escores para o terceiro eixo não apresentou diferenças significativas para os três morfotipos, portanto, não sendo retido para interpretação.

Tabela II: Autovalores reais, porcentagem de explicação dos eixos e autovalores calculados pelo método de Broken-stick para os três primeiros eixos gerados pela ACP.

Eixos	Autovalor	% de Variância	<i>Autovalor de Broken-stick</i>
1	4,240	19,274	3,691
2	3,485	15,841	2,691
3	2,361	10,734	2,191

A variabilidade total explicada pelos dois primeiros eixos foi de aproximadamente 35% e os índices que apresentaram os maiores valores de correlação foram selecionados para interpretação (Tabela III). A distribuição dos escores dos morfotipos pode ser observada na figura 6. A ANOVA dos escores do eixo 1 e 2 revelaram a formação de grupos definidos segundo interpretações ecológicas (Fig. 7).

A distribuição dos escores dos morfotipos para o eixo 1, segundo o coeficiente de correlação, demonstrou que em um extremo, com escores positivos, encontra-se o morfotipo 1 apresentando maiores área relativa da dorsal, área relativa da pélvica, área relativa da caudal, área relativa do olho, área relativa da anal; e com escores mais negativos estão os morfotipos 2 e 3 com maiores índice de compressão, largura relativa da cabeça, altura relativa do corpo e largura relativa da boca (Fig. 6, Tabela III). Portanto, este eixo está relacionado com a habilidade na locomoção e dieta.

Tabela III: Coeficientes de correlação de Pearson (r) obtidos entre os índices ecomorfológicos e os eixos 1 e 2 da ACP.

<i>Índices</i>	<i>Eixo1</i>	<i>Eixo2</i>
AlRCp	-0,590	-0,612
IC	-0,680	-0,612
ID	0,068	0,083
CRPd	0,055	0,107
AlRPd	0,421	0,560
LRPd	-0,009	-0,286
CRCb	-0,181	-0,606
AlRCb	0,207	0,181
LRCb	-0,640	-0,275
AlRBo	0,463	-0,002
LRBo	-0,575	-0,316
IP	-0,187	-0,310
PO	0,285	0,038
ARO	0,560	-0,561
ARD	0,656	-0,545
ARC	0,577	-0,380
RAC	-0,143	-0,192
ARA	0,550	-0,534
ARPt	0,419	-0,203
RAPt	-0,334	0,481
ARPv	0,622	-0,192
RAPv	-0,153	0,511

Para o segundo eixo, a distribuição dos escores revelou que o morfotipo 3, seguido pelo 1, apresentaram escores mais positivos, com altos valores de altura relativa do pedúnculo caudal, razão aspecto da pélvica e peitoral e com valores mais negativos está o morfotipo 2 com altos valores de índice de compressão do corpo, altura relativa do corpo e comprimento relativo da cabeça (Fig. 6, Tabela III). Este eixo demonstrou relações com a dieta e locomoção.

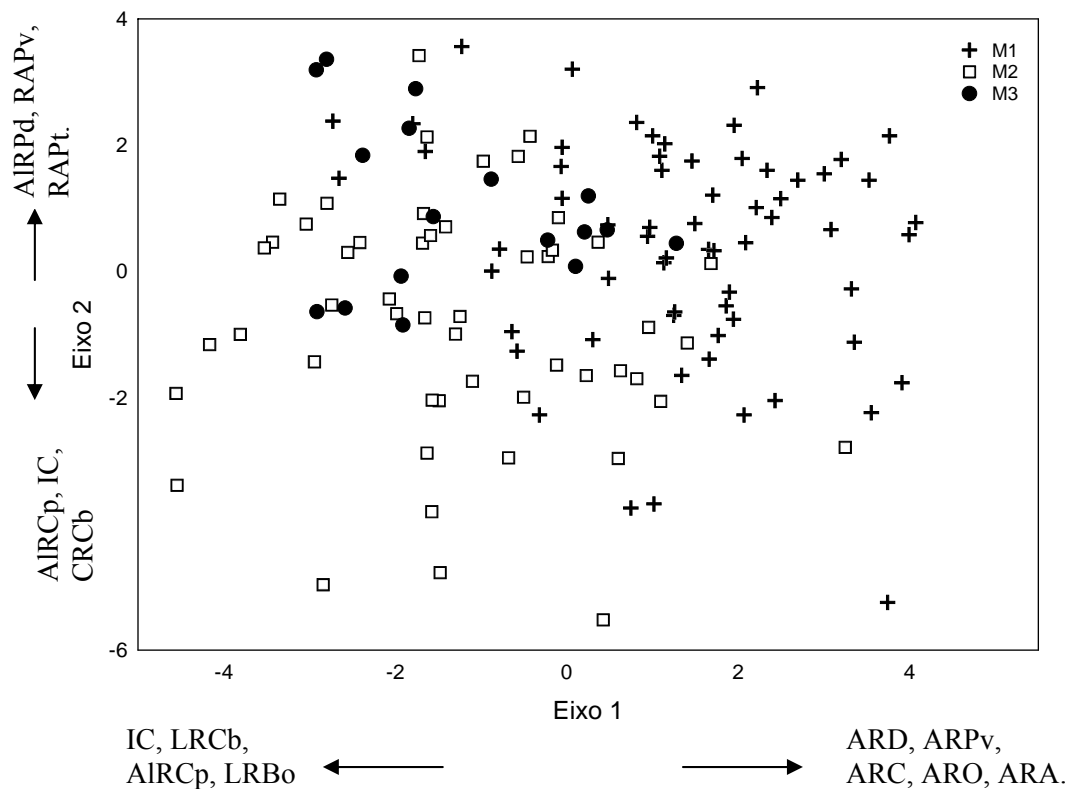


Fig. 6: Distribuição dos escores da análise de componentes principais (ACP), dos dois primeiros eixos para os três morfotipos de *H. aff. malabaricus* na planície de inundação do alto rio Paraná.

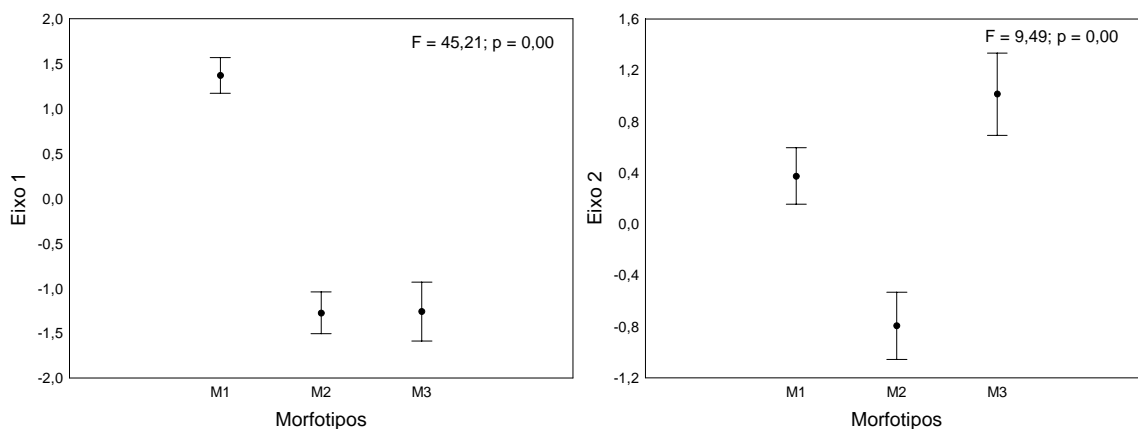


Fig. 7: Média (■) e erro padrão (barras verticais) dos escores da análise de componentes principais (ACP) dos dois primeiros eixos para os três morfotipos (M1, M2, e M3) de *H. aff. malabaricus*.

