Programa de Pós Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia)

TRAÇOS DE HISTÓRIA DE VIDA DE TRÊS ESPÉCIES DE PEIXES EM RIACHOS DA BACIA DO RIO CORUMBATAÍ-SP

LUZIA DA SILVA LOURENÇO

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do Campus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas (Área de concentração: Zoologia).

Janeiro/ 2013

TRAÇOS DE HISTÓRIA DE VIDA DE TRÊS ESPÉCIES DE PEIXES EM RIACHOS DA BACIA DO RIO CORUMBATAÍ-SP

LUZIA DA SILVA LOURENÇO

Orientador: Prof. Dr. MIGUEL PETRERE JR.

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do Campus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas (Área de concentração: Zoologia).

Rio Claro - SP
Janeiro de 2013

597 Lourenço, Luzia da Silva
L892t Traços de história de vida de três espécies de peixes em riachos da Bacia do Rio Corumbataí-SP / Luzia da Silva Lourenço. - Rio Claro : [s.n.], 2013
82 f. : il., gráfs., tabs.

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Rio Claro
Orientador: Miguel Petrere Junior

1. Peixe. 2. Peixes de riachos. 3. Crescimento. 4. Reprodução. 5. Variação espacial. 6. Variação temporal. 7. Relações biométricas. I. Título.

Ficha Catalográfica elaborada pela STATI - Biblioteca da UNESP
Campus de Rio Claro/SP

unesp

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

CAMPUS DE RIO CLARO

INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS DE RIO CLARO

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO: ESTRUTURA POPULACIONAL E TRAÇOS DE HISTÓRIA DE VIDA DE TRES ESPÉCIES DE PEIXE DE PEQUENO PORTE EM RIACHOS DA BACIA DO CORUMBATAÍ-SP

AUTORA: LUZIA DA SILVA LOURENÇO

ORIENTADOR: Prof. Dr. MIGUEL PETRELLI JUNIOR

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de DOUTOR EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ZOOLOGIA) , pela Comissão Examinadora:

Prof. Dr. MIGUEL PETRELLI JUNIOR
Departamento de Ecologia / Instituto de Biociências de Rio Claro/UNESP

Prof. Dr. MAURICIO CETRA
Universidade Federal de São Carlos - Campus Sorocaba

Profa. Dra. URSULLA PEREIRA SOUZA
Doutora em Zoologia

Prof. Dr. WALTER BARRELLA
Programa de Pós-graduação em Ecologia/ Universidade Santa Cecília

Prof. Dr. ROBERTO GOITEIN
Departamento de Zoologia / Instituto de Biociências de Rio Claro/UNESP

Data da realização: 11 de janeiro de 2013.

Agradecimentos

Ao programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Área de Concentração: Zoologia), e ao coordenador Prof. Dr. Denis Otavio Vieira de Andrade que sempre me atendeu com atenção.

À Universidade Estadual Paulista e ao Instituto de Biociências, Departamento de Ecologia, pela infraestrutura oferecida.

À CAPES-Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior pela bolsa de doutorado e pela bolsa de estágio de doutorado Sanduíche concedida (BEX: 8589/11-9).

Ao Prof. Miguel Petrere Jr., meu orientador, por ter aceitado me orientar sem me conhecer, por me receber com tanta atenção e carisma, pelos incontáveis ensinamentos, que vão muito além da sala de aula, nesse período que eu tive a oportunidade de trabalhar com ele. Pela disponibilidade e paciência que sempre me atendeu nos momentos que eu precisei de orientação. Eu quero dizer que me sinto muito honrada de ter sido sua aluna e sou imensamente grata por tudo que você me proporcionou de aprendizagem neste período muito enriquecedor da minha vida. MUITO OBRIGADA Miguel!

À Ursulla e ao Fábio pela ajuda, dicas valiosas, amizade e por diversas vezes que me receberam como hospede de uma forma tão atenciosa e agradável, muito obrigada!

À Tuca pela forma atenciosa que sempre me tratou e pela amizade.

Aos professores, funcionários e técnicos do departamento de Ecologia pela ajuda e amizade.

Ao Carlos F. Sanches, técnico do depto de Ecologia, pela valiosa ajuda durante os doze meses de coleta, pela descontração nas horas de cansaço, e pela ajuda com as medidas de volume dos peixes.

À Suely, técnica do depto de Ecologia, pelos helps com a impressora, computador e várias outras coisas, obrigada Su pela atenção e prontidão.

Ao Diovani Piscor, Fabio C. Ferreira e Sean M. Hieda pela ajuda no campo.

Ao prof. Dr. Acácio R. G. Tomás do Instituto de Pesca de Santos, por me receber e disponibilizar a infraestrutura necessária para processamentos e leituras dos otólitos.

À prof. Dra. Rosangela P. T. Lessa coordenadora do Laboratório de Dinâmica de Populações Marinhas do Depto de Pesca e Agricultura (DEPAq), da Universidade Federal Rural de Pernambuco, por me receber e disponibilizar toda infraestrutura necessária para o processamento dos otólitos.

Ao prof. Dr. Francisco M. Santana Unidade Acadêmica de Serra Talhada da Universidade Federal Rural de Pernambuco, pela ajuda e ensinamentos das primeiras leituras e medidas dos otólitos de *Geophagus brasiliensis*.

A Railma V. Nova, Rayd I. Nunes e Jonas E. R. Silva do Laboratório de Dinâmica de Populações Marinhas do Depto de Pesca e Agricultura (DEPAq), da Universidade Federal Rural de Pernambuco, pela ajuda no processamento, leituras e medidas dos otólitos.

Ao CEAPLA-Centro de Análise e planejamento Ambiental da Universidade Estadual Paulista, Campus de Rio Claro-SP por ceder os dados de pluviosidade.

À Blanca Bottini uma venezuelana super especial e chévere, por ter me acolhido em sua casa quando cheguei em Rio Claro com tanta atenção e simpatia, pela alegria e amizade.

Ao prof. Dr. Marco A. Rodríguez por me receber em seu laboratório na Universidade de Québec à Trois-Rivières- UQTR durante o meu estágio de doutorado sanduíche. Por fornecer toda infraestrutura necessária para o desenvolvimento do terceiro capítulo da tese. Pela forma atenciosa e gentil que me recebeu e me tratou durante todo o estágio. Pelas conversas e explicações que contribuíram muito para a melhoria do capítulo de crescimento.

Ao prof. Dr. Yzel pela atenção e amizade e por me apresentar a ecologia de peixes na graduação, a qual eu me identifiquei.

À profa. Dra. Lúcia Mateus pela amizade, atenção e ensinamentos durante um período muito produtivo que passei trabalhando com ela durante o mestrado e depois com uma bolsa para mestre.

Ao Izaias, meu companheiro de todas as horas, primeiro por ser meu porto seguro nas horas de aflição e angústia, obrigado por estar ao meu lado e por me dar suporte nos momentos de turbulência. Obrigada por tornar meus dias mais alegres, pelo seu amor, carinho e atenção. E por estar compartilhando sua vida comigo. Obrigada por revisar inúmeras vezes cada versão de cada capítulo da tese nessa fase final. Principalmente por me fazer acreditar e ter confiança de que tudo vai dar certo. Muito obrigada meu amor!

Aos amigos de Rio Claro, Amanda, Henrique, Cristina, Cesar, Guiliana, Alberto, Diovani, Juliana, Davi, Dani, Leandro, Mari, Renato pela amizade.

Aos calorosos amigos de Cuiabá que reencontrei aqui, Fernando, Nataly, Tamaris e Edson, obrigada pela amizade e ajuda.

Às funcionárias da Seção de Pós-graduação que sempre me atenderam com atenção.

À banca examinadora pelas críticas que contribuíram para a melhoria do trabalho.

À profa. Dra. Maria José, pela disponibilização do espaço no laboratório de Grupo de Estudos em Ecologia e Conservação de Abelhas Silvestres.

Finalmente, eu quero agradecer à minha família, primeiro a minha mãe Maria Ercy, que da forma humilde e simples dela consegue me dar apoio e seu amor. Aos meus irmãos Magno, Maria, Marcia, Marcio e Odair, aos meus sobrinhos lindos Marcus Vinicius, José Manuel e a Lívia, princesinha, minhas avós Tereza e Mariana, por todo o amor e carinho. E a todos meus tios, tias, primos e primas pela alegria, união e carinho.

SUMÁRIO Páginas

RESUMO.....ix
ABSTRACT.....x
INTRODUÇÃO GERAL.....1
REFERÊNCIAS.....6
CAPÍTULO 1: Biologia reprodutiva de *Astyanax altiparanae* Garutti & Britski 2000, *Geophagus brasiliensis* (Quoy & Gaimard 1824) e *Piabina argentea* Reinhardt 1867, em quatro sub-bacias do sudeste brasileiro.....11
1.1. Resumo.....12
1.2. Introdução.....13
1.3. Material e métodos.....14
1.3.1. Área de estudo.....14
1.3.2. Características das espécies.....16
1.3.3. Amostragem.....16
1.3.4. Processamento.....17
1.3.5. Análises.....17
1.3.5.1. Variação espaço-temporal na época de maturação.....17
1.3.5.2. Efeito das variáveis ambientais na época de maturação.....18
1.3.5.3. Variação espacial no comprimento de primeira maturação.....18
1.4. Resultados.....18
1.4.1. Características ambientais das sub-bacias.....18
1.4.2. Variação espaço-temporal na época de maturação.....20
1.4.3. Efeito das variáveis ambientais na época de maturação.....28
1.4.4. Variação espacial no tamanho de primeira maturação.....32
1.5. Discussão.....33
1.5.1. Variação espaço-temporal na época de maturação.....33
1.5.2. Efeitos das variáveis ambientais na época de maturação.....35
1.5.3. Variação espacial no comprimento de primeira maturação.....36
1.6. Referências.....38
CAPÍTULO 2: Biometric relationships among weight, volume and body size for three small freshwater fish species……..……44
2.1. Abstract.....45
2.2. Introduction.....45

2.3. Methods....46
2.3.1. Study area....46
2.3.2. Analysis....48
2.3.2.1. Specific Weight....48
2.3.2.2. Weight-length and volume-length relationships....48
2.4. Results....49
2.4.1. Specific Weight....49
2.4.2. Weight-length and volume-length relationships....50
2.5. Discussion....54
2.6. References....56
CAPÍTULO 3: Spatial variation in somatic growth rate of *Geophagus brasiliensis* (Quoy & Gaimard 1824) in tropical streams....60
3.1. Abstract....61
3.2. Introduction....62
3.3. Methods....63
3.3.1. Study area and field sampling....63
3.3.2. Measurement of growth structures....65
3.3.3. Analysis....65
3.3.3.1. Body length – otolith radius relationship....65
3.3.3.2. Growth models....66
3.4. Results....69
3.4.1. Body length - otolith radius relationship....69
3.4.2. Growth function....70
3.5. Discussion....72
3.5.1. Body length - otolith radius relationship....72
3.5.2. Growth function....73
3.6. References....75
CONCLUSÕES GERAIS....81

Resumo

O presente trabalho tem como objetivo avaliar traços de história de vida reprodutivos e relações biométricas de três espécies de peixes de riachos, assim como a variação espacial no crescimento de uma das espécies. As amostragens foram realizadas mensalmente de abril de 2010 a março de 2011 em riachos pertencentes a quatro sub-bacias do rio Corumbataí (Cabeça, Corumbataí, Passa Cinco e Ribeirão Claro), localizadas na região sudeste do Brasil. Baseado no índice gonadossomático, a época de maturação gonadal de *Geophagus brasiliensis* e *Astyanax altiparanae* variou entre as estações (seca e cheia), enquanto para *Piabina argentea*, houve variação espacial (entre sub-bacias) e temporal. Parte da variação do índice gonadossomático de *A. altiparanae* está relacionada a alterações na profundidade, turbidez e pluviosidade, e para *G. brasiliensis* na pluviosidade, condutividade e turbidez. Entretanto para *P. argentea* apenas o oxigênio e a condutividade explicaram parte desta. O comprimento de primeira maturação apresentou variação espacial para todas as espécies. Quanto às relações biométricas a estimativa do peso específico com base nos dados de peso e volume, foi acima do peso específico da água 1,00 g/cm^3 para *G. brasiliensis* e *A. altiparanae*, porém para *P. argentea* foi abaixo. O peso e o volume aumentam de forma similar em função do aumento em tamanho corporal, portanto a dispersão dos pontos da relação volume e comprimento e peso e comprimento são similares. Os resultados da análise de dados de crescimento somático de *G. brasiliensis* fornecem evidências de que o crescimento é um traço de história de vida que pode variar mesmo quando uma escala espacial pequena é utilizada. Modelos com indivíduos aninhados em local e em loca e sub-bacias ajustaram melhor aos dados de comprimento na respectiva idade do que o modelo ao nível de indivíduo. Portanto, em análises de crescimento é importante considerar o espaço e os níveis hierárquicos dos sistemas aquáticos para que possam ser geradas trajetórias de crescimento mais robustas.

Palavras chaves: crescimento, reprodução, variação espacial, variação temporal, relações biométricas.

Abstract

The present study has as aim to assess the reproductive traits of the life history and biometrics relationships of the three fish species of the streams, as well as the spatial variation on growth one of the species. The samplings were performed monthly from April 2010 to March 2011 in streams belonging to four sub-basins in the Corumbataí river basin (Cabeça, Corumbataí, Passa Cinco e Ribeirão Claro), located in the south-eastern Brazil. Based on gonadosomatic index, the maturation time of the *Geophagus brasiliensis* and *Astyanax altiparanae* varied between seasons (dry and rainy), while for *Piabina argentea* there was spatial variation (among sub-basins), and temporal. Part of the variation in the gonadosomatic index of the *A. altiparanae* is related to the alteration in depth, turbidity and precipitation, and for *G. brasiliensis* in rainfall, conductivity and turbidity. However for *P. argentea* only oxygen and conductivity explained part of the variation in gonadosomatic index. The length at first maturation showed spatial variation for all species. For the biometrics relationships the estimated of the specific weight using the weight and volume data, was above of the specific weight of the water 1.00 g/cm^3 for *G. brasiliensis* and *A. altiparanae*, therefore for *P. argentea* was below. The weight and volume increase similar in function of length. Thus the dispersion of the points of the volume and length and weight and length relationship is very close. The results about the somatic growth of the *G. brasiliensis* give evidence that the growth is a trait of the life history which can vary even when a small spatial scale is used. Models with individuals nested in sites and with individuals nested in sites and sub-basins fitted better the length-at-age data than the model with individual level. Therefore in growth analysis is important take in account the space and hierarchical design of the aquatic system, because growth trajectories can be generated with more robustness.

Key-words: Growth, reproduction, spatial variation, temporal variation, biometrics relationships.

Introdução geral

Os riachos são ambientes lóticos de pequeno porte, caracterizados por suas formas lineares, fluxo d'água contínuo e unidirecional, com alternância de ambientes lênticos e lóticos ao longo dos trechos, e que consequentemente apresentam variações abióticas e bióticas ao longo de um gradiente (Allan & Castillo 2007). Como o fluxo do riacho comumente apresenta uma enorme variabilidade na quantidade e duração, estes ambientes são altamente instáveis, com elevada variação nos fatores físicos e químicos como quantidade de oxigênio dissolvido, temperatura, profundidade e tipo de substrato (Gorman & Karr 1978, Allan & Castillo 2007, Wootton et al. 2000). Todas essas características exigem das espécies que ocorrem nesses ambientes adaptações morfológicas e fisiológicas que permitam explorar os recursos quando eles tornam-se disponíveis (Allan & Castillo 2007).

A história de vida de uma espécie é definida como um complexo conjunto de traços co-evoluídos projetados para um ambiente particular (Stearns 1976, Rochet 2000). Traços de história de vida reprodutivos e não reprodutivos podem ser determinantes na persistência de espécies ou populações, sob determinadas condições ambientais prevalentes em um habitat. Caso haja plasticidade fenotípica destes traços em uma espécie, populações viáveis são mantidas, do contrário são extintas localmente (Winemiller 1989, Wootton 1999). Como variações de história de vida das populações de peixes estão relacionadas com as condições ambientais (Gorman & Karr 1978, Wootton et al. 2000), a alta variação temporal nos riachos constitui um fator importante nos parâmetros de história de vida das espécies (Lowe-McConnell 1999).

A reprodução, um dos traços de história de vida, é um processo pelo qual uma espécie se perpetua, transmitindo aos seus descendentes as mudanças ocorridas no seu genoma. O sucesso obtido por qualquer espécie é determinado, em última instância, pela capacidade de seus integrantes reproduzirem-se em ambientes variáveis, mantendo populações viáveis (Vazzoler, 1996). De acordo com estimativas recentes existem 27.977 espécies de peixes e cerca de 26.000 são teleósteos, que apresentam uma enorme variedade de formas e padrões de ciclo de vida, os mais variados dentre os vertebrados (Nelson 2006). O grande número de espécies contido no grupo permitiu aos teleósteos alcançarem sucesso em ambientes distintos, devido a várias estratégias reprodutivas, que englobam táticas variáveis (Vazzoler 1996). A estratégia reprodutiva pode ser definida como o conjunto de características ou traços reprodutivos que uma espécie deverá manifestar para ter sucesso reprodutivo, de modo a

garantir o equilíbrio populacional. Entretanto, variações nas condições ambientais podem ocasionar mudanças nas características da estratégia reprodutiva. As características que são variáveis e adaptativas, são denominadas táticas reprodutivas. Assim, a estratégia reprodutiva é o padrão geral de reprodução mostrado por uma espécie ou população, enquanto as táticas reprodutivas são aquelas características variáveis no padrão, em resposta as flutuações do ambiente, porém ambas são adaptativas (Vazzoler 1996, Wootton 1999, Rochet 2000). Várias táticas podem ser identificadas em populações de peixes, dentre elas: desenvolvimento de cuidado parental, alteração na proporção sexual, redução no tamanho e idade de primeira maturação gonadal, aumento da fecundidade e do número de períodos reprodutivos e tempo de incubação (Lowe-McConnell 1999).

Estudos sobre reprodução de peixes de pequeno porte têm constatado significativa variação nas características reprodutivas das espécies, como variação espacial na época reprodutiva (Mazzoni & Iglesias-Rios 2002, Becker et al. 2008, Dala-Corte & Azevedo 2010, Bailly et al. 2011). Os fatores que desencadeiam respostas diferenciadas nas características reprodutivas são: diferenças na intensidade e velocidade de fluxo entre segmentos do riacho (Becker et al. 2008), sazonalidade das chuvas (Mazzoni & Petito 1999, Andrade & Braga 2005, Bailly et al. 2011), regime de temperaturas e disponibilidade de recursos (Vazzoler 1996, Suzuki et al. 2004).

Quanto à biometria dos peixes, as análises destes dados podem fornecer importantes informações sobre a ecologia da espécie, com implicações na dinâmica de populações (King 1995, Ogle 2009). Por exemplo, os parâmetros estimados da relação peso comprimento são utilizados no cálculo de produção de estoque (Lai & Helser 2004, Oscoz et al. 2005, Froese 2006) e os coeficientes obtidos são usados para estimar o peso correspondente a um dado comprimento e vice-versa (Froese 2006, Ogle 2009). Dados sobre as relações biométricas podem fornecer informações sobre a condição dos indivíduos juvenis e adultos de uma população em um dado momento (Le Cren 1951, Froese 2006). Além disso, o uso de relações biométricas como volume e peso pode fornecer informações sobre o uso do habitat quando calculamos o peso específico do peixe, pois podemos estabelecer o local onde os indivíduos permanecerão neutralmente sem gasto energético, e isto tem grande implicação quando não temos informação sobre o uso de habitat para a espécie (Strand et al. 2005).

