

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

**Dieta, hábitos alimentares e morfologia  
trófica de peixes de pequeno porte, em lagoas  
da planície de inundação do alto rio Paraná,  
Brasil.**

Valdirene Esgarbosa Loureiro-Crippa

Maringá  
2006

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

**Dieta, hábitos alimentares e morfologia trófica de peixes de pequeno porte, em lagoas da planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil.**

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais, da Universidade Estadual de Maringá, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ciências Ambientais.

**Pós-graduanda:** Valdirene Esgarbosa Loureiro-Crippa  
**Orientadora:** Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Norma Segatti Hahn

Maringá  
Março de 2006

## ***Agradecimentos***

*A minha querida amiga e orientadora Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Norma Segatti Hahn, com quem aprendi muito, sempre me ensinando com carinho, amor e paciência. Mostrou-me que o mais importante na vida é ser feliz em tudo que se faz; o restante Deus proverá. Chefa, obrigada por estar ao meu lado em todos os momentos (difíceis) da minha vida, e por fazer parte dela, durante esses treze anos, muito obrigado por tudo chefinhaaa! E que Deus continue sempre te iluminando e abençoando.*

*Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais, pelo apoio. À CAPES pela concessão da bolsa de estudos*

*Ao Nupélia pela infra-estrutura fornecida.*

*Aos professores do curso de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais, por terem compartilhado suas experiências.*

*Aos Doutores Erivelto Goulart e Rosemara Fugi por algumas importantes discussões.*

*Aos Dr. Fábio A. Lansac-Tôha, Dr. Felipe M. Velho, Dr.<sup>a</sup> Alice M. Takeda, Dr.<sup>a</sup> Izabel de Fátima Andrian, Dr.<sup>a</sup> Maria Conceição, Dr.<sup>a</sup> Liliane Rodrigues pelo auxílio na identificação dos bentos, zooplâncton, insetos, vegetais, algas e perifiton.*

*À Danielle, Elaine, Pitágoras e Aninha pelo ajuda nas análises estatísticas.*

*Aos sempre amigos pelas preciosas sugestões CA (Sandra), Elaine, Fernanda, Gisele, Rô, Salete, Márcia, Rosilene, Andréa, Geuza, Márcia Regina, Rosa, Rose, Marlene, Josi, Dayane, Aninha, Anna Christina, Danielle, Gislaine, Pitágoras, Fernando e Rodrigo...*

*À CA, Gisele, Fernanda e a Elaine, por tornam a vida mais feliz., pela amizade, conselhos e pelos momentos de descontração...*

*Ao Paulo, meu gatinho adorador, pelos momentos maravilhosos que me proporciona...*

*À Ana Paula, minha filhinha querida que tanto amo..., muito obrigado por existir em minha vida, meu anjinho.*

*À todos os funcionários do Nupélia pela boa vontade em ajudar à Salete, Rô, Márcia, Rose, Jaime, João Fábio, Carla, Celso, Kazue, Felipe, Andréa, Aldenir, Mércia e Susi.*

*A todos aqueles que deveriam estar nos agradecimentos, mas que por algum motivo esqueci. Por favor, não fiquem chateados!*

# Sumário

## Primeiro capítulo

|                         |    |
|-------------------------|----|
| Resumo                  | 06 |
| Introdução              | 07 |
| Área de Estudo          | 08 |
| Materiais e Métodos     | 09 |
| Resultados              | 11 |
| Dieta                   | 11 |
| Sobreposição alimentar  | 13 |
| Morfologia trófica      | 14 |
| Posição e forma da boca | 14 |
| Dentes                  | 14 |
| Rastros branquiais      | 16 |
| Estômago e intestino    | 16 |
| Discussão               | 18 |
| Referências             | 22 |

## Segundo capítulo

|                             |    |
|-----------------------------|----|
| Resumo                      | 26 |
| Introdução                  | 27 |
| Área de Estudo              | 28 |
| Materiais e Métodos         | 29 |
| Resultados                  | 31 |
| Dieta e hábitos alimentares | 31 |
| Morfologia trófica          | 32 |
| Posição e forma da boca     | 32 |
| Dentes                      | 32 |
| Rastros branquiais          | 32 |
| Estômago e intestino        | 32 |
| Discussão                   | 34 |
| Referências                 | 37 |

## Apresentação

Esse trabalho insere-se no projeto PELD (Pesquisas Ecológicas de Longa Duração) desenvolvido pelo Nupélia/UEM que tem como objetivo principal a obtenção de informações necessárias ao zoneamento ecológico e à gestão ambiental para a recém-criada Área de Proteção Ambiental das Ilhas e Várzeas do Rio Paraná. Dessa forma, o estudo da dieta e alguns aspectos morfológicos relacionados à tomada do alimento entre membros das subfamílias Tetragonopterinae, Cheirodontinae e Aphyocharacinae tem caráter primordial uma vez que visa ampliar o entendimento dos processos ecológicos que ocorrem nesses sistemas. O conhecimento adquirido com os resultados deste trabalho, juntamente com outros que já foram e que estão sendo executados, servirão de base para um diagnóstico dos aspectos mais relevantes da estrutura e dos processos ecológicos, para fins de monitoramento e conservação dos biótopos da planície de inundação do alto rio Paraná.

Os resultados foram organizados em dois capítulos. Para o primeiro, intitulado “Alimentação e morfologia trófica de Tetragonopterinae em lagoas da planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil” foi investigada a dieta, padrões de sobreposição alimentar e aspectos morfológicos relacionados a tomada de alimento para sete espécies, objetivando avaliar a segregação trófica entre elas. O segundo capítulo é intitulado “Estudos comparativos da dieta, hábitos alimentares e morfologia trófica de peixes de pequeno porte associados à macrófitas aquáticas, na planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil” e visou avaliar como essas espécies se relacionam entre si e o quanto elas dependem da vegetação aquática.

O primeiro artigo está apresentado conforme as normas da revista *Neotropical Ichthyology*, excetuando-se o espaçamento entre linhas e colunas.

O segundo artigo está apresentado conforme as normas da revista *Acta Scientiarum*, excetuando-se o espaçamento entre linhas e colunas.

## Capítulo 1- Alimentação e morfologia trófica de Tetragonopterinae em lagoas da planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil.

**Resumo** - Nesse estudo foram avaliados aspectos da dieta e morfologia trófica de sete espécies co-ocorrentes de Tetragonopterinae, em nove lagoas isoladas associadas às macrófitas da planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil, trimestralmente no ano de 2001. A análise da dieta mostrou que as espécies se segregaram nos ambientes estudados. *Astyanax altiparanae*, *Astyanax fasciatus*, *Hemigrammus marginatus* e *Moenkhausia intermedia* consumiram insetos aquáticos e terrestres; para *Bryconomericus stramineus* e *Moenkhausia sanctaefilomenae* houve predomínio de insetos aquáticos e microcrustáceos na dieta, enquanto que *Hyphessobrycon eques* foi a espécie que mais diferiu no uso do alimento, explorando microcrustáceos. Os valores de sobreposição alimentar foram baixos (inferiores a 0,4) para todos os pares de espécies. A morfologia do trato alimentar, incluindo boca, dentes, rastros branquiais e estômago, apresentou o mesmo padrão para as sete espécies. Entretanto, para o comprimento do intestino houve interação significativa entre comprimento padrão ( $F_{7,333} = 84,89$ ;  $p < 0,0001$ ) e a espécie ( $F_{6,333} = 13,87$ ;  $p < 0,0001$ ), a maior média ajustada para o comprimento do intestino foi constatada para *A.altiparanae* e *A. fasciatus* e a menor para *H. eques*. Todos esses resultados analisados conjuntamente permitem inferir que a dimensão trófica segregou as espécies. E ainda que, a co-existência e elevada abundância desses pequenos peixes nas regiões marginais das lagoas é proporcionada pela alta flexibilidade alimentar apresentada pelas espécies, pela baixa variação do trato alimentar e pelo amplo suprimento alimentar fornecido pelas macrófitas aquáticas.

*Palavras-chave:* Peixes de pequeno porte, dieta, sobreposição alimentar, morfologia, lagoas isoladas, rio Paraná.

**Abstract-** In this study we analyzed the diet and trophic morphology of seven Tetragonopterinae species in nine isolated lagoons of the Paraná river floodplain, Brazil, during 2001. Diet showed trophic segregation among species in all studied environments. *Astyanax altiparanae*, *Astyanax fasciatus*, *Hemigrammus marginatus* and *Moenkhausia intermedia* consumed aquatic and terrestrial insects; to *Bryconomericus stramineus* and *Moenkhausia sanctaefilomenae* there was co-dominance of insects and microcrustaceans in the diet, whereas to *Hyphessobrycon eques* microcrustaceans were the most important food resource. Diet of this latter species was very different when compared it with the others. Feeding overlap coefficients were low (inferior than 0,4) for all the combination pairs. Trophic morphology, including mouth, tooth, gill rakers and stomach showed apparently the same pattern to the seven species. However, there was significant interation between standard length ( $F_{7,333} = 84,89$ ;  $p < 0,0001$ ) and the species ( $F_{6,333} = 13,87$ ;  $p < 0,0001$ ). Higher mean to intestine length were verified to *A. altiparanae* e *A. fasciatus* and the smaller mean to *H. eques*. Comparing all these results is possible concluded that the dimension of trophic niche segregated these species. Thus, the co-existence and higher abundance of this smaller fish in shoreline of the lagoons is explained by hight feeding flexibility of these species, by few specificity of the feeding tract and by wide food supply given by aquatic macrophytes.

*Key-words :* Small fishes, diet, feeding overlap, morphology, isolated lagoons, Paraná River.

## Introdução

A segregação alimentar ou segregação trófica tem sido apontada como o mecanismo mais importante na partição de recursos alimentares em assembléias de peixes, ao contrário dos organismos terrestres, para os quais a segregação de hábitat é mais importante (Ross 1986).

Espera-se que espécies aparentadas apresentem, no mínimo, estratégias e táticas comportamentais diferenciadas que permitam a co-existência. Em relação à segregação trófica, espécies de peixes congênicas ou mesmo simpátricas têm mostrado, além de diferenças comportamentais (Agostinho et al. 2003), atributos estruturais diferenciados para a tomada do alimento (Fugi & Hahn 1991; Delariva & Agostinho 2001; Fugi et al. 2001, Russo et al. 2004). Estes atributos incluem a forma e posição da boca e dos dentes, tipos de rastros branquiais, além da forma e comprimento do intestino (Wootton 1990).

Portanto, investigações do espectro alimentar, através de estudos de conteúdos estomacais, aliadas as análises morfológicas de órgãos envolvidos na tomada do alimento, auxiliam na interpretação da dinâmica e ocupação de hábitats pelas espécies. Ojeda (1986) comenta que estes estudos já tem despertado interesse por ecologistas pelo fato de elucidar mecanismos adaptativos importantes nos modelos evolutivos e ecológicos entre espécies relacionadas.

Diferenças morfológicas e diferentes modos de tomada de alimento permitem que espécies simpátricas coexistam, por minimizar e evitar competição interespecífica. Desse modo, comparando a estrutura morfológica de espécies com elevado grau de parentesco e que ocupam os mesmos ambientes, as diferenças ou semelhanças observadas devem refletir em interações ecológicas que estruturam essas assembléias (Wootton 1990).

Na planície de inundação do alto rio Paraná, os peixes de pequeno porte representam uma parcela importante da ictiofauna das lagoas isoladas. A ictiofauna associada aos bancos de macrófitas, presentes ao longo da zona litorânea das lagoas, é composta principalmente por espécies de Tetragonopterinae e Cheirodontinae, diferindo significativamente das encontradas em áreas abertas do mesmo ambiente (Delariva et al. 1994). Os Tetragonopterinae pertencem a família Characidae e são representados por peixes de pequeno porte, a maioria até 10 cm de comprimento padrão, podendo algumas espécies atingir 20 cm (Géry 1977). Britski et al. (1999) relatam que os tetragonopteríneos reúnem um grande número de gêneros e espécies, constituindo-se em um grupo complexo. A mais recente classificação reúne as espécies dessa subfamília, em um grupo provisoriamente denominado de *Incertae sedis*, devido a diversos problemas nomenclaturais e filogenéticos (Buckup 2003; Lima et al. 2003).

A opção pelo estudo dos Tetragonopterinae, justifica-se pelos seguintes fatos (i) representar um grupo taxonômico que engloba uma grande diversidade de gêneros e espécies;

(ii) serem muito abundantes e amplamente distribuídos na planície de inundação e em boa parte dos corpos d' água do Brasil; (iii) posicionarem-se em vários níveis da cadeia alimentar; (iv) terem importância indiscutível como alimento para os predadores de topo. Nesse estudo, foram investigadas a dieta, padrões de sobreposição alimentar e aspectos da morfologia trófica, de sete espécies de tetragonopteríneos, a fim de avaliar se existe segregação trófica entre essas espécies, nos ambientes estudados, e quais os mecanismos envolvidos nesse processo.

## Área de estudos

As coletas foram realizadas em nove lagoas isoladas, pertencentes a três subsistemas da planície de inundação do alto rio Paraná: Ivinheima (lagoas Capivara, Jacaré e Cervo), Baía (lagoas Traíra e do Aurélio) e Paraná (lagoas Pousada, Clara, Genipapo e do Osmar), (Fig. 1).