A distribuição dos escores para os índices ecomorfológicos, também foi analisada por subsistema para cada morfotipo, através de uma análise de variância. A análise revelou efeitos significativos do fator morfotipo, tanto para o eixo 1 (G.L.=2; $F=45,71$; $p=0,00$) quanto para o eixo 2 (G.L.=2; $F=9,019$; $p=0,00$) (Fig. 8). A mesma análise evidenciou que os efeitos dos morfotipos não possui interação com os dos

subsistemas (Tabela IV), ou seja, as diferenças ecomorfológicas entre os três morfotipos não dependem de qual subsistema seja considerado.

Tabela IV: Resultados da ANOVA realizada para os escores dos eixos retidos na ACP (G.L. = grau de liberdade).

		G.L.	F	p
Eixo 1	Morfotipo	2	45,71	0,00
	Subsistema	2	0,92	0,40
	Interação	4	1,52	0,20
Eixo 2	Morfotipo	2	9,01	0,00
	Subsistema	2	2,02	0,13
	Interação	4	2,13	0,08

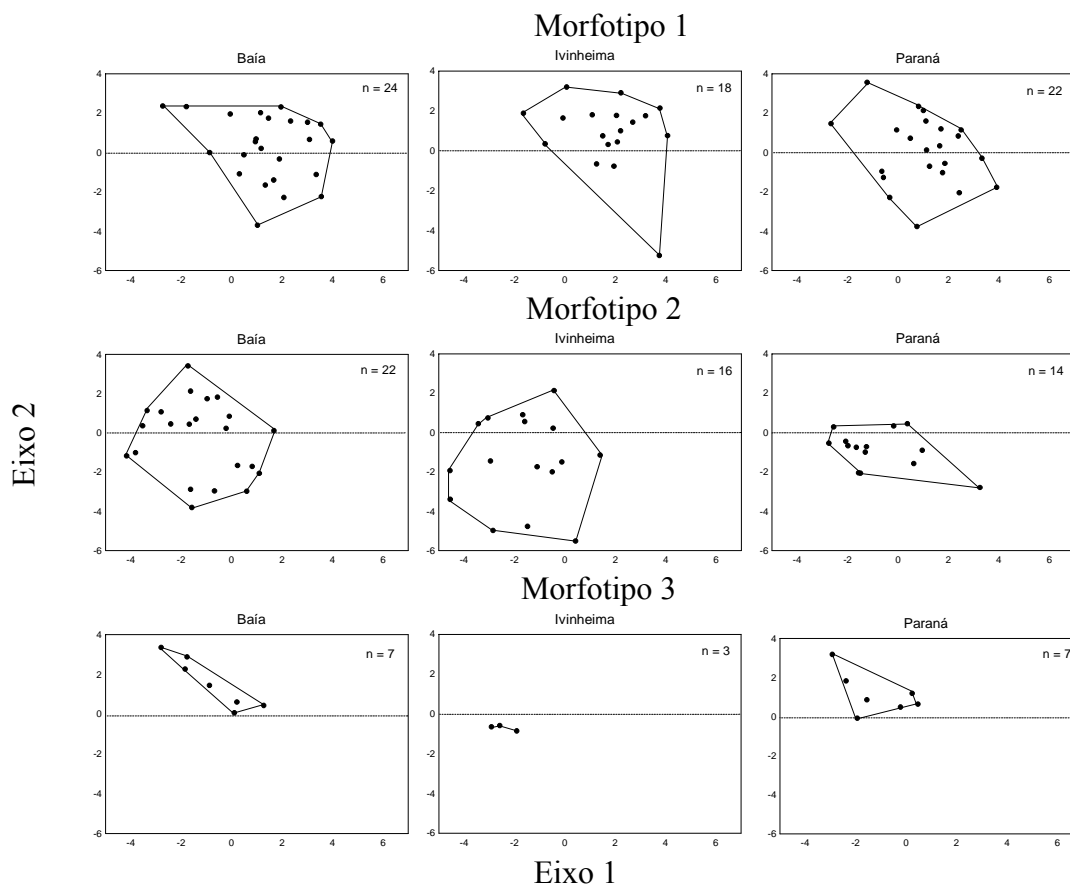


Fig. 8: Distribuição dos escores da análise de componentes principais (ACP) dos dois primeiros eixos para os três morfotipos nos diferentes subsistemas.

Na análise discriminante canônica, diferenças significativas foram encontradas entre os morfotipos (γ de Wilks: 0,152; $F(62,200)$: 5,025; $p < 0,05$). O primeiro eixo canônico da ADC apresentou 91,5% de explicação da variabilidade, e representou a segregação morfológica de dois grupos: o morfotipo 2 com escores mais negativos e os morfotipos 1 e 3 com escores positivos (Fig. 9). O morfotipo 2 apresentou maiores valores para altura da cabeça (AICb), comprimento da cabeça (CCb), altura da cabeça na linha dos olhos (AILO), e altura do olho (AIO) e altura máxima do corpo (AIMCp). Os morfotipos 1 e 3 apresentaram comprimento da caudal (CC), área da caudal (AC), altura da pélvica (ALPv), altura da dorsal (AID) e altura da caudal (AIC).

Tabela V. Coeficientes canônicos dos resíduos padronizados das variáveis morfológicas, para o primeiro e segundo eixos canônicos da ADC.

Resíduo das medidas	Eixo 1	Eixo 2
AIMCp	-0,38	0,50
AILm	-0,27	0,18
LMCp	-0,05	0,10
CPd	0,03	-0,002
AIPd	-0,34	0,33
LPd	0,01	0,11
CCb	-0,50	-0,003
AICb	-0,66	0,04
AILO	-0,48	0,008
LCb	-0,35	0,26
CFF	-0,08	-0,10
CFA	-0,22	-0,01
AIO	-0,47	-0,20
AIBo	-0,10	0,17
LBo	-0,31	0,16
CD	0,09	-0,23
AID	0,16	0,18
CC	0,23	0,07
AIC	0,14	0,07
CA	0,03	0,02
AIA	0,08	0,31
CPt	0,04	0,10
ALPt	0,06	0,12
CPv	0,13	-0,19
ALPv	0,17	0,07
AC	0,19	0,11
AD	0,07	0,12
AO	0,02	-0,01
AA	0,03	0,33
APv	0,11	-0,03
ALPt	0,02	0,21
Autovalores	3,82	0,35
% da Variação explicada	91,5	8,5