Outro traço importante das espécies de peixes é o crescimento somático, quando idade e comprimento são combinados é possível avaliar o crescimento. A estimativa dos parâmetros de crescimento dos peixes é uma importante ferramenta para avaliação da dinâmica de

populações (Lai et al. 1996), e também essencial para o entendimento dos eventos de ciclo de vida e aspectos comportamentais e a conservação e manejo de espécies que estão inseridas numa matriz altamente fragmentada e impactada pelas ações antrópicas (Francis 1994).

Dentre as estruturas rígidas que podem ser utilizadas para estimativa de idade e crescimento estão as vértebras, opérculo, cleitum, esporões, escamas e otólitos, este último é a estrutura mais utilizada e indicada para estas estimativas entre os teleósteos. Sendo estruturas cristalinas compostas de carbonato de cálcio contido no saco endolinfático, os otólitos são componentes mecânicos do mecanismo de tradução do som responsáveis pela audição. Contudo, os otólitos não são formados por atividade celular, mas sim precipitados na endolinfa, um fluido orgânico retido dentro da cavidade ótica, crescendo ao longo de toda a vida dos peixes, mas isolados dos outros tecidos, não sofrendo reposição ou reabsorção, que pode ocorrer em outras partes rígidas (Green et al. 2009). O otólito cresce, portanto, através das sucessivas deposições de incrementos, e essa deposição diária e anual forma um permanente registro dos eventos da história de vida dos peixes. Deste modo, nos estágios iniciais do ciclo de vida dos peixes o estudo de idade e crescimento pode esclarecer como mudanças no ambiente afetam o crescimento e a sobrevivência dos indivíduos, o que pode resultar em uma melhor compreensão dos fatores que afetam o sucesso de recrutamento (Jones 1992, Sponaugle 2009).

Estimativas da idade e crescimento baseadas em leitura de otólitos para espécies de peixes da região neotropical, foram consideradas por muito tempo como inviáveis (Green et al. 2009), principalmente para as espécies de peixes de água doce, o que leva a uma carência de informações sobre estes parâmetros, especialmente em riachos. Essa deficiência foi largamente impulsionada por um equívoco histórico de que os organismos tropicais não poderiam ter leituras confiáveis das estruturas calcificadas devido à ausência de sazonalidade em ambientes tropicais (Green et al. 2009). Assim como nas regiões temperadas, onde a formação dos anéis anuais está associada à tempetura, nos trópicos a deposição de anéis de crescimento anuais está relacionada à sazonalidade das chuvas e ao regime hidrológico da região (Lai et al. 1996), uma vez que a origem biológica da formação dos incrementos reflete influências ambientais e de desenvolvimento experimentados ao longo do ciclo de vida do indivíduo (Green et al. 2009), o que torna possível a interpretação dos anéis de crescimento para estimativas de idade e das taxas de crescimento de espécies tropicais (Lessa et al. 2007; Santana et al. 2009).

Dentre os trabalhos que utilizaram leituras de anéis em estruturas calcificadas para a estimativa idade e crescimento em ambientes de água doce na região tropical, podem ser destacados os estudos de Jepsen et al. (1999) com *Cichla temensis* em um rio e um reservatório na Venezuela, Mateus & Petrere-Jr. (2004) que utilizaram os esporões de *Pseudoplatystoma corruscans* (Pintato) na bacia do rio Paraguai, e Arantes et al. (2010) que utilizaram escamas de *Arapaima gigas* (Pirarucu) para estas estimativas em lagos de várzea do rio Solimões.

Para peixes de riachos os estudos desenvolvidos foram baseados na análise de frequência de comprimentos para estimar a idade e o crescimento. Destacam-se os estudos de Lizama & Ambrósio (2004), Cunha et al. (2007), Lourenço et al. (2008), Braga et al. (2007) e Carmassi et al. (2008). Estimativas de idade e crescimento, baseadas nos dados de frequência e comprimento dos indivíduos, constituem ferramenta úteis e práticas, devido ao trabalho mais minucioso que a leitura de estruturas calcificadas exige. Este pode gerar estimativas de parâmetros equivocadas devido a maior subjetividade, o que ocorre com menor frequência com as estimativas feitas com leitura de anéis em estruturas calcificadas porque o método de estimativa é menos subjetivo.

Diante do exposto o presente trabalho tem como objetivo geral avaliar os traços de histórias de vida de três espécies de peixes de riachos e relações biométricas destas espécies. Para isto o estudo foi divido em três capítulos. O primeiro teve como objetivo (i) analisar se ocorre variação espacial (entre sub-bacias) e temporal (seca e chuva) na época de maturação de *Geophagus brasiliensis*, *Astyanax altiparanae* e *Piabina argentea*; (ii) avaliar o efeito das variáveis ambientais no desenvolvimento das gônadas; e (iii) investigar se o comprimento de primeira maturação varia espacialmente nas espécies.

No segundo capítulo, as relações biométricas de *G. brasiliensis*, *A. altiparanae* e *P. argentea* foram avaliadas com o objetivo de (i) estimar o peso específico com dados de peso e volume; e (ii) examinar a relação peso-comprimento e volume-comprimento para verificar se o peso e o volume assumem similar aumento em função do comprimento, porque espera-se que o volume aumente sob uma função potência conforme aumenta o tamanho corporal, similar a relação peso-comprimento.

No terceiro capítulo foi utilizada uma abordagem de modelo misto para avaliar a variação espacial da taxa de crescimento somático de *G. brasiliensis*. A abordagem foi baseada na comparação de modelos aninhados que refletem a variação no crescimento em três

níveis hierárquicos: 1) indivíduos (sem variação espacial), 2) indivíduos aninhados dentro de riachos, e 3) indivíduos aninhados dentro de riachos e sub-bacias.

Referências

Allan, J.D. & M.M. Castillo. 2007. Stream Ecology: Structure and function of running Waters. Second edition. Springer, Dordrecht, The Netherlands.

Andrade, P. M. & F.M.S. Braga. 2005. Reproductive seasonality of fishes from a lotic stretch of the Grande River, High Paraná River Basin, Brazil. Brazilian Journal of Biology, 65(3):387-394.

Arantes, C.C.; Castello, L. Stewart, D.J.; Cetra, M. & H.L. Queiroz. 2010. Population density, growth and reproduction of arapaima in an Amazonian river-floodplain Ecology of Freshwater Fish, 19(3): 455–465.

Bailly, D. Batista-Silva, V.F., Abelha, M.C.F. Kashiwaqui, E.A.L. Fernandes, C.A. & E. D. Carvalho. 2011. Relative abundance and reproductive tactics of a Loricariidae species at Saraiva Lagoon, Ilha Grande National Park, MS-PR, Brazil. Biota Neotropica, 11(3): 171-178.

Becker, F.G., Carvalho, S. & S.M. Hartz. 2008. Life-history of the South American darter, *Characidium pterostictum* (Crenuchidae): evidence for small scale spatial variation in a piedmont stream, Neotropical Ichthyology, 6(4):591-598.

Braga, M.S.B., Souza, U.P. & A.L. Carmassi. 2007. Dinâmica populacional de *Characidium lauroi* e *C. alipioi* (Teleostei, chenuclidae) na microbacia do Ribeirão Grande, Serra da Mantiqueira Oriental, Estado de São Paulo. Acta Scientiarum Biological Sciences, 29(3): 281-287.

Carmassi, A.L., Silva, A.T., Rondineli, G.R. & F.M.S. Braga. 2008. Biologia populacional de *Cyphocarax modestus* (Osteichthyes, Curimatidae) no córrego Ribeirão Claro, município de Rio Claro (SP). Biota Neotropica, 8(1):109-113.

Cunha, N.L., Catella, A.C & M.A. Kinas. 2007. Growth parameters estimates for a small fish of the Pantanal, Brazil: *Moenkhausia dichroura* (Characiformes; Characidae). Brazilian Journal of Biology, 67(2):293-297.

Dala-Corte, R.B. & M.A. Azevedo. 2010. Biologia reprodutiva de *Astyanax henseli* (Teleostei, Characidae) do curso superior do Rio dos Sinos, RS, Brasil. Iheringia, Série. Zoologia, 100(3):259-266.

Francis, M.P. 1994. Growth of juvenile snapper, *Pagrus auratus*. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research, 28:201-218.

Froese, R. 2006. Cube law, condition factor and weight–length relationships: history, meta-analysis and recommendations. Journal Application Ichthyology, 22 241–253.

Gorman, O.T & Karr, J.R. 1978. Habitat Structure and Stream Fish Communities. Ecology, 59(3): 507-515,

Green, B.S., Carlos, G., Mapstone, B.D. & G.A. Begg. 2009. Introduction to otoliths and Fisheries in the tropics. p. 1-22. In: Green, B.S., Carlos, G.; Mapstone, B.D. & G.A. Begg, (Eds) Tropical Fish Otoliths: Information for Assessment, Management and Ecology, Reviews: Methods and Technologies in Fish Biology and Fisheries in Fish Biology and Fisheries 11, Springer Science and Business Media, I+313p, 2009.

Jepsen, D.B., Winemiller, K.O., Taphorn D.C., & D. R Olarte. 1999. Age structure and growth of peacock cichlids from rivers and reservoirs of Venezuela. Journal of Fish Biology 55, 433-450.

Jones, C.M. 1992. Development and application of the otolith increment technique. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences, 117: 1-11.

King, M. G. 1995. Fisheries biology: assessment and management. Cornwall, Fishing News Books.

Lai, H.L. & T. Helser. 2004. Linear mixed-effects models for weight-length relationships. Fisheries Research 70: 377–387.

Lai, H.L., Gallucci, V.F., Gunderson, D.R. & R.F. Donnelly. 1996. Age determination in fisheries: methods and applications to stock assessment. pp. 82-178. In: Galucci, V.F., Saila, S.B., Gunderson, D.J. and Rothschild, B.J. (Eds). Stock Assessment: Quantitative Methods and Applications For Small-Scale Fisheries. Lewis Publishers- CRC Press.

Le Cren, E. D., 1951: The length–weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (Perca fluviatilis). Journal Animal Ecology, 20, 201-219.

Lessa R., Duarte-Neto, P., Morize, E. & R. Maciel. 2008. Otolith microstructure analysis with OTC validation confirms age overestimation in Atlantic thread herring *Opisthonema oglinum* from north-eastern Brazil. Journal of Fish Biology, 73:1690-1700.

Lizama, M.A.P. & A.M. Ambrosio. 2004. Growth, recruitment, and mortality parameters for *Astyanax altiparanae* Garutti and Britski, 2000 and *A. schubarti*, Britski, 1964 (Pisces, Characidae) in the Upper Paraná River floodplain, Brazil. Acta Scientiarum Biological Sciences, 26(4): 437-422.

Lourenço, L.S., Suarez, Y.R., & A.C. Florentino. 2008. Aspectos populacionais de Serrapinnus *notomelas* (Eigenmann, 1915) e *Bryconamericus stramineus* Eigenmann, 1908 (Characiformes: Characidae) em riachos da bacia do rio Ivinhema, Alto Rio Paraná. Biota Neotropica, 8(4):43-49.

Lowe-McConnell, R.H. 1999. Estudos Ecológicos de Comunidades de Peixes Tropicais. Edusp, São Paulo, 534p.

Mateus, L.A.F. & M. Petrere Jr. 2004. Age, growth and yield per recruit analysis of the pintado *Pseudoplatystoma corruscans* (Agassiz, 1829) in the Cuiabá River basin, Pantanal Matogrossense. Brazilian Journal Biology, 64(2): 257- 264.

Mazzoni, R. & J. Petito. 1999. Reproductive biology of a tetragonopterinae (osteichthyes, characidae) of the Ubatiba fluvial system, Maricá - RJ. Brazilian Archives of Biology and Technology, 42(4): 455-461.

Mazzoni, R. & R. Iglesias-Rios. 2002. Environmentally related life-history variations in *Geophagus brasiliensis*. Journal of Fish Biology, 61:1606-1618.

Nelson, J.S. 2006. Fishes of the world. 4th edition. Hoboken, NJ: Wiley & Sons.

Ogle, D.H. 2009. The effect of freezing on the length and weight measurements of ruffe (*Gymnocephalus cernuus*). Fisheries Research, 99: 244–247.

Oscoz, J., Campos F. & M. C. Escala. 2005. Weight–length relationships of some fish species of the Iberian Peninsula. Journal Application Ichthyology, 21: 73-74.

Rochet, M.J. 2000. A comparative approach to life-history strategies and tactics among four orders of teleost fish. Journal of Marine Science, 57: 228-239.

Santana, F.M., Morize, E., Clavier, J. & R Lessa. 2009. Otolith micro- and macrostructure analysis to improve accuracy of growth parameter estimation for white mullet *Mugil curema*. Aquatic Biology, 9: 199-206,

Sponaugle, S. 2009. Daily otolith increment in the early stages of tropical fish. p. 95-132. In: Green, B.S.; Carlos, G.; Mapstone, B.D.; Begg, G.A. (Eds) Tropical Fish Otoliths: Information for Assessment, Management and Ecology, Reviews: Methods and Technologies in Fish Biology and Fisheries in Fish Biology and Fisheries 11, Springer Science and Business Media, III+313p, 2009.

Stearns, S.C. 1976. Life-History Tactics: A Review of the Ideas. The Quarterly Review of Biology, 51(1):3-47.

Strand, E., Jørgensen, C. & G. Huse. 2005. Modelling buoyancy regulation in fishes with swimbladders: bioenergetics and behavior. Ecological Modelling 185: 309–327.

Suzuki, H.I., Vazzoler, A.E.A.M., Marques, E.E., Perez-Lizama, M. A. & P. Inada. 2004. Reproductive ecology of the fish assemblages. In Thomaz, S. M.; Agostinho, A. A. & Hahn, N. S. The Upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation. Backhuys Publishers, Leiden, p. 271-292.

Vazzoler, A.E.A.M. 1996. Biologia da reprodução de peixes teleósteos: Teoria e Prática. Maringá: EDUEM, SBI, São Paulo, 169p.

Winemiller, K.O. 1989. Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. Oecologia 81 (2): 225-241.

Wootton, R. 1999. Ecology of Teleost Fishes. Second Edition. Chapman & Hall, London. 416 p.

Wootton, R.; J.B. Elvira & J.A. Baker. 2000. Life-history evolution, biology and conservation of stream fish: introductory note. Ecology of Freshwater Fish, 9(1-2): 90-91.

CAPÍTULO 1

Biologia reprodutiva de *Astyanax altiparanae* Garutti & Britski, 2000, *Geophagus brasiliensis* (Quoy & Gaimard, 1824) e *Piabina argentea* Reinhardt, 1867, em quatro sub-bacias do sudeste brasileiro

1.1. Resumo

O padrão reprodutivo é uma característica da história de vida que pode ser definido como o conjunto de atributos que uma espécie possui para obter sucesso reprodutivo e manter populações estáveis. Cada espécie possui um padrão reprodutivo adaptado à intensidade e previsibilidade das variações temporal e espacial nas condições ambientais. Assim este trabalho tem como objetivo avaliar se as características reprodutivas de *Geophagus* brasiliensis, *Astyanax altiparanae* e *Piabina argentea* variam espacial (entre sub-bacias) e temporalmente (entre estação de seca e chuva). Primeiro, foi analisado se ocorre variação espacial e temporal na época de maturação, em seguida foi avaliado o efeito das variáveis ambientais na época da maturação. Por último foi analisado se o comprimento de primeira maturação varia espacialmente para as três espécies. Foram amostrados mensalmente riachos pertencentes a quatro sub-bacias do rio Corumbataí (Cabeça, Corumbataí, Passa Cinco e Ribeirão Claro), localizados na região sudeste do Brasil. O período reprodutivo foi estabelecido pela distribuição mensal das frequências dos estádios de maturação gonadal das fêmeas em cada sub-bacia, nas estações de seca e de chuva. Para avaliar se houve variação temporal e espacial nos estádios de maturação gonadal foi utilizada a análise de variância two-way (ANOVA), sendo o índice gonadossomático considerando como variável resposta, e as sub-bacias e estações como fatores. Para avaliar o efeito das variáveis ambientais no desenvolvimento gonadal, o valor do índice gonadossomático foi considerado como variável resposta em um modelo de regressão múltipla e as variáveis ambientais como variáveis explanatórias. O modelo mínimo de regressão foi selecionado utilizando o procedimento "stepwise". O comprimento de primeira maturação (L_{50}) foi estimado através de um ajuste não linear para cada sub-bacia e comparações entre locais foram feitas através do intervalo de confiança. A época de maturação não variou espacialmente para *G. brasiliensis* e *A. altiparanae*, mas variou entre as estações. Contrariamente *P. argentea* apresentou variação espacial e temporal na época de maturação gonadal. Parte da variação do índice gonadossomático de *A. altiparanae* está relacionada a alterações na profundidade, turbidez e pluviosidade, enquanto para *G. brasiliensis* essa é explicada pela mudança na pluviosidade, condutividade e turbidez. Para *P. argentea* apenas oxigênio e a condutividade explicaram parte da variação do índice gonadossomático. O comprimento de primeira maturação variou espacialmente para todas as espécies

Palavras-chave: Comprimento de maturação, época de maturação, estratégia reprodutiva, riachos.

1.2. Introdução

A reprodução representa um dos aspectos mais importantes da biologia das espécies, porque a manutenção de populações viáveis está ligada ao sucesso reprodutivo. O padrão reprodutivo é uma característica da história de vida que pode ser definido como o conjunto de atributos que uma espécie possui para obter sucesso reprodutivo e manter populações estáveis. Cada espécie possui um padrão reprodutivo adaptado à intensidade e previsibilidade da variação temporal e espacial nas condições ambientais, disponibilidade de alimento e pressão de predação (Stearns 1976, Vazzoler 1996, Winemiller 1989). Logo, a variação nas condições ambientais pode produzir mudanças nas características reprodutivas, como tamanho de primeira maturação, desenvolvimento gonadal e fecundidade (Vazzoler 1996). O grau de plasticidade entre estas características difere e algumas apresentam uma maior gama de variação, enquanto outras são mais estáveis (Stearns 1976, Vazzoler 1996, Mazzoni & Iglesias-Rios 2002). A habilidade de um organismo mudar sua característica em resposta a alterações ambientais é, portanto uma estratégia adaptativa para lidar com variações no ambiente (Vazzoler 1996).

Todos os ambientes estão sujeitos a certo grau de variação. Entretanto, os riachos apresentam um maior histórico de variação no fluxo, temperatura e oxigênio quando comparados aos demais ambientes de água doce (Wootton et al. 2000). Como os riachos são ambientes altamente variáveis, as espécies de peixes podem apresentar variações nas características reprodutivas entre populações como resposta a variabilidade local (Olsen & Voellestad 2003, Becker et al. 2008, Casten & Johnston 2008). Estudos sobre a biologia reprodutiva de peixes de riachos têm demonstrado adaptações das características reprodutivas às condições instáveis prevalecentes nos ambientes amostrados (Menezes & Caramaschi 1994, Mazzoni & Petito 1999, Mazzoni et al. 2002, Mazzoni & Iglesias-Rios 2002).

