

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

Padrões ecomorfológicos de Siluriformes (Osteichthyes) do riacho Caracu, Porto Rico, PR, Brasil: relações da morfologia com a distribuição longitudinal e ecologia trófica das espécies

João Paulo Alves Pagotto

**Maringá – PR
2008**

João Paulo Alves Pagotto

Padrões ecomorfológicos de Siluriformes (Osteichthyes) do riacho Caracu, Porto Rico, PR, Brasil: relações da morfologia com a distribuição longitudinal e ecologia trófica das espécies

Dissertação 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.

Orientador: Prof. Dr. Erivelto Goulart

**Maringá – PR
2008**

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

P139p Pagotto, João Paulo Alves, 1981-
Padrões ecomorfológicos de Siluriformes (Osteichthyes) do riacho Caracu, Porto Rico, PR, Brasil : relações da morfologia com a distribuição longitudinal e ecologia trófica das espécies / João Paulo Alves Pagotto. -- Maringá, 2008.
38 f. : il.

Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--
Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2008.
Orientador: Prof. Dr. Erivelto Goulart.

1. Siluriformes (Osteichthyes) - Ecomorfologia - Caracu, Riacho - Porto Rico (Município) - Paraná (Estado) - Brasil. 2. Ecologia trófica - Ecomorfologia - Caracu, Riacho - Porto Rico (Município) - Paraná (Estado) - Brasil. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em "Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais".

CDD 22. ed. -597.49141098162
NBR/CIP - 12899 AACR/2

Padrões ecomorfológicos de Siluriformes (Osteichthyes) do riacho Caracu, Porto Rico, PR, Brasil: relações da morfologia com a distribuição longitudinal e ecologia trófica das espécies

João Paulo Alves Pagotto

Data da defesa: 23 de janeiro de 2008, no Anfiteatro do Nupélia, Bloco G-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá

Banca Examinadora:

Dr. Erivelto Goulart – Universidade Estadual de Maringá/Nupélia (Presidente)

Dr. Alberto Carvalho Peret – Universidade Federal de São Carlos

Dr. Horácio Ferreira Júlio Júnior – Universidade Estadual de Maringá/Nupélia

Agradecimentos

Três pessoas em especial foram muito importantes para realização deste trabalho: Prof. Dr. Erivelto Goulart, Prof. Dr. Edson Fontes de Oliveira e Carolina Berti Yamamura. Posso afirmar com absoluta certeza que sem elas eu ainda estaria sentado diante de minha escrivaninha buscando idéias e soluções para superar os desafios que me foram colocados. Ao professor Erivelto, muito obrigado pela amizade, pelos conselhos, ensinamentos e por mostrar o compromisso que um verdadeiro profissional deve firmar com a ética, verdade e responsabilidade. Ao Edson, pela amizade, ensinamentos e disposição por estar comigo discutindo as questões mais relevantes sobre ecologia, estatística, ciência e outras. A Carol, meu amor, minha paixão e companheira de todos os dias.

Do mesmo modo, não poderia deixar de agradecer aqueles que de uma forma ou de outra contribuíram para realização das etapas deste trabalho: a Capes, pelo auxílio financeiro; aos membros da banca, Prof. Dr. Horácio Ferreira Júlio Jr. e Prof. Dr. Alberto Carvalho Peret, pela disposição em colaborar para melhoria deste manuscrito; ao Weferson Júnio da Graça, pela identificação dos peixes; ao pessoal do laboratório de alimentação (Prof^a. Dr^a. Norma S. Hahn, Carlos Eduardo Corrêa, Gisele C. Novakowski e André Bozza), pelo auxílio nas análises de conteúdo estomacal; ao Prof. Dr. Ângelo A. Agostinho, por emprestar o equipamento de pesca elétrica; aos funcionários do Nupélia João D. Latini, Tato, Tião, Valdecir, Alfredo e Wladimir M. Domingues, pelo auxílio nas coletas; aos amigos Ciro e Judy, por também ajudarem nas coletas; ao pessoal do laboratório de macrófitas aquáticas, em especial ao Prof. Dr. Sidnei M. Thomaz e Maria do Carmo Roberto, por emprestarem os equipamentos para tomadas das variáveis limnológicas; à Rosimeire R. Antônio (Rosi) pelo empréstimo de alguns dos materiais utilizados nas coletas e pelo fornecimento de um espaço no laboratório de ictiologia; novamente ao Prof. Dr. Horácio F. Júlio Jr. e à Prof^a. Dr^a. Norma S. Hahn pelas excelentes sugestões no EGQ; ao Fábio H. Yamada pelo auxílio no Corel Draw; ao pessoal da secretaria do PEA (Aldenir C. Oliveira e Jocemara C. dos Santos); ao pessoal da biblioteca do Nupélia (Maria Salete R. Arita e João Fábio); à Alessandra P. Lonardoní e Pablo D. Kirchheim pelas excelentes discussões sobre ecomorfologia; aos professores do Programa de Pós-graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais; e minha família, por estar comigo todos os dias.

Por fim, tenho que agradecer a todos os amigos, que certamente fizeram desta jornada algo mais leve e agradável: Carol e família; amigos do jardim Canadá (Augustão, Geovana, Alfredo, Augustinho, Marcelo Nakashima, Lucas, Dani, Cirilo, Rafael Cecato, Tiago Tiuman, Marcel, Priscila, Rafael Rato, Mariana, Beal e Felipe); Professor Erivelto; Edson e família; Fábio (Urso) e Priscila; Tiago (Tica) e Du; Ciro e Eliza; Luciano e Alejandra; André Padiál e Talge; Carlinhos (e as inesquecíveis conversas sobre filosofia, rock and roll e futebol!); Renatão; Gisele; Miriam; Dóris; Tânia; Solana; Judy; Carol Lacerda; Breja; Rodrigo (Gaúcho); Weferson; Alexandre Paranaguá; Cíntia; Rodrigo Fernandes; Pitágoras; Fernando Pelicice; Éder; Almir; Luís (Elvis); Pepe; Leandro; Daniel (Beija); Josué; Igor; João Fábio; Rômulo; Pablo; Alessandra; André Bozza; André Nakamura; Lu; Denise; Josy; Dionísia; meninas do Complexo de Gol; galera que participou do Interbio Maringá; e todo o pessoal que conheci nesses anos de mestrado, muito obrigado!

Sumário

Resumo	01
Abstract	02
Introdução	03
Materiais e Métodos	05
Área de Estudo.....	05
Coleta dos Peixes.....	07
Análises em Laboratório.....	08
<i>Medidas morfométricas lineares, áreas e índices</i>	08
<i>Análise do conteúdo estomacal</i>	11
Análise dos Dados.....	12
<i>Formação das guildas tróficas</i>	12
<i>Estrutura ecomorfológica</i>	12
<i>Padrões de variação interespecífica</i>	14
<i>Predição dos grupos ecológicos</i>	14
Resultados	16
Ictiofauna.....	16
Estrutura Ecomorfológica.....	18
Diversificação Ecomorfológica.....	19
Predição dos Grupos Ecológicos.....	23
Discussão	25
Referências	31
Anexo I	37

Padrões ecomorfológicos de Siluriformes (Osteichthyes) do riacho Caracu, Porto Rico, PR, Brasil: relações da morfologia com a distribuição longitudinal e ecologia trófica das espécies

Ecomorphological patterns in Siluriformes (Osteichthyes) from Caracu stream, Porto Rico, PR, Brazil: the relationship of morphology with longitudinal distribution and trophic ecology

Resumo

Neste estudo investigou-se as relações da morfologia com a distribuição longitudinal e ecologia trófica das principais espécies de Siluriformes do riacho Caracu (22° 45' S/ 53° 15' W), afluente do rio Paraná. Para isto, entre dezembro/2005 e setembro/2006 foram realizadas três coletas com pesca elétrica, nas quais foram registradas seis espécies, pertencentes às famílias Loricariidae (*Hypostomus ancistroides* e *Hypostomus cf. strigaticeps*) e Heptapteridae (*Cetopsorhamdia iheringi*, *Imparfinis schubarti*, *Phenacorhamdia tenebrosa* e *Rhamdia quelen*). Os resultados dos testes de Mantel e Mantel Parcial revelaram que, a despeito da ausência de correlação entre morfologia e distribuição longitudinal, a ecologia trófica das espécies esteve significativamente correlacionada à forma do corpo, independentemente das relações filogenéticas. A análise de componentes principais evidenciou a tendência de segregação entre dois grupos ecomorfológicos. Em um extremo do gradiente morfológico estiveram Loricarídeos detritívoros, com corpos demasiadamente deprimidos dorso-ventralmente, pedúnculos caudais longos e nadadeiras desenvolvidas (com exceção da anal), enquanto no outro extremo estiveram Heptapterídeos insetívoros e omnívoros, com corpos mais altos e proporcionalmente mais comprimidos, nadadeiras anais com grandes áreas e bocas relativamente maiores. A análise discriminante canônica realizada com os índices ecomorfológicos classificou corretamente todos os indivíduos pertencentes às diferentes guildas tróficas, e revelou um caso clássico de divergência ecomorfológica entre omnívoros e insetívoros. Portanto, o presente estudo demonstrou que as espécies de Siluriformes do riacho Caracu apresentaram-se ecomorfolologicamente estruturada, sendo a morfologia uma boa ferramenta para prever a ecologia trófica das espécies.

Palavras-chave: Siluriformes, ecomorfologia, distribuição longitudinal, ecologia trófica

Ecomorphological patterns in Siluriformes (Osteichthyes) from Caracu stream, Porto Rico, PR, Brazil: the relationship of morphology with longitudinal distribution and trophic ecology

Abstract

In this study were evaluated the relationship between morphology and longitudinal distribution and trophic ecology of Siluriformes in Caracu stream (22° 45' S/ 53° 15' W), a tributary of Paraná River. Three sampling were realized with electrofishing between December/2005 and September/2006. Two species of Loricariidae (*Hypostomus ancistroides* and *Hypostomus cf. strigaticeps*) and four of Heptapteridae (*Cetopsorhamdia iheringi*, *Imparfinis schubarti*, *Phenacorhamdia tenebrosa* and *Rhamdia quelen*) were obtained. The Mantel test and partial Mantel test showed that despite of no relationship between morphology and longitudinal distribution, the trophic ecology showed significant relationship to the body form of species, independently of the phylogeny. Subsequently, the principal component analysis demonstrated the segregation of two ecomorphological groups. At one extreme there were the Loricariidae (detritivores) with depressed bodies, long peduncles and well developed fins (exception the anal fin), while at the other there were the Heptapteridae (omnivores and insectivores) with high compressed bodies, well developed anal fins and relatively bigger mouths. The canonical discriminant analysis using ecomorphological variables predicted successfully all trophic guild components and revealed an ecomorphological divergence between omnivores and insectivores. Therefore, the present study demonstrated that the Siluriformes of Caracu stream are structured ecomorphologically, with the morphology being a good quality tool to predict the trophic ecology of species.

Key-words: Siluriformes, ecomorphology, longitudinal distribution, trophic ecology

Introdução

A ecomorfologia, ou morfologia ecológica, é o ramo da ciência que analisa as relações existentes entre a forma do corpo e os fatores ambientais, investigando suas implicações ecológicas e evolutivas em níveis múltiplos, tais como indivíduos, populações, grandes grupos filogenéticos e assembléias (Motta *et al.*, 1995; Peres-Neto, 1999; Oliveira, 2005). Atualmente, estudos nesta linha baseiam-se no conceito que variações adaptativas no fenótipo das espécies podem promover diferenças no desempenho (*performance*) das mesmas, e assim gerar variações na utilização dos recursos disponíveis (Wainwright, 1994; Oliveira, 2003). Por conseguinte, alguns pesquisadores creditam à morfologia a capacidade de prever a utilização de recursos pelas espécies (Oliveira, 2005; Casatti & Castro, 2006; Pagotto, 2007).

Em peixes foram reportadas fortes ligações do fenótipo com a dieta (Gatz Jr., 1979a; Wikramanayake, 1990; Fugi & Hahn, 1991; Piet, 1998; Delariva & Agostinho, 2001; Xie *et al.*, 2001; Oliveira, 2005) e uso do hábitat (Gatz Jr., 1979a; Watson & Balon, 1984; Breda, 2005; Oliveira, 2005; Casatti & Castro, 2006). Todavia, a despeito destas evidências, pode-se dizer que não há modelos preditivos consolidados, que expliquem as relações ecomorfológicas nos diferentes ecossistemas aquáticos. Dentre as razões para este fato pode estar a história filogenética das espécies, que muitas vezes dificulta a detecção de relações adaptativas entre fenótipo e ambiente (Douglas & Matthews, 1992). Por isso, o desenvolvimento de novas análises, em diferentes tipos de hábitats, é necessário para testar a capacidade da morfologia em prever a utilização de recursos pelas espécies.

