

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA
DE AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS

LUCIANO LAZZARINI WOLFF

Assembleias de peixes de um riacho da encosta Atlântica, Brasil: estrutura espacial, uso dos recursos alimentares e relações ecomorfológicas

Maringá
2012

LUCIANO LAZZARINI WOLFF

Assembleias de peixes de um riacho da encosta Atlântica, Brasil: estrutura espacial, uso dos recursos alimentares e relações ecomorfológicas

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ciências Ambientais.

Área de concentração: Ciências Ambientais

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Norma Segatti Hahn

Coorientador: Prof. Dr. Edson Fontes de Oliveira

Maringá
2012

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

- W855a Wolff, Luciano Lazzarini, 1982-
Assembleias de peixes de um riacho da encosta Atlântica, Brasil : estrutura espacial, uso dos recursos alimentares e relações ecomorfológicas / Luciano Lazzarini Wolff. -- Maringá, 2012.
92 f. : il. (algumas color.).
- Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2012.
Orientadora: Prof.^a Dr.^a Norma Segatti Hahn
Coorientador: Prof. Dr. Edson Fontes de Oliveira.
1. Peixes de riachos - Comunidades, Ecologia de - Serra do Mar - Paraná (Estado) - Brasil. 2. Peixes de riachos - Ecologia trófica - Serra do Mar - Paraná (Estado) - Brasil. 3. Peixes de riachos - Ecomorfologia - Serra do Mar - Paraná (Estado) - Brasil. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 22. ed. -597.1764098162
NBR/CIP - 12899 AACR/2

FOLHA DE APROVAÇÃO

LUCIANO LAZZARINI WOLFF

Assembleias de peixes de um riacho da encosta Atlântica, Brasil: estrutura espacial, uso dos recursos alimentares e relações ecomorfológicas

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ciências Ambientais pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Prof.^a Dr.^a Norma Segatti Hahn
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof.^a Dr.^a Lilian Casatti
Unesp, *campus* de São José do Rio Preto

Prof. Dr. Almir Manoel Cunico
Universidade Federal do Paraná (UFPR), *campus* de Palotina

Prof.^a Dr.^a Evanilde Benedito
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Prof. Dr. Erivelto Goulart
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Aprovada em: 15 de fevereiro de 2012.

Local de defesa: Anfiteatro Prof. “Keshiyu Nakatani”, Nupélia, Bloco G-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

À minha mãe, Lurdes H. Lazzarini, pelo seu agrado e incentivo ao longo de todo esse período e ao meu primo-padrinho Sergio Lasarini, sua esposa Marlene Lens e seus filhos (meus primos segundos) Cezar “Tedão” e Gustavo “Gordiness” por todas as alegrias compartilhadas. Vocês todos são muito especiais pra mim e constituem a minha verdadeira família.

AGRADECIMENTOS

Agradeço inicialmente e em especial à minha orientadora professora Norma Segatti Hahn pela confiança em mim creditada para desenvolver um projeto no litoral, fora do domínio da “Planície do rio Paraná,” por toda sua atenção e maneira carinhosa de trabalhar e expor as pessoas.

Á minha querida Mãe “Véthia” pela existência, pelo entendimento do que significa perseverança e sinceridade, além do apoio ao longo de toda minha vida acadêmica.

Em especial ao camarada, brother, irmão Thiago Ewerton Vecchi, (O Spanta) pela agradável companhia, divertimento e sufoco durante todas as coletas de campo.

Ao grande amigo Dilermando Pereira Lima Junior, (Piá de.....) pela ajuda nas coletas e pelas diversas discussões produtivas cientificamente ou não.

Às minhas estagiárias Natalia Carniatto e Isadora de Lima Camargo pela verdadeira FORTALEZA empregada durante as medições morfológicas e análises estomacais.

Ao Celsão (Celso Pereira dos Santos) pela sua incomparável maneira de fazer a gente rir e à minha querida amiga Rafaela P. Ota, que enriqueceram o entusiasmo da última coleta.

Aos Brothers Carlos Alexandre Miranda (Carlão) e Cristiano Marcondes Pereira (Pollo) que também alegraram o labor durante as coletas.

Ao meu co-orientador Edson Fontes de Oliveira pelas idéias e discussões altamente produtivas sobre ecomorfologia de peixes via MSN, além da amizade e companheirismo.

À SPVS – Sociedade de Pesquisa em Vida Selvagem e Educação Ambiental, em especial à Ricardo Miranda de Brites, pelo consentimento da realização deste trabalho na Reserva Morro da Mina e pela pronta atenção sempre dada.

À Luiz Carlos Wrobel (Administrador da Reserva Morro da Mina) e aos guarda-parques Nercio Ferreira, Antonio Gonsalves, Lourival Costa de Abreu, Luiz Gonçalves, Carlos Alberto de Souza, Daniel Pinheiro Rodrigues, Waldomiro Wos Scrock, Amantino Ferreira Pinheiro pela ajuda e atenção em todas as fases de campo.

À SIMEPAR pelo fornecimento dos dados meteorológicos

Ao amigo Vinicius Abilhoa (Museu de História Natural Capão da Imbuia), pela ajuda dada na identificação das espécies.

Aos amigos Claudio Henrique Zawadzki e Weferson Graça (Coleção Ictiológica do Nupélia) pela também ajuda dada na identificação das espécies.

Á professora Evanilde Benedito pelo fornecimento dos equipamentos para as análises físico-químicas da água e à “Xuxa” por me ensinar a manuseá-los.

Á Maria Salete e João Hildebrandt pela extrema prontidão, alegrias, prosas e causos, nestes dias de biblioteca setorial.

Aos colegas do laboratório de Ecologia Trófica de Peixes, Marlene Rodrigues da Silva, Andréia Isaac, Raffael Tofoli, Gustavo Alves, André Bozza, Rosimara Fugi, Natalia Carniatto e Isadora Camargo, Juliane Carniatto, Camila, e as agregadas Ana Lucia Sampaio, Patricia Sacramento, pelos momentos de descontração e aprendizagem mútua.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais, e aos seus professores, Carla Pavanelli, Carolina Minte-Vera, Claudia Bonecker, Evanilde Benedito, Liliana Rodrigues, Angelo Antonio Agostinho, Norma Segatti Hahn, Erivelto Goulart, Fábio Tôha, Horácio Ferreira Julio Junior, Luiz Felipe Machado Velho, Luiz Carlos Gomes, Sidinei Magela Thomaz, Maria Conceição de Souza, Sueli Train, dos quais pude absorver a essência do conhecimento durante as aulas e trabalhos de campo.

À Aldenir Cruz de Oliveira e Jocemara Celestinos dos Santos, secretarias do PEA, pela atenção, prontidão e solução de todos meus problemas burocráticos.

Ao CNPq por ter possibilitado minha subsistência em Maringá, permitindo que me dedicasse exclusivamente à Tese.

À CAPES por ter me possibilitado passar seis meses no Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid – España.

Agradezco también à Javier Lobón Cerviá por su acogimiento, atención, enseñamientos y por las informaciones vinícolas y gastronómicas en España.

Al compañero de cañas en Madrid Jerry Penha, pelas inúmeras ajudas.

Ao amigo Gabriel da Coleção Ictiológica do Nupélia, pela disposição em desenhar os peixinhos, que deixaram o 3º capítulo muito mais didático.

Aos colegas de curso ou não, Fernando Ferreira (Zimm), Hugo Message, Fabricio Oda (companheiros de Rep), Luiza Paula (Buriza), Vivian Langiano, Hélio Fontes (Helião), Dilermando Júnior, Vivian Gomes, Tatia Taguti, Vivian Cionec, Karen Góis, Rafaela Ota, Camila, Gabriel e Monica Moresco (Os de boa) e a tantos outros... pelos melhores momentos do curso, ou seja, Rock, churras, cervejadas e demais programas culturais.

À minha namorada Renata Mayara Campos “Rê” pelo seu carinho, amor, compreensão e por ... acho que era julho de 83 ... a gente mal se conhecia...você sorrindo disse olá ... e neste dia começou a nossa história que continua até hoje e só parece melhorar ...

Ao Coxa 2011, Campeão paranaense invicto e suas 24 vitórias consecutivas.

Ao Pink Floyd, Metallica, Led Zepelin, Iron Maiden, ACDC... pelo bom e velho Rock N' Roll.

E finalmente “Agradeço a Deus por ter criado o universo e tudo que existe dentro dele”.

Cansados da eterna luta por abrir um caminho pela matéria bruta, escolhemos outro caminho e nos lançamos apressados aos braços do infinito. Mergulhamos em nós mesmos e criamos um novo mundo.

Henrik Steffens

Assembleias de peixes de um riacho da encosta Atlântica, Brasil: estrutura espacial, uso dos recursos alimentares e relações ecomorfológicas

RESUMO

Este estudo foi realizado ao longo do gradiente longitudinal de um riacho da encosta Atlântica, Brasil, através de coletas trimestrais (maio/2009 à fevereiro/2010) em corredeiras, poções e remansos (meso-habitats) da cabeceira, meio e foz (trechos amostrais). O objetivo foi identificar padrões na estruturação espacial, no uso dos recursos alimentares e nas relações ecomorfológicas da assembleia de peixes. Foram capturadas 29 espécies das quais 15 foram registradas na cabeceira, 18 no meio e 22 na foz. A riqueza e a diversidade de Shannon tenderam a aumentar no sentido cabeceira-foz, enquanto que a diversidade *beta* indicou maiores taxas de adição em detrimento a substituições de espécies ao longo deste gradiente. Ademais, a estrutura em composição e densidade da assembleia diferiu significativamente em escala de meso-habitat e de trecho amostral. Diferenças ambientais entre os meso-habitats e o aumento da complexidade estrutural ao longo do gradiente provavelmente foram os fatores responsáveis por tais resultados. A análise de 738 conteúdos estomacais (19 espécies) mostrou que os recursos mais consumidos foram insetos aquáticos e terrestres, outros invertebrados aquáticos e detrito/sedimento. As espécies foram organizadas em sete guildas tróficas: detritívora, invertívora aquática, insetívora terrestre, insetívora aquática, onívora, herbívora e piscívora. A composição em abundância e biomassa, bem como a distribuição longitudinal das guildas diferiu ao longo do gradiente, indicando transição proporcional de espécies insetívoras na cabeceira para detritívoras na foz, o que, possivelmente, esteve associado com a disponibilidade longitudinal dos recursos alimentares. Três ecomorfotipos foram identificados: espécies bentônicas, com corpos deprimidos e boca ventral, consumidoras de detrito e algas; nectônicas, com corpos comprimidos e boca superior ou terminal, consumidoras de vegetais e invertebrados terrestres; e nectobentônicas, com corpos alongados e boca ventralmente oblíqua, consumidoras de invertebrados aquáticos. Um exemplo clássico de divergência ecomorfológica foi verificado entre as espécies bentônicas, enquanto que os demais ecomorfotipos exibiram possíveis convergências ou mesmo paralelismo. Ademais, as correlações entre morfologia e dieta foram consistentes com as interpretações funcionais, enquanto que outros fatores além da morfologia enfraqueceram as relações entre morfologia e uso do habitat.

Palavras-chave: Variações espaciais. Riqueza e diversidade. Guildas tróficas. Ecomorfologia. Peixes de água doce.

Fish assemblages of a coastal Atlantic stream, (Brazil): spatial structure, use of food resources and ecomorphological relationships

ABSTRACT

This study was conducted along the longitudinal gradient of a coastal Atlantic stream, Brazil, through quarterly sampling (May/2009 to February/2010) in riffles, pools and backwaters (mesohabitats) from headwater, middle and lowland (sample sections). The objective was to identify patterns at the spatial structure, use of feeding resources and ecomorphological relationship of the fish assemblage. We captured 29 species of which 15 were recorded at the headwater, 18 at the middle and 22 at the lowland. The richness and Shannon diversity tended to increase from the headwater to lowland, while beta diversity showed highest rates of addition rather than turnover of species along of this gradient. In addition, the structure in composition and density of the assemblage differed significantly in mesohabitat and section sample scales. Environmental differences among the mesohabitats and the increasing of the structural complexity along the gradient probably were the factors responsible for such results. The analysis of 738 stomach contents (19 species) showed that the resources more consumed were aquatic and terrestrial insects, other aquatic invertebrates and detritus/sediment. The species were organized into seven trophic guilds: detritivorous, aquatic invertivorous, terrestrial insectivorous, aquatic insectivorous, omnivorous, herbivorous and piscivorous. The composition in abundance and biomass, as well as the longitudinal distribution of guilds differed along the gradient, indicating proportional change of insectivorous species from headwater to detritivorous at the lowland, which, was possibly associated with the longitudinal availability of food resources. Three ecomorphotypes were identified: benthic species, with depressed bodies and ventral mouth, consumers of detritus and algae; nektonics, with compressed bodies and upturned or terminal mouths, consumers of plants and terrestrial invertebrates; and nektobenthics, with elongated bodies and ventrally oblique mouths, consumers of aquatic invertebrates. A classic example of ecomorphological divergence was observed between the benthic species, while others ecomorphotypes exhibited possible convergence or parallelism. Moreover, the correlations between morphology and diet were consistent with the functional interpretations, while other factors beyond the morphology weakened the relations between morphology and habitat use.

Keywords: Spatial variations. Richness and diversity. Trophic guilds. Ecomorphology. Freshwater fish.

Tese elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Neotropical Ichthyology*. Disponível em: <http://www.ufrgs.br/ni/>

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL.....	12
2	METODOLOGIA GERAL.....	15
2.1	<i>Área de estudo</i>	15
2.2	<i>Trechos e unidades amostrais</i>	17
2.3	<i>Amostragem</i>	18
2.4	<i>Variáveis ambientais</i>	19
2.5	<i>Análise da dieta</i>	20
	REFERÊNCIAS.....	21
3	ESTRUTURA E COMPOSIÇÃO DA ASSEMBLEIA DE PEIXES AO LONGO DO GRADIENTE LONGITUDINAL DE UM RIACHO DA ENCOSTA ATLÂNTICA, BRASIL: EVIDÊNCIAS DE EFEITOS EM ESCALA DE MESO-HABITAT	
	Resumo.....	24
	<i>Abstract</i>	25
3.1	Introdução.....	26
3.2	Material e Métodos.....	28
3.2.1	<i>Análises dos dados</i>	28
3.3	Resultados.....	29
3.3.1	<i>Condições ambientais</i>	29
3.3.2	<i>Riqueza e diversidade</i>	31
3.3.3	<i>Estrutura espacial</i>	34
3.4	Discussão.....	36
	REFERÊNCIAS.....	40
4	ESTRUTURA TRÓFICA DA ASSEMBLEIA DE PEIXES AO LONGO DO GRADIENTE LONGITUDINAL DE UM RIACHO DA ENCOSTA ATLÂNTICA, BRASIL	
	Resumo.....	44
	<i>Abstract</i>	45
4.1	Introdução.....	46
4.2	Material e Métodos.....	48
4.2.1	<i>Análises dos dados</i>	48

4.3	Resultados	49
4.3.1	<i>Uso dos recursos alimentares</i>	49
4.3.2	<i>Guildas tróficas</i>	52
4.3.3	<i>Distribuição das guildas</i>	54
4.4	Discussão	55
	REFERÊNCIAS	58
5	PADRÕES ECOMORFOLÓGICOS DA ASSEMBLEIA DE PEIXES DE UM RIACHO DA ENCOSTA ATLÂNTICA, BRASIL: RELAÇÕES ENTRE MORFOLOGIA, DIETA E USO DO HABITAT	
	Resumo.....	62
	<i>Abstract</i>	63
5.1	Introdução	64
5.2	Material e Métodos	66
5.2.1	<i>Variáveis morfológicas</i>	66
5.2.2	<i>Análise dos dados</i>	68
5.3	Resultados	71
5.3.1	<i>Composição da dieta</i>	71
5.3.2	<i>Diversificação ecomorfológica</i>	72
5.3.3	<i>Relações entre morfologia e dieta</i>	75
5.3.4	<i>Relações entre morfologia e habitat</i>	76
5.4	Discussão	79
	REFERÊNCIAS	83
6	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	88
	APÊNDICE 1	89
	APÊNDICE 2	90
	APÊNDICE 3	91
	APÊNDICE 4	92

1 INTRODUÇÃO GERAL

Os riachos da encosta Atlântica compõem a chamada bacia hidrográfica do Atlântico leste brasileiro, a qual é composta por uma série de pequenas sub-bacias independentes que drenam suas águas diretamente para o oceano Atlântico e se estendem ao longo do litoral do estado do Sergipe até o Rio Grande do Sul. A formação dessas drenagens data do período Cretáceo, quando o soerguimento da borda leste do continente sul-americano e a subsequente formação da Serra do Mar, na região sul-sudeste do Brasil (Almeida & Carneiro, 1998), isolou essas sub-bacias dos demais rios que drenam para o interior do continente (Oyakawa *et al.*, 2006; Menezes *et al.*, 2007).

As drenagens costeiras, popularmente conhecidas como riachos da Mata Atlântica, são compostas predominantemente por pequenos corpos d'água, caracterizados por apresentarem leitos rochosos, fortes correntezas, águas límpidas e temperaturas relativamente baixas. Ao longo dos seus gradientes apresentam elevada diversidade de habitats que vão desde corredeiras rápidas e/ou moderadas, com substrato rochoso, até ambientes de remansos e poções, com substrato arenoso/argiloso e profundidades não muito acentuadas. Nas porções montanhosas de cabeceira, esses riachos são encachoeirados e percorrem regiões com elevada declividade. Essa configuração produz instabilidade estrutural em seus canais, que aliada as altas concentrações de chuvas sazonais, pode causar as chamadas trombas d'água. Esse fenômeno, por sua vez, pode desestruturar o leito destes riachos e eventualmente alterar seus cursos originais (Aranha & Caramaschi, 1999; Lowe-McConnell, 1999). Por outro lado, ao atingirem a região da planície costeira, normalmente desembocam em ribeirões maiores que percorrem regiões de menor declividade e passam a ser mais lênticos, com águas mais turvas e maior temperatura relativa.

A bacia hidrográfica do Atlântico leste apresenta elevado endemismo de espécies, o que torna essa região uma província ictiofaunística distinta e de relevante importância biogeográfica (Ribeiro, 2006). Apesar de suas pequenas dimensões de drenagem, os riachos que compõem esse sistema apresentam uma das mais ricas e ecologicamente complexas ictiofaunas da América do Sul (Vari & Malabarba, 1998). Essa ictiofauna é composta por aproximadamente 350 espécies (Vari & Malabarba, 1998), distribuídas ao longo das sub-bacias costeiras, a qual se distingue em relação à ictiofauna das bacias que drenam para o interior do continente, por apresentar um endemismo de 95% das suas espécies e de 23,4% dos seus gêneros (Bizerril, 1994). As espécies desta bacia, além de apresentarem limitada distribuição geográfica, possuem baixa capacidade de dispersão, pequeno porte

(menores que 15 cm, Castro, 1999) e ciclos de vida curtos, com adoção de estratégias reprodutivas tendendo ao tipo *r-estrategista*, adequadas à rápida ocupação ou reocupação desses ambientes (Castro, 1999). Por essas características, as espécies de peixes desta bacia são denominadas torrentícolas, ou seja, adaptadas à vida em ambientes instáveis, como são os riachos da encosta Atlântica (Menezes *et al.*, 1990).

O bioma da Mata Atlântica comporta diferentes formações fitogeográficas, que originalmente se estendiam ao longo do litoral do Rio Grande do Norte até o Rio Grande do Sul. Ademais, com expansões para o interior do continente até o leste do Paraguai e nordeste da Argentina, esse bioma ocupava uma área estimada em 1,1 milhão de Km² (Oyakawa *et al.*, 2006). Atualmente, após 500 anos de ocupação, suas florestas foram drasticamente fragmentadas ou totalmente destruídas em cerca de 90% do que era sua área original, principalmente por atividades agropecuárias e industriais. Apesar disso, a Mata Atlântica é ainda um dos mais ricos ecossistemas do mundo, com altíssimos níveis de riqueza de plantas e animais endêmicos, o que a eleva, diante das constantes ameaças à sua flora e fauna, ao *status de hotspots* da biodiversidade mundial para a conservação (Myers *et al.*, 2000).

Uma das poucas formações fitogeográficas da Mata Atlântica não totalmente dizimada foi a Floresta Atlântica ou Floresta Ombrófila Densa, a qual se localiza imersa no relevo irregular formado pela Serra do Mar. Devido a alta declividade e solos pouco produtivos, essa formação foi relativamente poupada da ação do homem, e hoje mantém uma das maiores extensões contínuas preservadas da Mata Atlântica. Nessa formação, os riachos da encosta Atlântica nascem a partir das vertentes orientais da Serra do Mar e deslocam-se até atingirem a planície litorânea. Protegidos pelas cadeias montanhosas desde o sul de São Paulo, passando pelo litoral paranaense até o norte de Santa Catarina, essa formação e, conseqüentemente, sua hidrografia, foram relativamente poupadas da destruição ocorrida ao restante do bioma. Particularmente no litoral norte do Paraná, essas formações estão legalmente protegidas pela APA (Área de Proteção Ambiental) de Guaraqueçaba, instituída pelo Decreto Federal nº. 90.883 de 31 de janeiro de 1985. Tal área de proteção congrega um dos mais preservados trechos contínuos da Mata Atlântica no estado, estendendo-se ao longo dos municípios de Guaraqueçaba, Antonina e Paranaguá, e abriga várias outras categorias de unidades de conservação, dentre elas a Reserva Particular do Patrimônio Natural – RPPN Morro da Mina, entre os municípios de Morretes e Antonina, onde o presente estudo foi desenvolvido.

A ictiofauna desta região tem sido apenas recentemente estudada em relação aos seus aspectos ecológicos, destacando-se como principais, os estudos coordenados pelo professor da

Universidade Federal do Paraná, José Marcelo Rocha Aranha e seus colaboradores (Fogaça *et al.*, 2003; Barreto & Aranha, 2005; Barreto & Aranha, 2006; Vitule *et al.*, 2008; Aranha *et al.*, 2008), além dos trabalhos em sistemática e ecologia desenvolvidos por pesquisadores do Museu de História Natural Capão da Imbuia, Curitiba - PR (Abilhoa & Bastos, 2009; Abilhoa *et al.*, 2010). O pouco que se sabe sobre a ictiofauna desses sistemas no estado, é que as assembleias locais apresentam entre 20 e 50 espécies, com uma ampla diversificação no uso de recursos alimentares, estendendo-se desde algas e detritos até insetos e crustáceos, e no uso dos habitats, com diferentes adaptações às variações de fluxo e composição do substrato (Fogaça *et al.*, 2003; Barreto & Aranha, 2005; Barreto & Aranha, 2006). Assim, no intuito de ampliar esses conhecimentos, a presente proposta procurou identificar alguns dos principais padrões envolvidos na estruturação da assembleia de peixes em um riacho de encosta, denominado rio Vermelho, bacia hidrográfica do Atlântico leste, Antonina, Paraná, Brasil.

Esta tese foi estruturada na forma de três capítulos, os quais foram elaborados no formato de artigos científicos para posterior publicação. O primeiro fornece um panorama geral da composição taxonômica da ictiofauna e explora seus padrões de estruturação espacial, levando-se em consideração os efeitos das escalas de meso-habitat e trecho amostral ao longo do gradiente longitudinal do riacho. O segundo aborda a estrutura trófica da assembleia de peixes, identificando os recursos alimentares utilizados, bem como a composição e distribuição espacial das guildas tróficas ao longo do gradiente. O terceiro e último capítulo, investiga os padrões ecomorfológicos, procurando entender por meio das correlações entre a morfologia e a ecologia, os possíveis mecanismos morfológicos/funcionais responsáveis pela utilização dos recursos alimentares e do uso do habitat pelas espécies. Ressalta-se ainda, que nos dois primeiros capítulos, maior atenção foi dada às variações longitudinais, uma vez que os efeitos sazonais, embora contemplados ao longo do período de um ano de coletas, mostraram-se menos influentes, após prévias comparações estatísticas, sobre os padrões de estruturação espacial e do uso dos recursos alimentares pela assembleia de peixes.

2 METODOLOGIA GERAL

2.1 Área de estudo

Este estudo foi realizado em três trechos, denominados cabeceira, meio e foz do rio Vermelho, bacia hidrográfica do Atlântico leste brasileiro (Figura 1). O rio Vermelho está inserido nos limites da recém instituída Reserva Particular do Patrimônio Natural – RPPN Morro da Mina, entre os municípios litorâneos de Antonina e Morretes – estado do Paraná, Sul do Brasil. Esta reserva situa-se à aproximadamente 80 km da capital do estado, Curitiba, e possui área de 2.307,15 ha, a qual é gerenciada pela Organização Não Governamental (ONG), Sociedade de Pesquisa em Vida Selvagem e Educação Ambiental – SPVS. A RPPN Moro da Mina encontra-se em boas condições de conservação, apresentando diversas áreas com vegetação contínua, entretanto, devido a atividades tais como, extração de minério de ferro, corte seletivo de madeira, extração de palmito e criação de búfalos até o início da década de 1980, várias de suas formações encontram-se em estágios iniciais de regeneração. O rio Vermelho nasce na região serrana da reserva e desemboca no rio Xaxim, que por sua vez conecta a malha hidrográfica da região à baía de Antonina (Figura 1).

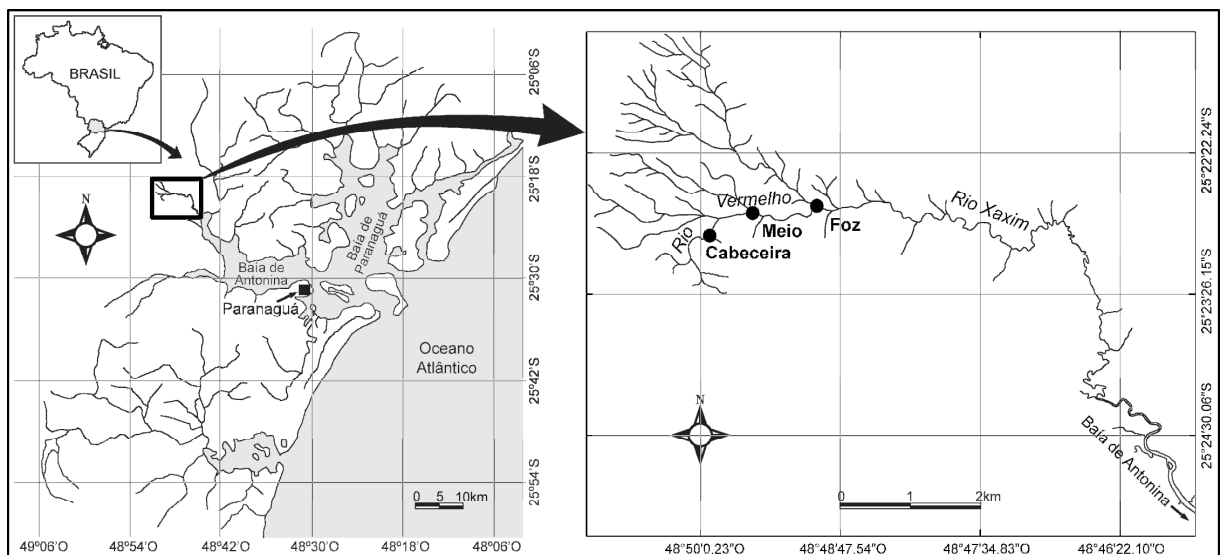


Figura 1. Localização do rio Vermelho, bacia hidrográfica do Atlântico leste, Antonina, Paraná, Brasil. • = Trechos amostrais; → = Direção do fluxo.

Embora seja localmente denominado de rio, suas características estruturais e hidrológicas refletem um ambiente de riacho. Trata-se, portanto, ao longo de toda sua extensão, de um riacho de 3º ordem segundo a classificação de Strahler (Allan, 1995) e típico da Mata Atlântica nos conceitos de Weitzman *et al.* (1996): pequeno, com aproximadamente 3 km de

extensão, relativamente estreito, entre 2 a 5,5 metros de largura, com trechos de correnteza rápida, alternados por áreas de remansos e poços não muito profundos. Suas águas transparentes são relativamente frias devido a densa cobertura vegetal, enquanto que o fundo é composto predominantemente por matações e seixos nas regiões de cabeceira e meio e por areia com folhiço nas curvas e poções a jusante (obs. pess.). Ao longo do seu curso recebe de ambas as suas margens, pequenos tributários de 1º e 2º ordem, muitos deles intermitentes, e mesmo apresentando acentuado gradiente longitudinal, não possui nenhuma barreira geográfica, como cachoeiras, que impeça o trânsito dos peixes.

O clima desta região, de acordo com a classificação de Koeppen (Maack, 1981), é o Af, tipo pluvial tropical de transição, com temperatura média do mês mais frio superior à 17°C. Trata-se de clima úmido, sem uma marcada sazonalidade no regime de chuvas, porém com estágios mais secos durante os meses de abril a setembro e estágios mais chuvosos durante os meses de outubro a março (Figura 2). As geadas são raras e as precipitações anuais oscilam entre 2.500 e 3.000 mm. De acordo com Velloso *et al.* (1991) as principais tipologias vegetais encontradas na região são: formações pioneiras de influência fluvio-marinha (manguezais e restingas) e fluvial (brejos e várzeas) no domínio das terras baixas, enquanto que nos domínios serranos da reserva encontra-se a Floresta Ombrófila Densa sub-montana e aluvial.

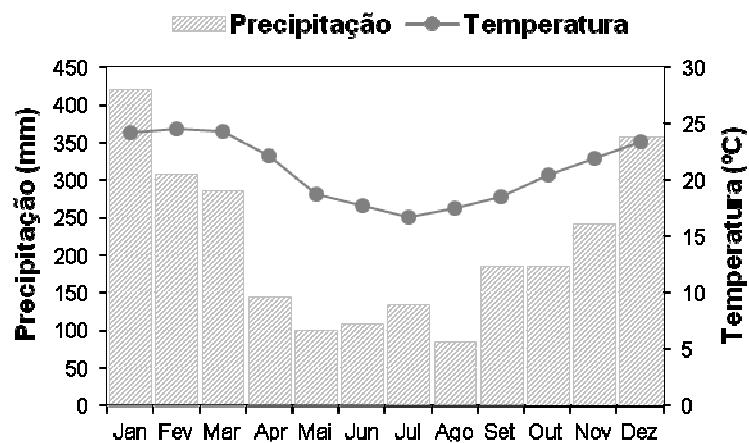


Figura 2. Temperatura e precipitação média mensal da região de Antonina – Paraná, Brasil. (Dados referentes ao período de janeiro de 1999 a dezembro de 2009). Fonte: SIMEPAR.

