

Distribuição, dieta e ecomorfologia das espécies de peixes
no sistema do ribeirão Grande, no município de
Pindamonhangaba, SP

Pedro de Moraes Andrade

Rio Claro
Estado de São Paulo-Brasil
Novembro-2004

Distribuição, dieta e ecomorfologia das espécies de peixes
no sistema do ribeirão Grande, no município de
Pindamonhangaba, SP

Pedro de Moraes Andrade

Orientador: **Prof. Dr. Francisco Manoel de Souza Braga**

Tese apresentada ao Instituto de Biociências da
Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita
Filho”, Campus de Rio Claro, para obtenção do
Título de Doutor em Ciências Biológicas (Área de
Concentração: Zoologia)

Rio Claro
Estado de São Paulo-Brasil
Novembro-2004

Esta tese é dedicada à minha filha Isabela,
que é o ser vivo que eu mais adoro!
Todo meu amor para você!
:)

Agradecimentos

À meus pais Pedro e Vera Maria, pelo companheirismo e apoio incondicional,

Ao meu orientador Prof. Dr. Francisco Manoel de Souza Braga, com sua infinita paciência sempre procurou nos tornar bons pesquisadores

À Fapesp pelo apoio ao projeto (processo no 00/10178- 1), que foi essencial para a realização desta Tese,

Ao Centro de Monitoramento Ambiental da Serra do Itapety (CEMASI) e Votorantin papel e celulose pela logística proporcionada `a equipe de campo,

Ao Prof. Dr. Miguel Petrere Jr, pela oportunidade de participar das amostragens do NUPELIA e conhecer a técnica de pesca elétrica;

À minha namorada Christine pela presença constante durante esses anos,

À todos os amigos e amigas de Rio Claro, que participaram de uma maneira ou de outra destes dias muito felizes,

À irmandade do climbing, fala aí trutas...

ÍNDICE

	Página
Resumo	i
Abstract	iii
Lista de figuras	v
Lista de tabelas	vi
Introdução geral	1
Capítulo 1: VARIABILIDADE ESPACIAL E TEMPORAL DAS COMUNIDADES DE PEIXES DA BACIA DO RIBEIRÃO GRANDE, PINDAMONHANGABA, SP, BRASIL	
Introdução	4
Material e Métodos	
Descrição da área.....	11
Diversidade ambiental.....	14
Amostragem da ictiofauna e variáveis físicas e químicas.....	15
Análise dos dados	
Variabilidade espacial.....	16
Interações competitivas.....	18
Variabilidade temporal.....	20
Resultados	
Artes de pesca.....	21
Ictiofauna.....	21
Padrões gerais de distribuição.....	24
Relação entre diversidade de espécies e diversidade de habitats.....	26
Variabilidade temporal.....	27
Interações competitivas.....	28
Discussão	
Artes de pesca.....	29
Padrões gerais de distribuição.....	33
Variabilidade temporal.....	40
Interações competitivas.....	43

Referências bibliográficas	47
Figuras e tabelas	59
 Capítulo 2: USO DE RECURSOS ALIMENTARES PELAS ESPÉCIES DE PEIXES DA BACIA DO RIBEIRÃO GRANDE, PINDAMONHANGABA, SP, BRASIL	
Introdução	74
Material e métodos	
Descrição da área.....	79
Amostragem da ictiofauna.....	81
Análise dos conteúdos estomacais.....	81
Resultados	
Ictiofauna e itens alimentares.....	83
Sobreposição de dietas.....	87
Discussão	88
Referências bibliográficas	96
Figuras e tabelas	102
 Capítulo 3: USO DE RECURSOS E VARIABILIDADE LONGITUDINAL DO MORFO-ESPAÇO DAS COMUNIDADES DE PEIXES DA BACIA DO RIBEIRÃO GRANDE, PINDAMONHAGABA, SP	
Introdução	108
Material e métodos	
Descrição da área.....	114
Amostragem da ictiofauna e mensuração das variáveis morfológicas.....	115
Morfo-espaço.....	116
Relação entre morfologia e ecologia.....	117
Características do morfo-espaço.....	118
Relação entre métricas de distancia e número de espécies.....	119
Resultados	
Morfo-espaço.....	119
Correlação entre morfologia e ecologia.....	121
Dispersão das espécies no morfo-espaço.....	122
Distância morfológica e riqueza de espécies.....	124

Discussão.....	124
Referências bibliográficas.....	131
Figuras e tabelas.....	137
Considerações finais.....	144
Apêndice.....	146

Resumo

O primeiro capítulo trata da estrutura espacial e temporal das assembléias na bacia do ribeirão Grande. Após verificar que a dimensão espacial foi a mais importante para explicar a variabilidade das assembléias amostradas, realizou-se uma análise correlativa mais detalhada da distribuição espacial e diversidade de espécies em relação a variáveis ambientais. Os resultados indicaram que características físicas e químicas da água e fisiográficas do trecho amostrado foram importantes para definir, entre todas as espécies disponíveis, aquelas capazes de colonizarem e coexistirem em determinado trecho dos riachos. Além desta influência, que pode ser considerada abiótica, alguns testes de randomização indicaram a possibilidade de interações competitivas como importantes determinantes da estrutura das assembléias, mas os resultados não foram concordantes para todas as simulações realizadas. Os pontos P6 e P7, localizados na transição entre tributários e curso principal do ribeirão Grande, foram considerados representativos de um ecótono, em que a diversidade de espécies foi maior. Este ecótono seria uma transição entre as condições ambientais dos tributários e do curso principal. Nas comunidades de peixes destes pontos apareceram espécies exclusivas do curso principal e espécies exclusivas dos tributários. Para avaliar a estabilidade das comunidades, ao longo de 1 ano, foram utilizados o coeficiente de variação e o coeficiente de correlação não paramétrico de Kendall. A estabilidade das comunidades foi avaliada em relação a duas zonas: curso principal do ribeirão Grande e seus tributários. As assembléias foram relativamente constantes durante o período de 1 ano, apesar do estudo não satisfazer as premissas necessárias para se tirar conclusões a respeito da estabilidade de comunidades. Entre as zonas consideradas, tributários e curso principal, nos tributários as espécies foram mais constantes. O segundo capítulo descreve a dieta das espécies. As espécies mais abundantes tiveram sua dieta investigada em cada ponto onde a espécie ocorreu e por época de amostragem. Foram utilizadas uma série de metodologias, como análise de agrupamento, tabelas de contingência, índices de similaridade e sobreposição de nicho para se procurar padrões espaciais e temporais de alimentação. Além disso, o grau de preferência alimentar (GPA) foi empregado para definir a importância dos diferentes itens alimentares na dieta das espécies, entre pontos amostrais e entre amostragens. As

principais guildas tróficas foram insetívoros. Entre estes, o grupo mais abundante se alimentou principalmente de larvas e ninfas aquáticas. O terceiro capítulo trata da ecomorfologia das espécies da bacia. Os objetivos foram verificar padrões de uso de recursos à partir da morfologia das espécies, além de testar algumas hipóteses sobre padrões de dispersão das espécies no morfo-espaço, que poderiam indicar a importância de competição na estruturação destas comunidades. A análise dos dados consistiu em três etapas: definição do morfo-espaço com uma PCA; procura de correlação entre morfologia e uso de habitat e dieta com uma análise de correlações canônicas; procura de correlação entre a distância média ao vizinho mais próximo e seu desvio padrão e a riqueza de espécies. Foi encontrada correlação significativa e alta entre as matrizes morfológicas e trófica. Foi gerado um gradiente trófico/morfológico no qual num extremo se localizou uma espécie de loricarídeo que se alimentou de sedimento e no outro tetragonopteríneos que se alimentaram principalmente de insetos alóctones. No meio deste gradiente, se localizaram as espécies que se alimentaram principalmente de larvas e ninfas de insetos aquáticos. Desta maneira a discussão tratou da variabilidade de medidas de distância no espaço morfológico, como a distância média ao vizinho mais próximo e seu desvio padrão, que seriam indicadores de padrões de partilha de nicho. Não foram encontradas relações significativas entre DMVMP, DPDMVMP e D com a riqueza de espécies. Foi encontrada uma relação qualitativa entre a abundância relativa das espécies e sua vizinhança no morfo-espaço que será posteriormente testada com modelos nulos.

Abstract

The first chapter dealt with the spatial and temporal structure of the fish assemblages at the ribeirão Grande basin. The spatial dimension was the main source of variability in the fish assemblages, so the distribution of fish species throughout the basin were analysed with a multivariate ordination method and with linear regressions. The results of a canonical correspondence analysis indicated that the most important variables correlated with the distribution of the ichthyofauna were the altitude, width and depth of the sampling stations. Variables like temperature and conductivity were probably correlates of altitude, having no causal effects in the distribution of species. Complementary distribution of closely related species were observed. Randomization tests indicated the possibility of competitive interactions in shaping the distribution of fish species in the basin. The results were not concordant, however, among the different scenarios simulated. Notwithstanding, in each scenario at least one statistic rejected the null hypothesis of random distribution of species. The sampling stations P6 and P7, located in the transition between tributaries and main channel, were considered an ecotone, where the species diversity was higher. To assess the stability of the fish assemblages were used the coefficient of variation and the non-parametric Kendall correlation coefficient. The fish assemblages were stable, during a one year sampling period and the stability of communities in the tributaries was compared with the main channel. The tributaries have communities that were considered more stable than in the main channel. The second chapter dealt with the feeding relationships of the fish assemblages. The most abundant species had their stomachal contents analysed by sampling station and by sampling period. The GPA index (feeding preference degree) was used to assess the relative importance of different feeding items in the species diet. The main trophic guild was insectivores, among them the most abundant species fed on aquatic larvae and nymphs. Generally, the most abundant species, at the sampling stations, showed medium to great diet overlap. The negative effects of such overlaps were, notwithstanding, counterbalanced by differential behavioral capabilities of local species, which use different strategies to gather

food. The third chapter addressed questions concerning the ecomorphology of the species in the basin. The objectives were to verify patterns of resource partitioning from the morphology of the species and to test, against null models, patterns of dispersion in the morpho-space that could indicate if competitive interactions were or are important in the structuring of these communities. The data analysis consisted of three steps: a morpho-space was generated with a principal component analysis; correlations were sought between morphology and the spatial distribution and diet of species with canonical correlation analysis; analysis of the patterns of species dispersion in the morpho-space, relating the average nearest neighbor distance and its standard deviation with the increase in species richness from the tributaries to the main channel of ribeirão Grande. Significant correlations between morphology and diet were found. A trophic/ morphologic gradient were generated with the lorocarids, flat bodies, in one extreme and tetragonopterines, high bodies, in the other. In the middle region of the gradient were the aquatic insectivorous species, with a more fusiform body shape. We found no significant relationships between distance metrics and species richness and the simulations, testing DMVMP e DPDMVMP against null hypothesis, were not significant too. This results casts doubts in the importance of competitive interactions in shaping these fish assemblages.

Lista de figuras

Capítulo 1

Figura 1. Mapa hipsométrico da bacia do ribeirão Grande, Pindamonhangaba, SP.

Figura 2. Ponto amostral P1, no planalto de Campos do Jordão, ribeirão do Cachoeirão .

Figura 3. Ponto amostral P2, na encosta da serra da Mantiqueira, ribeirão do Cedro.

Figura 4. ponto amostral P3, na encosta da serra da Mantiqueira, a jusante de P2, ribeirão do Cedro .

Figura 5. Ponto amostral P5, no ribeirão da Cajarana.

Figura 6. Ponto amostral P6, no ribeirão do Ferraz.

Figura 7. Ponto amostral P7, no curso principal do ribeirão Grande.

Figura 8. Ponto amostral P8, no curso principal do ribeirão Grande, a jusante de P7.

Figura 9. Ponto amostral P9, no curso principal do ribeirão Grande, próximo a sua foz no rio Paraíba do Sul.

Figura 10. Dendrograma que apresenta as relações de similaridade entre cada combinação de ponto e época de amostra.

Figura 11. Gráfico com os dois primeiros eixos de uma análise de correspondência canônica.

Figura 12. Abundância relativa de espécies similares na bacia do ribeirão Grande.

Capítulo 3

Figura 1. Espaço morfológico para as dezesseis espécies mais abundantes no curso superior do Ribeirão Grande.

Figura 2. Ordenação das espécies no espaço morfo-trófico gerado por uma análise de correlações canônicas significativa entre morfologia e dieta de 10 espécies do curso superior da bacia do ribeirão Grande.

Figura 3. Configurações do morfo-espço ao longo do gradiente lótico, na bacia do ribeirão Grande.

Lista de tabelas

Capítulo 1

Tabela 1. Localização dos pontos amostrais em coordenadas geográficas, riacho em que o ponto amostral está situado e altitude do ponto amostral.

Tabela 2. Atributos utilizados na caracterização de hábitat nas unidades amostrais.

Tabela 3. Valores de heterogeneidade de hábitat. Nas colunas estão os valores do índice de Shannon para diferentes características do hábitat e para algumas combinações de características ambientais.

Tabela 4. Valores médios das variáveis físicas e químicas da água e fisiográficas, para os pontos amostrais na bacia do ribeirão Grande.

Tabela 5. Resultados da análise de correspondência canônica, realizada com os pontos amostrais, variáveis físicas, químicas e fisionômicas das unidades amostrais e abundância relativa das espécies.

Tabela 6. Resultado das regressões lineares realizadas entre diversidade de espécies de peixes (DEP) e diversidade de habitat (DH).

Tabela 7. Poder do teste de regressões lineares, calculado para três tamanhos de efeito.

Tabela 8. Médias do coeficiente de variação calculada para diferentes escalas de amostragem.

Tabela 9. Valores do coeficiente de correlação de Kendall, calculado em diferentes escalas espaciais na bacia do ribeirão Grande.

Tabela 10. Resultados das simulações realizadas com os índices de co-ocorrência de espécies.

Capítulo 2

Tabela 1. Localização dos pontos amostrais em coordenadas geográficas, riacho em que o ponto amostral está situado e altitude do ponto amostral.

Tabela 2. Número de conteúdos estomacais amostrados por espécies, durante 1 ano de amostragens na bacia do ribeirão Grande.

Tabela 3. Resultados do GPA calculados para os pontos amostrais.

Tabela 4. Valores do GPA para cada época de amostragem, durante 1 ano de amostragens na bacia do ribeirão Grande.

Tabela 5. Valores do GPA obtidos para as diferentes categorias de recurso alimentar para dez espécies.

Tabela 6. Relação dos conteúdos estomacais das espécies com poucos estômagos amostrados.

Tabela 7. Resultado da análise de sobreposição alimentar com índice de Morisita simplificado.

Tabela 8. Valores do índice de diversidade de Shannon, calculado com logaritmos naturais, para duas estações do ano consideradas, I/P (inverno–primavera) e V/O (verão–outono).

Capítulo 3

Tabela 1. Localização dos pontos amostrais em coordenadas geográficas, riacho em que o ponto amostral está situado e sua altitude.

Tabela 2. Resultados do índice ponderal, que foi utilizado para selecionar as espécies mais importantes nas comunidades da bacia do ribeirão Grande.

Tabela 3. Resultados da análise de componentes principais mostrando os autovalores, que correspondem a variância explicada por cada eixo, a percentagem de variância explicada por cada eixo e a variância acumulada, explicada pelos componentes.

Tabela 4. Coeficientes das variáveis morfológicas nos três primeiros componentes extraídos pela análise de componentes principais.

Tabela 5. Resultado da análise de correlações canônicas realizada com uma matriz trófica, dependente, e uma matriz morfológica , independente ou preditora.

Tabela 6. Resultados dos testes de Monte Carlo utilizados para testar se DMVMP e D eram maiores que esperado ao acaso e se DPDMVMP era menor que o esperado ao acaso.

Introdução geral

A ecologia de comunidades estuda a coexistência de um grupo de espécies e suas relações com o meio ambiente. A distribuição de espécies ao longo de gradientes ou através de diferentes tipos de hábitat já foi atribuída a fatores ambientais e a fatores bióticos, aqui entendidos como interação entre espécies, como competição e predação. Na década de 80, esta dicotomia evoluiu para a questão de comunidades estocásticas ou determinísticas.

A visão atual da organização de comunidades consiste num gradiente teórico. De acordo com WIENS (1984), comunidades naturais podem ser classificadas ao longo deste gradiente. Num extremo, estão comunidades reguladas puramente por fatores abióticos, onde as espécies locais respondem individualmente a fatores ambientais e a coexistência das espécies independe de interações. No outro extremo, estão as comunidades estruturadas por processos interativos entre as espécies. Entre esses processos, a competição interespecífica é um dos mais estudados.

Outro aspecto importante de comunidades naturais é como as espécies locais utilizam os recursos disponíveis. Geralmente considera-se como recurso, espaço, tempo e alimento e acredita-se que as espécies de uma comunidade, de alguma maneira, “partilham” os recursos disponíveis (ROSS, 1986). Um padrão comum encontrado em riachos brasileiros é de sobreposição alimentar com partilha de hábitats (ESTEVES & LOBÓN-CERVIÁ, 2001).

A ecomorfologia explora relações entre a forma dos indivíduos e sua função ecológica, a essência de um estudo ecomorfológico é a comparação entre padrões de variação na morfologia com padrões de variação de atributos morfológicos como dieta e uso de espaço (NORTON et al. 1995). Segundo os autores, a aplicação do enfoque ecomorfológico a questões sobre a estrutura de comunidades é um caminho promissor. Sobre a ecomorfologia de peixes, WINEMILLER (1991) realizou uma comparação intercontinental de comunidades a partir de atributos morfológicos das espécies e WINEMILLER (1995) comparou comunidades de ciclídeos de diferentes continentes. Em ambos trabalhos o autor encontrou convergência de atributos morfológicos e ecológicos.

A ictiofauna de riachos como objeto de estudo tem muito a oferecer, tanto do ponto de vista do ecólogo de comunidades como do ictiólogo. Além disto, a exploração destes ambientes em termos ictiofaunísticos deve ser considerada uma prioridade (CASTRO et al. 2003). Dado este contexto, este trabalho teve como objetivo investigar como coexistem as espécies de peixes numa bacia hidrográfica no leste brasileiro.

Foram abordadas, a variabilidade espacial e temporal na composição das comunidades, sua relação com variáveis físicas e químicas da água e com variáveis fisiográficas como largura, profundidade do ponto amostral e sua altitude em relação ao nível do mar. A importância de competição interespecífica, como determinante da distribuição das espécies foi verificada através de padrões de co-ocorrência de espécies.

Outra característica analisada foi a composição da dieta das espécies. Foram determinadas as dietas de algumas espécies, a sobreposição no uso de alimentos e a amplitude de itens alimentares consumidos. Os resultados indicaram como as espécies coexistentes num trecho de riacho utilizaram os alimentos disponíveis e forneceu um quadro geral dos alimentos consumidos pelos peixes, em diferentes trechos da bacia e em diferentes estações do ano.

A morfologia das espécies pode fornecer informações sobre sua ecologia. Para testar esta premissa procurou-se correlações entre a forma e a dieta e uso de espaço das espécies de peixes do ribeirão Grande. Encontrada correlação, utilizou-se a morfologia das espécies para fazer inferência sobre uso de recursos, ao longo do gradiente lótico, e sobre processos competitivos. A primeira parte consistiu em comparar as configurações, tamanho e padrões de disperso, do morfo-espaço nos diferentes pontos

amostrais. A inferência sobre processos competitivos se baseou na relação entre o aumento na riqueza de espécies e os padrões de dispersão do morfo-espço. Isto foi baseado na noção de que, em comunidades reguladas por competição, à medida que mais espécies são adicionadas nas comunidades, o espaçamento das espécies no morfo-espço deve ocorrer de forma regular.

Capítulo 1. VARIABILIDADE ESPACIAL E TEMPORAL DAS COMUNIDADES DE PEIXES DA BACIA DO RIBEIRÃO GRANDE, PINDAMONHANGABA, SP., BRASIL.

Introdução

De maneira geral, a estrutura de uma comunidade pode ser descrita pelo número de espécies que esta comunidade contém, sua abundância relativa e composição em termos de guildas, por exemplo. Variações espaciais e temporais nesta estrutura, resultado de interações entre as espécies e o meio ambiente ou de interações intra e inter-específicas, é um dos temas centrais em ecologia de comunidades.

A organização de comunidades foi investigada para diversas taxocenoses, como lagartos (PIANKA, 1980; JAMES, 1994), lagartos e anuros (INGER & COLWELL, 1977) e larvas de anuros (GASCON, 1991). Cada um destes trabalhos adotou uma abordagem particular para investigar como as espécies se distribuem umas em relação às outras e às características do hábitat. JAMES (1994) analisou a abundância relativa e co-ocorrência de espécies de lagartos. Suas discussões remetem a temas como a correlação entre abundância de espécies e características de hábitat, a influência da escala organização das comunidades e a natureza determinística ou estocástica das

comunidades naturais. PIANKA (1980) procurou relações entre guildas, definidas de acordo com uso de microhábitat e dieta e diversos aspectos da organização de uma comunidade natural. INGER & COLWELL (1977) investigaram correlações entre a estrutura de hábitat e diferenças na riqueza de espécies e relacionaram a formação de guildas com o grau de previsibilidade do sistema. GASCON (1991) determinou padrões de uso de hábitat e encontrou uso seletivo de hábitat entre as espécies mais abundantes.

Uma ampla revisão de temas importantes em ecologia de comunidades, em relação a assembleias de peixes, foi realizada por JACKSON et al. (2001). Os autores são claros ao afirmar que “não há um consenso na literatura a respeito da importância de vários fatores na estruturação de comunidades de espécies associadas a diferentes locais” e que a importância de fatores bióticos ou abióticos na estruturação das comunidades é dependente da escala em que o estudo é realizado.

Segundo MATTHEWS (1998), para a interpretação de padrões na escala zoogeográfica devem ser considerados fenômenos geológicos, glaciações e a evolução dos principais grupos de peixes. Já numa escala espaço-temporal inferior, entre os fenômenos físicos que regulam as assembleias locais, pode-se considerar características físicas, principalmente relacionadas à fisionomia do canal, como tipo de substrato, velocidade da corrente, temperatura da água, largura, diâmetro e profundidade e características químicas da água como pH e oxigênio dissolvido.

Uma série de estudos relacionou a composição de assembleias de peixes com características físico-químicas do ambiente, procurando quais variáveis seriam mais importantes para explicar a distribuição das espécies. MARTIN-SMITH (1998) investigou a composição de espécies em três tipos de hábitat e encontrou comunidades ícticas distintas. Não obstante, as correlações entre composição ictiofaunística e as variáveis ambientais foram fracas, provavelmente devido à variabilidade na composição de espécies de dois dos três tipos de hábitat investigados. MEFFE & SHELDON (1988) verificaram que a estrutura do hábitat, representada principalmente por um gradiente de velocidade da corrente e tamanho do riacho, foi importante na determinação da distribuição de espécies de peixes em riachos costeiros. PUSEY et al. (1993) encontraram variabilidade pronunciada na composição de espécies num rio australiano. As características ambientais que mais influenciaram a distribuição das espécies foram composição do substrato e profundidade, ambas relacionadas à

localização do ponto amostral dentro da bacia. EDDS (1993), que realizou amostragens num rio com grande gradiente altitudinal no Nepal, verificou que as variáveis ambientais mais relevantes na organização das assembléias de peixes foram velocidade da corrente, profundidade e características hidráulicas do canal. GELWIC (1990) relacionou a composição de assembléias de peixes num riacho com variáveis como profundidade e tamanho do substrato, definido por sete classes de diâmetro de partículas. O autor encontrou um padrão de aumento da riqueza de espécies ao longo do rio, porém este padrão foi mais pronunciado nos poços do que nos *riffles* (rápidos). Não obstante, BART (1989) não encontrou relação entre as comunidades de peixes e os distintos tipos de hábitats, segundo o autor “a maioria das espécies exibiu padrões generalizados de uso de hábitat, ocorrendo em abundância por toda a área de coleta”. BARRETO & UIEDA (1998) determinaram que o fluxo do riacho e a velocidade da corrente foram os principais determinantes das comunidades de peixes num rio na cuesta basáltica em Botucatu e GARUTTI (1988) encontrou estreita (*sic*) relação entre o volume de hábitat e a distribuição longitudinal da ictiofauna, num riacho no noroeste do estado de São Paulo. Estes trabalhos foram realizados em diferentes contextos, em relação à região geográfica, à escala amostral e em relação à quantificação das descrições de relações entre peixes e seu hábitat. O que eles têm em comum é que uma ou mais características do ambiente se correlacionaram com a distribuição de uma ou mais espécies.

Devido ao fluxo unidirecional, processos ecológicos em rios estão estruturados longitudinalmente. Neste contexto, VANNOTE et al. (1980) criaram o conceito de rio contínuo, *River Continuum Concept* (RCC) que em linhas gerais define os rios como sistemas interligados longitudinalmente, em que os processos em áreas à jusante são dependentes de processos que ocorrem à montante. Em poucas palavras, este modelo propõe que um sistema lótico é um gradiente de condições abióticas (variáveis físicas, químicas e fisiográficas) e bióticas (organismos) associadas. Pode-se dizer que este é um modelo conceitual e nas palavras dos autores “o *input* (entrada) de energia, o transporte e deposição de matéria orgânica e seu uso pelos grupos funcionais de macroinvertebrados podem ser regulados principalmente por processos fluviais geomorfológicos”. Um único parágrafo se refere a peixes e diz que “as populações de peixes sofrem uma mudança de comunidades de água fria com poucas espécies para

comunidades de água quente, geralmente mais diversas” e que “a maioria das espécies nas cabeceiras são invertívoras. Piscívoros e invertívoros habitam os trechos médios e em rios maiores podem aparecer espécies planctófagas (...)”. Numa crítica a este conceito, STATZNER & HIGLER (1985) apontam problemas com a atribuição de guildas tróficas para os invertebrados bênticos, pois segundo os autores a dieta desses organismos é bastante variável dependendo de uma série de circunstâncias, obviamente o mesmo poderia ser dito a respeito da ictiofauna. No entanto, MINSHALL et al. (1985) numa revisão do RCC consideraram que “desvios regionais e locais do padrão geral (do RCC) são resultados previsíveis de variações específicas no clima, geologia, influência de tributários, efeitos localizados da litologia e geomorfologia, assim como alterações causadas pelo homem.” Com isto procuraram expandir o conceito para dar conta de exceções, que segundo os autores, são apenas modificações conjunturais do modelo devido à peculiaridades de alguns sistemas lóticos.

SCHLOSSER (1982) encontrou mudanças na estrutura de comunidades ao longo do curso de um riacho e confirmou de maneira qualitativa algumas previsões do conceito do rio contínuo em relação à riqueza de espécies e principais grupos tróficos, entre outras características. PERES-NETO et al. (1995) observaram maior diversidade de espécies e redução da variabilidade ambiental com o aumento do tamanho do riacho, corroborando, qualitativamente, algumas previsões do modelo do RCC.

Modelos como o RCC e o modelo de espiral de nutrientes descreveram sistemas lóticos do ponto de vista da entrada de material alóctone versus produção primária e a resposta de grupos de macroinvertebrados a estes padrões. Tratando mais especificamente de peixes, outros modelos de distribuição de espécies, segundo MATTHEWS (1998), são o conceito de zonação de rios e o contraste entre processos de adição e substituição de espécies ao longo de um gradiente lótico. Outro conceito associado à distribuição de peixes em gradientes lóticos é o conceito de ordem do rio (KUEHNE *apud* MATTHEWS, 1998). MATTHEWS (1986) analisou a distribuição de espécies em 23 riachos norteamericanos para verificar se alterações na composição das comunidades estariam associadas a mudanças na ordem do rio. O autor encontrou que variações qualitativas e quantitativas nas comunidades não foram associadas à ordem do canal e que, se as alterações na ordem do canal corresponderem a mudanças na

estrutura do hábitat, provavelmente as comunidades de peixes se distribuirão previsivelmente em relação à ordem do rio.

Além da organização espacial das comunidades, a variabilidade temporal também é freqüentemente abordada em estudos realizados em regiões de clima temperado. Amostrando mensalmente um riacho de planície em Oklahoma, TAYLOR et al. (1996) encontraram maior variabilidade na composição das assembléias durante a primavera, que poderia estar relacionada a distúrbios provocados por enchentes e à dinâmica populacional das espécies. Devido ao efeito de uma enchente catastrófica, analisado por MATTHEWS (1986), apesar de a abundância e a composição da ictiofauna terem sido alteradas drasticamente, as comunidades se recuperaram rapidamente e algum tempo depois já eram similares às aquelas encontradas antes da enchente. As comunidades de peixes estudadas por MEADOR & MATTHEWS (1992), se mostraram constantes ao longo do ano, apesar da grande variação anual na descarga. A variabilidade espacial na composição das comunidades foi bem pronunciada e foi atribuída pelo autor a características ambientais. SILVANO et al. (2000) atribuíram as variações estacionais na estrutura das comunidades ao comportamento migratório das espécies de peixes da região do Alto-Juruá, na bacia Amazônica.

Estudos sobre variabilidade temporal estão relacionados de um modo ou de outro à questão da estabilidade de comunidades naturais. Um dos temas mais controversos em ecologia de comunidades de peixes, e de outros táxons sem dúvida, foi a questão da natureza estocástica ou determinística das comunidades. GROSSMAN et al. (1982) realizaram um estudo sobre a variabilidade de uma comunidade, amostrada por doze anos. Segundo os autores, verificar se comunidades naturais são entidades em equilíbrio, ou seja, se suas propriedades futuras podem ser previstas das condições atuais, tem importância teórica e técnica em ecologia. Seus resultados indicaram que a comunidade em questão possuía natureza estocástica, ou seja, de suas condições atuais seria impossível prever seu estado no futuro. Esta opinião foi criticada por alguns autores como YANT et al. (1984) que criticaram esta análise em vários aspectos, como escolha do local de estudo, estação do ano enfatizada na análise, método de amostragem e abordagem analítica. RAHEL et al. (1984) também criticaram a escolha arbitrária por GROSSMAN et al. (1982) do número de espécies selecionadas para

análise e o fato de que os autores não replicaram suficientemente suas amostras durante o período estudado.

MEFFE & BERRA (1988) concluíram que a assembléia de peixes de um riacho em Ohio, depois de nove anos de amostragens, apresentou um certo grau de previsibilidade, tanto em relação à riqueza de espécies como quanto à abundância relativa destas. Noutro estudo de longo prazo em três riachos do meio-oeste americano, MATTHEWS et al. (1988) encontraram assembléias que, em relação aos três sistemas estudados, se apresentaram estáveis. Porém, quando analisados individualmente, os pontos amostrais apresentaram certa variabilidade e cerca da metade deles apresentou porcentagem de similaridade inferior a 60%. Não obstante, ao comparar a magnitude da variação espacial com a variação temporal com três metodologias, MATTHEWS (1990) concluiu que a variabilidade espacial foi mais acentuada que a temporal.

O papel da competição interespecífica na estruturação de comunidades é um dos temas mais importantes, e controversos, em ecologia. Desde os modelos de Lotka–Volterra, dos experimentos de Gause, passando pelas matrizes de comunidade até as discussões sobre a inferência da ocorrência de processos competitivos através de padrões de co–ocorrência de espécies, este tema foi recorrente em ecologia no século passado. Um importante conceito derivado desta teoria foi o princípio da exclusão competitiva ou princípio de Gause, que diz que espécies com necessidades ecológicas similares não podem coexistir por tempo indefinido numa mesma comunidade. De maneira geral, este conceito foi a base de grande parte dos estudos de comunidades naturais.

Toda a teoria formulada sobre o conceito de nicho e competição interespecífica assumia condições de equilíbrio para as comunidades, em que ocorriam interações competitivas e segregação de nichos. Com o tempo, alguns autores começaram a criticar a idéia de que a competição seria o fator mais importante na organização de comunidades, pelo fato de que se suspeitava cada vez mais que comunidades em equilíbrio poderiam não ser a regra na natureza. Este debate remete novamente ao problema de comunidades reguladas por fatores estocásticos ou determinísticos (GROSSMAN et al. 1982). Entre as idéias que lançaram dúvidas sobre o papel da competição na organização de comunidades naturais, a hipótese do distúrbio intermediário (CONNEL, 1978) diz que devido a efeitos abióticos estocásticos

poderiam manter as espécies abaixo de sua capacidade de suporte minimizando os efeitos da competição. Um dos trabalhos mais citados, e mais céticos, quando se trata de estudos de campo, onde foram encontrados indícios de processos competitivos, foi realizado por CONNEL (1980). O autor cunhou a expressão “fantasma do passado competitivo” que diz que as únicas evidências da atuação de processos competitivos seriam como “fantasmas” de processos que atuaram no passado.

Um dos pontos mais polêmicos no estudo de interações competitivas foi a possibilidade de se inferir, a partir de dados de co-ocorrência de espécies, em diferentes pontos amostrais, a ocorrência de competição utilizando modelos nulos (CONNOR & SIMBERLOFF, 1979). Para confrontar opiniões bem diversas a respeito do processo competitivo e das maneiras utilizadas para fazer inferências a seu respeito remetemos o leitor aos trabalhos de ROUGHGARDEN (1982) e CONNEL (1980).

Apesar da aparente diversidade de temas discutidos, é possível sintetizar a questão da organização de comunidades na busca pelos processos responsáveis por padrões observados nas comunidades naturais. Quais fatores determinam o número de espécies que esperamos encontrar em determinado local? Quais e qual o número de espécies numa região que provavelmente seriam afetadas por distúrbios antrópicos ou naturais? Uma pergunta muito simples, “quantas espécies”? foi apontada por MAY (1986) como capaz de sintetizar estas e outras questões sobre a organização de comunidades naturais.

Neste contexto, o presente trabalho teve como objetivos: verificar como a composição das comunidades se altera espacialmente, ao longo da bacia e temporalmente, durante 1 ano de amostragens; investigar quais os principais determinantes, bióticos e abióticos, da composição das comunidades ícticas na bacia do ribeirão Grande; procurar relação entre diversidade de espécies de peixes e diversidade de habitats. Estes objetivos se relacionam com alguns temas importantes em ecologia, como a organização de comunidades por fatores bióticos e abióticos e a estabilidade de comunidades naturais.

Material e métodos

Descrição da área

O ribeirão Grande é um afluente da margem esquerda do curso superior do rio Paraíba do Sul e sua bacia tem uma área de 131,92 km². De acordo com os domínios estruturais definidos por BIZERRIL (1994), esta bacia se encontra nos domínios das serras e do planalto, acima de 500 metros de altitude. É uma bacia fortemente influenciada pelo relevo local, dominado pelas encostas da serra da Mantiqueira oriental e pequenos morros.

Acima dos 700 metros de altitude predomina relevo acidentado, com desníveis acentuados. De maneira geral, sua cobertura vegetal é representada por matas secundárias em diferentes estágios de sucessão, alguns fragmentos de mata primária, eucalipto e pastagens em diversos estados de sucessão. Entre 600 e 700 metros de altitude, o relevo é menos acidentado e o gradiente altitudinal é pequeno, a cobertura vegetal é formada por pastagens, plantações, pequenos fragmentos de vegetação arbustiva e eucalipto. A maioria das habitações surge nesta zona, bairro rural do município de Pindamonhangaba, de modo que os riachos certamente recebem algum esgoto domiciliar, dejetos de animais domésticos, além de resíduos de fertilizantes e defensivos agrícolas. Esta zona é um piemonte que representa a transição entre as encostas da serra e a parte plana do vale do Paraíba.

Outra zona distinta se localiza numa área com altitudes entre 600 e 500 metros, que pode ser considerada como planície. Tempos atrás, sua principal forma de ocupação era a cultura do arroz. Atualmente, a cobertura vegetal nesta área é formada principalmente por pastagens e eucalipto. Desta maneira, os riachos amostrados percorrem diferentes fisionomias de terreno de suas cabeceiras até a foz. Os tributários do ribeirão Grande que foram amostrados (ribeirão do Cedro, da Cajarana, do Ferraz e do Cachoeirão) estão situados entre altitudes de 700 metros até os altos da serra da Mantiqueira, que ultrapassam nesta área os 1800 metros de altitude. Após receber seus tributários, a cerca de 600 metros de altitude, o ribeirão Grande passa a percorrer a zona da planície. No mapa (Figura 1), estão delineadas as zonas distintas consideradas e nos ribeirões estão situados os pontos amostrais.

Cada unidade amostral foi definida como um trecho de 50 metros, que representasse as características de cada trecho de riacho amostrado. Foram definidas 9 unidades amostrais (Tabela 1), não foram tomadas as coordenadas do ponto P4, pois o acesso a este ponto foi restrito depois da segunda amostragem.

O ribeirão do Cachoeirão foi amostrado somente na zona do planalto de Campos do Jordão. O ponto P1 (Figura 2) se localiza numa área relativamente alterada, apresenta uma pequena mata ciliar em suas margens, que prove sombreamento no trecho amostrado.

O ribeirão do Cedro apresenta o maior gradiente altitudinal. Seu leito é formado principalmente por matacões, lajes de pedra, rochas de diversos tamanhos, além de areia e sedimentos nos remansos. Ambos os pontos amostrais, pontos P2 (Figura 3) e P3 (Figura 4), têm como vegetação ripária mata secundária bem desenvolvida (observação pessoal do autor), que proporciona certo sombreamento. O ribeirão do Cedro é um afluente do ribeirão da Cajarana.

O ribeirão da Cajarana, apesar de ter maiores dimensões, apresenta características fisionômicas similares às mencionadas para o ribeirão do Cedro. A grande diferença é que o Cajarana, nos locais amostrados, percorre uma área com gradiente altitudinal mais suave, não apresentando quaisquer barreiras que poderiam impedir o deslocamento da maioria das espécies de peixes, pelo menos até onde foi amostrado. Os dois pontos amostrais neste ribeirão se encontram em áreas com vegetação ripária distintas. No ponto a montante (P4), uma das margens é formada por gramíneas que são mantidas muito baixas devido ao pastejo freqüente por cavalos e bois, na outra margem ocorre uma vegetação arbustiva. O ponto P5 (Figura 5) a jusante, apresenta margens sombreadas por mata secundária não muito desenvolvida (observação pessoal do autor). Em relação a estes pontos deve ser feita uma ressalva, após a segunda amostragem o acesso ao P4 foi absolutamente vetado à equipe, que teve de procurar outro trecho (P5) do mesmo riacho onde fosse possível realizar as duas amostragens restantes. Como resultado desta alteração, ambos os pontos P4 e P5 foram amostrados duas vezes cada, ao contrário dos demais que foram amostrados quatro vezes cada um. Não obstante, isto não deve causar grandes alterações na estrutura dos dados, pois como será visto nos resultados da análise de agrupamento, com a abundância relativa das espécies, os pontos P4 e P5 agruparam-se independentemente

da estação de amostragem, indicando grande similaridade entre suas ictiocenoses em relação aos demais pontos. O ponto P4 também não teve sua altitude, largura, profundidade e heterogeneidade ambiental avaliados, por isso ficou fora das análises que utilizaram estas variáveis.