Rios e riachos comumente apresentam um conjunto de condições físicas, químicas e biológicas, que promovem uma série de respostas adaptativas em populações constituintes (Vannote *et al.*, 1980). Nestes ambientes, os organismos tendem, evolutivamente, adquirir uma série de caracteres comportamentais e ecológicos, que de modo geral, representam a interação entre genótipo, fenótipo e ambiente (Peres-Neto, 1999). Por esse motivo, acredita-se que as estruturas ecológicas (espacial e trófica) formadas pelas assembléias de peixes, não sejam originadas a partir de associações randômicas entre espécies, mas sim, de adaptações da forma do corpo a recursos ambientais específicos (Douglas, 1987).

Desta maneira, ao considerar tal perspectiva, em alguns riachos de regiões tropicais, devido a um conjunto de circunstâncias ambientais inerentes a cada trecho, a

distribuição longitudinal das espécies pode estar relacionada a uma seqüência de modelos fenotípicos diferentes (Garutti, 1988; Penczak *et al.*, 1994; Abes & Agostinho, 2001; Pavanelli & Caramaschi, 2003; Casatti, 2004). Neste sentido, padrões morfológicos distintos, oriundos de respostas adaptativas às condições ambientais de cada local, podem prevalecer entre os trechos superior, médio e inferior. Do mesmo modo, por existir certa tendência à especialização na utilização dos recursos alimentares (Ross, 1986), seria esperado que a estrutura das assembléias de peixes destes riachos fosse definida por um conjunto de guildas tróficas, detentoras de padrões morfológicos próprios e distintos entre si.

Em tributários da bacia do alto rio Paraná, os Siluriformes perfazem cerca de 40% da ictiofauna existente (Uieda, 1984; Agostinho *et al.*, 1997; Pavanelli & Caramaschi, 1997; Pagotto, 2006; Graça & Pavanelli, 2007), e, no entanto, poucos trabalhos têm testado as relações entre forma e utilização de recursos neste grupo (Delariva & Agostinho, 2001; Casatti *et al.*, 2005). Assim, no presente estudo investigou-se as relações da morfologia com a distribuição longitudinal e ocupação de guildas tróficas entre as principais espécies de Siluriformes do riacho Caracu (22° 45' S/ 53° 15' W), afluente do rio Paraná. Para isso foram analisadas: (1) a relação das variáveis morfológicas com os tipos de hábitats explorados no gradiente longitudinal (trechos superior, médio e inferior) e com as guildas tróficas ocupadas pelas espécies; (2) relações entre morfologia e ecologia, sem a influência das relações filogenéticas entre as espécies; (3) padrões de diversificação ecomorfológica interespecífica; (4) se os grupos ecológicos formados pelos tipos de hábitats e guildas tróficas podem ser preditos pela forma do corpo.

A hipótese pressuposta é de que a forma do corpo está intimamente relacionada ao tipo de recurso explorado, e por esta razão, espécies morfologicamente semelhantes tendem a explorar o mesmo trecho do riacho e ocupar a mesma guilda trófica, independentemente das relações filogenéticas. Neste sentido, caso sejam encontradas fortes ligações entre morfologia e utilização de recursos, assume-se que as espécies de Siluriformes do riacho Caracu apresentam-se ecomorfolologicamente estruturadas, possibilitando, desse modo, fazer predições ecológicas a partir de suas formas do corpo. As possíveis variações morfológicas encontradas corresponderiam a respostas adaptativas às pressões seletivas ambientais, podendo resultar em convergência morfológica de espécies filogeneticamente distantes ou divergência morfológica de espécies filogeneticamente próximas (Oliveira, 2005).

Materiais e Métodos

Área de Estudo

As coletas foram realizadas entre dezembro/2005 e setembro/2006 no riacho Caracu ($22^{\circ} 45' S / 53^{\circ} 15' W$), afluente da margem esquerda do rio Paraná, localizado no município de Porto Rico, na região noroeste do estado do Paraná (Fig. 1). Esta região, situada sobre o planalto de Apucarana, componente setentrional do terceiro planalto do estado do Paraná, é classificada, segundo Koeppen, como zona climática tropical-subtropical, com clima quente temperado sempre úmido (Cfa), alternando alguns anos de invernos secos. A temperatura média anual varia entre 20 e 21° C, sendo os meses de dezembro, janeiro e fevereiro os mais quentes, e junho e julho os mais frios. Níveis de precipitação alcançam maiores valores associados às temperaturas mais elevadas, com média anual entre 1100 e 1600 mm³ (Maack, 1981).

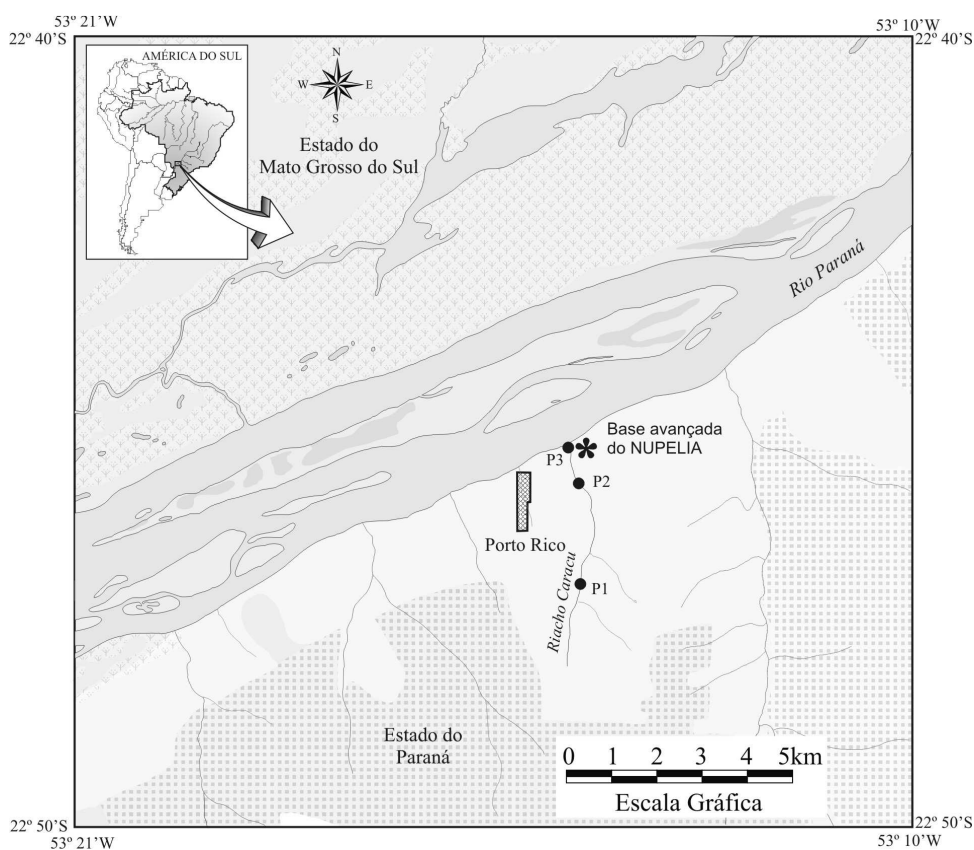


Fig. 1 – Mapa da área de estudo: riacho Caracu e respectivas estações de amostragem. Ponto 1 (P1), Ponto 2 (P2) e Ponto 3 (P3).

O riacho Caracu, cuja extensão abrange cerca de cinco quilômetros, pode ser considerado de 2º ordem, segundo a classificação de Jeffries & Mills (1990). Neste riacho foram escolhidas três estações de amostragens, que representam os trechos superior (Ponto 1), médio (Ponto 2) e inferior (Ponto 3) (Fig. 1). A seguir serão apresentadas descrições sucintas destes locais, sendo que na Tabela 1 estão expostos os valores das principais variáveis físicas e químicas para cada uma das três estações.

Ponto 1

Esta estação de amostragem, localizada na porção superior do riacho Caracu, talvez seja, dentre as três, a mais alterada pela ação antrópica. Nesta, as margens possuem escassa vegetação marginal, com predomínio de gramíneas e arbustos na margem direita, e um grande banco de areia ocupando toda extensão da margem esquerda. Além disso, pelo fato de estar inserida em meio a uma criação extensiva de bovinos, é caracterizada por um alargamento artificial, o qual funciona como bebedouro de água para o gado. Por esse motivo, diferentemente do padrão observado na maioria dos riachos brasileiros, a presente localidade pode ser considerada ambiente semi-lótico (Tabela 1). Vegetação alagada pode ser encontrada ao longo deste trecho, o qual possui fundo tipicamente areno-lodoso.

Tabela 1. Principais variáveis físicas e químicas estimadas em cada estação de amostragem do riacho Caracu. Os valores estão apresentados como média (\pm desvio padrão).

Variáveis	Ponto 1	Ponto 2	Ponto 3
Largura (m)	10,97 (\pm 1,97)	1,41 (\pm 0,51)	2,26 (\pm 0,42)
Profundidade (m)	0,33 (\pm 0,18)	0,25 (\pm 0,13)	0,25 (\pm 0,16)
Velocidade de corrente (m/s)	0,03 (\pm 0,006)	0,37 (\pm 0,14)	0,37 (\pm 0,18)
Temperatura da água (°C)	24,43 (\pm 3,23)	25,01 (\pm 2,18)	24,20 (\pm 1,1)
O₂ dissolvido (mg/L)	7,39 (\pm 0,66)	8,38 (\pm 1,73)	8,15 (\pm 0,17)
Condutividade (μS/cm)	51,93 (\pm 4,82)	50,53 (\pm 2,34)	47,45 (\pm 6,86)
pH	6,6 (\pm 0,21)	6,93 (\pm 0,1)	6,80 (\pm 0,32)

Ponto 2

Nesta estação de amostragem, de localização intermediária, as margens apresentam-se totalmente cobertas por gramíneas. Em tempos anteriores, a presente localidade era utilizada como pastagem para o gado, mas atualmente é destinada à regeneração natural. Por isso, neste local, as gramíneas atingem alturas superiores a dois metros, espalhando-se de forma homogênea por todo o entorno do riacho, e algumas vezes invadindo a água. Árvores de médio porte, como *Cecropia sp.* (imbaúba), estão presentes nas margens. Ao contrário do Ponto 1, é caracterizada como ambiente lótico (Tabela 1), alternando áreas de fundo essencialmente rochoso com pequenas zonas de remanso, de fundo tipicamente arenoso.

Ponto 3

Estação de amostragem localizada próximo à foz do riacho Caracu, caracterizada por possuir em suas margens baixa densidade de vegetação rasteira, mas abundância de árvores de médio porte, como *Cecropia sp.* (imbaúba) e *Inga sp.* (ingá). Rochas cobertas por lodo distribuem-se de forma descontínua ao longo de todo o trecho, que assim como o anterior (Ponto 2), é caracterizado como ambiente lótico (Tabela 1), alternando áreas de corredeiras com zonas de remanso.

Coleta dos Peixes

Foram realizadas três coletas, nos dias 09/12/2005, 29/03/2006 e 21/09/2006, utilizando-se de pesca elétrica, a qual segundo Penczak *et al.* (1998), apresenta-se, em relação à rede de espera e peneira, como um método mais eficiente para captura dos peixes, uma vez que é capaz de amostrar elevado número de espécies por coleta. Dessa forma, dois puçás eletrificados, um de pólo positivo e outro negativo, dispostos lado a lado, e ligados a um gerador de 2500 W operado a 500 V e 2 A, foram conduzidos longitudinalmente em direção contrária ao fluxo da água por cerca de 50 metros¹, de modo a gerar um campo elétrico que capturava os peixes conforme estes se deslocavam a jusante. Cada local de coleta foi bloqueado com redes de espera dispostas a montante e a jusante, sendo conduzidas três capturas sucessivas por estação de amostragem.

Os peixes coletados foram levados até a base avançada do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aqüicultura (Nupélia), localizada às margens do riacho

¹ No Ponto 1 em virtude de um bloqueio promovido por dois estandes de vegetação alagada, localizados a montante e a jusante, a pesca elétrica foi desenvolvida em 25 metros.

Caracu (Fig. 1), onde foram identificados de acordo com Graça (2004) e posteriormente confirmados em Graça & Pavanelli (2007), etiquetados e congelados. Exemplares testemunhos foram depositados na coleção ictiológica do Museu de Ictiologia da Universidade Estadual de Maringá.

Análises em Laboratório

Medidas morfométricas lineares, áreas e índices

Medidas morfométricas lineares e as áreas, relacionadas ao tronco, nadadeiras, cabeça, olhos e boca dos peixes foram selecionadas com base em informações presentes em Gatz Jr. (1979a), Norton (1995), Breda *et al.* (2005) e Oliveira (2005). No total foram escolhidos 23 caracteres morfológicos, relacionados à ocupação do hábitat, comportamento natatório e ecologia trófica das espécies (Quadro 1; Anexo 1).