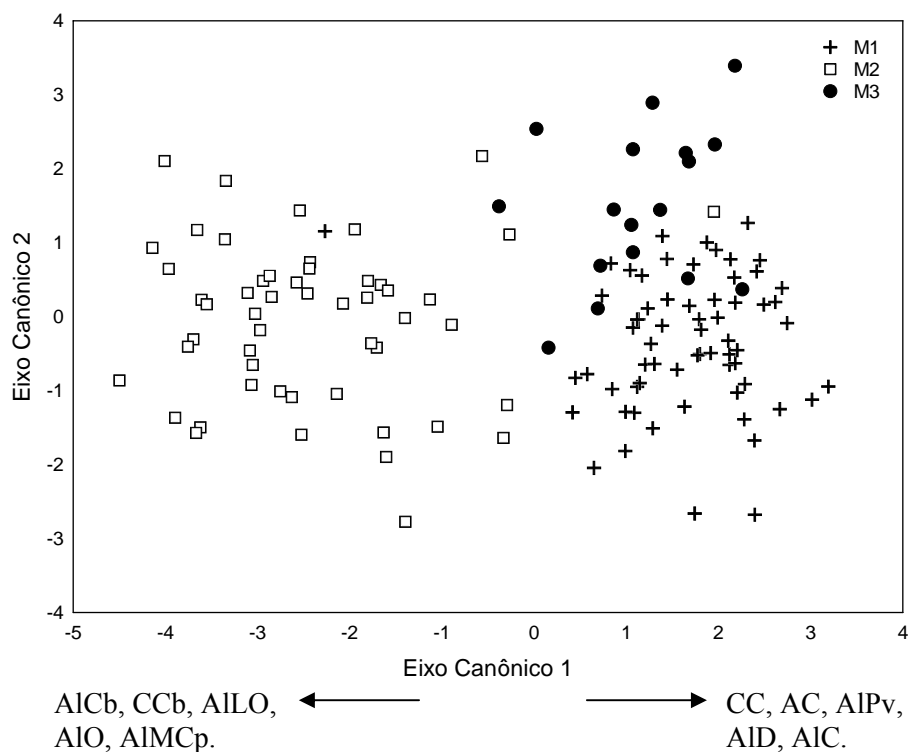


Fig. 9: Diagrama da ADC para os resíduos das variáveis morfológicas dos três morfotipos de *H. aff. malabaricus* na planície de inundação do alto rio Paraná.

No segundo eixo canônico os indivíduos não apresentaram um padrão de segregação nítido, sendo a porcentagem da variação explicada menor que 9 % (Fig. 9, Tabela V).

A matriz de classificação *a posteriori* predita pelo modelo da ADC (Tabela VI), indicou que 63 das 64 espécimes foram corretamente classificadas para o morfotipo 1 (98,43%), enquanto 47 das 52 (90,38%) para o morfotipo 2 e 11 das 17 (64,7%) para o morfotipo 3, também apresentaram classificação correta.

Tabela VI. Matriz de classificação dos indivíduos preditos pelo modelo da ADC.

		Grupos preditos pelo modelo				Classificação correta (%)
		M1	M2	M3	Total Observado	
Grupos observados	M1	63	1	0	64	98,43
	M2	3	47	2	52	90,38
	M3	6	0	11	17	64,70
Total predito		72	48	13	133	90,97

Discussão

Diferenças na alocação de energia dentro da mesma espécie são relatadas por vários autores, visto que a energia armazenada em peixes varia entre indivíduos em diferentes estádios de maturação gonadal (Meakins, 1976; Craig, 1977), entre sexos (Vazzoler, 1996; Jonsson *et al.*, 1997), tamanho corpóreo (Jobling, 1993), dieta (Pedersen & Hislop, 2001) e local de estudo (Bryan *et al.*, 1996).

Entretanto, trabalhos que relacionem diferenças na alocação de energia com ecomorfologia são inexistentes. Os estudos sobre bioenergética auxiliam no entendimento de como os organismos otimizam sua energia para a realização das atividades vitais. Além disso, também consiste em uma importante ferramenta na análise da função da espécie em seu habitat específico, comunidade ou ecossistema (Brafield & Llewellyn, 1982).

Para o presente trabalho, constatou-se que os três morfotipos de *H. aff. malabaricus* apresentaram diferenças no conteúdo calórico, refletindo, portanto, em estratégias distintas de otimização de energia. Verificou-se que estas diferenças são acentuadas entre os morfotipos 1 e 2. O morfotipo 3 apresentou estratégia intermediária, havendo sobreposição parcial dos valores de conteúdo calórico.

A ausência de diferenças significativas no conteúdo calórico para os três morfotipos em diferentes subsistemas da planície de inundação do alto rio Paraná, é contrária a suposição de Brett (1979), o qual afirma que fatores abióticos e bióticos (disponibilidade de alimentos, heterogeneidade ambiental, abundância de presas, locais de forrageamento e desova, e temperatura da água) devem, possivelmente, influenciar a alocação de energia nos peixes. Entretanto, para o presente estudo, os subsistemas não influenciaram nas diferenças das médias calóricas entre os morfotipos.

Possivelmente, as diferenças morfológicas entre os morfotipos é que estejam contribuindo para as diferenças significativas registradas para o conteúdo calórico de *H. aff. malabaricus*. Os estudos ecomorfológicos abrangem o entendimento das relações entre o fenótipo do organismo e fatores abióticos e bióticos, e assim como os estudos de ecologia energética, revelam padrões relacionados com a ecologia da espécie.

A distribuição dos morfotipos no espaço multivariado, no eixo 1 da ACP, revelou a formação de um gradiente morfológico, influenciado pelas nadadeiras e formato do corpo (índice de compressão, altura relativa do corpo, larguras relativas da cabeça e da boca), portanto relacionado à locomoção e obtenção de alimento. A importância da locomoção para estudos ecomorfológicos está no fato de que o tipo de

natação utilizada tem implicações diretas sobre o uso de hábitat (Wainwright *et al.*, 2002), interações bióticas (Werner, 1977) e forrageamento (Webb, 1984). Oliveira (2005), com base em dados ecomorfológicos da planície de inundação do alto rio Paraná afirmou que *H. aff. malabaricus* é caracterizada pela capacidade de locomoção descontínua e emprego de alta velocidade em curtos deslocamentos.

O morfotipo 1 apresentou áreas relativas das nadadeiras caudal, dorsal, anal e pélvica maiores, bem como áreas dos olhos maiores. As nadadeiras caudais, com áreas maiores, auxiliam nos arranques em curtos deslocamentos (Gosline, 1971), sendo importantes para aceleração (Balon *et al.*, 1986). Associada às outras nadadeiras, como a dorsal e a anal, realiza frenagens (Gosline, 1971). Peixes com caudais pouco bifurcadas ou arredondadas, como no caso da traíra, apresentam baixos valores para o índice de razão-aspecto e geralmente não são bons nadadores para natação contínua a alta velocidade. Alguns peixes que apresentam essas características, como a traíra, exibem melhor desempenho em habitats heterogêneos espacialmente, e apresentam excelente performance para aceleração.

A estruturação do ambiente parece ser necessária para que essa espécie possa exercer plenamente sua performance de emboscadora, que inclui deslocamentos bruscos e interrompidos, para os quais sua morfologia cilíndrica e nadadeira caudal arredondada contribuem (Freire & Agostinho, 2001).