O ribeirão do Ferraz, onde foi amostrado o ponto P6 (Figura 6), percorre uma área bastante alterada. Em seu entorno existem pequenas propriedades, plantações, pastagens e vegetação arbustiva. Em suas margens se encontram gramíneas e lírios-do-brejo em abundância, que proporcionam cobertura e sombreamento. Percorre uma zona praticamente sem gradiente altitudinal e seu leito é formado por matacões e seixos. É um dos afluentes do Cajarana, que após recebê-lo encontra o ribeirão Grande, formando o curso principal deste ribeirão.

O ribeirão Grande nasce no planalto de Campos de Jordão e grande parte do seu curso superior foi bastante modificada devido à construção de uma represa e de uma usina que durante muitos anos serviram para geração de energia elétrica, atualmente esta usina se encontra desativada. Assim, o ribeirão Grande propriamente dito foi amostrado apenas em seu curso principal. Foram amostrados três pontos, o ponto P7 (Figura 7), com leito formado principalmente por seixos e cascalho, sendo matacões de grandes dimensões raros neste trecho. Nas margens se encontram vegetação arbustiva e pastagens. O próximo ponto em direção à foz, ponto P8 (Figura 8), se encontra numa área de pastagens degradadas e margens com pouca vegetação. O ponto P9 (Figura 9), foi o ponto que apresentou as características fisionômicas mais distintas. Seu leito é formado por areia fina e argila, as margens têm vegetação arbustiva e gramíneas de grande porte como capim colônia, que podem oferecer abrigo para a ictiofauna.

Resumindo, o sistema do ribeirão Grande se encontra numa região bastante alterada antropicamente e se encontra numa zona de transição entre a serra da Mantiqueira e a planície do vale do rio Paraíba do sul. Este posicionamento geográfico faz com que sua paisagem seja formada por diversas “manchas”, um mosaico resultante principalmente da interação da ocupação humana com as formas de relevo presentes. Nas figuras estão fotos dos pontos amostrais.

Diversidade ambiental

Um dos objetivos deste estudo foi correlacionar a diversidade das assembléias de peixes locais com características fisionômicas do hábitat, ao longo do gradiente lótico. Para caracterizar a diversidade ambiental de cada ponto amostral foi utilizada uma metodologia similar àquela empregada por GORMAN & KARR (1978) e por ANGERMEIER & KARR (1983). Em cada trecho amostral de 50 metros, dez transectos equidistantes foram estabelecidos de uma margem a outra do riacho; ao longo de cada transecto foram avaliadas, metro a metro, características como profundidade, velocidade da corrente e tipo de fundo.

A profundidade foi medida, em cada ponto do transecto, com uma fita métrica fixada num bastão. A velocidade da corrente foi determinada da seguinte maneira: em cada ponto do transecto foi liberada uma bola de borracha e anotado o tempo que esta demorou a percorrer um trecho com comprimento conhecido, com o tempo e a distância foi então calculada a velocidade. A largura também foi medida em cada transecto com uma trena. O tipo de fundo foi identificado visualmente e no caso de partículas como cascalhos e matações o tamanho médio das partículas do substrato foi estimado visualmente em cada ponto da transecto. As medidas de profundidade, velocidade da corrente e tipo de fundo foram atribuídas a diferentes categorias (Tabela 2). O resultado foram medidas de diversidade para diferentes características e combinações destas (Tabela 3).

Foi calculada, com o índice de diversidade de Shannon a diversidade, ou heterogeneidade, ambiental em cada ponto amostral, agrupando todas as classes de profundidade, corrente e tipo de fundo; para tipo de fundo e profundidade apenas; e com combinações destas características, duas a duas, como velocidade da corrente e profundidade; tipo de fundo e corrente e tipo de fundo e profundidade. Os dados de profundidade e largura médias de cada trecho foram utilizados também na análise de correspondência canônica. Estas variáveis e a diversidade ambiental foram amostradas apenas uma vez, no mês de julho.

Para verificar a existência de relação entre a diversidade de habitats (DH) e diversidade de espécies (DEP) foi utilizada regressão linear simples. A variável

dependente foi DEP e foram realizadas 6 regressões. Em cada uma, a variável independente foi um componente da heterogeneidade ambiental. A idéia foi verificar se seria possível prever a diversidade de espécies num trecho de riacho à partir de sua heterogeneidade ambiental.

Amostragem da ictiofauna e variáveis físicas e químicas

No período de julho de 2001 a abril de 2002 foram realizadas quatro amostragens trimestrais, com o intuito de representar as diferentes estações do ano. As artes de pesca utilizadas foram redes de espera, covos com isca e pesca elétrica e foram empregadas de acordo com as condições ambientais em cada ponto amostral. Os pontos mais extremos, P1 e P9, não foram amostrados com pesca elétrica, no primeiro por apresentar condutividade muito baixa e no último por ser demasiado profundo para o uso do equipamento. Nestes pontos foram utilizadas apenas redes de espera, (malhas 1,5, 2,0, 2,5, 3,0 e 3,5 centímetros entre nós) e covos de diferentes tamanhos com isca.

Antes de realizar a pesca elétrica, a condutividade, temperatura, oxigênio dissolvido e pH foram registrados em cada ponto em todas as amostragens com um aparelho Horiba modelo U-20 (Tabela 4).

O equipamento de pesca elétrica foi utilizado da seguinte maneira: o retificador de corrente foi colocado no centro do trecho a ser amostrado, e foi operado por uma pessoa encarregada de ligar e desligar o aparelho e regular sua voltagem. Para fornecer energia para o equipamento foi utilizado um gerador à gasolina YAMAHA que foi colocado nas proximidades do local. Duas pessoas, com botas de borracha isolantes, percorreram o trecho de riacho contra a corrente com os puçás/eletrodo por duas vezes, capturando os peixes que apareciam na área do campo elétrico. Uma quarta pessoa ficou encarregada de auxiliar com o manuseio dos fios, à medida que os coletores se deslocavam rio acima. A voltagem utilizada foi 500 V com corrente direta que tem melhores propriedades de galvanotaxia anódica, que é a atração do peixe pelo anodo, além de ser o tipo de corrente que causa menores danos aos peixes (COWX & LAMARQUE, 1991).

Os covos com isca e redes de espera foram armados no final da tarde de cada dia e retirados pela manhã do dia seguinte. A isca utilizada nos covos foi ração para

gatos, este procedimento inviabilizou análise de conteúdo estomacal dos exemplares capturados com covos, pois estavam invariavelmente cheios de ração.

Análise dos dados

Variabilidade espacial

Inicialmente foi realizada uma análise de agrupamento sobre uma matriz cujas linhas representavam todas as combinações de pontos com época de amostragem, enquanto que as colunas representavam as espécies. A métrica utilizada foi a abundância relativa das espécies. A medida de distância utilizada foi o índice de Sorensen e como método de ligação foi utilizado *group average* (média dos grupos). A justificativa para esta análise é a seguinte: se os pontos se agruparem em relação às épocas ou aos pontos de coleta, pode-se inferir qual dimensão seria mais importante para explicar a variabilidade no conjunto de dados.

Como maneira de confirmar estatisticamente qual a maior fonte de variabilidade, espacial ou temporal, foi realizada uma ANOVA *two-way* (com dois fatores) sem réplicas, cujos fatores foram pontos amostrais e época de amostra e a variável dependente foi a riqueza de espécies em cada ponto amostral. Este procedimento foi baseado no trabalho de MATTHEWS (1990) e consistiu em verificar quanto da variância total dos dados foi explicada pelo fator ponto amostral e quanto foi explicada pelo fator época de amostra. Para isto, basta definir a relação entre os quadrados médios de pontos amostrais e épocas em relação ao quadrado médio total. A dimensão mais importante para explicar a variabilidade na riqueza de espécies será aquela que corresponder à maior percentagem em relação ao quadrado médio total. Para verificar probabilisticamente este resultado foi empregado um teste de Monte Carlo com randomização (MANLY, 1991). A razão para a escolha deste teste foi o fato de o número amostral ser baixo e os dados serem contagens, no caso o número de espécies por ponto amostral por estação de amostragem.

Uma análise exploratória mais detalhada dos padrões de distribuição espacial das espécies foi realizada com uma análise de correspondência canônica (TER BRAAK, 1986). Como método direto de análise de gradiente, este procedimento é

muito útil para investigar a relação entre a composição de espécies, riqueza ou abundância relativa, e variáveis ambientais amostradas junto com os organismos de interesse. Esta análise é especialmente eficaz para determinar gradientes de variáveis ambientais, característica frequentemente encontrada em sistemas lóticos, e sua associação com as espécies presentes nos diferentes pontos. Uma série de vantagens da análise de correspondência canônica frente outros métodos de ordenação foi enumerada por PALMER (1990) e MANLY (1994).

Nesta análise, foi considerada a abundância relativa das espécies apenas em relação aos pontos amostrais, as variáveis ambientais utilizadas foram médias de temperatura, condutividade, profundidade e largura do trecho amostrado, além de sua altitude em relação ao nível do mar. O oxigênio dissolvido não foi incluído na análise, em razão de seus valores em todos os pontos e durante todo o período amostral terem sido bem altos e pouco variáveis, de maneira que acreditamos que esta variável não seria um importante preditor da abundância relativa das espécies. ALLAN (1995) comenta que em locais livres de poluentes, o oxigênio dissolvido não deve ser um fator limitante para organismos de riachos.

A diversidade de espécies foi estimada por ponto amostral, com o índice de diversidade de Shannon calculado com o programa EcoSim 7.0 (GOTELLI & ENTSMINGER, 2001). Este programa fornece, além do índice de diversidade, valores de seu intervalo de confiança estimados através de uma curva de rarefação. Este procedimento foi desenvolvido para resolver um problema no estudo da diversidade de espécies. Qual é a validade de comparações entre diferentes comunidades, utilizando-se um índice de diversidade que agrega informação sobre o número e abundância relativa das espécies, dado que é quase impossível garantir que as comunidades foram totalmente amostradas? O método de rarefação se baseia na teoria de probabilidade para estimar a média e a variância de um índice de diversidade para amostras com n indivíduos. Estas n amostras são geradas re-amostrando aleatoriamente n indivíduos da amostra original. Plotando os valores do índice em relação ao número de indivíduos re-amostrados constrói-se a curva de rarefação, que permite que a diversidade de diferentes comunidades seja comparada numa base comum, que é o mesmo número de indivíduos amostrados (GOTELLI & ENTSMINGER, 2001).

Para testarmos se a diversidade de espécies em cada unidade amostral poderia ser predita através da diversidade ambiental foram realizadas regressões lineares, com o método dos mínimos quadrados, nas quais a variável dependente foi a diversidade de espécies de peixes (DEP). Foram realizadas regressões lineares entre DEP e diversidade de habitat; DEP e diversidade de tipos de fundo; DEP e diversidade de classes de profundidade; DEP e diversidade de classes de velocidade de corrente; DEP e diversidade de classes de velocidade de corrente e classes de profundidade; DEP e diversidade de tipos de fundo e velocidade de corrente e entre DEP e diversidade de tipos de fundo e classes de profundidade.

Interações competitivas

A competição interespecífica pode ser um dos determinantes da estrutura de comunidades naturais. Para verificar se as comunidades estudadas na bacia podem ter sido estruturadas por, ou estão sob influência de, processos competitivos, foram analisados padrões de co-ocorrência de espécies, nos diferentes pontos amostrais.

A análise destes padrões, desde o trabalho de CONNOR & SIMBERLOFF (1978) é geralmente realizada com modelos nulos. De maneira geral, uma análise com modelos nulos consiste em gerar uma distribuição de valores de uma estatística qualquer, através de simulações, e comparar com o valor estimado da estatística para os dados originais. Para testar se uma média, por exemplo, é maior que o esperado ao acaso, compara-se seu valor com os valores superiores gerados pelas randomizações. Se o valor calculado for superior a 95% dos valores obtidos com os dados randomizados, podemos dizer que a média é maior que o esperado ao acaso, com um nível de significância de 0,05.

Para esta análise foi utilizado o programa EcoSim 7.0 (GOTELLI & ENTSMINGER, 2001) no módulo de co-ocorrência. Este módulo testa a hipótese de que um padrão de co-ocorrência de espécies é aleatório ou se existe algum tipo de estrutura.

Foram utilizadas duas métricas que avaliam padrões de co-ocorrência. O número de pares *checkerboard* foi determinado com o escore C proposto por STONE

& ROBERTS (1990), a hipótese nula é rejeitada se o score C , calculado para a comunidade estudada, for maior do que a média e se localizar na cauda dos maiores valores de C gerados pela randomização de matriz original de co-ocorrência de espécies, o nível de significância considerado foi 0,05. Outra medida de associação de espécies utilizada foi a *variance ratio* (razão de variância) e mede o grau de associação entre as espécies de um conjunto de amostras. Se os valores forem maiores ou menores que o esperado ao acaso, existem associações positivas ou negativas entre as espécies. A entrada de dados para este tipo de análise é uma matriz de presença/ ausência. Utilizamos as linhas para as espécies e colunas para os pontos amostrais. O uso de mais de um índices para se avaliar dados de co-ocorrência foi indicado pelos autores (GOTELLI & ENTSMINGER, 2001), pois este é um dos tópicos mais discutidos em ecologia de comunidades e o uso de mais de um indicador serve para tornar a inferência sobre processos competitivos mais robusta.

O programa apresenta diversas combinações possíveis de algoritmos de simulações. Seguindo recomendações dos autores, foram utilizados apenas os algoritmos com boa proteção contra erro estatístico tipo I, que consiste em rejeitar a hipótese nula quando esta é verdadeira. Outra recomendação seguida foi que o total das linhas das matrizes simuladas fosse o mesmo que na matriz original.

Em relação aos totais das colunas foram realizadas randomizações mantendo os totais de colunas fixos, equiprováveis e proporcionais. Totais de colunas fixos significam que nas matrizes simuladas o total das colunas será o mesmo que na matriz original. Isso significa que o número de espécies em cada ponto amostral permanece o mesmo nas matrizes simuladas. Com totais de colunas equiprováveis cada ponto amostral tem a mesma probabilidade de ser colonizado. No caso de totais de colunas proporcionais, a probabilidade de um ponto amostral ser colonizado é proporcional ao total da coluna na matriz original.

Variabilidade temporal

Para se avaliar a variabilidade temporal das assembléias, foram utilizados o coeficiente de variação (CV) e o coeficiente de correlação de Kendall, um índice de correlação não-paramétrico. O CV é uma medida de variabilidade que representa variação como percentagem da abundância média de determinada espécie ao longo do período amostral. Assim, uma medida de tendência central de valores do CV para determinada assembléia indicaria sua variabilidade em relação a um valor médio de abundância, sem fazer menção a ranqueamento de entidades.

Os valores de CV foram classificados qualitativamente de acordo com FREEMAN et al. (1988). Estes autores propuseram quatro classes de estabilidade, definidas como altamente estável, moderadamente estável, moderadamente flutuante e altamente flutuante. Apesar da natureza subjetiva desta classificação, esta estatística foi utilizada por GROSSMAN et al. (1990) numa revisão em que os autores estimaram o CV para diversas assembléias de peixes nos Estados Unidos. As espécies que foram coletadas somente numa amostragem não foram incluídas na análise com o coeficiente de variação. Outra condição, foi a inclusão, na análise de variabilidade temporal, apenas dos pontos amostrais nos quais foi realizada a pesca elétrica.

O coeficiente de correlação não paramétrico de Kendall, compara ranqueamentos de entidades, neste caso espécies de peixes ranqueadas por sua abundância relativa. Desta maneira, os resultados obtidos com esta estatística se referem ao conceito de estabilidade definido por MEFFE & BERRA (1988) como constância na abundância relativa das espécies. CONNELL & SOUZA (1983) também definiram estabilidade como constância na abundância relativa das espécies constituintes de uma comunidade.

A análise da variabilidade temporal, com o coeficiente de variação e com o coeficiente de correlação de Kendall, foi realizada em diferentes escalas, a saber: entre tributários e curso superior, entre riachos e entre pontos amostrais. A importância de se verificar a ocorrência de padrões em diferentes escalas da paisagem se deve ao fato de que padrões detectados em determinada escala, por exemplo entre pontos amostrais, podem ser influenciados por condições impostas pelo nível seguinte da estrutura

hierárquica, como o riacho e a localização deste na bacia, seja nos tributários ou no curso principal.

Resultados

Artes de pesca

A arte de pesca mais eficiente no sistema foi a pesca elétrica que capturou 89 % do número de exemplares, os covos capturaram cerca de 8,5 % e as redes de espera, cerca de 2,4 %. A época de amostragem parece não ter afetado estas proporções. A eficiência relativa das artes de pesca empregadas foi dependente do tipo de ambiente amostrado. Os dois pontos extremos do gradiente, P1 no planalto de Campos do Jordão e P9 próximo ao rio Paraíba do sul, não foram amostrados com pesca elétrica. No apêndice se encontram tabelas com a relação das espécies capturadas com covo, pesca elétrica e com redes de espera e o comprimento total máximo e mínimo para cada espécie.

Ictiofauna

Foram capturados 2879 exemplares de 38 espécies, pertencentes a cinco ordens e doze famílias, que perfizeram uma biomassa total de 16,464 kg. Predominaram espécies de pequeno porte e as famílias mais representativas foram: Crenuchidae, Loricaridae e Trichomycteridae. Seguem as famílias Characidae e Heptapteridae, que tiveram como espécies representativas *Astyanax scabripinnis* e *Imparfinis minutus*, respectivamente. A família com o maior número de espécies foi Loricaridae, com cerca de doze espécies e três sub-famílias Loricarinae, Hypostominae e Neoplecostominae. Em segundo lugar a família Trichomycteridae, com cerca de cinco espécies. A família Characidae foi representada por cinco espécies e a família Heptapteridae foi representada por três espécies. Das famílias restantes foram capturados apenas um ou dois exemplares. No apêndice esta uma lista taxonômica das espécies capturadas, bem como uma relação das espécies capturadas por época de amostra e por ponto amostral.

Os espécimes foram depositados no Laboratório de Ictiologia, no Departamento de Zoologia da Unesp, Campus de Rio Claro. Para a identificação de alguns exemplares foram consultados especialistas no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo e na Universidade Federal de São Carlos.

As espécies mais abundantes foram *Characidium alipioi* e *Characidium lauroi*, que juntas representaram cerca de 36 % do número de exemplares capturados em todas as amostragens. Outras espécies consideradas muito abundantes foram o tricomictérídeo *Trichomycterus itatiayae*, os loricarídeos *Pareiorhina rudolfi* e *Neoplecostomus microps* e o caracídeo *Astyanax scabripinnis*. Outras espécies que foram consideradas abundantes são o heptapterídeo *Imparfinis minutus* e o loricarídeo *Harttia carvalhoi*. Entre as espécies consideradas raras estão *Hisonotus* sp., *Astyanax eigenmaniorun*, três espécies de *Hypostomus* sp., *Hoplerithrinus unitaeniatus* e *Symbranchus marmoratus*. Raridade neste contexto significa apenas que a espécie não foi representativa na amostragem, não tem a conotação de espécie ameaçada.

No ribeirão do Cedro, onde estão localizados os pontos com maior altitude, foi capturada uma ictiofauna típica de cabeceiras de riachos. No ponto P2 foram capturadas apenas quatro espécies ($H = 0,79$) pertencentes a duas famílias. As espécies dominantes foram *Pareiorhina rudolfi* e *Neoplecostomus microps*, seguidas pelos tricomictérídeos *Trichomycterus itatiayae* e *T. immaculatus*. A presença exclusiva destas espécies pode ser atribuída à existência de inúmeras barreiras ao movimento dos peixes como quedas d'água, a jusante do ponto amostral. Ainda no ribeirão do Cedro, no ponto P3 ocorreram as primeiras adições de espécies. Sete espécies foram capturadas neste trecho ($H = 1,54$). *Characidium lauroi* e *Trichomycterus itatiayae* foram as mais abundantes, seguidas por *Astyanax scabripinnis* e *Taunayia bifasciata*.

Os pontos amostrados no ribeirão da Cajarana revelaram uma ictiofauna mais diversa. Foram capturadas cerca de quinze espécies, no ponto P5 ($H = 1,83$) e 13 no ponto P4 ($H = 1,64$). As mais abundantes foram *Characidium lauroi*, *A. scabripinnis*, *Neoplecostomus microps* e *Trichomycterus itatiayae*. Como pode ser visto não ocorreu nenhuma substituição na composição de espécies em relação ao ribeirão do Cedro, mais uma vez o padrão foi de adição de espécies, entre as quais foram capturadas *Rhamdia quelen*, *Imparfinis minutus* além de *Trichomycterus alternatus*, *T. iheringi* e *Trichomycterus* sp. Em relação à família Loricaridae, *N. microps* passou a ser a espécie

mais abundante, enquanto que *P. rudolfi* teve sua abundância relativa reduzida. O mesmo foi observado para a família heptapteridae, *I. minutus* passou a ser a espécie mais abundante e *T. bifasciata* teve sua abundância relativa reduzida.

No ribeirão do Ferraz, no ponto P6, foram amostradas dezenove espécies ($H=2,51$). Mais uma vez, o padrão principal na variação de sua comunidade foi a adição de espécies em relação aos pontos mencionados anteriormente. Outras espécies capturadas neste ponto, que não apareceram nos anteriores foram *Geophagus brasiliensis*, *Oligosarcus hepsetus*, *Astyanax fasciatus* e *Hoplosternum littorale*. Este ponto e o próximo P7 foram os pontos com maior riqueza e diversidade de espécies. A espécie mais abundante neste ponto foi *Neoplecostomus microps* e *Characidium alipioi*. O heptapterídeo *Taunayia bifasciata* não foi capturado neste riacho e *Imparfinis minutus* foi uma das espécies mais abundantes, confirmando o padrão de substituição dentro de uma família.

Os pontos mais a jusante no curso superior (P7 e P8) se localizam no alto curso principal do ribeirão Grande e apresentam uma ictiofauna diferente dos tributários em alguns aspectos, com diversas substituições entre as espécies mais abundantes. A diversidade de espécies foi $H=1,85$ e $H=1,54$, respectivamente. As espécies dominantes neste ambiente foram *Characidium alipioi*, *Loricariichthys* sp. e *Imparfinis minutus*. Outra característica desta zona da bacia foi a presença das espécies de maior porte como *Pimelodus maculatus*, *Synbranchus marmoratus* e *Hypostomus* sp. 4, o maior loricarídeo amostrado. No ponto P7, foram capturadas vinte e sete espécies e *C. alipioi* foi a mais abundante em todas as amostragens. No P8 situado a cerca de 577 metros de altitude, foram amostradas nove espécies, entre as quais a mais abundante foi novamente *C. alipioi*. Uma espécie que não foi capturada nos tributários e foi abundante no ponto P7 e muito abundante no ponto P8 foi *Loricariichthys* sp.

Finalmente, próximo à foz do ribeirão Grande, em P9, a comunidade de peixes foi completamente distintas das demais. A espécie mais abundante foi *Astyanax bimaculatus*, seguida por *Hoplosternum littorale*. Este ponto amostral representou uma descontinuidade em relação ao gradiente lótico determinado nos tributários e curso superior. Entre as espécies presentes neste ponto amostral estão também, *Pimelodus maculatus* e *Oligosarcus hepsetus*.

Padrões gerais de distribuição

Como pode ser visto no resultado da análise de agrupamento, (Figura 10), os grupos se formaram principalmente em função dos pontos amostrais, que representaram a dimensão espacial do sistema, indicando pouca variabilidade temporal na composição de espécies durante o período amostral. Este padrão foi confirmado estatisticamente pela ANOVA, visto que o quadrado médio do fator ponto amostral representou 88,45% do quadrado médio total e, de acordo com as simulações, um valor tão extremo ou igual a este ocorreria ao acaso com uma probabilidade de 0,0002.

O ponto mais à jusante, P9, foi o mais dissimilar e constituiu um grupo à parte. Essa dissimilaridade reflete suas características fisionômicas, completamente distintas dos pontos mais a montante. O ponto denominado P1, no planalto de Campos do Jordão, não foi incluído na análise de agrupamento, nem nas demais análises. A pesca elétrica não se mostrou eficaz neste ambiente, entre outros motivos devido à baixíssima condutividade da água. Foi capturada apenas uma espécie no local, *Astyanax scabripinnis* e ainda assim esta não foi abundante.

Os dois grupos restantes de pontos amostrais refletiram diferenças entre a composição ictiofaunística dos tributários e do curso superior principal do ribeirão Grande. Os pontos P7 e P8 foram separados dos demais pontos localizados nos ribeirões do Cedro, da Cajarana e do Ferraz. Assim, foi possível distinguir duas áreas com comunidades de peixes características. Nos tributários, as espécies mais abundantes foram *Characidium lauroi*, *Trichomycterus itatiayae*, *Pareiorhina rudolfi*, *Neoplecostomus microps* e *Astyanax scabripinnis*, enquanto que no curso principal foram *Characidium alipioi*, *Loricariichthys* sp., *Imparfinis minutus*, *Geophagus brasiliensis* e *Harttia carvalhoi*.

De maneira geral, a análise de correspondência canônica ACC se mostrou eficaz na ordenação dos pontos e espécies em relação aos gradientes ambientais. Os dois eixos interpretados explicaram 70,3% e o primeiro explicou 48,8% da variância do conjunto de dados, resultado que pode ser considerado muito bom. Para interpretar a ordenação,

pode-se avaliar os autovalores, a percentagem da variância total explicada por cada eixo e a variância total explicada pelos eixos interpretados. As correlações *intra-set* são coeficientes de correlação entre as variáveis ambientais e os eixos de ordenação (TER BRAAK, 1986) e são utilizadas para se interpretar a importância relativa de cada variável ambiental na determinação da composição das comunidades (Tabela 5).

Para o primeiro eixo, que explicou 48,8% da variância dos dados, as variáveis mais importantes foram características fisionômicas como profundidade e largura e uma característica física, a condutividade da água, todas positivamente correlacionadas neste eixo. A altitude também foi importante, porém ao contrário das variáveis anteriores, foi negativamente correlacionada. Este foi o principal gradiente encontrado e revelou mais uma vez a distinção entre tributários e curso principal.

Entre as variáveis analisadas, a condutividade e a temperatura da água foram negativamente correlacionadas com a altitude e positivamente correlacionadas com a largura e profundidade dos trechos amostrados. Provavelmente, a condutividade e temperatura não têm relação causal com a distribuição da ictiofauna. Os valores destas variáveis ao longo do gradiente não devem impor restrições à colonização para as espécies presentes na bacia.

A largura e a profundidade aumentam em direção ao curso principal assim como a altitude diminui. Estas variáveis em conjunto podem ter uma relação causal com a composição das comunidades. Uma exceção para este padrão foi o ribeirão do Ferraz, que apesar de se localizar próximo ao curso superior do ribeirão Grande, têm pequenas dimensões e a ictiofauna mais diversificada entre os pontos amostrados.

O resultado da análise de correspondência canônica é um gráfico com duas dimensões (Figura 11). Por convenção, o primeiro eixo fica na horizontal e o segundo na vertical. Na extrema esquerda se encontram os pontos com escores negativos no primeiro eixo, estes pontos se localizam nos tributários e tem como espécies mais representativas *Pareiorhina rudolfi*, *Trichomycterus itatiayae*, *T. immaculatus*, *T. alternatus*, *Neoplecostomus microps*, *Astyanax scabripinnis*, *Characidium lauroi* e *Taunayia bifasciata*; a condutividade e a temperatura foram menores. Os pontos P6 e P7 ficaram situados na região mediana da ordenação, representando uma zona de transição, em relação às características abióticas e à composição da ictiofauna, entre tributários e curso principal. Algumas espécies associadas a estes pontos foram

Gymnotus panterinus, *Phalloceros caudimaculatus*, *Trichomycterus iheringi* e *T. immaculatus*. O ponto P8 com score positivo representa o curso principal do ribeirão Grande, associadas a ele estão as seguintes espécies: *Characidium alipioi*, *Geophagus brasiliensis*, *Hoplosternum littorale*, *Synbranchus marmoratus*, *Loricariichthys* sp., *Astyanax bimaculatus*, *Rineloricaria* sp., *Pimelodus maculatus*, *Hoplias malabaricus* e *Gymnotus carapo*.

Entre as espécies similares, similaridade definida taxonômica ou morfológicamente, ocorreram alguns casos de distribuições espaciais complementares. Espécies similares, não foram abundantes nos mesmos pontos amostrais, os casos de co-ocorrência foram registrados principalmente no pontos P6 e P7 (Figura 12).

Relação entre diversidade de espécies e diversidade de habitats

Não foi encontrada relação significativa entre diversidade de espécies e diversidade de habitats (Tabela 6). Uma vez que H_0 não foi rejeitada, restou verificar o poder do teste (SOKAL & ROHLF, 1998; PETERMAN, 1990), para verificar o quão robusto foi este teste para detectar relação entre diversidade de espécies e diversidade de habitat. Um problema comum em testes com n reduzido, cujos resultados não foram significativos, é falta de poder do teste.

O poder de um teste pode ser definido como a probabilidade de rejeição de uma hipótese nula falsa. O programa *G-Power* (ERDFELDER & BUCHNER, 1996) foi utilizado para calcular o poder das regressões lineares realizadas entre a diversidade de espécies de peixes e diversidade de habitats. Pode-se observar que mesmo para detectar uma variação de 0,35 no índice de diversidade, sob um nível de significância de 0,05 seria necessário um teste com poder maior (Tabela 7). Maior número de unidades amostrais seria uma maneira de se resolver este problema.

Fica a dúvida se realmente não existe uma relação entre DH e DEP ou se um delineamento com mais pontos amostrais poderia encontrar uma relação significativa entre estes índices. Não obstante, dadas as condições ambientais encontradas ao longo da bacia nos diferentes tributários e o tipo de heterogeneidade estimada pelo índice de Shannon, acreditamos que é pouco provável que se encontre relação linear entre

diversidade de espécies e diversidade de habitats. Provavelmente para comparações entre riachos de mesma ordem ou em áreas de relevo mais suave este protocolo seja mais eficiente. Outro problema foi que a vegetação marginal, que no curso principal é um importante abrigo para diversas espécies, não entrou no cálculo do índice de diversidade de habitat. Outro problema foi que a heterogeneidade de habitat, avaliada pelo índice de Shannon, foi muito dependente do tipo de substrato, pois a variabilidade no tamanho das partículas impõe variação na corrente e profundidade locais.

Nos tributários, principalmente nos pontos em maior altitude como P2, P3 e P5, o substrato formado por matacões, cascalho e rochas de grandes dimensões proporcionam grande variabilidade de categorias de corrente e profundidade. Diversos microhabitats com turbulência variável, assim como fendas para abrigo de diversas espécies de peixes foram encontrados nestes pontos. No curso principal a situação é diferente, os componentes do substrato são menores e mais homogêneos, a coluna de água é mais homogênea, logo categorias de profundidade e corrente são mais homogêneas e a diversidade estimada com índice de Shannon tende a ser menor. Este conflito entre heterogeneidade e volume de habitat pode ser um viés que torna este procedimento pouco acurado para estudos que abranjam toda uma bacia hidrográfica, dadas as diferentes condições ambientais encontradas.

Variabilidade temporal

Em relação à variabilidade temporal, os resultados podem ser apresentados como a percentagem de espécies em cada categoria de estabilidade, nos diferentes pontos amostrais de acordo com valores do coeficiente de variação (Figura 13). Pode-se observar que nos pontos situados nas cabeceiras predominaram espécies consideradas estáveis, altamente ou moderadamente.

Outra maneira de apresentar os dados do CV é através das médias, para cada ponto amostral, dos valores de CV das espécies locais (Tabela 8). À medida que nos afastamos das cabeceiras o CV tende a aumentar, indicando menor persistência da ictiofauna. Entre escalas não ficou evidente nenhum padrão, valores altos de CV aparecem nas três escalas consideradas.

Os resultados do coeficiente de correlação de Kendall indicam um padrão similar de variação temporal (Tabela 9). Os maiores valores do coeficiente de correlação aparecem nos pontos situados nos tributários e cabeceiras, indicando maior estabilidade de suas ictiocenoses em relação às daquelas do curso principal. Como os pontos P4 e P5 foram amostrados somente duas vezes cada, o valor do coeficiente de Kendall não foi incluído na tabela sob a forma de matriz. Os valores do coeficiente de correlação para estes pontos, entre as duas amostragens realizadas em cada um, foram Kendall Tau (P4) = 0,72 ($p < 0,001$) e Tau P5 = 0,55 ($p < 0,001$).

Interações competitivas

Os resultados das simulações realizadas com três índices de co-ocorrência não foram completamente concordantes, no sentido de que sua significância foi dependente tanto das condições determinadas para cada simulação quanto dos totais das colunas das matrizes aleatorizadas (Tabela 10). Não obstante, a hipótese nula de co-ocorrência aleatória entre as espécies foi rejeitada por pelo menos um índice em todas as simulações realizadas.

Enquanto o escore C e a razão da variância (Vr) indicaram padrões não aleatórios na co-ocorrência das espécies, o número de pares de espécies que formaram padrões checkerboard (Cb) foi muito inferior ao número de Cb formados nas comunidades aleatórias.

Mantendo os totais das colunas equiprováveis, apenas a Vr apresentou resultados significativos. Este cenário, em que todos os pontos têm a mesma probabilidade de serem colonizados pelas espécies da bacia, é um dos menos indicados para a situação encontrada no ribeirão Grande. É pouco provável que espécies como *Geophagus brasiliensis* e *Astyanax bimaculatus* colonizem o ponto P2 a 900 metros de altitude, assim como é pouco provável que espécies como *Taunayia bifasciata* e *Pareiorhina rudolfi* colonizem os pontos P7 e P8 no curso principal.

Os dois cenários restantes, totais de colunas proporcionais ou fixos, são mais indicados para nossa situação, por levarem em conta a possibilidade das espécies colonizarem os diferentes pontos na bacia. Em ambos, pelo menos um índice indicou

distribuição não aleatória das espécies. No caso em que os totais de linhas foram proporcionais, a V_r foi o único índice que apresentou resultados significativos. Finalmente, mantendo fixos os totais das colunas, o escore C apresentou resultados significativos.

A informação mais básica que estes resultados fornecem, é que as espécies não estão distribuídas aleatoriamente dentro da bacia do ribeirão Grande. Uma vez detectada a existência de um padrão não aleatório, resta verificar quais processos seriam importantes para gerar e manter este tipo de padrão.

Discussão

Artes de pesca

UIEDA & UIEDA (2001) compararam a eficiência de métodos de amostragem e enfatizaram a necessidade de se utilizar vários métodos de coleta devido à variabilidade longitudinal intrínseca aos sistemas lóticos. Em razão da elevada diversidade de habitats encontrados numa bacia como a do ribeirão Grande, foi necessário o uso de diferentes artes de pesca, garantindo uma amostragem representativa da ictiofauna local.

Como a pesca elétrica ainda é um método de amostragem pouco utilizado no Brasil (UIEDA & CASTRO, 1999) alguns comentários sobre seu uso em riachos na bacia do ribeirão Grande podem ser aproveitados por outros pesquisadores. No livro de COWX & LAMARQUE (1990) pode-se ter uma idéia da grande diversidade de métodos de pesca com eletricidade. O protocolo utilizado por nós foi um entre muitas variações possíveis e se aplica a riachos de pequeno e médio porte.

Apesar dos valores de condutividade serem muito baixos, a pesca elétrica no ribeirão Grande produziu resultados satisfatórios, que podem ser avaliados pela grande variedade de espécies capturadas e a grande amplitude de classes de comprimento entre as espécies (Apêndice). MAZZONI & LOBÓN-CERVIÁ (2000) também consideraram que o uso da pesca elétrica foi efetivo em riachos tropicais. Infelizmente, a falta de estimativas de riqueza e abundância de espécies para o local e o fato de não

termos utilizado nenhum método de avaliação da eficiência da pesca elétrica como MAZZONI et al. (2000), nos impedem de fazermos afirmações categóricas sobre sua eficiência.

Até então, havia um consenso de que a pesca elétrica não seria eficiente em sistemas de rios Neotropicais devido à baixa condutividade de suas águas (AGOSTINHO & PENCZAK, 1995). PENCZAK et al. (1997) testaram o uso de sal para aumentar a condutividade em riachos tropicais. Não utilizamos este procedimento apesar da baixa condutividade da água no local e a pesca elétrica foi o método de amostragem que capturou o maior número de indivíduos, a maior variedade de espécies entre as artes de pesca utilizadas e a maior amplitude de classes de comprimento. Graças à transparência da água, os coletores puderam conferir a galvanotaxia, atração dos peixes pelo anodo, provocada pelo campo elétrico.

A condutividade variou de $3,5 \mu\text{S cm}^{-1}$ no ponto P1 no planalto de Campos do Jordão até $18,2 \mu\text{S cm}^{-1}$ em P9 próximo ao rio Paraíba do Sul. A pesca elétrica foi realizada com sucesso nos pontos P2 a P8, cuja condutividade variou de $7,0$ até $17,7 \mu\text{S cm}^{-1}$. Estes valores estão entre os mais baixos registrados para locais onde foi realizada pesca elétrica, segundo COWX & LAMARQUE (1990).

Estes autores classificaram em três tipos os fatores que podem afetar a eficiência de um equipamento de pesca elétrica. Fatores ambientais como condutividade da água, turbidez, estrutura do substrato e condições meteorológicas; fatores biológicos como composição de espécies do local, tamanho dos peixes, densidade das espécies e seu comportamento; e fatores técnicos como tamanho da equipe, experiência, tipo de equipamento e escolha dos pontos amostrais.

Em relação aos fatores ambientais, podemos definir quais favoreceram a atividade, quais a dificultaram e quais foram neutros. Cabe ressaltar que estas conclusões se baseiam na experiência dos coletores enquanto realizavam as amostragens e não em estimativas quantitativas. Entre os fatores ambientais, o que mais afetou a eficiência do método foi o volume de água maior e a turbidez associada devido ao aumento da pluviosidade durante a amostragem de verão (A3). A largura e profundidade dos riachos foram fatores importantes, pois estão associadas ao aumento do volume de água e a consequente diminuição da densidade das espécies. Devido ao fato dos pontos amostrais do curso principal, P7 e P8, terem um volume de água

superior aos tributários, durante o verão a pesca elétrica pode ter tido sua eficiência reduzida nestes pontos.

Um fator ambiental que variou de maneira acentuada entre os pontos amostrais e parece não ter afetado a eficiência da pesca elétrica foi o tipo de substrato. Em locais totalmente distintos em relação a esta característica, como os pontos P2 e P6 ou P7, a pesca elétrica foi utilizada com sucesso. Mesmo espécies consideradas crípticas, como tricomictéridos e loricarídeos em geral, foram capturadas em abundância e com grande variabilidade de classes de comprimento. SEVERI et al. (1995) consideraram que em riachos com fundo rochoso o uso do equipamento de pesca elétrica seria menos eficiente. Nossa experiência, no entanto, mostrou que isto não deve ser afirmado tão categoricamente. Todos os pontos amostrados possuíam fundo rochoso, variando de grandes blocos, do ponto P2 até o ponto P5, até cascalho de menores dimensões, nos pontos P7 e P8. A grande quantidade e diversidade de loricarídeos amostradas nestes pontos indicou que o tipo de substrato não dificultou o uso do equipamento.