Quadro 1. Medidas morfométricas lineares e áreas.

1 - Comprimento padrão (CP)	13 - Altura da cabeça (AICb)
2 - Altura máxima do corpo (AIMCp)	14 - Largura da cabeça (LCb)
3 - Altura da linha mediana do corpo (AILM)	15 - Altura dos olhos em relação à cabeça (AIO)
4 - Largura máxima do corpo (LMCp)	16 - Altura da boca (AIBo)
5 - Comprimento do pedúnculo caudal (CPd)	17 - Largura da boca (LBo)
6 - Altura do pedúnculo caudal (AIPd)	18 - Área da nadadeira dorsal (AD)
7 - Largura do pedúnculo caudal (LPd)	19 - Área da nadadeira caudal (AC)
8 - Altura da nadadeira caudal (AIC)	20 - Área da nadadeira anal (AA)
9 - Comprimento da nadadeira anal (CA)	21 - Área da nadadeira peitoral (APt)
10 - Comprimento da nadadeira peitoral (CPt)	22 - Área da nadadeira pélvica (APv)
11 - Comprimento da nadadeira pélvica (CPv)	23 - Área do olho (AO)
12 - Comprimento da cabeça (CCb)	

Todos estes caracteres foram tomados do lado esquerdo dos indivíduos, por uma única pessoa, sendo as medidas morfométricas lineares obtidas com o auxílio de um paquímetro digital, com aproximação de 0,01 mm (exceto aquelas maiores que 130,0 mm, tomadas com régua de metal). Áreas dos olhos e das nadadeiras foram obtidas a partir dos desenhos do contorno das estruturas, os quais, posteriormente, foram

escaneados e inseridos no *software* AutoCAD 2004 para o cálculo da área interna. Resíduos das regressões de cada variável morfométrica sobre o comprimento padrão foram analisados com o auxílio do *software* Statistica 7.0, para identificar e corrigir eventuais erros na tomada de medidas e tabulação dos dados.

Com o intuito de evitar variabilidade morfométrica induzida por substâncias de preservação (Peterson & VanderKooy, 1996), todas as medidas foram tomadas de espécimes recém descongelados, sendo que apenas indivíduos adultos foram utilizados (Vazzoler, 1996; Suzuki *et al.*, 2004). Espécies que continham um ou dois indivíduos foram excluídas das análises, visto que amostras tão reduzidas não permitem detecção do padrão de variação morfológica (Oliveira, 2005).

A partir das medidas morfométricas lineares e das áreas foram obtidos índices ecomorfológicos. Este procedimento permite que sejam avaliadas informações restritas às diferenças entre formas, uma vez que os índices, por representarem proporções, promovem independência das análises quanto ao tamanho dos indivíduos. Embora o tamanho do corpo seja reconhecidamente um fator importante nas relações ecológicas entre peixes (Douglas, 1997), muitas vezes, diferenças significativas nas dimensões corporais conduzem a uma tendência na variação dos dados, relacionada, exclusivamente, ao tamanho dos indivíduos. Assim, a utilização de índices anula as chances das análises serem dominadas por uma única variável (Winemiller, 1991).

A despeito da grande controvérsia acerca deste procedimento em estudos ecomorfológicos (Peres-Neto, 1999), diversos autores fizeram uso de índices em seus trabalhos (Gatz Jr., 1979a e b; Watson & Balon, 1984; Winemiller, 1991; Oliveira, 2005; Willis *et al.*, 2005; Casatti & Castro, 2006). Tais autores partiram do princípio que por expressarem a forma das estruturas morfológicas, os índices são capazes de revelar seus papéis ecológicos (Oliveira, 2005). Por isso, consciente das limitações desta abordagem, mas ao mesmo tempo, considerando-a uma importante alternativa na tentativa de expressar a ecologia das espécies a partir da forma do corpo, no presente estudo foram calculados 21 índices ecomorfológicos (Quadro 2).

Quadro 2. Índices ecomorfológicos.

-
- 1 **Índice de compressão (IC)** - $AIMCp/LMCp$: Altos valores indicam compressão lateral do corpo, o que é esperado para peixes que habitam ambientes lênticos (Watson & Balon, 1984).
 - 2 **Índice de depressão (ID)** - $AILM/AIMCp$: Baixos valores indicam espécies com corpos deprimidos, o que é esperado para peixes que exploram habitats com rápido fluxo de água (Watson & Balon, 1984; Oliveira, 2005).
 - 3 **Comprimento relativo do pedúnculo caudal (CRPd)** - CPd/CP : Grandes pedúnculos caudais estão associados a peixes adaptados a locais com rápido fluxo de água, em função da necessidade de arranques em curto deslocamento (Watson & Balon, 1984; Oliveira, 2005).
 - 4 **Altura relativa do pedúnculo caudal (AIRPd)** - $AlPd/AIMCp$: Baixos valores indicam alta capacidade de manobrabilidade (Oliveira, 2005).
 - 5 **Largura relativa do pedúnculo caudal (LRPd)** - $LPd/LMCp$: Altos valores indicam nadadores contínuos (Oliveira, 2005).
 - 6 **Área relativa da nadadeira dorsal (ARD)** - $AD/(CP)^2$: Espécies com áreas de nadadeiras dorsais relativamente grandes apresentam maior capacidade de estabilização e frenagens em acelerações (Breda *et al.*, 2005).
 - 7 **Área relativa da nadadeira caudal (ARC)** - $AC/(CP)^2$: Grandes áreas de nadadeiras caudais são importantes para aceleração (Breda *et al.*, 2005; Oliveira, 2005).
 - 8 **Razão-aspecto da nadadeira caudal (RAC)** - $(AIC)^2/AC$: Peixes que apresentam altos valores para este índice possuem nadadeiras caudais com tendência à bifurcação, sendo, geralmente, bons nadadores para natação contínua. Por outro lado, espécies com baixos valores para este índice apresentam nadadeiras com maiores áreas, e exibem excelente desempenho para aceleração (Breda *et al.*, 2005).
 - 9 **Área relativa da nadadeira anal (ARA)** - $AA/(CP)^2$: Áreas relativas maiores implicam em maior capacidade de manobrabilidade e estabilização do movimento (Breda, 2005).
 - 10 **Razão-aspecto da nadadeira anal (RAA)** - $(CA)^2/AA$: Razões-aspecto maiores implicam em maior capacidade de realizar movimentos progressivos e retrógrados com rapidez (Breda, 2005).
 - 11 **Área relativa da nadadeira peitoral (ARPt)** - $APt/(CP)^2$: Áreas maiores podem estar diretamente associadas a frenagens e acelerações (Gatz Jr., 1979a, Watson & Balon, 1984). Para peixes bentônicos que habitam trechos de corredeiras, alguns autores notaram que grandes nadadeiras peitorais podem aumentar a área de contato com a superfície onde o peixe se apóia, promovendo assim maior aderência ao substrato (Casatti & Castro, 1998; Kerfoot Jr. & Schaefer, 2006).
 - 12 **Razão-aspecto da nadadeira peitoral (RAPt)** - $(CPT)^2/Apt$: Alta razão-aspecto representa nadadeira peitoral longa e estreita. Os maiores valores para este índice estão associados à maior velocidade de natação (Breda *et al.*, 2005). Para peixes bentônicos que habitam trechos de corredeiras, nadadeiras peitorais mais longas podem favorecer a manutenção da posição em meio a forte correnteza (Casatti & Castro, 1998).
 - 13 **Área relativa da nadadeira pélvica (ARPv)** - $APv/(CP)^2$: Para peixes bentônicos que habitam trechos de corredeiras, alguns autores notaram que nadadeiras pélvicas maiores podem aumentar a área de contato com a superfície onde o peixe se apóia, promovendo assim maior aderência ao substrato (Casatti & Castro, 1998; Kerfoot Jr. & Schaefer, 2006).
 - 14 **Razão-aspecto da nadadeira pélvica (RAPv)** - $(CPv)^2/APv$: Altos valores representam nadadeiras longas, e estão associados a frenagens (Gatz Jr., 1979). Para peixes bentônicos que habitam trechos de corredeiras, nadadeiras pélvicas mais longas podem favorecer a manutenção da posição em meio a forte correnteza (Casatti & Castro, 1998).
-

Quadro 2. Continuação.

- 15 **Comprimento relativo da cabeça (CRCb)** - CCb/CP: Valores mais elevados são encontrados em peixes que se alimentam de presas relativamente maiores (Gatz, 1979a; Watson & Balon, 1984).
 - 16 **Altura relativa da cabeça (AIRCb)** - AICb/AlMCp: Valores mais elevados são encontrados em peixes que se alimentam de presas relativamente maiores (Oliveira, 2005)
 - 17 **Largura relativa da cabeça (LRCB)** - LCb/LMCp: Valores mais elevados são encontrados em peixes que se alimentam de presas relativamente maiores (Oliveira, 2005)
 - 18 **Altura relativa da boca (AIRBo)** - AlBo/AlMCp: Valores mais elevados são encontrados em peixes que se alimentam de presas relativamente maiores (Gatz Jr., 1979a, Watson & Balon, 1984). Menores valores estão associados à maior capacidade de sucção (Norton & Brainerd, 1993).
 - 19 **Largura relativa da boca (LRBo)** - LBo/LMCp: Valores mais elevados são encontrados em peixes que se alimentam de presas relativamente maiores (Gatz Jr., 1979a). Menores valores estão associados à maior capacidade de sucção (Norton & Brainerd, 1993).
 - 20 **Posição vertical do olho (PVO)** - AIO/AICb: Índice associado à posição de forrageamento na coluna d'água. Maiores valores representam espécies com olhos dorsais (Gatz Jr., 1979a, Watson & Balon, 1984).
 - 21 **Área relativa do olho (AO)** - AO/(CP)²: Índice associado diretamente à capacidade visual e a detecção do alimento na coluna d'água. Valores mais elevados indicam espécies com maior acuidade visual (Pankhurst, 1989).
-

Análise do conteúdo estomacal

Para caracterizar a ecologia trófica das principais espécies de Siluriformes, após a tomada dos caracteres morfológicos, os exemplares foram eviscerados para análise de seus conteúdos estomacais (exceto aqueles depositados no Museu de Ictiologia), sendo os estômagos fixados em formol 10% e conservados em álcool 70%. Peixes com estômagos não definidos tiveram o terço anterior de seus intestinos removido para análise.

Sob microscópio óptico estereoscópico, os conteúdos estomacais foram examinados, sendo os itens alimentares agrupados em seis categorias taxonômicas e/ou ecológicas relativamente amplas: *detrito/sedimento* (detritos orgânicos em decomposição, algas perifíticas e matéria inorgânica), *vegetais superiores terrestres* (Monocotiledoneas, Dicotiledoneas, frutos e restos vegetais), *insetos aquáticos* (larvas de Trichoptera, Chironomidae, Ephemeroptera e Coleoptera), *insetos terrestres* (adultos de Chironomidae, Ephemeroptera, Hymenoptera, Homoptera, Coleoptera e fragmentos), *outros invertebrados bentônicos* (Nematomorpha adulto) e *peixes*.

O procedimento adotado para análise da ecologia trófica foi o método volumétrico. Através deste estimou-se, em termos percentuais, o volume de cada item alimentar para cada espécie analisada. Para isso, optou-se por quantificar o volume de duas maneiras: (1) pelo deslocamento da coluna de água, utilizando provetas graduadas, quando os itens alimentares apresentaram volumes superiores a 0,1 ml, e (2) através de placas de Petry milimetradas, nas quais os volumes foram obtidos em mm³ e posteriormente transformados em ml, particularmente quando apresentaram valores inferiores a 0,1 ml (Hellawell & Abel, 1971).

Análise dos Dados

Formação das guildas tróficas

Com o objetivo de agrupar as espécies a partir da similaridade trófica foi desenvolvida uma análise de agrupamento (*cluster*), através do método *joining tree clustering*, realizado por meio de ligações simples, utilizando para isto os resultados das análises volumétricas feitas em conteúdos estomacais. No presente estudo, a análise de agrupamento foi baseada na distância Euclidiana entre as espécies, dada pela seguinte expressão matemática (Gotelli & Ellison, 2004):

$$\text{Distância Euclidiana (D}_{jk}) = \left[\sum_{i=1}^n (x_{ij} - x_{ik})^2 \right]^{1/2}$$

na qual: n = número de itens alimentares analisados, x_{ij} e x_{ik} = valores do percentual volumétrico do item i para as espécies j e k , respectivamente. As espécies com dietas similares apresentaram as menores distâncias euclidianas (menor valor de D) e mostraram ligações mais curtas no dendrograma gerado. Este método foi desenvolvido no *software* Statística 7.0. Para designação das guildas tróficas seguiu-se o recomendado por Hanh *et al.* (2004).