No quadro a seguir são descritas sucintamente as características dos locais amostrados.

| Locais           | Características                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     |
|------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Lagoa Capivara   | (22°47'56.52"S; 53°32'5.4"W) localiza-se a uma distância de 80m do rio Ivinheima e o dique marginal alcança 2m de altura. Apresenta profundidade média de 3,61m, 746,72m de comprimento, 1.702,36m de perímetro e 7,15ha de área. Suas margens são tomadas por <i>Polygonum</i> sp. A região litorânea apresenta bancos de macrófitas formados predominantemente por <i>Eichhornia azurea</i> .                                     |
| Lagoa Jacaré     | (22°47' 2.04"S; 53°29'49.08"W) cerca de 50m separa-na do Canal Curutuba, com altura de 1,5m do dique marginal. Apresenta profundidade média de 2,14m, 410,70m de comprimento, 1.073,78m de perímetro e 6,96ha de área. <i>Polygonum</i> e poucas árvores predominam nas margens. A região litorânea é coberta por <i>E. azurea</i> , <i>E. crassipes</i> e <i>Salvinia auriculata</i> .                                             |
| Lagoa do Cervo   | (22°46'29.58"S; 53°29'46.98"W) distancia-se cerca de 200m do rio Baía, apresentando o dique marginal uma altura de 2m. Apresenta profundidade média de 2m, comprimento de 500,75m, perímetro de 1.454,60m e área de 7,81ha. As margens são compostas por gramíneas e pouca mata. A região litorânea é coberta por <i>E. crassipes</i> , <i>E. azurea</i> e <i>S. auriculata</i> .                                                   |
| Lagoa Traíra     | (22°44' 45.6"S; 53°20'21.66"W) localizada à 350m das margens do rio Baía, encontra-se à 3m de altura do dique marginal. Apresenta 2,09m de profundidade média, 108,88m de comprimento, 292,44m de perímetro e 0,47há de área. As margens são compostas por gramíneas e ciperáceas. A região litorânea apresenta bancos de <i>E. azurea</i> (mais abundante), <i>E. crassipes</i> , <i>S. auriculata</i> e <i>Pistia stratiote</i> . |
| Lagoa do Aurélio | (22°41'34.68"S; 53°13'50.58"W) localiza-se a 100m do rio Baía e a altura do dique marginal alcança 1m. Apresenta profundidade média de 1,95m, 99,16m de comprimento, 251,41m de perímetro e área de 0,43ha. Suas margens são tomadas por ciperáceas. A região litorânea é coberta por <i>E. crassipes</i> , <i>E. azurea</i> e <i>S. auriculata</i> .                                                                               |
| Lagoa Pousada    | (22°44'41.76"S; 53°14' 7.32"W) localizada na ilha Porto Rico, distancia-se 100m do rio Paraná, com altura do dique marginal de 4m. Apresenta profundidade média de 0,39m, 859,21 de comprimento e 2.907,92m de perímetro e área de 12,68ha. As margens possuem gramíneas e arbustos esparsos. A região litorânea apresenta bancos de macrófitas formados predominantemente por <i>E. azurea</i> .                                   |
| Lagoa Clara      | (22°45'17.52"S; 53°15'28.62"W) localizada na ilha Porto Rico. Apresenta profundidade média de 1,21m, área de aproximadamente 0,91ha. As margens são compostas principalmente por gramíneas e ciperáceas. A região litorânea apresenta predominantemente <i>E. azurea</i> .                                                                                                                                                          |
| Lagoa Genipapo   | (22°45'33.24"S; 53°16' 5.94"W) localizada na ilha Porto Rico. Apresenta profundidade média de 0,96m e área de aproximadamente 0,06ha. Suas margens são compostas de gramíneas, ciperáceas e outras herbáceas, além de <i>Croton</i> e <i>Inga uruguensis</i> . Macrófitas aquáticas, principalmente <i>E. azurea</i> formam extensos bancos na zona litorânea.                                                                      |
| Lagoa do Osmar   | (22°46'26.64"S; 53°19'56.16") localizada na ilha Mutum. Apresenta profundidade média de 1,13m e área de aproximadamente 0,006ha. As margens são recobertas por pastagens, abrigando remanescentes florestais ripários. A região litorânea apresenta bancos de macrófitas, predominantemente <i>E. azurea</i> .                                                                                                                      |

A despeito da área estudada estar sujeita a ciclos sazonais de inundação, o período de coletas foi caracterizado como atípico, com um nível muito baixo de precipitações, portanto, as lagoas permaneceram isoladas e com níveis de água relativamente constantes. Dessa forma, assume-se que a disponibilidade de recursos alimentares também esteve sujeita a poucas alterações.

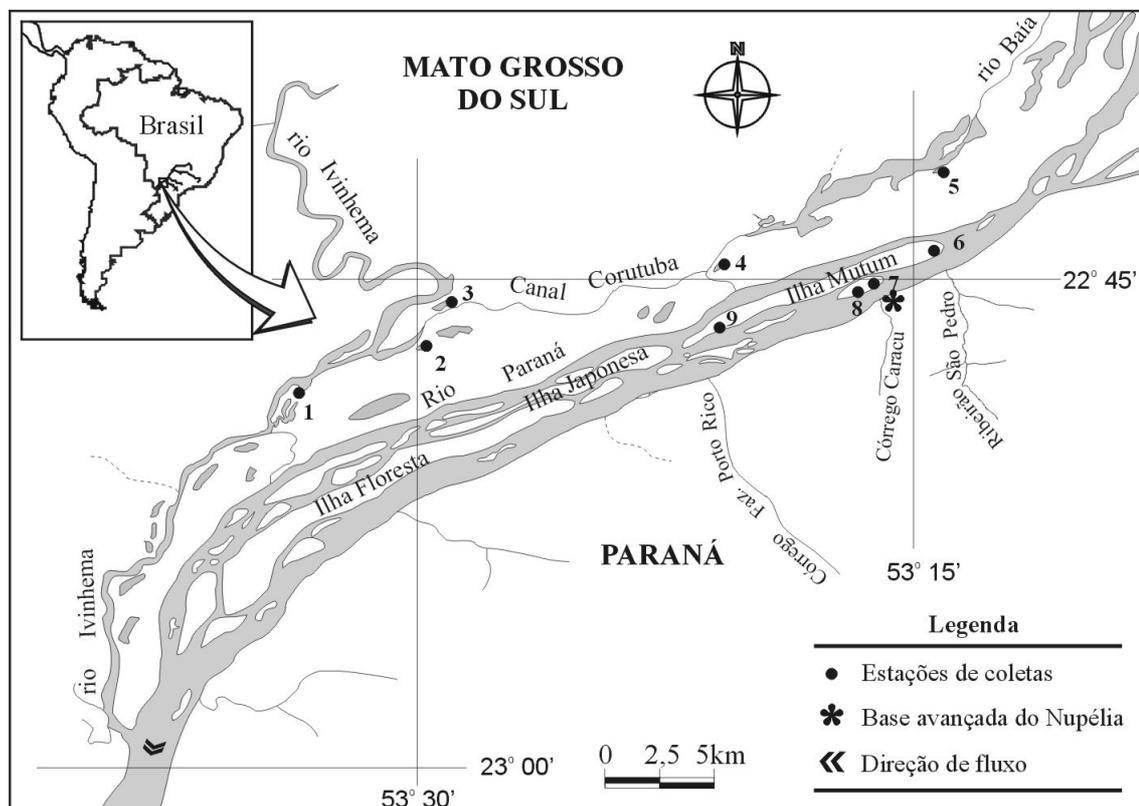


Figura 1: Área de estudos destacando as lagoas: 1- Capivara, 2- Jacaré, 3 -Cervo, 4 - Traíra, 5 - Aurélio, 6 - Pousada, 7 - Clara, 8 – Genipapo e 9 - Osmar, localizadas na planície de inundação do alto rio Paraná.

## Materiais e Métodos

As coletas foram realizadas trimestralmente, entre fevereiro, maio, agosto e novembro/2001, em áreas litorâneas das lagoas, utilizando redes de arrasto simples (50m de comprimento e 0,5cm de malha).

Após as pescas, identificação das espécies e obtenção das biometrias de rotina, os exemplares foram abertos, eviscerados e os estômagos com alimento fixados em formalina 4%.

Os peixes capturados e utilizados nesse estudo possuem exemplar testemunho depositado na coleção de peixes do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia/UEM). A tabela 1 apresenta os números de registro dos exemplares na coleção e dados dos exemplares coletados.

Tabela 1. Espécies estudadas, exemplares testemunho, número de indivíduos capturados e analisados, tamanho dos peixes com suas respectivas médias e número de intestinos medidos.

| Espécies                                                 | Espécies<br>testemunho | Número<br>capturado | Número<br>analisado | Comprimento<br>padrão (cm) |      | Intestino<br>Número<br>medidos |
|----------------------------------------------------------|------------------------|---------------------|---------------------|----------------------------|------|--------------------------------|
|                                                          |                        |                     |                     | Amplitude<br>de variação   | X    |                                |
| <i>Astyanax altiparanae</i> Garutti & Britski, 2000      | NUP2367 (34ex.)        | 533                 | 178                 | 2,8-10,6                   | 4,97 | 103                            |
| <i>Astyanax fasciatus</i> (Cuvier, 1819)                 | NUP32 (5ex.)           | 30                  | 20                  | 3,8-7,6                    | 5,61 | 10                             |
| <i>Bryconomericus stramineus</i> Eigenmann, 1908         | NUP1522 (20ex.)        | 22                  | 14                  | 1,8-4,5                    | 3,58 | 15                             |
| <i>Hemigrammus marginatus</i> Ellis, 1911                | NUP1537 (604ex.)       | 41                  | 17                  | 2,3-4,9                    | 3,69 | 10                             |
| <i>Hyphessobrycon eques</i> (Steindachner, 1882)         | NUP1503 (23ex.)        | 218                 | 65                  | 1,2-3,4                    | 2,33 | 62                             |
| <i>Moenkhausia intermedia</i> Eigenmann, 1908            | NUP1544 (30ex.)        | 57                  | 19                  | 1,9-6,8                    | 5,28 | 31                             |
| <i>Moenkhausia sanctaefilomenae</i> (Steindachner, 1907) | NUP2349 (27ex.)        | 369                 | 216                 | 1,4-4,6                    | 2,65 | 118                            |

Os conteúdos estomacais foram analisados obtendo-se o volume de cada item alimentar por meio de uma bateria de provetas graduadas e placas milimetradas.

Após identificados, os itens foram agrupados em categorias superiores: Bryozoa (estatoblastos e fragmentos de corpo), Insetos Aquáticos (larvas de Diptera, Coleoptera, Trichoptera, Hemiptera, náíades de Odonata, ninfas de Ephemeroptera, e adultos de Hemiptera), Insetos Terrestres (Hymenoptera, Coleoptera, Orthoptera, Hemiptera, Homoptera, Ephemeroptera, Trichoptera, Diptera, Neuroptera, Lepidoptera e Odonata), Invertebrados (Oligochaeta, Bivalvia, Araneae e Mollusca), Microcrustáceos (Copepoda, Cladocera, Ostracoda e Conchostraca), Algas Filamentosas (Cyanophyceae, Oedogoniophyceae, Zygnemaphyceae e Chlorophyceae), Algas Unicelulares (Bacillariophyceae, Chlorophyceae, Euglenophyceae, Dinophyceae e as unicelulares coloniais: Cyanophyceae, Zygnemaphyceae), Vegetais (macrófitas aquáticas, frutos, semente e folhas da vegetação ripária e Briophyta), Detrito/Sedimento (matéria orgânica particulada em diferentes estágios de decomposição, com participação de partículas minerais e escamas).

Para avaliar a conformidade dos dados entre as nove lagoas, foi aplicado o coeficiente de concordância de Kendall (W) (Siegal 1975), utilizando os dados de volume do alimento consumido.

Para verificar variações na composição da dieta entre as espécies, a matriz de itens consumidos pelas espécies foi ordenada através da análise de correspondência com remoção do efeito do arco (*Detrended Correspondence Analysis*, DCA) (Gauch Jr. 1982), utilizando-se a rotina “*Ordination*” do programa PC-ORD (McCune & Mefford 1997).

Os padrões de sobreposição alimentar entre as espécies foram obtidos de acordo com o índice de Schoener (1970), que varia de 0 (nenhuma sobreposição) a 1 (sobreposição total) sendo

que valores iguais ou acima de 0,60 são considerados biologicamente significativos. É dado pela fórmula:

$$\alpha = 1 - 0,5 (\sum | P_{xi} - P_{yi} |)$$

onde  $\alpha$  = sobreposição alimentar;  $P_{xi}$  = proporção do item alimentar  $i$  na dieta da espécie  $x$ ;  $P_{yi}$  = proporção do item alimentar  $i$  na dieta da espécie  $y$ .

O estudo da morfologia do trato alimentar foi conduzido com exemplares adultos. Foram utilizados pelo menos 10 exemplares de cada espécie (Tab. 1). Os atributos morfológicos selecionados foram: forma e posição da boca, distribuição e forma dos dentes, rastros branquial, estômago e intestino, os quais foram desenhados sob câmara clara. O comprimento do intestino foi medido desde a inserção no estômago até a abertura urogenital. Para verificar se o comprimento do intestino diferiu entre as espécies, aplicou-se uma análise de covariância (ANCOVA) a fim de remover o efeito do comprimento do peixe ( $C_p$ , covariável) (Huitema 1980). Primeiramente testou-se o pressuposto de paralelismo, verificando a significância da interação entre os fatores  $C_p$  (preditor contínuo) e espécie (preditor categorico) no modelo de covariância de homogeneidade de inclinação. Como a interação foi significativa, ajustou-se o modelo de covariância que levou em consideração essa interação (modelo de inclinação separada), com a subsequente apresentação gráfica dos resultados e a aplicação do teste de médias ajustadas de Scheffé. As análises estatísticas foram realizadas através do Programa Statística for Windows, versão 5.5 (StatSoft, 2000).

## Resultados

### Dieta

Os resultados obtidos pela análise do coeficiente de concordância de Kendall ( $W=0,59106$  e  $p=0,00$ ), ao nível de significância de 5%, permitem inferir que não houve diferença significativa entre os recursos alimentares consumidos pelos peixes nas nove lagoas, portanto elas serão tratadas conjuntamente.

Um total de 4.092 peixes foram coletados, sendo que os Tetragonopterinae corresponderam a 35% desse montante. Foram analisados 529 estômagos, pertencentes a sete espécies dessa subfamília (Tab.1). A base da dieta desses pequenos tetragonopteríneos foi insetos aquáticos, insetos terrestres e microcrustáceos (Tab. 2). Entre os insetos aquáticos, larvas de Chironomidae e Chaoboridae foram as mais importantes; entre os insetos terrestres destacaram-se, Formicidae (Hymenoptera) e entre os microcrustáceos, Cladocera e Copepoda.