Variações espaciais nas características reprodutivas têm sido encontradas entre riachos em resposta ao nível de degradação ambiental (Casten & Johnston 2008) ou em resposta a diferentes características ambientais (Spranza & Stanley 2000). Assim, investigações sobre variações espaciais na época de reprodução são importantes para entender como as populações de peixes de riachos respondem a variabilidade ambiental entre locais. Dentre os fatores que desencadeiam a variação na época de maturação estão o foto-período, a temperatura, o regime hidrológico e a disponibilidade de recurso (Vazzoler 1996, Suzuki et al. 2004, Casten & Johnston 2008, Bailly et al. 2008, Ribeiro & Moreira 2012). Em rios da planície de inundação, a temperatura e o foto-período constituem gatilhos preditivos que

desencadeiam o processo de maturação gonadal (Suzuki et al. 2004). Em riachos o desenvolvimento gonadal coincide com a estação de chuva (Mazzoni & Petito 1999), mas na maioria das vezes a maturação das gônadas ocorre o ano todo, com um aumento da freqüência de indivíduos com gônadas maduras nos meses de chuva (Mazzoni & Petito 1999, Souza 2009, Bailly et al. 2011). A variação no comprimento de primeira maturação é considerada como uma resposta adaptativa para compensar a alta mortalidade de juvenis (Mazzoni & Petito 1999), em ambientes sujeitos a eventos como secas severas, elevações drásticas da temperatura, pressão de predação, redução no tamanho do habitat e diminuição do oxigênio dissolvido (Reznick et al. 1990, Spranza & Stanley 2000, Silva et al. 2006).

Assim, este estudo tem como objetivo (i) analisar se ocorre variação espacial (entre sub-bacias) e temporal (seca e cheia) na época de maturação; (ii) avaliar o efeito das variáveis ambientais no desenvolvimento das gônadas; e (iii) investigar se o comprimento de primeira maturação varia espacialmente para as espécies *Geophagus brasiliensis*, *Astyanax altiparanae* e *Piabina argentea*.

1.3. Material e métodos

1.3.1. Área de estudo

Os riachos amostrados estão localizados em uma das regiões mais desenvolvidas do Estado de São Paulo (Sudeste do Brasil), em uma paisagem altamente modificada e fragmentada, composta por remanescentes de floresta nativa (Cerrado e Floresta Estacional Semidecidual) circundada por plantações de cana de açúcar e eucalipto (Koffler 1993).

Os riachos pertencentem a quatro diferentes sub-bacias da bacia do rio Corumbataí (Cabeça, Corumbataí, Passa Cinco e Ribeirão Claro) e estão localizados entre 47^0 30' W e $47^0$50' E e $22^0$05' N e $22^0$30' S (Figura 1). A bacia do Corumbataí possui uma área de cerca de 1.710 km^2, situa-se na porção nordeste da bacia sedimentar do Paraná, na Depressão Periférica Paulista do Médio Tietê com comportamento interplanáltico, suavemente ondulado. Segundo a classificação de Koppen o clima na região é do tipo subtropical, seco no inverno e chuvoso no verão, com temperatura média anual variando no mês de janeiro entre 20 e 23,7 ^oC e em julho entre 14,9 e 17,1^oC (Atlas Ambiental, 2002). Na estação de seca (abril a setembro) chove menos de 30% da precipitação anual, e a estação chuvosa (outubro a março) concentra mais de 70% da precipitação.

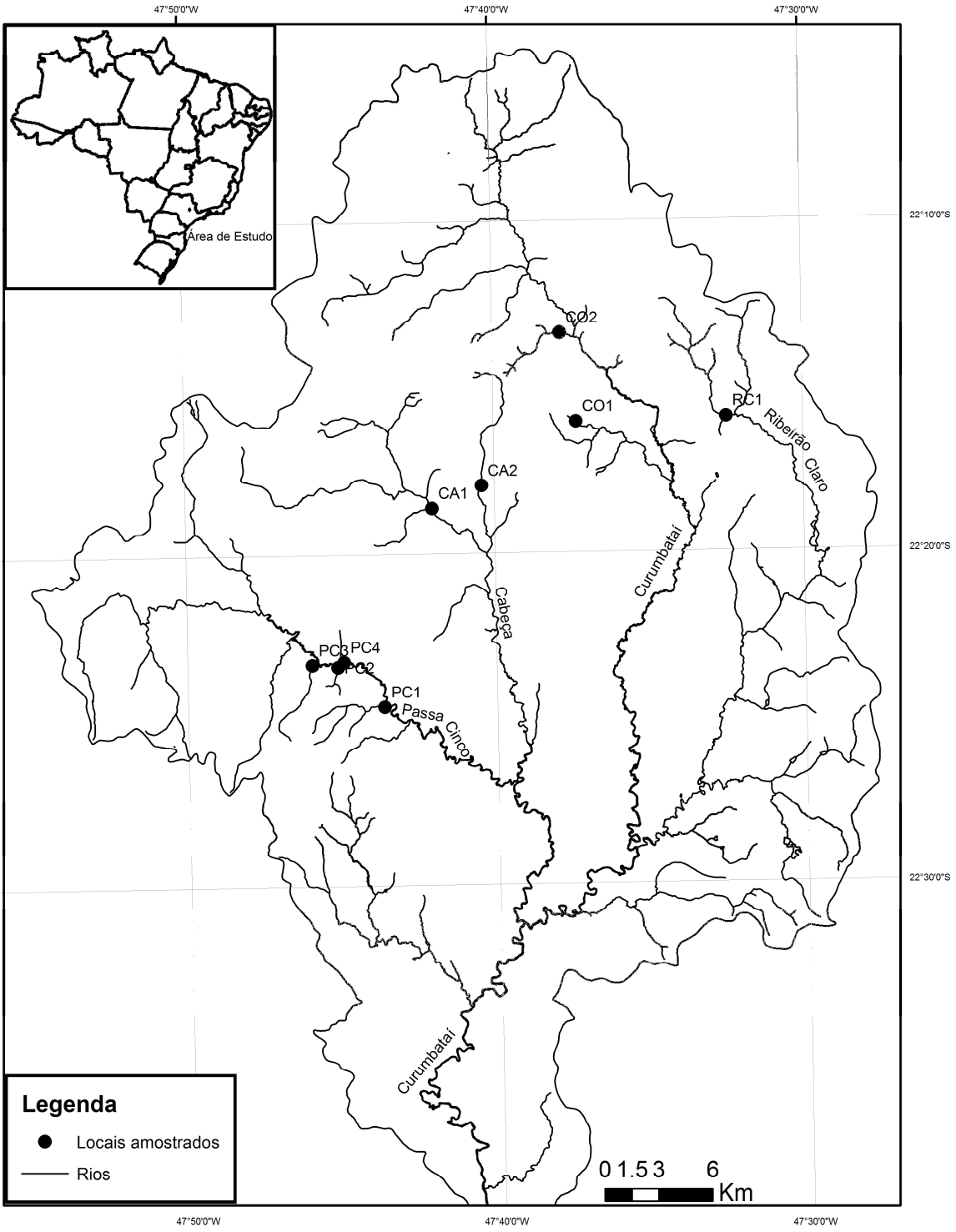


Figura 1. Localização da bacia do rio Corumbataí, no estado de São Paulo, Brasil, e locais amostrados nas quatro sub-bacias: Cabeça (CA), Corumbataí (CO), Passa Cinco (PC) e Ribeirão Claro (RC).

1.3.2. Características das espécies

Para estudar as características reprodutivas foram selecionadas as espécies *Geophagus brasiliensis*, *Astyanax altiparanae* e *Piabina argentea*. *Geophagus brasiliensis*, pertence à família Cichlidae, um dos maiores grupos de peixes teleósteos, incluindo mais de 1.600 espécies (Kullander 2002). A espécie é conhecida popularmente como cará ou acará, um ciclídeo amplamente distribuído no Brasil, em ambientes lênticos como lagoas, em riachos (Mazzoni & Iglesias-Rios 2002), e em ambientes artificiais como reservatórios (Santos et al. 2004). Ocupa preferencialmente áreas de remansos, apresentando atividade diurna, com orientação visual e cuidado parental (Lowe-McConnell 1999). *Astyanax altiparanae*, conhecida anteriormente como *A. bimaculatus*, passou a receber esta denominação após a revisão de Garutti & Britski (2000) para o trecho do alto rio Paraná. Apresenta alta abundância e ampla distribuição na bacia hidrográfica do Alto Paraná (Shibatta et al. 2002, Orsi et al. 2002), o que ressalta a importância da espécie para o sistema ecológico, considerada migradora de curta distância, com preferência por ambientes lóticos (Vazzoler 1996). O lambari *P. argentea* é um caracídeo de pequeno porte, atinge cerca de 8 cm de comprimento e também apresenta ampla distribuição nas bacias hidrográficas dos rios Paraná, São Francisco e diversas drenagens do leste do Brasil (Lima et al. 2003). Exibe desova maciça (Rondineli & Braga 2010), o que indica que a espécie não efetua grandes migrações, desenvolvendo todo o ciclo de vida no ambiente de ocorrência (Vazzoler 1996).

1.3.3. Amostragem

Os exemplares de *A. altiparanae, G. brasiliensis* e *P. argentea* foram coletados mensalmente de abril de 2010 a março de 2011 em nove riachos nas quatro sub-bacias do Corumbataí. Inicialmente foi amostrado somente um riacho em cada sub-bacia. Entretanto quando nenhum indivíduo era capturado, outro riacho com característica similar era amostrado, a fim de garantir a captura de exemplares em todos os meses de amostragem.

A captura dos exemplares foi realizada com o uso de um aparelho de pesca elétrica do tipo backpack, marca Smith-Root, modelo LR-24, alimentado por uma bateria de 24V e 400W. Um operador, utilizando macacão de borracha, percorria um trecho de aproximadamente 150 m no sentido montante-jusante com o eletrodo, enquanto duas pessoas o acompanhavam coletando os peixes com auxílio de puçás. O trecho era previamente fechado com redes de contenção visando a maior eficiência na captura.

Em cada riacho foi escolhido um ponto no centro de cada trecho e as medidas de condutividade (µS/cm), oxigênio dissolvido (mg/L), temperatura (^{o}C), turbidez (NTU's) e o potencial hidrogeniônico (pH) foram lidas com um multi-parâmetros Oakton waterproof 600 series. A profundidade (cm) de cada riacho foi obtida através de três medidas tomadas a cada 50 metros com o uso de uma régua graduada. Dados de pluviosidade foram cedidos pelo CEAPLA-Centro de Análise e planejamento Ambiental da Universidade Estadual Paulista, Campus de Rio Claro-SP.

1.3.4. Processamento

Os exemplares de *A. altiparanae G. brasiliensis* e *P. argentea* foram mortos com uma overdose de anestésico (0,2 ml de óleo de cravo) e preservados em álcool a 70%. Foram mensurados o comprimento total (CT) em centímetros e o peso total (g) de cada indivíduo. O sexo foi determinado macroscopicamente pela análise das gônadas, as quais foram removidas e pesadas (g) separadamente.

Os estádios de desenvolvimento gonadal foram determinados macroscopicamente, segundo Vazzoler (1996), sendo classificados como A para as gônadas imaturas (jovens); B para as gônadas em maturação ou repouso (adultos); C para as gônadas maduras (indivíduos em reprodução) e D para as gônadas esgotadas (indivíduos pós-reprodução).

1.3.5. Análises

1.3.5.1. Variação espaço-temporal na época de maturação

O período reprodutivo foi estabelecido utilizando a distribuição mensal das frequências relativas dos estádios de maturação gonadal das fêmeas (Em maturação ou repouso-B, Maduro-C, Esgotados-D), em cada sub-bacia ao longo do ano. O índice gonadossomático (IGS) foi calculado de acordo com a equação: IGS=(Peso da Gônada /Peso total do corpo) x 100. Para avaliar se houve variação temporal (entre as estações de seca e chuva) e espacial (entre sub-bacias) no estádio de maturação gonadal foi utilizada uma análise de variância two-way (ANOVA) (Sokal & Rohlf 1995), onde o índice gonadossomático foi utilizado como variável resposta, e como fatores as quatro sub-bacias (Cabeça, Corumbataí, Passa Cinco e Ribeirão Claro) e as estações (seca e chuva). A distribuição dos dados de IGS foi verificada por meio de histogramas. A transformação logarítmica foi utlizada para atender aos pressupostos de normalidade e homogeneidade de variâncias dos resíduos. Como

indivíduos de *Piabina argentea* não foram coletados na sub-bacia do rio Cabeça, o modelo de ANOVA two way foi realizado com três sub-bacias.

1.3.5.2. Efeito das variáveis ambientais na época de maturação

Para avaliar o efeito das variáveis ambientais no desenvolvimento gonadal, o valor de IGS foi considerado como variável resposta em um modelo de regressão múltipla, e as variáveis ambientais (condutividade, oxigênio, temperatura, pH, turbidez, profundidade e pluviosidade) como variáveis explanatórias. Foi feito um diagrama de dispersão entre a variável dependente com cada variável independente e entre estas, para detectar algum tipo de colinearidade. Quando as relações foram lineares adotou-se um procedimento stepwise para decidir qual é o modelo mínimo, escolhido com base no critério de Akaike. Para validar a análise de regressão múltipla foi analisada a normalidade dos resíduos e a homogeneidade das variâncias.

1.3.5.3. Variação espacial no comprimento de primeira maturação

Para estimar o comprimento de primeira maturação (L_{50}), foi utlizado um ajuste não linear através da seguinte equação: $p = \frac{1}{1 + e^{\alpha(L_{50} - CT)}}$, onde p = proporção (número de indivíduos adultos/número total de indivíduos juvenis e adultos), α =intercepto, L_{50} = comprimento em que 50% dos indivíduos são considerados adultos e CT = comprimento total (cm). Os parâmetros α e L_{50} foram estimados por um modelo de regressão não linear (King 1995). O ajuste não linear permitiu estimar os intervalos de confiança a 95%, sendo possível portanto, verificar se houve diferença no valor estimado de L_{50} entre locais.

Todas as análises estatísticas foram realizadas no programa R (R Development Core Team 2009)

1.4. Resultados

1.4.1. Características ambientais das sub-bacias

A condutividade variou entre 30,4 e 205,9 µS/cm e o maior valor médio foi encontrado na sub-bacia do rio Corumbataí. A profundidade média apresentou leve variação entre as sub-bacias, sendo a sub-bacia do rio Passa Cinco a mais rasa, e a sub-bacia do rio Ribeirão Claro a mais profunda. Os menores valores de oxigênio foram encontrados na sub-bacia do rio Corumbataí (3,2 mg/L) e Ribeirão Claro (2,6 mg/L) (Tabela 1). Os valores de pH

não apresentaram variação entre os locais amostrados, e a média ficou em torno de sete em todas as sub-bacias. A temperatura da água apresentou pouca variação entre locais, com um padrão temporal similar de aumento e descréscimo ao longo do ano em todas as sub-bacias. A turbidez da água foi elevada nas sub-bacias dos rios Cabeça e Corumbataí, sendo o maior valor medido na última (Tabela 1). O mês de agosto apresentou menor pluviosidade (0 mm), e janeiro a maior (590 mm). A média anual para a área de estudo foi de 562 mm (Figura 2).

Tabela 1. Média e valores mínimos e máximos das variáveis físicas e químicas mensuradas em cada sub-bacia.

Riacho/variável	Cabeça	Corumbataí	Passa Cinco	Ribeirão Claro
Condutividade	64,8 (50,5; 97,8)	105,6 (44,3; 205,9)	54,0 (34,0; 74,2)	53,3 (30,4; 79,8)
Profundidade	46,4 (19,2; 100,0)	48,4 (26,0; 100,0)	39,5 (16,6; 70,0)	53,3 (26,0; 90,0)
Oxigênio	7,2 (4,3; 9,1)	5,4 (3,2; 8,9)	7,1 (5,0; 8,7)	5,9 (2,6; 8,7)
pH	7,6 (6,9; 8,2)	7,6 (6,6; 7,9)	7,5 (6,7; 7,9)	7,3 (6,4; 8,4)
Temperatura	22,9 (16,6; 29,9)	21,0 (14,7; 24,8)	20,1 (13,6; 24,8)	20,7 (17,5; 25,1)
Turbidez	29,8 (17,3; 55,0)	49,6 (21,6; 107,8)	22,9 (16,3; 32,6)	22,1 (8,6; 36,7)

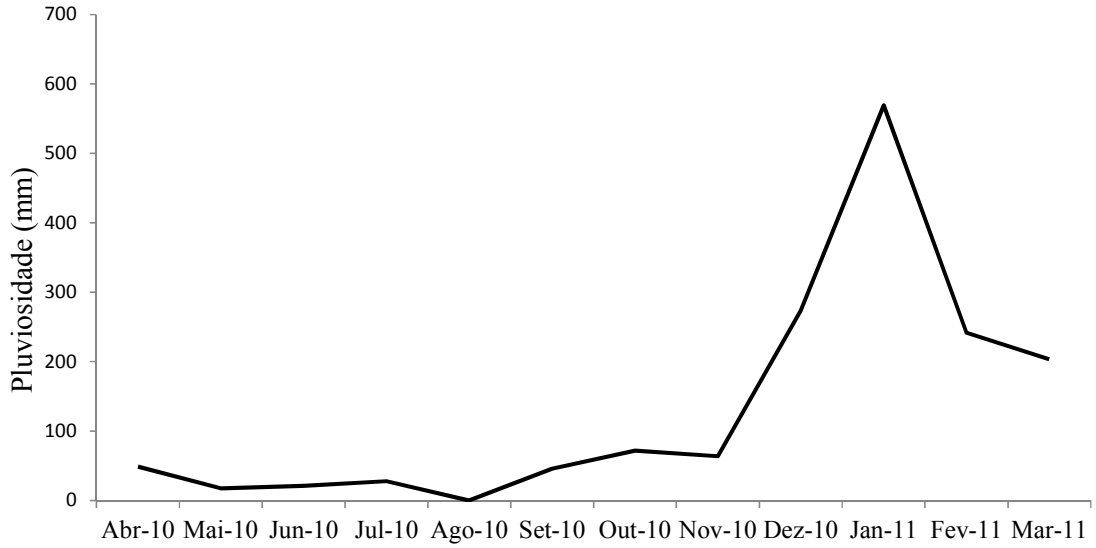


Figura 2. Dados de pluviosidade mensurados de abril de 2010 a março de 2011, na sub-bacia do rio Corumbataí.