2.2 Trechos e unidades amostrais

Foram amostrados três trechos do rio Vermelho, com cerca de 50 m de extensão cada, compreendendo as seguintes porções: Cabeceira ($25^{\circ}21'54,12''S$, $48^{\circ}49'55,56''W$, elevação de 145 m), trecho a montante, caracterizado pelo predomínio de corredeiras pouco profundas, com substrato rochoso (rocha contínua e matacões) e densa cobertura vegetal (Figura 3a); Meio ($25^{\circ}21'45,12''S$, $48^{\circ}49'35,58''W$, elevação de 80 m), trecho a jusante da cabeceira, compreendendo a porção intermediária do riacho e caracterizada pela presença tanto de corredeiras moderadas como por regiões de remanso e poção, com predomínio de substrato arenoso/rochoso e cobertura vegetal de densa a moderada (Figuras 3b e 3c); e Foz ($25^{\circ}21'42,72''S$, $48^{\circ}48'56,34''W$, elevação de 45 m), trecho a jusante, próximo a sua confluência com o rio Xaxim, caracterizado por remansos, muitos deles como poções, com predomínio de substrato arenoso/argiloso e cobertura vegetal moderada (Figura 3d).



Figura 3. Características hidrológicas e estruturais dos diferentes trechos amostrais do rio Vermelho, bacia hidrográfica do Atlântico leste, Antonina, Paraná, Brasil. **a)** Corredeira da cabeceira; **b)** Remanso do meio; **c)** Corredeira moderada do meio e **d)** Poção da foz.

As unidades amostrais foram selecionadas de acordo com as características hidrológicas e estruturais de cada trecho e enquadradas em diferentes meso-habitats (*e. g.*

corredeiras, remansos e poções). A categorização desses meso-habitats foi determinada através dos valores médios das variáveis fluxo e profundidade, registradas durante uma fase inicial de estudos, denominada coleta piloto. Detalhes das características estruturais e hidrológicas de cada unidade amostral/meso-habitat estão resumidos na Tabela 1.

Tabela 1. Valores médios das variáveis hidrológicas adotadas durante a fase inicial de estudos para determinar as unidades amostrais do rio Vermelho, bacia hidrográfica do Atlântico leste, Antonina, Paraná, Brasil. UA = unidade amostral.

	Unidade amostral	Meso-habitat	Comprimento (m)	Fluxo (m.s ⁻¹)	Profundidade (cm)	Largura (m)
Cabeceira	UA1	Corredeira	13,4	6,96	8,3	3,4
	UA2	Poção	9,7	3,73	20,5	4,3
	UA3	Corredeira	11,5	6,39	10,7	3,0
	UA4	Remanso	12,5	5,59	18,3	2,9
Meio	UA 1	Poção	8,2	1,22	27,3	2,4
	UA 2	Corredeira	8	5,66	6,5	2,4
	UA 3	Remanso	8,5	1,20	18,9	3,0
	UA 4	Corredeira	6	3,80	9,7	2,2
	UA 5	Remanso	11	0,41	19	4,1
	UA 6	Poção	10	0,43	30,6	3,5
Foz	UA 1	Remanso	15	1,55	18,1	3,1
	UA 2	Corredeira	14,5	3,67	13,6	3,9
	UA 3	Poção	12	0,80	32,6	5,2

2.3 Amostragem

Os peixes foram coletados trimestralmente (quatro fases de campo), durante o período de maio de 2009 a fevereiro de 2010. As espécies capturadas foram identificadas de acordo com chaves específicas e consulta a taxonomistas do Museu de História Natural Capão da Imbuia (Curitiba - PR) e da Coleção Ictiológica do Nupélia (UEM/Maringá - PR). A captura dos peixes foi realizada por meio de pesca elétrica, utilizando-se um gerador elétrico TOYAMA[®], com corrente alternada de 127 volts e 6 ampères. As unidades amostrais foram bloqueadas com redes de arrasto (malha 3 mm) para evitar o escape dos peixes, realizando-se três passadas sucessivas dos puçás. As amostras contabilizaram os indivíduos capturados nos puçás e aqueles retidos nas redes de arrasto. Os peixes foram sacrificados em solução de benzocaína 10% e posteriormente fixados e mantidos em solução de formol 10%.

Em laboratório os espécimes foram contabilizados, pesados, medidos, quanto as distâncias lineares e áreas do olho e das nadadeiras, as quais foram utilizadas no cálculo dos índices ecomorfológicos (ver anexo 2) e eviscerados para a remoção dos estômagos e análise de seus conteúdos. Foram depositados 97 espécimes pertencentes a 13 espécies na Coleção Ictiológica do Nupélia da Universidade Estadual de Maringá. O número de tomo dos lotes destes espécimes são os seguintes: NUP9742; NUP9541; NUP9572; NUP9579; NUP9580; NUP9584; NUP9591; NUP9594; NUP9529; NUP9578; NUP9586; NUP9593; NUP9526; NUP9568; NUP9576; NUP9590; NUP9595; NUP9525; NUP9528; NUP9577; NUP9582; NUP9583; NUP9588; NUP9527; NUP9587; NUP9570; NUP9569; NUP9592; NUP9524; NUP9465; NUP9581; NUP9585; NUP9589; NUP9567 e podem ser consultados através da página da coleção na internet através do link www.nupelia.uem.br/colecao.

2.4 Variáveis ambientais

Variáveis hidrológicas e da complexidade estrutural do habitat foram tomadas em cada unidade amostral onde os peixes foram amostrados. Em campo, foram registradas a temperatura da água (°C), com termômetro de mercúrio, e o oxigênio dissolvido (mg.l^{-1}) com oxímetro digital (YSI[®] 550A). No laboratório foram mensurados o pH e a condutividade ($\mu\text{S/cm}$) com um potenciômetro digital (Digimed[®]), a partir de amostras de água coletadas nas unidades amostrais. A velocidade do fluxo (m.s^{-1}), medida através de um fluxímetro (General Oceanics[®]), foi determinada como a média aritmética de três observações para cada unidade amostral. Para tanto as unidades foram subdivididas em três porções equidistantes longitudinalmente, sendo as medidas do fluxo tomadas no centro de cada uma delas. Similarmente, a profundidade média (cm), mensurada com uma fita métrica, foi determinada através de cinco medidas equidistantes ao longo do eixo transversal do riacho, nos mesmos pontos onde o fluxo foi registrado. A largura do canal (m) foi tomada ao longo do mesmo eixo transversal onde a profundidade foi estimada, sendo determinada como a média aritmética de três observações para cada unidade amostral.

Em adição às variáveis físico-químicas, foram registradas outras características do habitat tais como: presença/ausência de vegetação aquática e de outras estruturas como troncos e galhos, restos de madeira e folhço, além da composição percentual das diferentes categorias de substrato. O substrato foi quantificado a partir da inspeção visual do leito do riacho, estabelecendo-se um percentual relativo para cada categoria observada. As categorias do substrato foram enquadradas em classes de tamanho, de acordo com as definições de

Gordon *et al.* (1992): rocha (substrato contínuo), matacão (>80 mm de diâmetro), seixos (25 – 50 mm), cascalho (5 – 15 mm), areia (<15 mm) e areia/argila (mistura de areia com partículas de silte). Informações acerca da cobertura vegetal em cada meso-habitat foram avaliadas de acordo com Denicola *et al.* (1992), os quais recomendam quatro classes de sombreamento: aberto, parcialmente sombreado, sombreado e fortemente sombreado.

2.5 Análise da dieta

Os conteúdos estomacais e intestinais foram identificados sob microscópio estereoscópico e óptico até o menor nível taxonômico possível (Pérez, 1988; Borrer & DeLong, 1988) e consulta a especialistas. A contribuição de cada item alimentar para a composição da dieta das espécies foi determinada pelo método volumétrico (Hyslop, 1980), no qual se registra o volume de cada item, obtendo-se a porcentagem em relação ao volume total de todos os conteúdos estomacais. O volume foi obtido de duas maneiras: pelo deslocamento da coluna d'água, utilizando-se uma bateria de provetas graduadas, quando estes apresentavam volume superior a 0,1ml e através de placa milimetrada, onde o volume foi obtido em mm³ e posteriormente transformado em ml, quando este foi inferior a 0,1ml (Hellowel & Abel, 1971). Para as espécies detritívoras, o conteúdo alimentar do primeiro terço do intestino foi retirado e estimado quanto ao seu volume total sobre placa milimetrada e posteriormente analisado sob microscópio óptico, estimando-se visualmente a quantidade dos itens microscópicos (*e. g.* algas, detrito e sedimento) e convertendo-os em volume percentual (ml). Para descrever os padrões de variação espacial e facilitar a visualização gráfica dos resultados, os itens alimentares foram agrupados nas seguintes categorias: inseto aquático, inseto terrestre, outros invertebrados terrestres, outros invertebrados aquáticos, peixes, vegetal alóctone, algas e detrito/sedimento (APÊNDICE 1).

REFERÊNCIAS

- Abilhoa, V. & L. P. Bastos. 2009. Fish, Cubatão river basin, Atlantic Rainforest stream, Paraná, Brazil. *Check List*, 5(1): 8-18.
- Abilhoa, V., J. R. S. Vitule & H. Bornatowski. 2010. Feeding ecology of *Rivulus luelingi* (Aplocheiloidei: Rivulidae) in a Coastal Atlantic Rainforest stream, southern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 8(4): 1-6.
- Allan, J. D. 1995. *Stream ecology: structure and function of running waters*. Boundary Row, London, Chapman & Hall, 388 p.
- Almeida, F. F. M. & C. D. R. Carneiro. 1998. Origem e evolução da Serra do Mar. *Revista Brasileira de Geociências*, 28: 135–150.
- Aranha, J. M. R. & E. P. Caramaschi. 1999. Estrutura populacional, aspectos da reprodução e alimentação dos Cyprinodontiformes (Osteichthyes) de um riacho do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 16(1): 637-651.
- Aranha, J. M. R., M. R. Braga & J. R. S. Vitule. 2008. Reproduction period of *Mimagoniates microlepis* (Steindachner, 1876) (Characidae, Glandulocaudinae) from an Atlantic Forest Stream in Southern Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 51(2): 345-351.
- Barreto, A. P. & J. M. R. Aranha. 2005. Assembleia de peixes de um riacho de Floresta Atlântica: composição e distribuição espacial (Guaraqueçaba, Paraná, Brasil). *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 27(2): 153-160.
- Barreto, A. P. & J. M. R. Aranha. 2006. Alimentação de quatro espécies de Characiformes de um riacho da Floresta Atlântica, Guaraqueçaba, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23: 779-788.
- Bizerril, C. R. S. F. 1994. Análise taxonômica e biogeográfica da ictiofauna de água doce do leste brasileiro. *Acta Biologica Leopoldensia*, 16(1): 51–80.
- Borror, J. D. & D. M. DeLong. 1988. *Introdução ao estudo dos insetos*. São Paulo, Edgar Bluchet Ltda, 653p.
- Brasil. Decreto Federal nº. 90.883 de 31/01/1985. Institui Área de Proteção Ambiental De Guaraqueçaba. *Diário Oficial da União*.
- Castro, R. M. C. 1999. Evolução da ictiofauna de riachos sul-americanos: padrões gerais e possíveis processos causais. Pp. 139-155. In: Caramaschi, E. P., R. Mazzoni & P. R. Peres-Neto. *Ecologia de peixes de riachos*. Série Oecologia Brasiliensis, Rio de Janeiro, 260p.
- Denicola, D. M., K. D. Hogland & S. C. Roemer. 1992. Influence of canopy cover on spectral irradiance and periphyton assemblages in a prairie stream. *Journal of the North American Benthological Society*, 11: 391-404.

- Fogaça, F. N. O., J. M. R. Aranha & M. L. P. Ester. 2003. Ictiofauna do rio do Quebra (Antonina-PR, Brasil): Ocupação espacial e hábito alimentar. *Interciência*, 28(3): 168-173.
- Gordon, N. D., T. A. McMahon & B. L. Finlayson. 1992. *Stream hydrology: an introduction for ecologists*. Chichester, John Wiley & Sons, 526p.
- Hellawel, J. M. & R. A. Abel. 1971. A rapid volumetric method for the analysis of the food of fishes. *Journal of Fish Biology*, 3: 29-37.
- Hyslop, E. J. 1980. Stomach contents analysis: a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 17: 411-429.
- Lowe-McConnell, R. H. 1999. *Estudos ecológicos de comunidade de peixes tropicais*. São Paulo, Edusp, 535p.
- Maack, R. 1981. *Geografia física do estado do Paraná*. Rio de Janeiro, J. Olympio, 452p.
- Menezes, N. A., R. M. C. Castro, S. H. Weitzman & M. J. Weitzman. 1990. Peixes de riacho da floresta costeira atlântica brasileira: um conjunto pouco conhecido e ameaçado de vertebrados. Pp. 290-295 In: Watanabe, S. (coordenador). *II Simpósio de ecossistemas da costa sul e sudeste brasileira: estrutura, função e manejo*. Águas de Lindóia, Academia de Ciências do Estado de São Paulo, 448p.
- Menezes, N. A., S. H. Wzmeitan, O. T. Oyakawa, F. C. T. Lima, R. M. C. Castro & M. J. Weitzman. 2007. *Peixes de água doce da Mata Atlântica: lista preliminar das espécies e comentários sobre conservação de peixes de água doce neotropicais*. São Paulo, Museu de Zoologia - Universidade de São Paulo, 408p.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. Fonseca & J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853-858.
- Oyakawa, O. T., A. Akama, K. C. Mautari & J. C. Nolasco. 2006. *Peixes de riacho da Mata Atlântica nas unidades de conservação do vale do rio Ribeira de Iguape no estado de São Paulo*. São Paulo, Neotrópica, 201p.
- Peréz, G. R. 1988. *Guia para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos de Departamento de Antioquia*. Fen Colombia, Colciências, 217p.
- Ribeiro, A. C. 2006. Tectonic history and the biogeography of the freshwater fishes from the coastal drainages of eastern Brazil: an example of faunal evolution associated with a divergent continental margin. *Neotropical Ichthyology*, 4(2): 225-246.
- Vari, R. P. & L. R. Malabarba. 1998. Neotropical ichthyology: an overview. Pp. 1-11. In: Malabarba, L. R., R. E. Reis, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena. (Eds). *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Porto Alegre, Edipucrs, 603p.

- Velloso, H. P., A. L. R. Rangel-Filho & J. C. A. Lima. 1991. Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. Rio de Janeiro, Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística - Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, 124p.
- Vitule, J. R. S., M. R. Braga & J. M. R. Aranha. 2008. Ontogenetic, spatial and temporal variations in the feeding ecology of *Deuterodon langei* Travassos, 1957 (Telesotei: Characidae) in a Neotropical stream in the Atlantic rainforest, southern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 6(2): 211-222.
- Weitzman, S. H., L. Palmer, N. A. Menezes & J. R. Burns. 1996. Maintaining tropical and subtropical forest-adapted fishes (especially the species of *Mimagoniates*) (part 1). *Tropical Fish Hobbyist*, 44(10): 184-194.

3 ESTRUTURA E COMPOSIÇÃO DA ASSEMBLEIA DE PEIXES AO LONGO DO GRADIENTE LONGITUDINAL DE UM RIACHO DA ENCOSTA ATLÂNTICA, BRASIL: EVIDÊNCIAS DE EFEITOS EM ESCALA DE MESO-HABITAT

RESUMO

Este estudo descreve e compara em escala longitudinal (cabeceira, meio e foz) e de meso-habitats, a estrutura e composição da assembleia de peixes de um riacho da encosta Atlântica, Brasil. Coletas foram realizadas trimestralmente, totalizando quatro fases de campo, entre maio de 2009 e fevereiro de 2010. De acordo com as características do fluxo e da profundidade média do riacho, as unidades amostrais em cada trecho, foram enquadradas em meso-habitats de corredeiras, poções e remansos, onde tanto os peixes, capturados através de pesca elétrica quanto as variáveis ambientais foram quantificadas. Dados físico-químicos evidenciaram que as condições ambientais foram distintas entre os meso-habitats e principalmente entre os trechos amostrais. Foram capturados 1495 indivíduos pertencentes à 29 espécies, das quais 15 foram registradas na cabeceira, 18 no meio e 22 na foz. Destas, apenas *Deuterodon langei*, *Characidium lanei*, *Characidium pterosticum*, *Acentronichthys leptos*, *Rhamdia quelen*, *Hollandichthys multifasciatus*, *Schizolecis guntheri*, *Mimagoniates microlepis* e *Synbranchus marmoratus* ocorreram ao longo de todo o riacho. A riqueza e a diversidade de Shannon tenderam a aumentar, enquanto que a diversidade *beta* indicou maiores taxas de adição em detrimento a substituições de espécies ao longo do gradiente longitudinal. Para os escores do primeiro eixo da análise de correspondência desordenada (ACD1), a interação entre trecho e meso-habitat foi significativa, revelando que a estrutura da assembleia diferiu significativamente nas duas escalas ($F_{4,43} = 13,19$; $p < 0,05$; LSD $p < 0,05$), enquanto que para os escores da ACD2, a estrutura diferiu apenas entre os trechos ($F_{2,49} = 18,81$; $p < 0,05$). Esses resultados evidenciam que a ictiofauna do rio Vermelho esteve estruturada de acordo com múltiplas escalas espaciais, sendo que as principais diferenças entre os meso-habitats estiveram relacionadas com a morfologia corporal das espécies, o que possivelmente implica em interações ecológicas e funcionais distintas em nível de meso-escala.

Palavras-chaves: Ictiofauna. Estrutura espacial. Riqueza. Diversidade. Meso-escala.

3 FISH ASSEMBLAGES STRUCTURE AND COMPOSITION ALONG THE LONGITUDINAL GRADIENT OF A COASTAL ATLANTIC STREAM, BRAZIL: EFFECTS EVIDENCES IN MESOHABITAT SCALE

ABSTRACT

This study describes and compare in longitudinal scale of sections (headwater, middle and lowland) and mesohabitats samples the structure and composition of the fish assemblage of a coastal Atlantic stream, Brazil. Samples were carried quarterly, totaling four field phases, from May 2009 to February 2010. According to the flow characteristics and the depth of the stream, the sampling units in each section, were grouped into meso-habitats of riffles, pools and backwaters, where both, fish, caught by electrofishing, and environmental variables were quantified. Physical and chemical data showed that environmental conditions were different among the mesohabitats and mainly among sampling sections. We captured 1495 individuals belonging to 29 species, of which 15 were recorded at the headwater, 18 at the middle and 22 at the lowland. Of these, only *Deuterodon langei*, *Characidium lanei*, *Characidium pterosticum*, *Acentronichthys leptos*, *Rhamdia quelen*, *Hollandichthys multifasciatus*, *Schizolecis guntheri*, *Mimagoniates microlepis* and *Synbranchus marmoratus* occurred along the stream. The richness and Shannon diversity tended to increase, while beta diversity indicated highest rates of addition than turnover of species along the longitudinal gradient. For the scores of the first axis of Detrended Correspondence Analysis (ACD1), the interaction between section and mesohabitat was significant, revealing that the assemblage structure differed significantly in the two scales ($F_{4,43} = 13.19$; $p < 0.05$; LSD test $p < 0.05$), while for the ACD2 scores, the structure differed only among the sections ($F_{2,49} = 18.81$; $p < 0.05$). These results show that the fish fauna of the rio Vermelho was structured according to multiple spatial scales, and the main differences among the meso-habitats were related to body shape of the species, which possibly implies in different ecological and functional interactions at meso-scale level.

Keywords: Ichthyofauna. Structure spatial. Richness. Diversity. Meso-scale.

3.1 Introdução

Entender o funcionamento dos sistemas fluviais, bem como identificar os mecanismos que ditam a estruturação das comunidades aquáticas, é um dos principais desafios da ecologia de água doce (Vannote *et al.*, 1980; Ward, 1989; Junk *et al.*, 1989). Uma abordagem coerente para compreender tais mecanismos é comparar comunidades que ocorrem ao longo de gradientes ambientais, tais como, aqueles gerados através de diferenças fluviais e geomorfológicas ao longo de rios e riachos (Angermeier & Karr, 1983; Baptista *et al.*, 1998; Pouilly *et al.*, 2006; Ibanez *et al.*, 2007). Vannote *et al.* (1980) foram os primeiros a comparar e sistematizar o funcionamento das comunidades de riachos, propondo o Conceito de Continuidade de Rios - CCR, o qual descreve os padrões e processos esperados ao longo de um gradiente longitudinal. No modelo do CCR, a composição e função da fauna, em uma dada posição do riacho, são determinadas pelas variações das características hidrológicas e geomorfológicas do sistema. Em outras palavras, o conceito enfatiza a substituição e a adição de espécies ao longo do gradiente, com uma maximização da diversidade nas porções intermediárias do rio, a qual comumente apresenta maior variabilidade ambiental.

Mudanças longitudinais na estrutura e riqueza das assembleias de peixes têm sido largamente registradas tanto em de rios temperados (Matthews, 1998), quanto em riachos tropicais (Winemiller & Leslie, 1992; Mazzoni & Lobón-Cerviá, 2000; Petry & Schulz, 2006; Ferreira & Petreire Jr., 2009), sugerindo processos longitudinais comuns, independentes da taxonomia e história evolutiva das espécies, convergindo a estruturação dessas assembleias (Ibanez *et al.*, 2009). A riqueza local de peixes usualmente aumenta ao longo do gradiente cabeceira-foz, sendo frequentemente atribuído ao aumento do tamanho do habitat, da diversidade dos habitats ou de ambos (*e. g.* medida como uma função da largura do riacho, profundidade, volume, descarga, velocidade da corrente e composição do substrato) (Balon *et al.*, 1986; Oberdorff *et al.*, 2001). Ademais, as condições físicas e químicas nas cabeceiras são mais instáveis, fazendo com que poucas espécies sejam capazes de sobreviver em tais condições, em contraposição a regiões mais estáveis e diversas rio abaixo (Matthews & Styron, 1981).

Entretanto, os processos de substituição, adição ou alteração na abundância das espécies, que conduzem às mudanças longitudinais, devem ser avaliados com maior detalhe, uma vez que tais processos podem atuar de forma distinta sobre diferentes escalas espaciais (Rahel & Hubert, 1991). Em escalas locais, riachos são estruturalmente complexos e podem ser subdivididos em mosaicos de meso-habitats (*e. g.* corredeiras, remansos e poções), os

quais são claramente delimitados por diferentes combinações de fluxo, profundidade e composição do substrato (Angermeier & Schlosser, 1989; Langeani *et al.*, 2005). Esses meso-habitats desempenham um importante papel na estruturação das assembleias de peixes, uma vez que as diferenças entre eles abrangem diversas estruturas físicas. Tais estruturas, como rochas, galhos, folhas, macrófitas e algas, servem como substratos para a alimentação, refúgios contra predadores e sítios para a reprodução e/ou recrutamento das diferentes espécies (Matthews, 1998). Assim, é esperado que cada meso-habitat apresente uma ictiofauna peculiar em resposta a tais conjuntos particulares de características ambientais.

Riachos da encosta Atlântica, a despeito de suas pequenas dimensões de drenagem, apresentam uma das mais ricas e ecologicamente complexas ictiofaunas da região neotropical (Vari & Malabarba, 1998). Tais ambientes representam pequenos e intermediários corpos d'água que suportam espécies de pequeno porte, menores que 15 cm (Castro, 1999), com limitada distribuição geográfica, baixa capacidade de dispersão, elevado endemismo e alta dependência da vegetação ripária para a alimentação (Sabino & Castro, 1990; Aranha *et al.*, 1998; Esteves & Aranha, 1999; Esteves & Lobón-Cerviá, 2001). A fauna aquática, juntamente com a fauna e flora terrestres da Floresta Atlântica, é uma das mais ricas e também mais ameaçadas do mundo, o que eleva esse ecossistema ao *status* de *hotspots* da biodiversidade mundial para a conservação (Myers *et al.*, 2000). Entretanto, proporcionalmente as suas elevadas diversidades e tipos de habitats, riachos da encosta Atlântica são ambientes ainda pouco estudados e os escassos estudos que avaliaram a ictiofauna ao longo do gradiente longitudinal não levaram em conta o uso diferencial dos meso-habitats pelas espécies (Peres-Neto *et al.*, 1995; Mazzoni & Lobón-Cerviá, 2000; Ferreira & Petrere Jr., 2009). Assim, o conhecimento sobre esses ecossistemas é ainda insuficiente para definir os padrões e processos que atuam sobre a estruturação das assembleias de peixes, especialmente aqueles em escalas menores, tais como as de meso-habitat.

Partindo-se da premissa de que, tanto os efeitos em escala longitudinal (*e. g.* cabeceira, meio e foz), quanto os de meso-escala (*e. g.* corredeira, remanso e poção) influenciam a ictiofauna, o objetivo do presente estudo foi descrever e comparar a estrutura e composição da assembleia de peixes de um riacho da encosta Atlântica, denominado rio Vermelho, bacia hidrográfica do Atlântico leste, Antonina, Paraná, Brasil.

3.2 Material e Métodos

3.2.1 Análise dos dados

Os padrões de variabilidade ambiental entre os trechos (*e. g.* cabeceira, meio e foz) e meso-habitats (*e. g.* corredeira, remanso e poção) foram identificados através da análise de componentes principais (ACP), aplicada sobre a matriz de correlação de Pearson das variáveis abióticas. Devido a baixa variabilidade, as variáveis temperatura, oxigênio dissolvido, condutividade, pH, e presença/ausência de macrófitas e restos de madeira foram retiradas da ACP. O critério adotado para a retenção e interpretação dos eixos (componentes principais) seguiu o modelo de aleatorização de *Broken-Stick*, no qual se interpreta somente aqueles que apresentam autovalores maiores do que os gerados ao acaso. Para verificar possíveis efeitos da interação entre trecho e meso-habitat sobre as condições abióticas, os escores do primeiro eixo significativo da ACP foram testados através de análise de variância bifatorial (ANOVA). Os pressupostos da ANOVA foram examinados através dos testes de Shapiro-Wilk para a normalidade dos dados e de Levene para a homogeneidade das variâncias. O teste de Fisher LSD, de múltipla comparação, foi aplicado para verificar quais médias diferiram entre si.

A riqueza específica e os índices de diversidade de Shannon e equitabilidade de Pielou (Magurran, 1988), calculados a partir da matriz de abundância das espécies, foram usados como descritores da assembleia. A diversidade *beta* (β_2), calculada como forma de avaliar a proporção de adições e substituições de espécies ao longo do gradiente longitudinal, foi obtida através do índice de Harrison *et al.* (1992). β_2 mede o montante pelo qual a diversidade regional excede a diversidade máxima obtida localmente e atinge valor zero se as estações amostrais adjacentes compartilharem todas as espécies, enquanto que seu aumento indica aumento no grau de substituições de espécies (Petry & Schulz, 2006).

Os dados de captura de cada espécie foram convertidos em densidades (*e. g.* n°. indivíduos/m³) para cada unidade amostral. A partir desses dados, os padrões de espacialidade da assembleia foram descritos através da análise de correspondência destendenciada (ACD), combinando-se as densidades de cada trecho com as densidades de cada meso-habitat amostral. Nesta análise, foram retidos e interpretados somente aqueles eixos que apresentaram autovalores > 0,20 (Manly, 2005). Similarmente à ACP, os escores dos dois primeiros eixos da ACD foram submetidos a análise de variância bifatorial (ANOVA), para verificar possíveis efeitos significativos da interação entre trecho e meso-habitat amostral sobre a estrutura da

assembleia de peixes, assumindo-se os pressupostos de normalidade e homogeneidade dos dados. Posteriormente, aplicou-se o teste de Fisher LSD de múltipla comparação, para verificar quais médias e, conseqüentemente, quais trechos/meso-habitats diferiram entre si. As análises multivariadas e os índices de diversidade foram realizados no aplicativo PAST versão 2.01. Os gráficos de dispersão, as análises de variância (ANOVAs) e os testes de múltipla comparação, bem como os de normalidade e homocedasticidade (pressupostos) foram realizados no programa STATISTICA versão 7.0.

3.3 Resultados

3.3.1 Condições ambientais

As maiores variações observadas para os parâmetros ambientais, estiveram relacionadas com o fluxo, que diminuiu e a profundidade média e a largura do canal que aumentaram ao longo do gradiente longitudinal (Tabela 1). Por outro lado, temperatura, oxigênio dissolvido, pH e condutividade variaram pouco no sentido cabeceira-foz. Entre os meso-habitats, corredeiras apresentaram maior fluxo e poções, maior profundidade média.

Tabela 1. Média \pm desvio padrão das variáveis abióticas, substrato predominante e cobertura vegetal para os diferentes meso-habitats dos trechos de cabeceira, meio e foz do rio Vermelho, bacia hidrográfica do Atlântico leste, Antonina, Paraná, Brasil. Prof. = profundidade, Larg. = largura, Temp. = temperatura, OD = oxigênio dissolvido, Cond. = condutividade, FS = fortemente sombreado; S = sombreado; PS = parcialmente sombreado; A = aberto. Desvios representam a variabilidade ambiental ao longo de um ano de coletas (quatro fases de campo durante o período de maio de 2009 a fevereiro de 2010).