Estrutura ecomorfológica

Para averiguar se as espécies que utilizaram o mesmo recurso foram as mais similares morfologicamente, foi realizado o teste de Mantel, correlacionando a matriz de distância morfológica (distância entre os índices ecomorfológicos), com as matrizes modelos para as estruturas espacial, trófica e filogenética. A hipótese nula é de que os

padrões morfológicos dos Siluriformes do riacho Caracu são independentes da utilização de recursos e filogenia das espécies.

As distâncias morfológicas foram calculadas com base na média das distâncias Euclidianas entre os índices ecomorfológicos para cada par de espécies, de acordo com a expressão matemática supracitada (Gotelli & Ellison, 2004), na qual n = número de índices ecomorfológicos, x_{ij} e x_{ik} = valores do índice ecomorfológico i para as espécies j e k , respectivamente. Para o cálculo destas distâncias seguiu-se procedimento adotado por Oliveira (2005), no qual optou-se pela não padronização dos índices, de modo a preservar suas amplitudes de variação, informação esta importante do ponto de vista ecológico, uma vez que as variâncias dos índices podem indicar a amplitude dos nichos espacial e trófico explorados pelas espécies.

As matrizes modelos foram obtidas atribuindo valor 1 (um) para o par de espécies que pertencesse à mesma guilda trófica ou que tivesse sido coletado no mesmo trecho do riacho, e valor 0 (zero) para o par que não satisfizesse estas condições. Na construção da matriz modelo de distância taxonômica, foi utilizado o método proposto por Pouilly *et al.* (2003), que consiste na contagem padronizada do número de nós que separa cada espécie ao longo da árvore taxonômica. Valor 1 (um) foi atribuído às espécies que pertenciam ao mesmo Gênero, valor 2 (dois) a Gêneros diferentes, mas inseridas na mesma Família, e valor 3 (três) para aquelas que não pertenciam à mesma Família.

As relações da morfologia com as estruturas espacial e trófica podem ser um artefato derivado da distância filogenética entre as espécies (Winemiller, 1991; Douglas & Matthews, 1992). Para avaliar o efeito da filogenia foi realizado o teste de Mantel Parcial, o qual foi utilizado para testar a correlação parcial entre duas matrizes controlando o efeito de uma terceira. Para realizar este teste, inicialmente foram feitas regressões das distâncias morfológicas e das matrizes modelos de tipos de habitats (trechos do riacho) e guildas tróficas com a distância taxonômica. A seguir foi feito o teste de Mantel comparando a matriz dos resíduos da regressão da morfologia sobre a filogenia com as matrizes dos resíduos das regressões dos habitats e das guildas tróficas, também tendo a filogenia como variável independente. Desta forma, as matrizes de morfologia foram comparadas com as matrizes de habitat e guildas, sem o efeito das relações filogenéticas entre as espécies. Os testes de Mantel e Mantel Parcial foram realizados no programa NTSYS-pc (Rohlf, 1988) e a significância estatística foi estimada usando 20.000 permutações das matrizes modelos.

Padrões de variação interespecífica

Segundo Peres-Neto (1999), devido à multidimensionalidade de qualquer organismo, estudos que utilizam variáveis morfométricas para identificar padrões devem ser realizados com o auxílio de técnicas multivariadas, as quais reduzem o espaço multivariado (várias medidas morfométricas) a poucas dimensões que expliquem a maior variância dos dados originais. Por isso, com a finalidade de avaliar possíveis tendências nas variações interespecíficas no espaço morfológico multivariado, e deste modo identificar padrões de diversificação relacionados à distribuição longitudinal e ecologia trófica das espécies de Siluriformes do riacho Caracu, foi aplicada uma Análise de Componentes Principais (ACP) sobre a matriz de correlação formada pelos 21 índices ecomorfológicos, utilizando o *software* PC-ORD 4.1 (McCune & Mefford, 1999). A seleção dos eixos para interpretação foi realizada segundo o modelo de *Broken-stick* (Jackson, 1993).

No espaço multivariado gerado pelos índices ecomorfológicos, os escores foram diferenciados de acordo com o trecho do riacho onde cada indivíduo foi coletado, e com a guilda trófica em que cada um foi inserido. Neste contexto, para testar se houve diferenças significativas na posição do espaço ecomorfológico ocupado por estes grupos ecológicos, foi realizada uma Análise de Variância gerada através de modelos nulos sobre os escores destes grupos (one-way ANOVA; EcoSim-Null models, versão 7.0; Gotelli & Entsminger, 2001). Diferenças significativas na distribuição dos dados implicaram em $\alpha < 0,05$ após 20.000 permutações.

Predição dos grupos ecológicos

Para determinar as variáveis mais importantes na segregação de grupos formados *a priori*, Gotelli & Ellison (2004) recomendam a utilização de Análises Discriminantes Canônicas (ADC). No presente estudo esta análise foi utilizada para identificar quais índices ecomorfológicos maximizaram as diferenças entre os grupos ecológicos formados pelos tipos de habitats e guildas tróficas, através do método *stepwise-forward*, com o critério de corte de $p < 0,05$ (Johnson, 1998). Neste procedimento, variáveis com níveis de significância superiores ao estipulado foram excluídas do modelo.

A partir dos resultados deste teste foi possível prever os padrões morfológicos que configuraram dentro dos diferentes grupos ecológicos. Além disso, o modelo da

ADC reclassifica os grupos, baseado nas distâncias mínimas entre as observações dentro dos grupos, sendo a porcentagem de reclassificação correta, um indicativo do sucesso de predição dos grupos ecológicos (Gotelli & Ellison, 2004). Esta análise foi realizada no *software* Statistica 7.0.

Resultados

Ictiofauna

No total foram analisadas seis espécies (102 indivíduos) de Siluriformes, distribuídas em duas famílias e cinco gêneros, conforme apresentado na Tabela 2. O enquadramento taxonômico e a seqüência de apresentação das espécies seguiram Reis *et al.* (2003).

Tabela 2. Classificação sistemática das espécies da ordem Siluriformes do riacho Caracu. A letra **N** representa o número de indivíduos analisados por espécies, **CP** o comprimento padrão médio (dado em milímetros) e **dp** o desvio padrão deste comprimento.

Espécies	N	CP ± dp
SILURIFORMES		
LORICARIIDAE		
HYPOSTOMINAE		
<i>Hypostomus ancistroides</i> (Iheringi, 1911)	51	73,25 ± 9,85
<i>Hypostomus cf. strigaticeps</i> (Regan, 1908)	4	79,16 ± 15,01
HEPTAPTERIDAE		
<i>Cetopsorhamdia iheringi</i> Schubart & Gomes, 1959	4	44,38 ± 4,69
<i>Imparfinis schubarti</i> (Gomes, 1956)	21	51,65 ± 5,21
<i>Phenacorhamdia tenebrosa</i> (Schubart, 1964)	8	41,47 ± 6,30
<i>Rhamdia quelen</i> (Quoy & Gaimard, 1824)	14	118,10 ± 23,76

Todas as espécies de Loricariidae ocorreram nos Pontos 2 e 3. Entre os representantes de Heptapteridae, com exceção de *C. iheringi*, as demais espécies também ocorreram em ambos os trechos (Tabela 3). No Ponto 1 não foram registradas espécies de Siluriformes.

Tabela 3. Ocorrência, em número de indivíduos, das espécies de Siluriformes ao longo das estações de amostragem do riacho Caracu.

Espécies	Ponto 1	Ponto 2	Ponto 3
<i>H. ancistroides</i>	0	37	14
<i>H. strigaticeps</i>	0	2	2
<i>C. iheringi</i>	0	4	0
<i>I. schubarti</i>	0	11	10
<i>P. tenebrosa</i>	0	7	1
<i>R. quelen</i>	0	13	1
Total	0	74	28

Os resultados das análises feitas em conteúdos estomacais estão na Tabela 4. Com base nestes, foi desenvolvida uma análise de agrupamento, a qual evidenciou a presença de três guildas tróficas entre o conjunto de espécies estudado (Fig. 2).

Tabela 4. Percentual do volume de cada item alimentar, em relação ao volume total dos conteúdos estomacais de cada espécie (Ha = *H. ancistroides*; Hs = *H. strigaticeps*; Ci = *C. iheringi*; Is = *I. schubarti*; Pt = *P. tenebrosa*; Rq = *R. quelen*)

Categoria trófica	Ha	Hs	Ci	Is	Pt	Rq
<i>Sedimento/Detrito</i>	100	100	1,16	1,04	5,88	0,02
<i>Vegetais superiores</i>						
Monocotiledonea						46,00
Dicotiledonea			11,63	0,83		23,21
Fruto						3,47
Restos vegetais				9,80	2,94	
<i>Insetos aquáticos</i>						
Larva de Trichoptera			30,23	3,54	2,94	
Larva de Diptera			2,33	7,5	14,71	
Pupa de Diptera				4,37		
Larva de Ephemeroptera				0,21	2,94	
Larva de Coleoptera			9,3	2,08	35,30	
<i>Insetos terrestres</i>						
Diptera adulto						0,05
Ephemeroptera adulto				2,92		
Hymenoptera adulto			16,28	5,00	2,94	1,78
Homoptera adulto						10,4
Fragmentos			29,07	62,29	32,35	4,35
<i>Outros invertebrados bentônicos</i>						
Nematomorpha adulto						3,44
<i>Peixes</i>						
Restos de peixes				0,42		7,28

As dietas de *H. ancistroides* e *H. strigaticeps* foram dominadas por detritos orgânicos (algas perifíticas e material em decomposição) e sedimentos inorgânicos. Desse modo foram classificados como detritívoros. No grupo dos insetívoros estiveram *C. iheringi*, *I. schubarti* e *P. tenebrosa*. Todas estas espécies tiveram insetos, de origem alóctone (insetos terrestres) e autóctone (insetos aquáticos), como principal item alimentar. Já *R. quelen*, cuja alimentação foi caracterizada por uma grande amplitude de grupos alimentares, com certa tendência ao consumo de vegetais superiores, foi classificada como omnívora (Fig. 2).

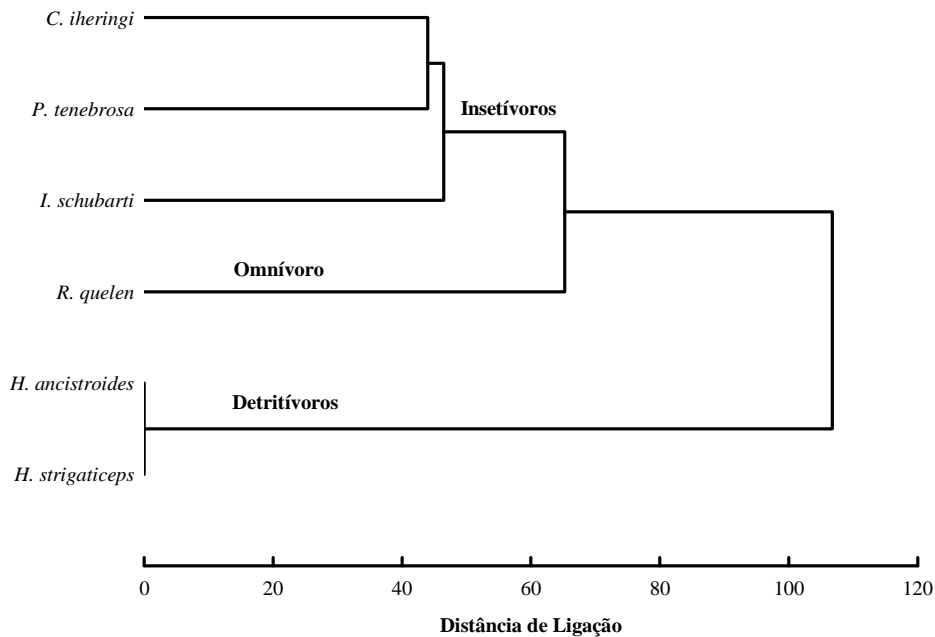


Fig. 2. Dendrograma gerado através dos valores percentuais do volume dos itens alimentares expostos na Tabela 4. Espécies com menores distâncias de ligação apresentam dietas similares.

Estrutura Ecomorfológica

Para averiguar se as espécies encontradas nos mesmos trechos do riacho ou inseridas na mesma guilda trófica foram as mais similares morfologicamente, foi realizado o teste de Mantel, correlacionando a matriz de distância morfológica (distância entre os índices ecomorfológicos), com as matrizes modelo de tipos de habitats e guildas tróficas. Os resultados deste teste revelaram correlação relativamente fraca entre morfologia e habitat ($Z=-0,21$; $p>0,05$; Tabela 5), indicando que, neste caso, a morfologia não representou ser uma boa ferramenta para predizer a distribuição longitudinal das espécies de Siluriformes do riacho Caracu.