Entre os fatores biológicos, podemos destacar principalmente o tamanho dos exemplares. De maneira geral, os peixes de pequeno porte foram mais susceptíveis de serem capturados com campo elétrico. Entre outros motivos porque sua capacidade de fuga era menor. Não obstante, o maior exemplar das amostragens, *Synbranchus marmoratus*, foi capturado no ponto P8, com pesca elétrica, apesar de seus hábitos crípticos. Na verdade, o efeito da pesca elétrica é maior em peixes maiores. Geralmente, quanto maior o peixe mais facilmente ele é capturado, pois quanto mais longo o nervo, maior é o estímulo elétrico e o limite para reações como a galvanonarcose é mais facilmente atingido em peixes maiores (COWX & LAMARQUE, 1990).

Os fatores técnicos podem ser separados em humanos e o tipo de equipamento. Entre os fatores humanos, um mínimo de quatro pessoas foi ideal para nossas condições e o procedimento utilizado foi eficiente no sistema devido pouca profundidade e largura da maioria dos trechos amostrados. Seria importante em futuros trabalhos comparar a eficiência deste equipamento, com modelos quantitativos, em riachos com dimensões diferentes e diferentes condições ambientais.

Os covos e redes foram os equipamentos mais seletivos. A espécie mais capturada com covo foi *Astyanax scabripinnis*. Dentre as espécies mais abundantes nos

tributários, *A. scabripinnis* certamente se desloca por maiores distâncias do que as demais. Este fato, associado a seu hábito de formar cardumes que percorrem o riacho procurando por alimento os torna particularmente susceptíveis de serem capturados com covos com isca. Não obstante, quando analisamos a distribuição desta espécie apenas com os exemplares capturados com a pesca elétrica, observamos o mesmo padrão de distribuição encontrado quando analisamos sua distribuição com exemplares capturados com todas as artes de pesca. .

As redes de espera, por outro lado, capturaram os exemplares de maior porte, excetuando *S. marmoratus*. Foram especialmente eficazes para capturar os maiores loricarídeos da amostragem num remanso em P7. O fato de os covos terem fornecido informação redundante quanto à abundância relativa de *A. scabripinnis* nos tributários nos leva a concluir que seu uso neste ambiente foi desnecessário. Uma combinação de artes de pesca adequada em futuras amostragens na região seria aumentar o número de redes e covos no curso principal do ribeirão Grande e aplicar pesca elétrica nos tributários e no curso principal, onde for possível o uso desta técnica.

Fica a dúvida se o uso em demasia da pesca elétrica poderia prejudicar populações de espécies de cabeceiras, espécies muitas vezes endêmicas e estrategistas tipo K. Já foram realizados estudos sobre danos infligidos aos peixes, ovos e juvenis pela pesca elétrica. Em peixes maiores, as principais injúrias causadas pela pesca elétrica são fadiga sináptica e ossos e vértebras quebrados. No caso de ovos e larvas, a literatura se restringe a salmonídeos. Em condições experimentais, ocorreu grande mortalidade de ovos, após longa exposição ao campo elétrico. No entanto, estas condições experimentais foram muito diferentes do que se observa na prática. Resumindo, efeitos negativos dependem da espécie, ou espécies, alvo, de suas condições fisiológicas e do tipo de corrente (COWX & LAMARQUE, 1990). Infelizmente, não foram encontrados estudos que mencionassem efeitos deletérios da pesca elétrica em populações como um todo.

Padrões gerais de distribuição

Em termos mais gerais a composição da ictiofauna refletiu a composição de espécies típica da região Neotropical, com predominância de caraciformes e siluriformes (LOWE-MCCONNELL, 1999). Numa escala espacial menor, o rio Paraíba do Sul, e a bacia do ribeirão Grande, se localizam na bacia do leste. BIZERRIL (1999) mencionou a ocorrência de cerca de 160 espécies, entre as quais os siluriformes foi o grupo com maior riqueza de espécies, padrão que foi encontrado no ribeirão Grande. Essas espécies não se distribuíram aleatoriamente dentro da bacia. Fatores abióticos e provavelmente interações interespecíficas foram importantes para determinar sua distribuição.

Um gradiente lótico foi representado pela seqüência de pontos P2–P8, com uma transição na zona do piemonte, representada por P6 e P7. Acreditamos que se o curso principal fosse mais amostrado apareceriam mais espécies de maior porte, com morfologia indicando uso da coluna de água preferencialmente ao habitat bentônico e também mais espécies piscívoras como *Oligosarcus hepsetus* e *Hoplias malabaricus* que foram pouco abundantes. Outro padrão provável, seriam mais substituições de espécie dentro dos loricarídeos, padrão que foi conspícuo no gradiente lótico estudado. Estas informações iriam apenas aumentar a distinção entre tributários e curso principal, que foi o padrão mais evidente na distribuição da ictiofauna.

Regras de assembléia são “normas” que explicam a distribuição de espécies em comunidades. DIAMOND (1975) *apud* GILPIN & DIAMOND (1982) propôs regras de assembléia para uma fauna insular de aves. Esta regra de assembléia é “uma inferência *ad hoc* para explicar padrões aparentes na distribuição de espécies” (FOX & BROWN, 1993). Para o curso superior da bacia do ribeirão Grande foi derivada uma regra de assembléia *sensu* DIAMOND (*op. cit.*) que diz que “espécies do mesmo gênero ou família nunca foram abundantes no mesmo ponto amostral. Dada a espécie mais abundante, a segunda nunca será do mesmo gênero ou família e assim por diante”. Os possíveis processos determinantes desta regra é que vão ser investigados a seguir.

De maneira geral pode-se inferir que espécies pertencentes à mesma família ou ao mesmo gênero tenham uma série de características em comum, que por sua vez poderiam indicar necessidades ecológicas similares. Segundo o trabalho de

SCHOENER (1974) e a revisão sobre partilha de recursos em comunidades de peixes feita por ROSS (1986), espécies com necessidades ecológicas semelhantes geralmente diferem no uso de pelo menos um tipo de recurso (espaço, tempo e/ou alimento), para que possam coexistir numa comunidade por tempo indeterminado. Estas idéias são derivadas do conceito de exclusão competitiva e permearam as discussões sobre ecologia de comunidades nos últimos 50 anos. Como será visto no próximo capítulo, a maioria das espécies mais abundantes baseou sua dieta em larvas e ninfas aquáticas de insetos e insetos alóctones e valores de sobreposição alimentar que podem ser considerados altos foram encontrados entre espécies co-genéricas ou co-familiares.

Entre os crenuquídeos, nos tributários a espécie mais abundante foi *Characidium lauroi* enquanto que no curso principal foi *Characidium alipioi*. Estas espécies nunca foram abundantes no mesmo ponto amostral, e não coexistiram em alguns pontos amostrais. No entanto, as espécies deste gênero são conhecidas por serem generalistas em relação ao uso de habitat em riachos (BUCKUP, 1999).

Devido à escala deste estudo, não foi possível verificar se houve segregação de microhabitats nos pontos amostrais em que *C. alipioi* e *C. lauroi* foram simpátricas. No entanto, CASATTI (1996) encontrou duas espécies de *Characidium* num trecho de corredeiras utilizando diferentes microhábitats e MAZZONI & LOBÓN-CERVIÁ (2000) encontraram correlação negativa entre a distribuição de duas espécies de *Characidium* sp. num riacho costeiro. Este padrão de segregação ficou mais evidente pelo fato de que constituiu uma exceção entre as espécies analisadas, num ambiente que exibiu pouca variabilidade espacial e temporal das comunidades. Relações desiguais na abundância de duas espécies simpátricas de *Characidium* foram registradas por UIEDA et al. (1997)

Entre as espécies de *Astyanax*, ficou evidente o predomínio de *A. scabripinnis* nas cabeceiras enquanto que *A. bimaculatus* e *A. fasciatus* foram encontrados no curso principal. No ponto P9 *A. bimaculatus* foi a espécie mais abundante, confirmando sua preferência por ambientes menos turbulentos. Outros autores já registraram a preferência de *A. scabripinnis* por riachos de pequeno porte e cabeceiras (BIZERRIL, 1999; CASTRO & CASATTI, 1997). Uma exceção foi o resultado obtido por UIEDA & BARRETO (1999), que indicou *A. scabripinnis* como abundante ao longo de um gradiente altitudinal nas cuestas basálticas e na depressão periférica. Não obstante, tudo

indica que estas duas espécies de tetragonopteríneos têm preferências distintas de habitat, que poderia explicar suas distribuições espaciais na bacia.

Os heptapterídeos *Imparfinis minutus* e *Taunayia bifasciata* são espécies preferencialmente insetívoras e têm hábitos crípticos. Apesar de seus microhabitats não terem sido investigados, geralmente estas espécies utilizam abrigo sob rochas, troncos ou em cavidades junto às margens. Para *I. minutus* existem informações na literatura sobre microhabitat e dieta (CASTRO & CASATTI, 1997; LUIZ et al. 1998; CASATTI, 1996; UIEDA et al. 1997), mas para *T. bifasciata* este tipo de informação é escasso, senão inexistente. Esta espécie foi capturada apenas no ponto P2 no ribeirão do Cedro e no ponto P4 no ribeirão da Cajarana. Nos pontos mais inferiores da bacia, esta espécie foi substituída por outras da mesma família, *I. minutus* e *Ramdhia quelen*. De acordo com conceitos em ecologia de comunidades, este padrão poderia ter sido gerado por preferências de habitat das espécies e/ou por interações interespecíficas.

Em relação aos loricarídeos, o padrão de adição e substituição de espécies foi mais complexo, devido ao grande número de espécies. Da mesma maneira que para outras espécies, fica a pergunta se a substituição de *Pareiorhina rudolfi* por *Neoplecostomus microps* ao longo do gradiente e a predominância de loricarinae no curso principal se devem a competição, preferências de habitat ou um efeito conjunto dos dois fatores. BUCK & SAZIMA (1995) realizaram um trabalho sobre distribuição de loricarídeos numa escala espacial diferente daquela deste estudo. Suas informações foram sobre partilha de diferentes microhabitats, dentro de um ponto amostral. Infelizmente, não encontramos trabalhos sobre a distribuição longitudinal de loricarídeos para comparar com nossos resultados.

O padrão mais conspícuo de distribuição espacial foi apresentado pelas espécies mais abundantes na bacia *Characidium alipioi* e *C. lauroi*. Uma foi comum nos tributários e a outra no curso principal. Nos pontos amostrais onde coexistiram, as relações de dominância foram desiguais. O termo distribuição parapátrica designa um padrão de distribuição espacial no qual duas espécies habitam zonas distintas de um sistema com uma zona de sobreposição cuja largura é variável (BULL, 1991). Este padrão de distribuição já foi registrado para peixes (FAUSCH et al. 1994; TAYLOR & LIENESCH, 1996), anuros (ODENDAAL & BULL, 1982) e aves (FORD, 1987; DIXON, 1989).

BULL (1991) enumerou três mecanismos que têm sido sugeridos para explicar a origem e manutenção de distribuições parapátricas. Entre eles, acreditamos que os mais prováveis na bacia do ribeirão Grande sejam o efeito de ecótono e competição interespecífica, sem ordem de prioridade. O autor menciona ainda doenças e parasitismo, predação e interferência reprodutiva.

Dado este contexto, a questão é qual dos fatores, ecótono ou interações competitivas, é responsável por manter este padrão de distribuição entre as espécies de *Characidium*, ou como foi estabelecido por KEY (1971) ao definir parapatria ecológica como “parapatria na qual a restrição à interpenetração (dos táxons) resulta primariamente de uma brusca interface ecológica entre os habitats das duas populações, algumas vezes reforçada por competição.”

Um ecótono é caracterizado como uma zona de transição entre duas comunidades com características, ambientais e faunísticas, distintas. Pode ser considerado um tipo de descontinuidade ambiental. São geralmente mais ricos em espécies, pois contém espécies de ambas as comunidades (PIANKA, 1994), padrão que foi observado em nossas amostragens. Outra característica atribuída aos ecótonos é maior heterogeneidade ambiental, como foi observado por WILLIAMS & MARSH (1998) num ecótono terrestre entre mata atlântica e savana.

Na ictiologia, o termo ecótono tem sido utilizado principalmente para descrever a relação entre o curso de água e sua zona ripária (SCHIEMER & ZALEWSKI, 1992, NAIMAN & DECAMPS, 1997), entre água corrente e água subterrânea (BRUNKE & GRONER, 1997) e interações entre o curso de água e áreas adjacentes em regiões alagadas (CHAPMANN et al.1996). WINSTON (1995) comentou sobre a importância dos ecótonos para a manutenção de distribuições complementares de espécies num riacho norteamericano, citando a importância de mudanças abruptas na inclinação do terreno tal como foi observado na bacia do ribeirão Grande.

Este ecótono entre tributários e curso principal, diz respeito à transição entre características fisionômicas, hidráulicas e ambientais dentro do canal. Ao comentar sobre a relação entre heterogeneidade espacial e composição de comunidades de peixes MATTHEWS (1998) afirmou que “a heterogeneidade hidráulica pode ser maior em zonas de transição” se referindo a mudança nas características do canal de um riacho na transição entre um piemonte e planície costeira. O autor remarca que “estas regiões

podem ser consideradas ecótonos e freqüentemente em tais locais o número de espécies é maior”.

BIZERRIL (1999) resumiu os padrões de distribuição de diferentes espécies na bacia do rio Paraíba do Sul e definiu três zonas, com base em processos fluviais de transporte e deposição e comunidades de peixes. O ecótono entre tributários e parte superior do curso principal no ribeirão Grande, pode ser relacionado à transição entre os habitats Fonte e Transporte, segundo BIZERRIL (1999). Partindo deste princípio, a zona definida pelo autor como de Armazenamento poderia se localizar entre os pontos P8 e P9 e nosso desenho amostral não nos permitiu investigar sua relação com a distribuição da ictiofauna.

SMITH et al. (1997) atribuíram aos ecótonos a função de mantenedores da diversidade de espécies na floresta atlântica, pois estes ambientes seriam segundo o autor, fontes de novidades (*sic.*) evolutivas, importantes para manter a diversidade genética e conseqüentemente, a sobrevivência das populações no longo prazo. No caso de uma bacia hidrográfica, este processo pode ser ainda mais importante. Processos de imigração/colonização são importantes para a geração e manutenção da diversidade de espécies, como já foi definido pelo modelo de biogeografia de ilhas e mais recentemente por modelos de metapopulações. No caso de uma bacia hidrográfica, estes processos estão restritos por eventos geomorfológicos que eventualmente venham provocar capturas de rios e outras alterações estruturais na paisagem. Isso implica que populações de peixes de uma bacia hidrográfica estão isoladas de suas coespecíficas por um período indefinido de tempo. Dessa maneira, a diversidade genética, supostamente proporcionada pelas condições bióticas e abióticas do ecótono, seria uma fonte de diversidade genética para as populações nos tributários e curso principal.

O efeito do ecótono sobre a distribuição das espécies pode ser considerado um caso extremo de influência de fatores ambientais em padrões de distribuição. Ao investigar fatores abióticos estruturando comunidades já é um consenso que uma série de fatores ambientais podem atuar, determinando quantas e quais espécies podem coexistir numa comunidade. PUSEY et al. (1993) correlacionaram a distribuição espacial da ictiofauna com a composição do substrato e profundidade; BROWN (2000) relacionou a distribuição das espécies com o gradiente e profundidade média; UIEDA & BARRETO (1999) encontraram ictiocenoses distintas nas áreas de encosta (cuestas

basálticas) e na depressão periférica, mostrando a importância do relevo na estruturação das ictiocenoses. No estudo realizado por CARAMASCHI (1986), o relevo também foi apontado como um importante fator a estruturar as comunidades locais e regionais junto a um divisor de águas. Por outro lado, GARUTTI (1988) concluiu que devido ao relevo suave, as comunidades de peixes num riacho do noroeste paulista não apresentaram mudanças abruptas na sua composição.

De acordo com nossos resultados, existe um gradiente fisiográfico na bacia cujo principal determinante foi a altitude do ponto amostral e a largura e profundidade médias do riacho. Acreditamos que a condutividade e temperatura da água provavelmente foram correlatos da altitude e não têm relação causal com a distribuição da ictiofauna. Seus valores não são restritivos para as espécies da bacia, fato que também foi comentado por ANGERMEIER & KARR (1983) sobre dados coletados em riachos no Panamá. Infelizmente, o substrato foi avaliado apenas com o índice de diversidade e não foram encontradas relações significativas entre sua heterogeneidade e a diversidade das comunidades. Talvez, se o substrato fosse caracterizado de outra forma e incluído na análise de gradiente, obtivéssemos alguma relação com a composição das comunidades locais.

A principal transição entre ictiocenoses no trecho da bacia estudado ocorreu entre as encostas da serra da Mantiqueira e a planície do vale do Paraíba. MATTHEWS (1998) mostra uma situação que pode ser considerada análoga ao padrão encontrado no ribeirão Grande. A maior disponibilidade de habitat deste ecótono foi devida a dois fatores, maior heterogeneidade de microhabitats devido ao tipo de substrato e maior volume de habitat devido à maior profundidade e largura dos riachos. Nos tributários, o substrato proporciona grande heterogeneidade, mas a coluna de água muitas vezes apresenta descontinuidades (*riffles*) que podem representar obstáculo para diversas espécies do curso principal como *Astyanax bimaculatus*, *Geophagus brasiliensis* e *Oligosarcus hepsetus*. No curso principal, a situação é diferente, existe uma coluna de água bem desenvolvida, praticamente sem descontinuidades, mas o tipo de fundo e padrões de fluxo e sedimentação podem restringir a colonização por diversas espécies dos tributários como *Pareiorhina rudolfi* e *Trichomycterus itatayae*. Nesta parte da discussão, é importante considerar que essas afirmações partem do princípio que

interações competitivas não foram importantes, apenas as características do hábitat foram consideradas.

De maneira geral, os modelos que descrevem comunidades de peixes o fazem em relação à adição e substituição de espécies ao longo do gradiente lótico (UIEDA & BARRETO, 1999) ou entre diferentes habitats como *riffles* e *pools* (GARUTTI, 1988; LEMES & GARUTTI, (2002). Alterações na composição das comunidades de peixes já foram registradas devido à mudança de ordem do riacho (KUEHNE, *apud* MATTHEWS, 1998); descontinuidades ambientais acentuadas (MATTHEWS, 1986); zonas do rio (BALON & STEWART, 1983) ou devido à um gradiente de condições ambientais (VANNOTE et al. 1980; SCHLOSSER, 1982). No curso superior do ribeirão Grande ocorreram várias adições e substituições de espécies que deram origem a duas zonas com comunidades distintas. Os padrões de adição foram graduais, enquanto que as substituições ocorreram principalmente na zona do ecótono, evidenciando a importância de descontinuidades ambientais na organização das comunidades na bacia.

Estes resultados mostram que o conceito de zonação de rios pode ser aplicado no alto ribeirão Grande. BALON & STEWART (1983) concluíram que padrões de distribuição de espécies de peixes ao longo de gradientes lóticos apontam para zonas com ictiocenoses distintas, que se sobrepõe parcialmente e posteriormente são substituídas por outra ictiocenose ao longo do gradiente. Os autores acreditam que as áreas de sobreposição podem ter maior riqueza de espécies do que as zonas adjacentes, padrão que foi observado no curso superior do ribeirão Grande. PERES-NETO et al. (1995) também encontraram comunidades distintas ao longo de um rio costeiro, com maior diversidade de espécies na porção mediana do gradiente, zona com maior heterogeneidade ambiental. Acreditamos que amostragens na escala de uma bacia hidrográfica tendem a gerar padrões de zonação devido à grande variabilidade de condições ambientais. O padrão, no entanto, depende em última instância das condições fisiográficas locais.

Para concluir, é importante considerarmos o aspecto espacial da distribuição das espécies dentro de uma bacia hidrográfica. Como foi apontado por OSBORNE & WILEY (1992), a posição do ponto amostral dentro da bacia é um determinante de sua composição de espécies de peixes. Segundo os autores, um tributário localizado nas

cabeceiras de um sistema tem menos espécies do que um tributário de mesmo tamanho localizado mais próximo ao canal principal de uma rede de drenagem. Este padrão foi encontrado no ribeirão Grande. O córrego do Ferraz, apesar de ser menor do que os córregos da Cajarana e do Cedro apresentou maior diversidade de espécies. Este córrego deságua diretamente no curso principal do ribeirão Grande e esta posição espacial na bacia pode ter proporcionado um grupo maior de espécies disponíveis para colonização. Como foi comentado por OSBORNE & WILEY (1992), “mudanças graduais em características de habitat como profundidade, velocidade e tipo de substrato podem modificar a estrutura das comunidades localmente, mas outros fatores operantes em escala espacial maior como posição na rede de drenagem podem influenciar o número de espécies disponíveis para colonização”.

Variabilidade temporal

Como foi comentado por MATTHEWS (1998) “há um crescente reconhecimento de que todas as assembléias de peixes mudam, resta saber quanto e em quais condições se dá esta mudança”. As estatísticas utilizadas para se avaliar a estabilidade das comunidades abordaram aspectos um pouco distintos, pois com o CV foi possível determinar para cada espécie uma medida de variabilidade, enquanto que o coeficiente de correlação de Kendall avaliou a comunidade como um todo.

Respondendo à pergunta de quanto e sob quais condições as comunidades de peixes mudam, no curso superior do ribeirão Grande, no período de um ano, as assembléias locais foram persistentes e estáveis. Isso significa que a composição e as relações de dominância nas comunidades foram mantidas durante o período de estudo. BUHRNHEIN & FERNANDES (2001) também encontraram comunidades estáveis em riachos de cabeceira na Amazônia. No entanto, seria possível afirmar com isso que estas comunidades são estáveis?

Além das restrições definidas por CONNELL & SOUZA (1983), um outro problema dificulta análises sobre estabilidade de comunidades de peixes e este problema é a variabilidade nas condições ambientais ao longo do ano. O fato de que a eficiência das artes de pesca é extremamente dependente das condições ambientais,

principalmente volume de água, corrente e transparência, faz com que modelos que descrevem a estabilidade de comunidades de peixes em riachos devam ser avaliados cautelosamente.

No entanto, a estabilidade das assembléias, na escala de amostragem deste estudo, está de acordo com o sumário proposto por MATTHEWS (1998), sobre a relação entre escala espacial e grau de estabilidade das comunidades. Nossa amostragem representou a variabilidade longitudinal do sistema e MATTHEWS (1998) considerou que nesta escala os sistemas geralmente são estáveis, sendo que um dos principais determinantes das comunidades locais é a disponibilidade de microhabitats.

No entanto, numa escala relativa a ictiofauna dos tributários apresentou um caráter mais estável do que aquela do curso principal. Num estudo realizado por TAYLOR et al. (1996) num riacho norteamericano, a variabilidade temporal das ictiocenoses não diferiu entre tributários e curso principal. PERES-NETO (1995) determinou um gradiente de estabilidade num riacho costeiro, as ictiocenoses dos pontos situados mais a jusante foram mais estáveis do que aquelas das cabeceiras, padrão de certa maneira oposto àquele que encontramos no ribeirão Grande. O autor concluiu que “os impactos de enchentes variam consideravelmente entre as regiões de um rio”, que “em gradientes mais elevados grandes enchentes podem ser catastróficas, acarretando erosão por lavagem de substrato com conseqüente perda de habitats (...)” e que “nos trechos superiores, por apresentarem maiores gradientes, tornam-se mais vulneráveis”. Por outro lado, BIZERRIL (1995) encontrou menor variabilidade nas condições ambientais dos trechos superiores e atribuiu este padrão ao fato de que nos trechos inferiores de um rio os impactos produzidos por alterações na pluviosidade têm duração mais prolongada, devido a características intrínsecas ao sistema.

Nossos resultados foram similares ao de BIZERRIL (1995), no sentido de que a ictiofauna dos tributários foi mais estável e isto pode ser um reflexo das condições fisiográficas mais estáveis nesta zona da bacia. De fato, o substrato rochoso encontrado nos trechos superiores de muitos riachos, notadamente na bacia do ribeirão Grande, cujas cabeceiras se encontram no maciço cristalino da serra da Mantiqueira, provê uma grande resistência à alterações estruturais. No curso inferior, são mais comuns a erosão de margens e alteração nos padrões de substrato durante períodos de maior pluviosidade. Pode-se dizer que o substrato se torna mais lábil, à medida que nos

deslocamos das cabeceiras para o curso principal. Decorre disso, que a ictiofauna do curso principal poderia ter uma dinâmica espacial mais variável, cujo principal determinante seriam as alterações em padrões de distribuição de microhábitats ao longo do rio. Este pode ser um dos motivos que fizeram com que encontrássemos ictiofauna mais variável no curso principal do ribeirão Grande. Além disso, devido ao maior volume de água as espécies podem coexistir em densidades menores e espécies raras, que podem ter distribuição agregada no sistema, se tornam ainda menos susceptíveis à captura.

Uma consideração importante a respeito da variabilidade temporal é se uma comunidade alterar sua composição qual seria o estado futuro desta comunidade? Se ocorrerem variações na abundância relativa das espécies, as relações de dominância permanecem as mesmas ou ocorrem mudanças nas relações de dominância? Qual seria a composição das comunidades mais provável se ocorressem, por quaisquer motivos, alterações nas relações de dominância entre as espécies? Poderia ocorrer que em P2 por exemplo, *Neoplecostomus microps* se tornasse mais abundante que *Pareiorhina rudolfi*? Esta situação persistiria ou teria um carácter instável? Poderia ser desencadeada por uma cheia de grandes proporções? ou por qualquer alteração no padrão de entrada e transporte de sedimentos? Concordamos com MATTHEWS (1998) que acredita que em média e na escala temporal de vários anos, a maioria das comunidades de peixes ou são relativamente resistentes a mudanças ou oscilam em torno de uma condição estável.

Segundo WIENS (1984) comunidades absolutamente determinísticas ou estocásticas são extremos de um contínuo teórico, ao longo do qual as comunidades naturais devem ser dispostas. Partindo deste princípio, acreditamos que as comunidades de peixes do curso superior da bacia do ribeirão Grande se situam mais próximas de comunidades classificadas como determinísticas. A não aleatoriedade na distribuição das espécies, as distribuições complementares de espécies co-genéricas ou co-familiares e a persistência e estabilidade das comunidades ao longo de um ano foram os determinantes desta conclusão.

Estas questões são importantes do ponto de vista técnico e teórico. Para prever ou detectar impactos ambientais é necessário saber quais são as possibilidades de alteração que uma comunidade apresenta para que seja possível avaliar alterações nessas comunidades frente a impactos antrópicos. Do ponto de vista teórico, se

comunidades naturais forem relativamente persistentes ou sofrerem variações mediadas por disponibilidade de recursos ou interações competitivas, então as interpretações baseadas em modelos clássicos de ecologia de comunidades podem ser válidas para estes sistemas.

Interações competitivas

O objetivo da análise de padrões de co-ocorrência de espécies foi complementar a análise da distribuição espacial das espécies, em relação aos fatores físicos e químicos da água e fisiográficos, de cada ponto amostral. Como foi comentado por JACKSON et al. (2001), atualmente existe um consenso de que as comunidades naturais podem ser estruturadas por processos abióticos e bióticos. Sua importância relativa pode variar temporalmente ou espacialmente, em relação à escala em que o estudo foi realizado.

Como foi visto até agora, um ecótono entre tributários e curso principal foi importante para determinar os padrões mais gerais de distribuição de espécies na bacia. Foi visto também, que na zona de transição entre duas espécies com distribuição parapátrica, além dos ecótonos, interações competitivas e zonas de hibridismo poderiam ser importantes para a manutenção da parapatria (BULL, 1991). No presente trabalho não foram abordadas questões relativas a hibridismo entre diferentes espécies e somente a ocorrência de competição interespecífica será considerada.

Antes de discutirmos a importância de processos competitivos, citamos MATTHEWS (1998) que diz que a despeito da mudança de paradigma ocorrida nos anos 80 em ecologia de comunidades “há evidência substancial para sugerir que competição intra e interespecífica são importantes para (a organização de) comunidades de peixes, operando em várias escalas no espaço e no tempo”. Este autor relacionou as evidências que têm sido apresentadas para mostrar a importância de processos competitivos, como distribuições adjacentes de espécies similares.

De acordo com os resultados das simulações, existem evidências de que processos competitivos poderiam ser importantes na organização das assembléias na bacia do ribeirão Grande. À primeira vista, foi considerado que o padrão de segregação espacial entre diversas espécies co-genéricas ou co-familiares poderia ter sido gerado apenas por preferências de hábitat de cada espécie. Nas seções anteriores, estas

possibilidades foram discutidas e chegou-se à conclusão de que as espécies não se distribuíram aleatoriamente ou de maneira contínua ao longo da bacia. A questão que se faz agora é: apenas preferências ambientais e a descontinuidade ambiental do ecótono seria suficiente para manter as distribuições observadas ou interações competitivas interespecíficas seriam importantes, reforçando o efeito de variáveis ambientais?

HAIRSTON (1980) verificou que interações competitivas foram importantes para manter a distribuição de espécies de salamandras em gradientes altitudinais. A competição interespecífica foi apontada como provável fator determinante da distribuição parapátrica de duas espécies de anuros na Austrália (ODENDAAL & BULL, 1982). O mecanismo apontado pelos autores como responsável pelo padrão foi habilidade competitiva superior de uma das espécies nas áreas de sobreposição de distribuições. TAYLOR & LIENESCH (1996) acreditam que competição interespecífica foi potencialmente (*sic.*) importante para a manutenção da parapatria entre duas espécies co-genéricas de peixes na escala de uma bacia hidrográfica. As conclusões de WINSTON (1995) sobre a distribuição de pares de espécies de peixes morfologicamente similares indicaram que a competição interespecífica foi um fator que provavelmente levou à distribuição parapátrica de algumas espécies.

O problema de competição é visto na maioria das vezes como um problema de competição por exploração, neste caso espécies competem por um recurso cuja disponibilidade é limitada. A estimativa da abundância de recursos é um dos problemas para se avaliar casos de competição por exploração. Por outro lado, o conceito de competição por interferência tem um forte componente comportamental e pode ser adequado para descrever interações entre espécies de vertebrados. Acredita-se que processos competitivos de interferência têm origem em comportamentos territoriais e pode-se supor que a evolução de comportamentos territoriais interespecíficos dependa da existência de comportamento territorial intraespecífico (MILLER, 1967). Este autor concluiu que “espécies mais próximas, provavelmente terão necessidades ecológicas similares e portanto, nichos sobrepostos ou incluídos, mas também são mais predispostas a evoluir mecanismos formais (*sic.*) e reconhecíveis de interferência com menor dependência de contatos agressivos.” LOWE-McCONNELL (1999) diz que “o comportamento territorialista é, indubitavelmente, importante na limitação (*sic.*) das populações de peixes, em especial os que vivem em fendas, como os gimnotóides e

bagres de córregos da América do Sul (...)”. Esta última consideração pode ser aplicada ao caso das duas espécies de heptapterídeos *Taunayia bifasciata* e *Imparfinis minutus*, que apresentaram pouca sobreposição espacial e relações desiguais de abundância nos pontos amostrais em que foram simpátricas.

Pode-se considerar que as duas espécies de *Characidium* existentes na bacia, ou mesmo o gênero como um todo, têm como nicho uma gama de ambientes encontrados em riachos e isso pode ser conferido observando os locais de ocorrência das duas espécies (BUCKUP, 2003) onde foram registradas 12 ocorrências para *C. alipioi* e 24 para *C. lauroi* nos estados de SP e RJ. É provável que nas diferentes localidades em que as espécies foram coletadas existam riachos com tipos distintos de fisionomia. De acordo com BUCKUP (1999), este gênero é conhecido por utilizar diferentes habitats de riachos, desde poções até pequenas corredeiras, ou seja, pode ser classificado como generalista em termos de uso de habitat. Sabe-se também que espécies abundantes localmente costumam ter ampla distribuição regional (LOWE-McCONNELL, 1999) e estas foram as duas espécies mais abundantes na bacia. O hábito generalista destas espécies indica que preferência de habitat talvez não seja o único fator a determinar a distribuição destas espécies no curso superior da bacia.

Neste caso, restaria saber se espécies do gênero *Characidium* exibem comportamento territorial intraespecífico, seja para defender melhores posições para se alimentar ou áreas para reprodução. Se a resposta for positiva é bem possível que competição interespecífica por interferência possa ter evoluído neste sistema para mediar um padrão de distribuição destas duas espécies. Infelizmente, não existem registros de comportamento para estas espécies além de táticas de alimentação, distribuição espacial e período de atividade (SAZIMA, 1986; CASATTI, 1996).

Por outro lado, a segregação entre as espécies de *Astyanax* na bacia pode estar relacionada mais a preferências por habitats distintos do que a interações competitivas. De acordo com registros na literatura, *A. scabripinnis* é uma espécie típica de cabeceiras enquanto que *A. bimaculatus* é uma espécie mais generalista em termos de uso de habitat e não é uma espécie exclusiva de riachos (VILELLA et al. 2002), ou seja, o nicho fundamental das duas espécies é distinto por isso não seria necessário implicar processos competitivos para explicar sua distribuição na bacia.

Resumindo, o padrão de segregação na bacia, entre diversas espécies relacionadas, pode ser devido a dois fatores, como preferências ambientais que estariam relacionadas ao conceito de ecótono, e competição interespecífica por interferência. Das espécies analisadas, *Characidium alipioi* e *C. lauroi* e *Taunayia bifasciata* e *Imparfinis minutus* poderiam ter seus padrões de distribuição determinados ou pelo menos reforçados, por competição interespecífica. Mais informações sobre o comportamento destas espécies seriam necessárias para se inferir com mais robustez o possível papel da competição interespecífica na determinação dos padrões de segregação. Por outro lado, espécies de *Astyanax* parecem segregar habitats principalmente devido a preferências específicas de cada espécie.

Com base nessas informações podemos inferir que parte do nicho realizado destas espécies, ou seja, seu padrão de distribuição atual na bacia do ribeirão Grande, pode ter sido determinado e estar sendo mantido por processos competitivos, principalmente na zona de sobreposição de ocorrência? O problema com conclusões a respeito de competição à partir de segregação espacial é que se uma espécie exclui outra, o conceito de exclusão competitiva foi provado. Ao contrário, se as espécies coexistirem elas o fazem partilhando alguma dimensão dos recursos que não foi avaliada. Uma saída seria a observação dos padrões de distribuição destas espécies em outras bacias, com características fisiográficas similares, sujeitas a serem colonizadas pelo mesmo grupo de espécies. Comparando padrões de distribuição de uma das espécies em ausência da outra, simpatria e alopatria, é uma maneira de se reforçar conclusões à respeito de interações competitivas. Outra maneira de se verificar seria através de experimentos de exclusão/introdução de espécies para se avaliar supostas alterações de hábitos das espécies alvo em relação a situações de simpatria e alopatria.

Referências bibliográficas

AGOSTINHO, A. A.; PENCZACK, T. Populations and production of fish in two small tributaries of the Paraná River, Paraná, Brazil. **Hydrobiologia**, Amsterdam, n. 312, p. 153–166, 1995.

ALLAN, J. D. Stream ecology – Structure and function of running waters. Chapman & Hall, New York, 1995.

ANGERMEIER, P. L.; KARR, J. R. Fish communities along environmental gradients in a system of tropical streams. **Environ. Biol. Fishes**, Norwell, v. 9, n. 2, p. 117–35, 1983.

BALON, E. K.; STEWART, D. J. Fish assemblages in a river with unusual gradient (Luongo, Africa, Zaire system), reflections on river zonation, and description of another new species. **Environ. Biol. Fishes**, Norwell v. 9, n. 3–4, p. 225–252, 1983.

BARRETO, M.G.; UIEDA, V.S. Influence of the abiotic factors on the ichthyofauna composition in different orders stretches of Capivara River, São Paulo, Brazil. **Verh. Internat. Verein. Limnol.**, Stuttgart, n.26, p. 2180–2183, 1998.

BART Jr., H.B. Fish habitat association in an Ozark stream. **Environ. Biol. Fishes**, Norwell, v. 24, n.3, p.173–186, 1989.

BIZERRIL, C.R.S.F. Análise taxonômica e biogeográfica da ictiofauna de água doce do leste brasileiro. **Acta Biologica Leopoldensia**, São Leopoldo, v.16, n. 1, p. 51–80, 1994.

BIZZERIL, C.R.S.F. A ictiofauna da bacia do rio Paraíba do Sul. Biodiversidade e padrões biogeográficos. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, Curitiba, v.42, n. 2, p. 233–250, 1999.

BROWN, L. Fish communities and their associations with environmental variables, lower San Joaquin River Drainage, Califórnia. **Environ. Biol. Fishes**, Norwell, n. 57, p. 251–267, 2000.

BUCK, S.; SAZIMA, I. An assemblage of mailed catfishes (Loricaridae) in Southeastern Brazil: distribution, activity and feeding. **Ichthyol. Expl. Freshwaters**, Cornol, v. 6, n. 4, p. 625-, 1995.

BUCKUP, P.A. Sistemática e biogeografia de peixes de riacho. In: Oecologia Brasiliensis: Ecologia de peixes de riacho. Esteves, F. A. (ed.). Universidade federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 1999.

BUCKUP, P.A. (2003) Crenuchidae. In: Buckup, P.A. & Menezes, N. A. (eds.) Catálogo dos peixes marinhos e de água doce do Brasil. 2 ed. URL: <http://www.mnrj.ufrj.br/catalogo/>

BUHRNHEIN, C.M.; FERNANDES, C.C. Low seasonal variation of fish assemblages in amazonian rain forest streams. **Ichthyol. Expl. Freshwaters**, Cornol, v. 12, n. 1, p. 65–78, 2001.

BULL, C. M. Ecology of parapatric distributions. **Annu. Rev. Ecol. Syst.**, Palo Alto, v. 22, p. 19–36, 1991.

CARAMASCHI, E.P. Distribuição da ictiofauna de riachos das bacias do Tietê e do Paranapanema, junto ao divisor de águas (Botucatu, SP). Tese de Doutorado, Universidade federal de São Carlos, SP, 245 p, 1986.

CASATTI, L. Biologia e ecomorfologia dos peixes de um trecho de corredeiras no curso superior do rio São Francisco, São Roque de Minas, MG. Dissertação de Mestrado. Unesp–Campus de Botucatu, 90 p., 1996.

CASTRO, R.M.C.; CASATTI, L. The fish fauna from a small forest stream of the upper Paraná River basin, southeastern Brazil. **Ichthyol. Expl. Freshwaters**, Cornol, v. 7, n. 4, p. 337–352, 1997.

CASTRO, R.M.C.; CASATTI, L.; SANTOS, H.F.; FERREIRA, K.M.; RIBEIRO, A.C.; BENINE, R.C.; DARDIS, G.Z.P.; MELO, A.L.A.; STOPIGLIA, R.; ABREU, T. X.; BOCKMAN, F.A.; CARVALHO, M.; GIBRAN, F.Z.; LIMA, F.C.T. Estrutura e composição da ictiofauna de riachos do rio Paranapanema, sudeste e sul do Brasil. **Biota Neotropica**, Campinas, v.3, n. 1, 2003
<http://www.biotaneotropica.org.br/v3n1/pt/abstract?article+BN01703012003>

CHAPMAN, L. J.; CHAPMAN, C. A.; CHANDLER, M. Wetland ecotones as refugia for endangered fishes. **Biol. Conserv.** v.78, n. 3, p. 283–270, 1996.