	Meso-habitat	Fluxo (m.s ⁻¹)	Prof. (cm)	Larg. (m)	Temp. (°C)	OD (mg.l ⁻¹)	pH	Cond. (µS/cm)	Substrato predominante	Cobertura vegetal
Cabeceira	Corredeira	7,0 \pm 2,1	10,6 \pm 2,9	3,1 \pm 0,9	20,0 \pm 2,4	7,7 \pm 1,2	7,0 \pm 0,4	45,1 \pm 4,9	Rocha cont.	FS
	Poção	4,4 \pm 2,2	21,8 \pm 4,8	4,1 \pm 1,0	20,1 \pm 2,5	7,8 \pm 0,9	7,2 \pm 0,4	41,6 \pm 2,6	Matacão	FS
	Corredeira	6,6 \pm 1,8	14 \pm 5,9	2,9 \pm 1,0	20,1 \pm 2,3	7,4 \pm 1,4	7,3 \pm 0,3	42,1 \pm 2,3	Matacão	FS
	Remanso	5,5 \pm 1,8	23,4 \pm 8,3	2,6 \pm 1,0	20,1 \pm 2,3	7,9 \pm 1,5	7,4 \pm 0,3	41,8 \pm 1,2	Rocha cont.	S
Meio	Poção	1,7 \pm 1,8	28,1 \pm 5,1	2,7 \pm 0,4	20,6 \pm 2,4	8,0 \pm 0,7	6,5 \pm 0,5	40,7 \pm 1,6	Cascalho	S
	Corredeira	6,4 \pm 1,8	8,2 \pm 2,2	2,6 \pm 0,3	20,5 \pm 2,3	7,8 \pm 0,5	7,0 \pm 0,6	39,3 \pm 4,2	Seixo	PS
	Remanso	2,0 \pm 1,5	21,5 \pm 8,2	2,8 \pm 0,4	20,6 \pm 2,2	7,1 \pm 0,4	7,1 \pm 0,4	39,4 \pm 4,0	Matacão	PS
	Corredeira	6,5 \pm 3,1	12,0 \pm 5,2	2,0 \pm 0,8	20,7 \pm 2,4	7,5 \pm 0,7	7,2 \pm 0,3	39,4 \pm 4,8	Matacão	PS
	Remanso	1,2 \pm 1,5	21,6 \pm 4,7	3,7 \pm 0,2	20,6 \pm 2,3	7,3 \pm 0,7	7,2 \pm 0,4	39,3 \pm 4,3	Cascalho	PS
	Poção	0,7 \pm 0,6	31,9 \pm 6,4	3,5 \pm 0,3	20,7 \pm 2,3	7,6 \pm 1,0	7,2 \pm 0,4	39,3 \pm 4,4	Cascalho	A
Foz	Remanso	2,1 \pm 1,0	35,2 \pm 20,0	3,9 \pm 0,8	20,4 \pm 3,3	7,5 \pm 1,1	6,1 \pm 0,2	38,8 \pm 4,4	Areia	PS
	Corredeira	4,2 \pm 1,4	26,4 \pm 22,7	4,2 \pm 1,0	20,5 \pm 3,3	7,3 \pm 1,0	6,7 \pm 0,6	36,6 \pm 5,2	Areia	PS
	Poção	1,4 \pm 1,5	45,9 \pm 29,7	5,4 \pm 1,1	20,5 \pm 3,3	7,6 \pm 0,9	6,7 \pm 0,5	39,9 \pm 1,7	Areia/argila	PS

O primeiro e único eixo retido da análise de componentes principais (ACP1) explicou 42,3% da variabilidade dos dados e segregou, em primeiro plano, os trechos amostrais ao longo do gradiente ambiental (Figura 1). Com escores mais negativos, todos os meso-habitats da cabeceira e as corredeiras do meio apresentaram maior velocidade do fluxo e substrato rochoso, enquanto que no extremo positivo, ambientes da foz foram mais profundos e largos, bem como apresentaram substrato com menor granulometria, além de serem mais estruturados com a presença de troncos/galhos e folhiço. Remansos e poções do meio e corredeiras da foz posicionaram-se na região intermediária deste gradiente.

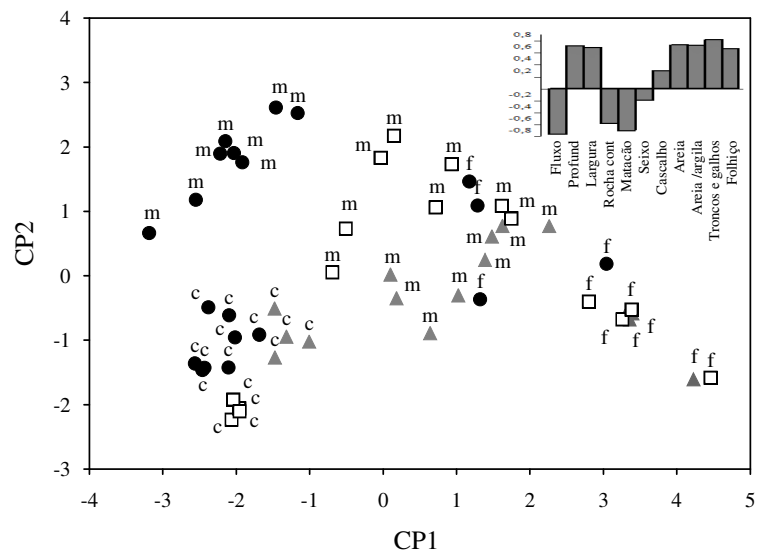


Figura 1. Ordenação dos trechos e meso-habitats amostrais, ao longo do gradiente ambiental produzido pelos dois primeiros eixos da análise de componentes principais (CP1 e CP2), aplicada sobre a matriz de correlação das variáveis abióticas do rio Vermelho, bacia hidrográfica do Atlântico leste, Antonina, Paraná, Brasil. c = cabeceira, m = meio e f = foz. ● = corredeira; □ = remanso e ▲ = poção. Figura interior mostra correlações de Pearson das variáveis com o CP1. Profund = profundidade; cont. = contínua.

A interação entre trecho e meso-habitat foi significativa, indicando que variações ambientais significativas entre os trechos amostrais dependem do tipo de meso-habitat considerado. A similaridade ambiental das corredeiras e remansos da cabeceira com as corredeiras do meio, bem como entre os poções do meio e as corredeiras da foz foram os principais responsáveis por essa interação ($F_{4,43} = 7,72$; $p < 0,05$; LSD $p < 0,05$; Figura 2).

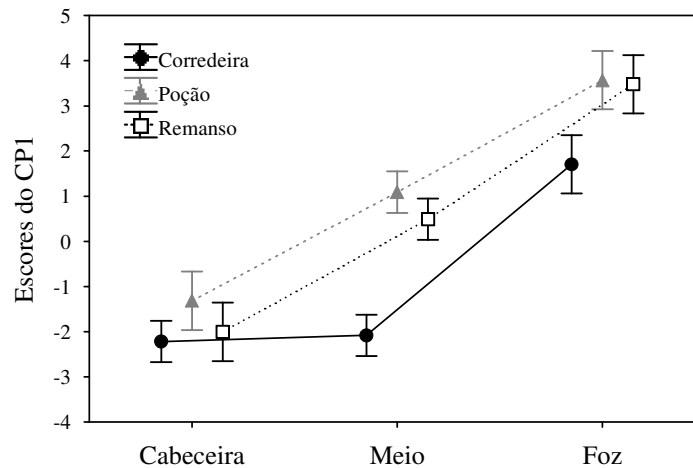


Figura 2. Efeito da interação trecho*meso-habitat sobre as condições abióticas do rio Vermelho, bacia hidrográfica do Atlântico leste, Antonina, Paraná, Brasil. Símbolos descrevem as médias e I = Erro padrão.

3.3.2 Riqueza e diversidade

Foram capturados 1495 indivíduos pertencentes a 29 espécies, distribuídas em 12 famílias e seis ordens da classe Osteichthyes (Quadro 1). Siluriformes contribuiu com 14 espécies (48,2%), seguida por Characiformes com oito espécies (27,6%), enquanto que as demais ordens apresentaram somente um ou dois representantes.

A riqueza específica aumentou longitudinalmente, sendo representada por 15, 18 e 22 espécies para os trechos de cabeceira, meio e foz, respectivamente (Tabela 2). A composição específica também diferiu, sendo que apenas *Deuterodon langei*, *Characidium lanei*, *Characidium pterosticum*, *Acentronichthys leptos*, *Rhamdia quelen*, *Hollandichthys multifasciatus*, *Schizolecis guntheri*, *Mimagoniates microlepis* e *Synbranchus marmoratus* foram registradas ao longo de todo o riacho. Embora raras, *Characidium* sp. (n=2), *Trichomycterus* cf. *zonatus* (n=1) e *Trichomycterus* sp. (n=1) foram exclusivas da cabeceira. Por outro lado, apenas *Rivulus leulingi*, também rara (n=1), foi exclusiva do meio, enquanto que *Awaous tajasica* (espécie de estuário), *Pimelodella pappenheimi*, *Hoplias malabaricus*, *Kronichthys* cf. *lacerta*, *Schizolecis* sp., *Gymnotus carapo*, *Hisonotus leucofrenatus* e *Pseudotothyris obtusa* foram exclusivas da foz.

Quadro 1. Lista das espécies de peixes capturadas no rio Vermelho, bacia hidrográfica do Atlântico leste, Antonina, Paraná, Brasil.

CHARACIFORMES	
CRENUCHIDAE	<i>Characidium lanei</i> Travassos, 1967 <i>Characidium pterosticum</i> Gomes, 1947 <i>Characidium</i> sp.
CHARACIDAE	<i>Deuterodon langei</i> Travassos, 1957 <i>Hollandichthys multifasciatus</i> (Eigenmann & Norris, 1900) <i>Mimagoniates microlepis</i> (Steindachner, 1876) <i>Astyanax ribeirae</i> Eigenmann, 1911
ERYTHRINIDAE	<i>Hoplias malabaricus</i> (Bloch, 1794)
SILURIFORMES	
CALLICHTHYIDAE	<i>Scleromystax barbatus</i> (Quoy & Gaimard, 1824)
LORICARIIDAE	<i>Ancistrus multispinnis</i> (Regan, 1912) <i>Schizolecis guntheri</i> (Miranda Ribeiro, 1918) <i>Schizolecis</i> sp. <i>Schizolecis</i> sp.1 <i>Hisonotus leucofrenatus</i> (Miranda Ribeiro, 1908) <i>Kronichthys cf. lacerta</i> (Nichols, 1919) <i>Pseudotothyris obtusa</i> (Miranda Ribeiro, 1911) <i>Rineloricaria</i> sp.
HEPTAPTERIDAE	<i>Acentronichthys leptos</i> Eigenmann & Eigenmann, 1889 <i>Rhamdioglanis frenatus</i> Ihering, 1907 <i>Pimelodella pappenheimi</i> Ahl, 1925 <i>Rhamdia quelen</i> (Quoy & Gaimard, 1824)
TRICHOMYCTERIDAE	<i>Trichomycterus cf. zonatus</i> (Eigenmann, 1918) <i>Trichomycterus</i> sp.
GYMNOTIFORMES	
GYMNOTIDAE	<i>Gymnotus pantherinus</i> (Steindachner, 1908) <i>Gymnotus carapo</i> Linnaeus, 1758
CYPRINODONTIFORMES	
RIVULIDAE	<i>Rivulus leulingi</i> Seegers, 1984
POECILIIDAE	<i>Phalloceros harpagos</i> Lucinda, 2008
PERCIFORMES	
GOBIIDAE	<i>Awaous tajasica</i> (Lichtenstein, 1822)
SYNBRANCHIFORMES	
SYNBRANCHIDAE	<i>Synbranchus marmoratus</i> Bloch, 1795

Em relação aos trechos, *C. lanei*, seguida de *D. langei* e *Rhamdioglanis frenatus* predominaram na cabeceira; *D. langei* seguida de *C. lanei* e *M. microlepis* no meio, e *M. microlepis* seguido de *P. obtusa* e *C. lanei* na foz (Tabela 2).

Na cabeceira, *C. lanei* foi mais abundante em corredeiras, enquanto que *D. langei* nos poções e remansos, destacando-se ainda, a maior abundância de *A. leptos*, *C. pterosticum* e *Ancistrus multispinnis* nas corredeiras (Tabela 2). Neste trecho, *H. multifasciatus* foi exclusiva de poções, enquanto que *T. cf. zonatus* e *Trichomycterus* sp., das corredeiras. No meio, *C. lanei* destacou-se nas corredeiras e *D. langei* nos poções e remansos, enquanto que *M. microlepis* e *R. quelen* nos poções, *H. multifasciatus* e *P. hapagos* nos poções e *A. leptos* nas corredeiras. Apenas *Astyanax ribeirae* e *R. leulingi* foram exclusivas, respectivamente, de poções e corredeiras do meio. Na foz, *M. microlepis* foi mais abundante em remansos e

poções, *P. obtusa* em corredeiras e poções e *C. lanei* em remansos. Neste trecho, *A. leptos*, *Gymnotus pantherinus*, *K. cf. lacerta* e *G. carapo* foram exclusivas de corredeiras, *A. ribeirae*, *A. tajasica*, *P. pappenheimi*, *H. malabaricus* de poções e *H. leucofrenatus* de remansos, porém todas com baixa abundância (1 a 6 indivíduos).

Tabela 2 – Abundância e descritores da assembleia de peixes do rio Vermelho, bacia hidrográfica do Atlântico leste, Antonina, Paraná, Brasil. Cor = corredeira; Poç = poção; Rem = remanso; - = valores não registrados. Em negrito espécies predominantes para cada trecho.

Espécies	Cabeceira				Meio				Foz			
	Cor	Poç	Rem	Total	Cor	Poç	Rem	Total	Cor	Poç	Rem	Total
<i>Acentronichthys leptos</i>	12	1	6	19	13	-	4	17	2	-	-	2
<i>Ancistrus multispinnis</i>	9	2	1	12	5	1	3	9	-	-	-	
<i>Astyanax ribeirae</i>	-	-	-	-	-	2	-	2	-	1	-	1
<i>Awaous tajasica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	4
<i>Characidium lanei</i>	76	23	16	115	64	17	30	111	11	7	20	38
<i>Characidium pterosticum</i>	21	3	5	29	12	2	8	22	13	8	9	30
<i>Characidium sp.</i>	1	1	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Deuterodon langei</i>	45	46	14	105	7	103	45	155	1	12	20	33
<i>Gymnotus carapo</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Gymnotus pantherinus</i>	-	-	-	-	-	1	3	4	1	-	-	1
<i>Hisonotus leucofrenatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	3
<i>Hollandichthys multifasciatus</i>	-	4	-	4	1	27	8	36	1	5	7	13
<i>Hoplias malabaricus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
<i>Kronichthys cf. lacerta</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	11	-	-	11
<i>Mimagoniates microlepis</i>	6	4	-	10	1	62	10	73	40	62	100	202
<i>Phalloceros harpagos</i>	-	-	-	-	-	22	5	27	-	-	6	6
<i>Pimelodella pappenheimi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	-	6
<i>Pseudotothyris obtusa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	25	21	13	59
<i>Rhandia quelen</i>	3	1	-	4	-	30	5	35	1	1	2	4
<i>Rhamdioglanis frenatus</i>	12	9	11	32	3	3	3	9	-	-	-	-
<i>Rineloricaria sp.</i>	-	-	-	-	1	5	6	12	6	3	3	12
<i>Rivulus leulingi</i>	-	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-
<i>Schizolecis guntheri</i>	5	1	1	7	25	18	27	70	4	-	1	5
<i>Schizolecis sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	28	1	3	32
<i>Schizolecis sp. 1</i>	5	2	1	8	10	16	15	41	-	-	-	-
<i>Scleromystax barbatus</i>	-	-	-	-	-	11	5	16	2	7	12	21
<i>Synbranchus marmoratus</i>	-	3	1	4	-	4	1	5	5	1	6	12
<i>Trichomycterus cf. zonatus</i>	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trichomycterus sp.</i>	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
Riqueza	13	13	9	15	12	16	16	18	16	15	13	22
Abundância	197	100	56	353	143	324	178	645	152	140	205	497
Diversidade de Shannon	1,86	1,72	1,77	1,90	1,76	2,13	2,32	2,35	2,17	1,93	1,86	2,17
Equitabilidade	0,73	0,67	0,80	0,70	0,71	0,77	0,84	0,81	0,78	0,71	0,71	0,70

Assim como a riqueza, a diversidade de Shannon tendeu a aumentar ao longo do gradiente longitudinal, porém seu maior valor absoluto foi registrado no trecho do meio (Tabela 2). O meio, também apresentou as maiores diferenças tanto da riqueza quanto da diversidade entre os meso-habitats amostrais. Neste trecho, remansos e poções foram mais especiosos e diversos, enquanto que na cabeceira e na foz a riqueza e diversidade foram ligeiramente maiores nas corredeiras. Por outro lado, a equitabilidade tendeu a ser mais elevada no meio e semelhante ($\sim 0,7$) entre os trechos de cabeceira e foz. Em relação aos meso-habitats, a equitabilidade foi maior em remansos na cabeceira e no meio, enquanto que na foz em corredeiras (Tabela 2).

A diversidade *beta* indicou processos de adição e substituição de espécies ao longo do gradiente longitudinal. Esse índice foi baixo tanto para a comparação entre cabeceira e meio ($\beta_2 = 0,27$), quanto entre o meio e foz ($\beta_2 = 0,30$), indicando um processo de adição mais acentuado em detrimento a substituições. No primeiro caso foram adicionadas 6 espécies e perdidas 3 da cabeceira para a meio, enquanto que do meio para a foz foram adicionadas 8 espécies e substituídas 4.

3.3.3 *Estrutura espacial*

A análise de correspondência destendenciada (ACD) ordenou a densidade das espécies ao longo do gradiente, de forma a segregar principalmente os trechos amostrais em distintos grupos (Figura 3). Entretanto, houve uma nítida separação entre as corredeiras do meio, posicionadas mais negativamente no gradiente da ACD1, e os remansos e poções do meio, posicionados mais positivamente.

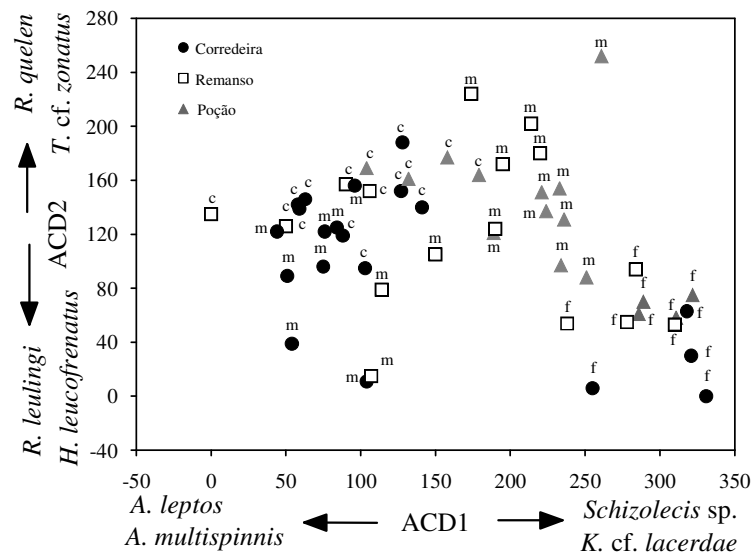


Figura 3. Ordenação dos trechos e meso-habitats, através da análise de correspondência destendenciada (ACD), aplicada sobre a matriz de densidade das espécies de peixes do rio Vermelho, bacia hidrográfica do Atlântico leste, Antonina, Paraná, Brasil. c = cabeceira, m = meio e f = foz.

Os dois primeiros eixos da ACD retidos para a interpretação (autovalores para o eixo1 = 0,57 e eixo 2 = 0,25) explicaram 35,6 % da variabilidade total dos dados. *Schizolecis* sp. e *K. cf. lacerta* foram as espécies que se correlacionaram mais positivamente com a ACD1, enquanto que *A. leptos* e *A. multispinnis*, negativamente. Para a ACD2, *R. quelen* e *T. cf. zonatus* se correlacionaram mais positivamente, enquanto que *R. leulingi* e *H. leucofrenatus* mais negativamente.

Para os escores do primeiro eixo (ACD1), a interação entre trecho e meso-habitat foi significativa, revelando que a estrutura da assembleia de peixes só não diferiu significativamente entre as corredeiras e remansos da cabeceira, corredeiras do meio e corredeiras da cabeceira, remansos do meio e poções da cabeceira, remansos da cabeceira e corredeiras do meio e entre todos os meso-habitats da foz ($F_{4,43} = 13,19$; $p < 0,05$; LSD $p < 0,05$; Figura 4a). Por outro lado, para os escores da ACD2, a estrutura da assembleia diferiu somente entre os trechos amostrais ($F_{2,49} = 18,81$; $p < 0,05$; Figura 4b), enquanto que o efeito da interação entre trecho e meso-habitat não foi significativo ($F_{4,43} = 0,39$; $p = 0,08$).

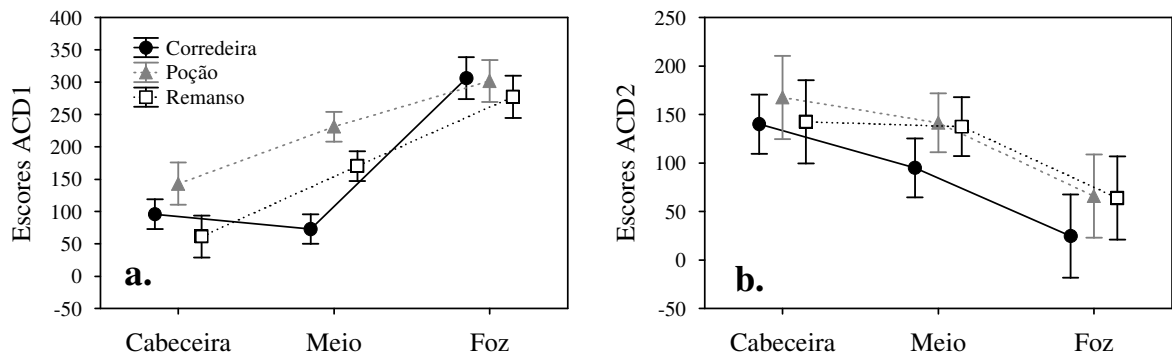


Figura 4. Efeito da interação trecho*meso-habitat amostral sobre a estrutura da assembleia de peixes do rio Vermelho, bacia hidrográfica do Atlântico leste, Antonina, Paraná, Brasil. Símbolos representam a média; \bar{I} = erro padrão. **a.** Escorres do primeiro eixo da ACD e **b.** Escorres do segundo eixo da ACD.

3.4 Discussão

A composição específica da assembleia de peixes do rio Vermelho (29 espécies), independente das variações espaciais, foi baixa quando comparada com a região da Mata Atlântica como um todo, a qual detém, aproximadamente, 350 espécies (Vari & Malabarba, 1998; Myers *et al.*, 2000), entretanto, equiparou-se às 30 espécies registradas por Barreto & Aranha (2005), em um riacho do litoral norte do Paraná, com extensão e dimensões semelhantes às do riacho aqui estudado. De acordo com diversos autores (Aranha *et al.*, 1998; Fogaça *et al.*, 2003; Barreto & Aranha, 2005; Abilhoa & Bastos, 2009), riachos da Floresta Atlântica, como o rio Vermelho aqui estudado, têm apresentado entre 20 e 50 espécies, com alto grau de endemismo, provavelmente relacionado ao isolamento geográfico desses ambientes.

O número total de espécies aumentou no sentido cabeceira-foz, enquanto que a diversidade apresentou padrão longitudinal semelhante, porém foi maior no trecho do meio. Vannote *et al.* (1980) argumentam que em rios sob condições naturais, a riqueza de espécies tende a aumentar longitudinalmente, atingindo um pico em regiões intermediárias. Ademais, tais autores argumentam que esse padrão é modelado, dentre outros fatores, pela maior variação da temperatura diária da água em regiões intermediárias, possibilitando assim, que maior número de populações encontre suas temperaturas ótimas de atividade, em detrimento das condições mais frias nas cabeceiras e mais tamponadas rio abaixo. Entretanto, para o rio Vermelho, outros processos podem ter implicado em tais resultados, uma vez que a variação da temperatura, considerando a sazonalidade, foi baixa e muito similar entre os trechos analisados. Além disso, no trecho intermediário, a riqueza e diversidade apresentaram as

maiores variações entre os meso-habitats, sugerindo que a maior diversidade no meio, pode ter sido resultado de uma também maior variação ambiental. Resultados semelhantes foram encontrados por outros pesquisadores (Garutti, 1988; Casatti, 2005; Ferreira & Casatti, 2006), os quais argumentam que o fato da riqueza e diversidade aumentarem rio abaixo esteja provavelmente relacionado ao aumento da complexidade estrutural ao longo do gradiente destes ambientes. Mesmo Vannote *et al.* (1980), no conceito de continuidade de rios, predizem que a maior heterogeneidade ambiental em trechos intermediários pode sustentar maior diversidade de espécies e, ainda, Oksanen *et al.* (1995) reportam a existência de uma relação direta entre a heterogeneidade espacial e a seleção de habitats pelas espécies. O trecho intermediário do rio Vermelho apresenta características típicas de um ambiente de transição entre a cabeceira, predominantemente rochosa e de elevado fluxo, e a foz com substrato arenoso e menor fluxo. Assim, o meio apresenta elementos tanto da cabeceira quanto da foz, como matacões, troncos/galhos, areia e argila, com fluxos variados, caracterizando uma região mais heterogênea e com maior disponibilidade de nichos para a ocupação potencial de maior diversidade de espécies.

A composição específica também variou ao longo do gradiente, uma vez que somente nove das 29 espécies registradas foram constantes ao longo de todo o riacho. De acordo com Petry & Schulz (2006), a composição de espécies ao longo de um rio pode ser influenciada tanto por processos de adição de novas espécies quanto por substituição daquelas existentes. A adição é um processo esperado para assembleias de rios com transições geomorfológicas e termais pouco abruptas, enquanto que a substituição é mais comum em rios de regiões montanhosas, onde a temperatura média tipicamente aumenta com o decréscimo da altitude (Rahel & Hubert, 1991). Adições de espécies, em detrimento a substituições, foram mais frequentes ao longo do rio Vermelho, como verificado para *S. barbatus*, *P. harpagos*, *Rineloricaria* sp., *G. pantherinus*, *A. ribeirae* e *R. leulingi*, as quais foram registradas a partir do meio, e *A. tajasica*, *P. pappenheimi*, *H. malabaricus*, *K. cf. lacerta*, *Schizolecis* sp., *G. carapo*, *H. leucofrenatus* e *P. obtusa* a partir da foz. Entretanto, também foram registradas substituições, pois *A. multispinnis*, *R. frenatus* e *Schizolecis* sp.1, que ocorriam na cabeceira e meio não foram mais registradas na foz. Esse fato demonstra que, embora a diversidade neotropical seja bem documentada, pouco ainda é conhecido sobre os fatores responsáveis pelas alterações longitudinais da fauna de peixes (Petry & Schulz, 2006).

Em relação aos trechos, a equitabilidade foi maior no meio, enquanto que em relação aos meso-habitats esta tendeu a ser maior em remansos nos trechos superiores e em corredeiras na foz. Tais resultados indicam baixa disparidade na abundância das espécies

tanto em ambientes de transição, quanto em meso-habitats hidrodinamicamente mais estáveis, e distorcem da argumentação feita por Peres-Neto *et al.* (1995), de que fatores estocásticos relacionados a instabilidade do fluxo, mantém as populações sob baixas e semelhantes densidades, conduzindo a maior equitabilidade. Por outro lado, o oposto verificado na foz, onde a equitabilidade foi maior nas corredeiras, sugere que outros fatores além daqueles relacionados aos efeitos hidráulicos do fluxo, tais como a disponibilidade de recursos e as interações biológicas, podem desempenhar um papel mais importante na regulação das abundâncias para a ictiofauna do rio Vermelho. Além disso, a menor equitabilidade registrada em remansos e poções na foz, esteve associada a elevada captura de juvenis de *M. microlepis* à deriva, durante a última coleta, em fevereiro de 2010. Neste período, o nível da água aumentou consideravelmente após um evento chuvoso, dificultando os procedimentos de coleta, o que provavelmente subestimou a abundância das demais espécies.

A análise de correspondência detrendada (ACD) e os subseqüentes testes estatísticos de seus eixos, ao menos os da ACD1, permitiram evidenciar que a estrutura em composição e densidade da assembleia de peixes do rio Vermelho foi determinada pela combinação de múltiplas escalas. Isso evidencia que a estrutura não foi influenciada apenas pelo trecho do riacho, mas sim pela interação entre os trechos e os meso-habitats. Ferreira & Petreire Jr. (2009), estudando riachos da Mata Atlântica em São Paulo, identificaram padrões de zonação baseado no predomínio de diferentes famílias de peixes ao longo de diferentes trechos do gradiente longitudinal desses ambientes. Tais pesquisadores não avaliaram os efeitos de meso-habitat, o que não contrasta totalmente com os resultados obtidos para o rio Vermelho, o qual também apresentou um efeito significativo do trecho do riacho para os escores da ACD2. Entretanto, o efeito combinativo das escalas aqui verificado, mostra que os padrões estruturais não devem ser explicados unicamente pelos efeitos longitudinais.

Na foz, embora não tenham sido constatadas diferenças significativas entre os meso-habitats, cascudinhos (Loricariidae), que são hidrodinamicamente deprimidos e adaptados a elevadas velocidades de fluxo (Casatti *et al.*, 2005), foram mais abundantes nas corredeiras, enquanto que *M. microlepis*, que apresenta corpo comprimido, adaptado a ambientes de menor fluxo (Watson & Balon, 1984), foi mais abundante nos remansos e poções. Somando-se a estas, outras espécies de hábitos lênticos, como *H. malabaricus*, *P. pappenheimi* e *A. tajasica*, que embora raras, foram registradas somente em poções, refletindo, portanto uma estruturação em nível de meso-habitat que esteve associada à morfologia das espécies.

Na cabeceira, a estrutura da assembleia diferiu significativamente entre poções e corredeiras e entre poções e remansos. Essas diferenças provavelmente estiveram relacionadas

com a maior abundância, nas corredeiras, de espécies com corpos deprimidos dorso-ventralmente e nadadeiras pares desenvolvidas para evitar o desprendimento do substrato (*e.g.* *C. lanei* e *C. pterosticum*), além de boca em forma de ventosa para fixação no substrato (*e.g.* *A. multispinnis*), formas estas adaptadas a elevadas velocidades de fluxo (Hora, 1922). Por outro lado, *D. langei*, um típico caracídeo ocupante da coluna d'água, com corpo comprimido lateralmente, foi mais abundante nos poções, enquanto que os remansos, diferenciaram-se destes principalmente pela maior abundância de *R. frenatus*, uma espécie de corpo alongado, adaptado ao nado entre rochas e matações (Casatti & Castro, 2006), substratos que foram mais comuns nos remansos. Padrão muito semelhante foi verificado no meio, onde a estrutura da assembleia diferiu entre todos os meso-habitats. Essas diferenças novamente foram reflexos da maior abundância de espécies com corpos deprimidos dorso-ventralmente, como *C. lanei* e *S. guntheri* que predominaram nas corredeiras, e dos caracídeos *D. langei* e *M. microlepis*, lateralmente comprimidos, predominantes em poções e remansos.