1.4.2. Variação espaço-temporal na época de maturação

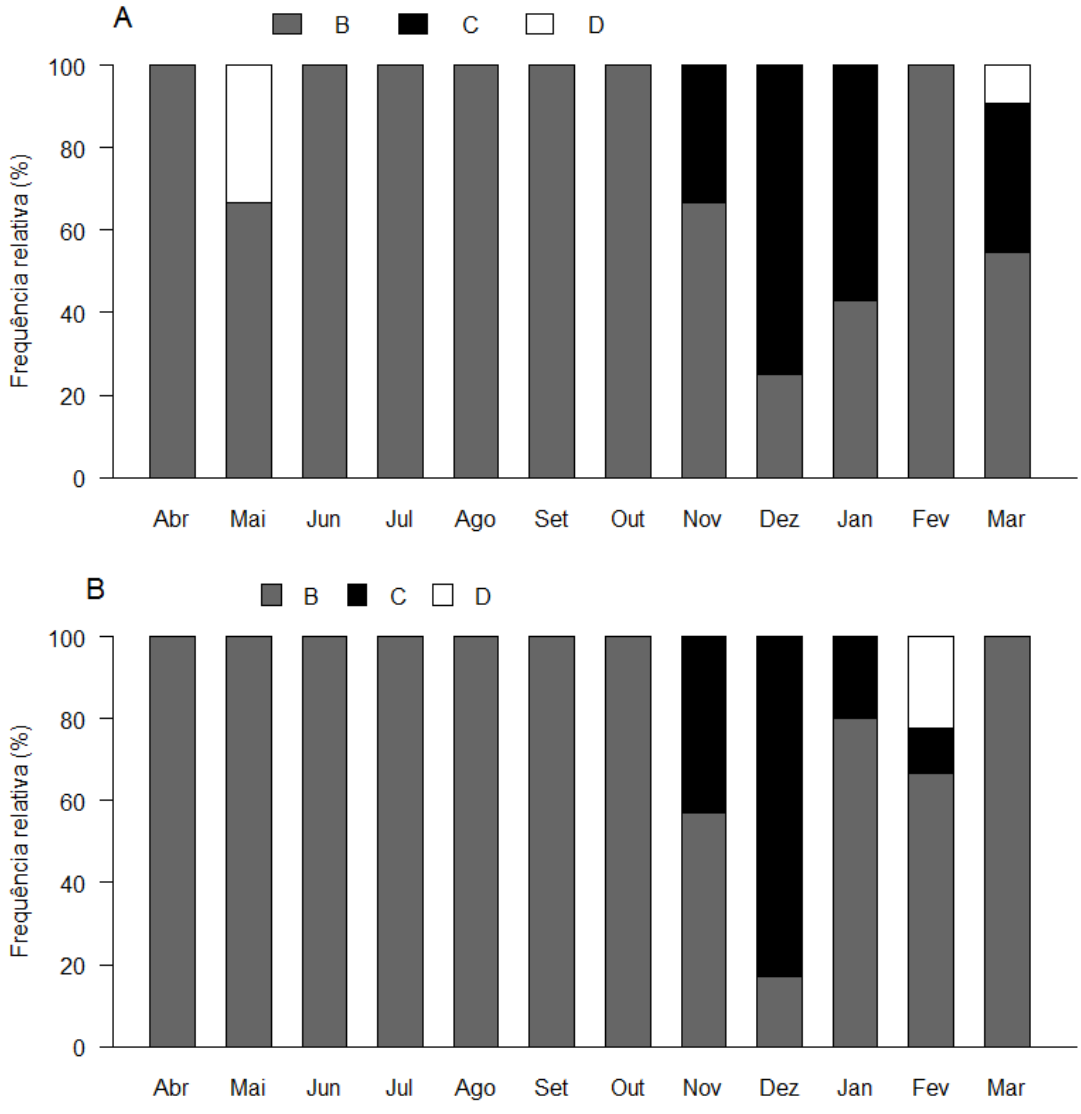
Durante o período de estudo foram capturados 500 exemplares de *A. altiparanae*, dentre estes 262 eram fêmeas. Foram amostradas 331 fêmeas de *G. brasiliensis*, e ao todo 678 indivíduos. Um total de 507 exemplares de *P. argentea* foram coletados, sendo 262 fêmeas (Tabela 2).

Tabela 2. Número de indivíduos imaturos (I), fêmeas (F) e machos (M) de *Astyanax altiparanae*, *Geophagus brasiliensis* e *Piabina argentea* capturados em cada mês de amostragem nas sub-bacias dos rios Cabeça, Corumbataí, Passa Cinco e Ribeirão Claro.

Sub-bacia	Cabeça			Corumbataí			Passa Cinco			Ribeirão Claro		
Mês/Sexo	I	F	M	I	F	M	I	F	M	I	F	M
Abril												
A.altiparanae	2	4	1	0	1	1	0	6	7	6	4	3
G. brasiliensis	0	22	6	1	3	0	0	2	1	3	18	14
P. argentea	-	-	-	1	7	12	2	7	6	3	8	3
Maio												
A.altiparanae	0	6	4	0	12	7	0	1	6	4	2	3
G. brasiliensis	4	16	7	1	9	2	0	11	5	1	15	8
P. argentea	-	-	-	7	8	5	5	4	6	5	1	5
Junho												
A.altiparanae	3	7	2	3	22	8	0	1	3	3	1	2
G. brasiliensis	2	12	1	4	4	3	2	2	13	2	1	4
P. argentea	-	-	-	1	7	7	2	5	8	3	1	5
Julho												
A.altiparanae	6	7	2	2	11	6	0	1	3	0	4	1
G. brasiliensis	2	11	4	0	7	3	0	1	9	0	8	9
P. argentea	-	-	-	0	1	5	0	1	5	0	14	2
Agosto												
A.altiparanae	2	4	2	0	8	9	0	0	0	0	2	4
G. brasiliensis	0	9	6	0	5	2	0	5	8	0	1	5
P. argentea	-	-	-	1	8	8	0	13	4	0	9	6
Setembro												
A.altiparanae	1	1	0	0	11	5	0	6	7	0	4	6
G. brasiliensis	2	9	4	0	1	1	5	5	2	2	1	3
P. argentea	-	-	-	0	4	11	0	7	7	1	5	8
Outubro												
A.altiparanae	0	1	2	0	4	3	0	1	1	1	6	5
G. brasiliensis	1	5	1	3	1	4	0	3	1	1	7	3
P. argentea	-	-	-	3	3	1	0	2	5	1	8	5
Novembro												
A.altiparanae	0	3	2	0	7	4	0	1	1	0	1	3
G. brasiliensis	2	4	8	0	2	2	1		2	1	4	6
P. argentea	-	-	-	0	3	0	13	3	1	1	13	3
Dezembro												
A.altiparanae	0	8	8	0	6	7	0	7	3	0	0	2
G. brasiliensis	7	1	5	1	1		1	5	3	2	2	1
P. argentea	-	-	-	0	14	3	1	3	0	0	15	3
Janeiro												
A.altiparanae	0	7	5	2	5	2	1	11	4	0	1	5

G. brasiliensis	4	7	4	1	1	5	16	7	3	1	4	4
P. argentea	-	-	-	0	4	4	0	1	5	3	1	2
Fevereiro												
A.altiparanae	3	3	1	1	9	1	11	5	1	1	4	1
G. brasiliensis	4	3	3	7	3	2	8	4	5	1	1	3
P. argentea	-	-	-	0	8	7	1	0	1	7	8	0
Março												
A. altiparanae	0	11	7	0	2	4	0	13	4	0	11	0
G. brasiliensis	0	7	7	0	8	3	0	8	8	0	12	4
P. argentea	-	-	-	0	7	4	1	7	7	0	12	4

As fêmeas de *A. altiparanae* apresentaram gônadas maduras somente na estação de chuva (outubro a março) nas quatro sub-bacias, e fêmeas com gônadas esgotadas foram observadas de dezembro a março e em maio (Figura 3A a D).



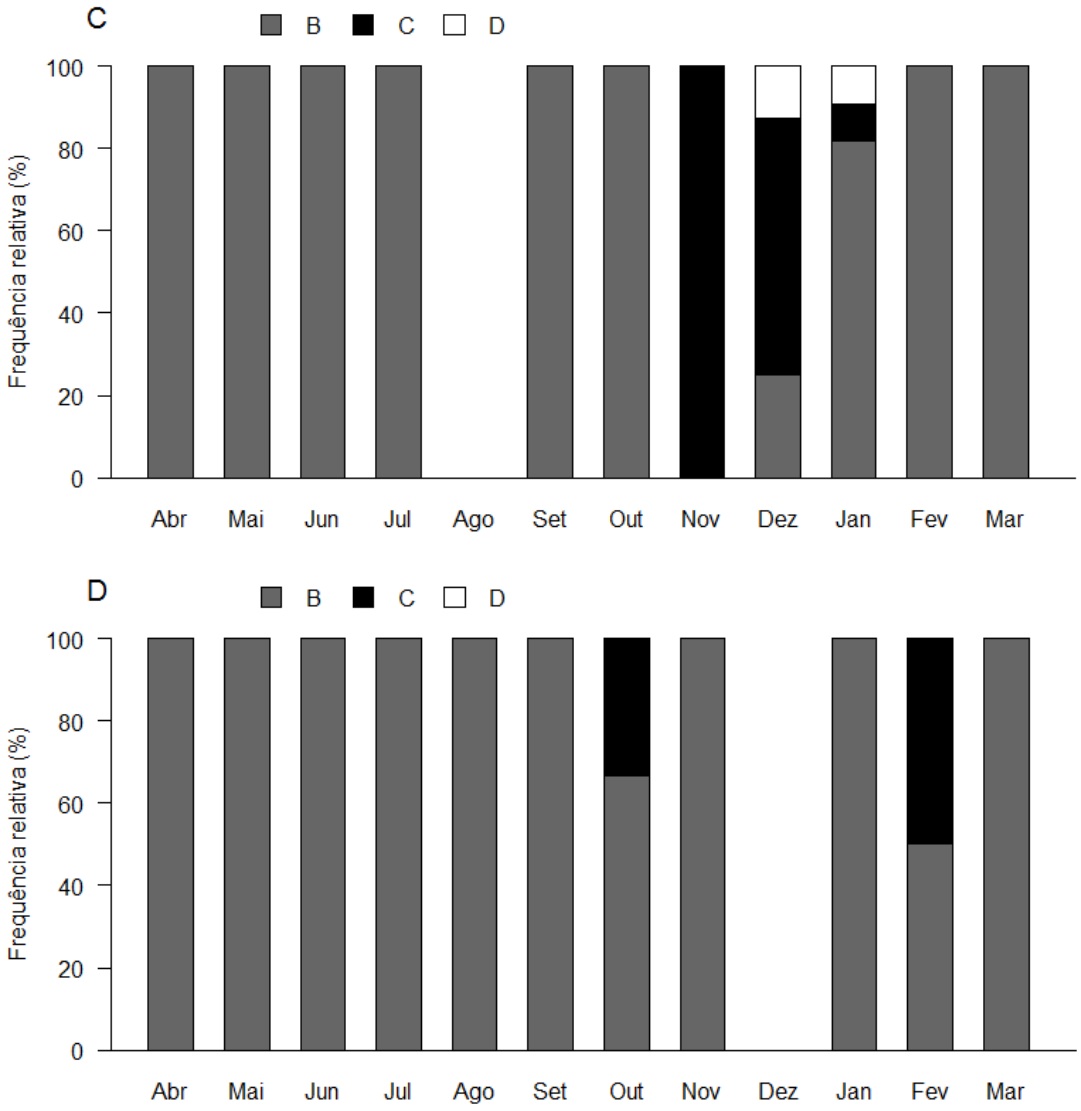
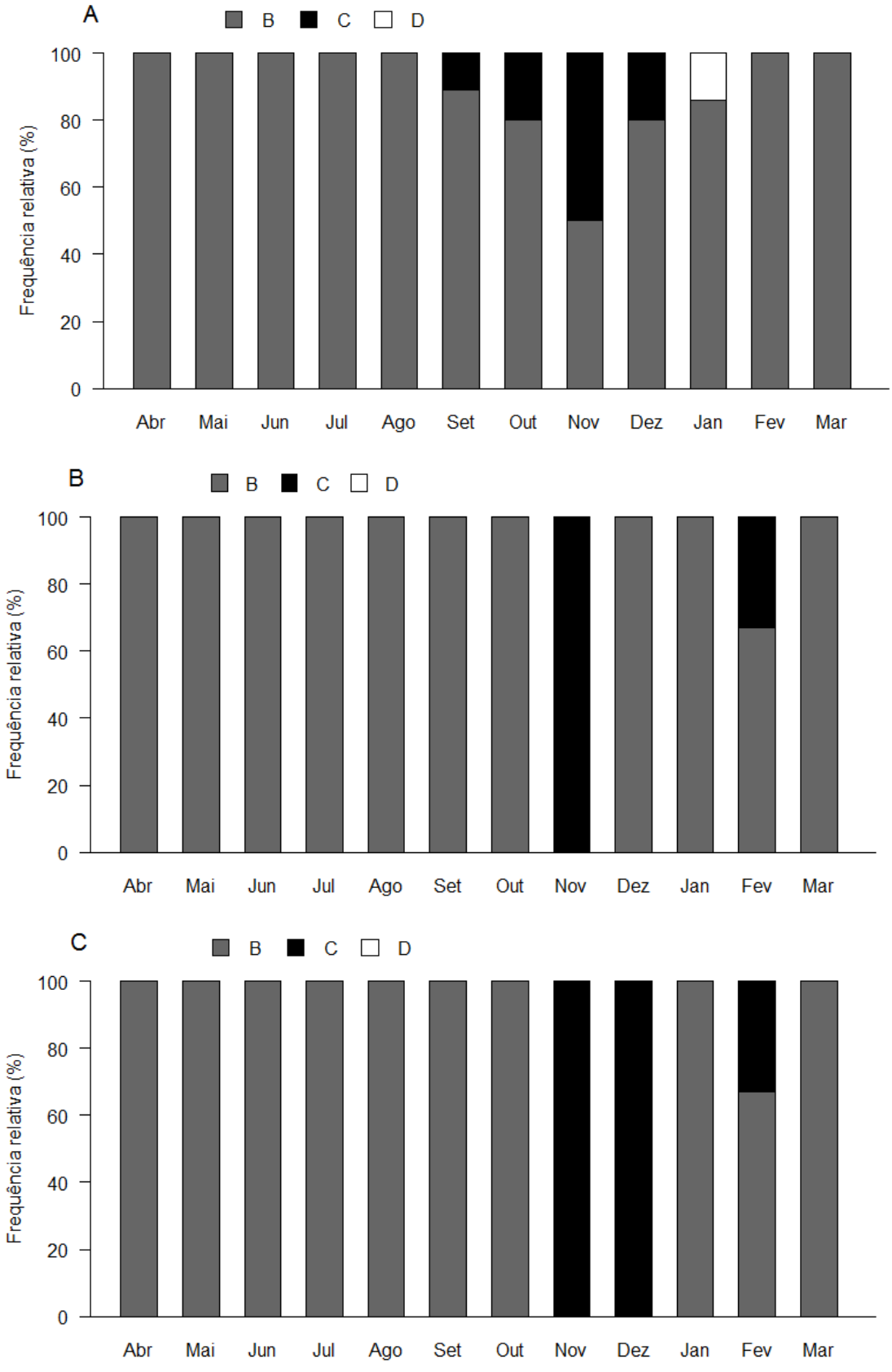


Figura 3. Frequência relativa dos estádios de maturação gonadal de *A. altiparanae* nas sub-bacias dos rios Cabeça (A), Corumbataí (B), Passa Cinco (C) e Ribeirão Claro (D), para fêmeas com gônadas em maturação-B, maduras-C, esgotadas-D.

A maioria das fêmeas de *G. brasiliensis* foram observadas com gônadas maduras na estação da chuva, mas em duas sub-bacias (Cabeça e Ribeirão Claro) também foram registradas fêmeas em estádio maduro em setembro (Figura 4A a D).


A
B
C
D
100
80
60
40
20
0
Frequência relativa (%)
Abr
Mai
Jun
Jul
Ago
Set
Out
Nov
Dez
Jan
Fev
Mar
B
B
C
D
100
80
60
40
20
0
Frequência relativa (%)
Abr
Mai
Jun
Jul
Ago
Set
Out
Nov
Dez
Jan
Fev
Mar
C
B
C
D
100
80
60
40
20
0
Frequência relativa (%)
Abr
Mai
Jun
Jul
Ago
Set
Out
Nov
Dez
Jan
Fev
Mar

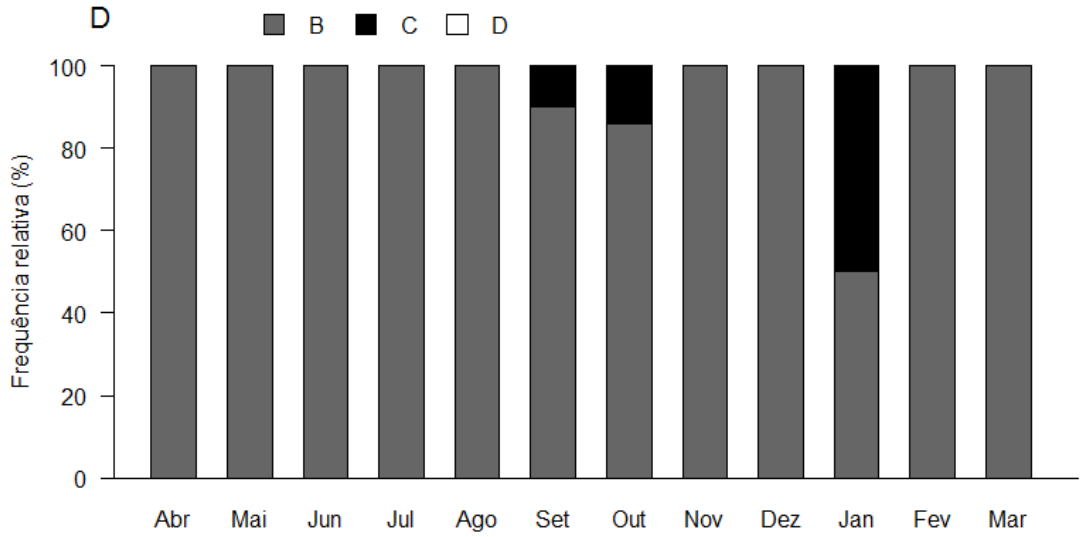
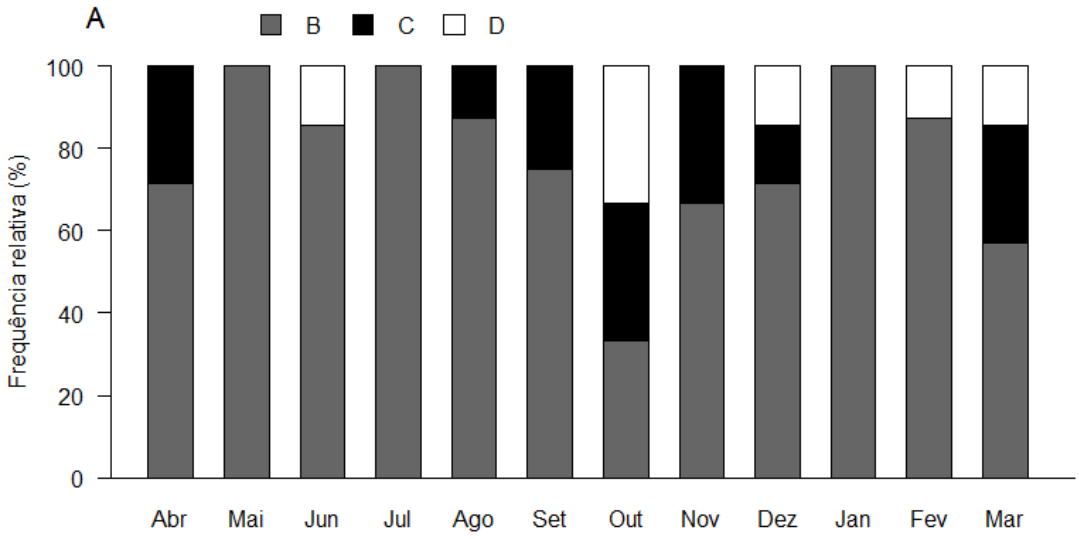


Figura 4. Frequência relativa dos estádios de maturação gonadal de *G. brasiliensis* nas sub-bacias dos rios Cabeça (A), Corumbataí (B), Passa Cinco (C) e Ribeirão Claro (D), para fêmeas com gônadas em maturação-B, maduras-C, esgotadas-D.

Piabina argentea apresentou uma maior distribuição de fêmeas maduras ao longo dos meses, tanto no período de seca como na estação de chuva (Figura 5A a C).