Tabela 2. Recursos alimentares utilizados por espécies da subfamília Tetragnopterinae, em lagoas da planície de inundação ao alto rio Paraná, no ano de 2001. Os dados representam a porcentagem de volume de cada recurso alimentar.

| Espécies/Itens                      | Bryozoa | Insetos aquáticos | Insetos terrestres | Invertebrados | Microcrustáceos | Algas filamentosas | Algas unicelulares | Vegetais     | Detrito/Sedimento |
|-------------------------------------|---------|-------------------|--------------------|---------------|-----------------|--------------------|--------------------|--------------|-------------------|
| <i>Astyanax altiparanae</i>         | 1,32    | <b>28,85</b>      | <b>32,68</b>       | 3,83          | 6,14            | 11,40              | 0,40               | 15,08        | 0,30              |
| <i>Astyanax fasciatus</i>           |         | <b>60,98</b>      | 16,11              | 0,60          | 1,27            | 3,02               | 2,09               | 15,57        | 0,38              |
| <i>Bryconomericus stramineus</i>    |         | <b>31,02</b>      | 13,53              | 0,30          | <b>29,18</b>    | 12,05              | 8,78               |              | 5,14              |
| <i>Hemigrammus marginatus</i>       | 0,28    | 8,58              | <b>71,68</b>       | 3,82          | 2,70            | 3,06               | 3,88               | 3,53         | 2,47              |
| <i>Hyphessobrycon eques</i>         |         | 4,52              | 0,47               | 4,27          | <b>76,97</b>    | 3,15               | 7,62               | 1,64         | 1,36              |
| <i>Moenkhausia intermedia</i>       | 0,07    | <b>23,58</b>      | <b>31,16</b>       | 0,55          | 6,38            | 7,46               | 2,66               | <b>28,13</b> |                   |
| <i>Moenkhausia sanctaefilomenae</i> | 0,05    | <b>46,42</b>      | 1,63               | 0,43          | <b>29,91</b>    | 11,01              | 0,54               | 9,87         | 0,14              |

Para *Astyanax altiparanae*, *Astyanax fasciatus*, *Hemigrammus marginatus* e *Moenkhausia intermedia*, insetos terrestres e aquáticos compuseram a maior parcela da dieta. Entretanto, a origem do alimento diferiu entre elas. Na dieta de *A. altiparanae* e *M. intermedia* observou uma co-dominância de insetos terrestres (Formicidae) e larvas de insetos aquáticos (Chironomidae), enquanto que para *A. fasciatus* insetos aquáticos (Chaoboridae e Chironomidae) representaram 61% da dieta. Para *H. marginatus*, insetos terrestres (Apidae, Scarabidae e Corixidae) representaram 72%. *Moenkhausia intermedia*, embora mostrando tendência à insetivoria (Formicidae e Chironomidae), consumiu aproximadamente 30% de vegetais (frutos de *Polygonum* sp.).

Para *Bryconomericus stramineus* e *Moenkhausia sanctaefilomenae* houve co-dominância de insetos aquáticos (Chironomidae e Chaoboridae) e microcrustáceos (Cladocera e Copepoda), que juntos contribuíram com aproximadamente 60 e 75%, da dieta, respectivamente.

*Hyphessobrycon eques* foi a que mais diferiu das outras espécies na composição da dieta. Apesar de ter consumido pequenas porções de todos os recursos registrados, foi considerada tipicamente zooplânctívora, baseando sua dieta em 77% de microcrustáceos (Daphnidae, Bosminidae e Cyclopoida).

Através da DCA (autovalores eixo 1= 0,45) foi possível visualizar três grupos tróficos no eixo 1 (Fig. 2). Nos menores escores posicionaram-se *A. altiparanae*, *A. fasciatus*, *M. intermedia* e *H. marginatus*, cuja dieta foi baseada principalmente em insetos terrestres e aquáticos, além de vegetais. Nos maiores escores posicionou-se *H. eques*, que consumiu basicamente microcrustáceos. Nos escores intermediários posicionaram-se *B. stramineus* e *M.*

*sanctaeofilomenae*, que se alimentaram praticamente de insetos aquáticos e microcrustáceos. Nota-se, entretanto, que os grupos foram apenas parcialmente separados, com exceção da espécie tipicamente zooplanctívora.

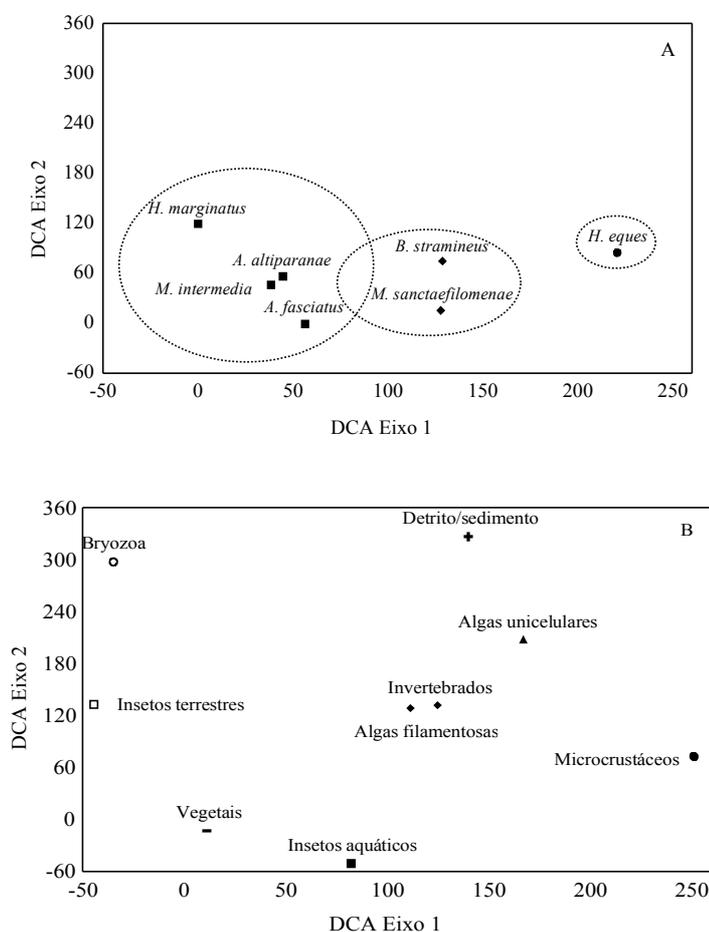


Figura 2. Ordenação das espécies da subfamília Tetragnopterinae (A) e dos recursos alimentares (B) para lagoas da planície de inundação do alto rio Paraná.

### Sobreposição alimentar

A sobreposição alimentar entre as espécies foi, de modo geral baixa (Tab. 3). Os resultados obtidos a partir do índice de Schoener mostraram valores abaixo de 0,60 para todos os pares de espécies. Aquelas que mais sobrepueram suas dietas (*A. altiparanae* x *M. intermedia* e *A. altiparanae* x *A. fasciatus*) consumiram Formicidae em proporções elevadas, enquanto que *M. intermedia* x *B. stramineus* se assemelharam devido ao consumo expressivo de Chironomidae e *H. eques* x *M. sanctaeofilomenae* devido ao consumo de Daphnidae e Chaoboridae.

Tabela 3. Matriz de sobreposição alimentar (Schoener 1970), calculada a partir do volume (%) dos recursos alimentares registrados nos conteúdos estomacais dos peixes.

| Sobreposição          | <i>A. fasciatus</i> | <i>B. stramineus</i> | <i>H. marginatus</i> | <i>H. eques</i> | <i>M. intermedia</i> | <i>M. sanctaefilomenae</i> |
|-----------------------|---------------------|----------------------|----------------------|-----------------|----------------------|----------------------------|
| <i>A. altiparanae</i> | 0,33                | 0,02                 | 0,01                 | 0,03            | 0,40                 | 0,23                       |
| <i>A. fasciatus</i>   |                     | 0,03                 | 0,02                 | 0,18            | 0,07                 | 0,06                       |
| <i>B. stramineus</i>  |                     |                      | 0,01                 | 0,15            | 0,35                 | 0,08                       |
| <i>H. marginatus</i>  |                     |                      |                      | 0,03            | 0,20                 | 0,02                       |
| <i>H. eques</i>       |                     |                      |                      |                 | 0,01                 | 0,33                       |
| <i>M. intermedia</i>  |                     |                      |                      |                 |                      | 0,13                       |

## Morfologia trófica

### Posição e forma da boca

As sete espécies analisadas apresentam boca em posição sub-terminal superior, com lábios pouco desenvolvidos, com exceção de *H. eques*, cuja boca é sutilmente superior em relação às demais. Os lábios são presos aos ramos mandibulares e maxilares, apresentando pouca protractibilidade. A abertura bucal é relativamente pequena em todas as espécies (Fig. 3).

### Dentes

Os dentes encontram-se dispostos no pré-maxilar e estão dispostos em duas séries. São, na maioria, tricuspídeos e com cúspides. *Astyanax altiparanae* e *A. fasciatus* possuem na série externa da hemimaxila 4 dentes e na interna 5. *H. marginatus* e *M. intermedia* possuem de 3 a 4 dentes na série externa e na interna de 4 a 5. Em *B. stramineus* a série externa é composta de 3 a 5 dentes pentacuspídeos e a interna possui 4 dentes multicuspídeos e em *M. sanctaefilomenae* as cúspides são mais arredondadas, com 4 a 5 dentes na série externa e 5 na interna (Fig. 4).

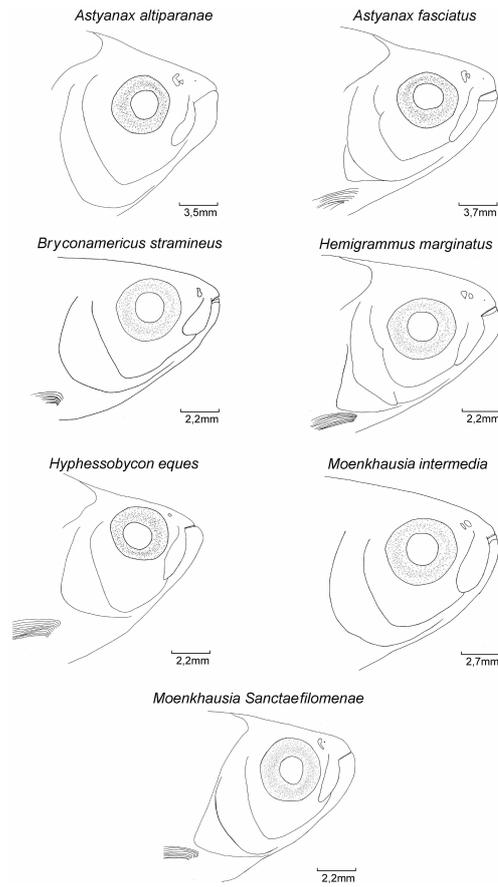


Figura 3. Forma e posição da boca de espécies de Tetragonopterinae.

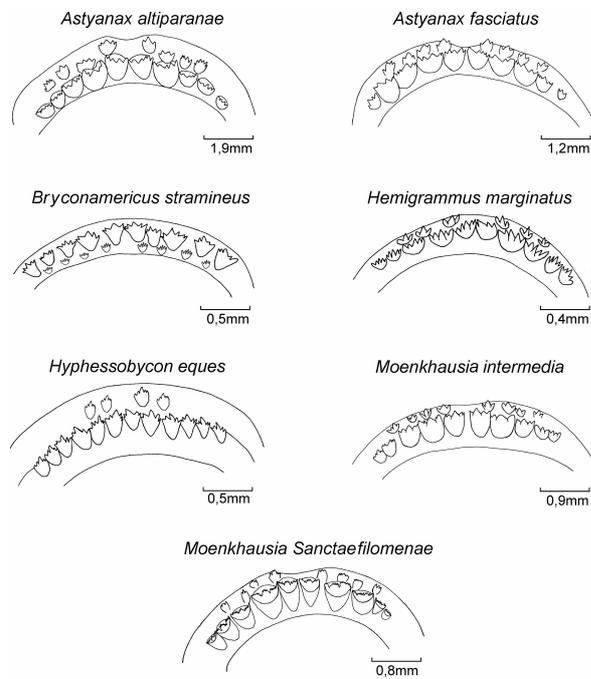


Figura 4. Forma e disposição dos dentes de espécies de Tetragonopterinae.

## Rastros branquiais

Os rastros branquiais apresentam praticamente o mesmo padrão. São numerosos (variando entre 13 e 17), delgados, curtos e com a base mais larga, deixando um pequeno espaçamento entre eles (Fig. 5).

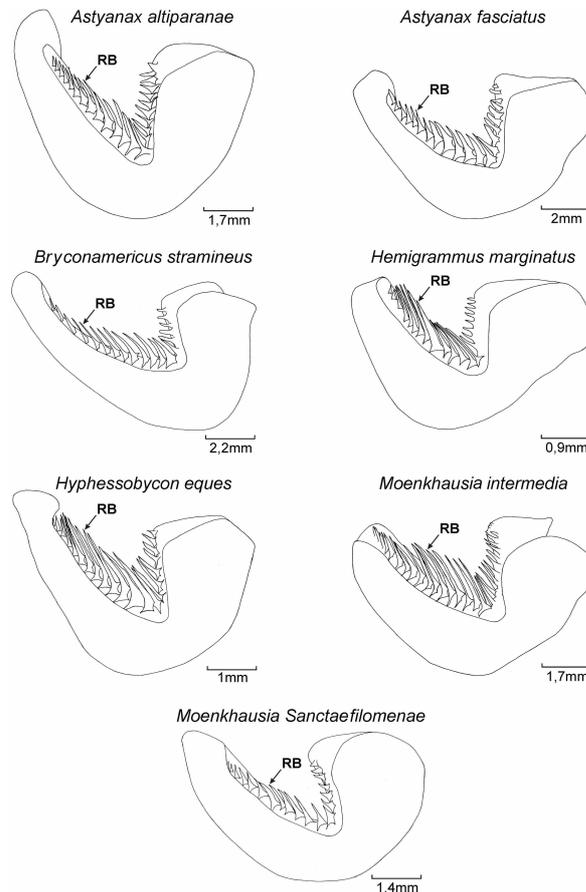


Figura 5. Estrutura dos rastros branquiais das espécies de Tetragonopterinae analisadas. RB = rastros branquiais.

## Estômago e intestino

Todas as espécies apresentam estômago definido, delimitado do intestino pela presença de esfíncter pilórico. O estômago é saciforme simples com paredes bem delgadas. Apresentam cecos pilóricos curtos e em pequeno número (4 a 7). O intestino é curto com apenas uma volta na cavidade abdominal (Fig. 6).