Maiores áreas de nadadeiras dorsais e anais permitem a esse morfotipo maior manobrabilidade e estabilização na realização de guinadas, impedindo rotações do corpo em torno do seu eixo quando realizam guinadas rápidas (Gosline, 1971).

As nadadeiras pares, como as pélvicas, são as principais responsáveis por ajustes delicados no movimento dos peixes. Áreas relativamente maiores das nadadeiras pélvicas são encontradas em peixes bentônicos e áreas menores em peixes pelágicos. Isto significa que os morfotipos 2 e 3, que apresentaram áreas menores de nadadeiras pélvicas, tem maior potencial para explorarem habitats pelágicos.

A maior área do olho para estes indivíduos também pode indicar uma maior facilidade na identificação e localização de presas potenciais. Segundo Allev (1969), a área do olho é diretamente relacionada à utilização da predação visual, e Wooton (1999) afirma que em águas menos turbidas, a visão exerce papel fundamental na detecção de presas.

O morfotipo 2 e 3 apresentaram índice de compressão (IC), largura relativa da cabeça (LRCb), altura relativa do corpo (AIRCp) e largura relativa da boca (LRBo) maiores.

Altos valores do índice de compressão lateral é esperado em peixes que ocupam habitats com baixa velocidade da água (Gatz Jr., 1979; Watson & Balon, 1984; Balon *et al.*, 1986). A altura relativa do corpo é um índice inversamente relacionado à velocidade da água no habitat e diretamente relacionado à capacidade de realizar movimentos ascendentes e descendentes (manobrabilidade) (Gatz Jr., 1979; Mahon, 1984; Watson & Balon, 1984; Dumay *et al.*, 2004). Maiores valores para largura relativa da cabeça e da boca são encontrados em peixes que se alimentam de presas maiores (Gatz Jr., 1979; Winemiller, 1991; Willis *et al.*, 2005).

Para o eixo 2 da análise de componentes principais, a distribuição dos morfotipos revelaram o seguinte padrão: o morfotipo 2 apresentando índice de compressão (IC), altura relativa do corpo (AIRCp), comprimento relativo da cabeça (CRCb) maiores, e morfotipo 3 com altura relativa do pedúnculo caudal (AIRPd), razão aspecto da peitoral (RAPt), e razão aspecto pélvica (RAPv) maiores e o morfotipo 1 apresentou distribuição intermediária entre os dois.

Altos valores da altura relativa do pedúnculo para o morfotipo 3 indicam baixa capacidade de manobrabilidade (Winemiller, 1991; Willis *et al.*, 2005).

A razão-aspecto é utilizada como referência para análise do comportamento natatório (Pauly, 1989). Elevados valores da razão-aspecto da nadadeira pélvica são encontrados em peixes pelágicos (Gatz Jr., 1979). Assim como maiores valores da razão-aspecto da peitoral indicam peixes que nadam continuamente e atingem alta velocidade, conseqüentemente tendem a preferir regiões pelágicas (Bellwood *et al.*, 2002; Wainwright *et al.*, 2002). De acordo com Wainwright *et al.* (2002), a forma da peitoral está correlacionada com a velocidade de propulsão, sendo que, maiores razão-aspecto estão correlacionadas a maior velocidade de natação.

O comprimento relativo da cabeça com maiores valores para o morfotipo 2 indicam peixes que se alimentam de presas maiores.

Assim, na análise de componentes principais, os comportamentos locomotor e trófico observados pela segregação fenotípica dos morfotipos, compreendeu desde nadadeiras maiores para o morfotipo 1, corpo comprimido, cabeça e boca maiores para o morfotipo 2 e altura do pedúnculo caudal e razão aspecto peitoral e pélvica maiores para o morfotipo 3.

Diferenças morfológicas intra-específicas associadas a habitats distintos foram encontradas por Oliveira (2005) e Breda (2005) para várias espécies da planície do alto rio Paraná. Sabe-se que em planícies alagáveis as espécies são submetidas a diferentes pressões ambientais, e em razão disso as populações podem apresentar padrões de divergência relacionados aos diversos habitats. Isto pode explicar o fato de que no presente estudo não foram identificadas variações ecomorfológicas associadas ao único habitat analisado isoladamente (lagoa Fechada), provavelmente porque as pressões ambientais exercidas especificamente nesta lagoa, não foram suficientes para promover divergência morfológica intra-específica.

Na análise discriminante foram encontrados resultados semelhantes aos da PCA. O eixo 1 separou o morfotipo 2 do morfotipo 1 e 3. O morfotipo 1 e 3 apresentaram comprimento da caudal (CC), área da caudal (AC), altura da pélvica (AIPv), altura da dorsal (AID), e altura da caudal (AIC) maiores.

O morfotipo 2 apresentou maiores valores para altura da cabeça (AICb), comprimento da cabeça (CCb), altura da cabeça na linha dos olhos (ALO), e altura do olho (AIO) e altura máxima do corpo (AIMCp).

Portanto, o padrão gerado na ADC revelou que o morfotipo 2 tem o potencial para se alimentar de presas maiores e o morfotipo 1 e 3 maior habilidade na propulsão e arranques.

A matriz de classificação predita pelo modelo da análise discriminante, revelou que o morfotipo 3 foi o que apresentou a menor porcentagem de classificação correta. Este resultado foi atribuído à elevada sobreposição dos escores do grupo, mostrando que este morfotipo apresenta uma forma mais generalista, como observado pelos valores do conteúdo calórico.

Alguns padrões não puderam ser explicados com precisão, pois é necessário maior refinamento das informações sobre a morfologia funcional e o comportamento da espécie, as quais são imprescindíveis para o entendimento da relação fenótipo-ambiente. De forma geral, as tendências apresentadas demonstram um padrão ecomorfológico intra-específico. O morfotipo 1 apresentou maior potencial de habilidade natatória na captura de presas, devido aos altos valores da área da nadadeiras; o morfotipo 2 apresentou maiores potenciais de manobrabilidade e captura de presas maiores; e o morfotipo 3 apresentou maiores potenciais para velocidade de propulsão e para habitar ambientes mais abertos, não muito estruturados.

Segundo Webb *et al.* (1996), a manobrabilidade é uma característica que pode ser definida como a capacidade do peixe em manobrar em menor ângulo e maior velocidade. Portanto, peixes de corpo comprimido realizam movimentos ascendentes e descendentes com maior agilidade e apresentam bom desempenho em habitats estruturalmente complexos e com baixa velocidade de correnteza, como em locais com abundância de macrófitas. Além da preferência por habitats estruturados, a manobrabilidade está relacionada à captura do alimento. De acordo com Bialetzki (2002), os adultos desta espécie apresentam cuidado com a prole, além disso, constroem e guardam os ninhos. Neste contexto, o maior potencial para manobrabilidade do morfotipo 2 garantiria maior eficiência no cuidado da prole. Entretanto, para embasar essa suposição, estudos enfocando as estratégias reprodutivas de cada morfotipo devem ser conduzidos.