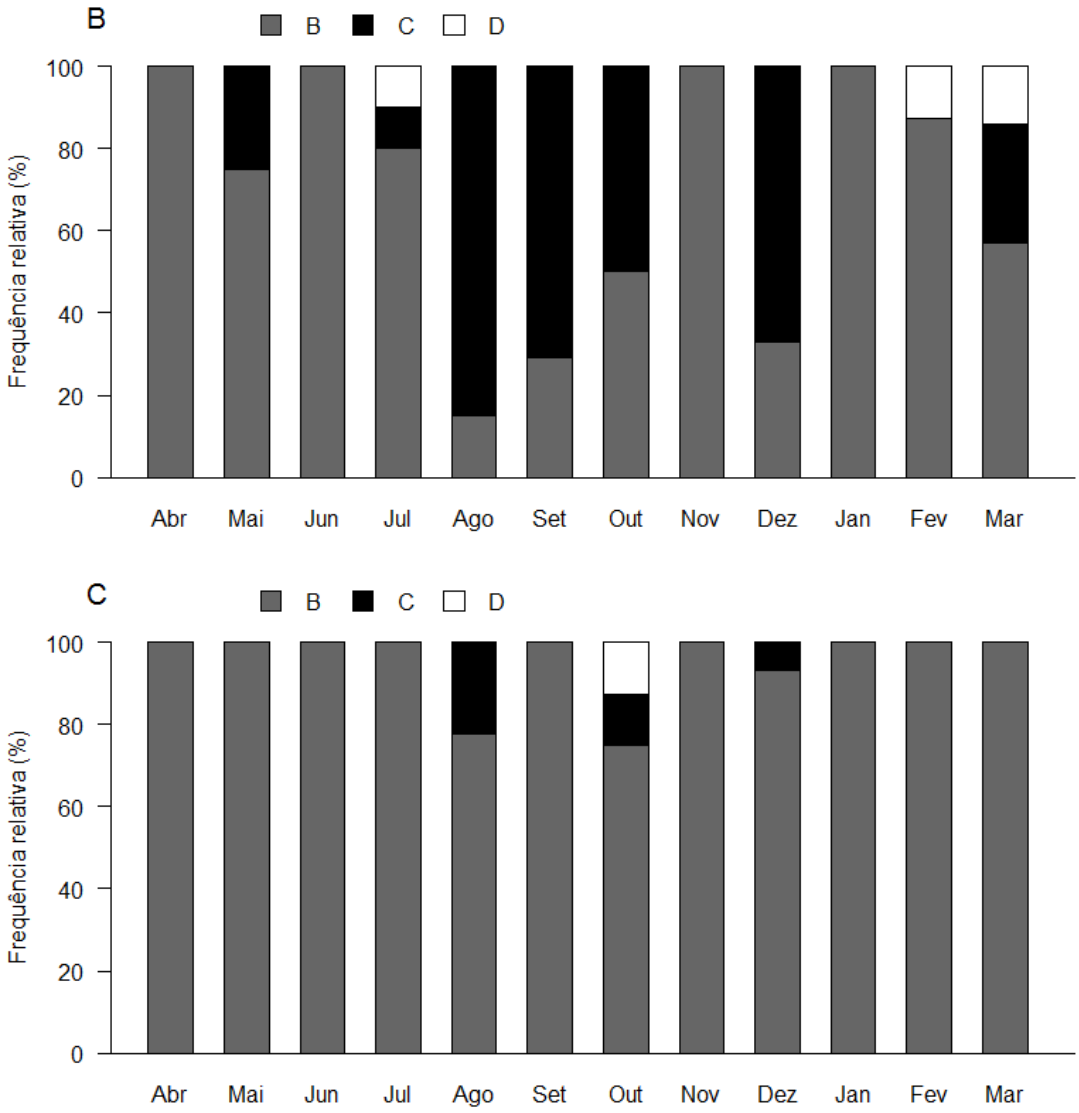


Figura 5. Frequência relativa dos estádios de maturação gonadal de *P. argentea* na sub-bacias dos rios Corumbataí (A), Passa Cinco (B), e Ribeirão Claro (C), para fêmeas com gônadas em maturação-B, maduras-C, esgotadas-D.

Para as quatro sub-bacias e para todas as espécies, a maioria das fêmeas apresentaram gônadas em maturação em praticamente todos os meses de coletas.

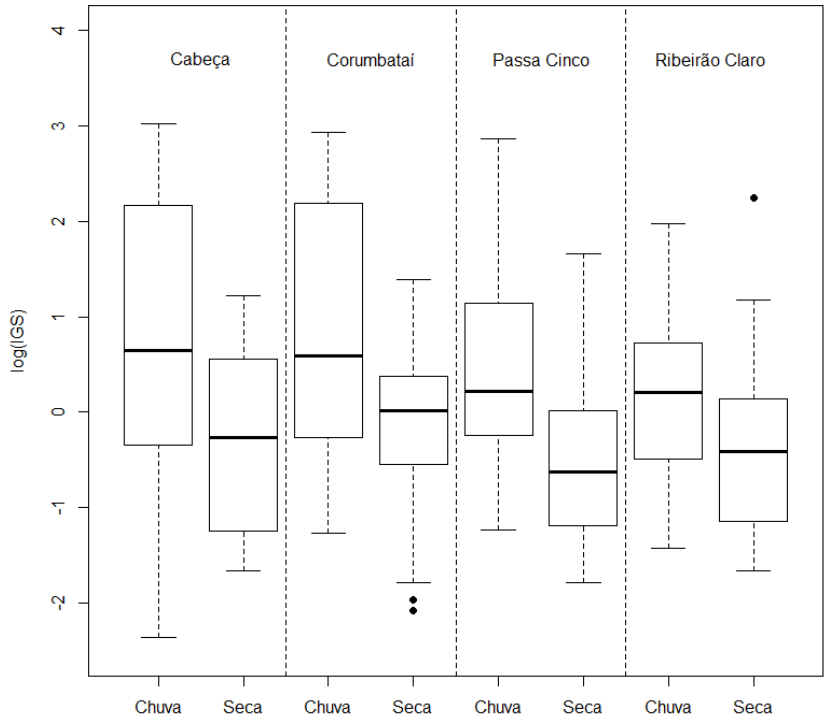
O índice gonadossomático de *Astyanax altiparanae* não apresentou variação significativa entre locais ($F_{3,254}$=1,181; p=0,317), mas variou significativamente entre as estações ($F_{1,254}$=48,398; p<0,001), sendo a média menor na estação seca (Figura 6A). A interação entre local e estação não foi significatica ($F_{3,254}$=1,250; p=0,350).

O mesmo padrão foi observado para *Geophagus brasiliensis*, entre locais ($F_{3,324}$=0,784; p=0,503) e estações ($F_{1,324}$=27,854; p<0,001), sendo que o IGS médio foi mais baixo na seca (Figura 6B). A interação entre local e estação não foi significativa ($F_{3,324}$=0.737; p=0,530).

Para *P. argentea* houve interação entre as estações de seca e chuva ($F_{2,260}$=12,43, p<0.001). Esta interação ocorreu em função da diferença observada na sub-bacia do Passa Cinco (Figura 6C). Refazendo a análise de variância sem esta sub-bacia a interação deixa de ser significativa ($F_{1,192}$=0.40; p=0.528). Os resultados indicaram que o IGS médio na sub-bacia do rio Ribeirão Claro é menor do que na sub-bacia do rio Corumbataí ($F_{1,192}$=29.04; p<0.001) e maior na estação de chuva ($F_{1,192}$=6.19; p=0.013). Na sub-bacia do rio Passa Cinco o padrão é inverso e o IGS médio é maior na estação de seca (Figura 6C).

Para *G. brasiliensis* o teste Lilliefors apresentou um desvio da normalidade (p<0.001) devido à distribuição leptocúrtica dos resíduos. Para *A. altiparanae* e *P. argentea* os resíduos apresentaram distribuição normal (p>0.05).

A



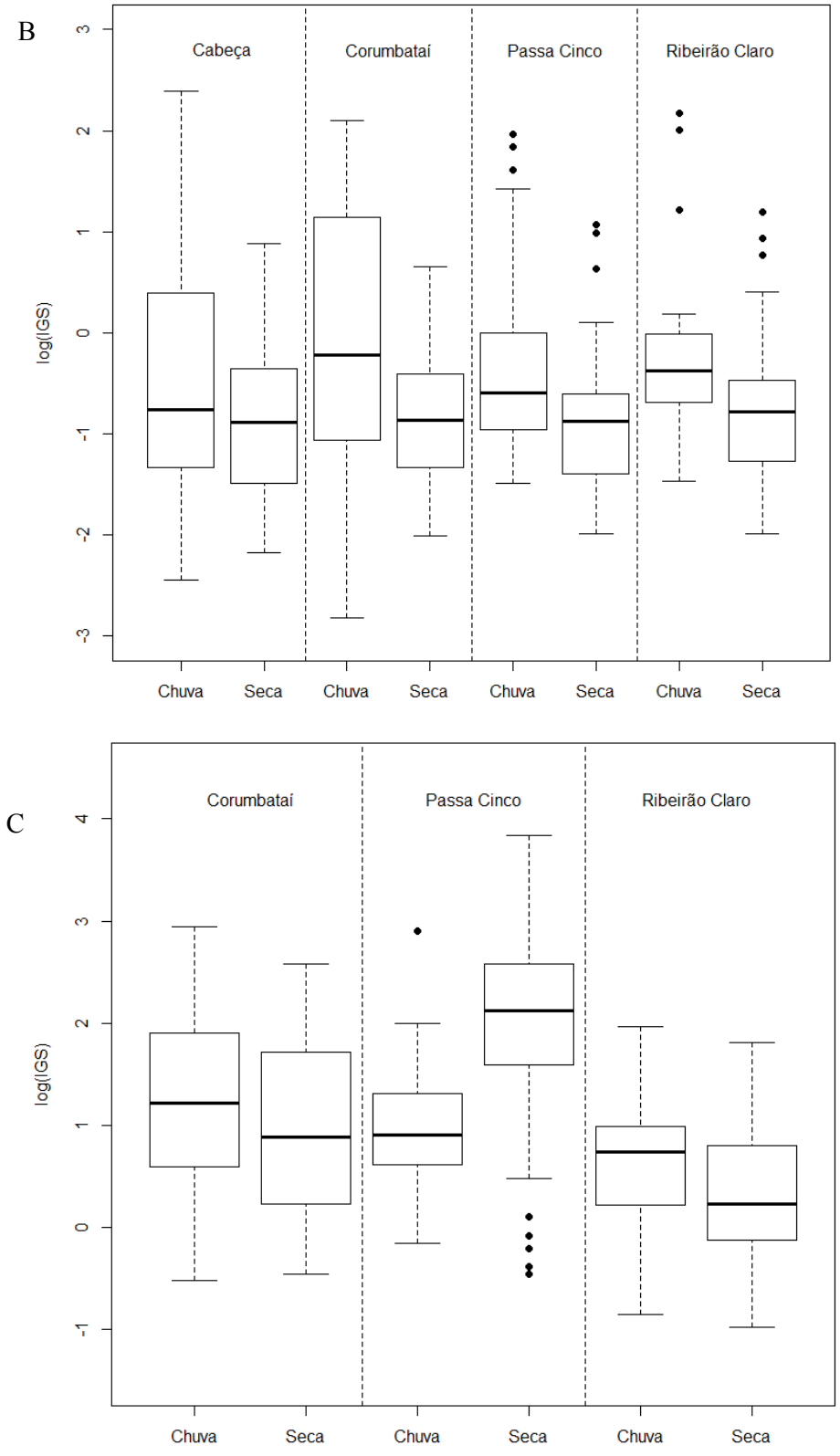
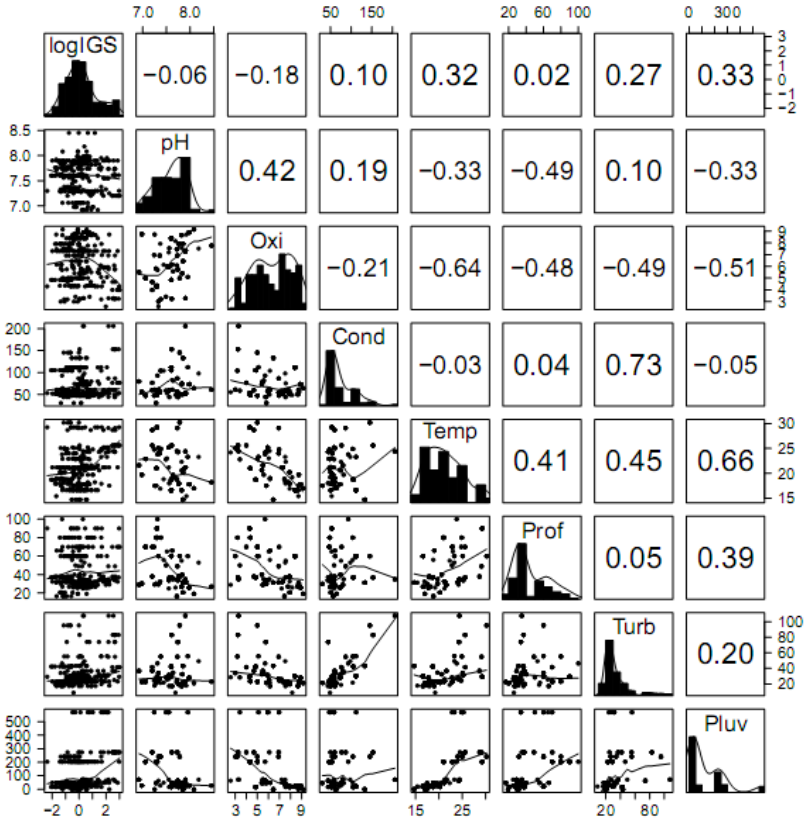


Figura 6. Boxplot do valor médio de IGS por local (sub-bacias) e estações (seca e chuva) para *Astyanax altiparanae* (A), *Geophagus brasiliensis* (B) e *Piabina argentea* (C).

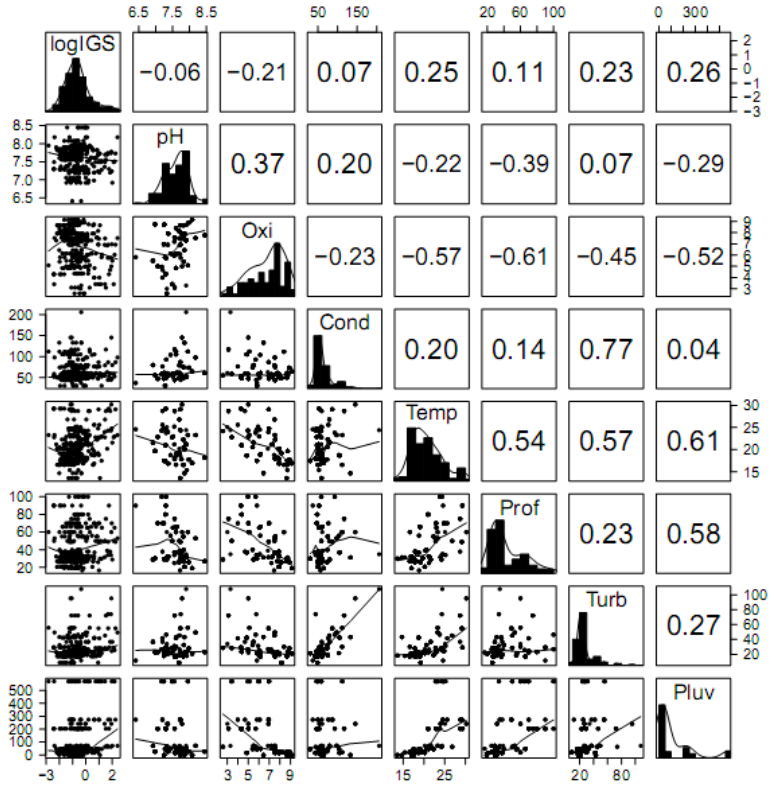
1.4.3. Efeito das variáveis ambientais na época de maturação

Na Figura 7 são apresentados os gráficos de dispersão e valores da correlação de Pearson entre a variável resposta (IGS) versus cada variável independente para *A. altiparanae* (Figura 7A), *G. brasiliensis* (Figura 7B) e *P. argentea* (Figura 7C).

A



B


logIGS
pH
Oxi
Cond
Temp
Prof
Turb
Pluv
−0.06
−0.21
0.07
0.25
0.11
0.23
0.26
0.37
0.20
−0.22
−0.39
0.07
−0.29
−0.23
−0.57
−0.61
−0.45
−0.52
0.20
0.14
0.77
0.04
0.54
0.57
0.61
0.23
0.58
0.27

C

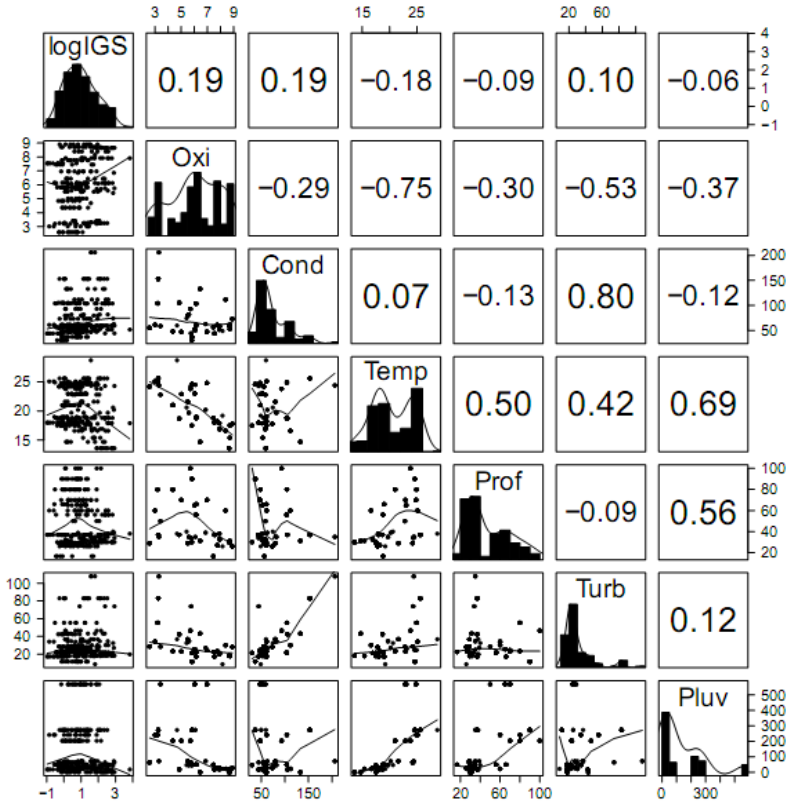

logIGS
Oxi
Cond
Temp
Prof
Turb
Pluv
0.19
0.19
−0.18
−0.09
0.10
−0.06
−0.29
−0.75
−0.30
−0.53
−0.37
0.07
−0.13
0.80
−0.12
0.50
0.42
0.69
−0.09
0.56
0.12

Figura 7. Diagrama de dispersão entre o índice gonadossomático (logIGS) e todas as variáveis ambientais para *Astyanax altiparanae* (A), *Geophagus brasiliensis* (B) e *Piabina argentea* (C).

O modelo de regressão mínimo selecionado pelo procedimento stepwise explicou 16% da variação dos dados para *A. altiparanae* e reteve as variáveis temperatura, profundidade, pluviosidade e turbidez. Embora a temperatura tenha sido mantida no modelo, individualmente não foi significativa ($p>0.05$). Para *G. brasiliensis* 9.8% da variação dos dados foi explicado pelo modelo com pluviosidade, turbidez e condutividade. Para *P. argentea* o modelo com o oxigênio e a condutividade explicou 9% da variação nos dados do índice gonadossomático (Tabela 3).