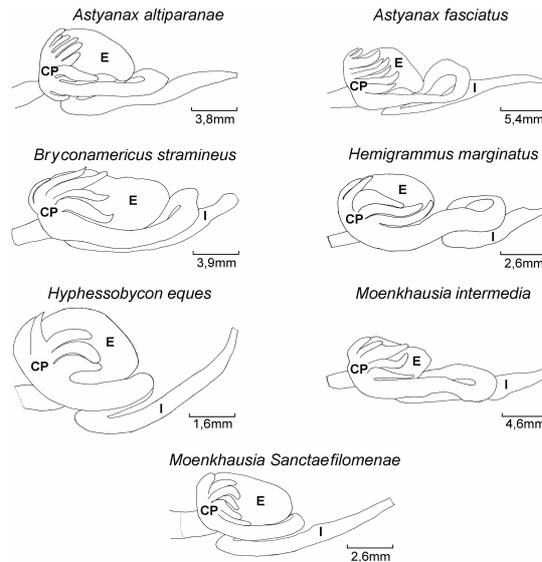


Figura 6. Forma e estrutura dos estômagos (E), cecos pilóricos (CP) e intestino (I) de espécies de Tetragonopterinae.

Considerando a interação significativa entre os fatores comprimento padrão e espécie ( $F_{6,333} = 11,44$ ;  $p < 0,0001$ ), ajustou-se o modelo de análise de covariância identificando os efeitos para os fatores comprimento padrão ( $F_{7,333} = 84,89$ ;  $p < 0,0001$ ) e espécie ( $F_{6,333} = 13,87$ ;  $p < 0,0001$ ). A maior média ajustada para o comprimento do intestino foi constatada para *A. altiparanae* e *A. fasciatus* e a menor para *H. eques* (Fig. 7). O teste de comparação de médias indicou que *A. altiparanae* e *A. fasciatus* diferem significativamente entre si e entre as demais espécies, para o comprimento do intestino. *B. stramineus*, *H. eques*, *H. marginatus*, *M. intermedia* e *M. sanctaefilomenae* não diferem significativamente quanto ao comprimento do intestino.

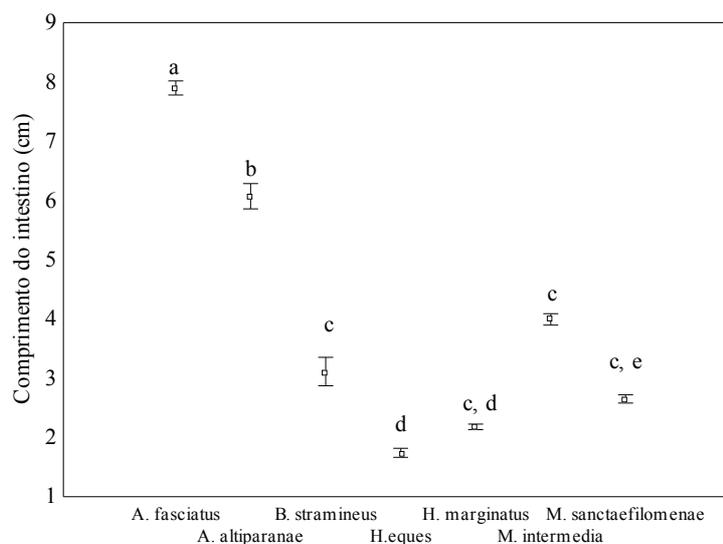


Figura 7. Médias ajustadas para o comprimento do intestino para espécies de Tetragonopterinae. Letras distintas indicam diferenças significativas (teste *a posteriori* de Scheffé,  $p < 0,05$ ).

## Discussão

As lagoas isoladas estão localizadas em diferentes pontos da planície de inundação do alto rio Paraná e possuem em comum praticamente a mesma composição específica, uma elevada riqueza e abundância de peixes (Petry et al. 2003), além de alta produtividade primária e secundária (Lansac-Tôha et al. 2004). Além disso, os extensos bancos de macrófitas aquáticas presentes (Thomaz et al. 2004), fornecem abrigo contra a predação e substrato para o desenvolvimento de muitos organismos-alimento (Takeda et al. 2004). A presença de pequenos caracídeos entre as macrófitas tem sido relatada por diversos autores em diferentes bacias hidrográficas (Araújo-Lima et al. 1986; Delariva et al. 1994; Meschiatti et al. 2000; Casatti et al. 2003). É sabido que os tetragonopteríneos apresentam um elevado crescimento em ambientes lênticos, podendo essa característica ser justificada pelo seu caráter oportunista, manifestado através do amplo espectro alimentar que apresentam (Castro & Arcifa 1987; Garutti 1989; Agostinho et al. 1999) e hábitos de forrageamento muito ativos (Buckup 1999).

Tomando como base a ampla lista de itens alimentares consumidos pelas sete espécies estudadas (191 tipos de organismos identificados), chega-se a conclusão de que os tetragonopteríneos constituem-se num grupo bastante generalista, concordando com vários autores que atribuem a várias das espécies (principalmente *Astyanax*) hábito onívoro em diferentes ambientes (Esteves, 1992 e 1996; Casatti & Castro 1998, Lobón-Cerviá & Benemann 2000; Andrian et al. 2001; Gaspar da Luz et al. 2001; Gracioli et al. 2003; Russo 2004). Entretanto, os insetos compuseram a maior parcela das dietas, podendo-se inferir que esses artrópodos sustentam, em grande parte, a elevada densidade desses peixes nas lagoas. Os recursos autóctones foram melhor explorados pelas espécies, indicando que essas populações são mantidas com recursos do próprio ambiente. Insetos terrestres, apesar de estarem sempre presentes nos estômagos de todas as espécies, constituíram-se em alimento principal apenas para *H. marginatus*. É provável que em épocas de chuva esse recurso seja mais explorado nas lagoas, porém, 2001 foi caracterizado como um ano predominantemente seco. Por outro lado, a fartura alimentar providenciada pelas macrófitas pode fornecer suprimento alimentar suficiente e de fácil acesso a esses peixes, favorecendo mais a relação custo/benefício do que se predassem na superfície da água. Os microcrustáceos, embora tenham sido registrados em elevada densidade em coletas concomitantes a esse estudo (Lansac-Tôha et al. 2004), foram importantes apenas para *B. stramineus*, *M. sanctaefilomenae* e *H. eques*, sendo que para essa última espécie constituiu-se em alimento principal. É provável que por ser a menor das espécies, *H. eques* seja mais ágil para capturar o zooplâncton entre as macrófitas.

De acordo com Winemiller (1989), o estudo da exploração de recursos entre membros de grupos alimentares fornece subsídios diretos para uma avaliação preliminar da importância relativa dos processos interativos em comunidades naturais. Grande parte dos estudos que abordam a ecologia alimentar de espécies coexistentes enfatiza a importância de análises detalhadas a respeito de cada uma delas, uma vez que pequenos requisitos tróficos, individuais a cada espécie, podem ser responsáveis pelo convívio em um ambiente comum (Yamaoka 1991). Assim, pequenas diferenças na preferência pelo alimento, ou no uso do hábitat, podem dar condições favoráveis a esta coexistência (Hori 1987).

Com base no alimento predominante ou na soma de dois tipos de recursos alimentares, as sete espécies de tetragonopteríneos mostraram segregação trófica nos ambientes estudados. O grupo que consumiu insetos foi composto por *A. altiparanae*, *A. fasciatus*, *H. marginatus* e *M. intermedia*, concordando em parte com outros estudos. Em ambiente lacustre, as duas primeiras espécies foram registradas como zooplantívoras (Arcifa et al. 1991), porém Meschiatti (1995), Esteves (1996) e Hahn et al. (2004) observaram também hábito insetívoro. Para *H. marginatus*, embora larvas de Chironomidae tenham sido dominantes nos conteúdos estomacais, o consumo expressivo de microcrustáceos caracterizou hábito invertívoro, corroborando com os estudos de Casatti et al. (2003). Já *M. intermedia*, foi caracterizada como onívora (Esteves & Galetti Jr. 1995; Meschiatti 1995), como zooplantívora (Gaspar da Luz & Okada 1999) e também como insetívora em algumas das mesmas lagoas aqui estudadas em 2000 por Peretti & Andrian 2004. *Bryconamericus stramineus* e *M. sanctaefilomenae* associaram larvas de insetos aquáticos e microcrustáceos na dieta. Casatti & Castro (1998), estudando a dieta de uma comunidade de peixes do rio São Francisco, caracterizaram *B. stramineus* como onívora, enquanto Abes & Agostinho (2001) e Gaspar da Luz et al. (2001) constataram hábito insetívoro, em um riacho e em lagoas do rio Paraná e Casatti et al. (2003), hábito invertívoro (semelhante a esse estudo) no reservatório de Rosana, SP. Para *M. sanctaefilomenae*, Melo et al. (2004) mencionam elevado consumo de folhas e flores e poucos insetos terrestres, em um pequeno riacho em região de savana, MT. E Russo (2004), registrou mudanças de hábito da estação chuvosa (onívora/herbívora) para a seca (carnívora/insetívora) no alto rio Paraná. *Hyphessobrycon eques* foi a espécie que mostrou maior segregação alimentar, podendo ser caracterizada como zooplantívora. No reservatório de Rosana, SP. ela esteve entre as invertívoras explorando larvas de insetos e microcrustáceos (Casatti et al. 2003) e entre as zooplantívoras na avaliação de Pelicice & Agostinho (2006).

Os baixos valores de sobreposição alimentar confirmam que a separação das espécies foi efeito da dimensão de nicho trófico. Dessa forma, não foi constatada sobreposição significativa

( $\geq 0.60$ ) dos pares de espécies. Pelicice & Agostinho (2006) encontraram baixos valores de sobreposição alimentar intra e interespecíficos em estudo com peixes de pequeno porte (alguns em comum com esse estudo) e sugerem que os peixes usaram comportamento oportunista nos bancos de macrófitas, provavelmente em resposta a grande quantidade de fontes de alimento. É esperado que em níveis de elevada disponibilidade de recursos alimentares as espécies compartilhem intensamente as mesmas fontes de alimento, como relatado em trabalhos clássicos (Zaret & Rand 1971; Ross 1986, Lowe-McConnell 1987), porém, alguns estudos indicam o inverso (Lowe-McConnell 1975; Goulding 1980). De acordo com Ross (1986), o grau de parentesco entre pares de espécies tem efeito significativo sobre a segregação ecológica, com pares menos aparentados mostrando maior separação de nichos. Essa afirmação, no entanto, não parece verdadeira para os tetragonopteríneos, pois, embora sejam filogeneticamente próximos, se segregaram quanto a dimensão de nicho trófico.

As sete espécies incluídas nesse estudo apresentam aparentemente, o mesmo padrão morfológico no trato alimentar, sem qualquer modificação estrutural que justifique um tipo de dieta em particular. Mesmo para as espécies congênicas de *Astyanax* e de *Moenkhausia*, que por serem filogeneticamente mais próximas, poderiam apresentar algum padrão de divergência adaptativa, isso não foi constatado. Arcifa et al. (1991) fazem menção a falta de especializações nos rastros branquiais de *A. bimaculatus* e *A. fasciatus*, sendo esse o único relato encontrado sobre a morfologia trófica desses pequenos caracídeos. A maioria dos estudos sobre o tema inclui espécies de médio porte, especialmente as detritívoras (Fugi & Hahn 1991; Delariva & Agostinho, 2001), para as quais a morfologia do aparato alimentar está intimamente relacionada ao tipo de alimento e à segregação interespecífica. Portanto, a visão de que a variação interespecífica na utilização dos recursos naturais, principalmente do alimento, está associada com a diversificação morfológica dos peixes (Fugi et al. 2001; Delariva & Agostinho 2001), não se aplica aos tetragonopteríneos analisados.

Entretanto, algumas particularidades morfológicas merecem destaque, como por exemplo, a posição da boca e o comprimento do intestino. Keast & Webb (1966) comentam que a posição da boca está relacionada, principalmente, à posição que o alimento ocupa no espaço. Realmente, para as espécies aqui estudadas, a boca sub-terminal superior tanto serve para capturar o alimento na superfície da água, quanto em substratos verticais, como as raízes e talos das macrófitas. Vários autores mencionam o fato dessas espécies serem comedoras de partículas que são tomadas na superfície da água (Arcifa et al. 1991; Esteves 1996; Casatti et al. 2003). Embora todas elas tenham incorporado recursos alóctones em suas dietas, em maior ou menor proporção, a que apresentou boca mais superior e com mandíbula prognata foi *H. eques*, que consumiu zooplâncton. O tamanho do intestino está intimamente relacionado com a natureza do alimento

ingerido, sendo mais curto em onívoros e carnívoros e mais longo em herbívoros e detritívoros (Fryer & Iles 1972; Lagler et al., 1977; Fugi et al. 2001). Em *A. altiparanae* e *A. fasciatus* o comprimento do intestino é mais longo, diferindo significativamente das demais analisadas. Essas espécies de *Astyanax* apresentaram espectro alimentar mais amplo e incorporaram 15% de matéria vegetal em suas dietas. Além disso, em outros ambientes esse recurso tem sido amplamente registrado nos conteúdos estomacais dessas espécies (Casseiro et al. 2002; Russo 2004; Hahn et al. 2004), podendo isso ser uma característica adaptativa para aproveitar esse recurso quando disponível no ambiente. Para as demais espécies, e principalmente para *H. eques*, o intestino mais curto pode estar relacionado ao fato de consumirem recursos de origem animal, um alimento altamente protéico. Entretanto, Graciolli et al. (2003) comentam que a falta de consistência filogenética desse grupo constitui-se num obstáculo para entender se o hábito alimentar dessas espécies é consequência da evolução, ou ainda, se isto é uma característica variável influenciada pelo ambiente.

A elevada flexibilidade no uso do alimento, a baixa especificidade do trato alimentar e a grande disponibilidade de recursos alimentares proporcionada pelas macrófitas aquáticas, são fatores fundamentais para a co-existência e elevada abundância dos tetragonopteríneos nas lagoas abordadas nesse estudo. Além disso, é provável que esses mesmos fatores, especialmente aqueles relacionados à baixa especificidade alimentar, sejam a chave para o entendimento do grande sucesso desse grupo em águas continentais, pois, segundo Géry (1977), trata-se do táxon de caracídeos mais bem sucedido, tendo invadido praticamente todos os biótopos neotropicais.