Embora não se tenha analisado o conteúdo estomacal dos morfotipos, a atribuição de maiores valores das variáveis comprimento, largura e altura relativa da cabeça, e largura relativa da boca, para o morfotipo 2 sugere maior aptidão para a captura de presas maiores (Watson & Balon, 1984). A diversificação das características morfológicas relacionadas ao tamanho da presa capturada representam, de modo geral, uma das principais adaptações desenvolvidas por espécies predadoras simpátricas em resposta à sobreposição na dieta e conseqüente competição (Huskey & Turingan, 1998; Cussac *et al.*, 1998; Freire & Agostinho, 2001).

No processo de exploração de recursos alimentares, a variabilidade individual freqüentemente leva ao polimorfismo trófico, e conseqüentemente, ao surgimento de morfotipos, que são formas de uma mesma espécie que diferem em habitat, dieta e morfologia, coexistindo simpatricamente (Winberger, 1994).

Assim, embora em ambientes tropicais a competição possa ser reduzida, devido a flexibilidade alimentar apresentada pela maioria das espécies (Kido, 2001), que pode estar relacionada com a disponibilidade de recursos no ambiente (Winemiller, 1989; Jepsen *et al.*, 1997; Winemiller & Jepsen, 1998), a diversificação das características fenotípicas também possibilita o uso de diferentes recursos disponíveis.

O morfotipo 1 (citótipo C) começou a integrar a ictiofauna da planície de inundação do alto rio Paraná após a construção da barragem de Itaipu (Pazza & Júlio Jr., 2003), localizada a 150 Km à jusante do salto de Sete Quedas, a qual resultou no afogamento desta barreira geográfica natural, permitindo a invasão do morfotipo no alto rio Paraná. Se para algumas espécies, a construção da barragem serviu para aumentar o

fluxo genético, para *H. aff. malabaricus*, ela representou um aumento no número de citótipos.

As análises ecomorfológicas demonstraram que o morfotipo 1 é o mais distinto entre os três analisados. Este morfotipo revelou características mais adaptadas para exploração de ambientes lóticos, os quais colonizou exclusivamente antes da supressão da barreira do Salto de Sete Quedas. Dentre estas características estão nadadeiras e olhos maiores, bem como habilidade natatória potencialmente mais eficiente na captura de presas.

Estes resultados, associados ao fato deste morfotipo ter estado até recentemente isolado, remontam à clássica tese do naturalista britânico Alfred R. Wallace de que o isolamento geográfico é o fenômeno mais característico da evolução horizontal, ou seja, multiplicação de espécies (Wallace, 1855).

Segundo Dynes (1999), populações de uma espécie são compostas por diferentes morfotipos, e no geral, estas formas compartilham recursos desenvolvendo adaptações locais específicas a habitats diferentes, e que conforme Robinson (1993) promovem variações na distribuição espacial e hábitos alimentares. Assim, a baixa abundância do morfotipo 3 pode ser explicado por duas hipóteses que precisam ser investigadas: 1) os habitats amostrados não são aqueles explorados pelo morfotipo 3; ou 2) o acesso do morfotipo 1 ao alto rio Paraná tem influência sob o nicho do morfotipo 3.

O morfotipo 1 apresentou maior habilidade de locomoção na captura de presas. O baixo valor calórico do grupo revela que esses indivíduos gastam menos energia para captura de presas. O excedente pode estar sendo alocado para outras atividades vitais como investimento reprodutivo. Segundo Meakins (1976), conforme os peixes crescem, decrescem os gastos metabólicos e aumentam os custos associados com a reprodução. Assim, maior quantidade de energia disponível para reprodução, significa aumento do *fitness*, o que também pode explicar a elevada abundância do morfotipo 1 na planície.

O alto valor calórico encontrado para o morfotipo 2 pode ser devido a dieta, sendo que estes peixes tem o potencial de se alimentar de presas maiores. A análise multivariada revelou que este morfotipo apresenta corpo mais alto e cabeça maior. Alguns autores relatam que um aumento na densidade calórica acompanha um aumento no tamanho do corpo (Weatherley & Gill, 1983). Assim, indivíduos maiores possuem maior quantidade de energia estocada no músculo, portanto a ingestão de presas maiores pode refletir em um aumento do conteúdo energético para este grupo.

O morfotipo 3 apresentou uma grande variação no conteúdo calórico, englobando os valores dos morfotipos 1 e 2. Uma hipótese pode explicar esta alta variação: estes indivíduos podem ser mais oportunistas do que os outros morfotipos, alimentando-se de presas que estejam em abundância no ambiente, assim refletindo-se em uma grande variação no conteúdo calórico.

No presente estudo, as características morfológicas e seus respectivos aspectos funcionais, bem como os padrões de alocação de energia permitiram prever comportamentos ecológicos com possibilidade de análise das dimensões do nicho das espécies. Os resultados permitiram inferências sobre a segregação no modo de utilização de recursos ao nível intra-específico. As principais diferenças fenotípicas na variação intra-específica apresentaram implicações para modos distintos de comportamento locomotor e trófico. Assim, este padrão observado para os três morfotipos de *H. aff. malabaricus* na planície alagável do alto rio Paraná pode subsidiar o entendimento de como indivíduos da mesma espécie diminuem a pressão competitiva entre eles e como isto pode influenciar na alocação de energia. Para tanto, estudos analisando a variação espaço-temporal da bioecologia dos três morfotipos tornam-se necessários ao entendimento das variações morfológicas, que parecem permear o uso dos recursos por *H. aff. malabaricus*, na planície de inundação do alto rio Paraná.

Referências

- Allen, K. R. (1969). Distinctive aspects of the ecology of stream fishes: a review. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **26**, 1429-1438.
- Allev, Y. G. (1969). *Function and Gross Morphology in Fish*. Jerusalem: Program Science Translation.
- Balon, E. K., Crawford, S. S. & Lelek, A. (1986). Fish communities upper Danube river (Germany, Austria) prior to the new Rhein-Main-Donau connection. *Environmental Biology of Fishes* **15**, 243-271.
- Bellwood, D. R., Wainwright, P. C., Fulton, C. J. & Hoey, A. (2002). Assembly rules and functional groups at global biogeographical scales. *Functional Ecology* **16**, 557-562.
- Bertollo, L. A. C., Moreira Filho, O. & Fontes, M. S. (1997). Karyotypic diversity and distribution in *Hoplias malabaricus* (Pisces, Erythrinidae). Cytotypes with $2n=40$ chromosomes. *Brazilian Journal of Genetics* **20**, 237-242.
- Bertollo, L. A. C.; Born, G. G.; Dergam, J. A.; Fenocchio, A. S. & Moreira Filho, O. (2000). A biodiversity approach in the neotropical Erythrinidae fish, *Hoplias malabaricus*. Karyotypic survey, geographic distribution of cytotypes and cytotaxonomic considerations. *Chromosome research* **8**, 603-613.
- Bialetzki, A. (2002). Guildas reprodutivas e Estratégias de Desenvolvimento. Exame Geral de Qualificação, Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura, Universidade Estadual de Maringá, Maringá.
- Bialetzki, A., Nakatani, K., Sanches, P. V. & Baumgartner, G. (2002). Spatial and temporal distribution of larvae and juveniles of *Hoplias* aff. *malabaricus* (Characiformes, Erythrinidae) in the upper Paraná river floodplain, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* **62**, 211-222.
- Blake, R. W. (2004). Fish functional design and swimming performance. *Journal of Fish Biology* **65**, 1193-1222.
- Bourke, P., Magnan, P. & Rodriguez, M. A. (1997). Individual variations in habitat use and morphology in brook charr. *Journal of Fish Biology* **51**, 783-794.
- Brafield, A. E. & Llewellyn, M. J. (1982). *Animal energetics*. London: Blackie.