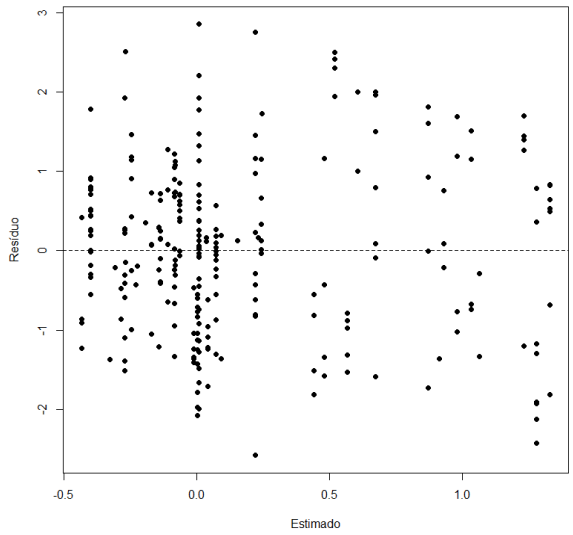
Tabela 3. Coeficiente e erro padrão da regressão múltipla (b±EP) e associado t-valor para os dados de IGS em função das variáveis ambientais.

Variável	*A. altiparanae*		*G. brasiliensis*		*P. argentea*	
	b±EP	t-valor	b±EP	T-valor	b±EP	t-valor
Condutividade	---	---	-0.007±0.003	-2.172***	0,007±0,002***	4,354
Profundidade	-0.008±0.003	-2.339***	---	---	---	---
Pluviosidade	0.002±0.000	3.395***	0.001±0.000	3.154***	---	---
Oxigênio	---	---	---	---	0,129±0,029***	4,396
Turbibez	0.010±0.00	2.595***	0.020±0.005	3.618	---	---
Temperatura	0.040±0.025	1.551	---	---	---	---

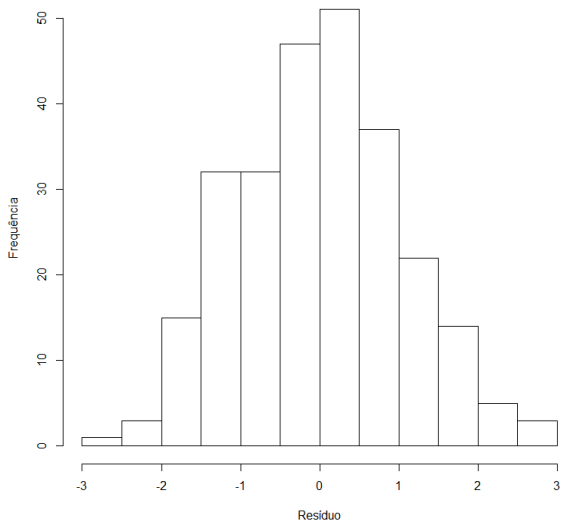
$p<0,001$*** ; --- variáveis não consideradas no modelo.

A Figura 8 apresenta os resíduos versus os valores estimados dos modelos de regressão múltipla e histogramas dos resíduos para *A. altiparanae* (Figuras 8A e B), *G. brasiliensis* (Figuras 8C e D) e *P. argentea* (Figuras 8E e F). Para *G. brasiliensis* o teste Lilliefors apresentou um desvio da normalidade ($p<0.001$) devido à distribuição leptocúrtica dos resíduos (Figura 8D). Para *A. altiparanae* e *P. argentea* os resíduos apresentaram distribuição normal ($p>0.05$).

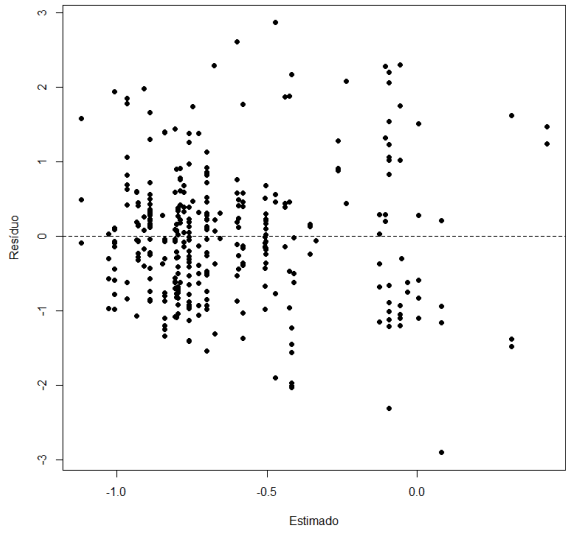
A


Resíduo
Estimado
-0.5
0.0
0.5
1.0
-2
-1
0
1
2
3

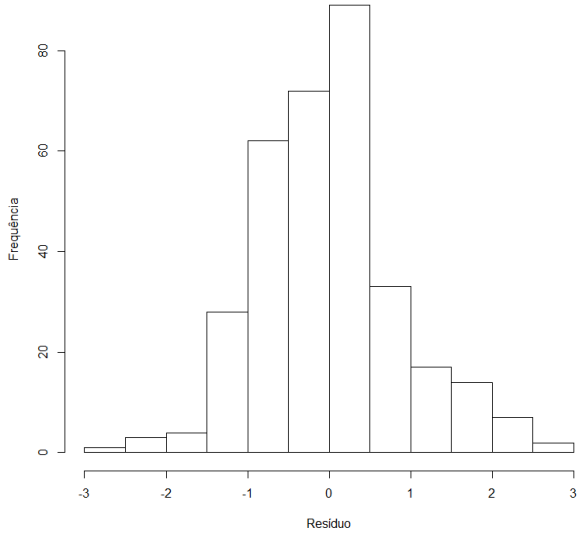
B


Frequência
Resíduo
0
10
20
30
40
50
-3
-2
-1
0
1
2
3

C


Resíduo
Estimado
-1.0
-0.5
0.0
-3
-2
-1
0
1
2
3

D


Frequência
Resíduo
0
20
40
60
80
-3
-2
-1
0
1
2
3

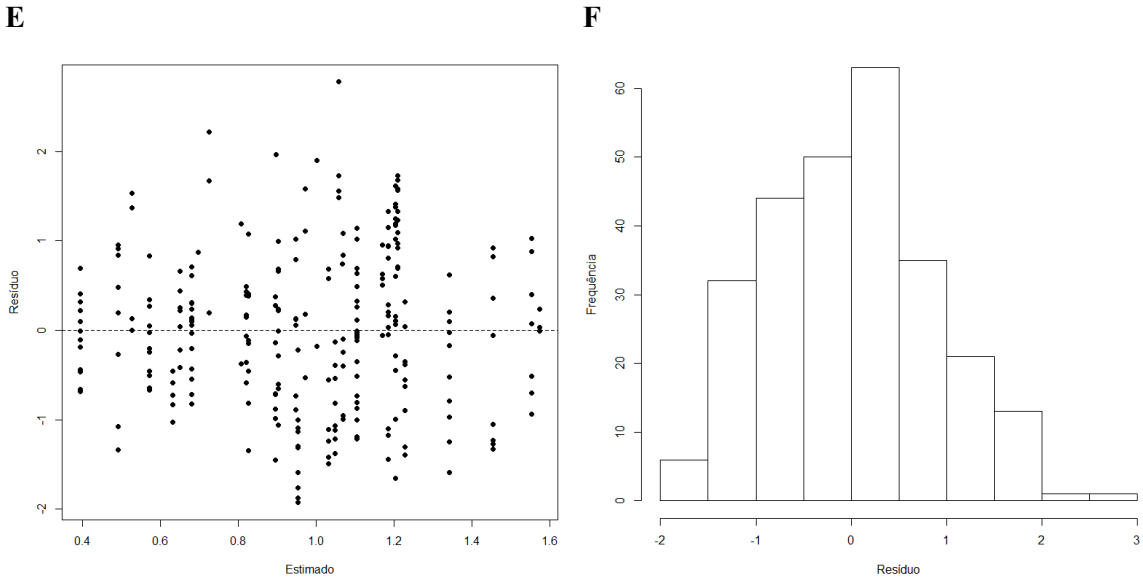


Figura 8. Resíduo versus valores estimados para *Astyanax altiparanae* (A e B), *Geophagus brasiliensis* (C e D) e *Piabina argentea* (E e F).

1.4.4. Variação espacial no comprimento de primeira maturação

Inicialmente o comprimento de primeira maturação de todas as espécies foi estimado separado por sexo, mas durante as estimativas o modelo não linear não convergia ou o intervalo de confiança não era estimado. Desta forma para obter as estimativas com o intervalo de confiança foram considerados ambos os sexos na análise.

O menor comprimento de primeira maturação de *A. altiparanae* foi estimado na sub-bacia do rio Cabeça (2,05 cm), e o maior para os indivíduos na sub-bacia do rio Ribeirão Claro (3,25 cm). O comprimento de maturação estimado para as sub-bacias do rio Corumbataí e Passa Cinco foi o mesmo. Não houve sobreposição do intervalo de confiança para o comprimento de primeira maturação entre as sub-bacias dos rios Passa Cinco e Cabeça. Na sub-bacia do rio Passa Cinco o comprimento de maturação é significativamente maior do que na sub-bacia do rio Cabeça, enquanto nos demais locais houve sobreposição (Tabela 4).

Tabela 4. Tamanho de primeira maturação (L_{50}), intervalo de confiança (I.C.), erro padrão (E.P.) e valor de probabilidade (p) para *Astyanax altiparanae* nas quatro sub-bacias.

Sub-bacia	L_{50} (cm)	Inferior I.C.	Superior I.C.	E.P.	p
Cabeça	2,05	1,71	2,38	0,170	<0,01
Corumbataí	2,76	2,24	3,29	0,267	<0,01
Passa Cinco	2,76	2,72	2,81	0,023	<0,01
Ribeirão Claro	3,25	2,33	4,17	0,567	<0,01

Para *G. brasiliensis* o tamanho de primeira maturação foi de 3,71 a 4,49 cm, e o maior comprimento de maturação foi estimado para os indivíduos na sub-bacia do rio Passa Cinco, sendo significativamente menor na sub-bacia do rio Ribeirão Claro (Tabela 5).

Tabela 5. Tamanho de primeira maturação (L_{50}), intervalo de confiança (I.C.), erro padrão (E.P.) e valor de probabilidade (p) para *Geophagus brasiliensis* nas quatro sub-bacias.

Sub-bacia	L_{50} (cm)	Inferior I.C.	Superior I.C.	E.P.	p
Cabeça	4,06	3,97	4,15	0,046	<0,01
Corumbataí	4,31	3,99	4,63	0,162	<0,01
Passa Cinco	4,49	4,43	4,56	0,032	<0,01
Ribeirão Claro	3,71	3,67	3,75	0,022	<0,01

Para *P. argentea* o tamanho de primeira maturação não foi estatisticamente significativo entre os indivíduos das sub-bacias dos rios Passa Cinco e Corumbataí. Houve uma leve sobreposição do intervalo de confiança entre o comprimento estimado nas sub-bacias do rio Passa Cinco e Ribeirão Claro. Os indivíduos na sub-bacia do rio Ribeirão Claro iniciam a maturação gonadal com comprimento corporal menor (Tabela 6).

Tabela 6. Tamanho de primeira maturação (L_{50}), intervalo de confiança (I.C.), erro padrão (E.P.) e valor de probabilidade (p) para *Piabina argentea* nas três sub-bacias.

Sub-bacia	L_{50} (cm)	Inferior I.C.	Superior I.C.	E.P.	p
Corumbataí	2,96	2,56	3,36	0,204	<0,01
Passa Cinco	3,37	3,24	3,49	0,063	<0,01
Ribeirão Claro	2,79	2,33	3,25	0,234	<0.01

1.5. Discussão

1.5.1. Variação espaço-temporal na época de maturação

De acordo com a frequência relativa dos estádios de desenvolvimento gonadal, a época de reprodução de *A. altiparanae* foi prolongada e restrita ao período de chuva em todos os locais, pois fêmeas com gônadas maduras foram observadas de outubro a março, período de chuva na região, e fêmeas com gônadas esgotadas ocorreram de dezembro a março e em maio. Nossos resultados estão de acordo com estudos de Agostinho et al. (1984) e Andrade &

Braga (2005) que evidenciaram que esta espécie apresenta período reprodutivo prolongado com fêmeas maduras no período de maior pluviosidade.

Para *G. brasiliensis* a maturação gonadal das fêmeas também ocorreu na estação de chuva, e fêmeas desovadas ocorreram somente em janeiro. Resultados similares foram encontrados por Barbieri et al. (1980) e Santos & Fontoura (2000) que também registraram período de maturação gonadal no período de chuva. Em ambientes lênticos, Barbieri et al.(1980) demonstram que o período reprodutivo de *G. brasiliensis* estendeu de setembro a fevereiro, sendo que seu auge ocorreu no mês de outubro, período de maior pluviosidade. Enquanto que Santos & Fontoura (2000) registraram a época reprodutiva de outubro a março, com picos reprodutivos nos meses de maior pluviosidade (novembro a fevereiro). Mazzoni & Iglesias-Rios (2002) encontraram fêmeas com gônadas maduras o ano inteiro (estação de chuva e seca) em ambiente lótico.

Fêmeas de *P. argentea* foram registradas com gônadas maduras na estação de chuva e seca. Fêmeas maduras foram capturadas em sete meses de coleta na sub-bacia do rio Corumbataí e Passa Cinco e apenas em três meses de amostragem na sub-bacia do rio Ribeirão Claro. Apesar do período de maturação ter sido prolongado nas três sub-bacias, na sub-bacia do rio Ribeirão Claro a espécie apresentou uma redução no período de maturação gonadal comparado às outras duas sub-bacias. Andrade (2003) estudou a biologia reprodutiva de *P. argentea*, coletados em quatro dos 12 meses de amostragem, com fêmeas maduras ocorrendo em agosto, novembro e dezembro.

Todas as espécies apresentaram período reprodutivo prolongado, variando entre 2 a 7 meses. Período reprodutivo prolongado e contínuo constitui uma vantagem para as espécies de tamanho corporal pequeno como *A. altiparanae* e principalmente para *P. argentea*. Espécies pequenas são incapazes de estocar uma grande quantidade de ovócitos (Lampert et al. 2007) e vários estudos têm registrado esse padrão (Andrade 2003; Mazzoni et al. 2005; Mazzoni & Silva 2006, Souza 2009, Dala-Corte & Azevedo 2010). Assim, o prolongamento do período reprodutivo permitiria aos indivíduos reproduzir mais de uma vez dentro de um mesmo ano (Winemiller 1989, Lowe-McConnell 1999, Mazzoni et al. 2005, Mazzoni & Silva 2006). *Geophagus brasiliensis* apesar de apresentar um tamanho corporal menor nos riachos (13 cm), em corpos de água maiores tende a atingir maiores comprimentos (30 cm) (Santos et al. 2004), podendo a época de maturação prolongada estar associada a outras características reprodutivas como cuidado parental, desova múltipla e baixa fecundidade (Barbieri et al. 1978).

A época de maturação gonadal de *G. brasiliensis* e *A. altiparanae* com base no índice gonadossomático não variou espacialmente (entre sub-bacias), mas apresentou variação entre as estações (seca e chuva), com uma maior média de IGS na estação da chuva. *Astyanax altiparanae* e *G. brasiliensis* estendeu a época de maturação durante toda a estação de chuva A ausência de variação espacial pode ocorrer porque, independente da estratégia reprodutiva, a época de maturação das espécies de peixes tropicais está associada à sazonalidade das chuvas (Suzuki et al. 2004, Andrade & Braga 2005, Bailly et al. 2008). Contrariamente *P. argentea* apresentou variação tanto espacial como temporal na época de maturação gonadal. Variação espacial na época de maturação tem sido evidenciada em pequena escala para loricarideos em lagos (Bailly et al. 2011), e entre segmentos de riachos para *Characidium pterostictum* (Becker et al. 2008). Apesar de *P. argentea* apresentar variação temporal, este efeito não é tão evidente como para *A. altiparanae* e *G. brasiliensis* que o período de maturação está associado à estação de chuva em todas as sub-bacias. Para *P. argentea* os maiores valores de IGS ocorrem tanto na estação de chuva como de seca indicando que a espécie não dependa da estação de chuva para iniciar a maturação das gônadas quando comparado a *A. altiparanae* e *G. brasiliensis*.

Variação temporal na época de maturação foi apresentada pelas três espécies. Isto ocorre porque o desenvolvimento das gônadas depende da quantidade de recursos disponíveis no ambiente, fotoperíodo, sazonalidade das chuvas e temperatura (Nikolsky 1963, Andrade & Braga 2005, Dala-Corte & Azevedo 2010, Bailly et al. 2011, Ribeiro & Moreira 2012), pois tecidos e órgãos específicos do sistema sensorial captam e traduzem sinais sazonais em mensagens neuronais ou neurendócrinas transmitidas ao hipotálamo (Ribeiro & Moreira 2012). Sendo assim, é possível afirmar que mudanças ambientais sazonais podem delimitar o período e o sucesso reprodutivo na maioria dos peixes (Nikolsky 1963, Vazzoler 1996, Ribeiro & Moreira 2012). Para *G. brasiliensis* e *A. altiparanae* o início das chuvas está desencadendo o processo reprodutivo, já para *P. argentea* apesar da chuva estimular o desenvolvimento das gônadas, a espécie pode iniciar a maturação na estação de chuva e seca.

1.5.2. Efeitos das variáveis ambientais na época de maturação

O índice gonadossomático de *A. altiparanae* e *G. brasiliensis* responde mais a fatores temporais do que locais. Como mencionado anteriormente, para essas duas espécies a sazonalidade das chuvas age como um fator desencadeador do desenvolvimento gonadal. As condições locais como condutividade e turbidez também têm interferência no aumento do

índice gonadossomático de *G. brasiliensis* enquanto que para *A. altiparanae* os fatores são a profundidade e a turbidez. Dentre todos os processos fisiológicos a reprodução pode ser considerada o processo mais custoso energeticamente e ocorrerá somente quando os animais estiveram situados em uma zona de conforto, tanto ambiental quanto metabólica (Vazzoler 2006, Godinho et al. 2010, Ribeiro & Moreira 2012). Assim, a elevação da pluviosidade pode ser considerada um sinal sazonal para os peixes de riachos de que as condições no ambiente poderão melhorar.

Com a escala utilizada nesse trabalho todas as sub-bacias estão submetidas ao mesmo regime de chuva e seca, com maior pluviosidade ocorrendo de outubro a março. Assim nós acreditamos que a pluviosidade age como um fator desencadeador do processo de desenvolvimento gonadal de *A. altiparanae* e *G. brasiliensis*, sincronizando o processo entre as sub-bacias. O período mais favorável do ano para a reprodução de peixes será aquele em que o ambiente oferece uma condição mínima para o desenvolvimento das fases juvenis, assegurando adequada disponibilidade de alimento, proteção contra predadores e favoráveis condições abióticas (Wootton 1999, Costa & Mateus 2009) o que, em riachos, pode ocorrer no período de chuva (Alkins-Koo 2000).

Para *P. argentea* o oxigênio dissolvido e a condutividade afetam positivamente o índice gonadossomático, podendo estes fatores locais aliados a interações bióticas não avaliadas neste estudo, serem cruciais para entender a dinâmica reprodutiva desta espécie (Power, 1984, Reznick et al. 1990, Mazzoni & Iglesias-Rios 2002). Em todos os modelos de regressão múltipla a porcentagem de variação explicada pelos modelos foi relativamente baixa, o que implica que outros fatores não mensurados neste estudo, como disponibilidade de recurso e interações intra e inter-específicas possam ser fatores importantes para explicar a variação na dinâmica reprodutiva nestas espécies de peixes de água doce.