Por outro lado, a correlação entre morfologia e dieta apresentou-se altamente significativa ($Z = -0,80$; $p=0,02$; Tabela 5). Entretanto, ao correlacionar as matrizes de distância morfológica e distância filogenética, observou-se que, mesmo com a probabilidade de correlação entre ambas sendo pouco significativa ($p=0,07$), em relação ao nível de significância geralmente utilizado em estudos ecológicos ($p<0,05$), não se pode descartar a possibilidade da filogenia afetar estas correlações ecomorfológicas (Tabela 5).

Tabela 5. Resultado do teste de Mantel comparando a matriz de distância morfológica (distância entre os índices ecomorfológicos) com as matrizes modelo de tipos de habitats, guildas tróficas e distância taxonômica. Na parte inferior está exposto o resultado do teste de Mantel parcial correlacionando a matriz dos resíduos da distância morfológica (variável dependente) pela distância taxonômica (variável independente) com a matriz dos resíduos das guildas tróficas (variável dependente) pela distância taxonômica (variável independente).

Teste de Mantel	Z observado	p (Z_{aleatório} < Z_{observado})	p (Z_{aleatório} > Z_{observado})
morfologia x tipo de habitat	-0,21	0,17	0,83
morfologia x guildas tróficas	- 0,80	0,02	0,98
morfologia x filogenia	0,73	0,93	0,07
Teste de Mantel Parcial			
resíduos (morfologia x filogenia) x resíduos (guildas tróficas x filogenia)	- 0,60	0,03	0,97

Assim, foi realizado o teste de Mantel parcial, com o intuito de controlar o efeito de fatores históricos nas relações ecomorfológicas. Este teste revelou que independentemente das relações filogenéticas, a forma do corpo dos peixes ainda esteve relacionada à estrutura trófica local ($Z=-0,60$; $p=0,03$; Tabela 5), indicando que, neste caso, a morfologia representou uma boa ferramenta para predizer a ecologia trófica das espécies de Siluriformes do riacho Caracu.

Diversificação Ecomorfológica

A ACP realizada com os índices ecomorfológicos revelou, de acordo com o modelo de *broken-stick*, somente o primeiro eixo como significativo para explicar a ordenação dos dados, sendo responsável por reter 49,6% da variabilidade total. Dentre os atributos analisados, índice de compressão (IC), índice de depressão (ID), altura relativa da boca (AIRBo), largura relativa da boca (LRBo) e área relativa da anal (ARA) foram os que estiveram mais correlacionados positivamente com CP 1, enquanto que comprimento relativo do pedúnculo (CRPd), áreas das nadadeiras dorsal, caudal, peitoral e pélvica (ARD, ARC, ARPt e ARPv) e razão aspecto da nadadeira peitoral (RAPt) estiveram negativamente correlacionados com este eixo (Tabela 6).

Tabela 6. Autovetores dos índices ecomorfológicos no primeiro eixo (CP 1) da Análise de Componentes Principais. Na parte inferior estão descritos os valores correspondentes ao autovalor obtido para CP 1, ao autovalor predito pelo modelo de *broken-stick* e a variabilidade explicada pelo eixo, em termos percentuais. Os autovetores com valores mais elevados, em módulo, foram escolhidos para interpretar a ordenação das espécies no espaço morfológico multivariado, e estão destacados em negrito.

Índices ecomorfológicos	CP 1
Índice de compressão (IC)	0,235
Índice de depressão (ID)	0,271
Comprimento relativo do pedúnculo (CRPd)	-0,293
Altura relativa do pedúnculo (AIRPd)	0,155
Largura relativa do pedúnculo (LRPd)	0,113
Comprimento relativo da cabeça (CRCb)	-0,101
Altura relativa da cabeça (AIRCb)	-0,174
Largura relativa da cabeça (LRCb)	0,146
Altura relativa da boca (AIRBo)	0,266
Largura relativa da boca (LRBo)	0,288
Posição vertical do olho (PVO)	0,065
Área relativa do olho (ARO)	-0,217
Área relativa da dorsal (ARD)	-0,278
Área relativa da caudal (ARC)	-0,257
Razão aspecto da caudal (RAC)	0,176
Área relativa da anal (ARA)	0,245
Razão aspecto da anal (RAA)	-0,084
Área relativa da peitoral (ARPt)	-0,259
Razão aspecto da peitoral (RAPt)	-0,252
Área relativa da pélvica (ARPv)	-0,253
Razão aspecto da pélvica (RAPv)	-0,210
Autovalor	10,424
Autovalor predito: <i>broken-stick</i>	3,645
Variabilidade explicada (%)	49,637

As Figuras 3, 4 e 5 apresentam a distribuição das espécies no espaço morfológico multivariado gerado pela ACP, sendo que nas duas últimas, os escores estão diferenciados, respectivamente, de acordo com o local de captura e guildas tróficas dos indivíduos. Segundo esta ordenação, a tendência de variação dos dados demonstrou nítida segregação ecomorfológica entre indivíduos de Loricariidae e Heptapteridae. Assim, Loricariidae, com escores negativos, apresentou indivíduos com corpos demasiadamente deprimidos dorso-ventralmente (baixos valores para o índice de depressão), pedúnculos caudais longos e nadadeiras desenvolvidas (com exceção da anal). A segunda família, Heptapteridae, com escores positivos, apresentou indivíduos com corpos mais altos e proporcionalmente mais comprimidos, nadadeiras anais com grandes áreas e bocas relativamente maiores (Fig. 3).

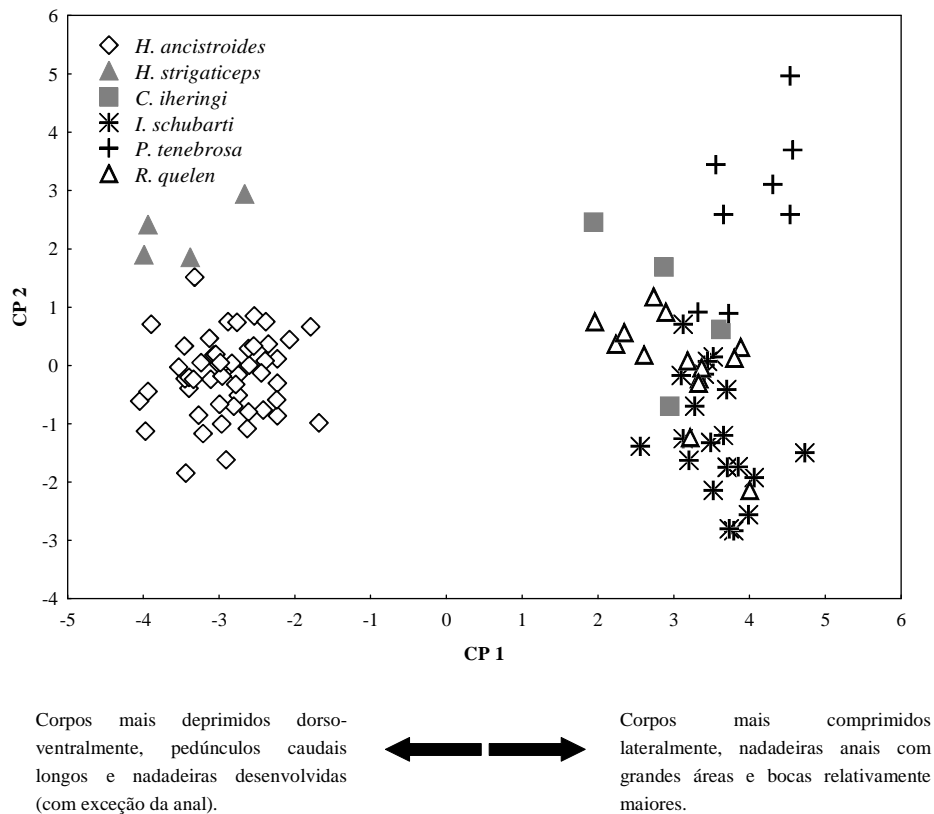


Fig. 3. Análise de Componentes Principais mostrando a ocupação do espaço morfológico multivariado pelas espécies de Siluriformes do riacho Caracu. Os escores estão diferenciados de acordo com a espécie. As setas indicam os índices mais correlacionados, negativamente e positivamente, com o eixo 1 (CP 1).

Na Fig. 4 foi possível notar ausência de padrões morfológicos distintos ao longo do gradiente longitudinal do riacho Caracu. Nos Pontos 2 e 3, representantes de Loricariidae e Heptapteridae co-ocorreram, fazendo com que não só um único tipo morfológico predominasse em cada trecho. Esta sobreposição dos escores relacionados ao hábitat indicou menor poder de predição da morfologia quanto aos ambientes ocupados pelas espécies, corroborando assim os resultados obtidos pelo Teste de Mantel. Já na Fig. 5, o padrão de diferenciação ecomorfológica encontrado entre detritívoros e as demais guildas foi responsável por explicar a correlação significativa entre morfologia e ecologia trófica.

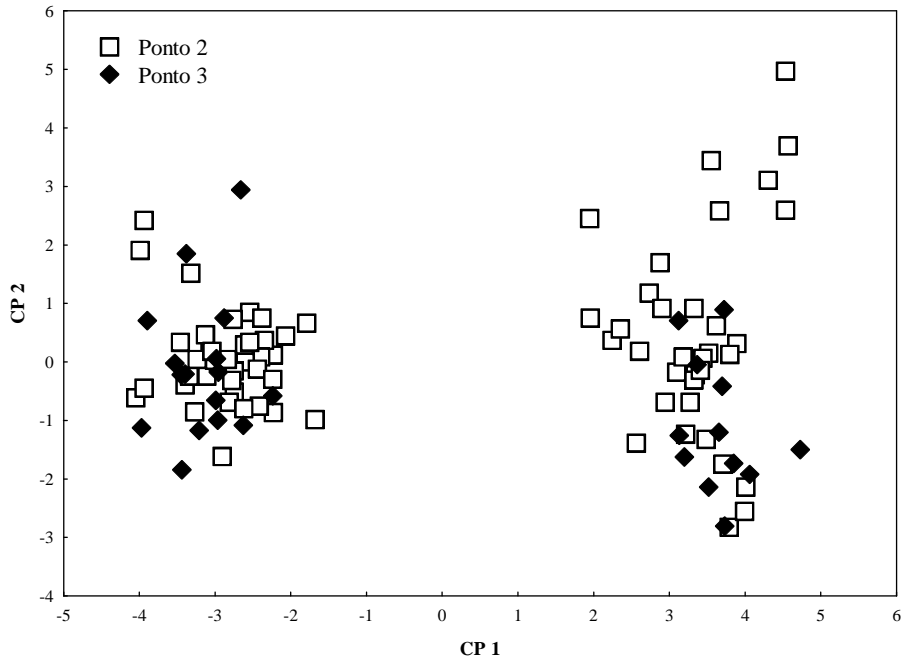


Fig. 4. Análise de Componentes Principais mostrando a ocupação do espaço morfológico multivariado pelas espécies de Siluriformes. Os escores estão diferenciados de acordo com o local de captura de cada indivíduo.

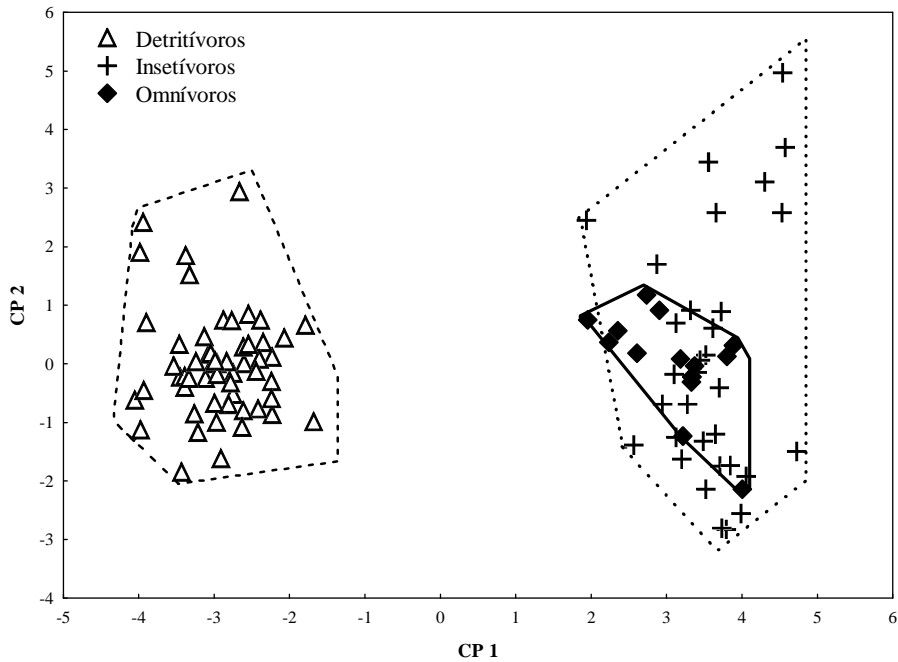


Fig. 5. Análise de Componentes Principais mostrando a ocupação do espaço morfológico multivariado pelas espécies de Siluriformes. Os escores estão diferenciados de acordo com a guilda trófica em que cada indivíduo está inserido.