Com consistência entre os diferentes trechos analisados, esses resultados reforçam um padrão de estruturação da assembleia de peixes em nível de meso-habitat, o qual esteve intimamente relacionado com a forma corporal de suas espécies. Entretanto, vale ressaltar também, que no meio, os meso-habitats apresentaram as maiores diferenças das condições ambientais entre si, sendo, portanto a heterogeneidade ambiental um dos possíveis fatores responsáveis pela maior disponibilidade de nichos potencialmente utilizados por um conjunto de espécies ligeiramente diferentes em cada meso-habitat. Langeani *et al.* (2005), verificaram distintos padrões de estruturação comparando uma corredeira e um poção de um ribeirão de São Paulo. Tais autores hipotetizaram que o maior volume e complexidade do habitat no poção, pode ter sido responsável pela maior riqueza registrada, o que corrobora com os resultados aqui obtidos. Os poções do meio apresentaram maior complexidade (*e.g.* presença troncos/galhos e de tipos variados de substrato), o que possivelmente conduziu a maior diversidade e conseqüentemente maior diferenciação destes em relação aos demais meso-habitats.

A interação significativa entre trechos e meso-habitats implica que qualquer mudança verificada na estrutura da assembleia entre os trechos do riacho (cabeceira, meio e foz), depende do tipo de meso-habitat considerado (corredeiras, poção e remanso). Um dos prováveis responsáveis por essa interação ter sido significativa foi a similaridade ambiental entre as corredeiras da cabeceira e do meio, uma vez que tais meso-habitats não diferiram significativamente entre si, como observado através da ACP. Além disso, outro fator possivelmente relacionado com as maiores semelhanças entre alguns dos meso-habitats da

cabeceira e meio, foi a de que poucas espécies foram típicas de um único meso-habitat, e mesmo essas, foram raramente capturadas (1 ou 2 indivíduos). De modo geral, as principais diferenças, seja em escala de trecho ou de meso-habitat, foram ditadas principalmente pela alteração na abundância relativa das espécies, seguido de adições de novas espécies ao longo do riacho e substituições daquelas típicas dos trechos superiores (*e. g. A multispinnis, R. frenatus e Schizolecis* sp. 1) rio abaixo.

Em síntese, os resultados aqui apresentados evidenciaram diferenças significativas na composição e estrutura da assembleia de peixes do rio Vermelho, em relação aos trechos e meso-habitats amostrais e em relação a interação entre ambos. Esses resultados revelam diferenças na distribuição, abundância e requerimentos ecológicos das espécies e sugerem que as diferenças ambientais dentro de cada trecho e o aumento da complexidade ambiental ao longo do percurso do riacho, determinam os padrões estruturais desta ictiofauna. Ademais, as diferenças observadas entre os meso-habitats estiveram intimamente relacionadas com a morfologia corporal das espécies, o que possivelmente implica em interações ecológicas e funcionais distintas em nível de meso-escala.

REFERÊNCIAS

- Abilhoa, V. & L. P. Bastos. 2009. Fish, Cubatão river basin, Atlantic Rainforest stream, Paraná, Brazil. *Check List*, 5(1): 8-18.
- Angermeier, P. L. & J. R. Karr. 1983. Fish communities along environmental gradients in a system of tropical streams. *Environmental Biology of Fishes*, 9: 117–135.
- Angermeier, P. L. & I. J. Schlosser. 1989. Species-area relationships for stream fishes. *Ecology*, 70: 1450-1642.
- Aranha, J. M. R., D. F. Takeuti & T. M. Yoshimura. 1998. Habitat use and food partitioning of the fishes in a coastal stream of Atlantic Forest, Brazil. *Revista de Biología Tropical*, 46(4): 951-959.
- Balon, E. K., S. S. Crawford & A. Lelek. 1986. Fish communities of the Upper Danube River (Germany, Austria) prior to the new Rhein-Main-Donau connection. *Environmental Biology of Fishes*, 15(4): 243-271.
- Baptista, D. F., L. F. M. Dorvillé, D. F. Buss, J. L. Nessiamian & L. H. J. Soares 1998. Distribuição de comunidades de insetos aquáticos no gradiente longitudinal de uma bacia fluvial do sudeste brasileiro. Pp. 191-207. In: Nessimian, J. L. & E. Carvalho (Eds.). *Ecologia de insetos aquáticos. Série Oecologia Brasiliensis*, Rio de Janeiro, 309p.

- Barreto, A. P. & J. M. R. Aranha. 2005. Assembleia de peixes de um riacho de Floresta Atlântica: composição e distribuição espacial (Guaraqueçaba, Paraná, Brasil). *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 27(2): 153-160.
- Casatti, L. 2005. Fish assemblage structure in a first order stream, southeastern Brazil: longitudinal distribution, seasonality, and microhabitat diversity. *Biota Neotropica*, 5(1): 1-9.
- 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. C. Rocha, & D. C. Pereira. 2005. Habitat use by two species of *Hypostomus* (Pisces, Loricariidae) in Southeastern Brazilian streams. *Biota Neotropica*, 5(2): 1-9.
- Castro, R. M. C. 1999. Evolução da ictiofauna de riachos sul-americanos: padrões gerais e possíveis processos causais. Pp. 139-155. In: Caramaschi, E. P., R. Mazzone & P. R. Peres-Neto. *Ecologia de peixes de riachos. Série Oecologia Brasiliensis*, Rio de Janeiro, 260p.
- Esteves, K. E. & J. M. R. Aranha 1999. Ecologia trófica de peixes de riachos. Pp. 157-182. In: Caramaschi, E. P., R. Mazzone & P. R. Peres-Neto. (Eds.). *Ecologia de peixes de riachos. Série Oecologia Brasiliensis*, Rio de Janeiro, 260p.
- Esteves, K. E. & J. Lobón-Cerviá. 2001. Composition and trophic structure of a clear water Atlantic rainforest stream in southeastern Brazil. *Environmental Biology of Fishes*, 62: 429-440.
- Ferreira, C. P. & L. Casatti. 2006. Influência da estrutura do hábitat sobre a ictiofauna de um riacho em uma micro-bacia de pastagem, São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23(3): 642-651.
- Ferreira, F. C. & M. Petrere Jr. 2009. The fish zonation of the Itanhaém river basin in the Atlantic Forest of southeast Brazil. *Hydrobiologia*, 363: 11-34.
- Fogaça, F. N. O., J. M. R. Aranha & M. L. P. Ester. 2003. Ictiofauna do rio do Quebra (Antonina, PR, Brasil): Ocupação espacial e hábito alimentar. *Interciência*, 28(3): 168-173.
- 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.
- Harrison, S., S. J. Ross & J. H. Lawton. 1992. Beta diversity on geographic gradients in Britain. *Journal of Animal Ecology*, 61: 151-158.
- Hora, S. L. 1922. Structural modifications in the fish of mountain torrents. *Records of the Indian Museum*, 24: 31-61.

- Ibañez, C., J. Belliard, R. M. Hughes, P. Irz, A. Kamdem-Toham, N. Lamouroux, P. A. Tedesco & T. Oberdorff. 2009. Convergence of temperate and tropical stream fish assemblages. *Ecography*, 32: 658–670.
- Ibañez, C., T. Oberdorff, G. Teugels, V. Mamononekene, S. Lavoué, Y. Fermon, P. Paugy & A. K. Toham. 2007. Fish assemblages structure and function along environmental gradients in rivers of Gabon (Africa). *Ecology of Freshwater Fish*, 16: 315-334.
- Junk, W. J., P. B. Bayley & R. E. Sparks. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 106: 110-127.
- Langeani, F., L. Casatti, H. S. Gameiro, A. Bellucco-do-Carmo & D. C. Rossa-Feres. 2005. Riffle and pool fish communities in a large stream of southeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 3(2): 305-311.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological Diversity and its Measurements*. New York, Croom Helm, 179p.
- Manly, B. J. F. 2008. *Métodos estatísticos multivariados: uma introdução*. Porto Alegre, Bookman, 229p.
- Matthews, W. J. 1998. *Patterns in freshwater fish ecology*. New York, Chapman and Hall, 756p.
- Matthews, W. J. & J. T. Styron Jr. 1981. Tolerance of headwater vs. mainstream fishes for abrupt physicochemical changes. *American Midland Naturalist*, 105: 149–158.
- Mazzoni, R. & J. Lobón-Cerviá. 2000. Longitudinal structure, density and production rates of a neotropical stream fish assemblage: the river Ubatiba in the Serra do Mar, southeast Brazil. *Ecography*, 23: 588–602.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. Fonseca & J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853-858.
- Oberdorff, T., D. Pont, B. Hugueny & D. Chessel. 2001. A probabilistic model characterizing riverine fish communities of French rivers: a framework for environmental assessment. *Freshwater Biology*, 46: 399–415.
- Oksanen, T., M. E. Power & L. Oksanen. 1995. Ideal free habitat selection and consumer-resource. *Dynamic Naturalist*, 146: 565-585.
- Peres-Neto, P. R., C. R. S. F. Bizerril & R. Iglesias. 1995. An overview of some aspects of river ecology: a case study on fish assemblages distribution in an eastern Brazilian coastal river. Pp. 317-334. In: Esteves, F. A. (Ed.). *Estrutura, funcionamento e manejo de ecossistemas brasileiros*. Série Oecologia Brasiliensis, Rio de Janeiro, 360p.
- Petry, A. C. & U. H. Schulz. 2006. Longitudinal changes and indicator species of the fish fauna in the subtropical Sinos River, Brazil. *Journal of Fish Biology*, 69: 272–290.

- Pouilly, M., S. Barrera & C. Rosales 2006. Changes of taxonomic and trophic structure of fish assemblages along an environmental gradient in the Upper Beni watershed (Bolivia). *Journal of Fish Biology*, 68: 137–156.
- Rahel, F. J. & W. A. Hubert. 1991. Fish assemblages and habitat gradients in a rocky mountain great plains stream: biotic zonation and additive patterns of community change. *Transactions of the American Fisheries Society*, 120: 319–332.
- Sabino, J. & R. M. C. Castro. 1990. Alimentação, período de atividade e distribuição espacial dos peixes de um riacho da Floresta Atlântica (Sudeste do Brasil). *Revista Brasileira de Biologia*, 50(1): 23-36.
- Vannote, R. L., G. W. Minshall, K. W. Cummins, J. R. Sedell & C. E. Cushing. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37: 130-137.
- Vari, R. P. & L. R. Malabarba. 1998. Neotropical ichthyology: an overview. Pp. 1-11. In: Malabarba, L. R., R. E. Reis, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.). *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Porto Alegre, Edipucrs, 603p.
- Ward, J. V. 1989. The four dimensional nature of lotic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*, 8: 2–8.
- 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.
- Winemiller, K. O. & M. A. Leslie. 1992. Fish assemblages across a complex, tropical freshwater/marine ecotone. *Environmental Biology of Fishes*, 34: 29–50.

4 ESTRUTURA TRÓFICA DA ASSEMBLEIA DE PEIXES AO LONGO DO GRADIENTE LONGITUDINAL DE UM RIACHO DA ENCOSTA ATLÂNTICA, BRASIL

RESUMO

Este estudo descreve os padrões de uso dos recursos alimentares e a distribuição das guildas tróficas de peixes ao longo do gradiente longitudinal de um riacho da encosta Atlântica, denominado rio Vermelho, Antonina, Paraná, Brasil. Os peixes foram coletados trimestralmente, através de pesca elétrica, entre maio de 2009 e fevereiro de 2010 em trechos de cabeceira, meio e foz. A análise de 738 conteúdos estomacais (19 espécies) mostrou que os recursos mais consumidos foram insetos aquáticos e terrestres, outros invertebrados aquáticos e detrito/sedimento. Recursos alóctones como, vegetais, insetos e outros invertebrados foram consumidos com maior frequência na cabeceira, em relação a foz, onde predominaram categorias de origem indeterminada e autóctones, como detrito/sedimento e algas. A amplitude e sobreposição alimentar foram baixas e não diferiram consideravelmente entre os trechos. Através de análises de correspondência destendenciada (ACD), foram identificadas sete guildas tróficas. Detritívora, invertívora aquática, insetívora terrestre e aquática ocorreram ao longo de todo gradiente, enquanto que onívora e piscívora ocorreram na cabeceira e meio, respectivamente, e herbívora no meio e foz. Três espécies comuns a todos os trechos alteraram seus hábitos alimentares ao longo do gradiente. *Deuterodon langei* de onívora na cabeceira para herbívora no meio e foz; *Hollandichthys multifasciatus* de insetívora terrestre na cabeceira e meio para invertívora aquática na foz e *Synbranchus marmoratus* de invertívora aquática na cabeceira para piscívora no meio. A densidade e biomassa de invertívoras e insetívoras aquáticas diminuíram, enquanto que a das detritívoras aumentaram no sentido cabeceira-foz. Ademais, a distribuição em frequência percentual das guildas tróficas esteve significativamente associada com o trecho do riacho ($\chi^2 = 49,5$; $gl=12$; $p<0,01$). Tais resultados sugerem que a assembleia de peixes do rio Vermelho seguiu os padrões de uso dos recursos previstos no paradigma do rio *continuum*, indicando uma transição proporcional de espécies insetívoras na cabeceira para detritívoras na foz, que possivelmente esteve associado com a disponibilidade longitudinal dos recursos alimentares.

Palavras-chave: Peixes de água doce. Recursos alimentares. Guildas tróficas. Estrutura especial. Mata Atlântica.

4 TROPHIC STRUCTURE OF FISH ASSEMBLAGES ALONG THE LONGITUDINAL GRADIENT OF A COASTAL ATLANTIC STREAM, BRAZIL

ABSTRACT

This study describes the use patterns of food resources and the trophic guilds distribution of fish along the longitudinal gradient of a coastal Atlantic stream, called rio Vermelho, Antonina, Paraná, Brazil. Fish were collected quarterly by electrofishing from May 2009 to February 2010 in headwater, middle and lowland sections. Analysis of food contents of 738 individuals (19 species) showed that the most consumed resources were aquatic and terrestrial insects, others aquatic invertebrates and detritus/sediment. Allochthonous resources such as plants, insects and others invertebrates were consumed with more often at the headwater, in relation of the lowland, where undetermined origin and autochthonous categories, like detritus/sediment and algae predominated. Diet breadth and overlap values were low and did not differ significantly among sections. With the Detrended Correspondence Analysis (DCA), were identified seven trophic guilds. Detritivorous, aquatic invertivorous, terrestrial and aquatic insectivorous occurred throughout the gradient, while omnivorous and piscivorous occurred at the headwater and middle, respectively, and herbivorous at the middle and lowland. Three commons species to all sections changed their feeding habits along the gradient. *Deuterodon langei* from herbivore at the headwater to omnivore at the middle and lowland, *Hollandichthys multifasciatus* from terrestrial insectivore at the headwater and middle to aquatic invertivore at the lowland and *Synbranchus marmoratus* from aquatic invertivore at the headwater to piscivore at the middle. The density and biomass of aquatic insectivorous and insectivorous decreased, while the detritivorous increased towards headwater-lowland. Moreover, the distribution in percentage frequency of trophic guilds was significantly associated with the longitudinal position of the stream ($\chi^2 = 49.5$; $df = 12$; $p < 0.01$). These results suggest that fish assemblages of the rio Vermelho followed the use patterns of food resources provided at the *river continuum* paradigm, indicating a proportional shift from insectivorous at the headwater to detritivorous species at the lowland, which was possibly associated with the longitudinal availability of food resources.

Keywords: Freshwater fish, Food resources, Trophic guilds, Structure spatial, Atlantic rainforest.

4.1 Introdução

Conceitos ecológicos sobre ecossistemas fluviais têm enfatizado a importância de processos que ocorrem em escalas temporais e espaciais na estruturação e funcionamento das comunidades aquáticas (Vannote *et al.*, 1980; Ward, 1989; Junk *et al.*, 1989). Fatores de ordem temporal, como flutuações nas condições físico-químicas da água, podem apresentar maior influência sobre as condições locais, agindo como distúrbios na estabilidade e persistência das comunidades (Connel & Souza, 1983), enquanto que variações espaciais podem ser responsáveis pelos mecanismos que geram os padrões longitudinais em rios e riachos (Vannote *et al.*, 1980; Peres-Neto *et al.*, 1995).

Uma importante predição do conceito de continuidade fluvial (CCR, *sensu* Vannote *et al.*, 1980) se refere às mudanças dos grupos tróficos funcionais ao longo do curso de um rio. Assim, as comunidades seriam previsivelmente estruturadas de acordo com o gradiente longitudinal produzido pela variação dos parâmetros físicos e bióticos (*e. g.* descarga, largura do canal, cobertura vegetal) e pelas relações entre o aporte/processamento da matéria orgânica e a produtividade primária do sistema. Embora essas predições tenham sido inicialmente inferidas para comunidades de macroinvertebrados aquáticos em regiões temperadas, alguns autores têm encontrado padrões similares com relação à distribuição longitudinal das guildas tróficas de peixes, tanto para regiões temperadas (Schlosser, 1982; Oberdorff *et al.*, 1993), quanto para regiões tropicais (Angermeier & Karr, 1983; Pouilly *et al.*, 2006; Ibanez *et al.*, 2007). Esses padrões, em grande parte, são explicados mediante a oferta longitudinal dos recursos alimentares, o que possibilita a predição do *status* trófico das comunidades em função de seus padrões de distribuição longitudinal (Peres-Neto *et al.*, 1995).

A despeito do paradigma do CCR ter sido amplamente utilizado, alguns autores consideram o perfil longitudinal dos rios, mais como zonas discretas, com limites relativamente distintos para as comunidades, do que como um *continuum* trófico-funcional (Frissell *et al.*, 1986; Statzner & Higler, 1986). Entretanto, outros estudos apontam para uma transição proporcional de guildas generalistas de peixes, como as insetívoras, para aquelas mais especializadas, como as detritívoras, planctívoras e piscívoras ao longo do gradiente longitudinal, corroborando com a hipótese do CCR (Horwitz, 1978; Schlosser, 1982; Angermeier & Karr, 1983; Pouilly *et al.*, 2006).

Diversos estudos têm sido realizados sobre a alimentação de peixes de riachos tropicais (Sabino & Castro, 1990; Aranha *et al.*, 1998; Esteves & Aranha, 1999; Esteves & Lobón-Cerviá, 2001; Casatti, 2002; Barreto & Aranha, 2006; Mazzoni & Costa, 2007, Vitule

et al., 2008; Alves *et al.*, 2011), enfatizando os hábitos alimentares das espécies, suas composições em guildas tróficas e os padrões de variação espacial, sazonal e ontogenética. Porém, o enfoque na distribuição longitudinal das guildas tróficas, bem como a contribuição relativa dos recursos alimentares nas suas estruturas tem sido pouco investigado (Esteves *et al.*, 2008).

Particularmente riachos da encosta Atlântica, também conhecidos como riachos da Mata Atlântica, têm sido alvo de estudos de alimentação de peixes tanto pela observação direta, através do mergulho livre, quanto indireta, através da análise de conteúdos estomacais (Sabino & Castro, 1990; Buck & Sazima, 1995; Aranha *et al.*, 1998; Barreto & Aranha, 2006). Esses ambientes são corpos d'água com dimensões relativamente pequenas e se destacam por percorrer trechos de elevada declividade, onde as condições ambientais bem como a oferta de recursos alimentares são altamente variáveis (Aranha & Caramaschi, 1999; Lowe-McConnell, 1999). Por sua vez, as assembleias de peixes destes riachos são adaptadas a tais condições, apresentando distintas estratégias alimentares e se revelando generalistas (*sensu* Abelha *et al.*, 2001), pelo fato de não apresentarem especializações tróficas significativas (Esteves & Aranha, 1999). Embora tais espécies se enquadrem em guildas tróficas específicas, complementam suas dietas de acordo com a disponibilidade sazonal e/ou espacial dos recursos alimentares (Esteves & Aranha, 1999; Mazzoni & Rezende, 2003).

Nas predições do CCR, regiões de cabeceira são ambientes oligotróficos, sendo o aporte de material orgânico alóctone a principal fonte de recursos para a sustentação das cadeias alimentares. Por outro lado, a jusante, a produtividade primária tende a aumentar em decorrência da maior incidência luminosa e em consequência, o riacho torna-se mais autotrófico. Baseado nestas informações é esperado que os peixes habitantes dos trechos de cabeceira apresentem maior dependência sobre recursos alimentares alóctones, tais como sementes, frutos e insetos, enquanto que os habitantes das porções inferiores seriam mais dependentes de recursos autóctones tais como detrito, algas, macrófitas e outros peixes (Vannote *et al.*, 1980; Peres-Neto *et al.*, 1995).

Neste contexto, o objetivo deste estudo foi avaliar se o uso dos recursos alimentares pela assembleia de peixes, bem como a distribuição das guildas tróficas, considerando a frequência, densidade e biomassa, são condizentes com as predições propostas pelo CCR, em um riacho da encosta Atlântica, denominado rio Vermelho, bacia hidrográfica do Atlântico leste, Antonina, Paraná, Brasil.

4.2 Material e Métodos

4.2.1 Análises dos dados

As análises da dieta das espécies foram realizadas considerando-se a espacialidade do riacho (*e. g.* cabeceira, meio e foz). Para avaliar a composição quantitativa das categorias alimentares (inseto aquático, inseto terrestre, outros invertebrados aquáticos, outros invertebrados terrestres, peixes, vegetal alóctone e detrito/sedimento) foi usado o método volumétrico (ver metodologia geral). Para estimar a composição qualitativa dos recursos alimentares foi usada a frequência relativa do uso das categorias alimentares, determinada pelo número de vezes em que cada categoria foi consumida pela assembleia, dividido pelo número de vezes em que todas as categorias foram registradas, multiplicado por 100.

Para determinar o nível relativo de especialização alimentar das espécies, foi calculada a amplitude de nicho trófico através do índice padronizado de Levins. Esse índice varia de 0 (quando uma espécie consome um único tipo de item alimentar) à 1 (quando uma espécie consome de forma similar todas os recursos alimentares). O índice é dado pela expressão proposta por Hurlbert (1978):

$$B_i = \frac{[(\sum_j P_{ij}^2)^{-1} - 1]}{(n - 1)}$$

no qual, B_i = amplitude padronizada do nicho trófico; P_{ij} = proporção da categoria alimentar j na dieta da espécie i ; e n = número total de categorias alimentares. Os valores da amplitude foram comparados através da análise de variância não paramétrica (Kruskal Wallis), com o intuito de verificar possíveis diferenças deste índice entre os trechos amostrais.

A sobreposição alimentar entre as espécies foi estimada para cada trecho do riacho através do índice de sobreposição de Horn (Horn, 1966), aplicado sobre a matriz do volume percentual das categorias alimentares:

$$d_{jk} = \frac{\sum_i [(x_{ji} + x_{ki}) \ln(x_{ji} + x_{ki})] - \sum_i x_{ji} \ln x_{ji} - \sum_i x_{ki} \ln x_{ki}}{(N_j + N_k) \ln(N_j + N_k) - N_j \ln N_j - N_k \ln N_k}$$

no qual, d_{jk} = sobreposição de Horn entre as espécies j e k ; x_{ji} = proporção do recurso i em relação ao total de recursos utilizados pela espécie j ; x_{ki} = proporção do recurso i em relação ao total de recursos utilizados pela espécie k ; N_j = proporção total de recursos utilizados pela espécie j e N_k = proporção total de recursos utilizados pela espécie k . Os valores de

sobreposição foram agrupados nos níveis: alto ($>0,6$), intermediário ($0,4-0,6$) e baixo ($<0,4$) (Grossman, 1986).

Para organizar a ictiofauna em guildas tróficas foram utilizadas análises de correspondência destendenciada (ACD; Hill & Gauch, 1980), aplicadas sobre a matriz do volume percentual das categorias alimentares. Essas análises possibilitaram a ordenação das espécies e das categorias alimentares no espaço multivariado. Para tal, foram incluídas somente aquelas que apresentaram cinco ou mais estômagos analisados por trecho amostral. As ACDs foram realizadas no programa Pc-Ord versão 3.17, enquanto que os gráficos de dispersão utilizando-se do programa STATISTICA versão 7.0. As guildas foram definidas como: *detritívora* (quando detrito/sedimento foi predominante), *herbívora* (quando vegetal alóctone foi predominante), *onívora* (quando vegetal alóctone, algas e as demais categorias de origem animal foram consumidas similarmente), *insetívora aquática* (quando insetos aquáticos predominaram), *insetívora terrestre* (quando insetos terrestres predominaram), *invertívora aquática* (quando outros invertebrados aquáticos predominaram) e *piscívora* (quando peixes predominaram). Posteriormente, foram analisadas possíveis diferenças dos valores de densidade (nº. indivíduos/m³) e biomassa (gramas de peixe/m³) das guildas tróficas ao longo do gradiente longitudinal.

A frequência percentual das guildas tróficas foi definida como o percentual da riqueza (número de espécies em cada guilda dividido pelo número total de espécies, multiplicado por 100). Para testar se esta variável esteve significativamente associada ao trecho amostral, utilizou-se um teste de contingência baseado na distribuição χ^2 (Zar, 1999). Essa análise foi realizada no aplicativo PAST (Paleontological Statistic Software) versão 2.08, sendo a significância estatística de p calculada através de um teste de permutação com 9999 réplicas (Hammer *et al.*, 2001). Neste caso, a variável trecho amostral foi considerada como independente (preditora) e a frequência percentual das guildas como dependente (resposta).

4.3 Resultados

4.3.1 *Uso dos recursos alimentares*

Os conteúdos alimentares de 738 indivíduos (19 espécies), sendo 216 (12 espécies) da cabeceira, 326 (15 espécies) do meio e 196 (16 espécies) da foz, foram analisados (Tabela 1). Detrito/sedimento foi a principal categoria alimentar para 25% das espécies na cabeceira, 33,3% no meio e 43,8% na foz. Invertebrados aquáticos predominaram na dieta de 25% das

espécies na cabeceira, 13,3% no meio e 25% na foz. Insetos aquáticos foram utilizados por 25% das espécies na cabeceira, 26,7% no meio e 18,8% na foz, enquanto que insetos terrestres predominaram para duas das 12 espécies da cabeceira (16,7%), duas das 15 no meio (13,3%) e uma das 16 na foz (6,3%). A amplitude alimentar foi baixa (<0.4) como um todo (Tabela 1) e não apresentou diferenças significativas entre os trechos (H=0,04; gl=2; p=0,9).

Tabela 1. Composição da dieta e amplitude alimentar (índice de Levins, **B**) da assembleia de peixes do rio Vermelho, bacia hidrográfica do Atlântico leste, Antonina, Paraná, Brasil. Dados expressos como volume percentual das categorias alimentares. Abre. = abreviações; nº ind = número de indivíduos; CP = intervalo de comprimento padrão; ter = terrestre; Out = outros; inv = invertebrados; Det = detrito; sed = sedimento; * = valores < 0,1%; – categoria não registrada. As categorias predominantes estão em negrito. n/a = não analisado.