1.5.3. Variação espacial no comprimento de primeira maturação

Para as espécies estudadas o comprimento de primeira maturação variou entre locais. Na sub-bacia do rio Ribeirão Claro, o tamanho de primeira maturação foi maior para *A. altiparanae* e menor para as demais espécies. Provavelmente as condições bióticas e abióticas na sub-bacia do Ribeirão Claro torna essa sub-bacia menos favorável para *G. brasiliensis* e *P. argentea*, e portanto, estas duas espécies precisam maturar mais cedo para manter populações viáveis neste local (Vazzoler 1996, Mazzoni & Iglesias-Rios 2002). Explicações para a redução no tamanho de maturidade são respostas dos indivíduos a condições ambientais

severas ou redução na sobrevivência de adultos (Reznick et al. 1990, Silva et al. 2006), uma vez que em condições críticas os indivíduos tendem a reduzir o tamanho de primeira maturação, visando evitar o risco de morrer antes de reproduzir. Neste contexto, a antecipação do comprimento de maturação gonadal de uma espécie pode ser considerada uma das táticas adotadas com o intuito de manter o equilíbrio populacional (Wootton, 1999).

A maturação gonadal e subsequente desova podem depende de vários estímulos ambientais, entretanto para ser capaz de iniciar a maturação gonadal, um indivíduo necessita atingir um tamanho corporal mínimo (King 1995, Vazzoler 1996). Como o tamanho de primeira maturação é uma característica reprodutiva mais flexível do que o desenvolvimento gonadal, esta pode sofrer variação tanto espacial como temporal (Barbieri et al. 2004, Silva et al. 2006, Diana et al. 2009). Portanto, a antecipação do comprimento de maturação entre locais pode refletir uma condição local específica experimentada pela espécie ou refletir variações na taxa de crescimento e tamanho máximo atingido em cada local. Lourenço et al. (em preparação) encontraram uma menor taxa de crescimento e comprimento máximo de *G. brasiliensis* na sub-bacia do rio Ribeirão Claro, no mesmo local onde o menor comprimento de primeira maturação foi encontrado. Provavelmente esta característica reprodutiva está relacionada a taxa crescimento e ao tamanho máximo dos indivíduos de uma população. Esta relação entre o comprimento de primeira maturação e o comprimento máximo já havia sido demonstrada para *Moenkhausia sanctaefilomenae* em lagoas da bacia do rio Cuiabá (Lourenço et al. 2008).

Em resumo, a época de maturação é uma característica reprodutiva que respondeu mais a variações temporais para *A. altiparanae* e *G. brasiliensis*, enquanto para *P. argentea* é um traço que respondeu mais a fatores locais na região estudada. Por outro lado, o comprimento de primeira maturação é um traço que variou espacialmente para todas as espécies, primeiro porque é um traço mais plástico, e segundo porque está intimamente relacionado a fatores instrínsecos da espécie como tamanho máximo e taxa de crescimento. Além disso, fatores como a disponibilidade de recurso e interações bióticas, principalmente a predação, também devem ter influência na variação no tamanho de primeira maturação entre locais, mas não foram avaliadas no presente estudo.

1.6. Referências

Agostinho, C.A., Molinari S.L., Agostinho, A.A. & J.R. Verani. 1984. Ciclo reprodutivo e primeira maturação sexual de fêmeas do lambarí, Astyanax Bimaculatus (L.) (Osteichthyes-Chacaridae do rio Avaí, Estado do Paraná. Revista Brasileira de Biologia, 44(1):31-36.

Alkins-Koo, M. 2000. Reproductive timing of fishes in a tropical intermittent stream. Environmental Biology of Fishes, 57: 49-66.

Andrade, P. M. & F.M.S. Braga. 2005. Reproductive seasonality of fishes from a lotic stretch of the Grande River, High Paraná River Basin, Brazil. Brazilian Journal of Biology, 65(3):387-394.

Andrade, V.X.L. 2003. Ictiofauna da represa municipal de São José do Rio Preto, SP, Rio Preto afluente do rio Turvo, drenagem do rio Grande: diversidade e reprodução. Dissertação de Mestrado Universidade Estadual Paulista, São Paulo, p. 53.

Atlas Ambiental da Bacia Do Rio Corumbataí. 2002. Disponível em: <http://www.rc.unesp.br>. Acesso em: 28 jul. 2008.

Bailly, D. Batista-Silva, V.F., Abelha, M.C.F. Kashiwaqui, E.A.L. Fernandes, C.A. & E. D. Carvalho. 2011. Relative abundance and reproductive tactics of a Loricariidae species at Saraiva Lagoon, Ilha Grande National Park, MS-PR, Brazil. Biota Neotropica, 2011, 11(3): 171-178 .

Bailly, D., Agostinho, A.A. & H. I. Suzuki. 2008. Influence of the flood regime on the reproduction of fish species with different reproductive strategies in the Cuiabá river, Upper Pantanal, Brazil. River Research and Applications, 24: 1218–1229.

Barbieri, G., Barbieri, MC. & M.A. Marins. 1978. Biologia de *Geophagus brasiliensis* (Quoy and Gaimard, 1824), na represa do Lobo, estado de São Paulo. III: Aspectos quantitativos da reprodução. I Seminário brasileiro de aquicultura. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, p. 347-359.

Barbieri, G., Salles, F.A., Cestarolli, M.A. & A.R. Teixeira-Filho. 2004. Estratégias reprodutivas do dourado, *Salminus maxillosus* e do curimbatá, *Prochilodus lineatus* no Rio Mogi Guaçu, Estado de São Paulo, com ênfase nos parâmetros matemáticos da dinâmica populacional. Acta Scientiarum Biological Sciences, 26(2)169-174.

Barbieri, M.C., Barbieri, G. & M.A. Marins. 1980. Biologia de *Geophagus brasiliensis* (Quoy & Gaimard, 1824) na represa do Lobo, estado de S.Paulo, III: Aspectos quantitativos da reprodução. I Simpósio Brasileiro de Aquacultura, 1980 Rio de Janeiro, Anais da Academia Brasileira de Ciências, p. 347-359.

Becker, F.G., Carvalho, S. & S.M. Hartz. 2008. Life-history of the South American darter, Characidium pterostictum (Crenuchidae): evidence for small scale spatial variation in a piedmont stream, Neotropical Ichthyology, 6(4):591-598.

Casten, L.R. and C.E. Johnston. 2008. Life-history Plasticity Among Stream Sites in the Chattahoochee River Drainage, Alabama. Southeastern Naturalist, 7(4):679-690.

Costa, R.M.R. & L.A.F. Mateus. 2009. Reproductive biology of pacu Piaractus mesopotamicus (Holmberg, 1887) (Teleostei: Characidae) in the Cuiabá River Basin, Mato Grosso, Brazil Neotropical Ichthyology, 7(3):447-458.

Dala-Corte, R.B, & M.A. Azevedo. 2010. Biologia reprodutiva de *Astyanax henseli* (Teleostei, Characidae) do curso superior do Rio dos Sinos, RS, Brasil. Iheringia, Série. Zoologia, 100(3):259-266.

Diana, M. T. Sharpe, D.M.T. and Hendry, A.P. 2009. Life history change in commercially exploited fish stocks: an analysis of trends across studies. Evolutionary Applications, 2: 260–275.

Garutti, V.; Britski, H.A. Descrição de uma espécie nova de Astyanax (Teleostei: Characidae) da bacia do alto rio Paraná e considerações sobre as demais espécies do gênero na bacia. Comum. Mus. Ciênc. Tecnol. PUCRS. Série Zoologia, v.13, p.65-88, 2000.

Godinho, A.L.; Lamas I.R. & H.P. Godinho. 2010. Reproductive ecology of Brazilian freshwater fishes. Environ Biol Fish, 87:143-162.

King, M. G. 1995. Fisheries biology: assessment and management. Cornwall, Fishing News Books, 340p.

Koffler, N.F. Uso das terras da bacia do rio Corumbataí em 1990. Geografia, 18(1):135-150, 1993.

Kullander, S.O. Guide to the South American Ciclhidae. Documentos publicados na internet: http: www.nrm.se/ve/pisces/acara/welcome.shtml. 2002.

Lampert, V.R.; M.A. Azevedo & C.B. Fialho. 2007. Reproductive biology of *Bryconamericus stramineus* Eigenmann, 1908 (Ostariophysi: Characidae) from the Rio Ibicuí, RS, Brazil. Brazilian Archives of Biology and Technology 50 (6):995-1004.

Lima, F.C.T., L.R. Malabarba, P.A. Buckup, J.F. Pezzi da Silva, R.P. Vari, A. Harold, R. Benine, O.T. Oyakawa, C.S. Pavanelli, N.A. Menezes, C.A.S. Lucena, M.C.S.L. Malabarba, Z.M.S. Lucena, R.E. Reis, F. Langeani, C. Moreira et al. 2003. Genera Incertae Sedis in Characidae. p. 106-168. In R.E. Reis, S.O. Kullander and C.J. Ferraris, Jr. (eds.) Checklist of the Freshwater Fishes of South and Central America. Porto Alegre: EDIPUCRS, Brasil.

Lourenço, L.S., Mateus, L.F. & Machado, N.G. 2008. Sincronia na Reprodução de Moenkhausia sanctaefilomenae (Steindachner) (Characifomes:Characidae) na planície de inundação do rio Cuiabá. Revista Brasileira de Zoologia, 25(1):20-27.

Lourenço, L.S., Rodriguez, M.R. & Petrere Jr. Spatial variation in somatic growth rate of *Geophagus brasiliensis* in tropical streams. Em preparação.

Lowe-McConnell, R.H. 1999. Estudos Ecológicos de Comunidades de Peixes Tropicais. Edusp, São Paulo, 534p.

Mazzoni, R. & A.P.F. Silva. 2006. Aspectos de história de vida de *Bryconamericus microcephalus* (Miranda Ribeiro) (Characiformes, Characidae) de um riacho costeiro de Mata Atlântica, Ilha Grande, Rio de Janeiro, Brasil. Revista Brasileira de Zoologia 23 (1): 228-233. doi: 10.1590/S0101-81752006000100016.

Mazzoni, R., & J. Petito. 1999. Reproductive biology of a tetragonopterinae (osteichthyes, characidae) of the Ubatiba fluvial system, Maricá - RJ. Brazilian archivies biological technologicol, 42(4): 455-461.

Mazzoni, R., & R. Iglesias-Rios. 2002. Environmentally related life-history variations in Geophagus brasiliensis. Journal of Fish Biology 61:1606-1618.

Mazzoni, R., Caramaschi, E. P. & N. Fenerich-Verani. 2002. Reproductive biology of a characidiinae (osteichthyes, characidae) from the Ubatiba River, Maricá – Rj. Brazilian Journal Biolology, 62(3): 487-494.

Mazzoni, R., Mendonça, R.S. & E.P. Caramaschi. 2005. Reproductive Biology of *Astyanax Janeiroensis* (Osteichthyes, Characidae) from the Ubatiba River, Maricá, RJ, Brazil. Brazilian Journal of Biology 65 (4): 643-649. doi: 10.1590/S1519-69842005000400012.

Menezes, M.S. & Caramaschi, E.P. 1994. Características reprodutivas de *Hypostomus gr.Punctatus* do rio Ubatiba, Maricá – RJ (Osteichthyes, Siluriformes). Revista Brasileira de Biologia, 54:503-513.

Nikolsky, G.V. 1963. The Ecology of Fishes. Academic Press- London and New York, 352p.
Olsen, E.M. & L.A. Vollestad. 2003. Microgeographical variation in brown trout reproductive traits: possible effects of biotic interactions. Oikos, 100(3): 483-492.

Orsi, M.L., Shibatta, O.A. & A.T. SILVA-SOUZA. 2002. Caracterização biológica de populações de peixes do rio Tibagi, localidade de Sertanópolis, p. 425-432. In: Medri, M.E., Bianchini, E., Shibatta, O.A., Pimenta, J.A. (Eds). A bacia do rio Tibagi. Londrina, UEL, I+595p, 2002.

Power, M.E. 1984. Depth distributions of armored catfish: Predator-induced resource a avoidance. Ecology, v. 65, n. 2, p. 523-528.

R Development Core Team 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL http://www.R-project.org/.

Reznick, D.A., H. Bryga, & J. A. Endler. 1990. Experimentally induced life-history evolution in a natural population. Nature 346:357–359.

Ribeiro, C.S. & R.G. Moreira . 2012. Fatores ambientais e reprodução dos peixes, Revista de Biologia, 8: 58-61.

Rondineli, G.R. & F.M.S. Braga. 2010. Reproduction of the fish community of Passa Cinco Stream, Corumbataí River sub-basin, São Paulo State, Southeastern Brazil. Brazilian Journal of Biology, 70(1): 181-188.

Santos, A.F.G.N., Santos, L.N. & F.G. Araújo. 2004. Water level influences on body condition of Geophagus brasiliensis (Perciformes: Cichlidae) in a Brazilian oligotrophic reservoir. Neotropical Ichthyology, 2(3):151-156.

Santos, G.O & F.N. Fontoura. 2000. Dinâmica reprodutiva de *Geophagus brasiliensis* (Quoy & Gaimard, 1824), no açude Águas Belas, Viamão, Rio Grande Do Sul. (Teleostei-Cichlidae). Pesquisa Agropecuária Gaúcha, 6 (1):131-144.

Shibatta, O.A., Orsi, M.L., Bennemann, S.T. & A.T. Silva-Souza. 2002. Diversidade e distribuição de peixes na bacia do rio Tibagi, p. 403-423. In: Medri, M.E., Bianchini, E., Shibatta, O.A., Pimenta, J.A. (Eds). A bacia do rio Tibagi. Londrina, UEL, I+595p, 2002.

Silva, A., Santos, M.B., Caneco, B., Pestana, G., Porteiro, C., Carrera, P. & Y. Stratoudakis. 2006. Temporal and geographic variability of sardine maturity at length in the northeastern Atlantic and the western, Journal of Marine Science, 63: 663-676.

Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1995. Biometry: the principles of statistics in biological research. New York, Freeman, 887p.

Souza, U.P. 2009. Biologia e ciclo de vida de *Astyanax cf. scabripinnis paranae* Eigenmann, 1914 (Characidae, Tetragonopterinae), no Ribeirão Grande, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Santa Virgínia, SP, Tese (Doutorado em Zoologia) Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, p.130.

Spranza, J.J. & E.H. Stanley. 2000. Condition, growth, and reproductive styles of fishes exposed to different environmental regimes in a prairie drainage. Environmental Biology of Fishes, 59(1): 99-109.

Stearns, S.C. 1976. Life-History Tactics: A Review of the Ideas. The Quarterly Review of Biology, Vol. 51(1):3-47.

Suzuki, H.I., Vazzoler, A.E.A.M., Marques, E.E., Perez-Lizama, M. A. & P. Inada. 2004. Reproductive ecology of the fish assemblages. In. Thomaz, S. M.; Agostinho, A. A. & Hahn, N. S. The Upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation. Backhuys Publishers, Leiden, p. 271-292.

Vazzoler, A.E.A.M. 1996. Biologia da reprodução de peixes teleósteos: Teoria e Prática. Maringá: EDUEM, SBI, São Paulo, 1996. 169p.

Winemiller, K.O. 1989. Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. Oecologia 81 (2): 225-241.

Wootton, R. 1999. Ecology of Teleost Fishes. 2 ed. Chapman & Hall, London. 416 p.

Wootton, R.; J.B. Elvira & J.A. Baker. 2000. Life-history evolution, biology and conservation of stream fish: introductory note. Ecology of Freshwater Fish 9(1-2): 90-91.

CAPÍTULO 2

Biometric relationships among weight, volume and body size for three small freshwater fish species

2.1. Abstract

The biometric relationships between weight and volume and weight and body size for three small sized freshwater fish, *Geophagus brasiliensis*, *Astyanax altiparanae* and *Piabina argentea*, were calculated. The specific weight of a fish would in theory determine its position in the water column. In order to evaluate it, fishes were sampled in streams belonging to the Corumbataí River sub-basin, in the State of São Paulo (SE Brazil). So we calculated the weight versus volume relationship in order to estimate in a linear regression the specific weight for each species, and tested it in relation to the specific weight of the water which is close to 1.00 g/cm^3. The specific weight of the *G. brasiliensis* and *A. altiparanae* were above and for *P. argentea* it was below than 1.00 g/cm^3. The parameters of the weight-length and volume-length relationships were estimated using of the power function ($Y=\alpha X^{\beta}$), using a non-linear algorithm. Research about the biometric relationships might provide important insights into the ecology of a species, as it may provide indications of events in its life history, as resource allocation between juveniles and adults. According the estimated mean of β, *G. brasiliensis* and *A. altiparanae* showed a significant tendency to become elongated as body size increases. *Piabina argentea* showed a significant tendency to increase in thickness as they grow. The similar conclusion can be extended to the volume-length relationship as the parameters estimated are very closely related to the weight-length relationship.

Keywords: Volume-length relationship, weight-length relationship, regression analysis, tropical streams.

2.2. Introduction

The specific weight of a fish potentially determines its neutral position in the water column. If the fish has a specific weight higher than the water, it will tend to sink, otherwise it will float. When a fish needs to perform vertical movements, there is an adjustment in its specific weight by the amount of gas in the swim bladder, which allows it to move in different depths (Taylor 1921, Nikolsky 1963). The reason for this is that when the fish moves up and down it is subjected to a change in its body hydrostatic pressure which will reflect in its swim bladder volume (Jones 1951, 1952). The amount of fat in the fish tissue has also influence in its vertical movements. The swim bladder volume might be reduced and the fish specific weight still kept low due to tissues increased average fat content (Taylor 1921). This may be an advantage to pelagic fish, as it may reduce the energy cost to perform vertical movements.

Biometric relationships, as fish weight-length have important implications for fisheries management and population dynamics (King 1995, Ogle 2009, Torres et al. 2012). This information is necessary to stock assessment models and commonly used in the ecosystem modeling approach in order to calculate the production over biomass ratio of different functional groups. Weight-length relationships are used for estimating the weight corresponding to a given length and vice-versa, and it may also give indications of events in the life history such as condition between juveniles and adults, metamorphosis and maturity and to allow for comparisons of species growth between different regions (Richter et al. 2000, Santos et al., 2002, Lai and Helser 2004, Oscoz et al. 2005, Froese 2006). For an historical review and guidelines for current fisheries workers dealing with weight-length data, Froese (2006) is a good reference.

In this paper firstly we evaluate the specific weight of three small sized fish species which can occupy different positions in the water column: *Astyanax altiparanae* Garutti and Britski, 2000, *Geophagus brasiliensis* (Quoy and Gaimard, 1824) and *Piabina argentea* Reinhardt, 1867. *Astyanax altiparanae* and *P. argentea* are classified as nektonics, and *G. brasiliensis* as nektobenthic. Nektonics are species that remain in the pelagic area, and nektobenthic are species can explore the pelagic and bottom (Casatti et al. 2012). Thus, as the specific weight of the water is close to 1.00 g/cm^3, what could be the specific weight of the three species? We estimated the specific weight using the weight-volume relationship. Secondly we also assessed the relationship between weight-length and volume-length to examine the question: can weight and volume display similar increasing along the fish length? We expected that the volume increases under a power function as body size increases, similar to the weight-length relationship.