CONNEL, J.H. Diversity and the evolution of competitors, or the ghost of competition past. **Oikos**, Lund, v. 35, n. 2, p. 131–138, 1980.

CONNEL, J.H. Diversity on tropical rainforests and coral reefs. **Science**. n. 199, p.1302–1309, 1978.

CONNEL, J.H.; SOUZA, W.P. On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. **The American Naturalist**, Chicago, v.121, p. 789–824, 1983.

CONNOR, E.F.; SIMBERLOFF, D. The assembly of species communities: chance or competition? **Ecology**, Washington, v. 60, n. 6, p. 1132–1140, 1979.

COWX, I.G.; LAMARQUE, P. Fishing with electricity: applications in freshwater fisheries management. Fishing News Books, Oxford, 1990, 243 p.

DIXON, K. L. Contact zones of avian congeners on the Southern great plains. **Condor**, Novo México, n. 91, p. 15–22, 1989.

EDDS, D.R. Fish assemblage structure and environmental correlates in Nepal's Gandaki river. **Copeia**, Lawrence, v.1, p. 48–60, 1993.

ERDFELDER, E.; FAUL, F.; BUCHNER, A. G-POWER A general power analysis program. **Behavioral Research, Methods, Instruments & Computer**, Austin, n. 28, p. 1–11, 1996.

ESTEVEES, K. E.; LOBÓN – CERVIÁ, J. Composition and trophic structure of a fish community of a clear water atlantic forest stream in Southeastern Brazil. **Environ. Biol. Fishes**, Norwell, n. 62, p. 429–440, 2001.

FAUSCH, K. D.; NAKANO, S.; ISHIGAKI, K. Distribution of two congeneric charrs in streams of Hokkaido island, Japan: considering multiple factors across scales. **Oecologia**, Heidelberg, n. 100, p. 1–12, 1994.

FORD, J. Hybrid zones ion Australian birds. **Emu**, Collingwood, n. 87, p.152–172, 1987.

FOX, B. J.; BROWN, J. H. Assembly rules for functional groups in North American rodent communities. **Oikos**, Lund, n. 67, p. 358–370, 1993.

FREEMAN, M.C.; CRAWFORD, M.K.; BARRET, J.C.; FACEY, D.E.; FLOOD, M.G.; HILL, J.; STOUDE, D.J.; GROSSMAN, G.D. Fish assemblage stability in a southern Appalachian stream. **Can. J. Fish. Aquat. Sci.**, Ottawa, n. 45, p. 1949–1958, 1988.

GARUTTI, W. Distribuição longitudinal da ictiofauna em um córrego da região Noroeste do estado de São Paulo, bacia do rio Paraná. **Rev. Bras. Biol.**, São Carlos, v. 48, n. 4, p. 747–759, 1988.

GASCON, C. Population and community – level analices of species ocuurences of central amazonian rainforest tadpoles. **Ecology**, Washington, v. 72, n. 5, p. 1731–1746, 1991.

GELWICK, F.P. Longitudinal and temporal comparisons of riffle and pool fish assemblages in a northeastern Oklahoma Ozark Stream. **Copeia**, Lawrence, n. 4, p. 1072–1082, 1990.

GILPIN, M.E.; DIAMOND, J.M. Factors contributing to non-randomness in species co-ocurrences on islands. **Oecologia**, Heidelberg, n.52, p.75-84, 1982.

GORMAN, O. T.; KARR, J. R.. Habitat structure and stream fish communities. **Ecology**, Washington, v. 59, n. 3, p. 507-515, 1978.

GOTELLI, N.J.; ENTSMINGER, G. EcoSim: Null models software for ecology. (2001) Version 7.0 Acquired Intelligence Inc. & Kesey–Bear. [Http://homepages.togheter.net/~gentsmin/ecosim.htm](http://homepages.togheter.net/~gentsmin/ecosim.htm).

GROSSMAN, G.D.; DOWD, J.F.; CRAWFORD, M. Assemblage stability in stream fishes: a review. **Environmental Management**., Nova Yorque, v. 14, n.5, p. 661–671, 1990.

GROSSMAN, G.D.; MOYLE, P.B.; WHITTAKER JR., J.O. Stochasticity in structural and functional characteristics of an Indiana stream fish assemblage: a test of community theory. **The American Naturalist**, Chicago, v. 120, n. 4, p.423–454, 1982.

HAIRSTON, N. G. The experimental test of an analysis of field distributions: competition in terrestrial salamanders. **Ecology**, Washington, v. 61, n. 4, p. 817–826, 1980.

INGER, R.F.; COLWELL, R.K. Organization of contiguous communities of amphibians and reptiles in Thailand. **Ecol. Monogr.**, Washington, v. 47, p. 229-253, 1977.

JACKSON, D.A.; PERES-NETO, P.R.; OLDEN, J. What controls who is where in freshwater fish communities—the roles of biotic, abiotic and spatial factors. **Can. J. Fish. Aquat. Sci.**, Ottawa, n. 58: 157–170, 2001.

JAMES, C.D. Spatial and temporal variation in structure of a diverse lizard assemblage in arid Australia. *In: Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives*. Laurie J. Vitt and Eric R. Pianka (eds.). Princeton University press, Princeton, New Jersey. 1994.

KEY, K. H. L. Species, parapatry, and the morabine grasshoppers. **Syst. Zool.**, Londres, n. 30, p. 425–458, 1971.

LEMES, E.M.; GARUTTI, V. ictiofauna de poção e rápido em um córrego de cabeceira da bacia do alto rio Paraná. **Comun. Mus. Ciênc. Tecnol. PUCRS, Sér. Zool.**, Porto Alegre. v. 15, n. 2, p. 175–199, 2002.

LOWE – McCONNEL, R.H. Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo, 1999, 534 p.

LUIZ, E.A., AGOSTINHO, A.A., GOMES, L.C. & HAHN, N.S. Ecologia trófica de peixes em dois riachos da bacia do rio Paraná. **Brazil. J. Biol.**, São Carlos, v. 58, n.2, p.273–285, 1998.

MANLY, B. F. J. Multivariate statistical methods - a primer. 2 ed. London. Chapman & Hall, 1994, 215p.

MANLY, B.F.J. Randomization and Monte Carlo methods in biology. Chapman & Hall, Londres, 1991, p. 280 p.

MARTIN–SMITH, K. M. Relationships between fishes and habitat in rainforest streams in Sabah, Malaysia. **J. Fish Biol.**, Oxford, n.52, p. 458–482, 1998.

MATTHEWS, W. J. Patterns in freshwater fish ecology. Chapman & Hall: New York, 1998.

MATTHEWS, W.J. Fish faunal breaks and stream order in the eastern and central United States. **Environ. Biol. Fishes.**, Norwell, n. 17, p. 81–92, 1986.

MATTHEWS, W.J. Fish faunal structure in an Ozark stream: stability, persistence and a catastrophic flood. **Copeia**, Lawrence, n.2, p. 388–397, 1986.

MATTHEWS, W.J. Spatial and temporal variation in fishes of riffle habitats: a comparison of analytical approaches for the Roanoke river. **Am. Midl. Nat.**, Notre Dame, v. 124, p.31–45, 1990.

MATTHEWS, W.J., CASHNER, R.C., GELWICK, F.P. Stability and persistence of fish faunas and assemblages in three Midwestern streams. **Copeia**, Lawrence, n. 4, p. 945–955, 1988.

MAY, R.M. The search for patterns in the balance of nature: advances and retreats. **Ecology**, Washington, v.67, n.5, p. 1115–1126, 1986.

MAZZONI, R.; FENERICH-VERANI, N.; CARAMASCHI, E.P. Electrofishing as a sampling technique for coastal stream fish population and communities in the southeast of Brazil. **Rev. Bras. Biol.**, São Carlos, v. 60, n.2, p. 205-216, 2000.

MAZZONI, R.; LOBÓN - CERVIÁ, J. Longitudinal structure, density and production rates of a neotropical stream fish fish assemblage: the river Ubatiba in the Serra do mar, southeast Brazil. **Ecography**, Oxford, v. 23, n. 5, p. 588–602, 2001.

MEADOR, M.R.; MATTHEWS, W.J. Spatial and temporal patterns in fish assemblage structure of an intermittent Texas stream. **Amer. Midl. Nat.**, Notre Dame, v. 127, p. 106–114, 1992.

MEFFE, G. K.; BERRA, T.M. Temporal characteristics of fish assemblage structure in an Ohio stream. **Copeia**, Lawrence, n.3, p. 684–690, 1988.

MEFFE, G.K.; SHELDON, A.L. The influence of habitat structure on fish assemblage composition in nsoutheastern blackwater streams. **Amer. Midl. Nat.**, Notre Dame, v.120, n. 2, p. 225–240, 1988

MILLER, R. S. Pattern and process in competition. **Adv. Ecol. Res.**, Londres, n. 4, p. 1–69, 1967

MINSHALL, G.W.; CUMMINS, K.W.; PETERSEN, R.C.; CUSHING, C.E.; BRUNS, D.A.; SEDELL, J.R.; VANNOTE, R.L. Development in stream ecosystem theory. **Can. J. Fish. Aquat. Sci.**, Ottawa, n.42, p.1045–1055, 1980.

NAIMAN, R. J.; DECAMPS, H.; The ecology of interfaces: riparian zones. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, Palo Alto, n. 28, p. 621–658, 1997.

NORTON, S.F.; LUCZOVICH, J.J.; MOTTA, P.J. The role of ecomorphological studies in the comparative biology of fishes. **Environm. Biol. Fishes**, Norwell, n.44, p. 287-304, 1995

ODENDAAL, F.J.; BULL, C.M. A parapatric boundary between *Ranidella signifera* and *R. riparia* (Anura: Leptodactylidae) in South Australia. **Austr. J. Ecol.**, Victoria, n. 30, p. 49–57, 1982.

OSBORNE, L. L.; WILEY, M. J. Influence of tributary spatial position on the structure of warmwater fish communities. **Can. J. Fish. Aquat. Sci.** Ottawa, n. 49, p.671–681, 1992.

PALMER, M.W. Putting things in even better order: the advantages of canonical correspondence analysis. **Ecology**, Washington, v. 74, n. 8, p. 2215–2230, 1990.

PERES-NETO, P.R., BIZERRIL, C.R.S.F., IGLESIAS, R. An overview of some aspects of river ecology: a case study on fish assemblages distribution in an eastern Brazilian coastal river. In: *Oecologia Brasiliensis. Estrutura, funcionamento e manejo de ecossistemas Brasileiros*. Esteves, F.A. (ed.), 1995, p.317-334.

PERES–NETO, P. R. Estrutura De comunidades de peixes ao longo de um gradiente lótico de um rio costeiro do leste brasileiro. (rio Macacu, RJ). Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 87 p., 1995.

PETERMAN, R.M. The importance of reporting statistical power: the forest decline and acidic deposition example. **Ecology**, Washington, v. 71, n.5, p. 2024–2027, 1990.

PIANKA, E. R. The interface between climate and vegetation. *In: Evolutionary Ecology*. 5 ed. Harper & Collins, 1994, 486 p.

PIANKA, E.R. Guild structure in desert lizards. **Oikos**, Lund, v.35, p. 194–201, 1980.

PUSEY, B.J.; ARTHINGTON, A.H.; READ, M.G. Spatial and temporal variation in fish assemblage structure in the Mary river, south – eastern Queensland: the influence of habitat structure. **Environ. Biol. Fishes**, Norwell, v. 37, p. 355–380, 1993.

RAHEL, F.J.; LYONS, J.D.; COCHRAN, P.A. Stochastic or deterministic regulation of assemblage structure? it may depend on how the assemblage is defined. **The American Naturalist**, Chicago, v.124, n.4, p. 593–589, 1984.

ROSS, S.T. Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies. **Copeia**, Lawrence, n.2, p. 352–358, 1986.

ROUGHGARDEN, J. Competition and theory in community ecology. **The American Naturalist**, Chicago, v. 122, n. 5, p. 583–601, 1983.

SAZIMA, I. Similarities in feeding behavior between some marine and freshwater fishes in two tropical communities. **J. Fish Biol.**, Oxford, n. 29, p. 53–65, 1986.

SCHIEMER, F.; ZALEWSKY, M. The importance of riparian ecotones for diversity and productivity of riverine fish communities. **Neth. J. Zool.**, Leiden, v. 42, n. 2–3, p. 323–325, 1992.

SCHLOSSER, I.J. Fish community structure and function along two habitat gradients in a headwater stream. **Ecol. Monogr.**, Washington, v. 54, n. 4, p. 395–414, 1982.

SCHOENER, T. W. Resource partitioning in ecological communities. **Science**, Washington, n.18, p. 27–39, 1974.

SEVERI, W.; HICKSON, R.G.; MARANHÃO, T.C.F. Use of electric fishing for fish fauna survey in southern Brazil. **Braz. J. Biol.** São Carlos, v. 55, n. 4, p. 651–660, 1995.

SILVANO, R.A.M.; AMARAL, B.D., OYAKAWA, O.T. Spatial and temporal patterns of diversity and distribution of the upper Juruá river fish community (Brazilian Amazon). **Environ. Biol. Fishes**, Norwell, v. 57, p. 25–35, 2000.

SMITH, T. B.; WAYNE, R. K.; GIRMAN, D. J.; BRUFORD, M.W. A role for ecotones in generating rainforest biodiversity. **Science**, Washington, n. 276, p. 1855–1857, 1997.

SOKAL, R. R.; ROHLF, F. J. Biometry- the principles and practice of statistics in biological research. 3 ed. New York. W.H. Freeman, 1998, 887p.

STAZNER, B.; HIGLER, B. Questions and comments on the River Continuum Concept. **Can. J. Fish. Aquat. Sci.**, Ottawa, v. 42, p. 1038–1044, 1985.

STONE, L.; ROBERTS, A. The checkerboard score and species distributions. **Oecologia**, Heidelberg, n.85, p. 74–79, 1990.

TAYLOR, C.M., WINSTON, M.R., MATTHEWS, W.J. Temporal variation in tributary and mainstem fish assemblages in a great plains stream system. **Copeia**, Lawrence, n. 2, p. 280–289, 1996.

TAYLOR, C.M.; LIENESCH, P.W. Regional parapatry of the congeneric cyprinids *Lythrurus snelsoni* and *L. umbratilis*: species replacement along a complex environmental gradient. **Copeia**, Lawrence, n. 2, p. 493–497, 1996.

TER BRAAK, C.J.F. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. **Ecology**, Washington, v. 67, n. 5, p. 1167–1179, 1986.

UIEDA, V. S.; CASTRO, R. M. C. Coleta e fixação de peixes de riacho. *In*: Caramaschi, E.P. Mazzoni, R. & P. R. Peres – Neto (eds.) *Ecologia de Peixes de Riachos*. Série Oecologia Brasiliensis, vol. VI. PPGE–UFRJ, Rio de Janeiro, Brasil, 1999.

UIEDA, V.S.; BARRETO, M.G. Composição da ictiofauna de quatro trechos de diferentes ordens do rio capivara, bacia do Tietê, Botucatu, São Paulo. **Rev. Brasil. Zool.**, Juíz de Fora, v. 1, n. 1, p. 55–67, 1999.

UIEDA, V.S.; BUZZATO, P., KIKUCHI, R.M. Partilha de recursos alimentares em peixes em um riacho de Serra do Sudeste do Brasil. **An. Acad. Bras. Ci.**, Rio de Janeiro, v. 69, n. 2, p. 243–252, 1997.

UIEDA, V.S.; UIEDA, W. Species composition and spatial distribution of a stream fish assemblage in the east coast of Brazil: comparison of two field study methodologies. **Braz. J. Biol.** São Carlos, v. 61, n. 3, p. 377–388, 2001.

VANNOTE, R. L., MINSHAL, G. W., CUMMINS, K. W., SEDELL, J. R., CUSHING, C. E. The River Continuum Concept. **Can. J. Fish. Aquat. Sci.**, Ottawa, v. 37, p. 130-137, 1980.

WIENS, J. A. On understanding a non–equilibrium world: myth and reality in community patterns and process. *In*: Ecological communities: conceptual issues and the evidence. Princeton University press. New Jersey, 1984, 613 p.

WILLIAMS, S. E.; MARSH, H. Changes in small mammal assemblage structure across a rain forest/ open forest ecotone. **J. Trop. Ecol.**, Cambridge, n. 14, p. 187–198, 1998.

WINEMILLER, K. Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. **Ecol. Monographs.**, Washington, v.61 n.4, p.343–365, 1991.

WINEMILLER, K.O.; KELSO-WINEMILLER, L.; BRENKERT, A.L. Ecomorphological diversification and convergence in fluvial cichlid fishes. **Environ. Biol. Fishes**, Norwell, n. 44, p. 235–261, 1995.

WINSTON, M.R. Co–occurrence of morphologically similar species of stream fishes. **The American Naturalist**, Chicago, v. 145, n. 4, p. 527–545, 1995.

YANT, P.R.; KARR, J.R.; ANGERMEIER, P.L. Stochasticity in stream fish communities: an alternative interpretation. **The American Naturalist**, Chicago, v. 124, n. 4, p. 573–582, 1984.

Figuras e tabelas

Tabela 1. Localização dos pontos amostrais em coordenadas geográficas, riacho em que o ponto amostral está situado e altitude do ponto amostral.

riacho	ponto	altitude (m)	Localização	
ribeirão do Cachoeirão	P1	1793	22° 45,535' S	45° 30,917' W
ribeirão do Cedro	P2	900	22° 45,027' S	45° 27,965' W
ribeirão do Cedro	P3	671	22° 46,084' S	45° 27,828' W
ribeirão da Cajarana	P5	652	22° 46,110' S	45° 27,860' W
ribeirão do Ferraz	P6	630	22° 47,082' S	45° 28,170' W
ribeirão Grande	P7	611	22° 48,110' S	45° 26,934' W
ribeirão Grande	P8	577	22° 48,995' S	45° 25,368' W
ribeirão Grande	P9	538	22° 50,891' S	45° 21,256' W

Tabela 2. Atributos utilizados na caracterização de hábitat nas unidades amostrais.

característica	classe	código	
profundidade	0 - 30	raso	a
	30 - 100	moderado	b
	>100	fundo	c
corrente	<0,05	muito lento	d
	0,05 - 0,2	lento	e
	0,2 - 0,4	moderado	f
	0,4 - 1,0	rápido	g
	> 1,0	torrente	h
tipo de fundo	< 0,05	argila	i
	0,05 - 0,2	areia	j
	2,0 - 10,0	cascalho	k
	10,0 - 100,0	seixo	l
	100,0 - 300,0	pedra	m
	> 300	matacão	n
adicionais	leito de rocha		o
	vegetação		p
	lodo		q

Tabela 3. Valores de heterogeneidade de hábitat. Nas colunas estão os valores do índice de Shannon para diferentes características do hábitat e para algumas combinações de características ambientais.

	hábitat	tipo de fundo	profundidade	velocidade da corrente	velocidade da corrente e profundidade	tipo de fundo e velocidade da corrente	tipo de fundo e profundidade
P2	2,15	1,30	0,68	1,18	1,62	1,94	1,68
P3	2,11	1,26	0,52	1,25	1,58	1,95	1,58
P5	2,18	1,34	0,69	1,25	1,65	1,99	1,69
P6	1,78	0,69	0,41	0,93	1,37	1,50	1,25
P7	2,01	0,94	0,69	1,09	1,59	1,71	1,50
P8	1,91	0,47	0,69	1,29	1,68	1,57	1,27

Tabela 4. Valores médios das variáveis físicas e químicas da água e fisiográficas, para os pontos amostrais na bacia do ribeirão Grande. Os espaços em branco significam que a variável não foi amostrada no ponto em questão.

ponto	riacho	altitude (m)	condutividade ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	temperatura ($^{\circ}\text{C}$)	O ₂ dissolvido	pH	largura (m)	profundidade (cm)
P1	Rib. Cachoeirão	1793	3,50	14,72	9,59	6,61	2,25	20,78
P2	Rib. do Cedro	900	9,29	17,25	10,58	7,65	2,84	30,88
P3	Rib. do Cedro	671	10,85	18,01	10,10	7,77	3,03	20,54
P4	Rib. Cajarana		8,51	17,64	9,35	7,65		
P5	Rib. Cajarana	652	7,00	18,55	11,51	7,40	6,35	25,92
P6	Rib. do ferraz	630	14,92	19,40	10,29	7,81	2,27	21,68
P7	Rib. Grande	611	16,63	18,50	9,67	7,45	10,87	30,55
P8	Rib. Grande	577	17,75	18,46	10,03	7,58	12,79	31,96
P9	Rib. Grande	538	18,24	20,24	8,78	7,21	8,29	99,07

Tabela 5. Resultados da análise de correspondência canônica, realizada com os pontos amostrais, variáveis físicas, químicas e fisionômicas das unidades amostrais e abundância relativa das espécies.

	eixo 1	eixo 2
autovalores	0,81	0,36
variância explicada por eixo	48,8	21,6
variância explicada acumulada	48,8	70,3
<i>correlações intra-set</i>		
condutividade	0,903	0,187
temperatura	0,259	-0,463
altitude	-0,637	0,668
profundidade media	0,713	0,226
largura media	0,881	-0,21

Tabela 6. Resultado das regressões lineares realizadas entre diversidade de espécies de peixes (DEP) e diversidade de habitat (DH).

	Equação	r^2	α
DH x DEP	DEP = 6,05 - 2,18 DH	0,373	0,145 ^{ns}
tipo de fundo x DEP	DEP = 2,18 - 0,5 TF	0,099	0,491 ^{ns}
profundidade x DEP	DEP = 2,08 - 0,602 PROF	0,054	0,616 ^{ns}
corrente & profundidade x DEP	DEP = 5,67 - 2,58 CORRPROF	0,405	0,125 ^{ns}
fundo & corrente x DEP	DEP = 3,31 - 0,96 FUNCORR	0,207	0,305 ^{ns}
fundo & profundidade x DEP	DEP = 3,14 - 0,96 FUNPROF	0,139	0,410 ^{ns}

DH, diversidade de hábitat; DEP, diversidade de espécies de peixes; TF, tipo de fundo; PROF, categorias de profundidade; CORRPROF, categorias de velocidade da corrente e profundidade combinadas; FUNCORR, categorias de tipo de fundo e velocidade de corrente combinadas e FUNPROF, categorias de tipo de fundo e profundidade combinadas.

Tabela 7. Poder do teste de regressões lineares, calculado para três tamanhos de efeito.

α	efeito	Poder
0,05	0,35	0,2025
0,05	0,15	0,1150
0,05	0,02	0,0585

Tabela 8. Médias do coeficiente de variação calculada para diferentes escalas de amostragem.

zona	CV %	riacho	CV %	ponto	CV %
tributários	76	ribeirão do Cedro	44.9	P2	43.4
				P3	56.2
		ribeirão da Cajarana	86.5	P4	30.2
				P5	35.7
curso principal	114.7	córrego do Ferraz	78.4	P6	78.4
				ribeirão Grande	114.7

Tabela 9. Valores do coeficiente de correlação de Kendall, calculado em diferentes escalas espaciais na bacia do ribeirão Grande. A1...An representam as amostragens e o valor entre parênteses é a probabilidade associada à estatística.

ZONA				RIACHO				PONTOS			
Tributários				ribeirão do Cedro				P2			
	A2	A3	A4		A2	A3	A4		A2	A3	A4
A1	0,54 (0,000)	0,62 (0,000)	0,50 (0,001)	A1	0,81 (0,005)	0,67 (0,021)	0,69 (0,016)	A1	0,91 (0,063)	0,91 (0,063)	0,91 (0,063)
A2		0,81 (0,000)	0,63 (0,000)	A2		0,74 (0,010)	0,89 (0,002)	A2		1,00 (0,042)	1,00 (0,042)
A3			0,57 (0,000)	A3			0,89 (0,002)	A3			1,00 (0,042)
A4				A4				A4			
				ribeirão da Cajarana				P3			
					A2	A3	A4		A2	A3	A4
				A1	0,74 (0,000)	0,62 (0,000)	0,65 (0,000)	A1	0,84 (0,008)	0,58 (0,067)	0,69 (0,031)
				A2		0,68 (0,000)	0,71 (0,000)	A2		0,55 (0,083)	0,65 (0,040)
				A3			0,56 (0,001)	A3			0,95 (0,003)
				A4				A4			
				ribeirão do Ferraz				P7			
Curso principal					A2	A3	A4		A2	A3	A4
A1				A1	0,27 (0,108)	0,54 (0,001)	0,48 (0,004)	A1	0,35 (0,009)	0,02 (0,879)	0,15 (0,257)
A2	0,32 (0,012)	0,29 (0,022)	0,27 (0,034)	A2		0,50 (0,003)	0,52 (0,002)	A2		0,26 (0,055)	0,03 (0,832)
A3		0,33 (0,009)	0,23 (0,07)	A3			0,47 (0,005)	A3			0,16 (0,233)
A4			0,27 (0,032)	A4				A4			
				ribeirão Grande				P8			
					A2	A3	A4		A2	A3	A4
				A1	0,32 (0,012)	0,29 (0,022)	0,27 (0,034)	A1	0,35 (0,078)	0,69 (0,001)	0,43 (0,032)
				A2		0,33 (0,009)	0,23 (0,07)	A2		0,25 (0,219)	0,79 (0,0001)
				A3			0,27 (0,032)	A3			0,35 (0,080)
				A4				A4			

Tabela 10. Resultados das simulações realizadas com os índices de co-ocorrência de espécies. Na primeira coluna está o tipo de restrição escolhido para os totais das colunas. Nas demais colunas estão os índices, a respectiva probabilidade e quando esta foi significativa apresentamos o “tamanho do efeito padronizado” (SES) em unidades de desvio padrão. Na coluna do índice, entre parênteses está a média dos valores simulados.

total das colunas	pares checkerboard	p	escore C	p	SES	V - ratio	p	SES
equiprovável	122,00 (211,11)	x	1,054 (1,656)	x	x	8,252 (0,99877)	0,0000***	11,55357
proporcional	x	x	x	x	x	8,252 (5,288)	0,0418*	1,86657
fixo	122,00 (130,085)	x	1,054 (0,978)	0,0058***	3,23417	x	x	x



Figura 2.



Figura 3.



Figura 4.



Figura 5.



Figura 6.



Figura 7.



Figura 8.



Figura 9.

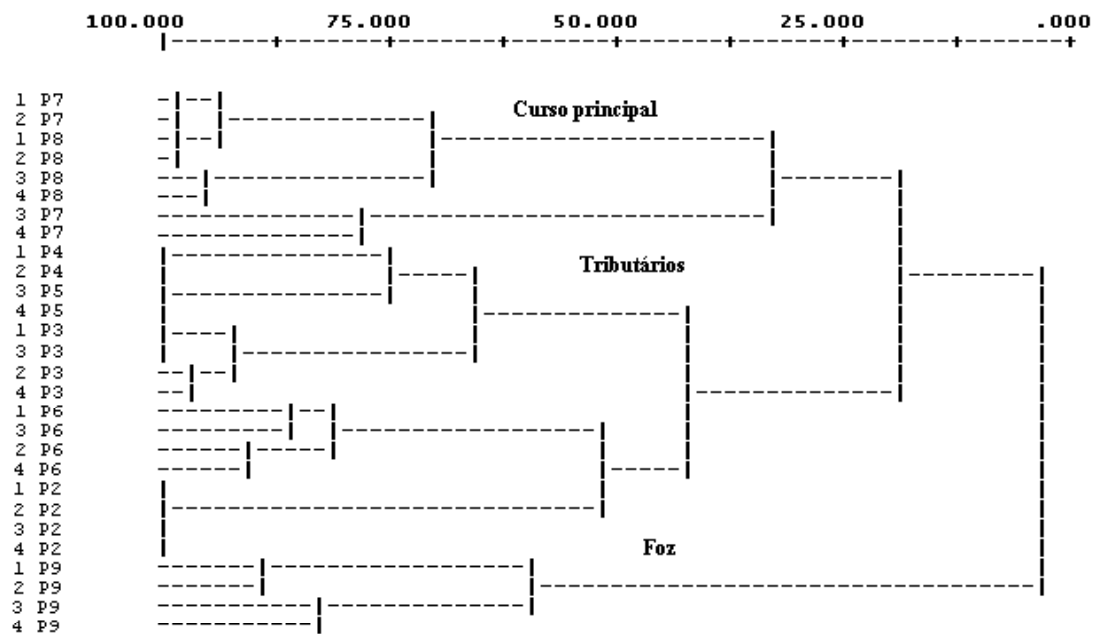


Figura 10. Dendrograma que apresenta as relações de similaridade entre cada combinação de ponto e época de amostra. A medida de similaridade foi o índice de Sorensen e o método de agrupamento foi UPGMA. Os números ao lado dos pontos correspondem à época de amostra: 1) inverno, 2) primavera, 3) verão e 4) outono.

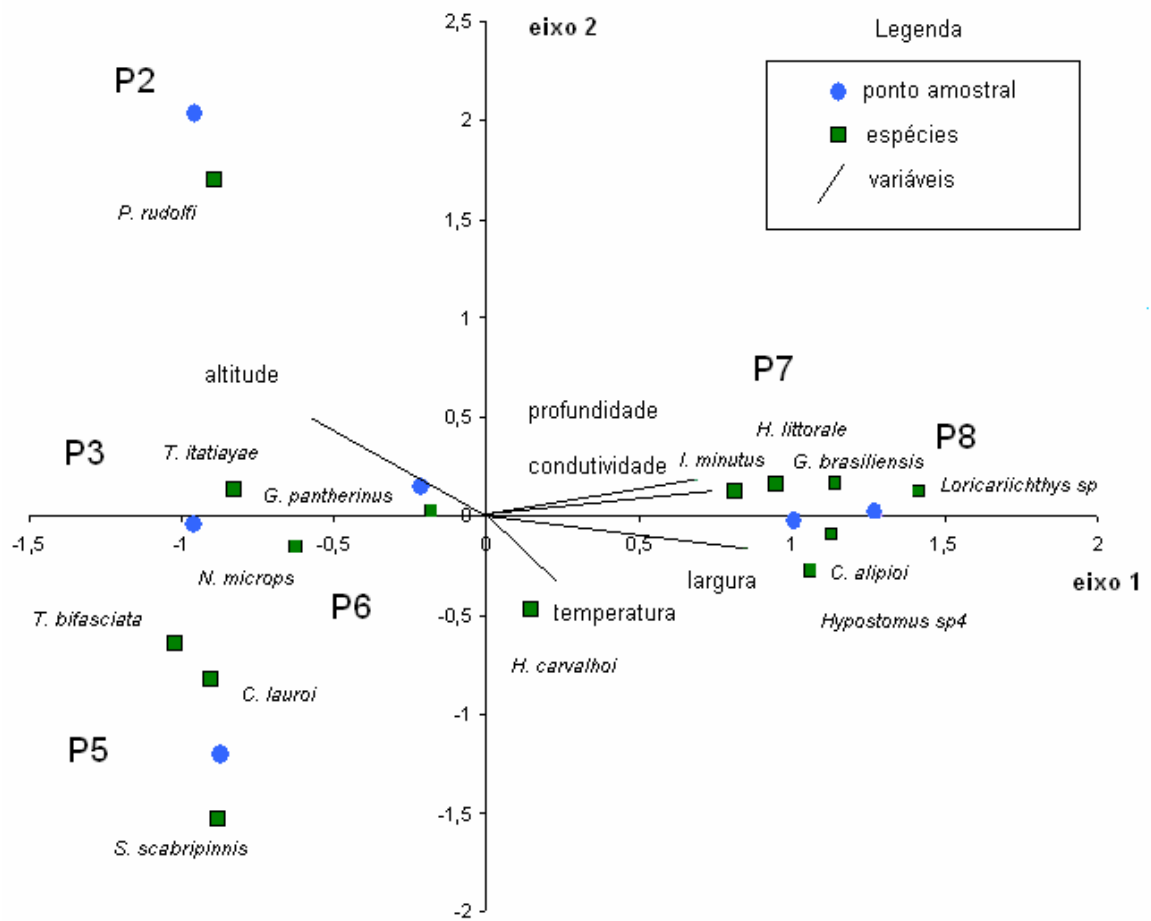


Figura 11. Gráfico com os dois eixos primeiros de uma análise de correspondência canônica. O primeiro eixo está na horizontal.

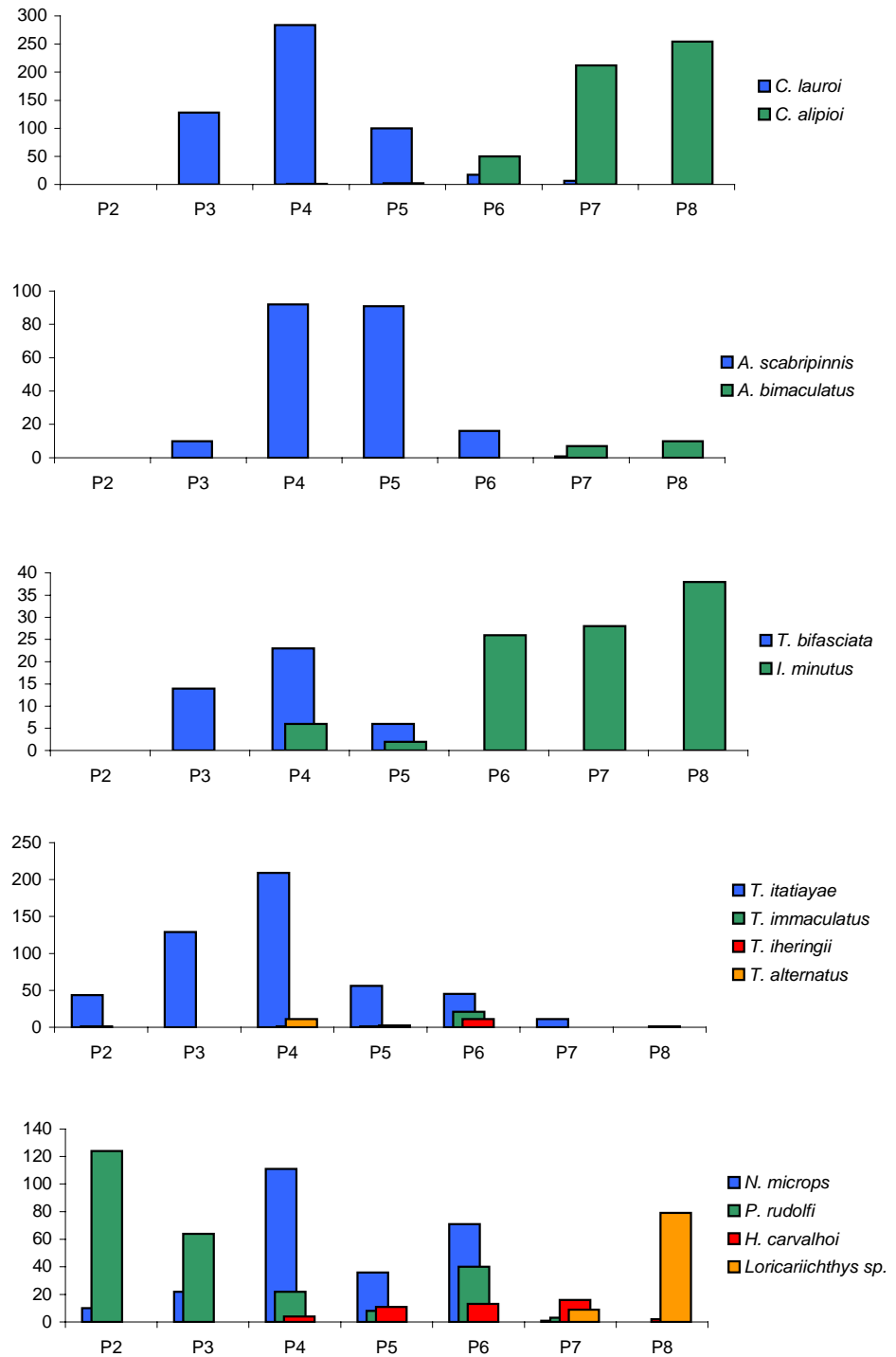


Figura 12. Abundância relativa de espécies similares na bacia do ribeirão Grande.

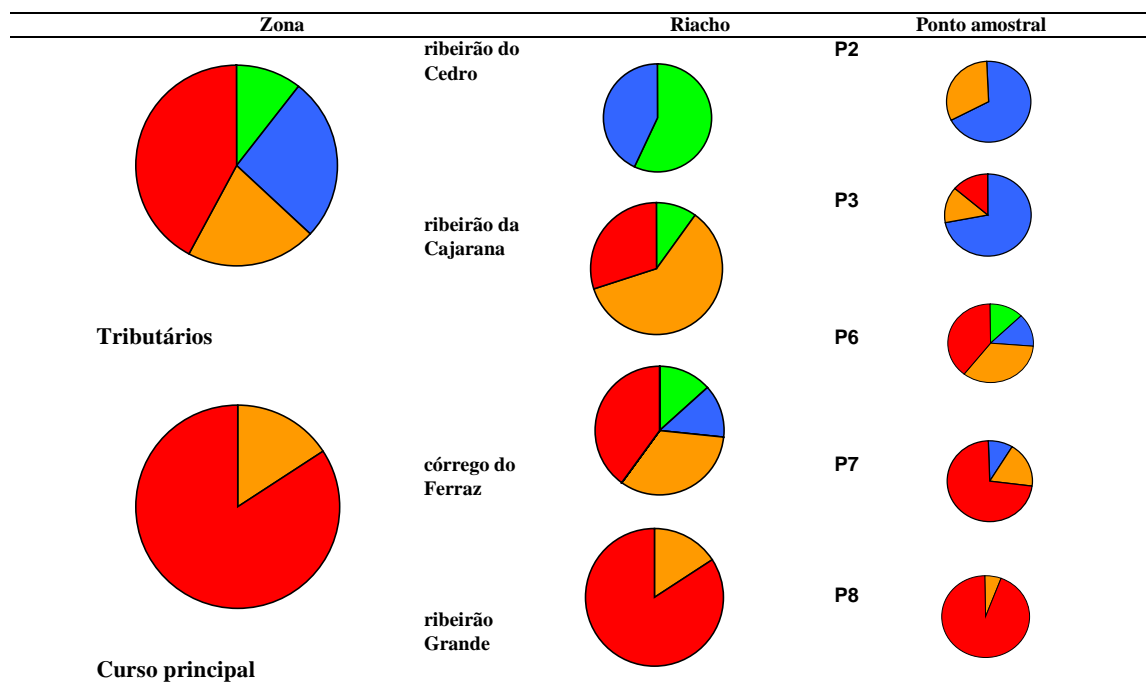


Figura 13. Percentagem de espécies em diferentes classes de estabilidade, de acordo com valores do coeficiente de variação. A cor verde indica espécie altamente estável e a cor azul moderadamente estável, a cor laranja indica moderadamente variável e finalmente a cor vermelha indica altamente variável. A dimensão vertical da figura indica a posição relativa da unidade amostral e a dimensão horizontal indica a escala da análise, pontos amostrais, riachos e zona, representada por tributários e curso principal.