Espécie	Abre.	nº ind.	CP (mm)	Inseto aquático	Inseto ter	Out inv aquático	Out inv ter	Peixes	Vegetal alóctone	Algas	Det/sed	B	
Cabeceira	<i>Acentronichthys leptos</i>	Alep	14	40-79	76,5	9,8	-	-	-	12,0	-	1,7	0,21
	<i>Ancistrus multispinnis</i>	Amul	10	35-64	-	-	*	-	-	-	2,2	97,8	0,02
	<i>Characidium lanei</i>	Clan	40	30-49	95,0	0,2	2,2	0,2	-	0,4	-	-	0,02
	<i>Characidium pterosticum</i>	Cpte	23	30-52	81,4	7,8	1,5	-	-	1,1	-	8,3	0,12
	<i>Deuterodon langei</i>	Dlan	67	30-90	5,6	38,1	0,2	2,3	-	50,1	2,6	1,1	0,25
	<i>Hollandichthys multifasciatus</i>	Hmul	5	40-62	-	98,0	-	1,7	-	0,3	-	-	0,02
	<i>Mimagoniates microlepis</i>	Mmic	7	32-41	38,7	49,3	-	11,9	-	0,1	-	-	0,49
	<i>Rhamdia quelen</i>	Rque	5	78-185	1,5	8,2	70,3	4,8	-	15,2	-	-	0,22
	<i>Rhamdioglanis frenatus</i>	Rfre	25	56-180	3,2	19,6	60,3	11,7	-	3,2	-	2,0	0,28
	<i>Schizolecis guntheri</i>	Sgun	7	31-33	0,3	-	-	-	-	-	2,3	97,5	0,03
	<i>Schizolecis sp. 1</i>	Schsp1	8	29-34	0,4	-	*	-	-	-	5,6	93,9	0,04
	<i>Synbranchus marmoratus</i>	Smar	5	156-309	8,9	2,0	82,8	-	5,7	-	-	0,6	0,11
Meio	<i>Acentronichthys leptos</i>	Alep	13	32-78	92,9	-	-	4,6	-	2,3	-	0,3	0,05
	<i>Ancistrus multispinnis</i>	Amul	6	49-68	-	-	*	-	-	-	4,4	95,6	0,05
	<i>Characidium lanei</i>	Clan	16	29-42	82,6	15,5	1,9	-	-	-	-	-	0,21
	<i>Characidium pterosticum</i>	Cpte	14	26-48	97,7	-	-	-	-	2,3	-	-	0,05
	<i>Deuterodon langei</i>	Dlan	59	33-83	3,9	10,6	*	4,3	-	79,6	0,4	1,3	0,09
	<i>Hollandichthys multifasciatus</i>	Hmul	29	40-92	0,6	38,6	33,1	3,4	-	21,5	-	2,9	0,45
	<i>Mimagoniates microlepis</i>	Mmic	58	27-53	22,4	64,1	0,2	7,4	-	5,9	-	-	0,28
	<i>Phalloceros harpagos</i>	Phar	20	19-31	7,4	-	*	*	-	-	5,6	87,0	0,08
	<i>Rhamdia quelen</i>	Rque	28	72-220	0,8	23,6	41,7	0,6	7,2	26,0	-	*	0,38
	<i>Rhamdioglanis frenatus</i>	Rfre	6	53-170	*	11,5	75,5	-	-	13,0	-	-	0,22
	<i>Rineloricaria sp.</i>	Rinsp	8	52-87	-	*	0,3	-	-	-	1,9	97,8	0,02
	<i>Sclerostax barbatus</i>	Sbar	13	35-73	53,7	-	0,7	*	-	-	3,7	41,9	0,29
Foz	<i>Schizolecis guntheri</i>	Sgun	25	24-34	*	-	*	-	-	-	3,4	96,6	0,02
	<i>Schizolecis sp. 1</i>	Schsp1	26	29-34	*	-	0,1	-	-	-	4,3	95,6	0,03
	<i>Synbranchus marmoratus</i>	Smar	5	225-400	6,3	1,9	2,7	0,3	86,0	2,2	-	0,6	0,06
	<i>Acentronichthys leptos</i>	Alep	2	56-70	86,2	-	-	-	-	-	-	13,8	n/a
	<i>Characidium lanei</i>	Clan	10	31-51	94,8	-	3,3	-	-	0,3	-	1,6	0,04
	<i>Characidium pterosticum</i>	Cpte	11	30-43	99,7	-	0,3	-	-	-	-	-	0,01
	<i>Deuterodon langei</i>	Dlan	11	45-86	0,6	18,8	*	-	-	79,1	1,3	0,1	0,10
	<i>Hollandichthys multifasciatus</i>	Hmul	11	43-87	*	24,4	48,0	18,6	-	8,9	-	-	0,50
	<i>Kronichthys cf. lacerta</i>	Klac	11	25-63	-	-	-	-	-	-	5,2	94,8	0,11
	<i>Mimagoniates microlepis</i>	Mmic	36	28-48	26,8	65,1	*	4,4	-	3,4	-	0,3	0,20
	<i>Phalloceros harpagos</i>	Phar	5	19-24	-	-	-	-	-	-	15,7	84,3	0,36
	<i>Pseudotothyris obtusa</i>	Pobt	31	20-31	0,1	-	0,9	-	-	-	1,9	97,1	0,02
<i>Pimelodella pappenheimi</i>	Ppap	7	105-128	24,3	0,3	73,1	-	-	2,0	-	0,4	0,17	
<i>Rhamdia quelen</i>	Rque	2	70-87	4,1	-	42,6	-	41,0	5,5	-	6,8	n/a	
<i>Rineloricaria sp.</i>	Rinsp	5	55-95	1,8	-	-	-	-	-	6,4	91,8	0,09	
<i>Sclerostax barbatus</i>	Sbar	13	32-73	41,4	-	0,5	*	-	7,0	0,3	50,6	0,26	
<i>Schizolecis guntheri</i>	Sgun	5	24-30	-	-	-	-	-	-	0,7	99,3	0,01	
<i>Schizolecis sp.</i>	Schsp	23	25-33	-	-	*	-	-	-	6,3	93,7	0,07	
<i>Synbranchus marmoratus</i>	Smar	13	82-375	2,4	-	77,3	0,3	19,3	-	-	0,8	0,14	

Recursos de origem alóctone foram consumidos com maior frequência na cabeceira, enquanto que no meio todas as categorias ocorreram similarmente. Por outro lado, na foz

houve predomínio de recursos autóctones e de origem indeterminada (detrito/sedimento) (Figura 1).

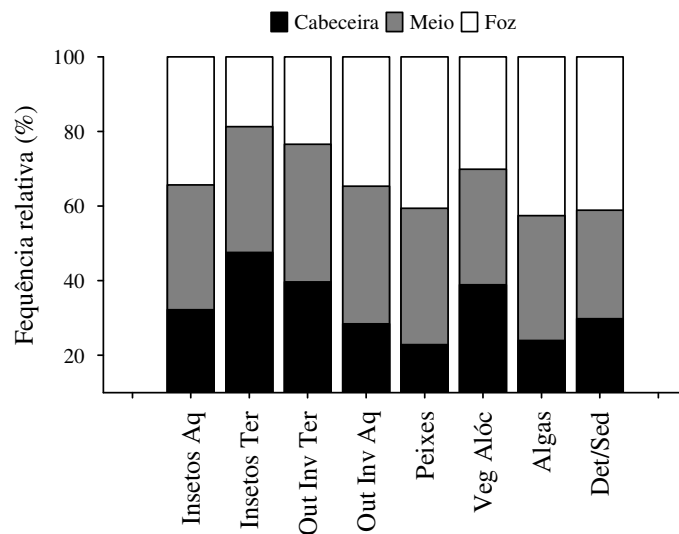


Figura 1. Frequência relativa do uso das categorias alimentares pela assembleia de peixes ao longo do gradiente longitudinal do rio Vermelho, bacia hidrográfica do Atlântico leste, Antonina, Paraná, Brasil. Aq = aquático; Ter = terrestre; Out = outros; Inv = invertebrados; Alóc = alóctone; Det = detrito; Sed = sedimento.

A sobreposição alimentar foi baixa ao longo do gradiente, mantendo-se abaixo de 0,4 para a maioria dos pares de espécies em todos os trechos (Figura 2). O meio foi o trecho com a maior percentagem de pares de espécies (73%) com sobreposição $<0,4$, enquanto que na foz a sobreposição foi ligeiramente maior, pois 28,9% dos pares se sobrepuseram com valores $>0,6$.

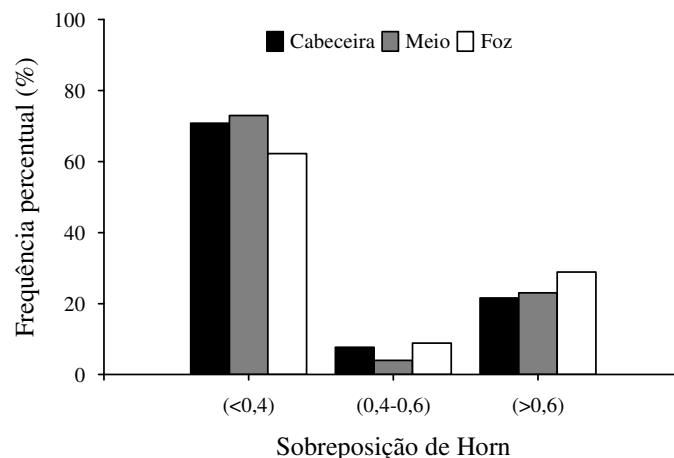


Figura 2. Distribuição das frequências de pares de espécies com sobreposição alimentar baixa ($<0,4$), intermediária (0,4-0,6) e alta ($>0,6$) ao longo do gradiente longitudinal do rio Vermelho, bacia hidrográfica do Atlântico leste, Antonina, Paraná, Brasil.

4.3.2 Guildas tróficas

Os primeiros eixos das ACDs (autovalores = 0,93, 0,92 e 0,92 para os trechos de cabeceira, meio e foz, respectivamente) foram os mais informativos e segregaram as espécies em cinco guildas tróficas na cabeceira (onívora, invertívora aquática, insetívora terrestre, insetívora aquática e detritívora), seis no meio (herbívora, piscívora, invertívora aquática, insetívora terrestre, insetívora aquática e detritívora) e cinco na foz (herbívora, invertívora aquática, insetívora terrestre, insetívora aquática e detritívora) (Figura 3).

A guilda onívora ocorreu apenas na cabeceira e foi representada por *Deuterodon langei* que alterou sua dieta e esteve entre as herbívoras nos demais trechos. Insetívoras aquáticas ocorreram ao longo de todo o riacho, sendo representadas pelas mesmas espécies nos diferentes trechos, exceto no meio, onde *Scleroystax barbatus* foi incorporada. Invertívora aquática foi a guilda que mais alterou sua composição específica ao longo do gradiente. Na cabeceira foi representada por *Synbranchus marmoratus*, *Rhamdia quelen* e *Rhamdioglanis frenatus*, sendo as duas últimas também representantes desta guilda no meio, enquanto que na foz foi representada por *Pimelodella pappenheimi*, *Hollandichthys multifasciatus* e *S. marmoratus*. Insetívora terrestre foi representada por *Mimagoniates microlepis* em todos os trechos e por *H. multifasciatus* na cabeceira e meio, sendo que a última mudou para invertívora aquática na foz. A guilda detritívora foi a mais diversificada de todas. *Schizolecis guntheri* foi comum a todos os trechos. *Ancistrus multispinnis* e *Schizolecis* sp. 1 foram comuns à cabeceira e meio, *Rineloricaria* sp. e *Phalloceros harpagos* ao meio e foz, enquanto que *Kronichthys lacerta*, *Pseudotothyris obtusa* e *Schizolecis* sp. foram exclusivas da foz. Além disso, *S. barbatus* foi incluída como detritívora na foz. Ressalta-se ainda, que a guilda piscívora foi representada apenas por *S. marmoratus* no meio do riacho.

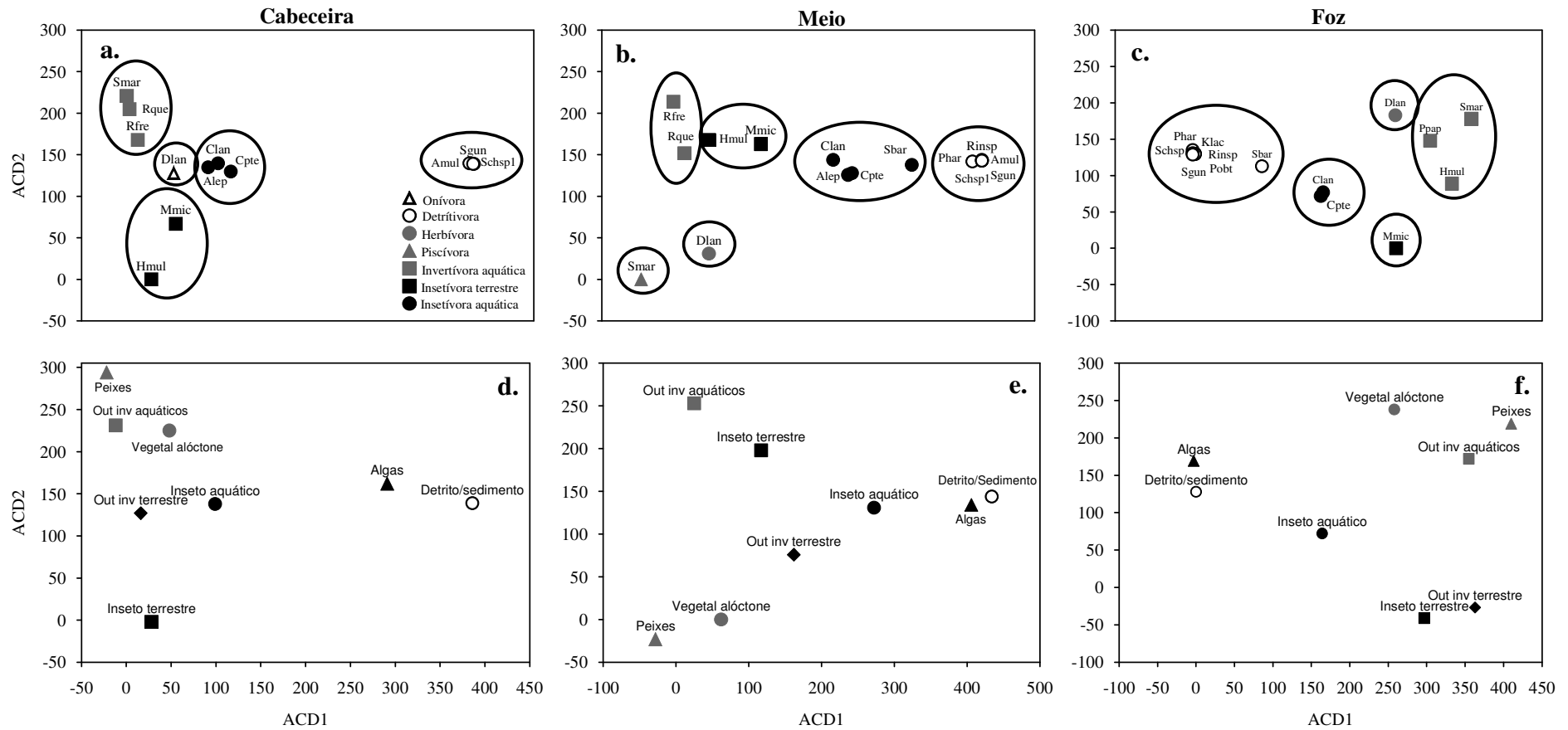


Figura 3. Ordenação das espécies de peixes nas respectivas guildas tróficas (**a, b, c**) e categorias alimentares (**d, e, f**) ao longo do gradiente longitudinal do rio Vermelho, bacia hidrográfica do Atlântico leste, Antonina, Paraná, Brasil. Out = outros e inv = invertebrados. Círculos representam espécies pertencentes à mesma guilda trófica.

4.3.3 Distribuição das guildas

Tanto a densidade quanto a biomassa de invertívoras e insetívoras aquáticas diminuíram ao longo do gradiente, enquanto que a densidade de insetívoras terrestres e a densidade e biomassa de detritívoras aumentaram (Figura 4). Com relação à densidade, insetívoras aquáticas predominaram na cabeceira e meio, enquanto que as insetívoras terrestres prevaleceram na foz, seguidas pelas detritívoras (Figura 4a). Quanto à biomassa, invertívoras aquáticas predominaram em todos os trechos, porém com nitida redução ao longo do gradiente (Figura 4b).

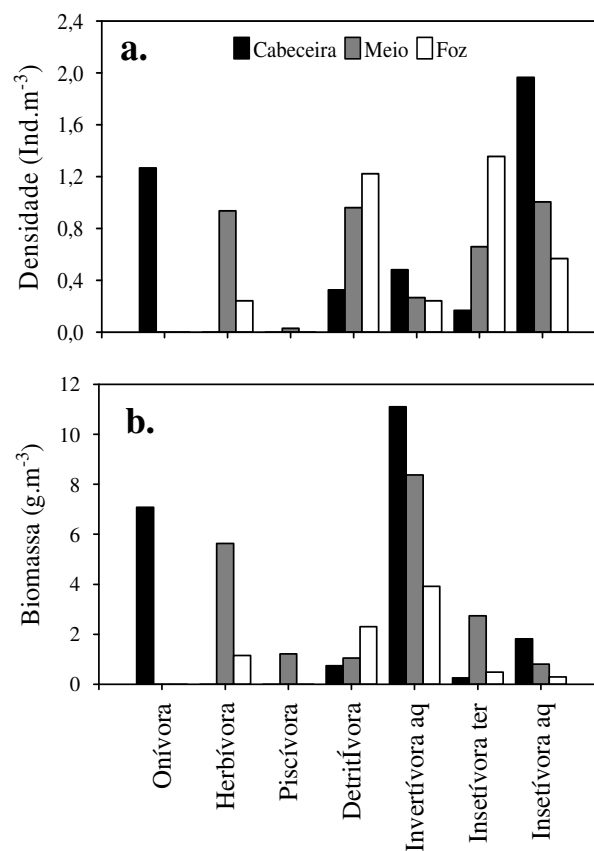


Figura 4. Densidade (nº. indivíduos/m³) em (a) e biomassa (gramas de peixe/m³) em (b) para as diferentes guildas tróficas ao longo do gradiente longitudinal do rio Vermelho, bacia hidrográfica do Atlântico leste, Antonina, Paraná, Brasil. Aq = aquática; ter = terrestre.

A distribuição das guildas tróficas esteve significativamente associada ao trecho do riacho ($\chi^2 = 49,5$, gl=12, $p < 0,01$). O aumento relativo no número de espécies detritívoras, bem como a diminuição de insetívoras terrestres e aquáticas no sentido cabeceira-foz contribuíram para essa associação (Tabela 2).

Tabela 2. Frequência percentual das guildas tróficas ao longo do gradiente longitudinal do rio Vermelho, bacia hidrográfica do Atlântico leste, Antonina, Paraná, Brasil. Inv = invertívora; aq = aquática; ins = insetívora; ter = terrestre.

	Onívora (%)	Herbívora (%)	Piscívora (%)	Detritívora (%)	Inv aq (%)	Ins ter (%)	Ins aq (%)	Total espécies
Cabeceira	8,3	0,0	0,0	25,0	25,0	16,7	25,0	12
Meio	0,0	6,7	6,7	33,3	13,3	13,3	26,7	15
Foz	0,0	6,3	0,0	43,8	25,0	6,3	18,8	16

4.4 Discussão

A assembleia de peixes do rio Vermelho utilizou ampla gama de recursos alimentares, composto especialmente por insetos aquáticos e terrestres, outros invertebrados aquáticos e detrito/sedimento. Essas categorias predominaram na dieta de mais de 70% das espécies, indicando relações com diferentes níveis tróficos e consumo de recursos tanto autóctones quanto alóctones e de origem indeterminada. Baseado nestes resultados considera-se que essa assembleia seguiu os padrões de uso dos recursos alimentares descritos para outros riachos da Mata Atlântica (Sabino & Castro, 1990; Aranha *et al.*, 1998; Esteves & Lobón-Cerviá, 2001; Barreto & Aranha, 2006; Mazzoni & Costa, 2007; Vitule *et al.*, 2008).

A diversificação no uso dos itens alimentares (58 no total, ver APÊNDICE 1), sugere que suas ofertas no rio Vermelho tenham sido reguladas por fatores de ordem espacial e sazonal, conforme proposto em Prejs & Prejs (1987) e Winemiller (1990). A sazonalidade influencia principalmente a oferta dos recursos alóctones, uma vez que estes dependem da fenologia das florestas e dos ciclos de vida dos invertebrados, bem como dos seus respectivos aportes para os ecossistemas aquáticos. Por outro lado, fatores espaciais podem influenciar a distribuição longitudinal de recursos autóctones, tais como os macroinvertebrados aquáticos (Bispo *et al.*, 2006), refletindo assim numa oferta diferencial destes para as comunidades de peixes. Portanto, a aquisição de tipos variados de recursos, à despeito de suas possíveis variações sazonais e espaciais, consiste numa tática alimentar eficiente (*sensu* Esteves & Aranha, 1999) para peixes de riachos.

A elevada diversidade na dieta também pode ser evidenciada pela formação de sete guildas tróficas, distribuídas entre apenas 19 espécies. Quatro, (*D. langei*, *H. multifasciatus*, *S. marmoratus* e *S. barbatus*) alteraram suas dietas ao longo do gradiente, indicando que a assembleia respondeu em nível específico às mudanças espaciais na oferta dos recursos. *Deuterodon langei* e *H. multifasciatus* consumiram maior quantidade de insetos terrestres na

cabeceira, onde pressupõe-se que a oferta desse recurso seja maior devido a maior interface entre o sistema aquático e terrestre e a elevada cobertura vegetal (Vannote *et al.*, 1980; Peres-Neto *et al.*, 1995; Esteves & Aranha, 1999). Por outro lado, *H. multifasciatus* alimentou-se predominantemente de camarões na foz, onde tais organismos foram abundantes (obs. pess.), enquanto que *D. langei* consumiu principalmente vegetais alóctones no meio e foz, comportando-se como um catador (*drift feeder*, *sensu* Sabino & Zuanon, 1998). Da mesma forma, *S. marmoratus* parece ter respondido à disponibilidade espacial dos recursos, pois na cabeceira alimentou-se principalmente de *Aegla* sp., um caranguejo de água doce abundante em corredeiras (Kikuchi & Uieda, 1998), enquanto que no meio mudou sua alimentação para peixes (*D. langei*), recurso de elevada densidade neste trecho (ver capítulo 1), e na foz consumiu predominantemente de camarões. Já para *S. barbatus*, infere-se que uma possível diminuição na oferta de insetos aquáticos em ambientes lênticos da foz, como Ephemeroptera e Trichoptera, organismos frequentes em corredeiras (Bispo *et al.*, 2006), tenha influenciado na sua mudança de guilda de insetívora aquática no meio para detritívora na foz.

Tendências longitudinais no uso dos recursos também foram evidenciadas em nível de assembleia. Recursos de origem alóctone, como insetos adultos, vegetais e outros invertebrados tenderam a ser consumidos com maior frequência na cabeceira, em detrimento da foz, onde se destacaram os de origem indeterminada e/ou autóctone, como detrito/sedimento, algas e peixes. Esses resultados corroboram com os padrões de disponibilidade longitudinal dos recursos alimentares previstos no CCR e sugerem que a distribuição das guildas tróficas de peixes, assim como verificado em outros rios tropicais e temperados (Angermeier & Karr, 1983; Oberdorff *et al.*, 1993), esteja fortemente estruturada pelos processos de oferta do alimento em detrimento a especializações tróficas mais significativas da assembleia (Esteves & Aranha, 1999).

Considerando-se o número de guildas tróficas, o trecho do meio foi o mais diverso, com seis das sete guildas registradas, o que coincidiu com a também maior riqueza e diversidade de espécies neste trecho (ver capítulo 1). Esses resultados sugerem que ambientes de transição, como o trecho intermediário do presente riacho, apresentem maior diversificação de recursos alimentares, como resultado da maior heterogeneidade ambiental, possibilitando assim a coexistência de um maior número de guildas. Ross (1986) argumenta que um dos principais mecanismos de segregação trófica em sítios mais diversos, como foi o trecho do meio, seja a partilha pelos recursos alimentares disponíveis.

Tanto a amplitude quanto a sobreposição alimentar entre as espécies foram baixas e não diferiram consideravelmente ao longo do gradiente. Isso indica que houve segregação

trófica na assembleia e que, embora as espécies tenham utilizado em conjunto vários recursos alimentares, poucos, em média uma ou duas categorias de recursos por espécie, foram comuns às suas dietas. Esses resultados corroboram com aqueles obtidos por Esteves & Lobón-Cerviá (2001), para a ictiofauna de um riacho da Floresta Atlântica (SP). Esses autores argumentam que as segregações espaciais e temporais, bem como as diferentes estratégias na obtenção do alimento propiciaram a partilha dos recursos, e consequentemente menor sobreposição foi observada entre as espécies.

Variações nas condições ambientais, como velocidade do fluxo e profundidade produziram um gradiente longitudinal no rio Vermelho (ver capítulo 1), que possivelmente influenciou a estruturação e a distribuição das guildas tróficas. Detritívoras aumentaram significativamente ao longo do gradiente, tendo suas maiores proporções na foz, enquanto que insetívoras terrestres e aquáticas tenderam a ser mais frequentes em ambientes lóticos da cabeceira e meio. Além disso, a frequência percentual das guildas tróficas esteve significativamente associada com o trecho do riacho, sendo o aumento proporcional de detritívoras e a diminuição de insetívoras terrestres e aquáticas rio abaixo, os principais responsáveis por essa associação. Aliado a esses resultados observou-se também, diminuição na densidade e biomassa das guildas invertívora e insetívora aquática e tendência de aumento desses parâmetros para as detritívoras no sentido cabeceira-foz. Esses resultados estão de acordo com aqueles obtidos por Pouilly *et al.* (2006), em riachos da vertente leste Andina, onde maior proporção de detritívoras, algívoras e piscívoras foi registrada em trechos de menor altitude. Resultados similares também foram encontrados por Oberdorff *et al.* (1993), os quais verificaram incremento de onívoras e piscívoras e diminuição de invertívoras, no sentido cabeceira-foz, em riachos da França, e por Angermeier & Karr (1983), que observaram aumento da densidade de algívoras e herbívoras e diminuição de insetívoras aquáticas com a ampliação da ordem de riachos no Panamá. No Brasil, e em especial para a Mata Atlântica, Uieda (1995) verificou mudanças na distribuição das guildas tróficas para a comunidade de peixes de um riacho no sul de São Paulo, com predomínio de espécies insetívoras no trecho superior, onívoras no meio e carnívoras no inferior.

O conceito de continuidade de rio de Vannote *et al.* (1980) atenta para o gradiente de fatores físico-químicos que ocorrem ao longo dos sistemas fluviais e para as mudanças na estrutura e funcionamento das assembleias em função destes fatores. De acordo com esse gradiente, a disponibilidade de recursos pode mudar e ter reflexos sobre a composição trófica nas comunidades de peixes. Riachos de primeira ordem e regiões de cabeceira são primariamente influenciados pela vegetação ripária devido ao sombreamento e suplemento de

matéria orgânica alóctone. Assim, tais regiões tendem a apresentar maior proporção de espécies insetívoras. Com o aumento no tamanho do rio, a produtividade primária autóctone e a matéria orgânica fina aumentam, com isso as proporções de detritívoras e algívoras podem aumentar em trechos médios e regiões a jusante (Angermeier & Karr, 1983; Oberdorff *et al.*, 1993; Uieda, 1995; Lowe-McConnell, 1999).

Diante dos resultados encontrados no presente estudo, sugere-se que a assembleia de peixes do rio Vermelho corroborou com os padrões de uso dos recursos previstos no CCR, indicando mudanças nos hábitos alimentares em nível de espécie e assembleia como um todo, bem como uma transição proporcional de espécies insetívoras na cabeceira para detritívoras na foz, que possivelmente esteve associada com a disponibilidade longitudinal dos recursos alimentares.

REFERÊNCIAS

- Abelha, M. C. F., A. A. Agostinho & E. Goulart. 2001. Plasticidade trófica em peixes de água doce. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 23(2): 425-434.
- Alves, G. Z., R. M. Tófoli, G. C. Novakowski & N. S. Hahn. 2011. Food partitioning between sympatric species of Serrapinus (Osteichthyes, Cheirodontinae) in a tropical stream. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 33: 153-159.
- Angermeier, P. L. & J. R. Karr. 1983. Fish communities along environmental gradients in a system of tropical streams. *Environmental Biology of Fishes*, 9: 117–135.
- Aranha, J. M. R. & E. P. Caramaschi. 1999. Estrutura populacional, aspectos da reprodução e alimentação dos Cyprinodontiformes (Osteichthyes) de um riacho do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 16(1): 637-651.
- Aranha, J. M. R., D. F. Takeuti & T. Yoshimura. 1998. Habitat use and food partitioning of the fishes in a coastal stream of Atlantic Forest, Brazil. *Revista de Biología Tropical*, 46: 951-959.
- Barreto, A. P. & J. M. R. Aranha. 2006. Alimentação de quatro espécies de Characiformes de um riacho da Floresta Atlântica, Guaraqueçaba, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23: 779-788.
- Bispo, P. C., L. G. Oliveira, L. M. Bini & K. G. Sousa. 2006. Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera assemblages from riffles in mountain streams of Central Brazil: environmental factors influencing the distribution and abundance of immatures. *Brazilian Journal of Biology*, 66(2): 611-622.

- Buck, S. & I. Sazima. 1995. An assemblage of mailed catfishes (Loricariidae) in southeastern Brazil: distribution, activity, and feeding. *Ichthyology Exploration of Freshwaters*, 6(4): 325-332.
- Casatti, L. 2002. Alimentação dos peixes em um riacho do Parque Estadual Morro do Diabo, bacia do Alto Paraná, sudeste do Brasil. *Biota Neotropica*, 2(2): 1-14.
- Connell, J. H. & W. Sousa. 1983. On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. *The American Naturalist*, 121: 789-824.
- Esteves, K. E. & J. M. R. Aranha 1999. Ecologia trófica de peixes de riachos. Pp. 157-182. In: Caramaschi, E. P., R. Mazzoni & P. R. Peres-Neto. (Eds.). *Ecologia de peixes de riachos. Série Oecologia Brasiliensis*, Rio de Janeiro, 260p.
- Esteves, K. E. & J. Lobón-Cerviá. 2001. Composition and trophic structure of a clear water Atlantic rainforest stream in southeastern Brazil. *Environmental Biology of Fishes*, 62: 429-440.
- Esteves, K. E., A. V. P. Lobo & M. D. R. Faria. 2007. Trophic structure of a fish community along environmental gradients of a subtropical river (Paraitinga River, Upper Tietê River Basin, Brazil). *Hydrobiologia*, 598(1): 373-387.
- Frissell, C. A., W. J. Liss, C. E. Warren & M. D. Hurley. 1986. A hierarchical framework for stream habitat classification: viewing streams in a watershed context. *Environmental Management*, 10: 199-214.
- Grossman, G. D. 1986. Food resources partitioning in a rocky intertidal fish assemblage. *Journal of Zoology*, 1: 317-355.
- Hammer, Ø., D. A. T. Harper & P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1): 1-9.
- Hill, M. O. & H. G. Gauch Jr. 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetation*, 42: 47-58.
- Horn, H. S. 1966. Measurement of overlap in comparative ecological studies. *American Naturalist*, 100: 419-424.
- Horwitz, R. J. 1978. Temporal variability patterns and the distributional patterns of stream fishes. *Ecological Monographs*, 48(3): 307-321.
- Ibañez, C., T. Oberdorff, G. Teugels, V. Mamononekene, S. Lavoué, Y. Fermon, P. Paugy & A. Kamdem-Toham. 2007. Fish assemblages structure and function along environmental gradients in rivers of Gabon (Africa). *Ecology of Freshwater Fish*, 16: 315-334.
- Junk, W. J., P. B. Bayley & R. E. Sparks. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 106: 110-127.