## Referências

- Abes, S.S. & Agostinho, A.A. 2001. Spatial patterns in fish distributions and structure of the ichthyocenosis in the Água Nanci stream, upper Paraná river, Brazil. *Hydrobiologia* 445: 217-227.
- Agostinho, A.A., Gomes, L.C. & Júlio Júnior., H.F. 2003. Relações entre macrófitas aquáticas e fauna de peixes. In: Thomaz, S.M. & Bini, L.M., eds. *Ecologia e Manejo de macrófitas aquáticas*. Maringá: EDUEM, pp.261-279.
- Agostinho, A.A., Miranda, L.E., Bini, L.M., Gomes, L.C., Thomaz, S.M. & Suzuki, H.I. 1999. Patterns of Colonization in Neotropical Reservoirs, and Prognoses on Aging. In: Tundisi, J.G. & Strásbraba, M.S., eds. *Theoretical Reservoir Ecology and its Applications*. São Carlos: UFSCar, IIE - International Institute of Ecology, pp. 227-265.
- Andrian, I.F., Silva, H.B.R. & Peretti, D. 2001. Dieta de *Astyanax bimaculatus* (Linnaeus, 1758) (Characiformes, Characidae), da área de influência do reservatório de Corumbá, Estado de Goiás, Brasil. *Acta Scientiarum* 23: 435-440.
- Araujo-Lima, C.A.R.M., L. P. S. Portugal & E. G. Ferreira. 1986. Fish-macrophyte relationship in the Anavilhanas archipelago, a black water system in the Central Amazon. *Journal of Fish Biology* 29: 1-11.
- Arcifa, M.S., Northocote, T.G. & Froehlich, O. 1991. Interactive ecology of two cohabiting characin (*Astyanax fasciatus* and *Astyanax bimaculatus*) in an eutrophic Brazilian reservoir. *Journal of Tropical Ecology* 7: 257-278.
- Britski, H.A., Silimon, K.Z.S. & Lopes, B.S. 1999. *Peixes do Pantanal: manual de identificação*. Brasília, DF: Embrapa. Serviço de Produção de Informação, SPI. 184 pp.
- Buckup, P.A. 1999. Sistemática e biogeografia de peixes de riachos. In: Caramaschi, E.P., Mazzoni, R. & Peres-Neto, P.R., eds. *Ecologia de Peixes de Riachos. Série Oecologia Brasiliensis PPGE-UFRJ*, 6:19-138.
- Buckup, P.A. 2003. *Astyanax*. In: Buckup, P.A. & Menezes, N.A., eds. *Catálogo dos peixes marinhos e de água doce do Brasil*. [http://www.mnrj.ufrj.br/catalogo/\(22out.2003\)](http://www.mnrj.ufrj.br/catalogo/(22out.2003)).
- Casatti, L. & Castro, R.M.C. 1998. A fish community of the São Francisco river headwaters riffles, Southeastern Brazil. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 9: 229-242.
- Casatti, L., Mendes, H.F. & Ferreira, A.M. 2003. Aquatic macrophytes as feeding site for small fishes in the Rosana Reservoir, Paranapanema River, Southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biololy* 63: 213-222.
- Casemiro, F.A. da S., Hahn, N.S. & Fugui, R. 2002. Avaliação da dieta de *Astyanax altiparanae* Garutti & Britski, 2000 (Osteichthyes, Tetragonopterinae) antes e após a formação do reservatório de Salto Caxias, Estado do Paraná, Brasil. *Acta Scientiarum* 24: 419-425.
- Castro, R.C. & Arcifa, M.S. 1987. Comunidades de peixes de reservatórios no sul do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia* 47(4): 493-500.
- Delariva, R.L. & Agostinho, A.A. 2001. Relationship between morphology and diets of six neotropical loriciariids. *Journal of Fish Biology* 58: 832-847.
- Delariva, R.L., Agostinho, A.A., Nakatani, K. & Baumgartner, G. 1994. Ichthyofauna associated to aquatic macrophytes in the Upper Paraná River floodplain. *Revista Unimar* 16 (suplemento 3): 41-60.

- Esteves, K.E. & Galetti Jr., P.M. 1995. Food partitioning among some characids of a small Brazilian floodplain lake from the Paraná River basin. *Environmental Biology of Fishes* 42: 375-389.
- Esteves, K.E. 1992. Alimentação de cinco espécies forrageiras (Pisces, Characidae) em uma lagoa marginal do Rio Mogi Guaçu, SP. São Carlos: UFSCar, 1992, 181p. Tese (Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais) - Universidade Federal de São Carlos.
- Esteves, K.E. 1996. Feeding ecology of three *Astyanax* species (Characidae, Tetragonopterinae) from a floodplain lake of Mogi-Guaçu river, Paraná river Basin, Brazil. *Environmental Biology of Fishes* 46: 83-101.
- Fryer, G. & Iles, T.D. 1972. The cichlid fishes of the Great Lakes of Africa: their biology cichlid fishes. *Nature* 178: 1089-1090.
- Fugi, R. & Agostinho, A.A. & Hahn, N.S. 2001. Trophic morphology of five benthic-feeding fish species of a tropical floodplain. *Revista Brasileira de Biologia* 61: 27-33.
- Fugi, R. & Hahn, N.S. 1991. Espectro alimentar e relações morfológicas com o aparelho digestivo de três espécies comedoras de fundo do Rio Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Biologia* 51: 873-879.
- Garutti, V. 1989. Distribuição longitudinal da ictiofauna de um córrego na região noroeste do estado de São Paulo, bacia do rio Paraná. *Revista Brasileira de Biologia* 48: 747-759.
- Gaspar da Luz, K.D. & Okada, E.K. 1999. Diet and dietary overlap of three sympatric fish species in lake of the Upper Paraná River Floodplain. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 42: 441-447.
- Gaspar da Luz, K.D., Abujanra, F., Agostinho, A.A. 2001. Caracterização trófica da ictiofauna de três lagoas da planície de aluvial do alto rio Paraná, Brasil. *Acta Scientiarum* 23(2): 401-407.
- Gauch Júnior, H.G. 1982. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge: Cambridge University Press. 298 pp.
- Géry, F. 1977. *Characoids of the world*. Neptune City: T.F.H. Publications. 672 pp.
- Goulding, M. 1980. *The fishes and the forest: explorations in amazon natural history*. Berkeley: University of California Press. 280 pp.
- Graciolli, G., Azevedo, M. A., Melo, F. A. G. 2003 Comparative study of the diet of Glandulocaudinae and Tetragonopterinae (Ostariophysi: Characidae) in a small stream in Southern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environmental* 38(2): 95-103.
- Hahn, N.S., Fugi, R., Andrian, I. F. 2004. Trophic ecology of fish assemblages. In: Agostinho, A.A., Rodrigues, L., Gomes, L.C., Thomaz, S.M. & Miranda, L.E eds. *Structure and functioning of the Paraná River and its floodplain: LTER – Site 6 – (PELD - Sítio 6)*. Maringá: EDUEM, pp. 247-270.
- Hori, M. 1987. Mutualism and commensalism in a fish community in Lake Tanganyika. In: Kawano, S., Connell, J.H. & Hidaka, T. eds. *Evolution and coadaptation in biotic communities*. Tokyo: University of Tokyo Press, pp. 219-239.
- Huitema, B.E. 1980. *The analysis of covariance and alternatives*. New York: John Wiley & Sons. 445 pp.

- Keast, A. & Webb, D. 1966. Mouth and body form relative to feeding ecology in the fish fauna of a small lake, Lake Opinicon, Ontario. *Journal of Fisheries Research Board of Canada* 23: 1845-1874.
- Lagler, K.F., Bardack, J.E., Miller, R.R. & Passino, D.R.M. 1977. *Ichthyology*. New York: John Wiley & Sons, Inc. 2.ed.. 506 pp.
- Lansac-Tôha, F. A., Bonecker, C.C., Velho, L. F. M., Takahashi, E. M., Nagae, M. Y. . 2004. Zooplankton in the upper Paraná river floodplain: composition, richness, abundance and relationship with the hydrological level and the connectivity. In: Agostinho, A. A., Rodrigues, L., Gomes, L. C., Thomaz, S.M., Miranda, L. E. eds. *Structure and functioning of the Paraná River and its floodplain: LTER - Site 6 - (PELD - sítio 6)*. Maringá: EDUEM, pp. 75-84.
- Lima, F.C.T., Malabarba, L.R., Buckup, P.A., Silva, J.F.P., Vari, R.P., Harold, A., Benine, R., Oyakawa, O.T., Pavanelli, C.S., Menezes, N.A., Lucena, C.A.S., Malabarba, M.C.S.L., Lucena, Z.M.S., Reis, R.E., Langeani, F., Casatti, L., Bertaco, V.A., Moreira, C. & Lucinda, P.H.F. 2003. Characidae. In: Reis, R.E., Kullander, S.O. & Ferraris JR., C.J. eds. *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. Porto Alegre: EDIPUCRS, pp. 104-169.
- Lóbon-Cerviá, J. & Bennemann, S. 2000. Temporal trophic shifts and feeding and feeding diversity in two sympatric, neotropical, omnivorous fishes: *Astyanax bimaculatus* and *Pimelodus maculatus* in Rio Tibagi (Paraná, Southern Brazil). *Archiv Für Hydrobiologie* 149: 285-306
- Lowe-McConnell, R. H. 1987. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge: Cambridge University Press, 382 pp.
- Lowe-McConnell, R.H. 1975. *Fish communities in tropical freshwaters: their distribution, ecology and evolution*. New York: Longman, 286 pp.
- McCune, B. & Mefford, M.J. 1997. *Multivariate analysis of ecology data, version 3.0*. Oregon, USA: MjM Software Design.
- Melo, C.E., Machado, F. de A. & Pinto-Silva, V. 2004. Feeding habits of fish from a stream in the savanna of Central Brazil, Araguaia Basin. *Neotropical Ichthyology* 2: 37-44.
- Meschiatti, A.J. 1995. Alimentação da comunidade de peixes de uma lagoa marginal do rio Mogi-Guaçu, SP. *Acta Limnologica Brasiliensia* 7: 115-137.
- Meschiatti, J., Arcifa, M.S. & Fenerich-Verani, N., 2000. Fish communities associated with macrophytes in Brazilian floodplain lakes. *Environmental Biology of Fishes* 58: 133-143.
- Ojeda, F. P. 1986. Morphological characterization of the alimentary tract of antarctic fishes and its relations to feeding habits. *Polar Biology* 5: 125-128.
- Pelicice, F.M, Agostinho, A.A. 2006. Feeding ecology of fishes associated with *Egeria* spp. Patches in a tropical reservoir, Brazil. *Ecology of Freshwater Fish* 15: 10-19.
- Peretti, D. & Andrian, I.F. 2004. Trophic structure of fish assemblages in five permanent lagoons of the high Paraná river floodplain, Brazil. *Environmental Biology of Fishes* 71: 95-103.
- Petry, P., Bayley, P.B. & Markle, D.F. 2003. Relationships between fish assemblages, macrophytes and environmental gradients in the Amazon River Floodplain. *Journal of Fish Biology* 63: 547-579.
- Ross, S.T. 1986. Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies. *Copeia* 2: 352-388.

- Russo, M.R. 2004. Ecologia trófica da ictiofauna de pequeno porte, em lagoas isoladas da planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil. Maringá: UEM, 2004. 38p. Tese (Doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais) Universidade Estadual de Maringá.
- Russo, M.R., Hahn, N.S. & Pavanelli, C.S. 2004 Resource partitioning of *Bryconamericus Eigenmann, 1907* from the Iguaçu River Basin, Brazil. *Acta Scientiarum* 26: 431-436.
- Schoener, T.W. 1970. Non-synchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology* 51: 408-418.
- Siegal, S. 1975. Estatística não-paramétrica: para as ciências do comportamento. São Paulo: MacGraw-Hill, 350pp.
- StatSoft, Inc. 2000. STATISTICA for windows (computer program manual). Version 5.5.
- Takeda, A.M., Fujita, D.S., Komatsu, E.H., Pavan, C.B., Oliveira, D.P., Rosin, G.C., Ibarra, J.A.A., Silva, C.P. & Anselmo, S.F. 2004. Influence of environmental heterogeneity and water level on distribution of zoobenthos in the Upper Paraná River. In: Agostinho, A.A., Rodrigues, L., Gomes, L.C., Thomaz, S.M. & Miranda, L.E. eds. Structure and functioning of the Paraná River and its floodplain: LTER – Site 6 – (PELD - Sítio 6). Maringá: EDUEM, pp.91-95.
- Thomaz, S.M., Bini, L.M., Pagioro, T.A., Murphy, K.J., Santos, A.M. dos & Souza, D.C. 2004. Aquatic macrophytes: diversity, biomass and decomposition. In: Thomaz, S.M., Agostinho, A.A. & Hahn, N.S. eds. The upper Paraná river and its floodplain physical aspects, ecology and conservation. Leiden: Backhuys Publishers, pp.331-352.
- Winemiller, K.O. 1989. Ontogenetic diet shifts and resource partitioning among piscivorous fishes in the Venezuelan llanos. *Environmental Biology of Fishes* 26:177-199.
- Wootton, R.J. 1990. Ecology of teleost fishes. London: Chapman & Hall, 404 pp.
- Yamaoka, K. 1991. Feeding relationship. In: Keenleyside, M.H.A. ed. Cichlid Fishes: Behaviour, Ecology and Evolution, Chap. 7. P 151-172. Chapman & Hall, London.
- Zaret, T.M. & Rand, A.S. 1971. Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. *Ecology* 52: 336-339.

## Segundo Capítulo - Estudos comparativos da dieta, hábitos alimentares e morfologia trófica de peixes de pequeno porte associados a macrófitas aquáticas na planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil.