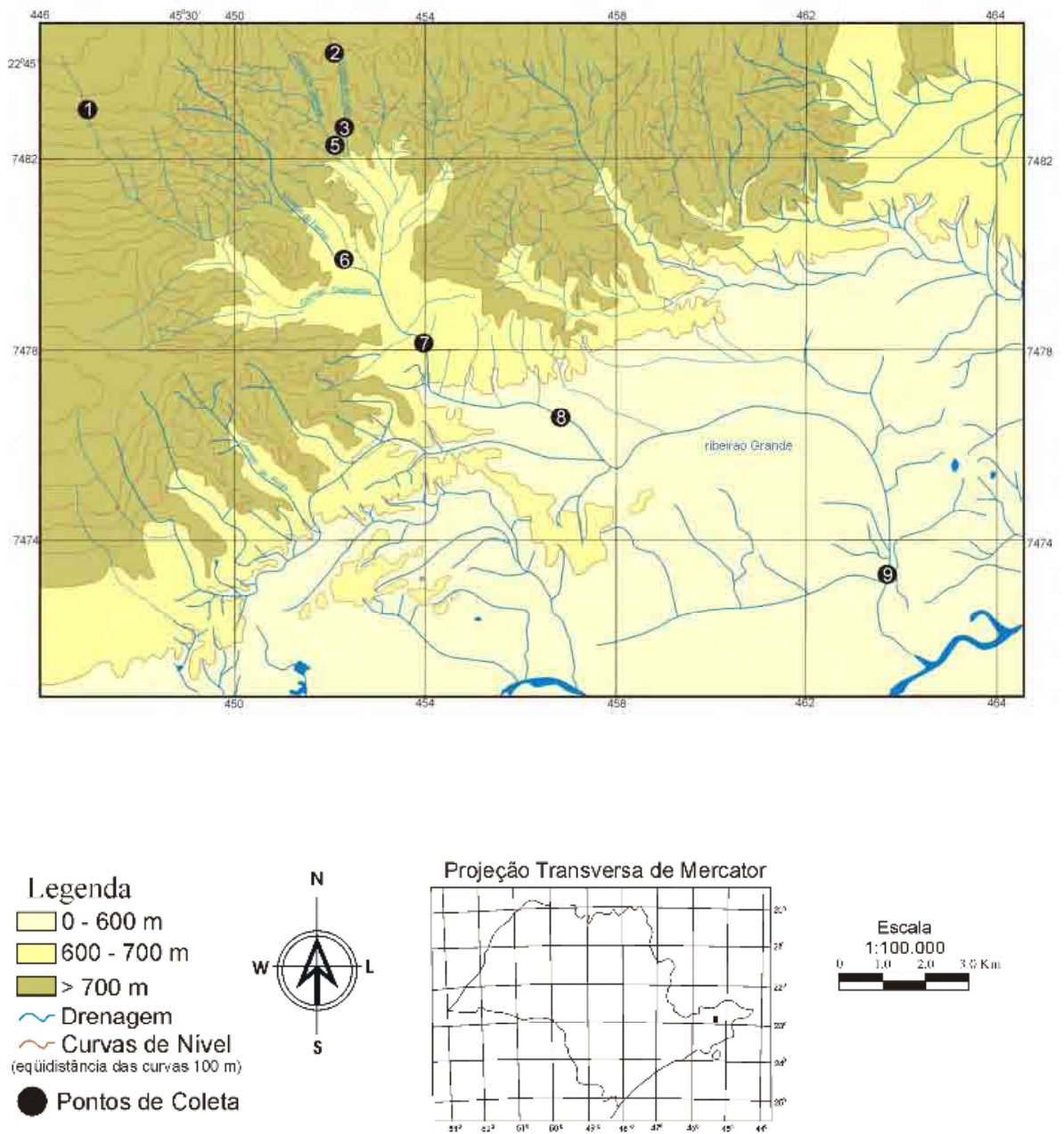


Figura 1. Mapa da bacia do ribeirão Grande mostrando os pontos amostrais e as zonas de encosta, piemonte e planície.

Capítulo 2. USO DE RECURSOS ALIMENTARES PELAS ESPÉCIES DE PEIXES DA BACIA DO RIBEIRÃO GRANDE, PINDAMONHANGABA, SP.

Introdução

A região Neotropical é conhecida por sua grande diversidade de espécies de peixes de água doce. Esta diversidade se reflete nas adaptações desta ictiofauna para explorar diferentes tipos de alimentos. WINEMILLER (1991) mencionou algumas especializações tróficas em peixes sulamericanos. Essas especializações não são encontradas em peixes de regiões temperadas e entre elas podemos apontar espécies comedoras de frutas, carnívoros especializados em arrancar pedaços da musculatura de outros peixes como as piranhas, comedores de escamas e muco e raspadores de algas (WINEMILLER, 1991).

De maneira geral, os ecossistemas mais conhecidos do Brasil em relação a ictiofauna são os rios da planície de inundação da bacia do Paraná-Paraguai e da bacia

Amazônica. Muitas das informações mais difundidas sobre alimentação dizem respeito aos peixes que se alimentam de frutos na floresta inundada da bacia Amazônica (GOULDING, 1980) e às espécies detritívoras da bacia do Paraná-Paraguai (LOWE-McCONNELL, 1999). Como foi observado por ESTEVES & ARANHA (1999), a maioria das observações de relações tróficas entre as espécies foi realizada em rios de grande porte e pode-se questionar se as conclusões obtidas neste sistema podem ser extrapoladas para riachos de pequeno porte.

Um conceito muito comum em estudos de alimentação de peixes tropicais é a plasticidade alimentar das espécies. GERKING (1994) propôs o termo “adaptabilidade trófica,” para designar a capacidade dos peixes aproveitarem o recurso alimentar mais abundante em dado período de tempo. Vários trabalhos conduzidos em riachos mostram que invertebrados bentônicos são a base da alimentação de diversas espécies. LOWE-McCONNELL (1999), também se refere aos insetos e suas larvas e ninfas aquáticas como odonata, efemeroptera e díptera como importantes recursos em riachos tropicais.

Vários estudos apontam que larvas aquáticas estão entre os itens alimentares mais importantes em riachos tropicais. ORTÁZ (1992) verificou que larvas aquáticas de dípteros foram os organismos mais consumidos por três espécies de caracídeos e um poecilídeo num riacho de montanha na Venezuela. Os resultados obtidos por ARANHA et al. (1998) também mostraram a importância do item classificado como insetos aquáticos imaturos na dieta da maioria das espécies analisadas. Outro estudo que mostra de maneira inequívoca a importância de insetos aquáticos, ou seja autóctones, na dieta de peixes de riacho foi realizado por UIEDA et al. (1997), em seus resultados pode-se visualizar a preponderância desta categoria sobre outras como insetos terrestres e aranhas. CASTRO & CASATTI (1997) também encontraram que dois terços dos itens alimentares, consumidos por peixes num pequeno riacho de floresta no sudeste brasileiro, eram de origem autóctone, entre eles larvas aquáticas de insetos. A preponderância de insetos aquáticos na dieta de peixes de um riacho da bacia do Alto-Paraná também foi registrada por CASATTI (2002).

A variação sazonal na dieta dos peixes é considerada uma característica das regiões tropicais. Frequentemente, o regime de chuvas provoca mudanças nas condições ambientais que vão alterar o suprimento de alimento, a eficácia com que as diferentes

espécies o utilizam e as relações inter e intra-específicas, como competição e predação (ARANHA & ESTEVES, 1999). ESTEVES (1996) verificou que uma das espécies de *Astyanax* estudadas teve sua dieta diretamente influenciada pela sazonalidade. Não obstante, apenas uma entre 17 espécies capturadas por COSTA (1987), num riacho costeiro, apresentou variação sazonal na dieta. ESTEVES & LOBÓN-CERVIÁ (2001) não encontraram variação sazonal na dieta de peixes de um riacho de águas claras.

Além da variação sazonal, a dieta e atividade alimentar podem variar em relação ao tipo de habitat considerado. COSTA (1987) encontrou que recursos como artrópodes e restos vegetais foram mais abundantes no trecho superior do riacho, com densa cobertura vegetal, em comparação com um trecho inferior cujas margens apresentavam vegetação arbustiva. Segundo CASATTI (2002), o número de espécies em diferentes guildas tróficas aumentou do trecho superior para o trecho inferior de um riacho na bacia do Alto-Paraná, sendo que apenas duas espécies, um perifitívoro e um invertívoro, foram mais abundantes no trecho superior. A adição de microhabitats ao longo do riacho poderia ser responsável por este padrão, pois proporcionaria mais locais de alimentação para as espécies.

A partilha de recursos em comunidades naturais é um tema frequentemente abordado em estudos ecológicos. Pode-se dizer que um dos objetivos da ecologia é determinar como diferentes espécies convivem numa mesma comunidade, ou seja, como elas repartem os recursos disponíveis, sejam eles espaço, alimento ou tempo. No entanto, segundo SCHOENER (1974), o objetivo de grande parte dos estudos realizados foi verificar a ocorrência de competição interespecífica, ou como as espécies se organizam em comunidades para minimizar os efeitos negativos da competição. Partindo do princípio da exclusão de Gause, pode-se assumir que duas espécies não podem coexistir por muito tempo se utilizarem os mesmos recursos da mesma maneira.

Numa assembléia de peixes de um riacho de serra, UIEDA et al. (1997) encontraram diversos casos de sobreposição alimentar, no entanto uma análise detalhada da distribuição espacial das espécies indicou que estas apresentaram diferenças que podem estar relacionadas à redução de competição interespecífica por alimento. Num estudo sobre loricarídeos, BUCK & SAZIMA (1995) também encontraram segregação espacial e similaridade de dieta. Neste caso, a ocupação espacial diferenciada minimizou interações

competitivas entre espécies com alta similaridade na dieta. ARANHA et al. (1993) encontraram grande sobreposição alimentar entre duas espécies de *Corydoras*, porém, não indicaram competição como causa deste padrão. A homogeneidade dos conteúdos estomacais e as semelhanças inter e intra específicas na dieta levaram os autores a crerem que se tratavam de recursos alimentares abundantes, que não seriam alvo de competição por alimento.

ROSS (1986) realizou uma revisão sobre partilha de recursos em peixes e concluiu que a alimentação foi a dimensão de nicho mais importante para comunidades de peixes, em seguida citou a partilha de hábitat e de tempo de atividade. Os trabalhos mencionados acima apontam para uma situação diferente, com espécies que geralmente se alimentam de poucos itens abundantes. Em riachos, a ocupação espacial, tanto de macro como de micro-hábitats permitem que diferentes espécies coexistam consumindo os mesmos itens alimentares (ESTEVES & LOBÓN-CERVIÁ, 2001).

Desde os trabalhos de HYNES (1950) e HYSLOP (1980), que sumarizaram métodos de análise de conteúdos estomacais, uma série de artigos foi dedicada a este tema. Um problema recorrente em estudos de dieta, é a dificuldade de se quantificar certos itens alimentares, como fragmentos de insetos ou de macrófitas. Se as espécies que usam estes recursos ocorrerem na mesma comunidade, cuja estrutura trófica se deseja descrever, esta situação se complica, já que é necessário trazer para uma base comum, itens tão distintos como os mencionados acima. Partindo deste princípio, BRAGA (1999) propôs um método, chamado grau de preferência alimentar (GPA), que classifica em classes os diferentes itens de acordo com sua abundância relativa.

Atualmente, se tornou comum o uso de análises multivariadas para o estudo da dieta de peixes. Principalmente em estudos de comunidades, em que existem diversas espécies e itens alimentares, métodos de ordenação e agrupamento se tornaram muito úteis. Entre métodos de ordenação, SHELDON & MEFFE (1993) utilizaram análise de correspondência *detrended* (destendenciada) para caracterizar a dieta de peixes de riacho na Carolina do Sul. Foram usados para interpretação os dois primeiros eixos que representaram gradientes entre predadores de vertebrados e decápodos e outras espécies e entre peixes de hábito bentônico e comedores de superfície. Os autores já haviam utilizado

esta metodologia em dois trabalhos anteriores MEFFE & SHELDON (1988). CRESPI DE BILLY et al. (2000) propuseram uma análise similar a uma análise de componentes principais, chamada de “%PCA” que utiliza dados de frequência dos itens alimentares e analisa a variabilidade inter e intra específica. O gráfico com os dois primeiros componentes permitiu uma análise qualitativa da composição da dieta, da importância dos diferentes itens, do comportamento alimentar e do tamanho do nicho. MARSHALL & ELLIOT (1997) fornecem detalhes sobre o uso de estatística multivariada no estudo de conteúdo estomacal de peixes.

Ainda em relação a métodos de análise, é importante mencionar os diferentes índices de sobreposição ou similaridade alimentar, de amplitude ou diversidade de nicho. Estas métricas são frequentemente utilizadas em estudos com comunidades. Geralmente, utiliza-se uma medida de distância ou similaridade e posteriormente um procedimento de agrupamento para construir um dendrograma que indica a semelhança entre as entidades consideradas. SABINO & CASTRO (1990) utilizaram o índice de Morisita para verificar sobreposição alimentar e consideraram significativos valores maiores que 0,60. ARANHA et al. (1998) utilizaram o índice de Morisita e Morisita-Horn, seguidos de agrupamento com UPGMA para definir guildas de habitat e tróficas. Como a discussão sobre a adequabilidade de diferentes medidas de similaridade e algoritmos de agrupamento está fora dos objetivos deste trabalho, remetemos o leitor às publicações de KREBS (1998) e McGARIGAL et al. (2000). De maneira geral os índices de similaridade ou sobreposição são calculados sem qualquer medida de variabilidade. Duas técnicas baseadas na amostragem dos dados, *Jacknife* e *Bootstrap*, podem ser utilizadas para fornecer intervalos de confiança para estimativas de similaridade (MAGURRAN, 1991).

Uma característica dos estudos de alimentação é a necessidade de classificar as espécies de acordo com os principais itens de sua dieta. Diferentes critérios foram empregados, UIEDA et al. (1997) consideraram os itens com frequência de ocorrência acima de 20% e definiram três guildas insetívoros, insetívoros-herbívoros e perifívoros. LUIZ et al. (1998) se basearam nos valores do Índice alimentar e também definiram três guildas.

A classificação de espécies em diferentes grupos de acordo com o uso de algum recurso implica a definição de guildas. Uma série de observações sobre a origem do conceito, sua importância atual em ecologia de comunidades bem como métodos para se definir as guildas e as limitações deste conceito foram apresentados por SIMBERLLOF & DAYAN (1991). Não obstante as limitações do conceito, a classificação de espécies em diferentes grupos tróficos é uma necessidade neste tipo de estudo e têm sido aceitas definições de guildas tróficas com base nos recursos principais utilizados por cada espécie, independentemente do índice de importância ou similaridade utilizado.

Os objetivos deste trabalho foram: analisar a dieta das espécies com número suficiente de estômagos amostrados para responder às seguintes questões: quais são os principais itens alimentares consumidos pelas espécies de peixes da bacia? Ocorrem variações sazonais e/ou espaciais na dieta das espécies? Ocorre sobreposição no uso de recursos alimentares entre as espécies? A análise de sobreposição de dietas está relacionada à partilha de recursos pelas espécies. De acordo com a teoria ecológica, espécies numa comunidade local devem diferir no uso de alguns recursos, esta partilha permitiria que várias espécies coexistissem numa comunidade.

Material e métodos

Descrição da área

O ribeirão Grande é um afluente da margem esquerda do curso superior do rio Paraíba do Sul e sua bacia tem 131, 92 Km². Os tributários que formam esta bacia nascem nas encostas da serra da Mantiqueira, percorrem trechos de encosta e no piemonte encontram o curso principal do ribeirão Grande, que passa a percorrer uma zona de planície. Foram amostrados três tributários, córrego do Ferraz, ribeirão da Cajarana e ribeirão do Cedro. Foi amostrado também o ribeirão do Cachoeirão, no planalto de Campos do Jordão.

O trecho amostral foi definido como um trecho de 50 metros que apresentasse as características fisiográficas da zona do riacho amostrado. Esta escala amostral não permitiu a determinação da ocupação por peixes de rápidos e poções. Estes microhabitats foram agregados em nossa amostragem que procurou padrões longitudinais de distribuição das espécies.

Foram determinados 9 pontos amostrais (Tabela 1). No ribeirão do Cedro, foram amostrados dois pontos, P2 e P3. O gradiente altitudinal nesta área é acentuado, o substrato dos riachos é formado por rochas de diversos tamanhos, cascalho e areia. Sedimentos mais finos e material vegetal em decomposição se acumulam em zonas de menor correnteza. Entre P2 e P3 existem inúmeras quedas d'água e cachoeiras que poderiam ser uma barreira ao deslocamento da maioria das espécies da bacia.

No ribeirão da Cajarana as condições fisiográficas são similares ao ribeirão do Cedro, mas o gradiente altitudinal até os pontos amostrais não é tão acentuado como no ribeirão do Cedro e não existem quedas d'água que possam ser barreira ao deslocamento de diversas espécies. Neste foram amostrados dois pontos, P4 e P5. Fica a ressalva de que estes pontos foram amostrados apenas duas vezes cada um, pois após a segunda amostragem o acesso a P4 foi absolutamente vetado à equipe.

No córrego do Ferraz foi amostrado apenas um ponto, P6. Este foi o riacho de menores dimensões amostrado, seu substrato é formado por rochas e matacões, embora de tamanho médio menor do que nos riachos descritos anteriormente.

Finalmente, no curso principal do ribeirão Grande foram amostrados três pontos, P7, P8 e P9. As características fisiográficas destes pontos são distintas das dos demais pontos em alguns aspectos. O substrato é formado por cascalho, areia e rochas de pequenas dimensões, a coluna de água é contínua e nos meandros se formam poços onde a correnteza é menor e ocorre deposição de sedimentos mais finos. O gradiente altitudinal é mínimo e pode-se dizer que neste trecho o ribeirão Grande percorre uma zona de planície até atingir o rio Paraíba do Sul.

Amostragem da ictiofauna

Foram realizadas quatro amostragens trimestrais com o intuito de representar as diferentes estações do ano. A primeira amostragem foi realizada entre os dias 23/7 e 31/8/2001. A segunda amostragem e as restantes foram realizadas nos seguintes períodos, respectivamente: entre 29/10 e 03/11/2001; entre 04/02 e 09/02/2002 e entre 30/04 e 04/05/2002.

Para amostrar os tributários e o curso principal do ribeirão Grande foram utilizados três equipamentos, covos com isca, redes de espera e um equipamento para pesca elétrica. O equipamento de pesca elétrica foi utilizado da seguinte maneira: a fonte de alta tensão foi colocada no centro do trecho a ser amostrado, e foi operada por uma pessoa encarregada de ligar e desligar o aparelho e regular sua voltagem. Para fornecer energia para o equipamento foi utilizado um gerador à gasolina YAMAHA que era colocado nas proximidades do local. Duas pessoas, com botas de borracha isolantes, percorreram o trecho de riacho contra a corrente com os puçás/eletrodo por duas vezes, capturando os peixes que apareciam na área do campo elétrico. Uma quarta pessoa ficou encarregada de auxiliar com o manuseio dos fios, à medida que os coletores se deslocavam rio acima. Os covos com isca e as redes de espera foram armados no final da tarde e recolhidos na manhã do dia seguinte.

Análise dos conteúdos estomacais

Os peixes foram fixados em formalina 10% imediatamente após a captura. Os espécimes foram depositados no laboratório de Ictiologia do Departamento de Zoologia na Unesp em Rio Claro, onde os exemplares foram identificados e dissecados. Para a identificação de alguns exemplares foram consultados especialistas no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo e na Universidade Federal de São Carlos.

O conteúdo dos estômagos amostrados foi observado com estereomicroscópio, para a identificação dos itens alimentares e sua proporção relativa. Para padronizar a

amostragem quanto ao volume relativo dos itens, satisfazendo assim uma premissa para a utilização do método do GPA (BRAGA, 1999), apenas os estômagos considerados repletos ($Gr = 3$) foram examinados. Este método atribui valores aos itens da dieta de certa espécie de acordo com a participação relativa de cada item em cada estômago analisado. Se em determinado estômago houver apenas um item este receberá valor 4, se aparecerem mais que um item estes receberão valores 3, 2 ou 1 de acordo com sua participação relativa no conteúdo estomacal analisado. Dividindo a somatória dos valores atribuídos a cada item pelo número de estômagos analisados temos um resultado que é o GPA. Os itens alimentares foram classificados como preferencial absoluto ($GPA = 4$), preferencial em alto grau ($4 > GPA \geq 3$), preferencial ($3 > GPA \geq 2$), secundário ($2 > GPA \geq 1$) e ocasional ($1 > GPA \geq 0$). O método do GPA foi utilizado também para avaliar quais itens alimentares foram mais importantes por ponto amostral e por zona considerada, tributários ou curso principal. O método do GPA também foi utilizado para analisar os conteúdos estomacais por ponto amostral e por época de amostragem.

A sobreposição no uso de recursos alimentares, ou seja, o quanto duas espécies utilizam os mesmos recursos alimentares foi calculada com o Índice de Morisita simplificado (KREBS, 1998). Para esta análise foi construída uma matriz em cujas linhas estavam as diferentes espécies e as colunas correspondiam às diferentes categorias de itens alimentares, nas células da matriz estava a proporção dos diferentes itens na dieta, sua frequência de ocorrência (ZAVALA-CAMIN, 1996). As análises de sobreposição alimentar e o método do GPA foram realizadas com as espécies que tiveram mais de 6 conteúdos estomacais examinados.

Um tópico importante é a variabilidade na sobreposição no uso de recursos alimentares em diferentes épocas do ano, considerando inverno/ primavera como estação de águas baixas e verão/ outono como estação de águas altas. Esta análise foi realizada apenas com pares de espécies que coexistiram num mesmo ponto amostral e das quais foi obtido um número suficiente de conteúdos estomacais como *Trichomycterus itatiayae* e *Characidium lauroi* no ponto P3 e *C. alipioi* e *Imparfinis minutus* no ponto P8. A sobreposição alimentar foi calculada com o índice de Morisita simplificado. Para estas espécies a diversidade de itens alimentares foi calculada com o índice de Shannon, que é

uma maneira de se estimar a diversidade e equitabilidade de itens alimentares consumidos por uma espécie (KREBS, 1998).

Para cinco espécies, com número suficiente de estômagos amostrados, *Astyanax scabripinnis*, *Characidium lauroi*, *C. alipioi*, *Trichomycterus itatiayae* e *Imparfinis minutus* foi investigada também a variabilidade na composição da dieta entre pontos amostrais e entre época de amostragem com tabelas de contingência com dois fatores, testadas com teste de qui-quadrado. Para testar se a composição dos conteúdos estomacais foi dependente da época de amostragem, ponto amostral e entre tributários e curso principal foram utilizadas tabelas de contingência com teste de qui-quadrado (SOKAL & ROHLF, 1998). Foram construídas tabelas com itens alimentares e ponto amostral (12 x 6), itens alimentares e época de amostra (12 x 4) e com tributários ou curso principal (12 x 2).

Resultados

Ictiofauna e itens alimentares

Nossas amostragens resultaram na captura de 2879 exemplares, pertencentes a cinco ordens e 12 famílias, com uma biomassa total de 16,464 kg. Predominaram espécies de pequeno porte e entre as famílias mais representativas estão: crenuquídeos, loricarídeos e tricomictéridos. Em seguida, em ordem decrescente de abundância estiveram os caracídeos e heptapterídeos, que tiveram como espécies representativas *Astyanax scabripinnis* e *Imparfinis minutus*, respectivamente. A família com o maior número de espécies foi Loricaridae, com cerca de treze espécies e três sub-famílias loricaríneos, hipostomíneos e neoplecostomíneos. Em segundo lugar, a família Trichomycteridae, com cerca de cinco espécies. A família Characidae foi representada por cinco espécies e a família Heptapteridae foi representada por três espécies. Das famílias restantes foram capturados apenas um ou dois exemplares.

Foram analisados 341 estômagos de 22 espécies, correspondendo a aproximadamente 63% das espécies amostradas (Tabela 2). Os itens alimentares foram classificados nas seguintes categorias: larvas aquáticas de dípteros (quironomídeos, simuliídeos e caoborídeos entre outros menos abundantes); larvas aquáticas de tricópteros (principalmente das famílias Hydropsichidae, Hydroptilidae e Psychomyiidae); larvas aquáticas de coleópteros; ninfas de odonata; ninfas de efemerópteros; ninfas de plecópteros; insetos alóctones (coleópteros, formicídeos e dípteros entre outros); insetos aquáticos (principalmente hemípteros); algas; sedimento (composto principalmente de areia e algas diversas); organismos aquáticos (camarões, ostracodos, gordiáceos e outros não classificados em categorias mencionadas anteriormente); restos vegetais (restos de vegetais superiores e frutos); peixe.

As tabelas de contingência indicaram que a composição dos conteúdos estomacais foi dependente do ponto amostral ($\chi^2_{0,001; 84} = 129,7$; $\Sigma \chi^2 = 292,9$), da época de amostra ($\chi^2_{0,01; 36} = 58,6$; $\Sigma \chi^2 = 67,8$) e da zona considerada, tributários ou curso principal ($\chi^2_{0,001; 11} = 31,3$; $\Sigma \chi^2 = 45,7$). De maneira geral, os principais alimentos consumidos pelos peixes, independentemente de ponto ou época amostral foram larvas de dípteros, insetos alóctones, larvas de tricópteros e ninfas de efemerópteros (Tabela 3 e Tabela 4).

Considerando para cada espécie os itens alimentares com maiores valores do GPA (Tabela 5), definiu-se as seguintes guildas tróficas. A guilda mais numerosa foi a dos insetívoros aquáticos, nela podemos incluir as seguintes espécies: *Characidium lauroi*, *C. alipioi*, *Trichomycterus itatiayae*, *Imparfinis minutus* e *Taunayia bifasciata*. Estas espécies se alimentaram preferencialmente de larvas de dípteros e tricópteros e ninfas de plecópteros e efemerópteros e em menor grau, de insetos alóctones. A composição dos conteúdos estomacais das espécies com poucos estômagos analisados (Tabela 6) foi similar ao encontrado na dieta das espécies mais abundantes, ou seja, predominância de larvas e ninfas aquáticas, além de algas e sedimentos nas espécies de loricarídeos.

As duas espécies de *Astyanax* mais abundantes, *A. scabripinnis* e *A. bimaculatus* tiveram sua dieta baseada em insetos alóctones e vegetais superiores e *A. bimaculatus* foi a espécie que mais ingeriu organismos aquáticos (ver definição do item acima). Estas

espécies foram classificadas como onívoras, com presas de origem animal, alóctones e autóctones, além de material vegetal.

As espécies de loricarídeos se alimentaram basicamente de algas e sedimento, porém, larvas e ninfas aquáticas estiveram presentes em alguns conteúdos estomacais. Assim, essas espécies poderiam ser classificadas como predominantemente perifitívoras, algívoras ou detritívoras como foi o caso de *Pareiorhina rudolfi* e *Loricariichthys* sp.

A guilda dos piscívoros foi representada por *Hoplias malabaricus* e *Oligosarcus hepsetus*, que foram espécies pouco abundantes. Desta maneira, foram definidas quatro guildas tróficas no curso superior do Ribeirão Grande: espécies carnívoras que ingeriram principalmente larvas e ninfas aquáticas, carnívoras piscívoras, onívoros que ingeriram insetos alóctones e material vegetal e perifitívoras.

A dieta de *Characidium alipioi* foi bem diversificada, nenhum item foi considerado preferencial. Os itens larvas de dípteros e larvas de tricópteros obtiveram os valores mais altos do GPA, o restante dos itens foi classificado como secundário ou ocasional. Esta espécie pode ser classificada como insetívora aquática. Resultados dos testes de qui-quadrado indicaram que o uso dos itens alimentares mais importantes variou significativamente em relação à época de amostragem ($\chi^2_{15; 0,05} = 25,0$; $\Sigma \chi^2 = 45,28$) e ponto amostral ($\chi^2_{8; 0,05} = 15,51$; $\Sigma \chi^2 = 23,73$). No primeiro caso, o grande consumo de ninfas de odonata na primavera e de ninfas de efemerópteros no verão foram os principais contribuintes para o somatório de qui-quadrado. Em relação aos pontos amostrais, o grande consumo de plecópteros no ponto P6 e o baixo consumo de ninfas de odonata no ponto P8 contribuíram com 53,8% do somatório de qui-quadrado.

Larvas de dípteros foi classificado como alimento preferencial para *C. lauroi*, ninfas de efemerópteros foi classificado como secundário e os demais itens como ocasionais. Esta espécie foi classificada como insetívora aquática. Foram obtidas diferenças significativas no uso dos principais recursos alimentares em relação à época de amostra ($\chi^2_{12; 0,05} = 21,03$; $\Sigma \chi^2 = 30,48$). Os itens que mais contribuíram para essa variabilidade foram ninfas de efemerópteros no outono e de larvas de tricópteros no verão. Estes dois itens representaram 47,5% do somatório de qui-quadrado. Também foi

encontrada relação significativa ($\chi^2_{12; 0,05} = 21,03$; $\Sigma \chi^2 = 21,6$) entre itens consumidos e ponto amostral, os itens que mais contribuíram para essa variabilidade foram insetos alóctones em P4 e a diferença no consumo de plecópteros entre os pontos P4 e P5 que representaram 43,0 % do somatório de qui-quadrado.

O recurso alimentar preferencial para o lambari *Astyanax scabripinnis* foi insetos alóctones, os demais itens foram classificados como ocasionais. Não obstante, material vegetal apresentou um valor de GPA relativamente superior aos demais itens considerados ocasionais. Esta espécie foi classificada como onívora. Um padrão diferente foi encontrado para esta espécie, no ponto amostral em que foi a única amostrada. No ponto P1, *A. scabripinnis* se alimentou preferencialmente de larvas de tricópteros. Não foi detectada variabilidade significativa de itens consumidos em relação à época de amostra ($\chi^2_{6; 0,05} = 12,59$; $\Sigma \chi^2 = 4,32$). Em relação ao ponto amostral, o teste foi significativo ($\chi^2_{12; 0,05} = 21,03$; $\Sigma \chi^2 = 37,36$). O grande consumo de tricópteros no ponto P1 (40,4 % do somatório de qui-quadrado) e a diferença na quantidade de restos vegetais nos estômagos amostrados nos pontos P4 e P5 representaram 66,5 % do somatório de qui-quadrado.

Os itens com GPA mais alto na dieta do tricomicterídeo *Trichomycterus itatiayae* foram larvas de dípteros e ninfas de efemerópteros, os demais itens foram classificados como ocasionais. A abundância relativa dos itens alimentares não variou significativamente em relação à época de amostra. Com base nestes resultados, *T. itatiayae* foi classificado como insetívoro aquático. O heptapterídeo *Imparfinis minutus* também foi atribuído à categoria insetívoros aquáticos, visto que os itens com GPA mais altos em sua dieta foram larvas de dípteros e de tricópteros. Foi a espécie com a maior diversidade de itens alimentares e isto resultou principalmente da maior equitabilidade entre os itens consumidos por esta espécies em relação às outras espécies.

Os resultados indicaram o predomínio de espécies insetívoras aquáticas, que basearam sua dieta em larvas e ninfas aquáticas de insetos como dípteros, efemerópteros, tricópteros e plecópteros. Insetos alóctones foram menos importantes de maneira geral, somente as espécies de *Astyanax* sp. utilizaram preferencialmente este recurso. Considerando a variabilidade longitudinal das guildas tróficas, os insetívoros, aquáticos e

terrestres, predominam ao longo do curso superior do ribeirão Grande. A maioria das alterações na dieta, entre amostragens e entre pontos amostrais, foram alterações quantitativas dentro da categoria larvas e ninfas aquáticas. Se admitirmos a existência de uma classe de recursos definida como larvas e ninfas aquáticas, conclui-se que nos diferentes pontos amostrais e durante as estações do ano a dieta destas espécies se baseia neste recurso. Não obstante, larvas de díptera, principalmente quironomídeos e simulídeos, foram o recurso mais utilizado pelas espécies insetívoras aquáticas.

Sobreposição de dietas

A sobreposição no uso de alimentos foi calculada entre as espécies das quais foram amostrados mais de 6 estômagos (Tabela 7). Alguns autores consideraram 0,58 como uma referência (UIEDA et al. 1997). De maneira geral, as espécies que se alimentaram principalmente de larvas e ninfas aquáticas apresentaram alta sobreposição alimentar. As espécies que menos sobrepuseram sua dieta com as demais foram *Pareiorhina rudolfi*, *Astyanax bimaculatus* e *Gymnotus pantherinus*. Os estômagos de *A. bimaculatus* foram amostrados em P9, sua composição reflete as características distintas deste ponto amostral.

Algumas espécies simpátricas permitiram uma análise mais detalhada de padrões de sobreposição e diversidade de dieta. Foi possível comparar sua sobreposição alimentar entre duas estações, inverno/primavera (I/P), estação de águas baixas e verão/outono (V/O), estação de águas altas. Observamos que a sobreposição alimentar entre *T. itatiayae* e *C. lauroi* manteve-se relativamente constante entre as duas estações consideradas no ponto P3. No período de águas baixas a sobreposição de acordo com o índice simplificado de Morisita foi 0,958 enquanto que no período de águas altas foi 0,926. No curso principal, em P8, a sobreposição alimentar entre *C. alipioi* e *I. minutus* passou de 0,855 em I/P para 0,937 em V/O resultado que foi considerado um aumento na sobreposição.

A diversidade de itens alimentares para estas espécies não apresentou um padrão único de variação, em relação às duas estações consideradas (Tabela 8). *Astyanax scabripinnis* e *Imparfinis minutus* consumiram maior diversidade de itens alimentares na

estação V/O. A amplitude da dieta de *Characidium lauroi* não variou entre estações, enquanto que *C. alipioi* e *Trichomycterus itatiayae* diminuíram sua amplitude de dieta na estação V/O. O aumento da diversidade de itens alimentares por *I. minutus* certamente foi a causa da maior sobreposição de dieta com *C. alipioi*.

Discussão

Os resultados indicaram o predomínio de espécies insetívoras, que basearam sua dieta em larvas e ninfas aquáticas de insetos. Ou seja, confirmam de certa maneira a observação de que nos trópicos as cadeias alimentares muitas vezes são baseadas em poucos recursos alimentares abundantes (LOWE–McCONNELL, 1999).

A baixa abundância de espécies piscívoras e a ausência de detritívoros nas amostragens corrobora algumas generalizações feitas para riachos por ESTEVES & ARANHA (1999). Os autores acreditam que espécies detritívoras são mais importantes nos grandes rios e que de maneira geral, espécies piscívoras são raramente encontradas em riachos. Muitas vezes a piscivoria está relacionada ao tamanho corporal da espécie predadora. Sabe-se que devido ao aumento de tamanho corporal, muitas espécies passam por mudanças ontogenéticas em seus hábitos alimentares. LIMA–JÚNIOR & GOITEN (2003) mostraram que diferentes classes de comprimento de *Pimelodus maculatus* consumiram alimentos distintos, exemplares pequenos se alimentaram principalmente de insetos bentônicos e os exemplares maiores foram piscívoros. Como a ictiofauna de riachos é composta principalmente por espécies de pequeno porte, a piscivoria não seria um hábito alimentar comum nestes ambientes

A designação de duas guildas, insetívoros terrestres e insetívoros aquáticos, como mais representativas na bacia do ribeirão Grande deve ser interpretada com ressalva. Um grupo muito abundante de espécies nesta bacia, os loricarídeos, foi pouco representado nas análises de conteúdo estomacal. Entre estas espécies, apenas *Pareiorhina rudolfi* e *Neoplecostomus microps* tiveram um número suficiente de estômagos amostrados para as análises. Não obstante, a dieta de loricarídeos foi relativamente bem estudada (BUCK &

SAZIMA, 1995; DELARIVA & AGOSTINHO 2001) e podemos inferir que se mais estômagos de espécies deste grupo tivessem sido amostrados, a participação de algas, perifíton e sedimento aumentaria em relação aos demais itens.

No caso da preponderância de itens alóctones ou autóctones na dieta, nossos resultados mostraram que nos tributários e curso superior do ribeirão Grande predominaram itens de origem autóctone. Estudando um riacho costeiro, COSTA (1987) também concluiu que itens alimentares de origem autóctone foram mais importantes; UIEDA et al. (1997) encontraram resultado similar, a maioria das espécies estudadas por estes autores se alimentaram de “formas jovens aquáticas de insetos”; SABINO & CASTRO (1990) concluíram que itens autóctones foram mais importantes; ORTÁZ (1992), no entanto, concluiu que recursos alimentares alóctones e autóctones foram igualmente importantes na dieta de algumas espécies de peixes tropicais num riacho de montanha; num estudo realizado por CASATTI (2002), material autóctone, principalmente insetos aquáticos, foram os itens alimentares mais consumidos. Não obstante, como foi apontado por ESTEVES & ARANHA (1999), mesmo em riachos em que predominem espécies invertívoras aquáticas o material alóctone é a base da cadeia alimentar. Os macroinvertebrados de que se alimentam diversas espécies de peixes dependem do aporte de material orgânico oriundo da zona ripária para sua alimentação.

Insetos alóctones foram menos importantes de maneira geral e foram mais consumidos nos tributários. Nossos resultados foram similares aos de PUSEY et al. (1995) que consideraram que no curso inferior de riachos, especialmente se o canal for maior e faltar cobertura vegetal, deve ocorrer menor entrada de recursos alóctones do que em trechos do curso superior. Tudo indica que a importância de recursos alóctones na dieta dos peixes está relacionada ao tipo de vegetação do entorno. O ecótono ripário é um importante determinante das comunidades de peixes. Segundo ZALEWSKI et al. (2001), estes ambientes fornecem grande quantidade de material orgânico para o canal, tanto invertebrados como material vegetal. Na bacia do ribeirão Grande, na zona dos tributários existe maior cobertura vegetal nas margens, tanto de floresta secundária madura quanto de reflorestamentos de *Eucalyptus*. Além disto, os canais nos tributários possuem menores dimensões. Estas condições podem ser responsáveis pela maior abundância de insetos

alóctones na dieta das espécies dos tributários e mostra como alterações na vegetação do entorno de um riacho podem provocar mudanças na composição e diversidade de espécies nas comunidades locais.

Outros estudos de dieta de peixes em riachos identificaram mais guildas alimentares do que neste estudo. ARANHA et al. (1998) definiram 7 guildas tróficas num riacho costeiro em trecho de mata Atlântica; LUIZ et al. (1998) também determinaram 7 guildas em dois afluentes do rio Paraná; CASTRO & CASATTI (1997) encontraram 4 guildas tróficas num riacho do interior do Estado de São Paulo. Antes de simplesmente compararmos o número de guildas encontrado em diferentes estudos seria interessante considerar alguns problemas em classificar espécies em guildas. Como foi observado por ESTEVES & ARANHA (1999) a diversidade de critérios utilizados para classificar espécies em guildas dificulta a comparação entre estudos de alimentação de peixes.