- Kikuchi, R. M. & V. S. Uieda. 1998. Composição da comunidade de invertebrados de um ambiente lótico tropical e sua variação espacial e temporal. Pp. 157-173. In: Nessimian, J. L. & A. L. Carvalho. (Eds). *Ecologia de insetos aquáticos. Série Oecologia Brasiliensis*, Rio de Janeiro, 309p.
- Lowe-McConnell, R. H. 1999. *Estudos ecológicos de comunidade de peixes tropicais*. São Paulo, Edusp, 535p.
- Mazzoni, R. & L. D. S. Costa. 2007. Feeding ecology of stream-dwelling fishes from a coastal stream in the Southeast of Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 50(4): 627-635.
- Mazzoni, R. & C. F. Rezende. 2003. Seasonal diet shift in a Tetragonopterinae (Osteichthyes, Characidea) from Ubatiba river, RJ, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 63(1): 69-74.
- Oberdorff, T., E. Guilbert & J. C. Luchetta. 1993. Patterns of fish species richness in the Seine River basin, France. *Hydrobiologia*, 259: 157–167.
- Peres-Neto, P. R., C. R. S. F. Bizerril & R. Iglesias. 1995. An overview of some aspects of river ecology: a case study on fish assemblages distribution in an eastern Brazilian coastal river. Pp. 317-334. In: Esteves, F. A. (Ed.). *Estrutura, funcionamento e manejo de ecossistemas brasileiros. Série Oecologia Brasiliensis*, Rio de Janeiro, 360p.
- Pouilly, M., S. Barrera & C. Rosales. 2006. Changes of taxonomic and trophic structure of fish assemblages along an environmental gradient in the Upper Beni watershed (Bolivia). *Journal of Fish Biology*, 68: 137–156.
- Prejs, A. & K. Prejs. 1987. Feeding of tropical freshwater fishes: seasonality in resource availability and resource use. *Oecologia*, 71(3): 397-404.
- Ross, S. T. 1986. Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies. *Copeia*, (2): 352-388.
- Sabino, J. & R. M. C. Castro. 1990. Alimentação, período de atividade e distribuição espacial dos peixes de um riacho da Floresta Atlântica (Sudeste do Brasil). *Revista Brasileira de Biologia*, 50(1): 23-36.
- Sabino, J. & J. Zuanon. 1998. A stream fish assemblage in central Amazonia: distribution, activity patterns and feeding behavior. *Ichthyology Explorer of Freshwaters*, 8: 201-210.
- Schlosser, I. J. 1982. Fish community structure and function along two habitat gradients in a headwater stream. *Ecological Monographs*, 52: 395–414.
- Statzner, B. & B. Higler. 1986. Stream hydraulics as a major determinant of benthic invertebrate zonation patterns. *Freshwater Biology*, 16: 127-139.
- Uieda, V. S. 1995. *Comunidades de peixes de um riacho litorâneo: composição, habitat e hábitos*. PhD Dissertation, Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 200p.

- Vannote, R. L., G. W. Minshall, K. W. Cummings, J. R. Sedell & C. E. Cushing. 1980. The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37: 130-137.
- Vitule, J. R. S., M. R. Braga & J. M. R. Aranha. 2008. Ontogenetic, spatial and temporal variations in the feeding ecology of *Deuterodon langei* Travassos, 1957 (Teleostei: Characidae) in a Neotropical stream in the Atlantic rainforest, southern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 6(2): 211-222.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. New Jersey, Prentice-Hall, Inc., 663p.
- Ward, J. V. 1989. The four dimensional nature of lotic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*, 8: 2-8.
- Winemiller, K. O. 1990. Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks. *Ecological Monographs*, 60: 331-367.

5 PADRÕES ECOMORFOLÓGICOS DA ASSEMBLEIA DE PEIXES DE UM RIACHO DA ENCOSTA ATLÂNTICA, BRASIL: RELAÇÕES ENTRE MORFOLOGIA, DIETA E USO DO HABITAT

RESUMO

Os padrões ecomorfológicos e as correlações entre morfologia e ecologia da assembleia de peixes de um riacho da encosta Atlântica, denominado rio Vermelho, Antonina, Paraná, Brasil, foram investigados. Dezoito espécies foram analisadas a partir da seleção de 21 atributos ecomorfológicos obtidos de espécimes capturados com pesca elétrica, durante o período de maio de 2009 a fevereiro de 2010. Análises multivariadas revelaram padrões de diversificação e segregação entre as espécies tanto no espaço morfológico, quanto no ecológico. Três ecomorfotipos foram identificados: espécies bentônicas, com corpos deprimidos, boca ventral, consumidoras de detrito/sedimento e algas (cascudinhos, loricariídeos); nectônicas invertívoras/onívoras, com corpos comprimidos, olhos laterais, boca superior ou terminal, consumidoras de vegetais, insetos e invertebrados terrestres (*Deuterodon langei*, *Hollandichthys multifasciatus*, *Mimagoniates microlepis* e *Phalloceros harpagos*) e nectobentônicas invertívoras, com corpos alongados, boca ventralmente oblíqua, consumidoras de insetos e invertebrados aquáticos (*Scleromystax barbatus*, *Characidium lanei*, *Characidium pterosticum*, *Pimelodella pappenheimi*, *Rhamdia quelen*, *Rhamdioglanis frenatus* e *Acentronichthys leptos*). Os loricariídeos *Ancistrus multispinnis* e *Rineloricaria* sp., demonstraram um caso típico de divergência ecomorfológica entre táxons estritamente relacionados, enquanto que as nectônicas e nectobentônicas exibiram possíveis convergências ou mesmo paralelismo morfológico. Correlações entre morfologia e dieta revelaram associações significativas e consistentes com as interpretações funcionais. Tais resultados indicam que a morfologia é um bom preditor da estrutura trófica da assembleia de peixes. Por outro lado, correlações entre morfologia e habitat foram menos consistentes, porém indicaram tendências de formas deprimidas estarem associadas a corredeiras e formas comprimidas a ambientes de maior profundidade e complexidade. Isso indica que possivelmente outros fatores além da morfologia, como comportamento, filogenia ou outros fatores ecológicos em ambientes altamente complexos, como são os riachos costeiros, enfraqueceram tais relações.

Palavras-chave: Ecomorfologia. Recursos alimentares. Diversidade de habitats. Divergência e convergência. Peixes de água doce.

5 ECOMORPHOLOGICAL PATTERNS OF FISH ASSEMBLAGES OF A COASTAL ATLANTIC STREAM, BRAZIL: RELATIONSHIPS BETWEEN MORPHOLOGY, DIET AND HABITAT USE

ABSTRACT

Ecomorphological patterns and correlations between morphology and ecology of fish assemblage of a coastal Atlantic stream, called rio Vermelho, Antonina, Paraná, Brazil, were investigated. Eighteen species were analyzed from twenty-one ecomorphological attributes obtained from specimens collected by electrofishing during the period from May 2009 to February 2010. Multivariate analysis revealed patterns of diversification and segregation among species at the morphological and ecological space. Three ecomorphotypes were identified: benthic species, with depressed bodies, ventral mouth, eaters of detritus/sediment and algae (armored catfishes, Loricariidae); Invertivorous/omnivorous nektonic, with compressed bodies, lateral eyes, upturned or terminal mouths, eaters of plants terrestrial insects and invertebrates (*Deuterodon langei*, *Hollandichthys multifasciatus*, *Mimagoniates microlepis* and *Phalloceros harpagos*) and invertivorous nektobenthic, with elongated bodies, ventrally oblique mouths, eaters of aquatic insects and invertebrates (*Scleromystax barbatus*, *Characidium lanei*, *Characidium pterosticum*, *Pimelodella pappenheimi*, *Rhamdia quelen*, *Rhamdioglanis frenatus* and *Acentronichthys leptos*). The loricariids *Ancistrus multispinnis* and *Rineloricaria* sp., showed a classic case of ecomorphological divergence between closely related *taxa*, while nektonics and nektobenthics exhibited possible morphological convergence or parallelism. Correlations between morphology and diet revealed significant and consistent associations with functional interpretations. These results indicate that the morphology is a good predictor of trophic structure of fish assemblages. On the other hand, correlations between morphology and habitat were less consistent, but indicated trends of depressed bodies to be associated with riffles and compressed bodies which environments more depths and complexities. This indicates that possibly other factors than morphology, such as behavior, phylogeny and other ecological factors in highly complex, as are the coastal streams, have weakened such relations.

Keywords: Ecomorphology. Food resources. Habitat diversity. Divergence and convergence. Freshwater fish.

5.1 Introdução

Na ecomorfologia, inferências ecológicas e evolutivas são realizadas a partir da forma biológica dos organismos. Em outras palavras, a ecomorfologia ou morfologia ecológica sustenta-se na premissa de que a variação da forma corporal prediz a ecologia dos organismos, seja ela na utilização do habitat, na tomada do alimento ou na interação com outras espécies (Winemiller, 1991; Motta *et al.*, 1995; Adite & Winemiller, 1997). A integração entre diferentes áreas como a morfologia funcional, a ecologia e a biologia evolutiva permite que estudos ecomorfológicos elucidem a função e o papel biológico das estruturas morfológicas de um organismo em relação ao seu ambiente (Bock & von Wahlert, 1965; Wainwright & Reilly, 1994). Estas relações são baseadas no princípio de que aspectos da variação morfológica entre indivíduos ou espécies, conduzem à diferenças de desempenho que, por sua vez resultam em diferenças no modo como as espécies usam os recursos disponíveis no ambiente (Wainwright & Reilly, 1994; Motta *et al.*, 1995).

Trabalhos com este enfoque ganharam destaque no final da década de 1970 (Gatz, 1979), chegando aos dias atuais com um importante arcabouço conceitual e inúmeras populações e comunidades estudadas (Watson & Balon, 1984; Wikramanayake, 1990; Winemiller, 1991; Douglas & Matthews, 1992; Winemiller *et al.*, 1995; Motta *et al.*, 1995; Pouilly *et al.*, 2003; Casatti & Castro, 2006; Cunico & Agostinho, 2006; Oliveira *et al.*, 2010; Cochran-Biederman & Winemiller, 2010; Pagoto *et al.*, 2011). Para peixes de água doce, alguns estudos têm revelado relações consistentes entre morfologia e utilização dos recursos (Gatz, 1979; Hugueny & Pouilly, 1999; Xie *et al.*, 2001), entretanto, outros têm mostrado relações relativamente fracas ou indistintas (Pouilly *et al.*, 2003; Bhat, 2005). As causas dessas fracas associações podem estar relacionadas a fatores tais como comportamento, fisiologia, disponibilidade de recursos, presença de predadores (Motta *et al.*, 1995; Hugueny & Pouilly, 1999; Oliveira *et al.*, 2010), ou mesmo pela própria filogenia, limitando a adaptação morfológica das espécies. Entretanto, quando os atributos morfológicos refletem importantes aspectos ecológicos é possível interpretar o potencial e a natureza do nicho ecológico ocupado por uma determinada espécie, as similaridades e divergências ecológicas entre espécies coexistentes e o volume total do nicho ocupado por uma taxocenose (Watson & Balon, 1984; Winemiller, 1992).

Riachos da encosta Atlântica, à despeito de suas pequenas dimensões de drenagem, apresentam uma das mais ricas e ecologicamente diversas ictiofaunas da América do Sul (Vari & Malabarba, 1998). Composta por aproximadamente 350 espécies (Vari & Malabarba,

1998), distribuídas ao longo das sub-bacias hidrográficas do Atlântico leste brasileiro, essa ictiofauna distingue-se em relação àquelas das bacias que drenam para o interior do continente, por apresentar um endemismo de 95% das suas espécies e de 23,4% dos seus gêneros (Bizerril, 1994). Assembleias de riachos locais apresentam entre 20 e 50 espécies, com ampla diversificação no uso dos recursos alimentares e de diferentes tipos de habitats (Sabino & Castro, 1990; Esteves & Lobón-Cérvia, 2001; Barreto & Aranha, 2006). Ademais, com o soerguimento da borda leste do continente sul americano durante o período Cretáceo, as sub-bacias costeiras isolaram-se dos demais rios que drenam para o interior do continente (Oyakawa *et al.*, 2006). Como consequência, esses riachos apresentam um componente taxonômico isolado, com antiga história biogeográfica, em que a diversificação de sua ictiofauna endêmica remonta ao início dos processos tectônicos que deram origem a Serra do Mar na região sul-sudeste do Brasil (Ribeiro, 2006).

Diante do elevado endemismo e diversidade, é esperado que peixes de riachos da encosta Atlântica revelem interessantes padrões de adaptação morfológica na utilização de ambos, habitat e alimento, os quais seriam determinados tanto pelas pressões ambientais quanto pelas interações interespecíficas (*e. g.* competição, predação). Um passo inicial para compreender esses padrões é identificar as variações dos parâmetros ecológicos sob os quais as comunidades estão submetidas e suas respectivas correlações com as variações morfológicas. Esse procedimento forma o arcabouço para o desenvolvimento das hipóteses sobre os mecanismos que geram as associações ecomorfológicas (Motta *et al.*, 1995; Bhat, 2005) e dessa forma possibilitam explicações, baseadas na morfologia funcional dos atributos morfológicos selecionados, da funcionalidade das estruturas morfológicas, sob a luz das potencialidades e limitações do uso dos recursos (Motta *et al.*, 1995; Wainwright, 1996).

O presente estudo descreve os padrões ecomorfológicos da assembleia de peixes em um riacho da encosta Atlântica (Brasil), e examina as correlações entre a morfologia e os parâmetros da dieta e do habitat ocupado pelas espécies. Em contrapartida, diante do conhecimento da filogenia de alguns dos grupos de peixes aqui estudados (Malabarba *et al.*, 1998), inferiu-se sobre possíveis pressões ambientais e/ou limitações filogenéticas que atuam sobre a forma das espécies desta assembleia (Douglas & Matthews, 1992). Assim, as correlações encontradas entre as variações morfológicas e as ecológicas podem indicar pressões ambientais agindo sobre diferentes grupos taxonômicos, resultando em convergências morfológicas entre espécies filogeneticamente não relacionadas ou divergência morfológica entre espécies filogeneticamente relacionadas (Reilly & Wainwright, 1994).

5.2 Material e Métodos

5.2.1 Variáveis morfológicas

Seguindo os resultados de autores que têm examinado a morfologia funcional de peixes (Alexander, 1967; Aleev, 1969; Gosline, 1971; Webb, 1980; Breda *et al.*, 2005), 17 medidas lineares e cinco áreas (Figura 1 e APÊNDICE 2), associadas com a captura de presas e o uso do habitat foram tomadas entre 6 indivíduos (espécie menos abundante) a 175 indivíduos (espécie mais abundante) das 18 espécies analisadas.

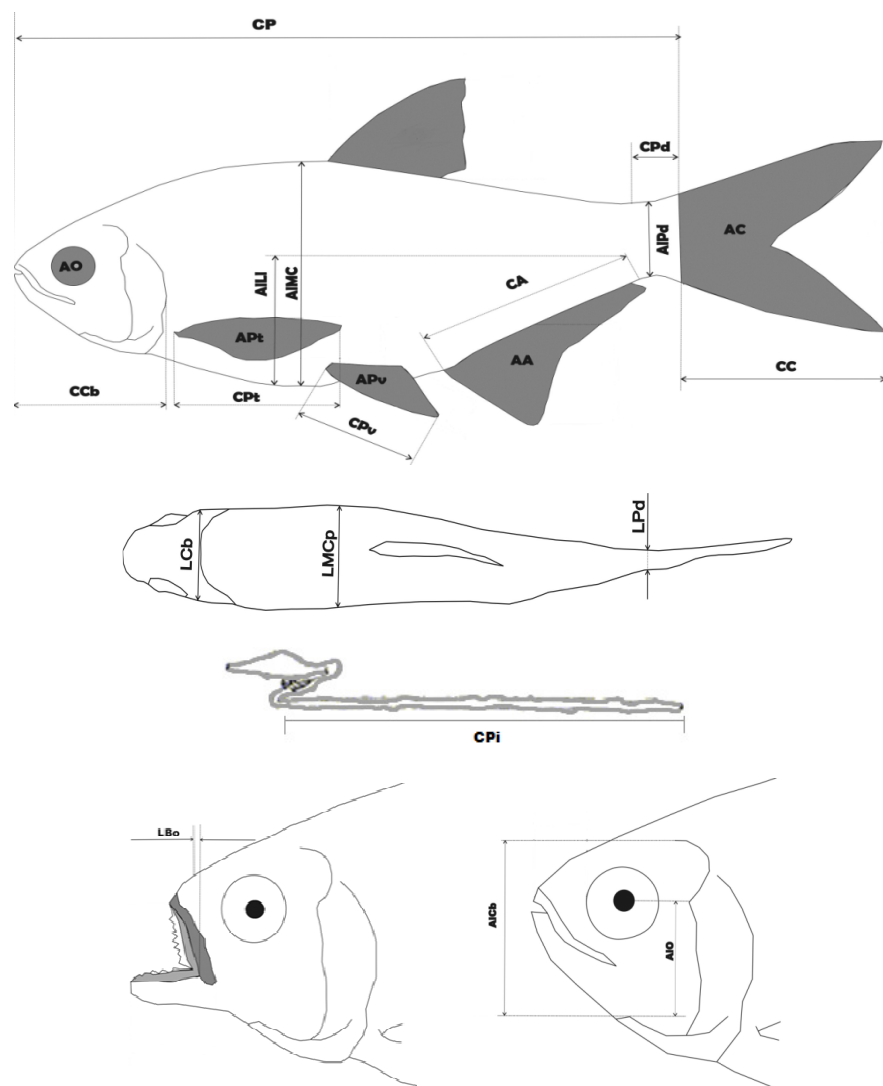


Figura 1. Representação esquemática das medidas morfométricas lineares e áreas estimadas: comprimento padrão (CP), comprimento do intestino (CPi), largura da boca (LBo), comprimento da cabeça (CCb), altura da cabeça (AICb), largura da cabeça (LCb), altura do olho (AIO), altura da linha mediana do corpo (AILI), altura máxima do corpo (AIMC), largura máxima do corpo (LMCp), comprimento do pedúnculo caudal (CPd), altura do pedúnculo caudal (AIPd), largura do pedúnculo caudal (LPd), comprimento da nadadeira peitoral (CPt), comprimento da nadadeira pélvica (CPv), comprimento da nadadeira anal (CA), comprimento da nadadeira caudal (CC), área da nadadeira caudal (AC), área da nadadeira anal (AA), área da nadadeira peitoral (APt), área da nadadeira pélvica (APv) e área do olho (AO).

Essas variáveis foram convertidas em 20 índices ecomorfológicos (razões entre medidas), descritos na tabela 1.

Tabela 1. Descrição dos índices ecomorfológicos e suas respectivas explicações ecológicas

Índices Ecomorfológicos		
Índices	Fórmulas	Explicações
1. Índice de compressão	$IC = AIMC/LMCp$	Altos valores indicam peixes lateralmente comprimidos, habitantes de ambientes lênticos (Watson & Balon, 1984).
2. Índice de depressão	$ID = AILI/AIMCp$	Baixos valores indicam peixes dorsoventralmente deprimidos, habitantes de ambientes com elevado fluxo (Hora, 1922).
3. Comprimento relativo do intestino	$CRI = CPi/CP$	Altos valores indicam dieta herbívora e/ou detritívora, enquanto que baixos valores dieta carnívora (Gatz, 1979).
4. Largura relativa da boca	$LRBo = LBo/CP$	
5. Comprimento relativo da cabeça	$CRCb = CCb/CP$	Altos valores destas quatro razões indicam peixes capazes de manipular e de se alimentar de presas relativamente grandes (Gatz, 1979; Watson & Balon, 1984; Hugueny & Pouilly, 1999; Pouilly <i>et al.</i> , 2003).
6. Altura relativa da cabeça	$AIRCb = AICb/CP$	
7. Largura relativa da cabeça	$LRCb = LCb/CP$	
8. Posição relativa do olho	$PRO = AIO/AICb$	Altos valores indicam olhos dorsalmente localizados, típicos de peixes bentônicos (Watson & Balon, 1984).
9. Área relativa do olho	$ARO = AO/CP^2$	Essa razão está relacionada com a acuidade visual (Pankhurst, 1989).
10. Índice de compressão do pedúnculo caudal	$ICPd = AIPd/LPd$	Altos valores indicam pedúnculos comprimidos, típicos de peixes que empregam menor velocidade de natação contínua (Gatz, 1979).
11. Comprimento relativo do pedúnculo caudal	$CRPd = CPd/CP$	Longos pedúnculos indicam peixes habitantes de ambientes com elevado fluxo e com boa habilidade natatória (Watson & Balon, 1984).
12. Altura relativa do pedúnculo caudal	$AIRPd = AIPd/AIMCp$	Baixos valores indicam maior manobrabilidade (Winemiller, 1991).
13. Área relativa da nadadeira peitoral	$ARPt = APt/CP^2$	Altos valores indicam peixes com nado lento, capazes de grande manobrabilidade, como os ciclídeos, entretanto, peitorais com áreas maiores podem ser encontradas em habitantes de ambientes de elevado fluxo, como os Siluriformes (Oliveira <i>et al.</i> , 2010).
14. Comprimento relativo da nadadeira peitoral	$CRPt = CPt/CP$	Altos valores indicam peitorais longas, esperadas em peixes nadadores contínuos de alta velocidade (Wainwright <i>et al.</i> , 2002)
15. Área relativa da nadadeira pélvica	$ARPv = APv/CP^2$	Área da pélvica é relativamente maior em peixes bentônicos comparados a peixes pelágicos (Breda <i>et al.</i> , 2005).
16. Comprimento relativo da nadadeira pélvica	$CRPv = CPv/CP$	Altos valores indicam maior capacidade de equilíbrio para peixes nectônicos, enquanto que para espécies bentônicas, pélvicas maiores para manutenção do corpo aderido ao substrato em ambientes de elevado fluxo (Gatz, 1979).
17. Área relativa da anal	$ARA = AA/CP^2$	Maiores áreas indicam maior manobrabilidade e estabilização do movimento (Breda <i>et al.</i> , 2005).
18. Comprimento relativo da nadadeira anal	$CRA = CA/CP$	Altos valores indicam elevada capacidade de estabilizar movimentos e evitar o rolamento em seu eixo longitudinal (Breda <i>et al.</i> , 2005).
19. Área relativa da nadadeira caudal	$ARC = AC/CP^2$	Nadadeiras caudais com áreas relativamente maiores são importantes para a aceleração (Balon <i>et al.</i> , 1986).
20. Comprimento relativo da nadadeira caudal	$CRC = CC/CP$	Altos valores indicam tendências a bifurcação da caudal, presentes em nadadores contínuos, enquanto que baixos valores indicam caudais mais lobuladas para guinadas de aceleração rápida (Breda <i>et al.</i> , 2005).

Adicionalmente, a variável “orientação da boca” foi codificada como 1 - posição superior, 2 - posição terminal, 3 - posição ventralmente oblíqua e 4 - posição ventral. Peixes com boca dorsal e terminal obtêm seu alimento na coluna d’água, enquanto aqueles com boca ventral ou oblíqua obtêm seu alimento junto ao substrato (Watson & Balon, 1984; Hugueny & Pouilly, 1999; Pouilly *et al.*, 2003).

A conversão de medidas lineares e áreas em razões possibilitam a aquisição de variáveis descritoras da forma do corpo e da forma das nadadeiras das espécies com redução da influência do tamanho corporal. O uso de razões pode introduzir viés alométrico sobre as análises de forma, porém de acordo com Winemiller (1991), influências alométricas podem ser negligenciadas em estudos de comparação interespecífica com uma única classe de tamanho utilizada. Os índices ecomorfológicos calculados a partir das áreas das nadadeiras e olhos foram transformados em raiz quadrada para padronizar suas escalas dimensionais em relação os demais índices. Todas as medidas lineares foram tomadas do lado esquerdo dos espécimes com auxílio de um paquímetro digital (aproximação de 0,01 mm), exceto para os comprimentos padrão e do intestino os quais foram medidos com régua (aproximação de 0,1 cm) e posteriormente convertidos em milímetros. As áreas dos olhos e das nadadeiras (mm²) foram obtidas a partir do desenho dos seus contornos sobre papel-plástico, os quais foram escaneados e inseridos no *software* AutoCAD (Autodesk, 2004) para o cálculo da área interna. Todos os indivíduos que tiveram seus conteúdos estomacais analisados (ver capítulo 2), além de indivíduos adicionais, os quais não apresentaram conteúdos em seus estômagos ou que não foram analisados (totalizando 845) foram utilizados para a tomada das medidas morfométricas. As variáveis morfológicas foram tomadas somente para aquelas espécies que apresentaram seis ou mais indivíduos capturados e que foram considerados adultos, ou seja, com evidências de desenvolvimento gonadal (Vazzoler, 1996). Ademais, devido ao dimorfismo entre machos e fêmeas de *Phalloceros harpago*, como nas nadadeiras anais e no tamanho e formato do corpo, decidiu-se analisar somente fêmeas desta espécie.

5.2.2 Análise dos dados

A análise das dietas foi determinada através do método volumétrico (Hyslop, 1980), sendo que os itens alimentares, identificados até o menor nível taxonômico possível, foram agrupados em categorias alimentares amplas (ver metodologia geral).

Para verificar os padrões de diversificação morfológica da assembleia de peixes foi utilizada uma análise de componentes principais (ACP), aplicada sobre a matriz de correlação

formada pelas médias (centróides) dos 20 índices ecomorfológicos de cada espécie, mais a orientação da boca. O critério adotado para a retenção dos eixos (componentes principais) seguiu o método de aleatorização de *Broken-Stick*, no qual se interpretam somente aqueles eixos que apresentam autovalores maiores do que os gerados ao acaso (Jackson, 1993).

Similarmente, para identificar os padrões de uso do habitat, uma ACP com os mesmos procedimentos acima citados, foi aplicada sobre a matriz dos valores de utilização proporcional das variáveis de habitat pelas espécies. Devido a baixa variabilidade, as variáveis temperatura, oxigênio dissolvido, condutividade e pH não foram consideradas nesta análise. Com os dados de habitat compilados, um índice de complexidade do habitat foi calculado a partir dos trabalhos de Willis *et al.* (2005) e Cochran-Biederman & Winemiller (2010). Esse índice foi determinado pela soma do índice estrutural com o índice de diversidade do substrato. O primeiro foi calculado dividindo-se o número total de estruturas observadas em cada unidade amostral onde a espécie foi registrada (*e. g.* troncos, galhos, restos de madeira, folhiço e vegetação aquática), pelo número máximo de estruturas registradas. No segundo, os valores percentuais de cada substrato foram utilizados para calcular um índice de diversidade do substrato, de acordo com a fórmula de Shannon-Wiener:

$$\sum_{i=1}^k p_i \log p_i$$

na qual, k corresponde ao número de categorias de substrato e p_i foi a abundância proporcional do substrato i para cada categoria de substrato (Krebs, 1989). Os valores de utilização proporcional das variáveis de habitat pelas espécies foram definidos da seguinte forma: medianas do fluxo, profundidade e largura do canal (na medida em que estas não apresentaram distribuição normal); percentual relativo dos diferentes tipos de substratos utilizados; e pelos valores médios do índice de complexidade do habitat, todos eles obtidos para cada espécie.

Uma análise de agrupamento, utilizando o algoritmo de simples ligações (*single linkage*) como método de conexão e o coeficiente de correlação de Pearson (r), como mediada de distância, foi realizada sobre a matriz dos índices ecomorfológicos (centróides) para agrupar as espécies de acordo com suas similaridades ecomorfológicas. No presente estudo, os termos utilizados para identificação dos principais ecomorfotipos da assembleia (*sensu* Oliveira *et al.*, 2010) seguiram a classificação proposta por Casatti & Castro (2006).

Para investigar as relações entre morfologia e dieta, correlações de Spearman foram realizadas entre os escores dos eixos significativos da ACP-morfologia, e os volumes

percentuais das categorias alimentares consumidas pelas espécies. Similarmente, para avaliar as relações entre morfologia e habitat, os escores da ACP-morfologia foram correlacionados com os valores de utilização proporcional das espécies pelas variáveis de habitat.

Para testar a hipótese nula de que os padrões alimentares e do uso do habitat pela assembleia de peixes independem da influência filogenética sobre a morfologia das espécies, foi utilizado o teste de Mantel, correlacionando-se a matriz de distância trófica e a matriz de distância do uso do habitat com as matrizes de distância morfológica e taxonômica (Legendre & Legendre, 1998). A matriz de distância trófica foi obtida através das distâncias Euclidianas (Gotelli & Ellison, 2004) entre os pares de espécies, calculada a partir do volume percentual das categorias alimentares consumidas. Similarmente, as matrizes de distância do uso do habitat e morfológica foram geradas a partir dos escores das espécies oriundos dos eixos das análises de componentes principais (ACPs), aplicadas, respectivamente, sobre os dados de uso proporcional das variáveis de habitat e dos 20 índices ecomorfológicos mais a orientação da boca (Winemiller, 1991; Pouilly *et al.*, 2003). Por outro lado, a construção da matriz de distância taxonômica seguiu o protocolo proposto por Hugueny & Pouilly (1999), que consiste na contagem padronizada do número de nós que separa cada espécie ao longo da árvore taxonômica: valor 1 (um) foi atribuído aos pares de espécies que pertencem ao mesmo gênero, 2 (dois) aos pares de espécies de gêneros diferentes, mas inseridas na mesma família, 3 (três) aos pares de espécies de famílias diferentes, mas pertencentes a mesma ordem e 4 (quatro) aos pares de espécies pertencentes a ordens diferentes.

Como as relações da dieta e do uso do habitat com a morfologia podem ser um artefato derivado da distância filogenética entre as espécies, ou seja, gerada a partir de correlações espúrias (Winemiller, 1991; Douglas & Matthews, 1992), um teste de correlação parcial entre duas matrizes, controlando o efeito de uma terceira (teste de Mantel parcial) foi realizado para avaliar possíveis efeitos filogenéticos (taxonômicos) na relação dieta-morfologia e uso do habitat-morfologia. Para isso, foram realizadas regressões entre as matrizes de distâncias morfológicas, trófica e de uso do habitat sobre a matriz de distância filogenética (Douglas & Matthews, 1992; Hugueny & Pouilly, 1999; Pouilly *et al.*, 2003). O teste de Mantel parcial comparou a matriz de resíduos da regressão da morfologia sobre a filogenia com as matrizes de resíduos da dieta e do uso do habitat, considerando a filogenia como variável independente, controlando assim o seu efeito. Os testes de Mantel e Mantel parcial foram realizados no aplicativo PAST (*Paleontological Statistic Software*) versão 2.08, sendo a significância estatística, a qual compara o r original (coeficiente de correlação de Pearson, entre todas as entidades nas duas matrizes) e o r esperado, estimado por um teste de

permutação com 1000 simulações (Hammer *et al.*, 2001). As análises de componentes principais foram realizadas no programa Pc-Ord versão 3.17, enquanto que as correlações de Spearman e a análise de *cluster* utilizando-se o programa STATISTICA versão 7.0.

5.3 Resultados

5.3.1 Composição da dieta

A análise dos conteúdos estomacais de 702 indivíduos (18 espécies) mostrou que as principais categorias alimentares consumidas pela assembleia de peixes foram insetos aquáticos e terrestres, outros invertebrados aquáticos e detrito/sedimento (Tabela 2), as quais predominaram na dieta de 95% das espécies.