Portanto, segundo a ANOVA gerada através de modelos nulos e desenvolvida com os escores da ACP, a ocupação do espaço morfológico multivariado não diferiu, de forma significativa, entre os Pontos 2 e 3 (Índice observado = 0,21; Média dos índices simulados = 1,02 ($\pm 1,49$); $p(I_{\text{obs}} < I_{\text{esp}}) = 0,35$; $p(I_{\text{obs}} > I_{\text{esp}}) = 0,65$), indicando que, neste caso, não houve evidências estatísticas comprovando a existência de padrões morfológicos distintos entre estes dois locais. Por outro lado, este mesmo teste estatístico revelou existir diferenças significativas na posição ocupada pelas guildas tróficas no espaço morfológico multivariado (Índice observado = 1551,97; Média dos índices simulados = 1,03 ($\pm 1,11$); $p(I_{\text{obs}} < I_{\text{esp}}) = 0,00$; $p(I_{\text{obs}} > I_{\text{esp}}) = 1,00$). Diante disso, pode-se dizer que há evidências estatísticas que ratificam a existência de padrões morfológicos distintos entre as guildas mais dissimilares.

Predição dos Grupos Ecológicos

Como a relação entre morfologia e distribuição longitudinal foi relativamente fraca, ou seja, as espécies não se mostraram morfológicamente segregadas pelo hábitat, foi desenvolvida uma Análise Discriminante Canônica (ADC) somente para as guildas tróficas. Desse modo, a ADC evidenciou os índices ecomorfológicos que mais contribuíram para segregação destas guildas. No presente estudo, através do método *stepwise-forward*, com o critério de corte de $p < 0,05$ (Johnson, 1998), dos 21 índices ecomorfológicos avaliados, 16 foram selecionados para o modelo. Neste sentido, o primeiro eixo, responsável por explicar 94,7 % da variância total (Tabela 7), demonstrou nítida segregação do grupo dos detritívoros em relação aos demais (Fig. 6). Assim como na ACP, os detritívoros apresentaram escores negativos quanto ao primeiro eixo, revelando corpos mais deprimidos dorso-ventralmente, pedúnculos caudais mais longos e nadadeiras caudais e peitorais relativamente maiores do que insetívoros e omnívoros. Estes últimos foram caracterizados por possuírem grau de compressão lateral mais acentuado e nadadeiras anais e bocas relativamente maiores.

O eixo 2, cuja variabilidade explicada foi de apenas 5,3%, evidenciou a segregação de insetívoros e omnívoros. Os insetívoros, com escores positivos, apresentaram cabeças mais largas, nadadeiras caudais com tendência a bifurcação e nadadeiras anais maiores, enquanto os omnívoros mostraram-se mais comprimidos lateralmente (Tabela 7 e Fig. 6). A matriz de classificação predita pelo modelo da ADC indicou que todas as espécies de Siluriformes do riacho Caracu foram corretamente classificadas em suas respectivas guildas tróficas.

Tabela 7. Valores de correlação dos índices ecomorfológicos com os dois eixos gerados pela Análise Discriminante Canônica. Na parte inferior estão descritos os valores correspondentes aos autovalores obtidos para os eixos e a variabilidade explicada para cada um, em termos percentuais. Os índices mais correlacionados com cada eixo foram selecionados para interpretação, e estão destacados em negrito.

Índices ecomorfológicos	Eixo 1	Eixo 2
Índice de compressão (IC)	0,624	-1,578
Índice de depressão (ID)	0,388	-0,212
Comprimento relativo do pedúnculo (CRPd)	-0,547	-0,128
Altura relativa do pedúnculo (AIRPd)	0,414	-0,602
Comprimento relativo da cabeça (CRCb)	0,001	-0,281
Altura relativa da cabeça (AIRCb)	0,053	-0,379
Largura relativa da cabeça (LRCb)	-0,224	0,757
Altura relativa da boca (AIRBo)	0,515	0,171
Largura relativa da boca (LRBo)	0,229	-0,204
Área relativa do olho (ARO)	-0,078	-0,281
Área relativa da dorsal (ARD)	-0,247	-0,126
Área relativa da caudal (ARC)	-0,366	-0,031
Razão aspecto da caudal (RAC)	0,314	0,610
Área relativa da anal (ARA)	0,678	0,869
Área relativa da peitoral (ARPt)	-0,275	0,302
Razão aspecto da peitoral (RAPt)	-0,238	0,203
Autovalor	64,324	3,586
Variabilidade explicada	0,947	0,053
Variabilidade acumulada	0,947	1,00

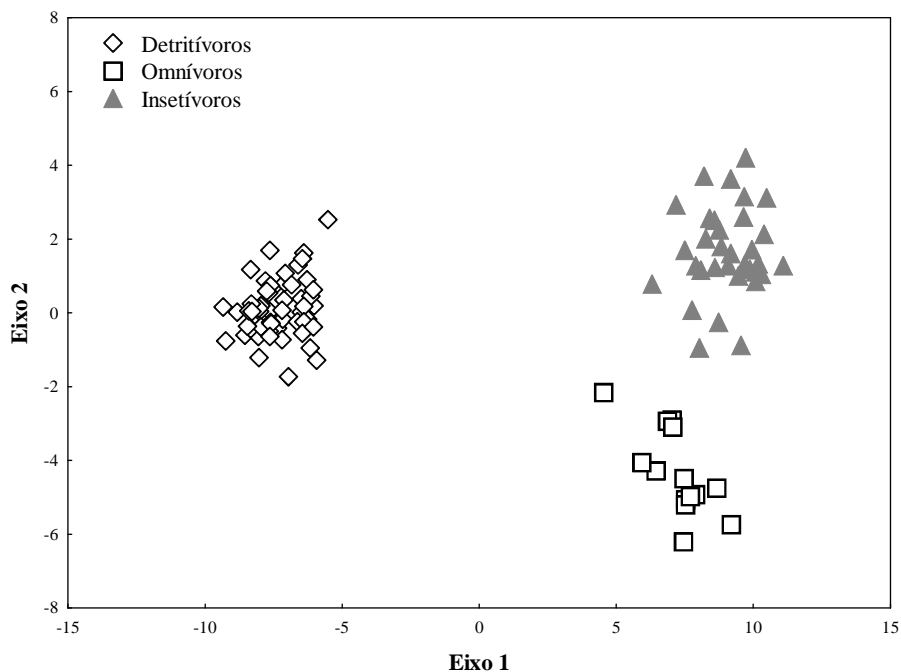


Fig. 6. Diagrama gerado pela Análise Discriminante Canônica mostrando a segregação entre as guildas tróficas.

Discussão

Na América do Sul, os Siluriformes representam um dos grupos taxonômicos dominantes. Juntamente com os Characiformes perfazem mais de 80% das espécies de peixe de água doce, sendo que seus representantes exibem imensa diversidade de formas, e exploram os mais diversos tipos de habitats (Lowe-McConnell, 1999). No riacho Caracu, os Siluriformes compreenderam duas Famílias, Loricariidae e Heptapteridae, as quais não demonstraram segregação espacial, e ocorreram tanto no Ponto 2 quanto no Ponto 3. Resultados semelhantes foram obtidos por Penczak *et al.* (1994) e Pavanelli & Caramaschi (1997; 2003) em estudos sobre a ictiofauna deste mesmo riacho.

No Ponto 1, em virtude das marcantes alterações antrópicas, não foram registradas espécies de Siluriformes. Neste trecho, a derrubada da mata nativa e a subsequente exploração do solo como pastagem para gado, tem acelerado o processo de assoreamento sobre o leito do riacho (Penczak *et al.*, 1994). Por conseqüência, estas acentuadas alterações físicas e limnológicas podem estar contribuindo para redução na biodiversidade local, e de certa forma, promovendo o desaparecimento de espécies desta ordem. Devido à necessidade de requerimentos ecológicos específicos para reprodução e alimentação, representantes da ordem Siluriformes demonstram grande sensibilidade para a degradação ambiental, sendo que em alguns casos, tais organismos podem ser utilizados como indicadores de integridade biótica (Hughes & Oberdorff, 1999; Casatti, 2004; Casatti *et al.*, 2005).

Em relação à estrutura trófica, três guildas se destacaram entre o conjunto de espécies analisado: detritívoros, insetívoros e omnívoros. Estudos ecológicos desenvolvidos em tributários da bacia do alto rio Paraná registram resultados semelhantes para a ordem Siluriformes (Castro & Casatti, 1997; Casatti & Castro, 1998; Casatti *et al.*, 2001; Casatti, 2003; Luz-Agostinho *et al.*, 2006).

Para averiguar se a morfologia esteve relacionada à distribuição longitudinal e a ecologia trófica das espécies foi utilizado o teste de Mantel. Em estudos ecomorfológicos, técnicas estatísticas de correlação são aplicadas quando se quer estabelecer ligações entre o fenótipo e os aspectos ecológicos das espécies, com o objetivo de validar a morfologia como preditor da ecologia (Peres-Neto, 1999). No presente estudo, a despeito da ausência de correlação entre morfologia e distribuição longitudinal, os resultados do teste de Mantel revelaram que a forma do corpo esteve

intimamente ligada à dieta, ou seja, espécies morfologicamente semelhantes tenderam a ocupar a mesma guilda trófica.

Entretanto, alguns autores argumentaram que dentro de determinados assembléias, as relações entre morfologia e ecologia podem ser simplesmente um artefato gerado pelas relações filogenéticas (Strauss, 1987; Douglas & Matthews, 1992). Nestas assembléias, é provável que a estrutura ecológica não seja determinada por adaptações de formas aos recursos disponíveis, mas ao contrário, ela pode estar intimamente ligada a outros fatores organizadores relacionados exclusivamente a filogenia das espécies, tais como fatores comportamentais e fisiológicos (Douglas & Matthews, 1992; Breda, 2005). Por isso, estudos ecomorfológicos são somente válidos quando desenvolvidos em conjunto com métodos que comprovem se as relações entre morfologia e ecologia foram originadas a partir de respostas adaptativas a pressões seletivas ambientais. Na ausência de informações históricas que demonstrem o grau de parentesco entre as espécies que se utilizam do mesmo recurso, e comprovem se determinada estrutura morfológica é originada a partir de uma novidade evolutiva, interpretações ecomorfológicas podem ser falhas (Losos & Miles, 1994).

Assim, com o auxílio do teste de Mantel Parcial, o qual permite o controle do efeito de fatores históricos nas relações ecomorfológicas, o presente estudo revelou que independentemente das relações filogenéticas, a forma do corpo dos peixes ainda esteve relacionada à estrutura trófica local. Este fato sugere que os efeitos da filogenia, mesmo que aparentemente significativos, não limitaram a identificação de relações adaptativas entre morfologia e ecologia. Portanto, pode-se dizer que os Siluriformes do riacho Caracu apresentaram-se ecomorfolologicamente estruturados, sendo possível utilizar a morfologia para prever a utilização de recursos.

A partir dos resultados da ACP foi possível evidenciar os padrões ecomorfológicos que se configuraram entre as espécies estudadas. De um lado do gradiente morfológico, com escores negativos, estiveram os representantes de Loricariidae (*H. ancistroides* e *H. strigaticeps*), popularmente conhecidos como cascudos. No presente estudo, estes organismos caracterizaram-se por apresentar corpos deprimidos dorso-ventralmente, pedúnculos caudais mais longos, nadadeiras desenvolvidas (com exceção da anal) e bocas relativamente pequenas.

Para estes, os longos pedúnculos caudais e as grandes nadadeiras medianas (com exceção da anal) são estruturas morfológicas fundamentais para o sucesso na exploração de ambientes lóticos, pois através destas são capazes de desenvolver arranques em

curtos deslocamentos e estabilizarem seus corpos conforme se movimentam em meio ao fluxo de água (Breda *et al.*, 2005). Todavia, para Oliveira (2005), o maior problema enfrentado por peixes que exploram a correnteza de rios e riachos, é sua manutenção na coluna d'água. Nestes ambientes, como resultado do movimento mais rápido da água sobre a parte superior do corpo (do que sob a inferior), os organismos tendem a sofrer o efeito de forças que projetam seus corpos para cima (efeito de *Bernoulli*). Entretanto, quando se posicionam em contato com o substrato, este efeito é anulado. Deste modo, o achatamento dorso-ventral, junto ao desenvolvimento das nadadeiras pares, que de certa forma proporcionam aumento da área de contato com o substrato (Kerfoot Jr. & Schaefer, 2006), além do pequeno diâmetro da boca, que tende a aumentar a pressão de sucção (Norton & Brainerd, 1993) e pode funcionar como uma ventosa (Lowe-McConnell, 1999), são adaptações morfológicas que permitem aos representantes de Loricariidae se fixarem sobre o substrato de ambientes torrentosos, minimizando seus efeitos adversos.