- Bryan, S. D., Soupir, C. A., Duffy, W. G. & Freiburger, C. E. (1996). Caloric densities of three predatory fishes and their prey in lake Oahe, South Dakota. *Journal of Freshwater Ecology* **11**, 153-161.
- Breda, L. (2005). Ecomorfologia de *Astyanax altiparanae*, *Moenkhausia intermedia*, *Roeboides paranensis* e *Serrasalmus marginatus* (Osteichthyes – Characidae) da planície alagável do alto rio Paraná, Brasil: variações inter e intra-específicas. Dissertação de Mestrado. Curso de Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais. Maringá, Universidade Estadual de Maringá.
- Brett, J. R. (1979). Environmental factors and growth. In *Fish Physiology* (Hoar, W. S. & Randall, D. J., eds), pp. 599-675. New York: Academic Press.
- Carvalho, L. N., Fernandes, C. H. V. & Moreira, V. S. S. (2002). Alimentação de *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) (Osteichthyes, Erythrinidae) no rio Vermelho, Pantanal Sul Mato-Grossense. *Revista Brasileira de Zootecias* **4**, 227-236.
- Craig, J. F. (1977). The body composition of adult, *Perca fluviatilis* in Windermere, with reference to seasonal changes and reproduction. *Journal of Animal Ecology* **46**, 617-632.
- Cussac, V. E., Ruzzante, D., Walde, S., Macchi, P. J., Ojeda, V., Alonso, M. F. & Denegri, M. A. (1998). Body shape variation of three species of *Percichthys* in relation to their coexistence in the Limay River basin, in northern Patagônia. *Environmental Biology of Fishes* **53**, 143-153.
- Dawson, A. S. & Grimm, A. S. (1980). Quantitative seasonal changes in protein, lipid and energy content of the carcass, ovaries and liver of adult female plaice, *Pleuronectes platessa* L. *Journal of Fish Biology* **16**, 403-504.
- Dergam, J. A. & Bertollo, L. A. C. (1990). Karyotypic diversification in *Hoplias malabaricus* (Osteichthyes, Erythrinidae) of the São Francisco and Alto Paraná basins, Brazil. *Brasilian Journal of Genetics* **13**, 755-766.
- Dergam, J. A., Suzuki, H. I., Shibatta, O. A., Duboc, L. F., Júlio Jr., H. F., Giuliano-Caetano, L. & Black IV, W. C. (1998). Molecular biogeography of the neotropical fish *Hoplias malabaricus* (Erythrinidae: Characiformes) in the Iguaçú, Tibagi, and Paraná Rivers. *Genetics and Molecular Biology* **21**, 493-496.

- Drucker, E. G. & Lauder, G. V. (2000). A hydrodynamic analysis of fish swimming speed: wake structure and locomotor force in slow and fast labriform swimmers. *The Journal of Experimental Biology* **203**, 2379-2393.
- Drucker, E. G. & Lauder, G. V. (2001). Locomotor function of the dorsal fin in teleost fishes: experimental analysis of wake forces in sunfish. *The Journal of Experimental Biology* **204**, 2943-2958.
- Dumay, O., Tari, P. S., Tomasini, J. A. & Mouillot, D. (2004). Functional groups of lagoon fish species in Languedoc Roussillon, southern France. *Journal of Fish Biology* **64**, 970-983.
- Dynes, J., Magnan, P., Bernatchez, L. & Rodriguez M. A. (1999). Genetic and morphological variation between two forms of lacustrine brook charr. *Journal of Fish Biology* **54**, 955-972.
- Freire, A. G. & Agostinho, A. A. (2001). Ecomorfologia de oito espécies dominantes da ictiofauna do reservatório de Itaipu (Paraná/Brasil). *Acta Limnologica Brasiliensia*, **13**, 1-9.
- Gatz Jr., A. J. (1979). Ecological morphology of freshwater stream fishes. *Tulane Studies in Zoology and Botany* **21**, 91-124.
- Gery, J. (1977). *Characoids of the world*. Neptune, NJ: T.F.H. Publications.
- Graça, W. J. (2004). Caracterização morfológica dos peixes da planície de inundação do alto rio Paraná – MS. Dissertação de Mestrado. Curso de Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais. Maringá, Universidade Estadual de Maringá.
- Gosline, W. A. (1971). *Functional morphology and classification of Teleostean Fishes*. Honolulu: University Press of Hawaii.
- Gotelli, N. J. & Ellison, A. M. (2004). *A Primer of Ecological Statistics*. Massachusetts: Sinauer Associates.
- Helfman, G. S., Collete, B. B. & Facey, D. E. (1997). *The Diversity of Fishes*. Massachusetts: Blackwell Science.
- Hoss, D. E. (1974). Energy requirements of a population of pinfish, *Lagodon rhomboids* (Linnaeus). *Ecology* **55**, 848-855.
- Hugueny, B. & Pouilly, M. (1999). Morphological correlates of diet in an assemblage of West African freshwater fishes. *Journal of Fish Biology* **54**, 1310-1325.

- Huskey, S. H. & Turigan, R. G. (1998). Variation in prey-resource utilization and oral jaw gape between two populations of largemouth bass, *Micropterus salmoides*. *Journal of Fish Biology* **51**, 67-86.
- Jackson, D. A. (1993). Stopping rules in principal components analysis: a comparison of heuristical and statistical approaches. *Ecology* **74**, 2204-2214.
- Jepsen, D. B., Winemiller, K. O. & Taphorn, D. C. (1997). Temporal patterns of resource partitioning among *Cicla* species in a Venezuelan blackwater river. *Journal of Fish Biology* **51**, 1085-1108.
- Jobling, M. (1993). Bioenergetics: feed intake and energy partitioning. In *Fish Ecophysiology* (Rankin, J. C. & Jensen, F. B., eds.), pp-1-44. London: Chapman & Hall.
- Jonsson, N., Jonsson, B. & Hansen, L. P. (1997). Changes in proximate composition and estimates of energetics costs during upstream migration and spawning in Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of Animal Ecology* **66**, 425-436.
- Johnson, D. E. (1998). *Applied Multivariate Methods for Data Analysis*. California: Cole Publishing Company.
- Kido, M. C. (2001). Food relations between coexisting native Hawaiian stream fishes. *Environmental Biology of Fishes* **61**, 185-194.
- Lauder, G. V. (1989). Caudal fin locomotion in ray-finned fishes: historical and functional analyses. *American Zoologist* **29**, 85-102.
- Lauder, G. V. (1996). The argument from design. In *Adaptation* (Rose M. R. & Lauder G.V., eds), pp. 55-91. San Diego, CA: Academic Press.
- Lernout & Hauspie (2004). Autocad: Graphic computation. Version 2004. U.S., Payne Loving Trust.
- Lincoln, R. J., Boxshall, G. A. & Clark, P. F. (1995). *A dictionary of ecology, evolution and systematics*. New York: Cambridge University Press.
- Lindsey, C. C. (1978). Form, function, and locomotory habits in fish. In *Fish physiology: locomotion* (Hoar, W. S.; Randall, D. J., eds), pp. 1-88. New York: Academic Press.
- Loureiro, V. E. & Hahn, N. S. (1996). Dieta e atividade alimentar da traíra, *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) (Osteichthyes, Erythrinidae), nos primeiros anos de formação do reservatório de Segredo – PR. *Acta Limnologica Brasiliensia* **8**, 195-205.