Tabela 2. Composição da dieta da assembleia de peixes do rio Vermelho, bacia hidrográfica do Atlântico leste, Antonina, Paraná, Brasil. Dados expressos como percentual do volume das categorias alimentares. Abre. = abreviações; n° ind. = número de indivíduos; CP = intervalo de comprimento padrão; aq = aquático; ter = terrestre; Out = outros; inv = invertebrados; alóc = alóctone; Det = detrito; sed = sedimento; * = valores < 0.1% e – categoria não registrada. Em negrito categorias predominantes.

	Abre.	n° ind	CP (mm)	Inseto aq	Inseto ter	Out inv aq	Out inv ter	Peixes	Vegetal alóc	Algas	Det/sed
<i>Acentronichthys leptos</i>	Alep	28	32-79	80,1	7,7	-	1,0	-	9,8	-	1,4
<i>Ancistrus multispinnis</i>	Amul	16	35-68	-	-	*	-	-	-	3,2	96,8
<i>Characidium lanei</i>	Clan	65	29-51	93,4	2,0	2,2	0,2	-	0,3	-	1,8
<i>Characidium pterosticum</i>	Cpte	49	26-52	87,3	5,0	1,0	-	-	1,3	-	5,4
<i>Deuterodon langei</i>	Dlan	137	40-90	4,4	22,6	*	3,2	-	67,8	1,4	0,5
<i>Hollandichthys multifasciatus</i>	Hmul	44	40-92	0,4	36,1	37,3	8,5	-	15,9	-	1,7
<i>Kronichthys cf. lacerta</i>	Klac	11	25-63	-	-	-	-	-	-	5,2	94,8
<i>Mimagoniates microlepis</i>	Mmic	101	27-53	25,4	63,6	0,2	6,3	-	4,4	-	0,2
<i>Phalloceros harpagos</i>	Phar	24	19-31	6,3	-	*	*	-	-	7,3	86,4
<i>Pimelodella pappenheimi</i>	Ppap	6	105-128	24,3	0,3	73,1	-	-	2,0	-	0,4
<i>Pseudotothyris obtusa</i>	Pobt	31	20-31	0,1	-	0,9	-	-	-	1,9	97,1
<i>Rhamdioglanis frenatus</i>	Rfre	30	53-180	2,6	18,0	63,4	9,3	-	5,2	-	1,6
<i>Rhamdia quelen</i>	Rque	33	70-220	1,0	20,1	48,0	1,2	6,3	23,3	-	0,1
<i>Rineloricaria sp.</i>	Rinsp	11	52-95	0,1	*	0,3	-	-	-	2,0	97,5
<i>Schizolecis guntheri</i>	Sgun	34	24-34	*	-	*	-	-	-	3,0	96,9
<i>Schizolecis sp. 1</i>	Schsp1	34	29-34	0,2	-	0,1	-	-	-	4,7	95,0
<i>Schizolecis sp.</i>	Schsp	23	25-33	-	-	-	-	-	-	6,3	93,7
<i>Scleromystax barbatus</i>	Sbar	25	32-73	56,5	-	0,6	*	-	4,1	1,7	37,0

Os cascudinhos *Ancistrus multispinnis*, *Kronichthys lacerta*, *Pseudotothyris obtusa*, *Rineloricaria sp.*, *Schizolecis guntheri*, *Schizolecis sp. 1*, *Schizolecis sp.* e o barrigudinho *Phalloceros harpagos* alimentaram-se expressivamente de detrito/sedimento (acima de 85%).

Nas dietas de *Pimelodella pappenheimi*, *Rhamdioglanis frenatus*, *Hollandichthys multifasciatus* e *Rhamdia quelen*, predominaram outros invertebrados aquáticos, como caranguejos e camarões, porém as duas últimas complementaram suas dietas com insetos terrestres e vegetais alóctones. *Acentornichthys leptos*, *Characidium lanei*, *Characidium pterosticum* e *Scleromystax barbatus*, consumiram predominantemente insetos aquáticos, como Ephemeroptera e Trichoptera, exceto a última que complementou sua dieta com detrito/sedimento. *Deuterodon langei* e *Mimagoniates microlepis* foram herbívora e insetívora terrestre, respectivamente. Para a primeira houve predomínio de fragmentos de folhas, sementes e frutos nos conteúdos estomacais, enquanto que para a última, além da elevada quantidade de Formicidae, insetos aquáticos, como Hemiptera e Chironomidae, também, foram importantes.

5.3.2 Diversificação ecomorfológica

A assembleia de peixes apresentou ampla variação ecomorfológica interespecífica, apresentando desde espécies com corpos e pedúnculos caudais comprimidos e largas nadadeiras anais a corpos deprimidos com boca ventral e intestinos relativamente mais longos (APÊNDICE 3; Figura 2).

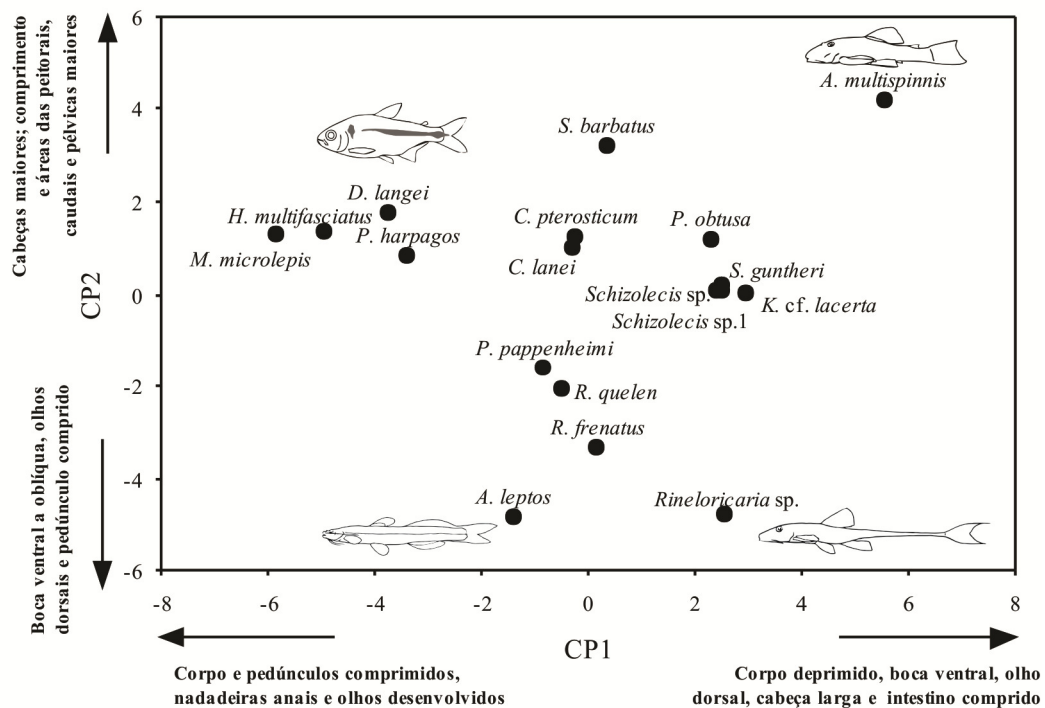


Figura 2. Ordenação da assembleia de peixes do rio Vermelho ao longo do gradiente ecomorfológico produzido pelos dois primeiros eixos da análise de componentes principais (CP1 e CP2), aplicada sobre a matriz de correlação dos 20 índices ecomorfológicos e a orientação da boca.

Os dois primeiros eixos da análise de componentes principais (ACP) retidos para a interpretação pelo modelo de *Broken-Stick*, explicaram 72,9% da variabilidade total dos dados ecomorfológicos. O CP1 segregou os cascudinhos (Loricariidae) com escores positivos, que apresentaram corpos deprimidos com bocas ventrais, olhos dorsais e intestinos relativamente longos, dos Characiformes (*H. multifasciatus*, *D. langei* e *M. microlepis*) e de *P. harpagos* com escores negativos, que corresponderam a corpos e pedúnculos caudais comprimidos, com área dos olhos e das nadadeiras anais relativamente maiores (Figura 2, Tabela 3). Espécies com corpos mais alongados, bocas ventralmente oblíquas e nadadeiras pares desenvolvidas, apresentaram escores intermediários sobre o 1º eixo da ACP. O CP2 tendeu a segregar aquelas com comprimento e altura da cabeça e áreas relativas das peitorais, caudais e pélvicas maiores como *A. multispinnis* e *S. barbatus*, dos catfishes *R. quelen*, *R. frenatus*, *A. leptos* que apresentam olhos mais dorsais e comprimento do pedúnculo relativamente maior. *Rineloricaria sp.* também se posicionou negativamente neste eixo, por apresentar olhos dorsais e maior comprimento relativo do pedúnculo caudal.

Tabela 3. Autovetores, autovalores e percentual de explicabilidade dos dois primeiros eixos (CP1 e CP2) da análise de componentes principais (ACP), aplicada sobre a matriz de correlação dos 20 índices ecomorfológicos e da orientação da boca da assembleia de peixes do rio Vermelho, bacia hidrográfica do Atlântico leste, Antonina, Paraná, Brasil. Valores em negrito indicam os cinco respectivos autovetores que mais contribuíram negativamente e os cinco autovetores que mais contribuíram positivamente para a formação dos CP1 e CP2.

	CP1	CP2
Índice de compressão	-0,935	0,269
Índice de depressão	-0,894	0,164
Comprimento relativo do intestino	0,750	0,252
Largura relativa da boca	0,693	0,244
Comprimento relativo da cabeça	0,122	0,921
Altura relativa da cabeça	-0,370	0,829
Largura relativa da cabeça	0,781	0,416
Posição relativa do olho	0,844	-0,322
Área relativa do olho	-0,527	0,701
Índice de compressão do pedúnculo	-0,798	0,302
Comprimento relativo do pedúnculo	0,671	-0,153
Altura relativa do pedúnculo	0,293	0,181
Área relativa da peitoral	0,360	0,786
Comprimento relativo da peitoral	0,376	0,863
Área relativa da pélvica	0,676	0,464
Comprimento relativo da pélvica	0,603	0,600
Área relativa da anal	-0,921	0,110
Comprimento relativo da anal	-0,866	-0,010
Área relativa da caudal	-0,236	0,902
Comprimento relativo da caudal	0,006	0,782
Orientação da boca	0,929	-0,154
Autovalores	9,25	6,07
Autovalores preditos (<i>Broken-Stick</i>)	3,65	2,65
Variância (%)	44,0	28,9

A análise de agrupamento gerou três ecomorfotipos de acordo com as similaridades ecomorfológicas entre as espécies (Figura 3). O grupo das bentônicas (corpos deprimidos, boca ventral e olhos dorsais), incluiu todos os cascudinhos da família Loricariidae. Dentro desse grupo *A. multispinnis* e *Rineloricaria* sp. foram as que mais divergiram morfológicamente. O grupo das nectônicas incluiu os Characiformes *D. langei*, *H. multifasciatus*, *M. microlepis* (corpos comprimidos, olhos laterais e anais desenvolvidas) e o barrigudinho *P. harpagos* (corpo menos comprimido). As nectobentônicas (corpos alongados e bocas ventralmente oblíquas) englobaram todos os Siluriformes *catfishes* e os Characiformes *C. lanei* e *C. pterosticum*. Neste grupo, *A. leptos* assemelhou-se mais com os caracídeos *C. lanei* e *C. pterosticum* do que com as espécies de sua família (Heptapteridae).

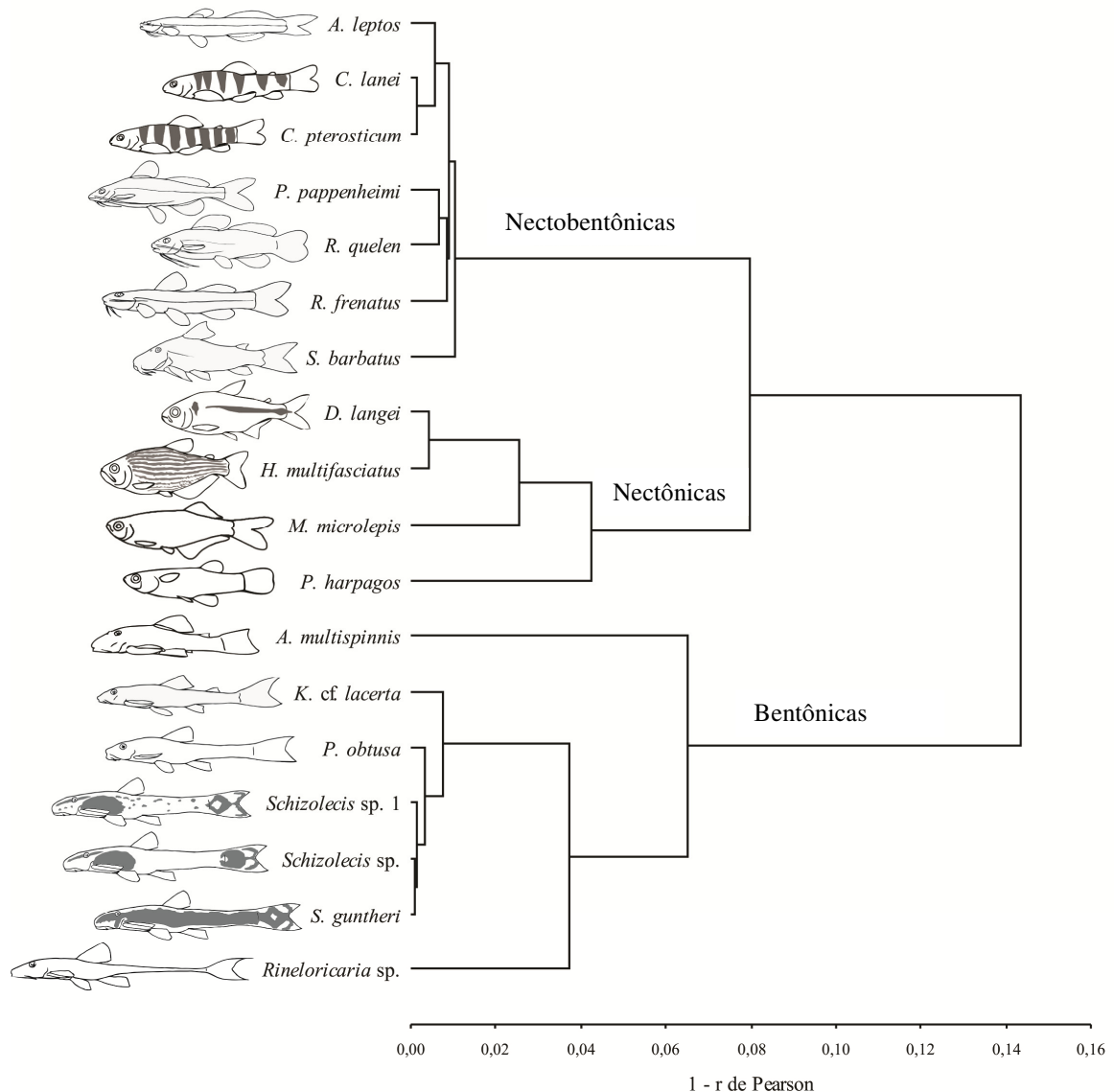


Figura 3. Dendrograma da similaridade ecomorfológica da assembleia de peixes do rio Vermelho, bacia hidrográfica do Atlântico leste, Antonina, Paraná, Brasil.

5.3.3 Relações entre morfologia e dieta

A dieta foi significativamente correlacionada com os atributos ecomorfológicos do 1^o eixo da ACP e revelou baixa correlação com os escores do 2^o eixo (Tabela 4). O CP1 apresentou alta correlação positiva com as categorias algas e detrito/sedimento (itens bentônicos) e alta correlação negativa com as categorias inseto aquático e terrestre, outros invertebrados terrestres e vegetal alóctone. Assim, essas relações descreveram um gradiente de espécies bentívoras (cascudinhos) consumidoras de algas e detritos, com corpos deprimidos e boca ventral, passando por espécies invertívoras nectobentônicas, com corpos mais alongados e boca ventralmente oblíqua, consumidoras de insetos e invertebrados

aquáticos (*S. barbatus*, *C. lanei*, *C. pterosticum*, *P. pappenheimi*, *R. quelen*, *R. frenatus* e *A. leptos*) a espécies invertívoras/onívoras nectônicas com corpos comprimidos e boca terminal ou superior, consumidoras de vegetais, insetos e invertebrados terrestres (*H. multifasciatus*, *D. langei* e *M. microlepis*).

Tabela 4. Coeficientes de correlação de Spearman (r_s) entre os escores dos dois primeiros eixos significativos da ACP-morfologia e o volume percentual das categorias alimentares. Invert = invertebrados. As correlações significativas ($p < 0,05$) estão em negrito.

	CP1		CP2	
	r_s	p	r_s	p
Inseto Aquático	-0,66	0,003	0,06	0,810
Inseto Terrestre	-0,75	0,001	-0,02	0,932
Outros Invert Aquático	-0,35	0,159	-0,04	0,873
Outros Invert Terrestre	-0,73	0,001	0,08	0,751
Peixes	-0,12	0,644	-0,26	0,303
Vegetal Alóctone	-0,74	0,001	0,05	0,848
Algas	0,60	0,009	0,06	0,808
Detrito/Sedimento	0,80	0,001	0,05	0,835

5.3.4 Relações entre morfologia e habitat

A análise de componentes principais aplicada sobre os valores de utilização proporcional das variáveis de habitat (APÊNDICE 4), posicionou as espécies de acordo com suas preferências ao longo do gradiente ambiental (Figura 4). O primeiro eixo foi o único significativo de acordo com o modelo de *Broken-Stick* (autovalor = 5,31) e explicou 53,1 % da variabilidade dos dados. O CP1 tendeu a segregar as espécies com preferências por ambientes de maior fluxo e substrato rochoso, como *A. multispinnis*, *A. leptos*, *R. frenatus*, *C. lanei* e *C. pterosticum*, com escores negativos, das espécies com preferências por habitats mais estruturados, com maior profundidade e substrato arenoso/argiloso como, *P. pappenheimi*, *P. obtusa*, *M. microlepis*, *H. multifasciatus* e *Rineloricaria* sp., com escores mais positivos. As demais espécies, posicionadas nos escores intermediários, foram mais generalistas quanto as suas preferências pelo habitat.

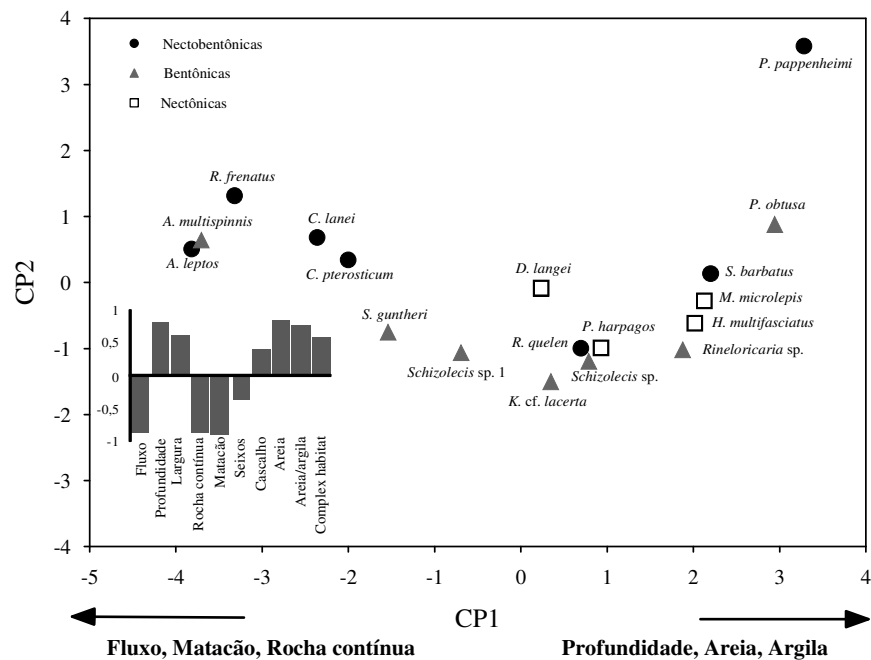


Figura 4. Ordenação da assembleia de peixes do rio Vermelho ao longo do gradiente ambiental produzido pelos dois primeiros eixos da análise de componentes principais (CP1 e CP2), aplicada sobre a matriz de correlação dos valores de utilização proporcional das variáveis de habitat pelas espécies. Figura interior mostra correlações de Pearson das variáveis com o CP1. Complex = complexidade.

Correlações entre morfologia e variáveis de habitat foram menos consistentes que as correlações com a dieta (Tabela 5). O CP1-morfologia se correlacionou positivamente com o fluxo e negativamente com a profundidade. Esse eixo também apresentou correlações negativas marginais com o substrato areia/argila e com a complexidade do habitat, enquanto que CP2-morfologia apresentou correlação significativamente positiva apenas com a complexidade do habitat.

Tabela 5. Coeficientes de correlação de Spearman (r_s) entre os escores dos dois primeiros eixos da ACP-morfologia, e os valores de uso proporcional das variáveis de habitat. As correlações significativas ($p < 0,05$) estão em negrito.

	CP1		CP2	
	r_s	P	r_s	p
Fluxo	0,48	0,041	-0,12	0,623
Profundidade	-0,48	0,042	0,10	0,701
Largura do canal	-0,09	0,729	0,14	0,592
Rocha contínua	-0,12	0,624	0,06	0,826
Matacão	-0,04	0,867	0,06	0,806
Seixos	0,31	0,197	-0,33	0,179
Cascalho	0,05	0,829	-0,08	0,741
Areia	-0,02	0,945	0,21	0,404
Areia/argila	-0,38	0,123	0,19	0,448
Complexidade do habitat	-0,41	0,093	0,47	0,049

Essas relações tenderam a descrever um gradiente relacionando corpos deprimidos, olhos dorsais e pedúnculos caudais relativamente maiores (morfologia bentônica), com ambientes de maior fluxo. Por outro lado, formatos de corpos e pedúnculos caudais mais comprimidos, olhos laterais e nadadeiras anais desenvolvidas (morfologia nectônica), estiveram mais associados com ambientes de maior profundidade e complexidade do habitat. Embora não significativa (Spearman $r = -0,23$; $p = 0,35$), a relação entre o CP1-habitat e o CP1-morfologia ressalta a referida tendência (Figura 5).

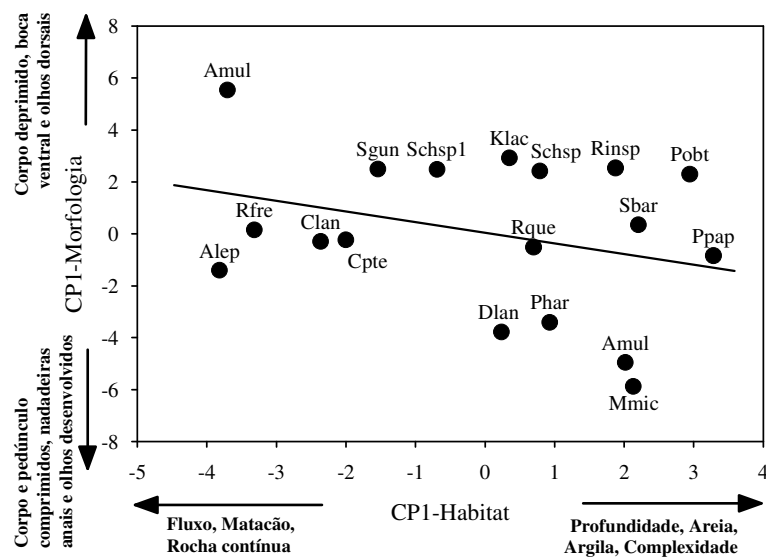


Figura 5. Relação entre os escores da CP1-habitat e CP1-morfologia da assembleia de peixes do rio Vermelho, bacia hidrográfica do Atlântico leste, Antonina, Paraná, Brasil. Abreviações na tabela 1.

Os resultados dos testes de Mantel mostraram que a correlação entre as matrizes de distância trófica e morfológica foi altamente significativa ($r = 0,54$; $p < 0,001$), enquanto que a correlação entre as matrizes de distância do habitat e morfológica foi baixa e não significativa ($r = 0,13$; $p = 0,07$). Entretanto, as matrizes de distância morfológica e taxonômica também apresentaram correlação significativa ($r = 0,54$; $p < 0,001$), indicando possíveis correlações espúrias relacionadas à taxonomia das espécies. No sentido de remover esse efeito, o teste de Mantel parcial, usando a distância taxonômica como variável independente, mostrou que a correlação entre dieta e morfologia foi significativa ($r = 0,43$; $p = 0,002$), enquanto que nenhuma correlação foi encontrada entre habitat e morfologia ($r = 0,09$; $p = 0,12$), quando o efeito da filogenia foi controlado.

5.4 Discussão

A assembleia de peixes do rio Vermelho apresentou ampla variação ecomorfológica interespecífica. Através da análise de componentes principais as espécies foram segregadas no espaço ecomorfológico de acordo com atributos que fortemente influenciam o comportamento alimentar e a utilização do habitat. Cascudinhos (Loricariidae) apresentaram formatos de corpos que refletem hábitos bentônicos, e foram incluídos no ecomorfotipo das espécies bentônicas. Loricariídeos se alimentam raspando algas epilíticas e epifíticas sobre substratos submersos auxiliados pela boca ventral em forma de ventosa, a qual possibilita a fixação do peixe sobre o substrato enquanto se alimenta (Casatti & Castro, 1998). Além disso, representantes desta família apresentaram intestino relativamente longo, característica que esteve associada às suas respectivas dietas, composta especialmente por detrito/sedimento e algas bentônicas. De acordo com Bowen (1983), a explicação funcional para um longo intestino, é a de que alguns componentes da dieta são lentamente digeridos necessitando, portanto, de uma longa residência e extensiva exposição à superfícies de absorção para serem assimilados.

A despeito de Loricariidae compor um grupo monofilético (Malabarba *et al.*, 1998), e das espécies do rio Vermelho terem compartilhado atributos da morfologia trófica que são inerentes a um ancestral comum, *A. multispinnis* e *Rineloricaria* sp., divergiram consideravelmente dentro deste grupo, evidenciando, assim como observado por Casatti & Castro (2006), um caso típico de divergência ecomorfológica entre táxons estritamente relacionados. A diferenciação morfológica entre essas espécies está provavelmente relacionada a diferenças no uso dos meso-habitats (ver capítulo 1). *Ancistrus multispinnis* possui corpo deprimido com nadadeiras pares desenvolvidas que lhe permite aderir ao substrato rochoso em áreas de corredeira (Kerfoot & Schaefer, 2006), enquanto *Rineloricaria* sp. apresenta corpo menos deprimido, pedúnculo extremamente longo e menor área da nadadeira caudal, morfologia esta adaptada a ambientes com menor fluxo. Tais adaptações corroboraram com os dados de preferência pelo habitat, pois *A. multispinnis* foi capturada com maior frequência em corredeiras da cabeceira, onde quase nenhuma outra espécie consegue permanecer devido ao elevado fluxo, enquanto que *Rineloricaria* sp. foi capturada em remansos e poções do meio e da foz. As demais espécies desse grupo, com morfologias mais similares entre si, ocorreram em corredeiras de menor fluxo, nos trechos do meio e da foz do riacho, exceto *S. guntheri* que também ocorreu na cabeceira, onde provavelmente partilham os microhabitats e os recursos alimentares disponíveis.

No extremo negativo do gradiente ecomorfológico estiveram as espécies nectônicas, com corpos e pedúnculos comprimidos, olhos laterais e nadadeiras anais desenvolvidas. Neste grupo *D. langei*, *H. multifasciatus*, *M. microlepis* e *P. harpagos* apresentaram ampla diversificação no uso do habitat e dos recursos alimentares. As três primeiras apresentaram forma típica de lambari (caracídeos), com elevados valores do índice de compressão. Corpos comprimidos lateralmente facilitam a realização de nados curtos, permitindo melhor manobrabilidade em ambientes estruturados com menor fluxo (Webb *et al.*, 1996). Entretanto, *D. langei* ocorreu em todos os tipos de meso-habitats, incluindo corredeiras, não refletindo, portanto, um padrão claro de ocupação baseado em sua morfologia.

Por outro lado, *H. multifasciatus* e *M. microlepis* estiveram associadas a ambientes mais complexos e com menor fluxo, sendo que a primeira apresentou boca relativamente mais larga e a segunda boca dorsal. De acordo com Norton (1995) e Wootton (1999) as dimensões da boca estão diretamente relacionadas com o tamanho do item alimentar ingerido e com a capacidade de gerar pressões negativas no interior da cavidade orobranquial para dragar presas evasivas. Essas características parecem ter favorecido *H. multifasciatus*, pois a mesma apresentou dieta composta principalmente por camarões que são presas grandes e evasivas. Boca dorsal, como observada em *M. microlepis*, está relacionada com a obtenção do alimento na coluna da água (Watson & Balon, 1984; Hugueny & Pouilly, 1999). Essa adaptação possibilita que *M. microlepis* alimente-se de invertebrados alóctones que caem na superfície da água, como formigas, ou hemípteros (mãe d'água) do epiplêuston, como observado em sua dieta. Embora *P. harpagos* também tenha apresentado boca dorsal, sua dieta foi bentívora (detrito e algas), fato possivelmente associado à estratégia comportamental de cata destes recursos trazidos pela correnteza (Casatti & Castro, 1998), mas visto a elevada quantidade de diatomáceas bentônicas nos estômagos analisados, essa espécie também pode ter capturado alimento junto ao fundo ou sobre superfícies submersas. Ademais, as espécies nectônicas foram as que apresentaram as nadadeiras anais mais desenvolvidas. As principais funções desta nadadeira em conjunto com a nadadeira dorsal, são promover estabilidade e impedir rotações do corpo em torno do seu eixo horizontal (Breda *et al.*, 2005). Deste modo, as nadadeiras anais neste grupo parecem favorecer rápidos movimentos seguidos de estabilização, durante a tomada de alimento no *drift*, como sementes, frutos e fragmentos de folhas para *D. langei*, insetos e invertebrados terrestres para *H. multifasciatus* e *M. microlepis* e detrito para *P. harpagos*.