Do outro lado do gradiente morfológico, com escores positivos, estiveram os representantes de Heptapteridae, popularmente conhecidos como bagres. As estruturas morfológicas que caracterizaram estes organismos foram corpos comprimidos lateralmente, nadadeiras anais com áreas proporcionalmente maiores e bocas relativamente grandes. Peixes com corpos comprimidos lateralmente e com grandes nadadeiras anais possuem maior capacidade de manobrabilidade (Breda, 2005). Webb *et al.* (1996) definiram este termo como a habilidade dos organismos realizarem guinadas rápidas e precisas em pequenos espaços no ambiente aquático. Dessa forma, espécies com estas características apresentam desempenho favorável para exploração de habitats estruturalmente complexos e com baixa velocidade de correnteza (Breda, 2005), onde, beneficiados pelas grandes dimensões bucais, são capazes de capturar itens alimentares relativamente maiores (Gatz Jr., 1979a).

Algumas investigações ecomorfológicas têm identificado fortes relações entre a forma do corpo e o tipo de habitat explorado (Keast & Webb, 1966; Wikramanayake, 1990; Wood & Bain, 1995; Oliveira, 2005; Willis *et al.*, 2005; Cunico & Agostinho, 2006). Apesar disso, na análise dos padrões de diversificação ecomorfológica revelados pela ACP, não foi registrado um fenótipo típico para cada trecho do riacho Caracu, da mesma forma como mostrado pelo teste de Mantel. Neste caso, uma análise prematura acerca do panorama geral da distribuição das espécies poderia constatar aparente ausência de estruturação espacial, e concluir que as espécies de Siluriformes do referido

riacho apresentaram estrutura aleatória, ou seja, não delimitada por adaptações de formas a habitats específicos, uma vez que loricarídeos, adaptados ao rápido fluxo de água, e heptapterídeos, adaptados às condições lênticas, co-ocorreram nos Pontos 2 e 3.

No entanto, ao contrário do que foi evidenciado pelos resultados do teste de Mantel, no riacho Caracu, a estrutura ecomorfológica relacionada à ocupação espacial não parece ser algo moldado pela estocasticidade. Aparentemente, este talvez tenha sido um problema metodológico, relacionado exclusivamente a escala utilizada. Wood & Bain (1995) verificaram que diferentes tipos de micro-habitat podem determinar o padrão de variação morfológica ao longo do riacho. Assim, no presente estudo, a despeito dos Pontos 2 e 3 serem caracterizados como ambientes lóticos, a presença de pequenos refúgios em meio às rochas e a vegetação alagada, os quais fornecem alta complexidade espacial e condições lênticas para uma pequena área, podem ter favorecido a co-ocorrência de Heptapterídeos e Loricarídeos nos trechos amostrados, e dessa forma contribuído para que não só um único tipo morfológico predominasse na ictiofauna de cada trecho. Provavelmente, caso características de micro-habitats fossem consideradas, outro padrão na relação entre morfologia e ocupação espacial seria verificado.

Já em relação à estrutura trófica, padrões ecomorfológicos distintos prevaleceram entre as guildas analisadas, com segregação significativa entre as mais dissimilares. Neste contexto, de um lado do gradiente morfológico estiveram os Loricarídeos detritívoros, com características morfológicas especializadas para obtenção do alimento em meio à correnteza, onde há grande concentração de algas perifíticas e sedimento (Casatti & Castro, 1998). Do outro lado estiveram Heptapterídeos insetívoros e omnívoros, com estruturas morfológicas adaptadas a habitats lênticos e amplamente estruturados, tais como pequenos espaços entre rochas e zonas de remanso. Nestes locais é possível observar grande deposição de material orgânico de origem alóctone, como insetos e vegetais superiores provindos do ambiente terrestre, e de origem autóctone, como larvas de insetos (Casatti & Castro, 1998).

Portanto, a fim de prever os membros destas guildas tróficas a partir das características morfológicas, foi realizada uma ADC, a qual comprovou que os Siluriformes foram corretamente classificados em suas respectivas guildas, sendo que para o presente estudo, o sucesso de predição deste teste foi de 100%. Assim como na Análise de Componentes Principais, os resultados da ADC mostraram que a grande tendência de segregação esteve entre detritívoros e as demais guildas.

Segundo Casatti (2003), Loricarídeos detritívoros utilizam a pastagem como tática de alimentação. Neste tipo de comportamento, os organismos ficam apoiados sobre rochas ou troncos submersos, geralmente em trechos de corredeiras, onde raspam a matriz orgânica incrustada na superfície destes substratos. Por conseguinte são beneficiados pelas grandes proporções do pedúnculo caudal e das nadadeiras caudal e peitoral, que auxiliam na movimentação em meio ao fluxo de água, através do desenvolvimento de rápidos deslocamentos de curta distância, além de fornecerem sustentação e equilíbrios enquanto os peixes se alimentam em meio à turbulência das corredeiras. Por outro lado, insetívoros e omnívoros apresentaram características que os fornecem maior capacidade de manobrabilidade e eficiência na captura de presas maiores (maior compressão lateral do corpo, desenvolvimento da nadadeira anal e bocas maiores).

A despeito da grande variabilidade explicada pelo eixo 1 da ADC, pode-se dizer que este acontecimento não representou algo inusitado, uma vez que os grupos segregados são notadamente de linhagens filogenéticas distantes, apresentando, portanto, a tendência de serem ecomorfológicamente distintos. De fato, o que mais chamou atenção foi a separação de insetívoros e omnívoros no eixo 2. Estas duas guildas, pertencentes a linhagens filogenéticas próximas e conseqüentemente detentoras de grande similaridade fenotípica (e por isso apresentaram menor proporção de variabilidade no espaço multivariado), demonstraram um caso clássico de divergência ecomorfológica.

Rhamdia quelen, assim como observado por Casatti & Castro (2006), por possuir corpo mais comprimido que os demais Heptapterídeos, e dessa forma apresentar maior capacidade de manobrabilidade, tende a ocupar zonas marginais de remanso, onde a vegetação alagada promove grande estruturação e complexidade espacial. Neste ambientes, tais organismos assumem um perfil generalista (Gomes *et al.*, 2000), e podem ser considerados varredores de fundo (Casatti & Castro, 1998; Casatti, 2003). Já os insetívoros, que em relação a *R. quelen* possuem corpos mais largos (o que se reflete na proporção da cabeça) e comprimidos dorso-ventralmente, preferem habitar locais próximos de corredeiras, como pequenos espaços entre rochas, onde a deposição de insetos, tanto de origem terrestres quanto aquática, é intensa. Neste ambientes, tais organismos nadam ativamente entre as rochas, onde capturam suas presas de forma individual, por meio da especulação e revolvimento do substrato (Casatti & Castro, 1998). Desse modo são favorecidos pelos maiores valores de razão-aspecto da nadadeira

caudal, e pelas maiores áreas da nadadeira anal que, respectivamente, fornecem maior habilidade para natação contínua à procura do alimento, e auxiliam em manobras durante a captura da presa depositada junto ao fundo (Breda, 2005; Breda *et al.*, 2005).

Portanto, o presente estudo revelou que os Siluriformes do riacho Caracu apresentaram-se ecomorfológicamente estruturados, sendo a estrutura trófica intimamente relacionada à morfologia das espécies, independentemente das relações filogenéticas. Este fato pôde ser corroborado pelos padrões de diversificação interespecífica, que revelaram diferenças na ocupação do espaço ecomorfológico pelas guildas tróficas analisadas, as quais puderam ser preditas pela morfologia das espécies. Em relação à ocupação espacial, não foram encontrados padrões morfológicos distintos entre os trechos estudados, evidenciando que, neste caso, a morfologia não foi considerada capaz de prever a ocupação longitudinal pelas espécies. Entretanto, no riacho Caracu, as variáveis de micro-habitat parecem ser altamente significativas (Pavanelli & Caramaschi, 2003), e ao reduzir a escala de estudo, aumentar-se-iam as chances da morfologia estar relacionada à distribuição das espécies. No presente estudo, processos de divergência ecomorfológica revelaram a importância de fatores adaptativos para partição de recursos. Dessa forma, estudos que buscam analisar a organização das espécies em diferentes sistemas ecológicos poderiam ser desenvolvidos com auxílio de investigações ecomorfológicas, uma vez que o caráter preditivo deste tipo de abordagem forneceria maior precisão às análises, além de contribuir, de modo significativo, para o entendimento acerca da coexistência das espécies em ambientes naturais.

Referências

- Abes, S. S. & A. A. Agostinho. 2001. Spatial patterns in fish distributions and structure of the ichthyocenosis in the Água Nanci stream, upper Paraná River basin, Brazil. *Hydrobiologia*, 445: 217-227.
- Agostinho, A. A., H. F. Júlio Jr., L. C. Gomes, L. M. Bini & C. S. Agostinho. 1997. Composição, abundância e distribuição espaço-temporal da ictiofauna. Pp. 179-208. In: Vazzoler, A. E. A. M., A. A. Agostinho & N. S. Hahn (Eds.). *A Planície de Inundação do alto Rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos*. Maringá, EDUEM, 460p.
- 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-específica. Dissertação, Universidade Estadual de Maringá, Maringá. 30p.
- Breda, L., E. F. Oliveira & E. Goulart. 2005. Ecomorfologia de locomoção de peixes com enfoque para espécies neotropicais. *Acta Scientiarum Biological Sciences*, 27(4): 371-381.
- Casatti, L. 2003. Alimentação dos peixes em um riacho do parque estadual Morro do Diabo, bacia do alto rio Paraná, sudeste do Brasil. *Biota Neotropical*, 2(2): 1-14.
- Casatti, L. 2004. Ichthyofauna of two streams (silted and reference) in the upper Paraná River basin, southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 64(4): 757-765.
- Casatti, L. & R. M. C. Castro. 1998. A fish community of the São Francisco River headwaters riffles, southeastern Brazil. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 9(3): 229-242.
- Casatti, L. & R. M. C. Castro. 2006. Testing the ecomorphological hypothesis in a headwater riffles fish assemblage of the rio São Francisco, southeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 4(2): 203-214.
- Casatti, L., F. Langeani & R. M. C. Castro. 2001. Peixes de riacho do Parque Estadual Morro do Diabo, bacia do alto Rio Paraná, SP. *Biota Neotropical*, 1(1): 1-15.
- Casatti, L., F. C. Rocha & D. C. Pereira. 2005. Habitat use by two species of *Hypostomus* (Pisces, Loricariidae) in southeastern Brazilian stream, *Biota Neotropical* 5(2): 1-9.
- Castro, R. M. C. & L. Casatti. 1997. The fish fauna from a small forest stream of upper Paraná River basin, southeastern Brazil. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 7(4): 337-352.
- Cunico, A. M. & A. A. Agostinho. 2006. Morphological patterns of fish and their relationships with reservoirs hydrodynamics. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 49(1) 125-134.

- Delariva, R. L. & A. A. Agostinho. 2001. Relationship between morphology and diets of six Neotropical Loricariids. *Journal of Fish Biology*, 58: 832-847.
- Douglas, M. E. 1987. An ecomorphological analysis of niche packing and niche dispersion in stream-fishes clades. Pp. 144-149. In: Matthews, W. J. & D. C. Heins (Eds.). *Community and Evolutionary Ecology of North American Stream Fishes*. Norman, University of Oklahoma Press, 310p.
- Douglas, M. E. & W. J. Matthews. 1992. Does morphology predict ecology? Hypothesis testing within a freshwater stream fish assemblage. *Oikos*, 65: 213-224.
- Fugi, R. & N. S. Hahn. 1991. Espectro alimentar e relações morfológicas com o aparelho digestivo de três espécies de peixes comedores de fundo do rio Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, 51(4): 873-879.
- Garutti, V. 1988. Distribuição longitudinal da ictiofauna em um córrego da região noroeste do Estado de São Paulo, bacia do rio Paraná. *Revista Brasileira de Biologia*, 48(4): 747-759.
- Gatz Jr., A. J. 1979a. Ecological morphology of freshwater stream fishes. *Tulane Studies in Zoology and Botany*, 21(2): 91-124.
- Gatz Jr., A. J. 1979b. Community organization in fishes as indicated by morphological features. *Ecology*, 60(4): 711-718.
- Gomes, C. L., J. I. Golombieski, A. R. C. Gomes & B. Baldisserotto. 2001. Biologia do jundiá *Rhamdia quelen* (Teleostei, Pimelodidae). *Ciência Rural*, 30(1) 179-185.
- Gotelli, N. J. & G. L. Entsminger. 2001. EcoSim: null models software for ecology. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear, version 7.0.
- Gotelli, N. J. & A. M. Ellison. 2004. *A primer of ecological statistics*. Massachusetts, Publishers Sunderland. 479p.
- Graça, W. J. 2004. Caracterização morfológica dos peixes da planície de inundação do alto rio Paraná – MS. Unpublished Dissertation, Universidade Estadual de Maringá, Maringá. 259p.
- Graça, W. J. & C. S. Pavanelli (Eds.). 2007. *Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes*. Maringá, EDUEM. 241p.
- Hahn, N. S., R. Fugi & I. F. Andrian. 2004. Trophic ecology of the fish assemblages. Pp. 247-269. In: Thomaz, S. M., A. A. Agostinho & N. S. Hahn (Eds.). *The upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. Leiden, Backhuys Publishers, 393p.
- Hellawell, J. M. & R. Abel. 1971. A rapid volumetric method for the analysis of the food of fishes. *Journal of Fish Biology*, 3: 29-37.