- Luiz, E. A., Luz, K. D. G, Costa, R. S., Latini, J. D., Júlio-Júnior, H. F. & Gomes, L. C. (2004). Structure of the fish assemblage in biotopes and subsystems of the Upper Paraná river floodplain. In *Structure and functioning of the Paraná river and its floodplain* (Agostinho, A. A. *et al.*, eds), p. 117-123. Maringá: Eduem.
- Mahon, R. (1984). Divergent structure in fish taxocenes of north temperate streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **41**, 330-349.
- McCune, B. & Mefford, M. J. (1999). PC-ORD: Multivariate analysis of ecological data. Version 4.01. Oregon, MjM Software Design.
- Meakins, R. H. (1976). Variations in the energy content of freshwater fish. *Journal of Fish Biology* **8**, 221-224.
- Mina, M. V. (1991). *Microevolution of fishes: evolutionary aspects of phenetic diversity*. Moscow: Nauka Publishers.
- Neves, F. M. & Monteiro, L. R. (2003). Body form and size divergence among populations of *Poecilia vivipara* in coastal lagoons of south-eastern Brazil. *Journal of Fish Biology* **63**, 928-941.
- Oliveira, E. F. (2005). Padrões ecomorfológicos da assembléia de peixes da planície de inundação do alto rio Paraná. Tese de Doutorado. Curso de Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais. Maringá, Universidade Estadual de Maringá.
- Pazza, R. & Júlio Jr, H. F. (2003). Occurrence of Three Sympatric Cytotypes of *Hoplias malabaricus* (Pisces, Erythrinidae) in the Upper Paraná River Foodplain (Brazil). *Cytologia* **68**, 159-163.
- Pauly, D. (1989). Food consumption by tropical and temperate fish populations: some generalizations. *Journal of Fish Biology* **35**, 11-20.
- Pedersen, J. & Hislop, J. R. G. (2001). Seasonal variation in the energy density of fishes in the North Sea. *Journal of Fish Biology* **59**, 380-389.
- Petry, A. C. (2005). A traíra *Hoplias* aff. *malabaricus* (Bloch, 1794) na planície de inundação do alto rio Paraná: influência sobre as assembléias de peixes e aspectos da auto-ecologia. Tese de Doutorado. Curso de Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais. Maringá, Universidade Estadual de Maringá.
- Pettersson, L. B. & Hedenström, A. (2000). Energetics, cost reduction and functional consequences of fish morphology. *Proceedings of the Royal Society of London B* **267**, 759-764.

- Pianka, E. R. (1982). *Ecologia Evolutiva*. Barcelona: Omega.
- Piet, G. J. (1998). Ecomorphology of a size-structured tropical freshwater fish community. *Environmental Biology of Fishes* **51**, 67-86.
- Piorski, N. M., Alves, J. R. L., Machado, M. R. B. & Correia, M. M. F. (2005). Alimentação e ecomorfologia de duas espécies de piranhas (Characiformes: Characidae) do lago de Viana, estado do Maranhão, Brasil. *Acta Amazônica* **35**, 63-70.
- Pompeu, P. S. & Godinho, A. L. (2001). Mudança na dieta da traíra *Hoplias malabaricus* (Bloch) (Erythrinidae, Characiformes) em lagoas da bacia do rio Doce devido à introdução de peixes piscívoros. *Revista Brasileira de Zoologia* **18**, 1219-1225.
- Pouilly, M., Lino, F., Bretenoux, J. G. & Rosales, C. (2003). Dietary-morphological relationships in a fish assemblage of the Bolivian Amazonian floodplain. *Journal of Fish Biology* **62**, 1137-1158.
- Reist, J. D. (1985). An empirical evaluation of several univariate methods that adjust for size variation in morphometric data. *Canadian Journal of Zoology* **63**, 1429-1439.
- Robison, B. W., Wilson, D. S., Margosian, A. S. & Lolito, P. T. (1993). Ecological and morphological differentiation of pumpkinseed sunfish in lakes without bluegill sunfish. *Evolutionary Ecology* **7**, 451-464.
- Sabino, J. & Zuanon, J. (1998). A stream fish assemblage in central Amazonia: distribution, activity patterns and feeding behavior. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* **8**, 201-210.
- Vazzoler, A. E. A. M. (1996). *Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática*. Maringá, PR: Eduem.
- Videler, J. J. (1993). *Fish Swimming*. The Netherlands: Chapman & Hall.
- Wainwright, P. C., Bellwood, D. R. & Westneat, M. W. (2002). Ecomorphology of locomotion in labrid fishes. *Environmental Biology of Fishes* **65**, 47-62.
- Wallace, A. R. (1855). On the law which has regulated the introduction of new species. *Annual Magazine Natural History* **16**, 184-196.
- Watson, D. J. & Balon, E. K. (1984). Ecomorphological analysis of fish taxocenes in rainforest streams of northern Borneo. *Journal of Fish Biology* **25**, 371-384.

- Weatherley, A. H. & Gill, H. S. (1983). Protein, lipid, water and caloric contents of immature rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, growing at different rates. *Journal of Fish Biology* **23**, 653-673.
- Webb, P. W. (1980). Function of the caudal fin in early fishes. *Copeia* **3**, 559-562.
- Webb, P. W. (1984). Form and function in fish swimming. *Science* **251**, 58-68.
- Webb, P. W., Laliberte, G. D. & Schrank, A. J. (1996). Does body and fin form affect the maneuverability of fish traversing vertical and horizontal slits? *Environmental Biology of Fishes* **46**, 7-14.
- Werner, E. E. (1977). Species packing and niche complementarity in three sunfishes. *American Naturalist* **111**, 553-578.
- Wikramanayake, E. D. (1990). Ecomorphology and biogeography of a tropical stream fish assemblage: evolution of assemblage structure. *Ecology* **71**, 1756-1764.
- Willis, S. C., Winemiller, K. O. & Lopez-Fernandez, H. (2005). Habitat structural complexity and morphological diversity of fish assemblages in a Neotropical floodplain river. *Oecologia* **142**, 284-295.
- Wimberger, P. H. (1994). Trophic polymorphisms, plasticity, and speciation in vertebrates. In *Theory and application of fish feeding ecology* (Stouder, D. J. et al., eds.), pp. 19-43. Columbia, MO: University of South Carolina Press.
- Winemiller, K. O. (1989). Ontogenetic diet shifts and resource partitioning among piscivorous fishes in the Venezuelan llanos. *Environmental Biology of Fishes* **26**, 177-199.
- Winemiller, K. O. (1991). Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. *Ecological Monographs* **61**, 343-365.
- Winemiller, K. O. & Jepsen, D. B. (1998). Effects of seasonality and fish movement on tropical river food webs. *Journal of Fish Biology* **53**, 267-296.
- Wootton, R. J. (1999). *Ecology of Teleost Fishes*. The Netherlands: Kluwer Academic Publishers.