Uma comparação qualitativa entre trabalhos que atribuíram espécies a guildas tróficas pode ilustrar a relação entre número de itens alimentares definidos e número de guildas tróficas sugerido. ARANHA et al. (1998) definiram 7 guildas tróficas à partir de 28 tipos de itens alimentares; LUIZ et al. (1998) também definiram 7 guildas à partir de 27 itens alimentares. Por outro lado, CASTRO & CASATTI (1997) e o presente estudo definiram quatro guildas tróficas baseados em 9 e 12 tipos de itens alimentares respectivamente. Estes resultados indicam que, de maneira geral, o nível taxonômico em que a dieta das espécies é classificada influi no número de guildas definidas.

Outro aspecto da atribuição de guildas, que constava na definição original do termo, mas foi menos enfatizado do que o tipo de recurso alimentar, é o aspecto funcional. SAZIMA (1986) classificou diversas espécies de peixes de riacho em categorias tróficas funcionais. Desta maneira, nossa guilda de insetívoros aquáticos poderia ser subdividida em predadores *sit-and-wait* (predadores de espera) e *grubbers* (especuladores de substrato) por exemplo. Ainda outra subdivisão poderia ser feita entre predadores diurnos e noturnos. Geralmente, aspectos funcionais de espécies de peixes coexistentes numa comunidade foram discutidos como uso de microhabitat ou segregação espacial (CASATTI, 2002) e geralmente apresentam padrões complementares ao uso de alimento por espécies coexistentes.

As espécies mais abundantes apresentaram hábitos alimentares que corroboraram o resultado de outros trabalhos realizados em riachos tropicais, todas foram bastante estudadas, pois fazem parte da ictiofauna típica de riachos de cabeceira.

A dieta das espécies de *Characidium* foi similar ao que foi registrado em outros estudos. ARANHA et al. (1998) descreveram *Characidium lanei* como insetívoro aquático; UIEDA et al. (1997) encontraram que o recurso alimentar mais importante para *C. schubarti* foram insetos aquáticos, entre eles os mais importantes foram larvas de dípteros; SABINO & CASTRO (1990) também consideraram *Characidium* sp. como insetívoro aquático; num riacho costeiro no Rio de Janeiro, COSTA (1987) encontrou que *Characidium* sp. se alimentou quase exclusivamente de insetos bentônicos; CASTRO & CASATTI (1997) classificaram *C. gomesi* e *C. zebra* como insetívoros, ambas as espécies basearam suas dietas em larvas de dípteros, efemerópteros e tricópteros.

Os tricomictérideos foram um grupo bem diverso na bacia. Infelizmente, nem todas as espécies foram coletadas em abundância. Entre elas, *T. itaiayae* foi a mais abundante, com o maior número de estômagos analisados e foi classificada como insetívora aquática. Uma espécie de *Trichomycterus* sp. foi estudada por CASTRO & CASATTI (1997) e foram encontrados insetos aquáticos, principalmente larvas de diptera, efemerópteros e tricópteros, nos conteúdos estomacais analisados; CASATTI (2003) estudou a biologia de uma espécie de *Trichomycterus* e os principais recursos alimentares consumidos foram larvas aquáticas de dípteros, principalmente quironomídeos e simulídeos, tricópteros e efemerópteros; FERRIZ (1998) encontrou nos conteúdos estomacais de *T. corduvense* larvas e ninfas aquáticas como quironomídeos, efemerópteros e tricópteros, entre outras; CASATTI (2002) classificou *Trichomycterus* sp. como invertívoro, cujo principal item alimentar foram larvas aquáticas de insetos.

Entre as espécies mais abundantes, *Astyanax scabripinnis* foi a única que se alimentou principalmente de insetos alóctones e material vegetal. CASTRO & CASATTI (1997), num riacho na região sudeste do Brasil, encontraram que os recursos alimentares mais importantes para *A. scabripinnis* foram insetos terrestres; UIEDA et al. (1997) encontraram que apesar desta espécie se alimentar de itens alóctones, insetos aquáticos foi o recurso mais importante em sua dieta, num riacho serrano no Sudeste brasileiro;

VILELLA et al. (2002) acharam algas e material vegetal como os itens mais abundantes nos conteúdos estomacais de *A. scabripinnis*. Estas informações vêm confirmar a classificação desta espécie como essencialmente onívora e oportunista, capaz de utilizar os recursos alimentares que forem mais abundantes.

Outra espécie considerada abundante, foi o heptapterídeo *Imparfinis minutus*. Foi uma das espécies que apareceu no maior número de pontos amostrais, indicando hábitos generalistas em relação ao tipo de hábitat. Refletindo sua ampla distribuição na bacia, sua dieta foi a mais diversa entre as espécies estudadas. Esta espécie foi classificada como insetívora aquática e se alimentou principalmente de larvas de dípteros e tricópteros. CASTRO & CASATTI (1997) encontraram uma dieta variada para *I. mirini*, composta principalmente de formas jovens aquáticas de insetos e insetos terrestres; LUIZ et al. (1998) analisaram os conteúdos estomacais de duas espécies de *Imparfinis* e classificaram ambas como insetívoras.

Uma revisão bibliográfica sobre partilha de recursos em diversas ictiocenoses, de águas doce e marinha, foi realizada por ROSS (1986). O autor concluiu que o principal eixo de partilha de recursos foi representado pela partilha de alimentos, em segundo lugar a partilha de hábitat. Nossos resultados mostraram um padrão diferente. Entre as espécies mais abundantes, que ocorreram em simpatria, foram observados diversos graus de sobreposição alimentar. Não obstante, para a presente discussão seria mais importante considerar a afirmação do autor de que “assembléias em todos os tipos de hábitats mostraram acentuada separação de espécies co-existentes ao longo de pelo menos um tipo de recurso”. Este padrão foi discutido também por SCHOENER (1974), num importante trabalho sobre partilha de recursos em comunidades naturais.

Como foi visto no capítulo anterior, a separação espacial entre as espécies ocorreu em relação à posição do ponto amostral, dentro de um gradiente lótico longitudinal. Espécies mais próximas taxonomicamente, do mesmo gênero ou família, nunca foram abundantes no mesmo ponto amostral e em alguns pontos não houve coexistência. A escala espacial deste estudo não nos permitiu investigar a partilha de microhábitats, que pode representar o aspecto funcional de uma guilda, ou seja, onde e como cada espécie se alimenta. Além disso, a partilha temporal entre períodos noturno e diurno também não foi

investigada. Estas análises poderiam fornecer informações sobre as condições de coexistência das espécies que se alimentaram de larvas e ninfas aquáticas. Análises simultâneas de microhabitat e dieta podem revelar padrões de segregação entre espécies que podem estar relacionados a processos competitivos (MOYLE & VONDRACEK, 1985).

Ao contrário do que foi observado para a distribuição espacial das espécies, não foram encontrados padrões de segregação de dieta entre as espécies. Esta segregação seria indicada por baixos valores de sobreposição alimentar entre espécies próximas do ponto de vista taxonômico e/ou morfológico. No entanto, foi observado que espécies do mesmo gênero ou mesma família, apresentaram diversos graus de sobreposição alimentar. Os menores valores de sobreposição de dieta foram encontrados entre espécies de diferentes famílias e ordens, refletindo um forte componente filogenético.

A composição da dieta de espécies de peixes muitas vezes é atribuída à disponibilidade dos diferentes itens alimentares (DEUS & PETRERE Jr., 2003). Acreditamos que ninfas e larvas aquáticas são recursos alimentares disponíveis durante todo ano na bacia do ribeirão Grande. Apesar de relativamente constante (HYNES, 1975), a deriva de organismos bentônicos em regiões tropicais sujeitas a certa sazonalidade pode estar relacionada com a variabilidade sazonal na pluviosidade (TURCOTTE & HARPER, 1982). ESTEVES & LOBÓN-CERVIÁ (2001) encontraram que durante mais de um ano de amostragens num riacho de águas claras, o consumo de diferentes itens alimentares pelas espécies de peixes foi constante, sem variações entre estações. Mesmo com o efeito perturbador de cheias repentinas, características destes ambientes, não ocorreram mudanças na base de recursos. Os autores concluíram que todos os itens alimentares foram constantemente disponíveis durante o ano.

Do mesmo modo, a composição das comunidades bentônicas pode depender da pluviosidade sazonal, como foi mostrado por DINIZ-FILHO et al. (1998), que concluíram que a distribuição espacial de efemerópteros, plecópteros e tricópteros em riachos no cerrado foi dependente do volume de água no canal. No inverno, com menor volume de água, a densidade de espécies aumentou e a heterogeneidade entre as comunidades foi

maior. No verão, devido ao maior volume de água, as comunidades se distribuíram de maneira mais homogênea entre os pontos amostrais.

Estas alterações nas comunidades bentônicas certamente são responsáveis pela variação nos padrões de alimentação das espécies insetívoras aquáticas. Como foi visto, a alteração na dieta destas espécies em relação ao ponto amostral ou à época de amostragem refletiram variações na quantidade relativa de diferentes larvas e ninfas bentônicas. Seguindo a conclusão de DINIZ-FILHO et al. (1998), podemos inferir que com a maior homogeneidade das comunidades bentônicas no verão, as espécies de peixes que se alimentam deste recurso teriam uma dieta mais diversificada nesta estação. No inverno, quando a variabilidade espacial na composição das comunidades de invertebrados é maior, devido ao menor volume de água, os peixes poderiam estar condicionados a consumirem tipos mais específicos de presas, dependendo do tipo de microhabitat utilizado e do período de atividade, diurno ou noturno. Este modelo pode ser usado para explicar a variabilidade na diversidade de itens alimentares na sobreposição de dieta entre algumas espécies. No verão, seria esperada dieta mais variada, e em alguns casos aumento na sobreposição alimentar entre espécies simpátricas. Este padrão foi observado para duas espécies abundantes e simpátricas na bacia, *Imparfinis minutus* e *Characidium alipioi*.

MATTHEWS (1998) formulou um modelo conceitual sobre a relação entre disponibilidade de recursos e o nível de sobreposição de dietas entre espécies de uma comunidade hipotética. De acordo com este modelo, uma vez que o principal recurso alimentar de uma guilda é abundante, como no caso de larvas e ninfas aquáticas no curso superior do ribeirão Grande, diversas espécies podem fazer uso deste recurso. Isto faria com que fossem registrados altos valores de sobreposição de dietas, mas estes valores não implicariam necessariamente a ocorrência de interações competitivas entre as espécies, como seria o caso de *Characidium alipioi* e *Imparfinis minutus* descrito acima.

A coexistência entre estas duas espécies, sem a ocorrência de interações competitivas, pode estar relacionada ao comportamento alimentar distinto das duas espécies. CASATTI (1996) registrou o comportamento de *Imparfinis minutus* e de duas espécies de *Characidium* através de observações subaquáticas. Estas espécies ocuparam o mesmo tipo de habitat, mas *I. minutus* era ativo durante a noite e *Characidium* durante o

dia. Além do mais, estas espécies foram classificadas por CASATTI (1996), quanto a suas principais táticas alimentares, como especuladores de substrato e predadores de espera, respectivamente.

ESTEVEES & LOBÓN-CERVIÁ (2001) também encontraram grande sobreposição alimentar entre espécies insetívoras aquáticas num riacho de águas claras numa área de mata Atlântica. Seu sistema é bem similar ao do ribeirão Grande, principalmente na área dos tributários. Os autores encontraram padrões de segregação espacial entre os integrantes desta guilda, entre os quais *Trichomycterus* sp., *Corydoras barbatus* e *Characidium* sp, permitindo a coexistência destas espécies numa comunidade local.

O mesmo pode ser dito a respeito do outro par de espécies simpátricas, que foi analisado em relação à sobreposição alimentar em épocas do ano distintas. *C. lauroi* e *T. itatiayae* foram abundantes nos mesmos pontos amostrais, além disso, apresentaram altos valores de sobreposição alimentar. Como foi comentado acima, diferenças nas táticas de alimentação e horário de atividade poderiam minimizar interações competitivas entre *Characidium aliopioi* e *Imparfinis minutus*. Entre *C. lauroi* e *T. itatiayae*, poderia ocorrer sobreposição no período de atividade pois *Trichomycterus* sp. foi apontada como uma espécie de hábitos diurnos, padrão que foi registrado para a espécie por CASATTI (1996) e CASATTI (2003). Ainda assim, acreditamos que o uso distinto de microhábitats e diferentes táticas de forrageamento podem permitir a coexistência destas espécies, com alta sobreposição alimentar e ausência de interações competitivas.

Estes resultados indicam que a coexistência por tempo indefinido de diversas espécies com os mesmos hábitos alimentares pode ser facilitada pelo uso de diferentes microhábitats e períodos de atividade pelas espécies. Este parece ser um padrão recorrente em riachos tropicais, como foi observado por CASATTI (2002).

Referências bibliográficas

ARANHA, J.M.R.; CARAMASCHI, E.P.; CARAMASCHI, U. Ocupação espacial, alimentação e época reprodutiva de duas espécies de *Corydoras* Lacépède (Siluroidei, Callichthyidae) coexistentes no rio Alambari (Botucatu, São Paulo). **Rev. Bras. Zool.**, Curitiba, v. 10, n. 3, p. 453 – 66, 1993.

ARANHA, J.M.R.; TAKEUTI, D.F.; YOSHIMURA, T.M. Habitat use and food partitioning of the fishes in a coastal stream of atlantic forest, Brazil. **Rev. Biol. Trop.**, San José, v. 46, n. 4, p. 951 – 59, 1998.

BRAGA, F. M. S. O grau de preferência alimentar: um método qualitativo e quantitativo para o estudo do conteúdo estomacal de peixes. **Acta Scientiarum**, Maringá, v. 21, n. 2, p. 291-295, 1999.

BUCK, S.; SAZIMA, I. An assemblage of mailed catfishes (Loricaridae) in Southeastern Brazil: distribution, activity and feeding. **Ichthyol. Expl. Freshwaters**, Cornol, v. 6, n. 4, p. 625- , 1995.

CASATTI, L. Alimentação dos peixes em um riacho do Parque estadual do Morro do Diabo, bacia do Alto rio Paraná, Sudeste do Brasil. **Biota Neotropica**, Campinas, v. 1, n. 2, p. 1–14, 2002.

CASATTI, L. Biologia e ecomorfologia dos peixes de um trecho de corredeiras no curso superior do rio São Francisco, São Roque de Minas, MG. Dissertação de Mestrado. Unesp–Campus de Botucatu, 90 p., 1996.

CASATTI, L. Biology of a catfish *Trichomycterus* sp. (Pisces, Siluriformes) in a pristine stream in the Morro do Diabo state park, Southeastern Brazil. **Studies on Neotropical Fauna and Environ.**, Lisse, v. 38, n. 2, p. 105–110, 2003.

CASTRO, R.M.C.; CASATTI, L. The fish fauna from a small forest stream of the upper Paraná River basin, southeastern Brazil. **Ichthyol. Expl. Freshwaters.**, Cornol, v. 7, n. 4, p. 337–352, 1997.

COSTA, W.J.E.M. Feeding habits of a fish community in a tropical coastal stream, rio Mato Grosso, Brazil. **Studies on Neotropical Fauna and Environ.**, Lisse, v. 22, n. 3, p. 145–153, 1987.

CRESPIN DE BILLY, V.; DOLEDEC, S.; CHESSEL, D. Biplot presentation of diet composition: an alternative for fish stomach contents analysis. **J. Fish Biol.**, Oxford, n. 56, p. 961-973, 2000.

DELARIVA, R.L.; AGOSTINHO, A.A. Relationship between morphology and diet of six neotropical loricariids. **J. Fish Biol.**, Oxford, n. 58, p. 832–847, 2001.

DEUS, C. P.; PETRERE Jr. Seasonal diet shifts of seven fish species in a atlantic rainforest stream in Southeastern Brazil. **Braz. J. Biol.**, São Carlos, v. 63, n. 4, p. 579–588, 2003.

DINIZ - FILHO, J.A.F.; OLIVEIRA, L.G.; SILVA, M.M. Explaining the beta diversity of aquatic insects in "cerrado" streams from central Brazil using multiple Mantel test. **Brazil. J. Biol.**, São Carlos, v. 58, n. 2, p. 223–231, 1998.

ESTEVES, K. E.; ARANHA, J.M.R. Ecologia trófica de peixes de riacho *In*: Caramaschi, E.P. Mazzoni, R. & P. R. Peres–Neto (eds.) Ecologia de Peixes de Riachos. Série Oecologia Brasiliensis, vol. VI. PPGE–UFRJ, Rio de Janeiro, Brasil, 1999.

ESTEVEES, K. E.; LOBÓN – CERVIÁ, J. Composition and trophic structure of a fish community of a clear water atlantic forest stream in Southeastern Brazil. **Environ. Biol. Fishes**, Norwell, n. 62, p. 429–440, 2001.

ESTEVEES, K.E. Feeding ecology of three *Astyanax* species (Characidae, Tetragonopterinae) from a floodplain lake of Mogi - Guassú River, Paraná River Basin, Brazil. **Environ. Biol. Fishes**, Norwell, n. 46, p. 83–101, 1996.

FERRIZ, R. A. Alimentacion de *Trichomycterus corduvense* Weyenberg, 1879 (Teleostei: Trichomycteridae) en dos rios serranos de San Luis, Argentina. **Hidrobiología**, Buenos Aires, v.8, n. 5, p. 43–49, 1998.

GERKING, S. D. Feeding ecology of fishes. Academic Press, San Diego, California, 1994.

GOULDING, M. The fishes and the forest—Explorations in Amazonian natural history. University of California, Berkeley, 1980.

HYNES, H.B.N. The food fresh-water sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*) with a review of methods used in studies of the food of fishes. **J. Anim. Ecol.**, Londres, n. 19, p. 36–58, 1950.

HYNES, J.D. Downstream drift of invertebrates in a river in Southern Gana. **Freshwat. Biol.**, Oxford, n. 5, p. 515–532, 1975.

HYSLOP, E.J. Stomach contents analysis - a review of methods and their application. **J. Fish Biol.**, Oxford, n. 17, p. 411–425, 1980.

KREBS, C.J. Ecological methodology. 2 ed., Benjamin & Cummins, 1998.

LIMA JR., S.E.; GOITEN, R. Ontogenetic diet shifts of a Neotropical catfish, *Pimelodus maculatus* (Siluriformes: Pimelodidae): an ecomorphological approach. **Environ. Biol. Fishes.**, Norwell, n. 68, p. 73–79, 2003.

LOWE–McCONNEL, R.H. Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo, 1999, 534 p.

LUIZ, E.A., AGOSTINHO, A.A., GOMES, L.C. & HAHN, N.S. Ecologia trófica de peixes em dois riachos da bacia do rio Paraná. **Brazil. J. Biol.**, São Carlos, v. 58, n.2, p.273–285, 1998.

MAGURRAN, A. E. Ecological diversity and its measurement. Chapman & Hall, London, 1991, 179 p.

MARSHALL, S.; ELLIOT, M. A comparison of univariate and multivariate numerical and graphical techniques for determining inter - and intraspecific feeding relationships in estuarine fish. **J. Fish Biol.**, Oxford, n. 51, p. 526–545, 1997.

McGARIGAL, K.; CUSHMAN, S.; STAFFORD, S. Multivariate statistics for wildlife and ecology research. Springer–Verlag, Now York, 2000.

MEFFE, G.K.; SHELDON, A.L. The influence of habitat structure on fish assemblage composition in nsoutheastern blackwater streams. **Amer. Midl. Nat.**, Notre Dame, v. 120, p. 225–240, 1988.

MOYLE, P.B.; VONDRACEK, B. Persistence and structure of the fish assemblage in a small california stream. **Ecology**, Washington, v. 66, n. 1, p. 1–13, 1985.

ORTÁZ, M. Hábitos alimentícios de los peces de um rio de montañã Neotropical. **Biotropica**, Lawrence, v. 24,n. 4, p. 550–559, 1992.

PUSEY, B.J.; ARTHINGTON, A.H.; READ, M.G. Spatial and temporal variation in fish assemblage structure in the Mary river, south-eastern Queensland: the influence of habitat structure. **Environ. Biol. Fishes**, Norwell, v. 37, p. 355–380, 1993.

ROSS, S.T. Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies. **Copeia**, Lawrence, n.2, p. 352–358, 1986.

SABINO, J.; CASTRO, R. M. C. Alimentação, período de atividade e distribuição espacial dos peixes de um riacho da floresta atlântica (Sudeste do Brasil). **Brazil. J. Biol.**, São Carlos, v. 50, n.1, p. 23–26, 1990.

SAZIMA, I. Similarities in feeding behavior between some marine and freshwater fishes in two tropical communities. **J. Fish Biol.**, Norwell, n. 29, p. 53–65, 1986.

SCHOENER, T. W. Resource partitioning in ecological communities. **Science**, Washington, n.18, p. 27–39, 1974.

SHELDON, A.L.; MEFFE, G.K. Multivariate analysis of feeding relationships of fishes in blackwater streams. **Environ. Biol. Fishes**, Norwell, n. 37, p. 161–171, 1993.

SOKAL, R. R.; ROHLF, F. J. Biometry-the principles and practice of statistics in biological research. 3 ed. New York. W.H. Freeman, 1998, 887p.

TURCOTTE, P.; HARPER, P. P. Drift patterns in a high Andean stream. **Hydrobiologia**. Amsterdam, n. 89, p. 141–143, 1982.

UIEDA, V.S.; BUZZATO, P., KIKUCHI, R.M. Partilha de recursos alimentares em peixes em um riacho de Serra do Sudeste do Brasil. **An. Acad. Bras. Ci.**, Rio de Janeiro, v. 69, n. 2, p. 243–252, 1997.

VILELLA, F.S.; BECKER, F.G.; HARTZ, S.M. Diet of *Astyanax* species (Teleostei, Characidae) in an Atlantic forest river in Southeastern Brazil. **Braz. Arch. Biol. Technol.**, Curitiba, v. 45, n. 2, p. 223–232, 2002.

WINEMILLER, K. Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. **Ecol. Monographs**, Washington, V.61 n.4, p.343–365, 1991

ZALEWSKY, M.Z.; THORPE, J.E.; NAIMAN, R.J. Fish and riparian ecotones - a hypothesis. **Ecohidrol. Hydrobiol.** v. 1, n. 1 – 2, p. 11–24, 2001.

ZAVALA-CAMIN, L. A. Introdução aos estudos sobre alimentação natural em peixes. Maringá: EDUEM, 1996. 129p.

Tabelas e figuras

Tabela 1. Localização dos pontos amostrais em coordenadas geográficas, riacho em que o ponto amostral está situado e altitude do ponto amostral.

riacho	ponto	altitude (m)	Localização	
ribeirão do Cachoeirão	P1	1793	22° 45,535' S	45° 30,917' W
ribeirão do Cedro	P2	900	22° 45,027' S	45° 27,965' W
ribeirão do Cedro	P3	671	22° 46,084' S	45° 27,828' W
ribeirão da Cajarana	P5	652	22° 46,110' S	45° 27,860' W
ribeirão do Ferraz	P6	630	22° 47,082' S	45° 28,170' W
ribeirão Grande	P7	611	22° 48,110' S	45° 26,934' W
ribeirão Grande	P8	577	22° 48,995' S	45° 25,368' W
ribeirão Grande	P9	538	22° 50,891' S	45° 21,256' W

Tabela 2. Número de conteúdos estomacais amostrados por espécies, durante 1 ano de amostragens na bacia do ribeirão Grande.

espécies	n
<i>Characidium alipioi</i>	78
<i>Characidium lauroi</i>	60
<i>Trichomycterus itaiyae</i>	50
<i>Astyanax scabripinnis</i>	39
<i>Imparfinis minutus</i>	32
<i>Neoplecostomus microps</i>	14
<i>Pareiorhina rudolfi</i>	11
<i>Taunayia bifasciata</i>	11
<i>Gymnotus pantherinus</i>	9
<i>Trichomycterus immaculatu</i>	7
<i>Astyanax bimaculatus</i>	6
<i>Lorycariichtys sp.</i>	3
<i>Trichomycterus iheringii</i>	3
<i>Astyanax eigenmaniorum</i>	3
<i>Trichomycterus sp.</i>	3
<i>Pimelodus maculatus</i>	2
<i>Harttia carvalhoi</i>	2
<i>Hoplias malabaricus</i>	2
<i>Trichomycterus sp. (aj)</i>	2
<i>Hypostomus sp.4</i>	2
<i>Oligosarcus hepsetus</i>	1
<i>Hypostomus sp.2</i>	1

Tabela 3. Resultados do GPA calculados para os pontos amostrais

Itens alimentares	P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7	P8
larvas diptera		0.10	0.94	1.00	2.50	1.66	1.76	1.39
larvas trichoptera	2.5	0.19	0.17	0.67	0.11	0.70	0.98	1.56
larva coleoptero	1.00	0.24	0.11	0.40		0.12	0.07	0.27
ninfas odonata			0.03	0.07		0.41	0.42	0.05
ninfas efemeroptera		0.86	1.47	0.93	0.31	0.32	0.31	0.29
ninfa plecoptera	1.25	0.19	0.94	0.29	0.46	0.71	0.11	0.07
insetos alóctones	1.25	0.29	0.61	1.49	0.65	0.75	0.20	0.20
insetos aquáticos			0.06	0.09			0.11	0.41
algas		0.05		0.07			0.20	
sedimento		1.86		0.27		0.05	0.27	0.27
organismos aquáticos			0.19			0.05	0.15	0.29
restos vegetais		0.52	0.17	0.20	0.92	0.55	0.22	0.37

Tabela 4. Valores do GPA para cada época de amostragem, durante 1 ano de amostragens na bacia do ribeirão Grande. A1 (inverno), A2 (primavera), A3 (verão) e A4 (outono).

itens alimentares	A1	A2	A3	A4
larvas diptera	1.34	1.11	1.37	1.81
larvas trichoptera	0.59	0.77	0.42	1.24
larva coleoptero	0.29	0.10	0.20	0.16
ninfas odonata	0.17	0.41	0.09	0.08
ninfas efemeroptera	0.63	0.65	0.75	0.16
ninfa plecoptera	0.39	0.20	0.46	0.70
insetos alóctones	0.67	0.78	0.62	0.38
insetos aquáticos	0.08	0.22	0.07	
algas	0.13		0.05	
sedimento	0.38	0.39	0.13	0.06
organismos aquáticos	0.03		0.20	0.21
restos vegetais	0.28	0.34	0.57	0.44
peixe	0.02	0.05		0.06

Tabela 5. Valores do GPA obtidos para as diferentes categorias de recurso alimentar para dez espécies.

	Prud	Titat	Timac	Asca	Claur	Calip	Abim	Gpan	Imin	Tbif
larvas diptera		1.36	2.29	0.03	2.26	1.79			1.23	
larvas trichoptera		0.40	0.29	0.30	0.48	1.61	0.33		1.81	0.57
larva coleoptero		0.20		0.27	0.22	0.22			0.23	
ninfas odonata		0.02	0.14		0.07	0.69			0.27	
ninfas efemeroptera		1.30		0.11	1.07	0.24			0.62	1.14
ninfa plecoptera	0.18	0.68	0.86	0.14	0.43	0.49			0.19	0.57
insetos alóctones		0.30	0.43	2.62	0.43	0.16	0.67	0.625	0.58	1.14
insetos aquáticos				0.03	0.10	0.13			0.50	
algas		0.08			0.05					
sedimento	3.64	0.24								
organismos aquáticos					0.12		2.67			
restos vegetais		0.28		0.97	0.02	0.16	0.50	3.125	0.27	0.33

Prud, *Parheiorina rudolfi*; Titat, *Trichomycterus itatiayae*; Timac, *T. immaculatus*; Asca, *Astyanax scabripinnis*; Calip, *Characidium alipioi*; Claur, *C. lauroi*; Abim, *A. bimaculatus*; Gpan, *G. pantherinus*; Imin, *Imparfinis minutus*; Tbif, *Taunayia bifasciata*.

Tabela 6. Relação dos conteúdos estomacais das espécies com poucos estômagos amostrados.

espécie	itens alimentares
<i>Trichomycterus immaculatus</i>	larvas diptera <i>Simulium</i> diptero adulto restos ninfas plecoptera larvas diptera Tipulídeo ninfa odonata larvas trichoptera
<i>Pimelodus maculatus</i>	larvas insetos larvas neuroptera restos digeridos
<i>Lorycariichthys sp.</i>	sedimento (areia, mat. orgânica, alga <i>Closteriopsis</i>) ninfa efemeroptera
<i>Astyanax fasciatus</i>	alga (Batrachosperma) larva inseto terrestre (coleoptero)
<i>Harttia carvalhoi</i>	algas: Amphora, baccillaria, Synedra, Amphipleura; areia
<i>T. iheringi</i>	ninfa plecoptera larvas diptera (<i>Simulium</i> , Chironomidae) camarao homoptera (cigarrinha) nematoda
<i>Oligosarcus hepsetus</i>	peixe
<i>A. eigenmaniorum</i>	vegetais superiores e algas restos insetos terrestres
<i>Trichomycterus sp.</i>	oligoqueta restos vegetais c/ grãos de areia larvas diptera, <i>Simulium</i> ostracoda
<i>Hoplias malabaricus</i>	restos de peixe camarão
<i>T. alternatus</i>	larva coleoptero ninfas plecoptera larvas diptera restos vegetais
<i>Hypostomus 2</i>	sedimento
<i>G. carapo</i>	restos larvas insetos resto vegetais
<i>Trichomycterus sp. (aj)</i>	restos vegetais
<i>Hypostomus 4</i>	sedimento (areia, algas filamentosas e diatomáceas) larvas diptera (Chironomidae)

Tabela 7. Resultado da análise de sobreposição alimentar com índice de Morisita simplificado.

	Nmic	Prud	Titat	Timac	Asca	Claur	Calip	Abim	Gpan	Imin	Tbif
Nmic	1										
Prud	0,14	1									
Titat	0,71	0,06	1								
Timac	0,94	0,03	0,76	1							
Asca	0,07	0,01	0,31	0,21	1						
Claur	0,81	0,01	0,95	0,88	0,24	1					
Calip	0,71	0,01	0,81	0,85	0,22	0,87	1				
Abim	0,00	0,00	0,12	0,07	0,33	0,16	0,16	1			
Gpan	0,00	0,00	0,17	0,06	0,67	0,07	0,09	0,30	1		
Imin	0,49	0,01	0,81	0,65	0,38	0,81	0,92	0,22	0,17	1	
Tbif	0,14	0,02	0,61	0,24	0,66	0,47	0,37	0,22	0,23	0,59	1

Nmic, *Neoplecostomus microps*, Prud, *Parheiorina rudolfi*; Titat, *Trichomycterus itatiayae*; Timac, *T. immaculatus*; Asca, *Astyanax scabripinnis*; Calip, *Characidium alipioi*; Claur, *C. lauroi*; Abim, *A. bimaculatus*; Gpan, *G. pantherinus*; Imin, *Imparfinis minutus*; Tbif, *Taunayia bifasciata*.

Tabela 8. Valores do índice de diversidade de Shannon, calculado com logaritmos naturais, para duas estações do ano consideradas, I/P (inverno–primavera) e V/O (verão–outono).

especie	geral	I/P	V/O
<i>C. alipioi</i>	1,77	1,78	1,45
<i>C. lauroi</i>	1,79	1,68	1,68
<i>T. itatiayae</i>	1,92	1,79	1,37
<i>I. minutus</i>	1,93	1,75	1,84
<i>A. scabripinis</i>	1,4	0,76	1,46

Capítulo 3. USO DE RECURSOS E VARIABILIDADE LONGITUDINAL DO MORFO-ESPAÇO DAS COMUNIDADES DE PEIXES NA BACIA DO RIBEIRÃO GRANDE, PINDAMONHANGABA, SP.

Introdução

De modo geral, o objeto de estudo da ecomorfologia é a interação entre a forma de um organismo, sua alimentação e o ambiente em que vive. O pressuposto principal deste enfoque é o uso de caracteres morfológicos como substitutos de medidas de recursos utilizados por determinada comunidade. Uma série de vantagens foi apontada para se justificar este procedimento como a facilidade e a repetibilidade das medidas morfológicas, bem como a possibilidade de comparações entre diferentes estudos (MILES et al. 1987). Segundo estes autores, "o grau em que a distância entre espécies no espaço morfológico permite se estimar a distância entre espécies no espaço ecológico depende da correlação entre a posição das espécies em ambos os espaços".

Comunidades de diversos taxa foram investigadas sob o ponto de vista ecomorfológico. RICKLEFS et al. (1981) compararam padrões morfológicos de lagartos em três continentes, no entanto, os autores encontraram que a principal dimensão do espaço morfológico representou principalmente um gradiente de tamanho corporal, além disso, uma análise com modelos nulos mostrou que espécies das diferentes comunidades não diferiram morfológicamente mais do que o esperado ao acaso. MILES & RICKLEFS (1984) encontraram correlações entre características morfológicas de algumas espécies de passeriformes e seus hábitos alimentares, as principais correlações foram entre substrato e comprimento do tarso e dedo médio e entre tipo de manobra utilizada durante a alimentação e o comprimento do dedo médio das espécies. SMARTT (1978) procurou correlações entre morfologia e dieta numa comunidade de roedores do gênero *Peromyscus* e concluiu que a morfologia das espécies, representada por 4 características internas e sessenta e nove medidas do esqueleto, foi um bom preditor do uso de recursos. O mesmo resultado, indicando correlações significativas entre morfologia e dieta, foi encontrado por FINDLEY & BLACK (1983), que investigaram uma comunidade de morcegos insetívoros na África. BICKEL & LOSOS (2002) investigaram a relação entre morfologia e uso de habitat em cinquenta e seis espécies de camaleões e encontraram correlação entre caracteres morfológicos que representavam um conjunto funcional de caracteres, não obstante não foram encontradas correlações entre caracteres que não fossem funcionalmente relacionados.

O conceito de *packing* que pode ser traduzido como empacotamento, diz respeito a quão e como o morfo-espaço é subdividido. Segundo MAY & McCARTHUR (1972) o maior número de espécies em comunidades nos trópicos acompanha um maior empacotamento, logo, maior densidade de espécies no espaço morfológico devido a uma diminuição da amplitude dos nichos de cada espécie, resultado de maior previsibilidade ambiental. No entanto, WINEMILLER (1991), trabalhando com comunidades de peixes tropicais em diferentes continentes, não pôde determinar se o aumento no grau de especialização ecológica de uma comunidade foi devido à adição de novos recursos nas bordas do morfo-espaço ou ao aumento da subdivisão dos recursos previamente explorados. Num estudo realizado com morcegos, SCHUM (1984) concluiu que o aumento na riqueza de espécies das comunidades se

deu através da adição de recursos na borda do espaço morfológico. Esse padrão de organização foi observado também por GATZ (1979a), que verificou que a adição de espécies numa comunidade foi concomitante a um aumento no tamanho do nicho ocupado e não pelo aumento da densidade do morfo-espaço. Outra observação sobre padrões de variação no tamanho e empacotamento do nicho multivariado, realizado com comunidades de aves (RICKLEFS & TRAVIS, 1980), indicou que com o aumento da riqueza de espécies houve um aumento nas dimensões do nicho, ou seja, comunidades mais diversas ocuparam um número maior de dimensões morfológicas do que aquelas menos diversas. Num estudo realizado com morcegos, FINDLEY (1973) também considerou que uma comunidade com maior número de espécies não deve necessariamente apresentar um grau de empacotamento de nicho maior, pode simplesmente ocupar um espaço morfológico maior.

A morfologia das espécies é uma interface comum a diferentes níveis de explicação sobre processos relacionados à estrutura das assembléias de peixes (MATTHEWS, 1998). O aproveitamento pelos peixes dos recursos disponíveis como alimento e espaço estão relacionados a características morfológicas das espécies. FUGI & HAHN (2001) descreveram a morfologia trófica de diferentes espécies bentônicas de peixes da planície de inundação do rio Paraná. Segundo os autores, as diferenças morfológicas entre as espécies explicariam as diferenças encontradas no conteúdo estomacal destas. Utilizando proporções derivadas de altura máxima, largura máxima e comprimento padrão, CATELLA & PETRERE Jr. (1998) encontraram relações entre a morfologia e a dieta das espécies numa baía no pantanal matogrossense. Em riachos em Sri-Lanka, WIKRAMANAYAKE (1990) encontrou correlação entre características morfológicas e ecologia trófica das espécies, o autor acredita que a segregação das espécies nos espaços morfológico e ecológico é um indício de que estas comunidades evoluíram influenciadas por competição interespecífica. MOTTA et al. (1995) encontraram correlações entre morfologia e uso de microhabitat, mas não entre morfologia e dieta, o que pode ser explicado, segundo os autores, pelo fato de que em diversas situações a morfologia pode ser correlacionada com o modo como o peixe se alimenta e não com a composição de sua dieta. GATZ (1981) comparou o uso de recursos entre pares de espécies morfológicamente similares e concluiu que características morfológicas das espécies permitiram inferir uso de habitat e hábitos

alimentares. DELARIVA & AGOSTINHO (2001) procuraram correlações entre a morfologia e dieta de espécies sintópicas de loricarídeos. MÉRIGOUX & PONTON (1998) descreveram mudanças ontogenéticas na forma do corpo e na composição da dieta de peixes num rio na Guiana Francesa.

Em relação às estruturas morfológicas a serem mensuradas, vários critérios foram utilizados por diferentes autores. Um dos trabalhos mais importantes, e um dos mais citados, sobre a ecomorfologia de peixes foi o de GATZ (1979b), que fornece uma série de interpretações sobre a função de diversos caracteres morfológicos, incluindo medidas que descrevem a forma do corpo como comprimento padrão e tamanho relativo da cabeça; características e posição de nadadeiras, além de características internas como volume relativo da bexiga natatória, comprimento relativo do trato digestivo e tamanho relativo dos lobos ópticos e do cerebelo. Outro trabalho pioneiro sobre a relação entre morfologia e ecologia de peixes foi o de KEAST & WEBB (1966), que encontraram estreita relação entre a forma de estruturas da boca e do corpo e o uso de habitat e dieta de peixes co-existentes num pequeno lago no Canadá. FELLEYS (1984) testou a capacidade preditiva de dois conjuntos de medidas morfológicas, um derivado de estudos prévios com vários grupos de peixes e outro com caracteres selecionados através de análise fatorial para um grupo de ciprinídeos. O autor concluiu que apenas com características selecionadas pela análise fatorial foi possível construir modelos com capacidade preditiva, como a relação entre tamanho da nadadeira e posição preferida na coluna de água. Por outro lado, NORTON (1995) utilizou apenas o tamanho da boca, determinado pelo comprimento da pré-maxila, em sua análise de padrões alimentares em espécies co-familiares.

A hipótese da ecomorfologia diz que é possível prever o uso de recursos por uma espécie através de atributos morfológicos desta espécie. No entanto, segundo DOUGLAS & MATTHEWS (1992) a perspectiva histórica, ou seja, a ascendência filogenética de uma espécie, é mais relevante do que adaptações morfológicas recentes quando se analisa uma assembléia com exemplares de diferentes ordens taxonômicas. Os mesmos autores chegaram à conclusão de que o ponto de vista da análise ecomorfológica é mais consistente quando a análise se limitar a exemplares de uma mesma família. Assim, os efeitos filogenéticos estariam de certa forma controlados e as adaptações a fatores ambientais ficariam mais evidentes. A importância de se levar em

conta a ascendência filogenética do grupo estudado se deve ao fato de que muitas características que podem ser consideradas adaptativas nada mais são do que uma característica do grupo de espécies, que têm uma história evolutiva comum. Este fato é resumido por FELSENSTEIN (1985) da seguinte maneira, "espécies são parte de uma estrutura filogenética hierárquica, portanto, não podem ser consideradas, do ponto de vista estatístico, como amostras independentes de uma mesma distribuição".