- Hughes, R. M. & T. Oberdorff. 1999. Applications of IBI concepts and metrics to waters outside the United State and Canada. Pp. 79-93. In: Simon, T. P. (Ed.). Assessing the sustainability and biological integrity of waters resources using fish communities. Boca Raton, CRC Press, 672p.
- Jackson, D. A. 1993. Stopping rules in principal components analysis: a comparison of heuristical and statistical approaches. *Ecology*, 74(8): 2204-2214.
- Jeffries, M & D. Mills. 1990. *Freshwater Ecology: principles and applications*. London, Belhaven Press. 285 p.
- Johnson, D. E. 1998. *Applied multivariate methods for data analysis*. California, Cole Publishing Company. 565p.
- Keast, A. & D. Webb. 1966. Mouth and body form relative to feeding ecology in the fish fauna of a small lake, Lake Opinicon, Ontario. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 23(12): 1845-1874.
- Kerfoot Jr., J. R. & J. F. Schaefer. 2006. Ecomorphology and habitat utilization of *Cottus* species. *Environment Biology of Fishes*, 76: 1-13.
- Losos, J. B. & D. B. Miles. 1994. Adaptation, constraints, and the comparative method: phylogenetic issues and methods. Pp. 60-98. In: Wainwright, P. C. & S. M. Reilly (Eds.). *Ecological Morphology: integrative organismal biology*. Chicago, University Chicago Press, 367p.
- Lowe-McConnell, R. H. 1999. *Ecologia de Comunidades de Peixes Tropicais*. São Paulo, EDUSP. 535 p.
- Luz-Agostinho, K. D. G., L. M. Bini, R. Fugi, A. A. Agostinho & H. F. Júlio Jr. 2006. Food spectrum and trophic structure of the ichthyofauna of Corumbá reservoir, Paraná River basin, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 4(1): 61-68.
- Maack, R. 1981. *Geografia Física do Estado do Paraná*. Rio de Janeiro, Secretaria da Cultura e do Esporte do Governo do Estado do Paraná. (2º ed.). 450 p
- McCune, B. & M. J. Mefford. 1999. *PC-ORD: multivariate analysis of ecological data*. Version 4.01. Oregon, MjM Software Design.
- Motta, P. J., S. F. Norton & J. J. Luczkovich. 1995. Perspective on the ecomorphology of bony fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 44(1-3): 23-33.
- Norton, S. F. 1995. A functional approach to ecomorphological patterns of feeding in cottid fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 44(1-3): 61-78.
- Norton, S. F. & E. L. Brainerd. 1993. Convergence in the feeding mode of ecomorphologically similar species in the Centrarchidae and Cichlidae. *Journal of Experimental Biology*, 176: 11-29.

- Oliveira, E. F. 2003. Desenvolvimento dos paradigmas na relação entre morfologia e ecologia. Exame Geral de Qualificação, Universidade Estadual de Maringá, Maringá. 68p.
- Oliveira, E. F. 2005. Padrões ecomorfológicos da assembléia de peixes da planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil: efeitos das estruturas trófica, espacial e filogenética. Tese, Universidade Estadual de Maringá, Maringá. 64p.
- Pagotto, J. P. A. 2006. Composição ictiofaunística do rio Pirapó, bacia do alto rio Paraná, Estado do Paraná, Brasil. Monografia, Universidade Estadual de Maringá, Maringá. 23p.
- Pagotto, J. P. A. 2007. A ecomorfologia como ferramenta para análise da estrutura de assembléias. Exame Geral de Qualificação, Universidade Estadual de Maringá, Maringá. 30p.
- Pankhurst, N. W. 1989. The relationship of ocular morphology to feeding models and activity periods in shallow marine teleosts from New Zealand. *Environment Biology of Fishes*, 26: 201-211.
- Pavanelli, C. S. & E. P. Caramaschi. 1997. Composition of the ichthyofauna of two small tributaries of the Paraná River, Porto Rico, Paraná State, Brazil. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 1(1): 23-31.
- Pavanelli, C. S. & E. P. Caramaschi. 2003. Temporal and spatial distribution of the ichthyofauna in two streams of the upper rio Paraná Basin. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 46(2): 271-280.
- Penczak, T., A. A. Agostinho & E. K. Okada. 1994. Fish diversity and community structure in two small tributaries of the Paraná River, Paraná State, Brazil. *Hydrobiologia*, 294: 243-251.
- Penczak, T., L. C. Gomes, L. M. Bini & A. A. Agostinho. 1998. The importance of qualitative inventory sampling using electric fishing and nets in a large, tropical river (Brazil). *Hydrobiologia*, 389: 89-100.
- Peres-Neto, P. R. 1999. Alguns métodos e estudos em ecomorfologia de peixes de riacho. Pp. 209-236. In: Caramaschi, E. P., R. Mazzoni & P. R. Peres-Neto (Eds.). *Ecologia de peixes de riachos. Série Oecologia Brasiliensis*, vol. VI. Rio de Janeiro, PPGE-UFRJ, 260p.
- Peterson, M. S. & S. J. VanderKooy. 1996. Preservation-induced changes in morphometrics of fishes: influence on prey size-choice in juvenile walleye, *Stizostedion vitreum* (Mitchill). *Ecology of Freshwater Fish*, 5: 133-139.
- Piet, G. J. 1998. Ecomorphology of a size-structured tropical freshwater fish community. *Environmental Biology of Fishes*, 51: 67-86.

- Pouilly, M., F. Lino, J. G. Bretenoux & C. Rosales. 2003. Dietary-morphological relationships in a fish assemblage of the Bolivian Amazonian floodplain. *Journal of Fish Biology*, 62: 1137-1158.
- Reis, R. E., S. O. Kullander & C. J. Ferraris Jr. 2003. Check list of the freshwater fishes of South and Central America. Porto Alegre, EDIPUCRS. 729p.
- Rohlf, F. J. 1988. NTSYS-pc: numerical taxonomy and multivariate analysis system. Version 1.50. New York. 199p.
- Ross, S. T. 1986. Resource partitioning in fish assemblage: a review on field studies. *Copeia*, 2: 352-388.
- Strauss, R. 1987. The importance of phylogenetic constraints in comparisons of morphological structure among fish assemblages. Pp. 144-149. In: Matthews, W. J. & D. C. Heins (Eds.). *Community and Evolutionary Ecology of North American Stream Fishes*. Norman, University of Oklahoma Press, 310p.
- Suzuki, H. I., A. E. A. M. Vazzoler, E. E. Marques, M. A. P. Lizama & P. Inada. 2004. Reproductive ecology of the fish assemblages. Pp. 271-291. In: Thomaz, S. M.; A. A. Agostinho & N. S. Hahn (Eds.). *The upper Paraná River and its floodplain: physical aspect, ecology and conservation*. Leiden, Backhuys Publishers, 393p.
- Uieda, V. S. 1984. Ocorrência e distribuição dos peixes em um riacho de água doce. *Revista Brasileira de Biologia*, 44: 203-213.
- Vannote, R. L., G. W. Minshall, K. W. Cummins, J. R. Sedell & C. E. Cushing. 1980. The River continuum concept. *Canadian Journal Fisheries Aquatic Science*, 37: 130-137.
- Vazzoler, A. E. A. M. 1996. *Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática*. Maringá, EDUEM. 169p.
- Wainwright, P. C. 1994. Functional morphology as a tool in ecological research. Pp. 42-59. In: Wainwright, P. C. & S. M. Reilly (Eds.) *Ecological Morphology: integrative organismal biology*. Chicago, University Chicago Press, 367p.
- Watson, D. J. & E. K. Balon. 1984. Ecomorphological analysis of fish taxocenes in rainforest streams of northern Borneo. *Journal of Fish Biology*, 25: 371-384.
- Webb, P. W., G. D. Laliberte & A. J. Schrank. 1996. Does body and fin form affect the maneuverability of fish traversing vertical and horizontal slits? *Environmental Biology of Fishes*, 46: 7-14.
- Wikramanayake, E. D. 1990. Ecomorphology and biogeography of a tropical stream fish assemblage: evolution of assemblage structure. *Ecology*, 71(5): 1756-1764.
- Willis, S. C.; K. O. Winemiller & H. Lopez-Fernandez. 2005. Habitat structural complexity and morphological diversity of fishes assemblages in a Neotropical floodplain river. *Oecologia*, 142: 284-295.

Winemiller, K. O. 1991. Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. *Ecological Monographs*, 61(4): 343-365.

Wood, B. M. & M. B. Bain. 1995. Morphology and microhabitat use in stream fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52: 1487-1498.

Xie, S., Y. Cui & Z. Li. 2001. Dietary-morphological relationships of fishes in Liangzi Lake, China. *Journal of Fish Biology*, 58: 1714-1729.

Anexo 1. Descrições das medidas morfométricas lineares e áreas tomadas dos exemplares de Siluriformes do riacho Caracu.

	Medidas e áreas	Siglas	Descrições
1.	Comprimento padrão	CP	Distância da extremidade anterior da cabeça ao término do pedúnculo caudal.
2.	Altura máxima do corpo	AIMCp	Maior distância vertical perpendicular ao eixo longitudinal do corpo.
3.	Altura da linha mediana do corpo	AILM	Distância do ventre até a linha horizontal que se estende da extremidade anterior da cabeça ao término do pedúnculo caudal (no ponto de altura máxima do corpo)
4.	Largura máxima do corpo	LMCp	Maior distância horizontal perpendicular ao eixo longitudinal do corpo
5.	Comprimento do pedúnculo caudal	CPd	Distância do ponto mais posterior da base da nadadeira anal até o término do pedúnculo caudal.
6.	Altura do pedúnculo caudal	AIPd	Menor altura do pedúnculo.
7.	Largura do pedúnculo caudal	LPd	Medida horizontal do pedúnculo no ponto de menor altura, perpendicular ao eixo longitudinal do corpo.
8.	Altura da nadadeira caudal	AIC	Maior distância vertical perpendicular ao eixo do comprimento da nadadeira caudal.
9.	Comprimento da nadadeira anal	CA	Maior distância ântero-posterior da nadadeira anal.
10.	Comprimento da nadadeira peitoral	CPt	Maior distância da base da nadadeira peitoral até sua extremidade distal.
11.	Comprimento da nadadeira pélvica	CPv	Maior distância da base da nadadeira pélvica até sua extremidade distal
12.	Comprimento da cabeça	CCb	Distância da extremidade anterior da cabeça até a porção posterior do opérculo.
13.	Altura da cabeça	AICb	Medida vertical na linha dos olhos.
14.	Largura da cabeça	LCb	Distância horizontal na região dos olhos, perpendicular ao eixo longitudinal do corpo.
15.	Altura dos olhos em relação à cabeça	AIO	Distância vertical do centro do olho até a parte ventral da cabeça.
16.	Altura da boca	AlBo	Maior distância vertical (dorso-ventral) da abertura bucal.
17.	Largura da boca	LBo	Maior distância horizontal (lateral) da abertura bucal.
18.	Área da nadadeira dorsal	AD	Área delimitada pelo contorno externo da nadadeira dorsal.

Anexo 1. Continuação

19.	Área da nadadeira caudal	AC	Área delimitada pelo contorno externo da nadadeira caudal.
20.	Área da nadadeira anal	AA	Área delimitada pelo contorno externo da nadadeira anal.
21.	Área da nadadeira peitoral	APt	Área delimitada pelo contorno externo da nadadeira peitoral.
22.	Área da nadadeira pélvica	APv	Área delimitada pelo contorno externo da nadadeira pélvica.
23.	Área do olho	AO	Área delimitada pelo contorno externo do olho.