Anexo I.

Váriaveis morfométricas lineares e áreas envolvidas no cálculo dos índices ecomorfológicos e seus respectivos significados ecológicos.

Índices Ecomorfológicos	Fórmulas	Significados
1. Altura relativa do corpo	$AIRCp = AIMCp/CP$	Índice inversamente relacionado à velocidade da água no hábitat e diretamente relacionado à capacidade de realizar movimentos ascendentes e descendentes (manobrabilidade) (Gatz Jr., 1979; Mahon, 1984; Dumay <i>et al.</i> , 2004; Watson & Balon, 1984; Balon <i>et al.</i> , 1986; Winemiller, 1991).
2. Índice de compressão do corpo	$IC = AIMCp/LMCp$	Altos valores indicam compressão lateral do peixe, o que é esperado em peixes que ocupam hábitats com baixa velocidade da água (Gatz Jr., 1979; Mahon, 1984; Watson & Balon, 1984; Balon <i>et al.</i> , 1986).
3. Índice de depressão da região ventral	$ID = AILM/AIMCp$	Baixos valores estão associados a peixes que exploram hábitats mais próximos ao sedimento (Mahon, 1984; Watson & Balon, 1984; Balon <i>et al.</i> , 1986; Winemiller, 1991).
4. Comprimento relativo do pedúnculo caudal	$CRPd = CPd/CP$	Peixes com longo pedúnculo caudal são bons nadadores (Mahon, 1984; Watson & Balon, 1984; Winemiller, 1991).
5. Altura relativa do pedúnculo caudal	$AIRPd = AIPd/AIMCp$	Baixos valores indicam alta manobrabilidade (Winemiller, 1991; Willis <i>et al.</i> , 2005).
6. Largura relativa do pedúnculo caudal	$LRPd = LPd/LMCp$	Altos valores indicam nadadores contínuos ou de melhor arranque (Winemiller, 1991; Willis <i>et al.</i> , 2005).
7. Comprimento relativo da cabeça	$CRCb = CCb/CP$	Maiores valores relativos do comprimento da cabeça são encontrados em peixes que se alimentam de presas maiores, desta forma, este índice deveria ser maior espécies piscívoras (Watson & Balon, 1984; Winemiller, 1991; Pouilly <i>et al.</i> , 2003; Willis <i>et al.</i> , 2005).
8. Altura relativa da cabeça	$AIRCb = AICb/AIMCp$	Maiores valores relativos da altura da cabeça são encontrados em peixes que se alimentam de presas maiores, desta forma, são esperados índices maiores para espécies piscívoras (Winemiller, 1991; Willis <i>et al.</i> , 2005).
9. Largura relativa da cabeça	$LRCb = LCb/LMCp$	Maiores valores relativos da largura da cabeça são encontrados em peixes que se alimentam de presas maiores, desta forma, são esperados índices maiores para espécies piscívoras (Winemiller, 1991; Willis <i>et al.</i> , 2005).
10. Altura relativa da boca	$AIRBo = AIBo/AIMCp$	A altura relativa da boca permite inferir sobre o tamanho relativo da presa (Gatz Jr., 1979; Balon <i>et al.</i> , 1986; Winemiller, 1991; Willis <i>et al.</i> , 2005).
11. Largura relativa da boca	$LRBo = LBo/LMCp$	Índice relacionado com o tamanho da boca, sugerindo presas relativamente grandes para índices com valores elevados (Gatz Jr., 1979;

12. Índice de protrusão da boca	$IP = CFA/CFB$	Balon <i>et al.</i> , 1986; Winemiller, 1991; Willis <i>et al.</i> , 2005). Assume altos valores para peixes que se alimentam de presas menores, ou seja, peixes que protraem mais a mandíbula e maxilares se alimentam de presas pequenas. Os que protraem menos, ou não protraem, utiliza mordidas e por isso se alimentam de presas maiores (Allev, 1969; Dumay <i>et al.</i> , 2004; Gatz Jr., 1979; Winemiller, 1991; Willis <i>et al.</i> , 2005).
13. Posição vertical do olho	$PO = AIO/AICb$	Este índice está associado à posição de forrageamento das espécies na coluna d'água. Valores elevados indicam peixes bentônicos (olhos localizados dorsalmente), enquanto baixos valores indicam peixes nectônicos (olhos laterais) (Gatz Jr., 1979; Freire & Agostinho, 2001; Hugueny & Pouilly, 1999; Pouilly <i>et al.</i> , 2003).
14. Área relativa do olho	$ARO = AO/(CP)^2$	Este índice está relacionado à detecção de alimento e fornece informações sobre acuidade visual das espécies (Pouilly <i>et al.</i> , 2003). Pode indicar o posicionamento da espécie na coluna d'água, na medida em que espécies que habitam áreas mais profundas apresentam olhos menores (Gatz Jr., 1979; Piet, 1998; Wikramanayake, 1990).
15. Área relativa da nadadeira dorsal	$ARD = AD/(CP)^2$	Áreas relativas maiores apresentam maior capacidade de estabilização em guinadas (Gosline, 1971).
16. Área relativa da nadadeira caudal	$ARC = AC/(CP)^2$	Áreas de caudais grandes são importantes para aceleração (Balon <i>et al.</i> , 1986).
17. Razão-aspecto da nadadeira caudal	$RAC = (AIC)^2/AC$	Peixes que apresentam nadadeiras caudais com alta razão-aspecto são nadadores mais ativos e contínuos, nos quais há uma tendência de bifurcação da caudal e redução da sua área (Gatz Jr., 1979; Mahon, 1984; Balon <i>et al.</i> , 1986).
18. Área relativa da nadadeira anal	$ARA = AA/(CP)^2$	Áreas relativas maiores implicam em maior capacidade de manobrabilidade e estabilização do movimento.
19. Área relativa da nadadeira peitoral	$ARPt = APt/(CP)^2$	A área da peitoral é geralmente alta para espécies de natação lenta, as quais a utilizam para manobrabilidade (Mahon, 1984; Watson & Balon, 1984; Balon <i>et al.</i> , 1986).
20. Razão-aspecto da nadadeira peitoral	$RAPt = (CPt)^2/APt$	Alta razão indica nadadeira peitoral longa e estreita, a qual é esperada em peixes que nadam continuamente e atingem alta velocidade, conseqüentemente preferem regiões pelágicas (Bellwood <i>et al.</i> , 2002; Wainwright <i>et al.</i> , 2002).
21. Área relativa da nadadeira pélvica	$ARPv = APv/(CP)^2$	Áreas da nadadeira pélvica relativamente maiores são encontradas em peixes bentônicos e áreas menores em peixes pelágicos.
22. Razão-aspecto da nadadeira pélvica	$RAPv = (CPv)^2/APv$	Os maiores valores de razão-aspecto da nadadeira pélvica são encontrados em peixes pelágicos (Gatz Jr., 1979).