Na região intermediária do gradiente ecomorfológico posicionaram-se aquelas espécies com corpos alongados, bocas subterminais e nadadeiras pares expandidas. Todos os

catfishes, o cascudinho *S. barbatus* e os caracídeos *C. lanei* e *C. pterosticum* apresentaram esse padrão e foram classificadas como nectobentônicas. Corpo alongado aliado a bocas ventralmente oblíquas permitem a utilização de habitats entre rochas e a exploração de recursos abundantes no bentos (Casatti & Castro, 2006). A expressiva exploração de insetos aquáticos, como Ephemeroptera e Trichoptera observado para *A. leptos*, *C. lanei* e *C. pterosticum*, e a exploração de decápodes bentônicos por *R. frenatus*, *R. quelen* e *P. pappenheimi*, parece ter sido beneficiada por esse tipo de padrão ecomorfológico. Assim, as nectobentônicas apresentaram diversos padrões de segregação trófica e espacial. Coletadas em simpatria, *A. leptos*, *C. lanei* e *C. pterosticum*, segregam-se quanto às táticas de exploração dos recursos alimentares. *Acentronichthys leptos* especula o substrato, utilizando barbilhões cefálicos sensoriais para localização das presas (Sazima, 1986), enquanto que *C. lanei* e *C. pterosticum* espreitam insetos aquáticos (Sazima, 1986), com auxílio de nadadeiras pares expandidas que possibilitam uma ancoragem mais eficiente junto ao substrato rochoso (Watson & Balon, 1984). As outras espécies deste grupo segregaram-se espacialmente, sendo *R. frenatus* capturada com maior frequência em corredeiras da cabeceira, *P. pappenheimi* em poções da foz, *S. barbatus* em remansos e poções do meio e foz, enquanto que *R. quelen* foi generalista quanto ao uso do habitat.

O agrupamento de espécies pertencentes a famílias e ordens distintas com características ecomorfológicas similares, sugere possíveis processos de convergência adaptativa ou paralelismo nos ecomorfotipos nectônico e nectobentônico. Segundo Winemiller (1992), espécies que não são filogeneticamente relacionadas podem exibir convergências morfológicas, fisiológicas ou ecológicas para adaptação à ambientes com condições similares. No caso das nectônicas, inferências adaptativas ainda não são consistentes, dada a necessidade de informação sobre a filogenia de Characidae (*D. langei*, *H. multifasciatus* e *M. microlepis*) (Malabarba *et al.*, 1998). Contudo, com o futuro esclarecimento acerca da filogenia deste grupo, possíveis padrões de convergência poderão ser inferidos diante das grandes semelhanças ecológicas apresentada por suas espécies (Casatti & Castro, 2006). Por outro lado, características relacionadas ao habitat e a disponibilidade de recursos alimentares no bentos, parecem ser os responsáveis pela convergência adaptativa de distintos grupos monofiléticos, como Characidiinae (*C. lanei* e *C. pterosticum*) e Heptapteridae (*A. leptos*, *P. pappenheimi*, *R. frenatus*) para o ecomorfotipo das nectobentônicas. Como exemplo disso, *A. leptos* apresentou características morfológicas mais similares aos Characidiinae do que com as espécies da própria família. Entretanto, cabe ressaltar que as relações de parentesco também podem indicar evolução paralela, aumentando

as possibilidades de que o padrão ecomorfológico gerado aqui seja decorrente de eventos aleatórios que, portanto, poderiam distorcer tais conclusões (Winemiller *et al.*, 1995).

As correlações entre morfologia e dieta e morfologia e variáveis de habitat revelaram diversas relações consistentes com as interpretações funcionais. O ecomorfotipo bentônico correlacionou-se significativamente com o consumo de detrito/sedimento e algas; o nectobentônico com insetos e outros invertebrados aquáticos e o nectônico com vegetais alóctones, insetos e outros invertebrados terrestres. Esses resultados corroboram com outros estudos que verificaram fortes correlações entre morfologia e dieta (Hugueny & Pouilly, 1999; Fugi *et al.*, 2001; Xie *et al.*, 2001; Cochran-Biederman & Winemiller, 2010; Oliveira *et al.*, 2010), indicando que os padrões de segregação trófica estão diretamente relacionados à organização do espaço ecomorfológico, ou seja, há forte relação entre os atributos ecomorfológicos selecionados e a exploração dos recursos alimentares. Dessa forma, a correlação entre morfologia e dieta se manteve significativa mesmo quando o efeito da filogenia foi controlado. Isso sugere que a morfologia trófica é um bom preditor da estruturação trófica da assembleia de peixes, indicando que se duas espécies com morfologias tróficas similares forem amostradas, independente das suas relações filogenéticas, existe uma grande probabilidade de que ambas explorem recursos alimentares semelhantes (Oliveira *et al.*, 2010).

As correlações entre morfologia e variáveis do habitat foram menos consistentes do que as com a dieta. Entretanto, a ACP1-morfologia correlacionou-se positivamente com o fluxo e negativamente com a profundidade. Esses resultados indicaram certa tendência do ecomorfotipo bentônico estar associado a ambientes de maior fluxo, enquanto que o nectônico à ambientes de maior profundidade e complexidade do habitat. Essa relação, menos clara entre morfologia e habitat, não foi significativa quando os efeitos da filogenia foram controlados, aumentando assim a probabilidade de que os padrões ecomorfológicos gerados tenham sido distorcidos por fatores filogenéticos ou por outros relacionados ao comportamento, ecologia ou pela própria escolha dos atributos morfológicos (Motta *et al.*, 1995). Inconsistências em estudos ecomorfológicos têm sido constatadas, principalmente pela ausência de critérios funcionais na seleção das variáveis morfológicas e pela diversidade de ecossistemas estudados, onde distintos fatores podem ser importantes na estruturação das assembleias (Bhat, 2005). Um dos possíveis fatores responsáveis pela falta de correlações consistentes entre morfologia e habitat no presente estudo, pode estar relacionada com a dinâmica hidrológica dos riachos costeiros. Com o aumento da concentração das chuvas e consequente aumento do fluxo, esses ambientes podem ser sazonalmente perturbados (Aranha

& Caramaschi, 1999; Lowe-McConnell, 1999). Assim, tais eventos poderiam destruir os microhabitats existentes e desestruturar as assembleias de peixes ao longo do gradiente do rio, obscurecendo possíveis relações ecomorfológicas consistentes.

Em conclusão, o presente estudo apontou evidências de partições ecológicas e morfológicas na assembleia de peixes do rio Vermelho. Nesse contexto, a estruturação ecomorfológica revelou a existência de três ecomorfotipos mais diretamente definidos pelos caracteres da morfologia trófica e da posição ocupada ao longo da coluna d'água, do que por preferências específicas pelos meso-habitats (*e. g.* corredeira, remanso, poção). Os três ecomorfotipos foram: (1) bentônicos, com corpos deprimidos, boca ventral, consumidoras de detrito/sedimento e algas; (2) nectônicos, com corpos comprimidos, olhos laterais, boca superior ou terminal, consumidoras de vegetais, insetos e invertebrados terrestres; e (3) nectobentônicos, com corpos alongados, boca ventralmente oblíqua, consumidoras de insetos e invertebrados aquáticos. Enquanto algumas espécies mostraram claros exemplos de divergência ecomorfológica, outras exibiram possíveis convergências ou mesmo paralelismo morfológico. Ademais, as correlações entre morfologia e dieta foram consistentes com as interpretações funcionais, enquanto que outros fatores além da morfologia enfraqueceram as relações entre morfologia e uso do habitat.

REFERÊNCIAS

- Aleev, Y. G. 1969. Function and gross morphology in fish. Jerusalem, H. Mills, 268p.
- Alexander, R. McN. 1967. Functional design in fishes. London, Hutchinson University Library, 160p.
- Adite, A. & K. O. Winemiller. 1997. Trophic ecology and ecomorphology of fish assemblages in coastal lakes of Benin, West Africa. *Ecoscience*, 4(1): 6–23.
- Aranha, J. M. R. & E. P. Caramaschi. 1999. Estrutura populacional, aspectos da reprodução e alimentação dos Cyprinodontiformes (Osteichthyes) de um riacho do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 16(1): 637-651.
- Autodesk. 2004. AutoCAD: graphic computation. Version 2004. San Rafael, Autodesk, Inc.
- Balon, E. K., S. S. Crawford & A. Lelek. 1986. Fish communities of the Upper Danube River (Germany, Austria) prior to the new Rhein-Main-Donau connection. *Environmental Biology of Fishes*, 15(4): 243-271.

- Barreto, A. P. & J. M. R. Aranha. 2006. Alimentação de quatro espécies de Characiformes de um riacho da Floresta Atlântica, Guaraqueçaba, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23: 779-788.
- Bizerril, C. R. S. F. 1994. Análise taxonômica e biogeográfica da ictiofauna de água doce do leste brasileiro. *Acta Biologica Leopoldensia*, 16(1): 51–80.
- Bock, W. J. & G. von Wahlert. 1965. Adaptation and the form-function complex. *Evolution* 19(3): 269-299.
- Bowen, S. H. 1983. Detrivory in neotropical fish communities. *Environmental Biology of Fishes*, 9: 137-144.
- Breda, L., E. F. Oliveira & E. Goulart. 2005. Ecomorfologia de locomoção de peixes com enfoque para espécies neotropicais. *Acta Scientiarum. Biological Science*, 27(4): 371-381.
- Casatti, L. & R. M. C. Castro. 1998. A fish community of the São Francisco River headwater riffles, southeastern Brazil. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 9: 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.
- Cochran-Biederman, J. L. & K. O. Winemiller. 2010. Relationships among habitat, ecomorphology and diets of cichlids in the Bladen River, Belize. *Environmental Biology of Fishes*, 88(2): 143-152.
- 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.
- Douglas, M. E. & W. J. Matthews. 1992. Does morphology predict ecology? Hypothesis testing within a freshwater stream fish assemblage. *Oikos*, 65: 213-224.
- Esteves, K. E. & J. Lobón-Cerviá. 2001. Composition and trophic structure of a clear water Atlantic rainforest stream in southeastern Brazil. *Environmental Biology of Fishes*, 62: 429-440.
- Fugi, R., A. A. Agostinho & N. S. Hahn. 2001. Trophic morphology of five benthic-feeding fish species of a tropical floodplain. *Brazilian Journal of Biology*, 61(1): 27-33.
- Gatz, A. J. 1979. Ecological morphology of freshwater stream fishes. *Talune Studies in Zoology and Botany*, 21(2): 91-124.
- Gordon, N. D., T. A. McMahon & B. L. Finlayson. 1992. *Stream hydrology: an introduction for ecologists*. Chichester, John Wiley & Sons, 526p.
- Gosline, W. A. 1971. *Functional Morphology and Classification of Teleostean Fishes*. Honolulu, University Press of Hawaii, 208p.

- Gotelli, N. J. & A. M. Ellison. 2004. A primer of ecological statistics. Sanderland, Sinauer Associates, 510p.
- Hammer, ϕ ., D. A .T. Harper & P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1): 1-9.
- Hora, S. L. 1922. Structural modifications in the fish of mountain torrents. *Records of the Indian Museum*, 24: 31-61.
- Hugueny, B. & M. Pouilly. 1999. Morphological correlates of diet in an assemblage of West African freshwater fishes. *Journal of Fish Biology*, 54(1): 1310-1325.
- Hyslop, E. J. 1980. Stomach contents analysis - a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 17: 411-429.
- Jackson, D. A. 1993. Stopping rules in principal components analysis: a comparison of heuristical and statistical approaches. *Ecology*, 74(8): 2204-2214.
- Kerfoot, J. R. & J. F. Schaefer. 2006. Ecomorphology and habitat utilization of *Cottus* species. *Environmental Biology of Fishes*, 76(1): 1-13.
- Krebs, C. J. 1989. *Ecological Methodology*. New York, Harper & Row, 654p.
- Legendre, P. & L. Legendre. 1998. *Numerical ecology*. Amsterdam, Elsevier, 853p.
- Lowe-McConnell, R. H. 1999. *Estudos ecológicos de comunidade de peixes tropicais*. São Paulo, Edusp, 535p.
- Malabarba, L. R., R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.). 1998. *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Porto Alegre, Edipucrs, 603p.
- Motta, P. J., S. F. Norton & J. J. Luczkovich. 1995. Perspectives on the ecomorphology of bony fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 44(1-3): 11-20.
- Moyle, P. B. & F. R. Senanayake. 1984. Resource partitioning among the fishes of rainforest in Sri Lankan. *Journal of Zoology*, 202: 195-223.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. Fonseca & J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853-858.
- Norton, S. F. 1995. Functional approach to ecomorphological patterns of feeding in cottid fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 44: 61-78.
- Oliveira, E. F., E. Goulart, L. Breda, C. V. Minte-Vera, L. R. S. Paiva, D. S. Paiva & M. R. Vismara. 2010. Ecomorphological patterns of the fish assemblage in a tropical floodplain: effects of trophic, spatial and phylogenetic structures. *Neotropical Ichthyology*, 8(3): 569-586.

- Oyakawa, O. T., A. Akama, K. C. Mautari & J. C. Nolasco. 2006. Peixes de riacho da Mata Atlântica nas unidades de conservação do vale do rio Ribeira de Iguape no estado de São Paulo. São Paulo, Neotrópica, 201p.
- Pagotto, J. P. A., E. Goulart, E. F. Oliveira & C. B. Yamamura. 2011. Trophic ecomorphology of Siluriformes (Pisces, Osteichthyes) from a tropical stream. *Brazilian Journal of Biology*, 71(2): 469-79.
- Pankhurst, N. W. 1989. The relationship of ocular morphology to feeding modes and activity periods in shallow marine teleosts from New Zealand. *Environmental Biology of Fishes*, 26: 201-211.
- 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(5): 1137-1158.
- Reilly, S. M. & P. C. Wainwright. 1994. Conclusion: ecological morphology and the power of integration. Pp. 339-354. In: Wainwright, P. C. & S. M. Reilly (Eds.). *Ecological morphology: integrative organismal biology*. Chicago, University of Chicago Press, 367p.
- Ribeiro, A. C. 2006. Tectonic history and the biogeography of the freshwater fishes from the coastal drainages of eastern Brazil: an example of faunal evolution associated with a divergent continental margin. *Neotropical Ichthyology*, 4(2): 225-246.
- Sabino, J. & R. M. C. Castro. 1990. Alimentação, período de atividade e distribuição espacial dos peixes de um riacho da Floresta Atlântica (Sudeste do Brasil). *Revista Brasileira de Biologia*, 50 (1): 23-36.
- Sazima, I. 1986. Similarities in feeding behavior between some marine and freshwater fishes in two tropical communities. *Journal of Fish Biology*, 29: 53-65.
- Vari, R. P. & L. R. Malabarba. 1998. Neotropical ichthyology: an overview. Pp. 1-11. In: Malabarba, L. R., R. E. Reis, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena. (Eds). *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Porto Alegre, Edipucrs, 603p.
- Vazzoler, A. E. A. M. 1996. *Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática*. Maringá, Eduem, 169p.
- Xie, S., Y. Cui & Z. Li. 2001. Dietary-morphological relationships of fishes in Liangzi Lake, China. *Journal of Fish Biology*, 58: 1714-1729.
- Wainwright, P. C. 1996. Ecological explanation through functional morphology: the feeding biology of sunfishes. *Ecology*, 77(1): 1336-1343.
- Wainwright, P. C., D. R. Bellwood & M. W. Westneat. 2002. Ecomorphology of locomotion in labrid fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 65: 47-62.
- Wainwright, P. C. & S. M. Reilly. 1994. *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. 1980. Function of the caudal fin in early fishes. *Copeia*, 1980(3): 559-562.
- 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 fish assemblages in a Neotropical floodplain river. *Oecologia*, 142(2): 284-95.
- Winemiller, K. O. 1991. Ecomorphological Diversification in Lowland Freshwater Fish Assemblages from Five Biotic Regions. *Ecological Monographs*, 61(4): 343-365.
- Winemiller, K. O. 1992. Ecological Divergence and Convergence in Freshwater Fishes. *National Geographic Research & Exploration*, 8(3): 308-327.
- Winemiller, K. O., L. C. Kelso-Winemiller & A. L. Brenkert. 1995. Ecomorphological diversification and convergence in fluvial cichlid fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 44: 235-261.
- Wootton, R. J. 1999. *Ecology of teleostei fish*. The Netherlands, Kluwer Academic Publishers, 386p.

6 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A síntese dos resultados indica que os principais processos ecológicos que estruturam as comunidades de peixes em riachos de serra, como o rio Vermelho, estejam relacionados com o gradiente produzido pelas variações nas condições hidrológicas e geomorfológicas ao longo do seu curso. Estes resultados sugerem que o aumento do volume e da complexidade estrutural dos habitats deste gradiente, bem como, as diferenças ambientais entre os meso-habitats sejam os principais fatores responsáveis da estrutura em composição e densidade apresentada pela assembleia. Por outro lado, a disponibilidade longitudinal dos recursos alimentares exerce um papel fundamental nos padrões de uso dos recursos, pois a assembleia respondeu tanto em nível de espécie quanto em conjunto. Por fim, considera-se que a morfologia foi um fator adicional que contribui para a estruturação trófica e espacial desta assembleia.

APÊNDICE 1

Lista de todos os itens alimentares consumidos pela assembleia de peixes do rio Vermelho, bacia hidrográfica do Atlântico leste, Antonina, Paraná, Brasil.

INSETO AQUÁTICO	INSETO TERRESTRE	OUTROS INVERTEBRADOS TERRESTRES
Ephemeroptera Trichoptera Coleoptera (larva) Hemiptera Odonata Plecoptera Neuroptera Diptera (Chironomidae) Diptera (Simuliidae) Diptera (Tipulidae) Diptera (Empididae) Diptera (pupa) Diptera (larva) Diptera (Psecodidae) Diptera (Culicidae) Diptera (Ceratopogonidae)	Orthoptera Homoptera Lepidoptera (larva) Blataria Diptera (adulto) Trichoptera (adulto) Lepidoptera (adulto) Coleoptera Hemiptera Isoptera Hymenoptera (Formicidae) Hymenoptera (Vespidae)	Arachnida Isopoda Diplopoda Chilopoda Annelidae Opiliones
		ALGAS
		Bacillarioficeae Zygnemaficeae Chloroficeae Oedogonioficeae Rodoficeae Cianoficeae Algas filamentosas
		PEIXES
		<i>Deuterodon langei</i> <i>Mimagoniates microlepis</i>
VEGETAL ALÓCTONE	Decapoda (Aegla sp.) Decapoda (Camarão) Gastropoda	
Semente/Fruto Fragmentos de folhas	Bivalve Ostracoda Nematoda Porifera	
DETRITO/SEDIMENTO	Fungi	
Detrito Sedimento		

APÊNDICE 2

Descrições das variáveis morfológicas lineares e das áreas medidas para a assembleia de peixes do rio Vermelho, bacia hidrográfica do Atlântico leste, Antonina, Paraná, Brasil. Medidas lineares estimadas em milímetros (mm) e áreas em milímetros ao quadrado (mm²).

Variáveis Morfológicas	Sigla	Descrição
Comprimento Padrão	CP	Distância longitudinal entre a ponta do focinho e a extremidade da última vértebra caudal
Comprimento do intestino	CPi	Distância longitudinal entre o início do pilórico e o final do intestino. Nos Loricariidae, distância do início do esôfago ao final do intestino
Largura da boca	LBo	Distância transversal entre um lado e outro da boca. Medida tomada pelo lado de dentro da boca aberta
Comprimento da cabeça	CCb	Distância horizontal entre a ponta do focinho e a extremidade posterior do opérculo
Altura da cabeça	AICb	Distância vertical entre a borda ventral e a borda dorsal da cabeça na região central ao olho
Largura da cabeça	LCb	Máxima distância transversal da cabeça, perpendicular ao eixo longitudinal do corpo
Altura do olho	AIO	Distância vertical tomada da borda ventral da cabeça ao meio do olho
Altura na linha mediana do corpo	AILI	Distância vertical tomada da borda ventral à linha mediana do corpo, definida como uma linha imaginária da ponta do focinho ao meio da última vértebra caudal (Distância tomada na região de máxima altura)
Altura máxima do corpo	AIMC	Máxima distância vertical entre a borda ventral e dorsal do corpo
Largura máxima do corpo	LMCp	Máxima distância transversal do corpo, perpendicular ao eixo longitudinal
Comprimento do pedúnculo caudal	CPd	Distância horizontal entre a borda posterior da base da nadadeira anal à borda posterior da última vértebra
Altura do pedúnculo caudal	AIPd	Distância vertical da borda ventral à borda dorsal do pedúnculo tomada na região de menor altura
Largura do pedúnculo caudal	LPd	Distância transversal tomada na mesma região da altura do pedúnculo
Comprimento da nadadeira peitoral	CPt	Distância horizontal da base da nadadeira peitoral até sua extremidade distal
Comprimento da nadadeira pélvica	CPv	Distância horizontal da base da nadadeira pélvica até sua extremidade distal
Comprimento da nadadeira anal	CA	Distância horizontal da borda anterior à borda posterior de inserção da nadadeira anal
Comprimento da nadadeira caudal	CC	Distância horizontal do final da última vértebra até a extremidade posterior do raio superior da caudal
Área da nadadeira caudal	AC	Área delimitada pelo contorno externo da nadadeira caudal
Área da nadadeira anal	AA	Área delimitada pelo contorno externo da nadadeira anal
Área da nadadeira peitoral	APt	Área delimitada pelo contorno externo da nadadeira peitoral
Área da nadadeira pélvica	APv	Área delimitada pelo contorno externo da nadadeira pélvica
Área do olho	AO	Área delimitada pelo contorno externo do olho

APÊNDICE 3

Valores médios (centróides) dos 20 índices ecomorfológicos e a orientação da boca para as espécies de peixes do rio Vermelho, bacia hidrográfica do Atlântico leste, Antonina, Paraná, Brasil. IC = Índice de compressão, ID = Índice de depressão, CRI = Comprimento relativo do intestino, LRBo = Largura relativa da boca, CRCb = Comprimento relativo da cabeça, AIRCb = Altura relativa da cabeça, LRCb = Largura relativa da cabeça, PRO = Posição relativa do olho, ARO = Área relativa do olho, ICPd = Índice de compressão do pedúnculo, CRPd = Comprimento relativo do pedúnculo, AIRPd = Altura relativa do pedúnculo, ARPt = Área relativa da peitoral, CRPt = Comprimento relativo da peitoral, ARPv = Área relativa da pélvica, CRPv = Comprimento relativo da pélvica, ARA = Área relativa da anal, CRA = Comprimento relativo da anal, ARC = Área relativa da caudal, CRC = Comprimento relativo da caudal, OB = orientação da boca (1) dorsal, (2) terminal, (3) ventralmente oblíqua, (4) ventral.

	IC	ID	CRI	LRB	CRCb	ARCb	LRCb	PRO	ARO	ICPd	CRPd	ARPd	ARPt	CRPt	ARPv	CRPv	ARA	CRA	ARC	CRC	OB
Characiformes																					
Crenuchidae																					
<i>Characidium lanei</i>	1,303	0,382	0,273	0,065	0,278	0,135	0,113	0,710	0,021	3,195	0,169	0,626	0,052	0,267	0,040	0,210	0,032	0,086	0,057	0,224	3
<i>Characidium pterosticum</i>	1,420	0,359	0,301	0,057	0,269	0,133	0,106	0,715	0,019	2,986	0,183	0,601	0,052	0,274	0,041	0,215	0,032	0,081	0,063	0,247	3
Characidae																					
<i>Deuterodon langei</i>	2,391	0,563	0,837	0,100	0,267	0,201	0,130	0,653	0,026	3,438	0,114	0,325	0,036	0,229	0,031	0,176	0,044	0,251	0,069	0,281	2
<i>Hollandichthys multifasciatus</i>	2,440	0,562	0,605	0,116	0,287	0,203	0,136	0,635	0,024	3,896	0,093	0,334	0,038	0,200	0,025	0,139	0,058	0,354	0,068	0,245	2
<i>Mimagoniates microlepis</i>	2,366	0,666	0,504	0,087	0,239	0,176	0,106	0,686	0,025	3,846	0,080	0,431	0,036	0,216	0,024	0,118	0,059	0,386	0,075	0,331	1
Siluriformes																					
Callichthidae																					
<i>Scleromystax barbatus</i>	1,197	0,343	0,657	0,082	0,317	0,209	0,193	0,777	0,015	1,985	0,129	0,407	0,054	0,323	0,038	0,181	0,033	0,102	0,075	0,333	3
Loricariidae																					
<i>Ancistrus multispinnis</i>	0,532	0,251	11,790	0,215	0,313	0,155	0,318	0,897	0,017	2,138	0,285	0,620	0,055	0,306	0,055	0,251	0,019	0,041	0,077	0,304	4
<i>Schizolecis guntheri</i>	0,641	0,270	3,281	0,163	0,265	0,128	0,212	0,928	0,015	2,280	0,357	0,626	0,041	0,251	0,033	0,170	0,032	0,079	0,063	0,293	4
<i>Schizolecis</i> sp.	0,640	0,247	3,552	0,174	0,260	0,139	0,209	0,858	0,015	2,347	0,368	0,606	0,039	0,252	0,031	0,171	0,029	0,067	0,060	0,298	4
<i>Schizolecis</i> sp.1	0,615	0,284	3,448	0,167	0,258	0,133	0,212	0,893	0,015	2,058	0,353	0,586	0,041	0,253	0,033	0,168	0,031	0,071	0,062	0,286	4
<i>Kronichthys cf. lacerta</i>	0,559	0,249	4,847	0,175	0,264	0,122	0,207	0,865	0,017	2,070	0,364	0,589	0,038	0,249	0,034	0,176	0,026	0,060	0,057	0,295	4
<i>Pseudotothyris obtusa</i>	0,759	0,340	3,957	0,170	0,263	0,143	0,217	0,884	0,019	2,065	0,364	0,496	0,044	0,280	0,034	0,180	0,031	0,075	0,067	0,320	4
<i>Rineloricaria</i> sp.	0,616	0,344	5,390	0,104	0,182	0,088	0,147	0,930	0,009	0,519	0,465	0,171	0,033	0,163	0,032	0,156	0,028	0,056	0,037	0,163	4
Heptapteridae																					
<i>Acentronichthys leptos</i>	1,011	0,329	0,303	0,080	0,176	0,068	0,100	0,876	0,009	3,222	0,132	0,564	0,026	0,111	0,026	0,111	0,037	0,239	0,046	0,197	3
<i>Rhamdioglanis frenatus</i>	0,899	0,341	0,553	0,107	0,228	0,097	0,151	0,840	0,008	2,164	0,194	0,581	0,030	0,131	0,031	0,127	0,030	0,137	0,049	0,214	3
<i>Pimelodella pappenheimi</i>	1,311	0,381	0,519	0,084	0,217	0,113	0,143	0,757	0,014	2,494	0,159	0,395	0,036	0,183	0,034	0,157	0,036	0,143	0,059	0,242	3
<i>Rhamdia quelen</i>	1,093	0,398	0,821	0,114	0,251	0,110	0,159	0,733	0,009	2,591	0,185	0,565	0,029	0,150	0,028	0,138	0,031	0,134	0,060	0,238	3
Cyprinodontiformes																					
Poeciliidae																					
<i>Phalloceros harpagos</i>	1,653	0,691	1,256	0,072	0,264	0,143	0,139	0,610	0,027	3,217	0,384	0,669	0,036	0,201	0,022	0,117	0,041	0,110	0,073	0,314	1

APÊNDICE 4

Valores de utilização proporcional das variáveis de habitat pelas espécies do rio Vermelho, bacia hidrográfica do Atlântico leste, Antonina, Paraná, Brasil. Fluxo, profundidade e largura do canal, definidas como suas medianas; tipos de substratos, definidos como o percentual relativo (%) e índice de complexidade do habitat, definido como a soma do índice estrutural com o índice de diversidade de substratos (ver Análise dos dados, capítulo 3).

	Fluxo (m ³ s ⁻¹)	Profundidade (cm)	Largura (m)	Rocha contínua (%)	Matacão (%)	Seixos (%)	Cascalho (%)	Areia (%)	Areia/argila (%)	Complexidade do habitat
<i>Characidium lanei</i>	5,95	15,67	3,33	29,79	29,51	16,34	14,58	4,72	5,07	1,76
<i>Characidium pterosticum</i>	6,25	16,70	3,03	24,00	29,70	14,50	16,50	5,50	9,80	1,87
<i>Deuterodon langei</i>	1,55	24,53	3,57	20,27	22,97	9,73	32,06	8,15	6,82	1,99
<i>Hollandichthys multifasciatus</i>	0,93	30,67	3,47	3,63	14,41	8,82	41,86	13,53	17,75	2,07
<i>Mimagoniates microlepis</i>	1,22	30,67	3,47	3,57	10,96	8,96	37,70	13,96	24,87	2,03
<i>Scleromystax barbatus</i>	1,16	22,83	3,22	0,00	4,71	9,71	24,41	17,06	44,12	1,92
<i>Ancistrus multispinnis</i>	6,71	11,57	2,87	30,88	40,59	13,53	12,06	2,94	0,00	1,52
<i>Schizolecis guntheri</i>	3,67	18,97	2,88	4,51	28,28	28,44	29,92	4,59	4,26	1,74
<i>Schizolecis</i> sp.	4,12	14,57	3,81	0,00	0,00	19,31	52,93	14,14	13,62	1,75
<i>Schizolecis</i> sp.1	1,61	20,40	2,76	10,23	24,30	20,00	35,58	5,12	4,77	1,89
<i>Kronichthys</i> cf. <i>lacerta</i>	4,12	14,57	3,81	0,00	0,00	16,36	67,27	10,45	5,91	1,53
<i>Pseudotothyris obtusa</i>	2,10	29,60	3,87	0,00	0,00	8,25	25,63	18,75	47,38	1,89
<i>Rineloricaria</i> sp.	1,61	26,87	3,47	0,00	10,00	15,67	42,33	18,00	14,00	1,97
<i>Acentronichthys leptos</i>	6,25	11,07	2,86	28,68	35,26	24,21	10,26	1,05	0,53	1,54
<i>Rhamdioglanis frenatus</i>	5,59	18,27	2,96	46,06	31,06	7,73	12,58	1,82	0,76	1,43
<i>Pimelodella pappenheimi</i>	0,93	41,07	5,36	0,00	0,00	16,67	5,00	8,33	70,00	1,66
<i>Rhamdia quelen</i>	1,22	27,27	2,86	5,73	11,34	6,22	56,10	6,83	13,78	1,63
<i>Phalloceros harpagos</i>	1,22	26,23	2,95	0,20	15,00	15,60	42,60	10,40	16,20	1,85