Nesse estudo foram avaliados aspectos da dieta e morfologia trófica de duas espécies simpátricas, uma de Cheirodontinae e uma de Aphyocharacinae, associadas à macrófitas aquáticas, em nove lagoas isoladas da planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil, no ano de 2001. A análise da dieta mostrou que *Serrapinnus notomelas* consumiu predominantemente algas e *Aphyocharax anisitsi* predominantemente microcrustáceos. A morfologia do trato alimentar, incluindo boca, dentes, rastros branquiais, e estômago, apresentou, o mesmo padrão para ambas espécies. Entretanto, os dentes são mais robustos em *S. notomelas* e os rastros branquiais aparentemente mais longos em *A. anisitsi*. Para o comprimento do intestino houve interação significativa entre comprimento padrão ( $F_{2,215} = 74,89$ ;  $p < 0,0001$ ) e a espécie ( $F_{1,215} = 4,72$ ;  $p < 0,0001$ ), a maior média ajustada para o comprimento do intestino foi constatada para *S. notomelas* e a menor para *A. anisitsi*, sendo essa diferença significativa. Os dados de dieta, analisados conjuntamente, permitem inferir que há segregação trófica entre as duas espécies examinadas. E ainda que, a co-existência dessas espécies é possível devido ao amplo suprimento alimentar fornecido pelas macrófitas aquáticas.

Palavras-chave: Peixes de pequeno porte, dieta, hábito alimentar, lagoas, macrófitas aquáticas.

In this study we analyzed the diet and trophic morphology of two species, one of Cheirodontinae and one of Aphyocharacinae, associated with aquatic macrophytes in nine isolated lagoons of the Paraná river floodplain, Brazil, during 2001. Diet showed that *Serrapinnus notomelas* feeding mainly on algae and *Aphyocharax anisitsi* feeding mainly microcrustaceans Trophic morphology, including mouth, tooth, gill rakers and stomach showed apparently the same pattern to the two species. However, tooth are biggest and hard in *S. notomelas* and the gill rakers are apparently more long in *A. anisitsi*. To intestine length there was significant interation between standard length ( $F_{2,215} = 74,89$ ;  $p < 0,0001$ ) and the species ( $F_{1,215} = 4,72$ ;  $p < 0,0001$ ). Higher mean to intestine length were verified to *S. notomelas* and the smaller mean to *A. anisitsi*. With the dates of diet and morphology is possible concluded that there are trophic segregation between the two species. Thus, the co-existence of these species is possible in function of the wide food supply given by aquatic macrophytes.

**Key-words:** Small fishes, diet, feeding habit, lagoons, aquatic macrophytes.

## Introdução

As macrófitas aquáticas ocupam boa parte do cenário das lagoas isoladas da planície de inundação do alto rio Paraná, especialmente em períodos de seca (Thomaz *et al.*, 2004). Embora pareça haver relação entre a arquitetura dessas plantas e a fauna associada (Dibble *et al.* 1996; Thomaz, *in prep.*), elas representam, de modo geral, excelente substrato para o desenvolvimento do perifiton e a instalação de muitos táxons de invertebrados (Lansac Tôha *et al.*, 2003; Rodrigues e Bicudo, 2004; Takeda *et al.*, 2003; 2004).

Diversos estudos tem mostrado que os bancos de macrófitas, em regiões tropicais, sustentam uma rica fauna associada de peixes de pequeno porte (Junk, 1973; Delariva *et al.*, 1994; Casatti *et al.*, 2003; Russo, 2004; Pelicice *et al.*, 2005), os quais procuram refúgio contra a predação e são favorecidos pelo farto suprimento alimentar (Castro & Arcifa, 1987). Dessa forma, assume-se que esses “refúgios vegetais” devem, sem dúvida, promover diversos microhabitats e interações ecológicas das mais variadas entre seus componentes, o que vem despertando um interesse cada vez maior por esse tipo de estudo.

A presença de pequenos caracídeos entre as macrófitas tem sido relatada por diversos autores em diferentes bacias hidrográficas (Araújo-Lima *et al.*, 1986; Delariva *et al.*, 1994; Meschiatti *et al.*, 2000; Casatti *et al.*, 2003; Pelicice *et al.*, 2005; Pelicice & Agostinho, 2006). Na planície de inundação do alto rio Paraná, os peixes de pequeno porte representam uma parcela importante da ictiofauna das lagoas isoladas, ocorrendo também em outros sistemas, como canais e rios, porém, em densidades mais baixas. A ictiofauna associada aos bancos de macrófitas, presentes ao longo da zona litorânea das lagoas, é composta principalmente por espécies de Tetragonopterinae e Cheirodontinae, diferindo significativamente das encontradas em áreas abertas do mesmo ambiente (Delariva *et al.*, 1994).

Os caracídeos das subfamílias Cheirodontinae e Aphyocharacinae incluem peixes de pequeno porte que não ultrapassam 8 cm de comprimento padrão, e são encontrados na maioria dos rios com planícies alagáveis da América Central e do Sul (Malabarba, 2003). Duas espécies, *Serrapinnus notomelas* (Eigenmann, 1915) (Cheirodontinae) e *Aphyocharax anisitsi* Eigenmann & Kennedy, 1903 (Aphyocharacinae) foram escolhidas para esse estudo por serem muito abundantes e viverem simpatricamente junto aos bancos de macrófitas aquáticas em lagoas da referida planície. Nesse estudo, aspectos relacionados à dieta e morfologia trófica dessas duas espécies foram analisados a fim de avaliar o uso de recursos alimentares e elucidar como essas espécies co-ocorrem junto aos bancos de macrófitas aquáticas.

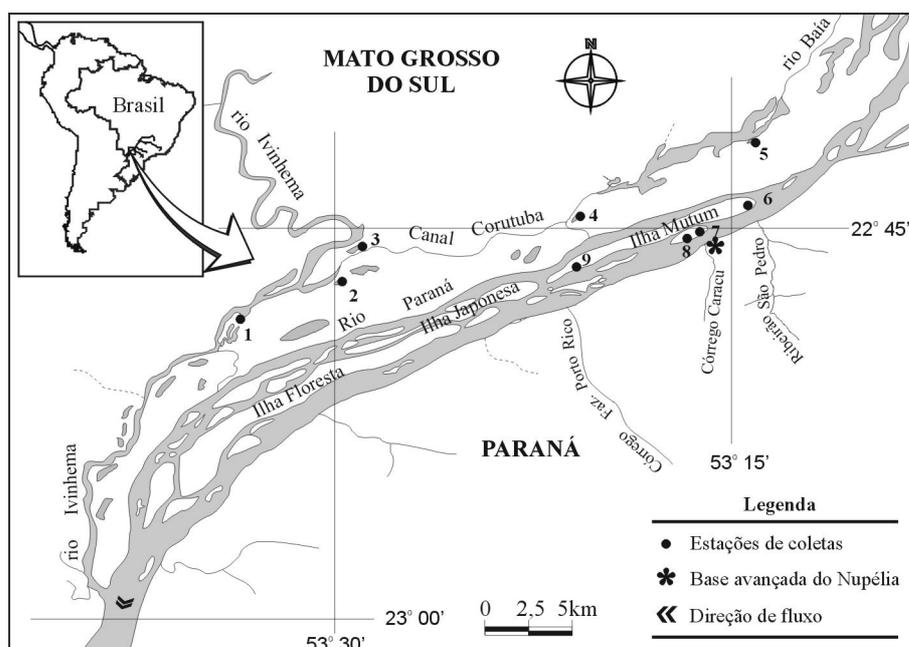
## Área de estudos

As coletas foram realizadas em nove lagoas isoladas, pertencentes a três subsistemas: Ivinheima (lagoas Capivara, Jacaré e Cervo), Baía (lagoas Traíra e do Aurélio) e Paraná (lagoas Pousada, Clara, Genipapo e do Osmar), da planície de inundação do alto rio Paraná (Fig. 1).

A seguir são descritas sucintamente as características dos locais amostrados.

| Locais           | Características                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     |
|------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Lagoa Capivara   | (22°47'56.52"S; 53°32'5.4"W) localiza-se a uma distância de 80m do rio Ivinheima e o dique marginal alcança 2m de altura. Apresenta profundidade média de 3,61m, 746,72m de comprimento, 1.702,36m de perímetro e 7,15ha de área. Suas margens são tomadas por <i>Polygonum</i> sp. A região litorânea apresenta bancos de macrófitas formados predominantemente por <i>Eichhornia azurea</i> .                                     |
| Lagoa Jacaré     | (22°47' 2.04"S; 53°29'49.08"W) cerca de 50m separam-na do Canal Curutuba, com altura de 1,5m do dique marginal. Apresenta profundidade média de 2,14m, 410,70m de comprimento, 1.073,78m de perímetro e 6,96ha de área. <i>Polygonum</i> sp. e poucas árvores predominam nas margens. A região litorânea é coberta por <i>E. azurea</i> , <i>E. crassipes</i> e <i>Salvinia auriculata</i> .                                        |
| Lagoa do Cervo   | (22°46'29.58"S; 53°29'46.98"W) distancia-se cerca de 200m do rio Baía, apresentando o dique marginal uma altura de 2m. Apresenta profundidade média de 2m, comprimento de 500,75m, perímetro de 1.454,60m e área de 7,81ha. As margens são compostas por gramíneas e pouca mata. A região litorânea é coberta por <i>E. crassipes</i> , <i>E. azurea</i> e <i>S. auriculata</i> .                                                   |
| Lagoa Traíra     | (22°44' 45.6"S; 53°20'21.66"W) localizada à 350m das margens do rio Baía, encontra-se à 3m de altura do dique marginal. Apresenta 2,09m de profundidade média, 108,88m de comprimento, 292,44m de perímetro e 0,47ha de área. As margens são compostas por gramíneas e ciperáceas. A região litorânea apresenta bancos de <i>E. azurea</i> (mais abundante), <i>E. crassipis</i> , <i>S. auriculata</i> e <i>Pistia stratiote</i> . |
| Lagoa do Aurélio | (22°41'34.68"S; 53°13'50.58"W) localiza-se a 100m do rio Baía e a altura do dique marginal alcança 1m. Apresenta profundidade média de 1,95m, 99,16m de comprimento, 251,41m de perímetro e área de 0,43ha. Suas margens são tomadas por ciperáceas. A região litorânea é coberta por <i>E. crassipes</i> , <i>E. azurea</i> e <i>S. auriculata</i> .                                                                               |
| Lagoa Pousada    | (22°44'41.76"S; 53°14' 7.32"W) localizada na ilha Mutum, distancia-se 100m do rio Paraná, com altura do dique marginal de 4m. Apresenta profundidade média de 0,39m, 859,21 de comprimento e 2.907,92m de perímetro e área de 12,68ha. As margens possuem gramíneas e arbustos esparsos. A região litorânea apresenta bancos de macrófitas formados predominantemente por <i>E. azurea</i> .                                        |
| Lagoa Clara      | (22°45'17.52"S; 53°15'28.62"W) localizada na ilha Porto Rico. Apresenta profundidade média de 1,21m, área de aproximadamente 0,91ha. As margens são compostas principalmente por gramíneas e ciperáceas. A região litorânea apresenta predominantemente <i>E. azurea</i> .                                                                                                                                                          |
| Lagoa Genipapo   | (22°45'33.24"S; 53°16' 5.94"W) localizada na ilha Porto Rico. Apresenta profundidade média de 0,96m e área de aproximadamente 0,06ha. Suas margens são compostas de gramíneas, ciperáceas e outras herbáceas, além de <i>Croton</i> e <i>Inga uruguensis</i> . Macrófitas aquáticas, principalmente <i>E. azurea</i> formam extensos bancos na zona litorânea.                                                                      |
| Lagoa do Osmar   | (22°46'26.64"S; 53°19'56.16") localizada na ilha Porto Rico. Apresenta profundidade média de 1,13m e área de aproximadamente 0,006ha. As margens são recobertas por pastagens, abrigando remanescentes florestais ripários. A região litorânea apresenta bancos de macrófitas, predominantemente <i>E. azurea</i> .                                                                                                                 |

A despeito da área estudada estar sujeita a ciclos sazonais de inundação, o período de coletas foi caracterizado como atípico, com um nível muito baixo de precipitações, portanto, as lagoas permaneceram isoladas. Dessa forma, assume-se que a disponibilidade de recursos alimentares também esteve sujeita a poucas alterações. Assim, as análises não levaram em conta a sazonalidade.



**Fig. 1.** Área de estudos destacando as lagoas, 1- Capivara, 2- Jacaré, 3 -Cervo, 4 - Traíra, 5 - Aurélio, 6 - Pousada, 7 - Clara, 8 - Genipapo, 9 - Osmar, da planície de inundação do alto rio Paraná.

## Materiais e Métodos

As coletas foram realizadas trimestralmente, entre fevereiro e novembro/2001, em áreas litorâneas das lagoas, utilizando redes de arrasto simples (50m de comprimento e 0,5cm de malha).

Após as despescas, identificação das espécies e obtenção das biometrias de rotina, os exemplares foram abertos, eviscerados e os estômagos com alimento fixados em formalina 4%.

Os peixes capturados e utilizados nesse estudo possuem exemplar testemunho depositado na coleção de peixes do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia/UEM). A tabela 1 apresenta os números de registro dos exemplares na coleção e dados dos exemplares coletados.

**Tabela 1.** Exemplares testemunho, número de indivíduos capturados e analisados, tamanho dos peixes com suas respectivas médias e número de intestinos medidos.

| Espécies                                       | Exemplares testemunho | Número capturado | Número analisado | Comprimento padrão (mm) |      | Intestino        |
|------------------------------------------------|-----------------------|------------------|------------------|-------------------------|------|------------------|
|                                                |                       |                  |                  | Amplitude de variação   | X    | Número analisado |
| <i>Serrapinnus notomelas</i> (Eigenmann, 1915) | NUP 1534 (27ex.)      | 422              | 154              | 1,1-3,7                 | 2,56 | 112              |



Os conteúdos estomacais foram analisados, obtendo-se o volume de cada item alimentar. O volume foi obtido utilizando-se uma bateria de provetas graduadas e placas milimetradas.