De maneira geral, a relação entre morfologia e ecologia é investigada com uma série de métodos estatísticos, univariados e multivariados. Numa revisão sobre análise de dados em estudos ecomorfológicos, PERES-NETO (1999) discorre sobre o uso dos seguintes métodos: análise de componentes principais; teste de Mantel, que nada mais é que uma aplicação da correlação de Pearson à análise de matrizes; análise de correlações canônicas, que mede a correlação entre duas matrizes de dados, como por exemplo, uma matriz de medidas morfológicas e outra com dados sobre a dieta das espécies. RICKLEFS et al. (1981) utilizaram análise de componentes principais, realizada a partir da matriz de covariância dos dados, para gerar um espaço morfológico multidimensional. Os autores utilizaram também uma análise discriminante *stepwise* (passo a passo) para verificar diferenças inter-regionais no espaço morfológico ocupado por espécies de lagartos em três continentes. WINEMILLER (1991) também utilizou a análise de componentes principais para comparar o espaço morfológico entre comunidades de peixes de diferentes regiões. DELARIVA & AGOSTINHO (2001) utilizaram o teste de Mantel para testar a hipótese de ausência de relação entre matrizes de similaridade morfológica e de dieta. Em seu estudo pioneiro em ecomorfologia de peixes, GATZ (1979b) utilizou duas metodologias para verificar relações entre caracteres morfológicos, correlações univariadas de Spearman e Pearson e um método multivariado, a análise de fatores, que "é uma ferramenta que auxilia no reconhecimento de padrões gerais na variação e covariação de um grande número de variáveis". Ainda em relação ao tratamento dos dados são levantadas questões sobre: a importância do tamanho como uma variável nos conjuntos de dados morfométricos; a transformação ou estandarização das variáveis e o uso de razões e índices com interpretações diversas.

Outra forma de análise, utilizada principalmente em estudos sobre empacotamento de nicho (*niche packing*) em comunidades naturais é a associação de

uma técnica multivariada que gere um espaço morfológico, como a análise de componentes principais ou análise discriminante, com o uso de medidas de distância, principalmente a distância euclidiana. Estas distâncias são então utilizadas para se determinar a distância média ao *i*-ésimo vizinho, de modo que a distância média ao vizinho mais próximo é considerada uma indicação da densidade do espaço morfológico assim como seu desvio-padrão indica a equitabilidade no empacotamento do nicho (JULIANO & LAWTON, 1990).

Outro aspecto importante do enfoque ecomorfológico é a verificação da relação entre forma e performance ecológica de um organismo, ou seja, a abordagem funcional da relação entre morfologia e performance (WAINWRIGHT, 1996). O autor concluiu que o uso de simples conjuntos de caracteres, para os quais não foi determinada a relação entre forma e função, pode tornar as inferências ecomorfológicas menos robustas. Nesta linha de pesquisa, NORTON (1995) realizou experimentos em laboratório, para avaliar a relação entre tamanho da boca e sucesso na captura de presas, com peixes da família Cottidae e encontrou uma relação significativa entre estas variáveis. WAINWRIGHT & RICHARD (1995) encontraram que o tamanho corporal, a abertura da boca e características da mandíbula têm uma relação funcional com o tamanho e tipo de presa ingeridas por peixes de comunidades distintas. Tanto numa comunidade marinha como numa comunidade lacustre, foi encontrado um padrão geral de mudanças ontogenéticas em que ocorreu uma mudança no tipo de presas à medida que os indivíduos aumentavam de tamanho. Estas mudanças, segundo os autores, estão relacionadas a restrições impostas pelo tamanho da boca à habilidade do indivíduo em capturar diferentes presas. A relação entre características da nadadeira peitoral e performance natatória foi investigada por WAINWRIGHT et al. (2002) em peixes da família Labridae, segundo os autores a diversidade de arranjos da nadadeira peitoral das espécies estudadas parece estar relacionado a um balanço entre eficiência na velocidade de deslocamento frente à capacidade de manobra.

Não obstante, o enfoque ecomorfológico está longe de ser um consenso. WIENS & ROTENBERRY (1980) não encontraram associação entre morfologia e ecologia ao estudar uma comunidade de aves, os autores acreditam que isso se deve à grande variabilidade inerente às variáveis utilizadas. MOTTA & KOTRSCHAL (1992) apontam algumas condições que podem prejudicar a busca de relações

ecomorfológicas, a saber: seleção inadequada de caracteres morfológicos e/ou ecológicos, métodos impróprios de análise de dados e falta de conhecimento sobre características do ciclo de vida das espécies.

O objetivo deste trabalho foi caracterizar morfológicamente as comunidades de peixes da bacia do ribeirão Grande e procurar correlação entre atributos morfológicos e a dieta e distribuição espacial das espécies. Encontrada correlação entre morfologia e algum aspecto da ecologia das espécies foi investigado como se comportou o morfo-espaço ao longo da bacia, ou seja, o que ocorreu com seu tamanho e padrões de dispersão à medida que mais espécies foram adicionadas às comunidades. Estes padrões podem indicar a importância de processos competitivos na estruturação das comunidades.

Material e métodos

Descrição da área

O ribeirão Grande é um afluente da margem esquerda do curso superior do rio Paraíba do Sul e sua bacia tem uma área de 131,92 km². É uma bacia hidrográfica fortemente influenciada pelo relevo local, dominado pelas encostas da serra da Mantiqueira oriental e pequenos morros.

Os riachos amostrados percorrem diferentes fisionomias de terreno de suas cabeceiras até a foz. Os tributários do ribeirão Grande que foram amostrados (ribeirão do Cedro, da Cajarana, córrego do Ferraz e do Cachoeirão) estão situados entre altitudes de 700 m até os altos da serra da Mantiqueira, que ultrapassam nesta área os 1800 metros de altitude. Após receber seus tributários, a cerca de 600 metros de altitude, o ribeirão Grande passa a percorrer a zona da planície.

Cada ponto amostral foi definido como um trecho de 50 metros, que representasse as características de cada trecho de riacho amostrado. Foram definidas 9 unidades amostrais ao longo da bacia, com o intuito de representar as diferentes condições ambientais encontradas. Não foram tomadas as coordenadas do ponto P4, pois o acesso a este ponto foi impedido depois da segunda amostragem. Em cada ponto

amostral foram medidas a largura média e profundidade média (Tabela 1). Estas medidas foram determinadas sobre 10 transectos equidistantes, estabelecidos ao longo de cada trecho amostrado. Em cada transecto foi medida a profundidade, com uma fita métrica fixada a um bastão, em pontos equidistantes 1 metro um do outro. A largura foi medida com uma trena, entre as margens, sobre cada transecto.

Amostragem da ictiofauna e mensuração das variáveis morfológicas

No período de julho de 2001 a maio de 2002 foram realizadas quatro amostragens trimestrais, com o intuito de representar as diferentes estações do ano. As artes de pesca utilizadas foram redes de espera (malhas 1,5, 2,0, 2,5, 3,0 e 3,5 centímetros entre nós), covos com isca e um aparelho de pesca elétrica. Os pontos mais extremos, pontos P1 e P9, não foram amostrados com pesca elétrica, o primeiro por apresentar condutividade muito baixa e o último por ser demasiado profundo para o uso do equipamento. Nestes pontos foram utilizadas apenas redes de espera e covos de diferentes tamanhos com isca.

Dentre as espécies capturadas, nem todas foram incluídas na análise ecomorfológica. Para selecionarmos as espécies foi utilizado um índice ponderal (BEAUMORD & PETRERE, 1994), que fornece um valor resultante da ponderação entre a biomassa e a abundância de cada espécie e a biomassa e número de exemplares totais capturados (Tabela 2). Foram incluídas na análise espécies com índice ponderal superior a 10% e abundância superior a dez exemplares.

Foram selecionadas dezesseis espécies das quais foram tomadas as seguintes medidas: comprimento total e padrão; altura e largura máximas do corpo; comprimento da nadadeira caudal; altura da nadadeira peitoral; comprimento da cabeça; altura e largura do pedúnculo caudal, diâmetro da boca, diâmetro dos olhos, área das nadadeiras peitoral e caudal. As espécies selecionadas foram as seguintes: *Neoplecostomus microps*, *Taunayia bifasciata*, *Pareiorhina rudolfi*, *Trichomycterus itatiayae*, *T. immacullatus*, *Astyanax scabripinnis*, *Characidium alipioi*, *C. lauroi*, *Hoplosternun littorale*, *Astyanax bimaculatus*, *Pimelodus maculatus*, *Loricariichthys sp.*, *Imparfinis minutus*, *Harttia carvalhoi*, *Geophagus brasiliensis* e *Hypostomus sp.*

Os caracteres mensurados foram uma amostra aleatória dentre os possíveis caracteres relacionados de alguma maneira com a ecologia das espécies, ou seja, assumimos que um número suficiente de caracteres foi amostrado para representar diferenças no uso de recursos de diferentes espécies. Todas as medidas foram tomadas com um paquímetro e oculares micrométricas para estéreo-microscópio.

Morfo-espço

As medidas morfológicas mencionadas acima foram submetidas a uma análise de componentes principais (ACP). A ACP foi realizada a partir de uma matriz com dezesseis espécies, das quais todos os indivíduos mensurados foram incluídos na análise ($n = 71$), e doze variáveis morfométricas. A auto-análise foi realizada com uma matriz de correlação entre as medidas.

Um ponto muito discutido em análises ecomorfológicas é o efeito do tamanho dos exemplares nas análises de comparação de formas entre diferentes espécies. Quando se realiza uma ACP com medidas de partes do corpo de um animal, seja da mesma espécie ou não, geralmente, no primeiro componente, todas as variáveis apresentam coeficientes altos com o mesmo sinal. Frequentemente, isto é interpretado como variabilidade em relação ao tamanho dos exemplares. Como o primeiro componente extraído é aquele que explica a maior parte da variação, chega-se a um resultado que é determinado principalmente pelo tamanho entre os exemplares, relegando as diferenças relacionadas à forma a outros componentes com menor poder explicativo.

Para amenizar este problema seguimos um protocolo proposto por WIMEMILLER et al. (1995), que consistiu na padronização das medidas em relação a uma grande média do comprimento total das espécies de uma comunidade. Este procedimento serve para diminuir a influência do tamanho no primeiro componente, para que os padrões relacionados à forma possam ficar mais evidentes. Como o tamanho dos exemplares é uma importante variável ecológica, a medida de comprimento padrão de cada indivíduo, com média zero e variância igual a 1, foi utilizada como medida de tamanho na análise de componentes principais.

Relação entre morfologia e ecologia

Para verificar a existência de relação entre a morfologia e a distribuição espacial das espécies, ou seja, verificar se os caracteres morfológicos foram bons preditores do uso de espaço no sistema analisado, foi utilizada uma análise de correlações canônicas. Para tal, foram construídas duas matrizes: uma de ocupação espacial, matriz dependente, com os escores das espécies resultantes da análise de correspondência canônica realizada no Capítulo 1; a outra matriz, independente ou preditora, com os escores das espécies no morfo-espaço, gerados pela ACP descrito acima.

Os escores utilizados nesta análise foram médias aritméticas dos escores de cada indivíduo, de cada espécie. Assim, foi testada a capacidade preditora de uma matriz que representou a morfologia das espécies frente a uma matriz que representou a distribuição espacial das espécies no ribeirão Grande. MILES et al. (1987) utilizaram escores de análises multivariadas, como medidas indiretas de uso de habitat, numa análise de correlações canônicas.

Uma análise de correlações canônicas também foi utilizada para procurar correlação entre morfologia e dieta das espécies. Para isso foram construídas duas matrizes, a matriz dependente continha os escores gerados por uma análise de correspondência (AC) realizada entre espécies de peixes ($n = 10$) e seus itens alimentares. Esta análise foi realizada somente para determinar um espaço trófico, representado pelos scores das espécies na AC. A matriz independente ou preditora continha os escores da ACP realizada com as medidas morfométricas. Esta análise foi realizada para procurar correlação entre uso de alimento e a forma das espécies e complementar a análise realizada com a forma e distribuição espacial. As espécies analisadas nesta etapa tiveram mais de 6 conteúdos estomacais examinados. Foram elas *Neoplecostomus microps*; *Taunayia bifasciata*; *Pareiorhina rudolphi*; *Trichomycterus itatiayae*; *T. immaculatus*; *Astyanax scabripinnis*; *Characidium alipioi*; *C. lauroi*; *A. bimaculatus*; *Imparfinis minutus*.

Características do morfo-espaço

Verificada a relação entre a morfologia e algum aspecto da ecologia das espécies, como alimentação e/ou dieta, pode-se inferir se a partilha de recursos entre as espécies nesta bacia foi feita de forma regular e como ocorreu a variação do morfo-espaço ao longo do gradiente trófico analisado em relação a seu tamanho, densidade e equitabilidade. Em última instância, a análise de características do morfo-espaço pode fornecer informações sobre a importância de processos competitivos na estruturação das comunidades. A partilha do nicho de maneira regular implica que podem existir limites de similaridade entre as espécies que fazem parte da comunidade, ou seja, implica que processos competitivos podem ser importantes na estruturação das comunidades.

Baseado na idéia de que a morfologia representa ecologia foram calculadas distâncias euclidianas entre as espécies das diferentes comunidades a partir dos escores dos dois primeiros componentes da ACP. Esta análise indica quão próximas as espécies se situam no morfo-espaço e a forma e o tamanho deste espaço, assim é possível inferir à partir destas distâncias o tamanho, a densidade e a regularidade do espaçamento do nicho de uma comunidade.

A partir das matrizes de distância euclidiana foram calculadas, para cada comunidade, a distância média ao vizinho mais próximo (DMVMP), seu desvio padrão (DPDMVMP), D que representa a diferença entre DMVMP e DPDMVMP, além da distância média ao centróide (DC) que é um indicador do tamanho do morfoespaço ou diversificação de nicho da comunidade (WINEMILLER, 1991).

A densidade do espaçamento ecológico foi avaliada com a DMVMP. O DPDMVMP indica a equitabilidade da distribuição das espécies no espaço morfológico. Outra maneira de se avaliar a regularidade na distribuição de espécies no morfo-espaço é calcular D, que é a diferença de DMVMP menos DPDMVMP, D tende a ser maior em comunidades com espécies distribuídas no morfo-espaço de maneira regular e espaçada (JULIANO & LAWTON, 1990).

Segundo RICKLEFS & TRAVIS (1980), a teoria que relaciona competição interespecífica à organização de comunidade diz que em comunidades estruturadas por competição as espécies devem estar mais ou menos (*sic.*) regularmente distribuídas no

espaço ecológico. Para testar a hipótese de que os valores de D e DMVMP foram maiores do que esperado ao acaso e se valores de DPDMVMP foram menores que esperado ao acaso foi utilizado método de Monte Carlo com randomização (MANLY, 1991). Este teste foi realizado com o programa PopTools.

Relação entre métricas de distância e número de espécies

De maneira geral, em sistemas estruturados por competição, espera-se que na medida que espécies são adicionadas nas comunidades, os padrões de espaçamento se mantenham regulares. Para verificar a relação entre riqueza de espécies e características do morfo-espaço, como DMVMP, DPDMVMP e CD, foram utilizadas correlações lineares.

Resultados

Morfo-espaço

Na análise de componentes principais foram interpretados apenas os dois primeiros componentes, ambos com autovalores maiores que 1, que juntos explicaram 63,7 % da variância do conjunto de dados (Figura 1). Um dos objetivos da análise de componentes principais é reduzir a dimensionalidade do conjunto de dados, concentrando-a nos primeiros componentes extraídos. Consideramos que este objetivo foi atingido, pois grande parte da informação contida em doze variáveis morfométricas foi sumarizada em apenas duas variáveis, os componentes principais (Tabela 3).

No primeiro componente, a altura máxima corporal e a altura do pedúnculo caudal tiveram cargas altas e negativas enquanto que largura máxima corporal e largura do pedúnculo caudal tiveram cargas moderadamente positivas (Tabela 4). Isto indica que as espécies com escores negativos neste componente têm corpo mais alto do que largo, por exemplo *Geophagus brasiliensis*, *Astyanax bimaculatus* e *A. scabripinnis* enquanto que espécies com escores positivos têm corpo mais largo do que alto. Este é um gradiente de forma relevante, pois sabe-se que espécies com corpo mais alto e

estreito tendem a ocupar principalmente a coluna d'água, enquanto que espécies com corpo mais largo do que alto tendem a ocupar principalmente ambientes bentônicos. O diâmetro do olho também teve carga alta e negativa neste componente, indicando que estas espécies com escores negativos apresentam olhos maiores que as demais, por exemplo *Geophagus brasiliensis* e *Astyanax* spp. Esta também é uma característica relevante ecológicamente, pois as espécies com olhos maiores geralmente se valem mais da visão na busca de alimento e utilizam principalmente a coluna de água.

No segundo componente, as espécies com escores negativos têm largura máxima corporal, nadadeira peitoral e boca relativamente maiores, estas variáveis tiveram cargas altas e negativas neste componente. A altura corporal teve pouca importância, de maneira que as espécies com maior altura corporal tiveram baixos escores neste componente. O gradiente morfológico deste componente parece estar relacionado à maneira como diferentes espécies exploram o ambiente bentônico e a coluna de água.

Os loricarídeos e os tricomictérídeos foram contrastados neste componente, os primeiros utilizam as nadadeiras peitorais e do formato achatado de seu corpo para manter posição contra a correnteza. Os tricomictérídeos, por sua vez, com corpo afilado e pequenas nadadeiras peitorais, se protegem da correnteza procurando refúgio entre rochas, cascalho ou mesmo se enterrando no substrato. Uma exceção a este padrão foi a posição de *Loricariichthys* sp. neste componente, esta espécie é uma das mais derivadas dentro da família loricariidae e sua forma peculiar a separou das demais espécies desta família.

O segundo componente também mostrou uma distinção entre espécies que utilizam a coluna de água. *Astyanax* sp. tem nadadeiras peitorais pequenas quando comparadas à *Geophagus brasiliensis*. Este padrão representa diferentes maneiras de utilizar a coluna de água, pois as nadadeiras peitorais de *G. brasiliensis* lhe conferem uma capacidade de manobra maior enquanto que *Astyanax* spp. se deslocam mais rapidamente pela coluna de água, utilizando principalmente sua nadadeira caudal.

Correlação entre morfologia e ecologia

Não foi encontrada correlação significativa entre as matrizes morfológicas e de uso de hábitat ($R^2 = 0,347$, $p = 0,845$). Não obstante, foi obtida correlação alta e significativa entre as matrizes morfológica e de dieta ($R^2 = 0,976$, $p = 0,0015$) isto significa que neste sistema a morfologia foi um bom preditor do uso de recursos alimentares, satisfazendo um importante pré-requisito para a análise de nicho ecológico baseadas em medidas morfológicas que serão discutidas abaixo.

Foram geradas três funções canônicas e foram interpretadas as primeiras funções canônicas morfológica e trófica, entre as quais foi obtida uma correlação de 0,98 (Tabela 5). A redundância da matriz dependente é uma informação importante para a interpretação dos resultados desta análise, pois representa a variância de um conjunto original de variáveis explicada pelas funções canônicas extraídas do outro conjunto de dados (McGARIGAL et al. 2000). O somatório das redundâncias das variáveis canônicas extraídas representa a quantidade de variância num conjunto de dados explicada efetivamente pela matriz considerada independente ou preditora. No caso de nossos resultados, a soma das redundâncias foi 0,7475, o que representa uma boa parte da variância total dos dados explicada pelas três funções canônicas extraídas. A interpretação somente das duas primeiras funções canônicas nos pareceu suficiente. As espécies foram polarizadas em relação a um gradiente principal e de certa maneira as demais funções canônicas mostrariam algumas variações do padrão encontrado nas duas primeiras.

A primeira função canônica morfológica teve como componentes a variabilidade na compressão lateral, diâmetro do olho e da boca e tamanho da nadadeira peitoral. A primeira função canônica trófica representou principalmente um gradiente entre o consumo de sedimentos dos demais itens. Para se interpretar este resultado é importante observar a posição das espécies, definidas pelos escores canônicos, em relação às funções canônicas trófica e morfológica (Figura 2). Pode-se notar que foi definido um gradiente entre espécies com corpo comprimido ventralmente, com olhos pequenos que se alimentam de sedimentos e larvas aquáticas de insetos e espécies que consomem principalmente insetos alóctones, estas com corpo comprimido lateralmente e olhos relativamente grandes. No centro do gráfico se encontram as espécies que

consumiram principalmente larvas aquáticas de insetos e apresentam o corpo mais afilado ou fusiforme. O comprimento das nadadeiras peitorais também foi importante neste gradiente.

Dispersão das espécies no morfo-espço

Uma parte importante dos resultados da análise ecomorfológica é o formato, o tamanho e o padrão de dispersão do morfo-espço. Este espço representa a partilha dos recursos utilizados pelas espécies, uma vez que foi encontrada correlação significativa entre morfologia e dieta.

Observando as alterações no morfo-espço ao longo do curso superior do ribeirão Grande (Figura 3) pode-se definir algumas etapas importantes que corresponderam à adição e/ou subtração de espécies nas comunidades como foi discutido no primeiro capítulo.

No ponto P2 foram amostrados dois loricarídeos, *Pareiorhina rudolfi* e *Neoplecostomus microps* e dois tricomictérídeos *Trichomycterus itatiayae* e *T. immaculatus*. A característica do morfo-espço neste ponto foi a ausência de espécies com corpo alto e estreito e olhos grandes como *Astyanax* spp. e *Geophagus brasiliensis* que são espécies que utilizam a coluna d' água com mais eficiência. Certamente, um motivo para a ausência destas espécies no ponto P2 foi a presença de inúmeras barreiras entre o ponto P2 e os demais pontos amostrais.

No ponto P3, situado a jusante no mesmo ribeirão, ocorreu a adição de três espécies *Astyanax scabripinnis*, *Characidium lauroi* e *Taunayia bifasciata*. As últimas duas espécies colonizaram um nicho já existente em P2. A característica deste ponto foi a adição de *A. scabripinnis*, que ocupou um espço de recursos que até então estava vago. Deve-se notar que o nicho ocupado por esta espécie existe em P2, mas devido à características fisiográficas, sua probabilidade de colonização é muito baixa.

Ao longo dos pontos P4 e P5 foram adicionadas cinco espécies que partilharam os recursos já existentes, não foi ocupado nenhum "novo" nicho pela ictiofauna. Além disto, estes pontos, localizados no ribeirão da Cajarana, apresentaram maior largura e profundidade médias, o que pode ser a causa do maior número de espécies em relação

aos anteriores. A ausência de barreiras ao deslocamento da maioria das espécies presentes na bacia também pode ser responsável por este fato.

Outra importante alteração no espaço de recursos ocorreu quando consideramos os pontos P6 e P7. Uma última dimensão de recursos foi utilizada, com o aparecimento de *Geophagus brasiliensis*. Esta espécie explora a coluna d' água de maneira distinta da que o fazem as espécies de *Astyanax*, suas nadadeiras peitorais e o formato de seu corpo lhe conferem uma capacidade de manobra superior, principalmente em águas menos turbulentas, mais comuns em áreas do curso superior principal do que nos tributários. O morfo-espaço atinge seu tamanho máximo nos pontos P6 e P7. Nestes pontos, a riqueza e a diversidade de espécies foram as maiores da bacia e sua característica em comum é que são os únicos pontos amostrais em que foram capturadas espécies típicas dos tributários e típicas do curso principal. Consideramos, no Capítulo 1, que estes pontos representam o ecótono entre cabeceiras e curso principal.

Finalmente, quando passamos do ponto P7 para o ponto P8, as extremidades verticais do morfo-espaço foram reduzidas. Esta alteração corresponde à ausência de loricarídeos e tricomicterídeos típicos das cabeceiras, ausência que pode estar relacionada ao tipo de substrato do riacho no trecho em questão, que por sua vez pode não proporcionar os microhábitats adequados para estas espécies.

Desta maneira, foi observado um aumento nos recursos disponíveis para a ictiofauna do ponto P2 até o ponto P7 e depois uma diminuição até o ponto P8, padrão análogo ao que ocorreu com a diversidade de espécies em nossas amostragens. O aumento no espaço de recursos ao longo do curso superior da bacia do ribeirão Grande se deu principalmente pela adição de espécies com maior capacidade de explorar a coluna d' água. As espécies insetívoras bentônicas ocuparam uma posição mediana no morfo-espaço.

Distância morfológica e riqueza de espécies

As correlações entre DMVMP, DPDMVMP e D e a riqueza de espécies (S) não foram significativas (DMVMP e S, $r = 0,36$, $p = 0,43$; D e S, $r = -0,01$, $p = 0,99$; DPDMVMP e S, $r = 0,67$, $p = 0,10$). Em comunidades estruturadas por competição, espera-se que DMVMP e D aumentem e que o DPDMVMP diminua, com o aumento do número de espécies nas comunidades. Isto quer dizer que seriam esperadas correlações positivas entre DMVMP e D e a riqueza de espécies e correlação negativa entre DPDMVMP e a riqueza.

Os testes de randomização com as métricas de distância DMVMP, DPDMVMP e D mostraram pouca evidência de que as espécies nas comunidades amostradas partilharam os recursos disponíveis de maneira regular e espaçada, como seria de se esperar se processos competitivos fossem importantes para a organização destas comunidades (Tabela 6).

Discussão

Entre três objetivos da análise ecomorfológica citados por WAINWRIGHT & REILLY (1994) os dois primeiros foram atingidos neste estudo. Foram inferidas relações ecológicas entre as espécies a partir do espaço morfológico e foram encontradas correlações entre morfologia e um aspecto do uso de recursos, a dieta de algumas das espécies mais abundantes. WIKRAMANAYAKE (1990) encontrou correlação entre morfologia e uso de habitat e dieta e concluiu que essa relação significativa possibilitou a inferência de padrões distribucionais, gerados por competição inter-específica.

Como foi comentado por MATTHEWS (1998), nos primórdios das investigações ecomorfológicas, assumia-se *a priori* que amostrando um grande número de variáveis morfológicas seria suficiente para se fazer inferências sobre a ecologia das espécies estudadas. Com o passar do tempo, porém, alguns estudos têm mostrado que a relação entre morfologia e uso de recursos não é tão generalizável quanto se pensava. Daí a importância de se testar, antes de abordar a partilha de nichos pelas espécies a

partir de caracteres morfológicos, se existe correlação significativa entre as características morfológicas das espécies e as variáveis que representam uso de alimento e/ou hábitat.

Existem duas hipóteses que poderiam explicar a falta de correlação significativa entre morfologia e distribuição das espécies. Houve uma diferença de escala entre as medidas de morfologia e uso de hábitat para as diferentes espécies. Os trechos amostrados podem ser considerados como meso-hábitats, nos quais foram capturadas espécies tão distintas morfológicamente como loricarídeos, caracídeos do gênero *Astyanax* e tricomictérídeos. Este fato nos levou a utilizar, como representantes do uso de hábitat pelas espécies, os escores destas espécies no espaço gerado pela análise de correspondência canônica realizada no Capítulo 1. Como estes escores são medidas indiretas do uso de hábitat, sua variabilidade poderia não se correlacionar, como foi o caso, com as medidas morfológicas, medidas diretamente para cada espécie.

Outra hipótese foi derivada da regra de assembléia (*assemblage rule*) testada por WINSTON (1995) que testou se as espécies morfológicamente mais similares co-ocorrem menos do que o esperado ao acaso. Para ilustrar este padrão podemos mencionar a distribuição das duas espécies de Characidae encontradas na bacia. Elas são muito mais similares entre si do que em relação às outras espécies e sua distribuição espacial foi distinta, uma espécie ocupou principalmente as cabeceiras e outra o curso principal. Nos pontos em que co-ocorreram, a relação de dominância foi desigual. Estas duas zonas da bacia, cabeceiras e curso principal, apresentam características fisiográficas muito distintas de maneira que espécies do mesmo gênero, com formas similares ocuparam ambientes radicalmente diferentes. O mesmo padrão pode ser observado para *Astyanax scabripinnis* e *A. bimaculatus*, ambos similares morfológicamente, porém com distribuições espaciais distintas na bacia.

Desta forma, se espécies com morfologia similar habitarem zonas distintas de uma bacia, dado que as características fisiográficas e/ou físico-químicas destas zonas sejam distintas, será pouco provável que sejam encontradas correlações significativas entre morfologia e uso de hábitat para a ictiocenose em questão. PERES-NETO (1995) chegou a esta conclusão através de correlação negativa significativa entre morfologia e distribuição, obtida com um teste de Mantel.

O aumento na riqueza e diversidade de espécies ao longo de gradientes lóticos é um padrão comum em riachos. Diversos autores correlacionaram-no com características fisiográficas e/ou físicas e químicas do ambiente. GARUTTI (1988) concluiu que o aumento do volume de água do canal, ao longo do gradiente, foi relacionado ao aumento no número de espécies nas comunidades. O padrão mais conspícuo foi a adição de espécies, segundo o autor, devido ao relevo suave da região. UIEDA & BARRETO (1999) concluíram que a vazão e a velocidade da corrente foram determinantes da distribuição da ictiofauna ao longo de um riacho, localizado em região de relevo acidentado. PERES-NETO et al. (1995) consideraram que a diversidade de espécies num riacho costeiro foi relacionada à heterogeneidade de habitat, que por sua vez proporcionaria maior diversidade de microhabitats. BEAUMORD & PETRERE Jr., (1994) encontraram, num rio no Estado de Mato Grosso, que a riqueza e diversidade de espécies aumentaram rio abaixo, concomitantemente ao aumento da área disponível para os peixes. Estes resultados indicam que o principal correlato do aumento na diversidade de espécies é o aumento da disponibilidade de habitats, seja por aumento de volume ou de heterogeneidade.

Como foi ressaltado por PERES-NETO (1999), o estudo da partilha de nicho baseado na morfologia das espécies é um enfoque pouco explorado em estudos que procuraram padrões longitudinais de organização de comunidades de riachos. Ou seja, a relação entre o aumento na riqueza de espécies e características do morfo-espaco ao longo do curso de um riacho é um enfoque ainda pouco explorado. Estes padrões de partilha de recursos foram comparados entre comunidades de peixes de regiões tropicais, temperadas e árticas (WINEMILLER, 1991) e entre três riachos norte-americanos (GATZ, 1979a).

Este trabalho foi uma análise da variabilidade longitudinal de comunidades de peixes do ponto de vista ecomorfológico. PERES-NETO (1995) empregou esta abordagem num estudo realizado ao longo do gradiente de um rio costeiro. O autor testou, através de simulações, se a DMVMP, seu desvio padrão e D foram maiores ou menores do que esperado ao acaso e não encontrou resultados significativos em nenhuma das comunidades analisadas. Infelizmente, o número de espécies das comunidades pouco variou (10 a 14 espécies) e talvez por isso não foram discutidos

aspectos da variação em características do morfo-espaco em relação ao aumento no número de espécies.

WINEMILLER (1991) realizou uma análise ecomorfológica de comunidades de peixes de diferentes regiões do globo, abrangendo diversas condições ambientais. Segundo o autor, existem três padrões a serem esperados da densidade, equitabilidade e tamanho do morfoespaco à medida que aumenta o número de espécies em comunidades naturais: 1) a densidade e equitabilidade do morfoespaco permanecem as mesmas e o tamanho do morfoespaco aumenta; 2) a densidade diminui, o tamanho permanece constante, mas o padrão de dispersão se torna mais regular; 3) o tamanho do morfoespaco permanece constante ou diminui e espécies são adicionadas de maneira irregular.

Em relação ao tamanho do morfo-espaco como um todo, expresso pela distância ao centróide, não foram encontradas relações estatisticamente significativas com a riqueza ou diversidade de espécies. Em relação a esta variável, foi encontrado um *outlier*, P2 foi o ponto com maior distância ao centróide, apesar de ter apenas três espécies. WINEMILLER (1991) encontrou um resultado similar. Alguns de seus pontos amostrais, situados no Alasca, continham poucas espécies que ocupavam a periferia do morfo-espaco. Este padrão fez com que a distância média ao centróide desta comunidade fosse maior. Analogamente, duas das três espécies capturadas em P2 ocuparam posições extremas no morfo-espaco, desta maneira a distância média ao centróide desta comunidade foi maior, mas não representou uma base maior de recursos explorados pela comunidade local.

Excluindo o ponto P2 da análise, aparece uma ligeira tendência da distância ao centróide aumentar com o número de espécies, mas este resultado não foi significativo estatisticamente. Isto significa que com exceção de P2 o morfo-espaco, e por extensão, a base de recursos explorados pelos peixes permaneceu relativamente constante ao longo do gradiente. A ausência de espécies que utilizam a coluna de água foi a principal característica do morfoespaco do ponto P2. Quando passamos para o ponto P3, o ponto seguinte no gradiente analisado, ocorre a adição de uma espécie que utiliza a coluna de água, *Astyanax scabripinnis*. Daí em diante a coluna de água vai ser um nicho explorado por diversas espécies. À medida que nos deslocamos para jusante ocorreram adições de espécies, tanto entre as insetívoras bentônicas, como entre os

loricarídeos. Isto ocorreu concomitantemente com o aumento no volume de habitat (GARUTTI, 1988) e/ou na heterogeneidade de habitat (PERES-NETO et al. 1995) com o consequente aumento na diversidade de espécies.

Os resultados indicaram que no curso superior da bacia do ribeirão Grande predominou a adição irregular de espécies no espaço de recursos disponíveis, pois à medida que aumentou o número de espécies a DMVMP e seu desvio padrão também aumentaram. Segundo WINEMILLER (1991), este resultado indica ausência de interações bióticas como estruturadores das comunidades. Esta conclusão sobre ausência de interações bióticas foi reforçada pelos resultados das simulações, que em nenhum caso deram resultados significativos. Ou seja, apesar de ocorrer um aumento no espaçamento entre as espécies nas comunidades mais diversas, este padrão de espaçamento foi obtido também nas comunidades aleatórias. Além disso, esse maior espaçamento foi acompanhado de uma maior agregação de espécies. A irregularidade na ocupação dos nichos correspondeu à formação de agregados no morfo-espaço.

Acreditamos que são necessários mais estudos que investiguem a relação entre o aumento no número de espécies, ao longo de gradientes lóticos, e padrões de dispersão e tamanho do morfo-espaço. Não existem dados que permitam uma comparação direta para indicar se os padrões encontrados no ribeirão Grande podem ser generalizados para outras regiões e/ou condições fisiográficas.

As conclusões a respeito da variabilidade dos atributos do espaço morfológico foram feitas em relação apenas à riqueza de espécies nos diferentes pontos amostrais. Estas análises utilizaram apenas dados de presença/ ausência de espécies ignorando relações desiguais de abundância entre as espécies. JACKSON et al. (1992) comentaram, sobre o uso de dados de presença/ ausência, que processos competitivos podem resultar também em relações desiguais de dominância entre espécies similares e não apenas na exclusão de uma das espécies.

A abundância relativa das espécies agrega mais informações do que a simples riqueza de espécies. Um problema do uso de abundância relativa diz respeito à amostragem, ou seja, como garantir que as verdadeiras relações de dominância numa comunidade não sejam mascaradas por vieses amostrais. Neste trabalho, o uso da pesca elétrica garantiu uma boa amostragem da ictiofauna local (ver Capítulo 1). Partindo deste princípio, acreditamos que as relações de dominância nas comunidades foram

representativas das que ocorrem naturalmente. Neste caso, uma análise qualitativa da relação entre abundância relativa das espécies e sua vizinhança no espaço morfológico pode revelar padrões não evidenciados pela análise realizada somente com dados de presença/ ausência.

Regras de assembléia são "normas" que explicam a distribuição de espécies em comunidades. DIAMOND (1975) *apud* GILPIN & DIAMOND (1982) propôs regras de assembléia para uma fauna insular de aves e deu início a um longo debate sobre padrões de co-ocorrência de espécies e a importância da competição na estrutura de comunidades. Esta regra de assembléia é "uma inferência *ad hoc* para explicar padrões aparentes na distribuição de espécies" (FOX & BROWN, 1993).

No Capítulo 1 foi proposta uma regra de assembléia para descrever o padrão de distribuição de espécies mais conspícuo encontrado no ribeirão Grande. Espécies do mesmo gênero ou família nunca foram abundantes no mesmo ponto amostral. WINSTON (1995) testou uma das regras de assembléia propostas por DIAMOND (*op. cit.*) com comunidades de peixes e além de um trabalho que utilizou modelos nulos (JACKSON et al. 1992), não encontramos outras referências sobre regras de assembléia para comunidades de peixes.

Uma análise qualitativa da abundância relativa das espécies e das relações de vizinhança morfológica resultou numa regra de assembléia para as comunidades do alto ribeirão Grande baseada na morfologia das espécies. A regra proposta relaciona a abundância relativa das espécies com sua similaridade morfológica definida pelas distâncias euclidianas.

Foi visto que de maneira geral, dada a espécie mais abundante, a segunda mais abundante nunca seria seu vizinho morfológico mais próximo; dado a segunda espécie mais abundante a terceira nunca seria seu vizinho morfológico mais próximo e assim por diante. Em relação à primeira e segunda espécies mais abundantes este padrão não teve nenhuma exceção entre os sete pontos amostrais considerados. Entre a segunda e a terceira espécies mais abundantes ocorreram duas exceções. Entre a terceira e quarta espécies mais abundantes ocorreu uma exceção e entre a quarta e quinta espécies mais abundantes ocorreram duas exceções.

Uma regra de assembléia foi proposta por FOX & BROWN (1993) para explicar a estrutura de comunidades de roedores. Os autores testaram com modelos

nulos se comunidades seriam colonizadas por diferentes grupos funcionais de maneira mais regular do que esperado ao acaso. Ou seja, existe uma tendência para que diferentes grupos funcionais sejam igualmente representados nas comunidades. As comunidades assim organizadas foram batizadas de *favored states* (estados favoráveis) e foram observadas mais frequentemente do que esperado ao acaso.

Analogamente, se considerarmos que comunidades organizadas em relação à abundância relativa e vizinhança morfológica foram mais frequentes que às exceções à regra, podemos conferir-lhes o status de *favored states*? Infelizmente a regra de assembléia proposta não foi testada contra modelos nulos. Este deve ser o próximo passo, antes que esta regra possa ser generalizada e testada em outros sistemas e mesmo com outros táxons.

Como foi comentado por FOX & BROWN (1993), os debates sobre organização de comunidades mostraram a necessidade de 1) distinguir estruturas determinísticas, 2) testar tipos de estrutura com modelos nulos apropriados e 3) identificar os mecanismos envolvidos. Nosso resultado estabeleceu a base para o uso deste protocolo e mostrou a importância da abundância relativa das espécies na detecção de estrutura em comunidades.