Após identificados, os itens foram agrupados em categorias superiores: Insetos Aquáticos (larvas de Diptera, Coleoptera, Trichoptera, Hemiptera, jovens de Odonata de Ephemeroptera, e adultos de Hemiptera), Insetos Terrestres (Hymenoptera, Coleoptera, Orthoptera, Hemiptera, Homoptera, Ephemeroptera, Trichoptera, Diptera, Neuroptera, Lepidoptera, Odonata), outros Invertebrados (Oligochaeta, Bivalvia, Araneae), Microcrustáceos (Copepoda, Cladocera, Ostracoda, Conchostraca), Algas Filamentosas (Cyanophyceae, Oedogoniophyceae, Zygnemaphyceae, Chlorophyceae), Algas Unicelulares (Bacillariophyceae, Chlorophyceae, Euglenophyceae, Dinophyceae e as unicelulares coloniais: Cyanophyceae, Zygnemaphyceae), Vegetais (macrófitas aquáticas, folhas, frutos e semente da vegetação riparia e Briophyta), Detrito/Sedimento (matéria orgânica particulada em diferentes estágios de decomposição com participação de partículas minerais e escamas).

Para avaliar a conformidade dos dados entre as nove lagoas, foi aplicado o coeficiente de concordância de Kendall (W) (Siegal, 1975) utilizando os dados de volume do alimento consumido.

O estudo da morfologia do trato alimentar foi conduzido com exemplares adultos. Os atributos morfológicos selecionados foram: forma e posição da boca, distribuição e forma dos dentes, aparelho branquial, estômago e comprimento do intestino, os quais foram desenhados sob câmara clara. Foram utilizados pelo menos 15 exemplares de cada espécie para descrição.

O comprimento do intestino foi medido desde a inserção no estômago até a abertura urogenital. Para verificar se o comprimento do intestino diferiu entre as espécies, aplicou-se uma análise de covariância (ANCOVA) a fim de remover o efeito do comprimento do peixe (Cp, covariável) (Huitema, 1980). Primeiramente testou-se o pressuposto de paralelismo verificando a significância da interação entre os fatores Cp (preditor contínuo) e espécie (preditor categorico) no modelo de covariância de homogeneidade de inclinação. Como a interação foi significativa, ajustou-se o modelo de covariância que levou em consideração essa interação (modelo de inclinação separada), com a subsequente apresentação gráfica dos resultados e a aplicação do teste de médias ajustadas de Scheffé. As análises estatísticas foram realizadas através do Programa Estatística for Windows, versão 5.5 (StatSoft, 2000).

## Resultados

### Dieta e hábitos alimentares

Os resultados obtidos pela análise do coeficiente de concordância de Kendall ( $W=0,65925$  e  $p < 0,00000$ ), ao nível de significância de 5%, permitem inferir que não houve diferença significativa entre os recursos alimentares consumidos pelos peixes nas nove lagoas, portanto elas serão tratadas conjuntamente.

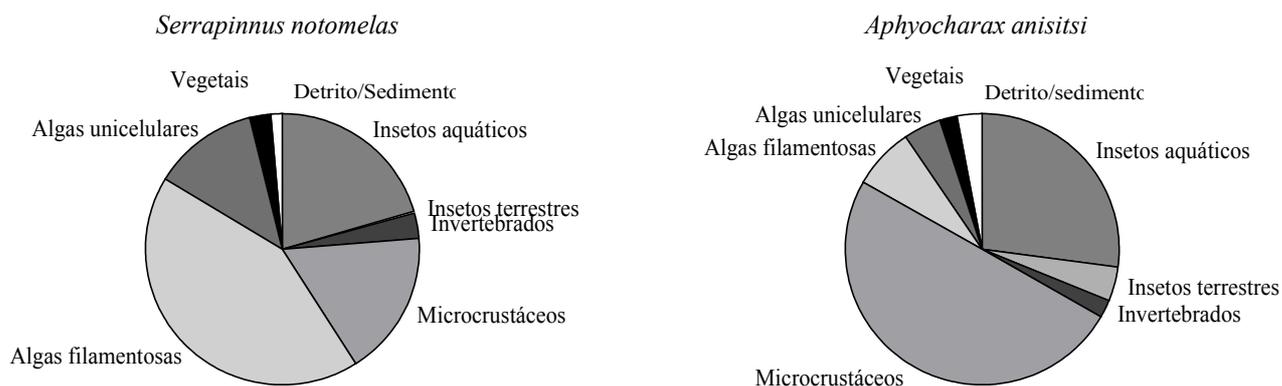
Um total de 4.092 peixes foram coletados, dos quais 12,3% foram representados por *Serrapinnus notomelas* e 13% por *Aphyocharax anisitsi*. Foram analisados, no total, 307 estômagos (Tab. 1). Os resultados indicam uma dieta composta de grande variedade de itens autóctones, principalmente algas e microcrustáceos, que representaram juntos cerca de 70% e 60% da dieta de *S. notomelas* e *A. anisitsi*, respectivamente (Tab. 2; Fig. 2).

**Tabela 2.** Recursos alimentares utilizados por espécies das subfamílias Cheirodontinae e Aphyocharacinae na planície de inundação ao alto rio Paraná, no ano de 2001. Os dados representam a porcentagem de volume de cada recurso.

| Espécies/Itens               | Insetos aquáticos | Insetos Terrestres | Invertebrados | Microcrustáceos | Algas filamentosas | Algas unicelulares | Vegetais | Detrito/sedimento | Hábito alimentar |
|------------------------------|-------------------|--------------------|---------------|-----------------|--------------------|--------------------|----------|-------------------|------------------|
| <i>Serrapinnus notomelas</i> | 20,49             | 0,25               | 3,00          | 17,24           | <b>42,65</b>       | 12,49              | 2,50     | 1,38              | Algívora         |
| <i>Aphyocharax anisitsi</i>  | 27,14             | 4,06               | 2,12          | <b>49,88</b>    | 7,31               | 4,46               | 2,05     | 2,98              | Zooplancívora    |

*Serrapinnus notomelas* foi considerada algívora, consumindo predominantemente algas filamentosas (%V $\cong$  43), Oedogoniophyceae (*Spirogyra*), Zygnemaphyceae (*Desmidium* e *Closterium*), Cyanophyceae (*Oscillatoria*) e Chlorophyceae (*Oedogonium*) e algas unicelulares (%V $\cong$  13), Bacillariophyceae (*Navicula* e *Aulacoseira*). Insetos aquáticos, tais como, Diptera (larvas de Chironomidae e Chaoboridae) e Ephemeroptera (*Polymitarcidae*, *Leptophlebidae* e *Ephemeridae*), foram registrados em 20%V dos estômagos (Fig. 2).

*Aphyocharax anisitsi* foi caracterizada como zooplancívora, pois microcrustáceos, principalmente Cladocera e Copepoda, contribuíram com aproximadamente 50% da dieta. Os cladóceros, Daphnidae, Bosminidae e Chydoridae, e os copépode, Calanoida e Cyclopoida, destacaram-se entre os itens mais consumidos. Insetos aquáticos também estiveram presentes em quase 28%V dos conteúdos estomacais (Fig. 2).



**Fig. 2.** Proporção volumétrica dos recursos alimentares utilizados na dieta, por *Serrapinnus notomelas* e *Aphyocharax anisitsi*, em lagoas isoladas da planície de inundação do alto rio Paraná.

## Morfologia trófica

### Posição e forma da boca

As espécies apresentam boca em posição sub-terminal superior, com lábios pouco desenvolvidos. Os lábios são presos aos ramos mandibulares e maxilares, apresentando pouca protractibilidade. A abertura bucal é pequena em ambas as espécies (Fig. 3).

### Dentes

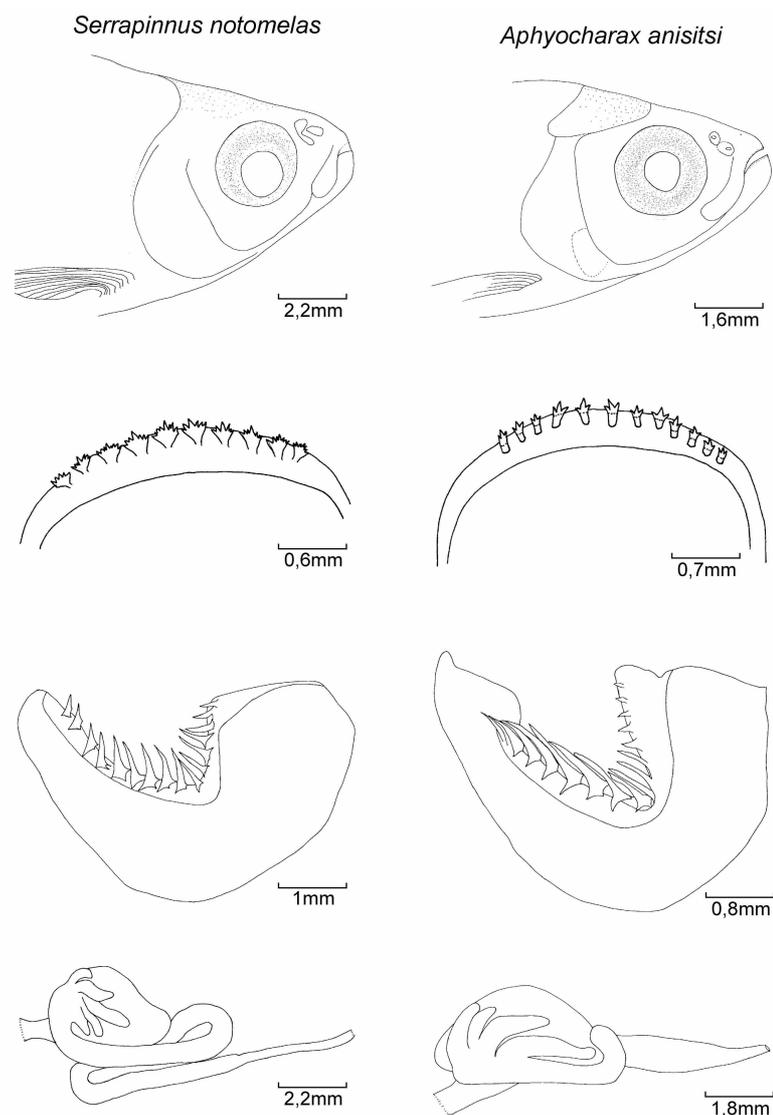
Os dentes encontram-se dispostos no pré-maxilar em uma única série, apresentando cúspides aguçadas. *Serrapinnus notomelas* apresenta 5 dentes largos multicuspidados na hemimaxila, enquanto que *A. anisitsi* possui de 6 a 8 dentes delgados tricuspídeos e cônicos (Fig. 3).

### Rastros branquiais

Os rastros branquiais são numerosos (16) e apresentam a base mais larga, deixando um pequeno espaçamento entre eles. Apresentam forma de acúleo. Essas estruturas são mais longas em *A. anisitsi* (Fig. 3).

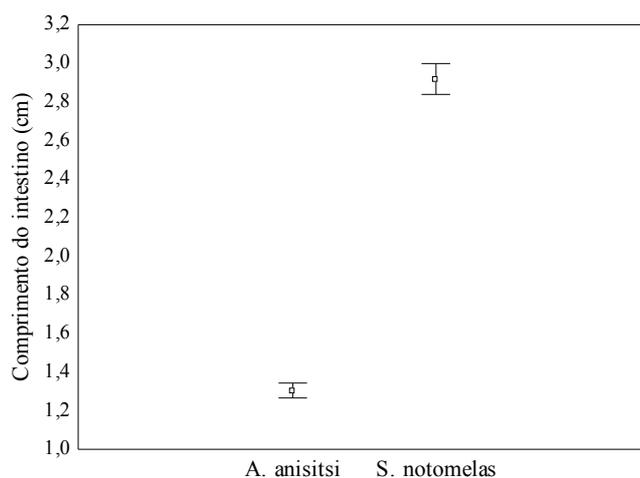
### Estômago e intestino

O estômago é definido e delimitado do intestino pela presença de esfíncter pilórico. É do tipo saciforme simples e com paredes bem delgadas. Apresentam cecos pilóricos curtos e em pequeno número (5), (Fig. 3).



**Fig. 3.** Forma e posição da boca (a), forma e disposição dos dentes (b), rastros branquiais (c), forma do estômago, cecos pilóricos e intestino (d) de *Serrapinnus notomelas* e *Aphyocharax anisitsi*.

Considerando a interação significativa entre os fatores comprimento padrão e espécie ( $F_{1,215} = 28,46$ ;  $p < 0,0001$ ), ajustou-se o modelo de análise de covariância identificando os efeitos para os fatores comprimento padrão ( $F_{2,215} = 74,89$ ;  $p < 0,0001$ ) e espécie ( $F_{1,215} = 4,72$ ;  $p < 0,0001$ ). A maior média ajustada para o comprimento do intestino foi constatada para *S. notomelas* (Fig. 4). O teste de comparação de médias indicou que ambas diferem significativamente entre si.



**Fig. 4.** Médias ajustadas para o comprimento do intestino para espécies de Aphyocharacinae e Cheirodontinae. Teste *a posteriori* de Scheffê,  $p < 0,05$ .

## Discussão

*Serrapinnus notomelas* e *Aphyocharax anisitsi* exploraram de forma diferenciada os diferentes recursos alimentares junto aos bancos de macrófitas aquáticas. Embora tenham incluído diversos táxons na dieta, a primeira consumiu predominantemente algas e a segunda microcrustáceos, permitindo hipotetizar que ocorre segregação do alimento entre elas, nos ambientes estudados. É fato que os ambientes de água doce oferecem poucas oportunidades para a especialização na dieta dos peixes (Larkin, 1956). Entretanto, quando um determinado tipo de alimento é amplamente disponível e constante, isto pode favorecer a especialização trófica, como é o caso dos peixes detritívoros (Fugi & Hahn, 1991; Delariva & Agostinho, 2001). Lagler *et al.* (1977) comentam que a diversidade nos hábitos alimentares encontrados em peixes é produto de processos evolutivos que conduzem a diversas adaptações estruturais. Acrescentam ainda que, para um peixe se especializar em determinado recurso alimentar, duas regras devem satisfazer esta condição: o peixe deve apresentar estrutura morfológica hábil para exploração do recurso; e o recurso deve estar em quantidade suficiente, em termos de biomassa, para suprir as necessidades do predador. Nas lagoas estudadas, tanto as algas quanto o zooplâncton (Lansac-Tôha *et al.*, 2004; Rodrigues & Bicudo, 2004; Train *et al.*, 2004) podem ser elementos importantes no processo de especialização, pela abundância e constância com que ocorrem nos bancos de macrófitas aquáticas. Os microcrustáceos foram registrados em elevada densidade em coletas concomitantes a esse estudo (Lansac-Tôha *et al.*, 2004), e o fato desses organismos apresentarem associação com as plantas aquáticas, nas quais encontram abrigo contra a predação

excessiva (Scheffer, 1998), leva a crer que as macrófitas presentes nas lagoas tenham sido preponderantes para a abundância dos peixes desta categoria trófica. Igualmente, as algas são fartamente encontradas no perifiton que se forma nas raízes e talos de macrófitas aquáticas, e no fitoplâncton, nesses ambientes (Rodrigues & Bicudo, 2004; Train *et al.*, 2004).

Em um estudo sobre a interação peixe x macrófitas, no reservatório de Rosana, SP., Casatti *et al.* (2003) referem-se ao hábito algívoro de *S. notomelas*. Pelicice & Agostinho (2006) relatam, para esse mesmo ambiente, que essa foi a única espécie herbívora, se alimentando quase que exclusivamente de algas e briófitas. Para *A. anisitsi*, a zooplantivoria também já havia sido registrada por Russo (2004) em algumas dessas mesmas lagoas aqui estudadas, e também foi constatada por Pouilly *et al.* (2004) em lagos da planície de inundação do rio Mamoré, na Bolívia. Embora esses recursos sejam muito abundantes em bancos de macrófitas aquáticas (Casatti *et al.*, 2003; Mazzeo *et al.*, 2003 e outros), estudos concomitantes a esse (Loureiro-Crippa, Capítulo I) sobre a dieta de tetragonopteríneos não registraram uso exclusivo desses organismos pelas espécies, com exceção de *Hyphessobrycon eques*, que foi, também, considerada zooplantívora. Meschiatti (1998) estudando as interações peixes x macrófitas em duas lagoas marginais do rio Mogi-Guaçu, SP. verificou que o zooplâncton é sub-utilizado pelos peixes, sendo apenas um elemento acessório da dieta, corroborando com os comentários de Araújo-Lima *et al.* (1995) sobre a ausência de peixes planctófagos em ambientes de planície de inundação da Amazônia. De fato, se considerarmos a elevada diversidade e abundância dos pequenos peixes, chegamos a mesma conclusão. Portanto, parece coerente considerar que essas duas espécies apresentam marcante especificidade alimentar, podendo isso ser um processo evolutivo relacionado à especialização trófica e ao uso do ambiente (bancos de macrófitas). Pelicice & Agostinho (2006) encontraram baixos valores de sobreposição alimentar intra e interespecíficos em estudo com peixes de pequeno porte (alguns em comum com esse estudo) e sugerem que os peixes usaram comportamento oportunista nos bancos de macrófitas, provavelmente em resposta a grande quantidade de fontes de alimento.

A hipótese de especialização trófica pode em parte, ser confirmada pela morfologia do trato alimentar. Verigina (1990) considera esta relação (dieta x morfologia) importante e sugere que seja decorrente de processos evolutivos mediados pela natureza do alimento. Berg (1979), Keenleyside (1979), Fugi *et al.* (1996), Delariva & Agostinho (2001), dentre outros, também consideram que o alimento consumido está intimamente relacionado com a morfologia do aparelho digestório.

No caso das espécies aqui estudadas, a maioria dos atributos morfológicos descritos apresentam, um padrão semelhante. No entanto, os dentes de *S. notomelas*, a espécie algívora,

são mais robustos mais largos e providos de mais cúspides do que os de *A. anistisi*, uma característica importante, por exemplo, para raspar perifiton dos talos de macrófitas submersas. Embora os rastros branquiais de *A. anisitsi* sejam ligeiramente mais longos, e possivelmente auxiliem a retenção do zooplâncton, a espécie deve ser predadora ativa destes organismos e não filtradora. Essa inferência se justifica pelo fato dos peixes de pequeno porte usarem a tática de “captura de itens suspensos na água” (Sazima, 1986). e possuírem hábitos de forrageamento muito ativos (Buckup 1999). Também, o intestino *S. notomelas* é significativamente maior que o da outra, atributo este considerado importante para espécies que se alimentam de recursos vegetais, sabidamente de difícil digestão, sendo o inverso verdadeiro para peixes carnívoros, no caso o intestino mais curto de *A. anisitsi*. Assim, o tamanho do intestino está intimamente relacionado com a natureza do alimento ingerido, sendo mais curto em onívoros e carnívoros e mais longo em herbívoros e detritívoros (Fryer & Iles, 1972; Lagler, *et al.*, 1977; Fugi *et al.*, 1996). Ainda, Fryer & Iles (1972) comentam que o grau de desenvolvimento desse órgão está claramente relacionado aos "status" trófico de uma espécie.

Dessa forma, esse estudo mostrou que as duas espécies encontradas em simpatria se segregam de forma nítida quanto à utilização dos recursos alimentares e que as diferenças encontradas no aparato trófico, devem estar contribuindo para a co-existência. É possível inferir também, que as macrófitas aquáticas desempenham um importante papel na manutenção dessas duas populações, fornecendo suprimento alimentar adequado para evitar inclusive competição entre elas.

## Referências

- Araujo-Lima, C. A. R. M., A. A. Agostinho & N. N. Fabr . 1995. Trophic aspects of fish communities in Brazilian rivers and reservoir. Pp. 105-136. In: Tundisi, J. G., C. E. M. Bicudo & T. Matsumura-Tundisi (Eds.). *Limnology in Brazil*. Rio de Janeiro, ABC/SBL, 376p.
- Araujo-Lima, C. A. R. M., L. P. S. Portugal & E. G. Ferreira. 1986. Fish-macrophyte relationship in the Anavilhanas archipelago, a black water system in the Central Amazon. *Journal of Fish Biology*, 29: 1-11.
- Berg, J. 1979. Discussion of the methods of investigating the food of fishes with reference to a preliminary study of the food of *Gobiusculus flavescens* (Gobiidae). *Marine Biology*, 50: 263-273.
- Buckup, P. A. 1999. Sistem tica e biogeografia de peixes de riachos. Pp. 19-138. In: Caramaschi, E. P., Mazzoni, R. & P. R. Peres-Neto (Eds.). *Ecologia de Peixes de Riachos*. Rio de Janeiro, S rie Oecologia Brasiliensis PPGE-UFRJ, 6.
- Casatti, L., H. F. Mendes, & A. M. Ferreira. 2003. Aquatic macrophytes as feeding site for small fishes in the Rosana Reservoir, Paranapanema River, Southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 63: 213-222.
- Castro, R. C. & M. S. Arcifa. 1987. Comunidades de peixes de reservat rios no sul do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, 47(4): 493-500.
- Delariva, R. L. & A. A. Agostinho. 2001. Relationship between morphology and diets of six neotropical loricariids. *Journal of Fish Biology*, 58: 832-847.
- Delariva, R. L., A. A. Agostinho, K. Nakatani, & G. Baumgartner. 1994. Ichthyofauna associated to aquatic macrophytes in the Upper Paran  River floodplain. *Revista Unimar*, 16 (suplemento 3): 41-60.
- Dibble, E. D., K. J. Killgore & S. L. Harrel. 1996. Assessment of fish-plant interactions. Pp. 357-372. In: Miranda, L. E. & D. R. Deveries (Eds). *Multidimensional approaches to reservoir fisheries management*. Bethesda, American Fisheries Society Symposium 16.
- Fryer, G. & T. D. Iles. 1972. The cichlid fishes of the Great Lakes of Africa: their biology cichlid fishes. *Nature*, 178: 1089-1090.
- Fugi, R. & N. S. Hahn. 1991. Espectro alimentar e rela  es morfol gicas com o aparelho digestivo de tr s esp cies comedoras de fundo do Rio Paran , Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, 51: 873-879.
- Fugi, R., N. S. Hahn & A. A. Agostinho. 1996. Feeding styles of five species of bottom feeding fishes of the high Paran  River. *Environmental Biology of Fishes*, 46: 297-307.
- Huitema, B. E. 1980. *The analysis of covariance and alternatives*. New York, John Wiley & Sons, 445p.
- Junk, W. J. 1973. Investigations on the ecology and production biology of the "floating meadows" (*Paspalo-Echinochloetum*) on the middle Amazon. The aquatic fauna in the root-zone of floating vegetation. *Amazoniana*, 4: 9-102.

- Keast, A. & D. Webb. 1966. Mouth and body form relative to feeding ecology in the fish fauna of a small lake, Lake Opinicon, Ontario. *Journal of Fisheries Research Board of Canada*, 23: 1845-1874.
- Keenleyside, M. H. A. 1979. Diversity and adaptation in fish behaviour. New York, Springer-Verlag, 208p.
- Lagler, K. F., J. E. Bardack, R. R. Miller & D. R. M. Passino. 1977. *Ichthyology*. New York, John Wiley & Sons, Inc. 2.ed.. 506p.
- Lansac Tôha, F. A., Velho, L. F. M. & Bonecker, C. C. 2003. Influência de macrófitas aquáticas sobre a estrutura da comunidade zooplancônica. Pp. 231-242. In: Thomaz, S. M. & Bini, L. M. (Eds.). *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. Maringá, EDUEM, 341.p.
- Lansac-Tôha, F. A., C. C. Bonecker, L. F. M. Velho, E. M. Takahash & M. Y. Nagae. 2004. Zooplankton in the upper Paraná river floodplain: composition, richness, abundance and relationship with the hydrological level and the connectivity. Pp. 75-84. In: Agostinho, A. A., L. Rodrigues, L. C. Gomes, S. M. Thomaz & L. E. Miranda (Eds.). *Structure and functioning of the Paraná River and its floodplain: LTER - Site 6 - (PELD - Sítio 6)*. Maringá, EDUEM, 275p.
- Larkin, P. A. 1956. Interspecific competition and population control in freshwater fish. *Journal of Fisheries Research Board of Canada*, 13(3): 327-342.
- Malabarba, L. R. 2003. Subfamily Cheirodontinae. Pp. 215-221. In: Reis, R. E., S. O. Kullander & C. J. Ferraris Júnior (Eds.). *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. Porto Alegre, EDIPUCRS, 729p.
- Mazzeo, N, L. Rodríguez-Gallego, C. Kruk, M. Meerhoff, J. Gorga, G. Lacerot, F. Guintans, M. Loureiro, D. Larrea & F. García-Rodríguez. 2003. Effects of *Egeria densa* Planch. Beds on a shallow lake without piscivores fish. *Hydrobiologia*, 506/509: 591-602.
- Meschiatti, A. J. 1998. *Ecologia de peixes associados às macrófitas em duas lagoas do rio Mogi-Guaçu*. Tese, Universidade de São Carlos, São Carlos. 109p.
- Meschiatti, J., M. S. Arcifa & N. Fenerich-Verani. 2000. Fish communities associated with macrophytes in Brazilian floodplain lakes. *Environmental Biology of Fishes*, 58: 133-143.
- Pelicice, F. M & A. A. Agostinho. 2006. Feeding ecology of fishes associated with *Egeria* spp. Patches in a tropical reservoir, Brazil. *Ecology of Freshwater Fish*, 15: 10-19.
- Pelicice, F. M., A. A. Agostinho & S. M. Thomaz. 2005. Fish assemblages associated with *Egeria* in a tropical reservoir: investigating the effects of plant biomass and diel period. *Acta Oecologica*, 27: 9-16.
- Pouilly, M., T. Yunoki, C. Rosales & L. Torres. 2004. Trophic structure of fish assemblages from Mamoré River floodplain lakes (Bolivia). *Ecology of Freshwater Fish*, 13: 245-257.
- Rodrigues, L. & D. C. Bicudo. 2004. Periphytic algae. Pp. 125-144. In: Agostinho, A. A., L. Rodrigues, L. C. Gomes, S. M. Thomaz & L. E. Miranda (Eds.). *Structure and functioning of the Paraná River and its floodplain: LTER – Site 6 – (PELD - Sítio 6)*. Maringá, EDUEM, 275p.
- Russo, M. R. 2004. *Ecologia trófica da ictiofauna de pequeno porte, em lagoas isoladas da planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil*. Tese, Universidade Estadual de Maringá, Maringá. 45p.
- Scheffer, M. 1998. *Ecology of shallow lakes*. London, Chapman & Hall, 357p.
- Sazima, I. 1986. Similarities in feeding behaviour between some marine and freshwater fishes in two tropical communities. *Journal Fish Biology*, 29: 53-65.

- Siegal, S. 1975. Estatística não-paramétrica: para as ciências do comportamento. São Paulo, MacGraw-Hill, 350p.
- StatSoft, Inc. 2000. STATISTICA for windows (computer program manual). Version 5.5.
- Takeda, A. M., D. S. Fujita, E. H. Komatsu, C. B. Pavan, D. P. Oliveira, G. C. Rosin, J. A. A. Ibarra, C. P. Silva & S. F. Anselmo. 2004. Influence of environmental heterogeneity and water level on distribution of zoobenthos in the Upper Paraná River. Pp.91-95. In: Agostinho, A. A., L. Rodrigues, L. C. Gomes, S. M. Thomaz & L. E. Miranda (Eds). Structure and functioning of the Paraná River and its floodplain: LTER – Site 6 – (PELD - Sítio 6). Maringá, EDUEM, 275p.
- Thomaz, S. M., L. M. Bini, T. A. Pagioro, K. J. Murphy, A. M. dos Santos & D. C. Souza. 2004. Aquatic macrophytes: diversity, biomass and decomposition. Pp.331-352. In: S. M. Thomaz, A. A. Agostinho & N. S. Hahn (Eds.). The upper Paraná river and its floodplain physical aspects, ecology and conservation. Leiden, Bachuys Publishers, 393p.
- Train, S., L. C. Rodrigues, V. M. Bovo, P. A. F. Borges & B. M. Pivato. 2004. Phytoplankton composition and Biomass in Environments of the Upper Paraná River, Floodplain. Pp. 63-73. In: Agostinho, A. A., L. Rodrigues, L. C. Gomes, S. M. Thomaz & L. E. Miranda (Eds). Structure and functioning of the Paraná River and its floodplain: LTER – Site 6 – (PELD - Sítio 6). Maringá, EDUEM, 275p.
- Verigina, I. A. 1990. Basic adaptations of the digestive system in bony fishes as a function of diet. Moscow, Voprosy Ikhtiologii, 30(6): 897-907.