Referências bibliográficas

BEAUMORD, A.C.; PETRERE JR., M. Comunidades de peces del rio Manso, Chapada dos Guimarães, MT, Brazil. **Acta Biol. Venez.**, Caracas, v. 15, n. 2, p. 21-35, 1994.

BICKEL, R.; LOSOS, J. Patterns of morphological variation and correlates of habitat use in chameleons. **Biol. J. Linnean Soc.**, Londres, n. 76, p. 91–103, 2002.

CATELLA, A.C.; PETRERE Jr., M. Body shape and food habitats of fish from baia Onça, a Pantanal floodplain lake. **Verh. Internat. Verein. Limnol.**, Stuttgart, n. 26, p. 2203–2208, 1998.

DELARIVA, R.L.; AGOSTINHO, A.A. Relationship between morphology and diet of six neotropical loricariids. **J. Fish Biol.**, Oxford, n 58, p. 832–847, 2001.

DIAMOND, J.M. Assembly of species communities. In: Cody, M.L.; Diamond, J.M. (eds.), *Ecology and evolution of communities*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massassuchets, 1975, p. 342-444.

DOUGLAS, M. E.; MATTHEWS, W. J. Does morphology predict ecology? Hypothesis testing within a freshwater fish assemblage. **Oikos**, Lund, n. 65, p. 213–224, 1992.

FELLEY, J.D. Multivariate identification of morphological – environmental relationships within the ciprinidae (Pisces). **Copeia**, Lawrence, n.2, p. 442-455, 1984.

FELSENSTEIN, J. (1995) Phylogenies and the comparative method. **The American Naturalist**, Chicago, v.125 n.1, p. 1–15, 1995.

FINDLEY, J.S. Phenetic packing as a measure of faunal diversity. **The American Naturalist**, Chicago, v. 107, n. 956, p. 580–584, 1973.

FINDLEY, J.S.; BLACK, H. Morphological and dietary structuring of a Zambian insectivorous bat community. **Ecology**, Washington, v.64 n.4, p.625–630, 1983.

FOX, B. J.; BROWN, J. H. Assembly rules for functional groups in North American rodent communities. **Oikos**, Lund, n. 67, p. 358–370, 1993.

FUGI, R.; AGOSTINHO, A.A.; HAHN, N.S. Trophic morphology of five benthic – feeding fish species of a tropical floodplain. **Bras. J. Biol.**, São Carlos, v.61 n.1, p. 27–33, 2001.

GARUTTI, W. Distribuição longitudinal da ictiofauna em um córrego da região Noroeste do estado de São Paulo, bacia do rio Paraná. **Rev. Bras. Biol.**, São Carlos, v. 48, n. 4, p. 747–759, 1988.

GATZ, A.J. Jr. Community organization in fishes as indicated by morphological features. **Ecology**, Washington, v.60 n.4, p. 711–718, 1979a.

GATZ, A.J. Jr. Ecological morphology of freshwater stream fishes. **Tulane studies in Zoology and Botany.**, Tulane, v.21, p. 91–124, 1979b.

GATZ, A.J. Jr. Morphologically inferred niche differentiation in stream fishes. **Amer. Midl. Nat.**, Notre Dame, v.106, n.1. p. 10-21, 1981.

GILPIN, M.E.; DIAMOND, J.M. Factors contributing to non-randomness in species co-occurrences on islands. **Oecologia**, Heidelberg, n.52, p.75-84, 1982.

JACKSON, D. A.; SOMERS, KEITH M.; HARVEY, HAROLD H. Null models and fish communities: evidence of nonrandom patterns. **The American Naturalist**, Chicago, v. 139, n. 5, p. 930–951, 1992.

JULIANO, S.A.; LAWTON, J.H. The relationship between competition and morphology. I. Morphological patterns among co-occurring dysticid beetles. **J. Anim. Ecol.**, Londres, n.59, p. 403–419, 1990.

KEAST, A. & WEBB, D. Mouth and body form relative to feeding ecology in the fish fauna of a small lake, Lake Opinicon, Ontario. **J. Fish Res. Board Can.**, Toronto, n.23, p. 1845–1874, 1966.

MANLY, B.F.J. Randomization and Monte Carlo methods in biology. Chapman & Hall, Londres, 1991, p. 280 p.

MATTHEWS, W. J. Patterns in freshwater fish ecology. Chapman & Hall: New York, 1998.

MAY, R. M.; McCARTHUR, R. H. Niche overlap as a function of environmental variability. **Proc. Nat. Acad. Scienc.**, USA., Washington, n. 69, p. 1109–1113, 1972.

McGARIGAL, K.; CUSHMAN, S.; STAFFORD, S. Multivariate statistics for wildlife and ecology research. Springer–Verlag, Now York, 2000.

MÉRIGOUX, S.; PONTON, D. Body shape, diet and ontogenetic diet shifts in young fish of the Sinnamary river, French Guiana, South America. **J. Fish Biol.**, Oxford, n.52, p. 556–569, 1998.

MILES, D.B.; RICKLEFS, R.E. The correlation between ecology and morphology in deciduous forest passerine birds. **Ecology**, Washington, v.65 n.5, p. 1629–1640, 1984.

MILES, D.B.; RICKLEFS, R.E.; TRAVIS, J. Concordance of ecomorphological relationships in three assemblages of passerine birds. **The American Naturalist**, Chicago, v. 129 n. 3, p. 347–364, 1987.

MOTTA, P.J. & KOTRSCHAL, K.M. Correlative, experimental and comparative evolutionary approaches in ecomorphology. **Neth. J. Zool.**, Leiden, v. 42, n.2–3, p. 400–415, 1992.

MOTTA, P.J.; CLIFTON, K.B.; HERNANDEZ, P. & BRADLEY, T.E. Ecomorphological correlates in ten species of subtropical seagrass fishes: diet and microhabitat utilization. **Environ. Biol. Fishes**, Norwell, n. 44, p. 37–60, 1995.

NORTON, S.F. A functional approach to ecomorphological patterns of feeding in cottidae fishes. **Environ. Biol. Fishes**, Norwell, n.44, p. 61–78, 1995.

PERES-NETO, P. R. Métodos em ecomorfologia *In*: Caramaschi, E.P. Mazzoni, R. & P. R. Peres-Neto (eds.) *Ecologia de Peixes de Riachos. Série Oecologia Brasiliensis*, vol. VI. PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro, Brasil, 1999.

PERES-NETO, P.R., BIZERRIL, C.R.S.F., IGLESIAS, R. An overview of some aspects of river ecology: a case study on fish assemblages distribution in an eastern Brazilian coastal river. *In*: *Oecologia Brasiliensis. Estrutura, funcionamento e manejo de ecossistemas Brasileiros*. Esteves, F.A. (ed.), 1995, p.317-334.

PERES-NETO, P. R. Estrutura De comunidades de peixes ao longo de um gradiente lótico de um rio costeiro do leste brasileiro. (rio Macacu, RJ). *Dissertação de Mestrado*, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 87 p., 1995.

RICKLEFS, R.E. & TRAVIS, J. A morphological approach to the study of avian community organization. **The Auk.**, McLean, n.97, p. 321–338, 1980.

RICKLEFS, R.E.; COCHRAN, D.; PIANKA, E.R. A morphological analysis of the structure of communities of lizards in desert habitats. **Ecology**, Washington, v.62 n.6, p. 1474–1483, 1981.

SCHUM, M. Phenetic structure and species richness in north and central American bat faunas. **Ecology**, Washington, v.65 n.4, p. 1315–1324, 1984.

SMARTT, R.E. A comparison of morphological and ecological overlap in a *Peromyscus* community. **Ecology**, Washington, v.59 n.2, p. 216–220, 1978.

UIEDA, V.S.; BARRETO, M.G. Composição da ictiofauna de quatro trechos de diferentes ordens do rio capivara, bacia do Tietê, Botucatu, São Paulo. **Rev. Brasil. Zool.** Juiz de Fora, v. 1, n. 1, p. 55–67, 1999.

WAINWRIGHT, P.C. Ecological explanation through functional morphology: the feeding biology of sunfishes. **Ecology**, Washington, v.77 n.5, p. 1336–1343, 1996.

WAINWRIGHT, P.C.; RICHARD, B.A. Predicting patterns of prey use from morphology of fishes. **Environ. Biol. Fishes**, Norwell, n.44, p. 97–113, 1995.

WAINWRIGHT, P.C.; BELLWOOD, D.R.; WESTNEAT, M.W. Ecomorfology of locomotion in labrid fishes. **Environ. Biol. Fishes**, Norwell, n. 65, p. 47– 62, 2002.

WAINWRIGHT, P.C; REILLY, S. M. Ecological morphology: integrative organismal biology. University of Chicago Press, Chicago, 1994, 367 p.

WIENS, J.A. & ROTENBERRY, J.T. Patterns of morphology and ecology in grassland and shrubsteppe bird populations. **Ecol. Monogr.**, Washington, v. 50, n. 3, p.287–308, 1980.

WIKRAMANAIAKE, E.D. Ecomorphology and biogeography of a tropical stream fish assemblage: evolution of assemblage structure. **Ecology**, Washington, v.71 n.5, p. 1756–1764, 1990.

WINEMILLER, K. Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. **Ecol. Monogr.**, Washington, v.61 n.4, p.343–365, 1991.

WINEMILLER, K.O.; KELSO-WINEMILLER, L.; BRENKERT, A.L. Ecomorphological diversification and convergence in fluvial cichlid fishes. **Environ. Biol. Fishes**, Norwell, n. 44, p. 235–261, 1995.

WINSTON, M.R. Co-occurrence of morphologically similar species of stream fishes. **The American Naturalist**, Chicago, v. 145, n. 4, p. 527–545, 1995.

Figuras e tabelas

Tabela 1. Localização dos pontos amostrais em coordenadas geográficas, riacho em que o ponto amostral está situado e sua altitude.

riacho	ponto	altitude (m)	Localização		
ribeirão do Cachoeirão	P1	1793	22° 45,535' S	45° 30,917' W	
ribeirão do Cedro	P2	900	22° 45,027' S	45° 27,965' W	
ribeirão do Cedro	P3	671	22° 46,084' S	45° 27,828' W	
ribeirão da Cajarana	P5	652	22° 46,110' S	45° 27,860' W	
ribeirão do Ferraz	P6	630	22° 47,082' S	45° 28,170' W	
ribeirão Grande	P7	611	22° 48,110' S	45° 26,934' W	
ribeirão Grande	P8	577	22° 48,995' S	45° 25,368' W	
ribeirão Grande	P9	538	22° 50,891' S	45° 21,256' W	

Tabela 2. Resultados do índice ponderal, que foi utilizado para selecionar as espécies mais importantes nas comunidades da bacia do ribeirão Grande.

Espécies	total	Biomassa	IP
<i>Characidium alipioi</i>	519	2710,52	39,92251
<i>Trichomycterus itatiayae</i>	493	1137,46	15,914057
<i>Characidium lauroi</i>	535	884,05	13,422348
<i>Astyanax scabripinnis</i>	228	1877,18	12,14615
<i>Neoplecostomus microps</i>	251	1438,06	10,243505
<i>Pareiorhina rudolphi</i>	261	330,41	2,4473245
<i>Imparfinis minutus</i>	100	553	1,5693615
<i>Loricariichthys sp.</i>	90	494,88	1,2639802
<i>Geophagus brasiliensis</i>	36	523,61	0,534944
<i>Hypostomus 4</i>	12	1410,66	0,4803983
<i>Taunayia bifasciata</i>	43	296,91	0,362319
<i>Astyanax bimaculatus</i>	42	290,67	0,3464554
<i>Pimelodus maculatus</i>	10	972	0,2758444
<i>Harttia carvalhoi</i>	46	184,14	0,240383
<i>Hoplosternum littorale</i>	13	429,8	0,1585651
<i>Gymnotus pantherinus</i>	14	319,12	0,1267885
<i>Rhamdia quelen</i>	7	457,43	0,09087
<i>Trichomycterus immaculatus</i>	23	97,5	0,06364
<i>Oligosarcus hepsetus</i>	6	306,9	0,0522572
<i>Astyanax fasciatus</i>	11	128,73	0,0401856
<i>Trichomycterus alternatus</i>	13	106,15	0,0391617
<i>Gymnotus carapo</i>	6	223,25	0,0380137
<i>Trichomycterus sp.</i>	16	81,58	0,0370426
<i>Hypostomus 2</i>	6	207,71	0,0353677
<i>Pareiorhina sp1</i>	19	59,06	0,0318453
<i>Trichomycterus iheringi</i>	14	71,83	0,0285385
<i>Rineloricaria sp.</i>	7	86,31	0,0171458
<i>Astyanax eigenmanniorum</i>	7	85,89	0,0170623
<i>Synbranchus marmoratus</i>	2	236,22	0,0134074
<i>Hoplias malabaricus</i>	4	110,54	0,0125481
<i>Phalloceros caudimaculatus</i>	17	17,32	0,0083559
<i>Hypostomus 3</i>	2	138,37	0,0078536
<i>Trichomycterus sp. (aj)</i>	8	16,62	0,0037733
<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i>	1	113,58	0,0032233
<i>Pareiorhina sp2</i>	5	7,77	0,0011025
<i>Leporinus copelandii</i>	1	28,18	0,0007997
<i>Hypostomus 1</i>	3	7,68	0,0006539
<i>Hisonotus sp.</i>	5	4,02	0,0005704

Tabela 3. Resultados da análise de componentes principais mostrando os autovalores, que correspondem a variância explicada por cada eixo, a percentagem de variância explicada por cada eixo e a variância acumulada, explicada pelos componentes.

	autovalor	Variância explicada	Variância acumulada (%)
componente 1	4,17	34,77	34,77
componente 2	3,47	28,94	63,71

Tabela 4. Coeficientes das variáveis morfológicas nos três primeiros componentes extraídos pela análise de componentes principais.

	fator 1	fator 2
altura corporal máxima	-0,92	-0,01
largura corporal máxima	0,33	-0,86
comprimento da nadadeira peitoral	-0,20	-0,82
área da nadadeira peitoral	-0,03	-0,84
altura da nadadeira caudal	-0,88	-0,01
área da nadadeira caudal	-0,70	-0,42
comprimento da cabeça	-0,63	-0,45
altura do pedúnculo caudal	-0,76	0,19
largura do pedúnculo caudal	0,12	-0,46
largura da boca	0,36	-0,74
diâmetro do olho	-0,86	-0,07
comprimento corporal	-0,22	0,42

Tabela 5. Resultado da análise de correlações canônicas realizada com uma matriz trófica, dependente, e uma matriz morfológica, independente ou preditora.

Correlação geral entre as matrizes $R^2 = 0,97639$, $p = 0,0015$				
Correlações entre as variáveis canônicas		Funções canônicas		
		1	2	3
redundância da matriz dependente		0,98	0,89	0,45
		0,30	0,42	0,03
eixo 1	sedimento x alóctones e autóctones	0,67	0,65	-0,35
eixo 2	alóctones x autóctones e sedimento	-0,79	0,6	-0,14
eixo 3	insetos aquáticos x alóctones	-0,38	0,61	0,53
fator 1	compressão lateral, diâmetro olho	-0,76	0,65	0,02
fator 2	tamanho da peitoral, diâmetro da boca, largura máxima	0,53	0,72	-0,45
fator 3	tamanho corporal	-0,27	0,8	0,53

Tabela 6. Resultados dos testes de Monte Carlo utilizados para testar se DMVMP e D eram maiores que esperado ao acaso e se DPDMVMP era menor que o esperado ao acaso. Entre parêntesis está a probabilidade de que o valor calculado seja diferente (maior ou menor dependendo do caso) do que esperado ao acaso. Na segunda coluna, da esquerda para a direita, está a riqueza de espécies (S) e na terceira coluna está a distância ao centróide (DC).

ponto	S	DC	DMVMP	DPDMVMP	D
P2	4	1,665	2,05 (p = 0,849)	0,25 (p = 0,579)	1,8 (p = 0,554)
P3	6	1,279	1,16 (p = 0,384)	0,54 (p = 0,850)	0,62 (p = 0,620)
P4	9	1,194	0,75 (p = 0,158)	0,46 (p = 0,909)	0,29 (p = 0,579)
P5	10	1,249	0,69 (p = 0,153)	0,46 (p = 0,983)	0,23 (p = 0,812)
P6	11	1,32	1,84 (p=0,585)	1,29 (p = 0,951)	1,81 (p = 0,283)
P7	14	1,32	3,01 (p = 0,241)	1,07 (p = 0,975)	1,95 (p = 0,638)
P8	8	1,238	1,15 (p = 0,221)	0,36 (p = 0,126)	0,80 (p = 0,468)

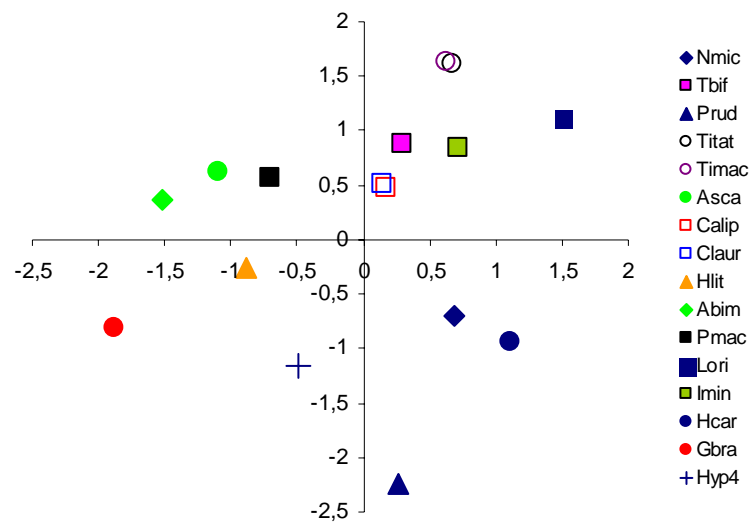


Figura 1. Espaço morfológico para as dezesseis espécies mais abundantes no curso superior do Ribeirão Grande. As abreviações são as seguintes, Nmic, *Neoplecostomus microps*; Tbif, *Taunayia bifasciata*; Prud, *Pareiorhina rudolfi*; Titat, *Trichomycterus itatiayae*; Timac, *T. immaculatus*; Asca, *Astyanax scabripinnis*; Calip, *Characidium alipioi*; Claur, *C. lauroi*; Hlit, *Hoplosternun littorale*; Abim, *A. bimaculatus*; Pmac, *Pimelodus maculatus*; Lori, *Loricariichthys* sp.; Imin, *Imparfinis minutus*; Hcar, *Harttia carvalhoi*; Gbra, *Geophagus brasiliensis*, Hyp4, *Hypostomus* sp.

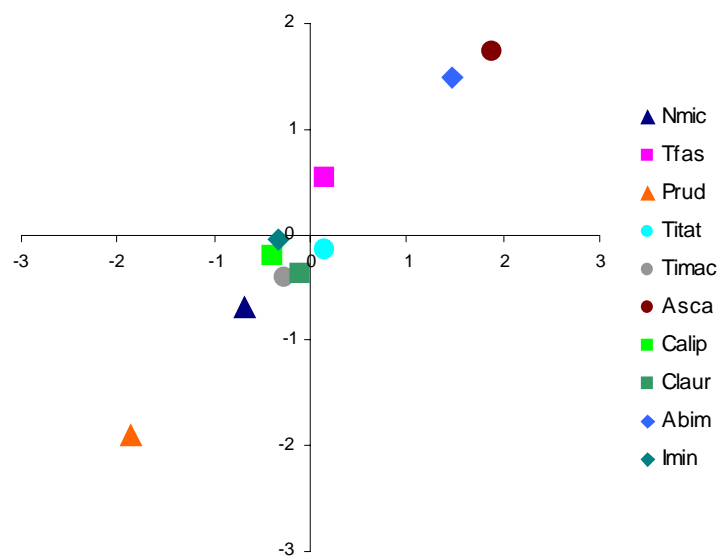


Figura 2. Ordenação das espécies no espaço morfo-trófico gerado por uma análise de correlações canônicas significativa entre morfologia e dieta de 10 espécies do curso superior da bacia do Ribeirão Grande. Abreviações para as espécies são as mesmas da figura anterior.

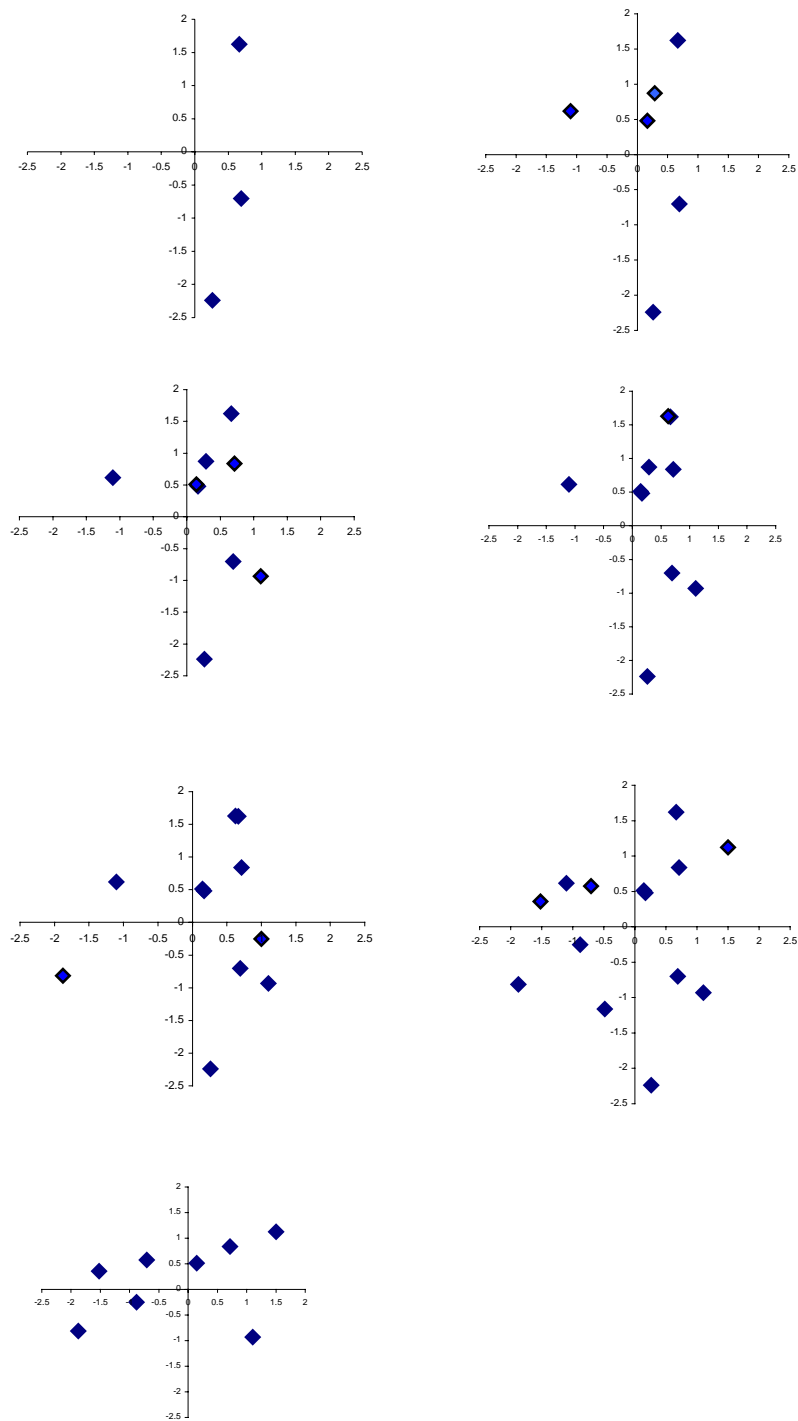


Figura 3. Configurações do morfo-espço ao longo do gradiente lótico, na bacia do ribeirão Grande. O primeiro gráfico, em cima e à esquerda, representa P2, a sua direita está P3 e assim sucessivamente, até o ponto P8, embaixo e à esquerda.

Considerações finais

Na bacia do ribeirão Grande, foram encontradas comunidades distintas de peixes nos tributários e no curso principal, cuja composição e abundância relativa pouco variaram durante um ano de amostragem. Entre as variáveis quantificadas, as mais importantes em relação à distribuição da ictiofauna foram altitude do ponto amostral, sua largura e profundidade médias e, provavelmente, a posição do tributário na bacia.

Devido à forte influência do relevo nas características dos pontos amostrais, foi definida uma região de transição entre duas zonas com ictiocenoses distintas. O padrão mais conspícuo de distribuição das espécies foi condicionado por esta zona de transição, que foi considerada um ecótono. Métodos de simulação indicaram que processos competitivos também poderiam ser importantes na manutenção desta estrutura. Competição por interferência é um processo que envolve interações entre espécies similares e têm um forte componente comportamental. Espécies territorialistas são passíveis de evoluírem comportamentos territoriais interespecíficos, que por sua vez, serão importantes para determinar sua distribuição em relação a espécies congênicas. Entre as espécies do ribeirão Grande, algumas podem ter sua distribuição determinada apenas por preferência de hábitat e outras podem ter este padrão de segregação reforçado por interações competitivas interespecíficas, mediadas por competição por interferência.

Nossos resultados mostraram que as espécies mais abundantes no curso superior da bacia do ribeirão Grande se alimentaram preferencialmente de larvas e ninfas aquáticas de insetos. O consumo destes itens variou pouco, ocorreram apenas mudanças quantitativas dentro desta classe de recursos. Apesar dos altos valores de sobreposição alimentar entre espécies de um mesmo ponto amostral, a ocorrência de interações competitivas por alimento pode não ser importante por dois motivos. A aparente abundância ao longo do ano dos recursos alimentares mais consumidos e o fato de que as espécies mais abundantes apresentam diferentes táticas alimentares e/ou períodos de atividade distintos, permitindo sua coexistência com a mesma base de recursos alimentares. Por outro lado, os padrões de distribuição complementares e relações

desiguais de dominância sugerem que processos competitivos podem ter alguma importância no sistema, numa escala espacial maior.

Foi encontrada correlação entre a morfologia das espécies e sua dieta. A plotagem das duas primeiras funções canônicas revelou um gradiente entre tetragonopteríneos que se alimentaram principalmente de insetos alóctones e loricarídeos que se alimentaram principalmente de sedimentos. Na região mediana deste gradiente, foram agregadas espécies que se alimentaram principalmente de larvas e ninfas aquáticas de insetos e apresentaram corpo mais fusiforme ou alongado. Não foi encontrada relação significativa entre a riqueza de espécies e as métricas do morfo-espaço. Estes resultados indicaram que as espécies não se distribuíram espaçada e regularmente no morfo-espaço, como seria esperado se processos competitivos houvessem estruturado as comunidades. Não obstante, foi encontrada uma relação qualitativa entre abundância relativa das espécies e sua vizinhança morfológica que, se adequadamente testada com modelos nulos, pode revelar padrões de organização não evidenciados por análises com presença/ ausência de espécies.

Finalmente, é importante mencionar que o ecótono, determinado entre tributários e curso principal, pode ser uma importante fonte de variabilidade genética, principalmente para populações de peixes que se encontram isoladas nas cabeceiras dos tributários. A conservação desta zona da bacia é conflitante com a crescente urbanização da área, que se situa num bairro rural do município de Pindamonhangaba. Ao contrário das cabeceiras, que são relativamente protegidas de alterações devido ao relevo acidentado, o piemonte está exposto à ocupação humana. Seria muito importante, para a conservação da ictiofauna local, que a ocupação desta área fosse feita de maneira racional, com medidas como reconstituição de mata ciliar, proibição de eventuais modificações estruturais no canal dos riachos, uso racional de fertilizantes e adubo e tratamento do esgoto das residências. Neste sentido, as informações deste trabalho podem servir de subsídio para futuros planos de manejo que venham a ser implantados na área.

Apêndice

1. Lista taxonômica das espécies de peixes capturadas na bacia do ribeirão Grande, Pindamonhangaba, SP.

Superordem Ostariophysi

Ordem Characiformes

Família Characidae

Astyanax bimaculatus Linnaeus, 1758
Astyanax scabripinnis Jenyns, 1842
Astyanax eigenmanniorum Cope, 1894
Astyanax fasciatus Cuvier, 1819
Oligosarcus hepsetus Cuvier, 1829

Família Crenuchidae

Characidium alipioi Travassos, 1955
Characidium lauroi Travassos, 1946

Família Erythrinidae

Hoplias malabaricus Bloch, 1794
Hopleryrhinus unitaeniatus Agassiz, 1829

Família Anostomidae

Leporinus copelandii Steindachner, 1875

Ordem Siluriformes

Família Loricaridae

Pareiorhina rudolfi Miranda-Ribeiro, 1911
Pareiorhina sp1
Pareiorhina sp2
Harttia carvalhoi Miranda-Ribeiro, 1939
Neoplecostomus microps Steindachner, 1887
Hypostomus sp1
Hypostomus sp2
Hypostomus sp3
Hypostomus sp4
Rineloricaria sp.
Loricariichthys sp.
Hisonotus sp.

Família Trichomycteridae

- Trichomycterus itatiayae* Miranda-Ribeiro, 1906
- Trichomycterus alternatus* Eigenmann, 1917
- Trichomycterus immaculatus* Eigenmann & Eigenmann, 1889
- Trichomycterus iheringii* Eigenmann, 1917
- Trichomycterus* sp1
- Trichomycterus* sp2

Família Heptapteridae

- Imparfinis minutus* Lütken, 1874
- Taunayia bifasciata* Eigenmann & Norris, 1900
- Rhamdia quelen* Quoy & Gaimard, 1824

Família Callichthyidae

- Hoplosternum littorale* Hancock, 1828

Família Pimelodidae

- Pimelodus maculatus* Lacepède, 1803

Ordem Gymnotiformes

Família Gymnotidae

- Gymnotus carapo* Linnaeus, 1758
- Gymnotus pantherinus* Steindachner, 1908

Superordem Acanthopterygii

Ordem Perciformes

Família Cichlidae

- Geophagus brasiliensis* Kner, 1865

Ordem Synbranchiformes

Família Synbranchidae

Synbranchus marmoratus Bloch, 1795

2. Relação das espécies capturadas com pesca elétrica e o comprimento total mínimo e máximo, em centímetros.

espécie	min	max
<i>Astyanax bimaculatus</i>	4,1	10,5
<i>Astyanax eigenmanniorum</i>	5,9	5,9
<i>Astyanax fasciatus</i>	7,4	10
<i>Astyanax scabripinnis</i>	6,1	11,7
<i>Characidium alipioi</i>	2,9	11,6
<i>Characidium lauroi</i>	0,8	8,2
<i>Geophagus brasiliensis</i>	2,4	18,4
<i>Gymnotus carapo</i>	13	26,4
<i>Gymnotus pantherinus</i>	11,6	25,6
<i>Harttia carvalhoi</i>	3,7	9,8
<i>Hisonotus sp.</i>	4	4,7
<i>Hoplias malabaricus</i>	11,1	17,2
<i>Hoplosternum littorale</i>	6,6	12,3
<i>Hypostomus l</i>	4,7	7,3
<i>Imparfinis minutus</i>	4,1	12,4
<i>Loricariichthys sp.</i>	5,7	12,8
<i>Neoplecostomus microps</i>	3,1	12,6
<i>Oligosarcus hepsetus</i>	14,2	15
<i>Pareiorhina rudolphi</i>	0,6	6,8
<i>Pareiorhina sp1</i>	3,8	4,9
<i>Pareiorhina sp2</i>	3,7	4,9
<i>Phalloceros caudimaculatus</i>	3,8	4,9
<i>Pimelodus maculatus</i>	12,3	12,3
<i>Rhamdia quelen</i>	15,1	17,6
<i>Rineloricaria sp.</i>	11,7	13,5
<i>Synbranchus marmoratus</i>	24,5	49,5
<i>Taunayia bifasciata</i>	4	12,7
<i>Trichomycterus alternatus</i>	8,9	11,5
<i>Trichomycterus iheringi</i>	5	12
<i>Trichomycterus immaculatus</i>	5,1	12,6
<i>Trichomycterus itatiayae</i>	3,1	13,4
<i>Trichomycterus sp.</i>	3,9	10,9
<i>Trichomycterus sp. (aj)</i>	5,8	7,1

3. Relação das espécies capturadas com redes de espera, com o comprimento máximo e mínimo, em centímetros.

espécie	min	max
<i>Astyanax bimaculatus</i>	8	10,7
<i>Astyanax eigenmanniorum</i>	12	13,2
<i>Astyanax fasciatus</i>	8,8	13,5
<i>Astyanax scabripinnis</i>	9,8	12,6
<i>Geophagus brasiliensis</i>	12,1	12,1
<i>Gymnotus carapo</i>	32,9	32,9
<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i>	19,2	19,2
<i>Hoplosternum littorale</i>	10,2	15,1
<i>Hypostomus 2</i>	12	18
<i>Hypostomus 3</i>	19,1	21,5
<i>Hypostomus 4</i>	16	30,8
<i>Loricariichthys sp.</i>	12,9	12,9
<i>Neoplecostomus microps</i>	10	10
<i>Oligosarcus hepsetus</i>	22,5	26
<i>Pimelodus maculatus</i>	18	25
<i>Rhamdia quelen</i>	19,2	22,4

4. Relação com as espécies capturadas com covos com isca e seus respectivos comprimentos totais máximo e mínimo, em centímetros.

espécie	min	max
<i>Astyanax bimaculatus</i>	6,5	9,1
<i>Astyanax eigenmanniorum</i>	5,1	6,8
<i>Astyanax fasciatus</i>	7,7	11
<i>Astyanax scabripinnis</i>	4,2	11,7
<i>Characidium alipioi</i>	5	6,3
<i>Characidium lauroi</i>	4,4	6,8
<i>Geophagus brasiliensis</i>	10,1	10,4
<i>Hoplosternum littorale</i>	12,8	12,8
<i>Imparfinis minutus</i>	8,1	12,7
<i>Leporinus copelandii</i>	15,1	15,1
<i>Phalloceros caudimaculatus</i>	3	5,2
<i>Pimelodus maculatus</i>	28,6	28,6
<i>Rhamdia quelen</i>	18	18
<i>Taunayia bifasciata</i>	7,6	11,6
<i>Trichomycterus iheringi</i>	7,9	7,9
<i>Trichomycterus itatiayae</i>	6	8,8
<i>Trichomycterus sp. (aj)</i>	7,5	7,5

5. Abundancia relativa das espécies de peixes da bacia do ribeirão Grande, por época de amostra, A1 é a amostragem de inverno, A2 na primavera, A3 no verão e A4 no outono.

espécie	A1	A2	A3	A4
<i>Astyanax bimaculatus</i>	18	9	11	4
<i>Astyanax eigenmanniorum</i>	1		6	
<i>Astyanax fasciatus</i>	5	3		3
<i>Astyanax scabripinnis</i>	53	53	74	48
<i>casculinho 6</i>			1	2
<i>Characidium alipioi</i>	208	187	59	65
<i>Characidium lauroi</i>	198	175	90	71
<i>Geophagus brasiliensis</i>	19	9	5	3
<i>Gymnotus carapo</i>		4	1	1
<i>Gymnotus pantherinus</i>	3	5	5	1
<i>Harttia carvalhoi</i>	12	16	6	12
<i>Hisonotus sp.</i>	4			1
<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i>	1			
<i>Hoplias malabaricus</i>	1			3
<i>Hoplosternum littorale</i>	8	2	2	1
<i>Hypostomus 1</i>	3			
<i>Hypostomus 2</i>	5	1		
<i>Hypostomus 3</i>		1		1
<i>Hypostomus 4</i>			7	5
<i>Imparfinis minutus</i>	30	40	11	19
<i>Leporinus copelandii</i>		1		
<i>Loricariichthys sp.</i>	42	24	7	17
<i>Neoplecostomus microps</i>	99	71	33	48
<i>Oligosarcus hepsetus</i>	2	4		
<i>Pareiorhina rudolphi</i>	51	69	64	77
<i>Pareiorhina sp1</i>	10	6	3	
<i>Pareiorhina sp2</i>	3			2
<i>Phalloceros caudimaculatus</i>	3	7	1	6
<i>Pimelodus maculatus</i>	7	2	1	
<i>Rhamdia quelen</i>	4	1	1	1
<i>Rineloricaria sp.</i>	1	2		4
<i>Synbranchus marmoratus</i>		1		1
<i>Taunayia bifasciata</i>	15	16	7	5
<i>Trichomycterus alternatus</i>	4	7		2
<i>Trichomycterus iheringi</i>	9	2	2	1
<i>Trichomycterus immaculatus</i>	15			8
<i>Trichomycterus itatiayae</i>	185	134	103	69
<i>Trichomycterus sp.</i>	3	3		10
<i>Trichomycterus sp. (aj)</i>	1			7

6. Abundancia relativa das espécies de peixes da bacia do ribeirão Grande, por ponto amostral. P1...Pn correspondem aos pontos amostrais descritos no texto.

espécie	P7	P4	P5	P6	P9	P8	P1	P2	P3
<i>Astyanax bimaculatus</i>	7				25	10			
<i>Astyanax eigenmanniorum</i>	7								
<i>Astyanax fasciatus</i>	6			2	3				
<i>Astyanax scabripinnis</i>	1	92	91	16			18		10
<i>casculinho 6</i>			2			1			
<i>Characidium alipioi</i>	212	1	2	50		254			
<i>Characidium lauroi</i>	6	284	99	17					128
<i>Geophagus brasiliensis</i>	4			5	4	23			
<i>Gymnotus carapo</i>	3				1	2			
<i>Gymnotus pantherinus</i>	2		1	11					
<i>Harttia carvalhoi</i>	16	4	11	13		2			
<i>Hisonotus sp.</i>	5								
<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i>					1				
<i>Hoplias malabaricus</i>	2					2			
<i>Hoplosternum littorale</i>				1	9	3			
<i>Hypostomus 1</i>	3								
<i>Hypostomus 2</i>	6								
<i>Hypostomus 3</i>					2				
<i>Hypostomus 4</i>	12								
<i>Imparfinis minutus</i>	28	6	2	26		38			
<i>Leporinus copelandii</i>					1				
<i>Loricariichthys sp.</i>	9				2	79			
<i>Neoplecostomus microps</i>	1	111	36	71				10	22
<i>Oligosarcus hepsetus</i>	1			1	4				
<i>Pareiorhina rudolphi</i>	3	22	8	40				124	64
<i>Pareiorhina sp1</i>	2		1	2					14
<i>Pareiorhina sp2</i>	2	3							
<i>Phalloceros caudimaculatus</i>				17					
<i>Pimelodus maculatus</i>	3				3	4			
<i>Rhamdia quelen</i>	2		1	4					
<i>Rineloricaria sp.</i>	1					6			
<i>Synbranchus marmoratus</i>						2			
<i>Taunayia bifasciata</i>		23	6						14
<i>Trichomycterus alternatus</i>		11	2						
<i>Trichomycterus iheringi</i>		1	1	11		1			
<i>Trichomycterus immaculatus</i>			1	21				1	
<i>Trichomycterus itatiayae</i>	11	209	56	45				43	127
<i>Trichomycterus sp.</i>	4			12					
<i>Trichomycterus sp. (aj)</i>		1	7						