2.3. Methods

2.3.1. Study area

Fishes were sampled monthly from June 2010 to March 2011 in streams belonging to Corumbataí River sub-basin, in the State of São Paulo (SE Brazil). *Geophagus brasiliensis* was sampled in Cabeça (CA) streams, *A. altiparanae* in Passa Cinco (PC) streams and *P. argentea* in Corumbataí (CO) streams (Figure 1).

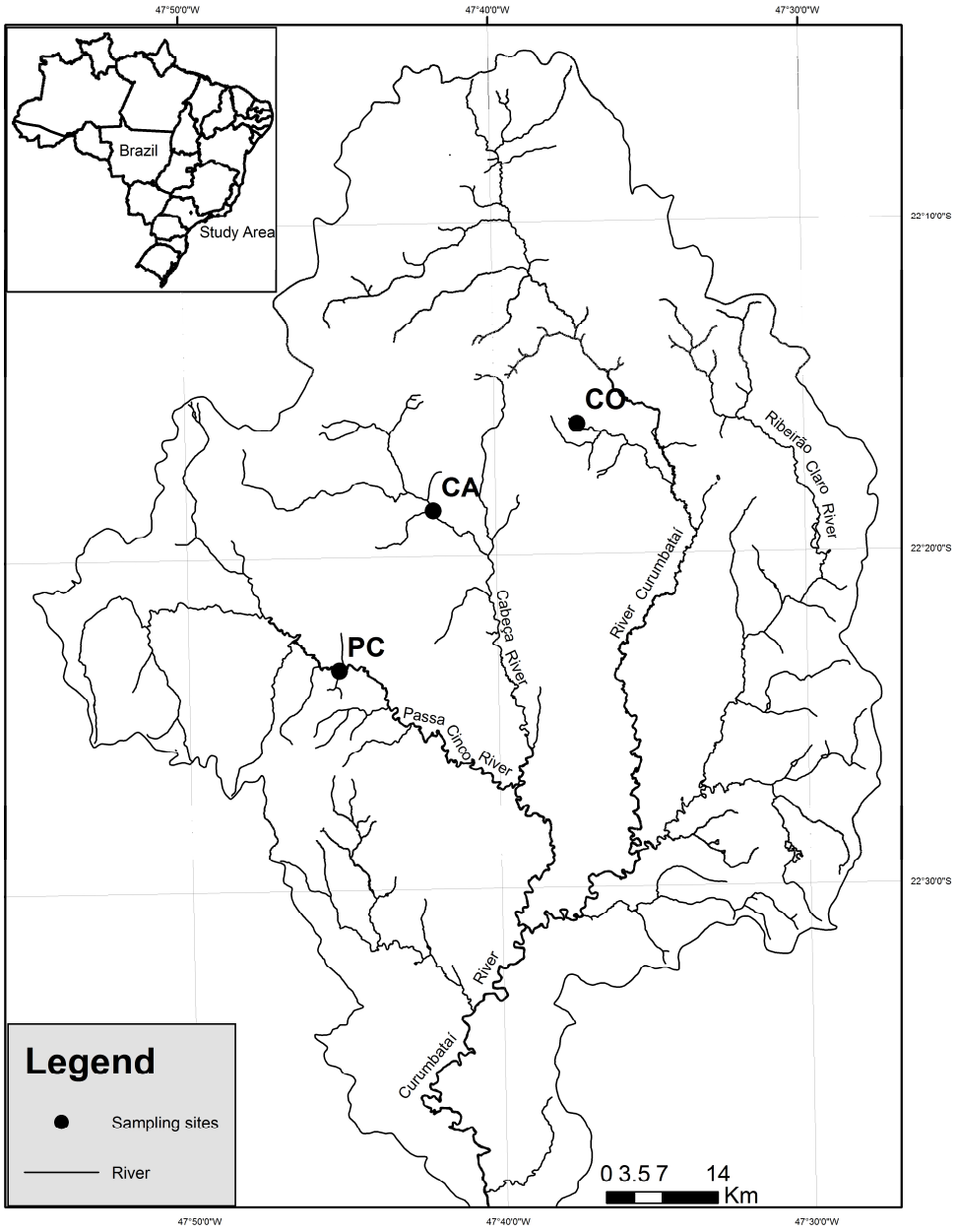


Figure 1. Location of Corumbataí River sub-basin, in São Paulo state, Brazil, and sampling sites: Cabeça (CA), Corumbataí (CO) and Passa Cinco (PC).

Fish were sampled by electric fishing using a backpack (Smith-Root Model LR-24), with a direct current at 600 V. Electric fishing was carried out by two persons operating the device twice against the current. The length of the segments was approximately 150 m in each stream, closed with nets containing.

All fishes were transported alive to laboratory, killed by an overdose of anesthetic (0.2 ml oil clove/500 ml water). They were identified and the following measures were taken:

volume (ml), total weight (g) and standard length (cm). The fish volume was read by the difference between the water volume after and before immersion of the each individual in water contained in a 500 ml becker for large individuals, and in graduated cylinders (25, 50 and 100 ml) for the smaller fishes.

2.3.2. Analysis

2.3.2.1. Specific Weight

To determine the specific weight of the species we plotted the weight versus volume. Subsequently, we used a linear regression to estimate the parameters α and β of the model: $W_i = \alpha + \beta V_i + \varepsilon_i$, where W_i is the weight, V_i is the volume, α (g) and β (g/cm^3) are the intercept and slope respectively, ε_i is the residual assumed to be normally distributed with mean 0 and variance σ^2.

2.3.2.2. Weight-length and volume-length relationships

The nonlinear regressions ($w_i = \eta L_i^{\nu} + \varepsilon_i$) and ($v_i = \rho L_i^{\omega} + \varepsilon_i$), were used to estimate η and ν parameters of the weight-length and the parameters ρ and ω of the volume-length relationship, where L_i is the standard length η, ν, ρ and ω are parameters, and ε_i are the residuals. All nonlinear regression models were fitted by a nonlinear least square method in R Statistical Software (R Development Core Team, 2012). After fitting the nonlinear models it was carried out a visual inspection of the residuals by plotting the residuals versus the fitted values. When the homogeneity of the variance assumptions was not valid, the heterogeneity was incorporated in the model, as in some cases the error residual tend to increase as body size increases (Zuur et al. 2009, Cleasby and Nakagawa 2011).

During the exploratory data analysis the residuals were plotted versus the standard length (SL), and it was observed that the residuals spread increased with body size for *G. brasiliensis* and *A. altiparanae*. So it was assumed that $\text{var}(\varepsilon_i) \sim \sigma^2 \times |SL_i|^{2\delta}$, where σ^2 is the residual variance and SL_i is the standard length. The parameter δ is unknown and needs to be estimated. Such variance structure allows for larger residual spread out as the body size increases. To fit the variance structure it was used the R *varPower* function of the nlme R package (Pinheiro et al. 2012).

2.4. Results

2.4.1. Specific Weight

The weight and volume relationship were positively related and it was linear for all species (Figure 2). For *G. brasiliensis* the straight line does not go through the origin and the slope is significantly higher than 1. For *A. altiparanae* the intercept pass through the origin and the slope is also significantly higher than 1. For *P. argentea* the intercept does not pass through the origin, and the slope is significantly less than 1 (Table 1).

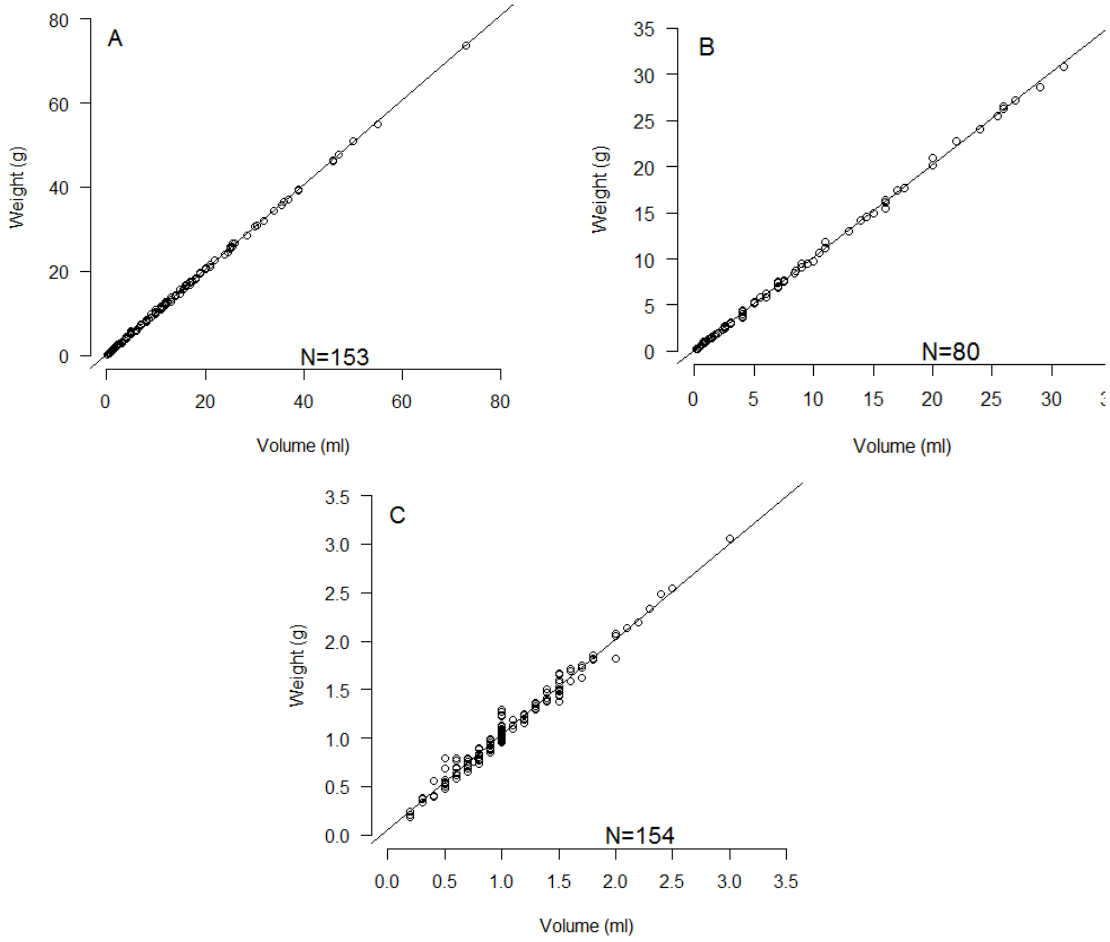


Figure 2. Weight-volume relationship for *Geophagus brasiliensis* (A), *Astyanax altiparanae* (B) and *Piabina argentea* (C).

Table 1. Parameters estimative of the linear regression between weight and volume for *Geophagus brasiliensis*, *Astyanax altiparanae* and *Piabina argentea*. The t value for α was calculated in relation to zero g and for β in relation to1.00 g/cm^3.

Species	Parameters	Estimative	Std. Error	*t*	p	r ^{2}
G. brasiliensis	α	0.103	0.028	3.591	0.000	0.99
	β	1.009	0.001	620.407	<0.000	
A. altiparanae	α	0.046	0.035	1.316	0.191	0.99
	β	1.006	0.003	317.819	<0.000	
P. argentea	α	0.053	0.013	3.982	0.000	0.98
	β	0.983	0.011	85.805	<0.000	

2.4.2. Weight-length and volume-length relationships

When the variance heterogeneity is incorporated in the weight-length and volume-length relationships following the procedure ($\text{var}(\varepsilon_{ij}) \sim \sigma^2 \times |SL_{ij}|^{2\delta}$), the heterogeneity for *Geophagus brasiliensis* and *Astyanax altiparanae* was nearly eradicated with an improvement in the residuals spread when compared with the models without variance structure (Figures 3 to 6). For *Piabina argentea* the residuals are not shown as they are well behaved.

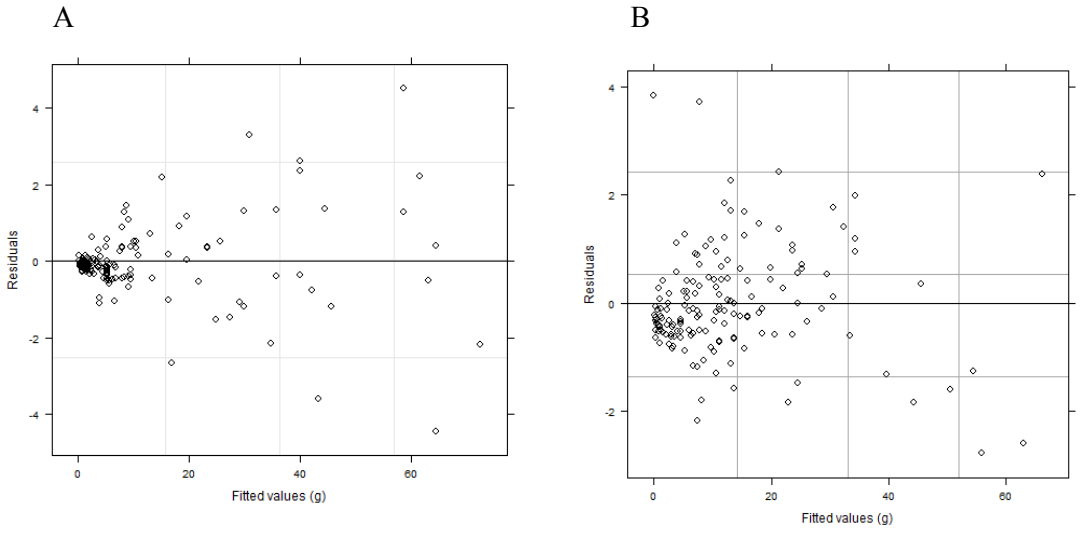


Figure 3. Residuals versus fitted values estimated using weight-length relationship for *Geophagus brasiliensis* (A) without variance modeling and (B) with variance modeling.

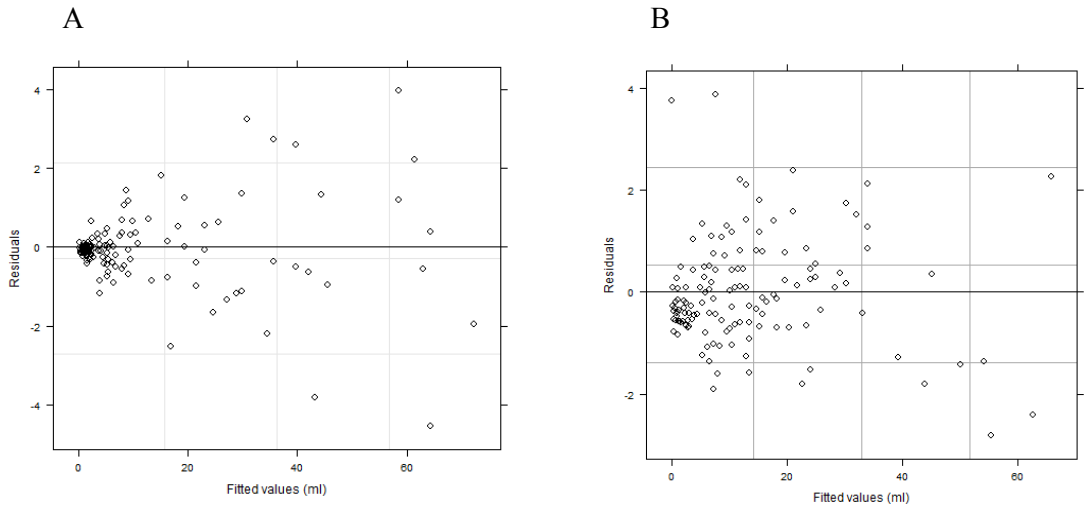


Figure 4. Residuals versus fitted values estimated using volume-length relationship for *Geophagus brasiliensis* (A) without variance modeling and (B) with variance modeling.

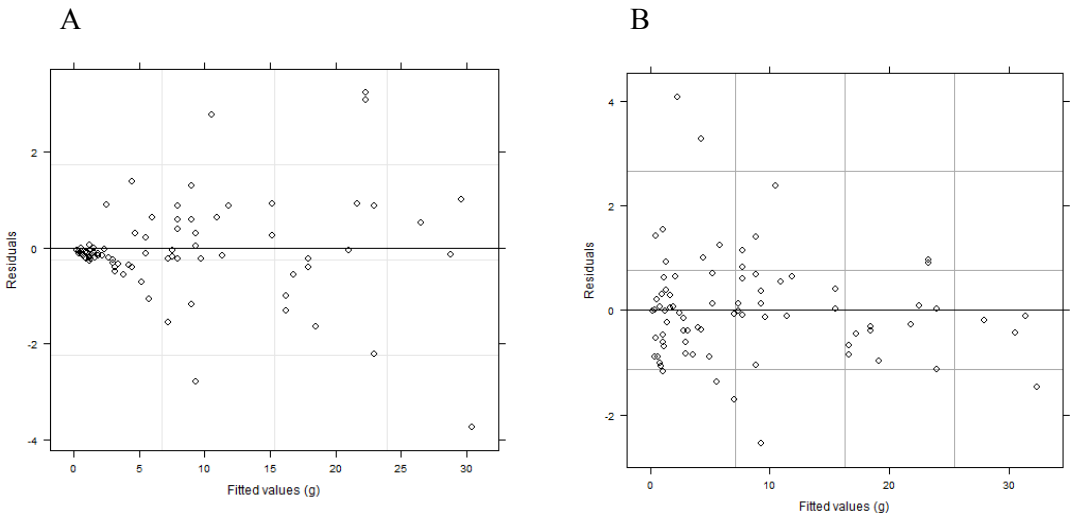


Figura 5. Residuals versus fitted values estimated using weight-length relationship for *Astyanax altiparanae* (A) without variance modeling and (B) with variance modeling.

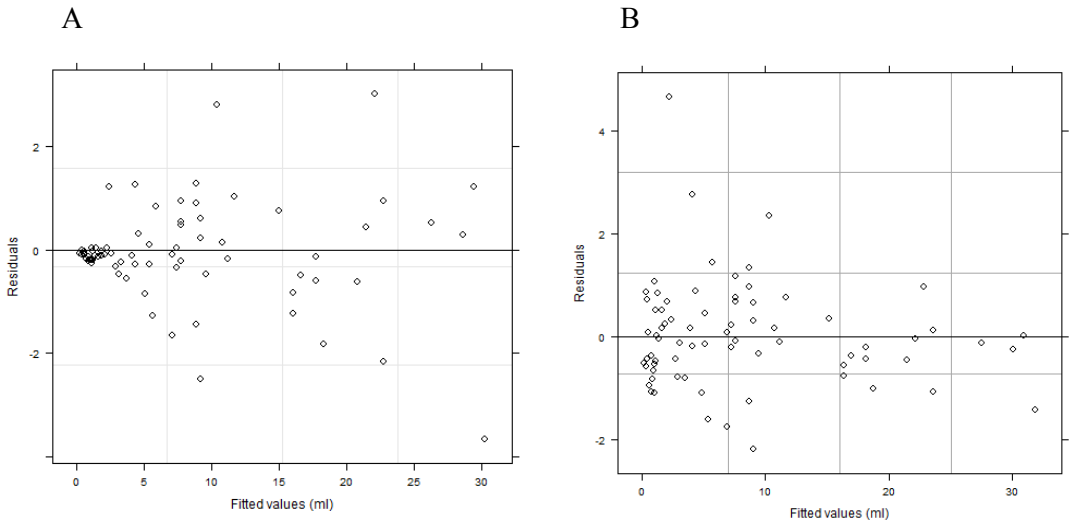
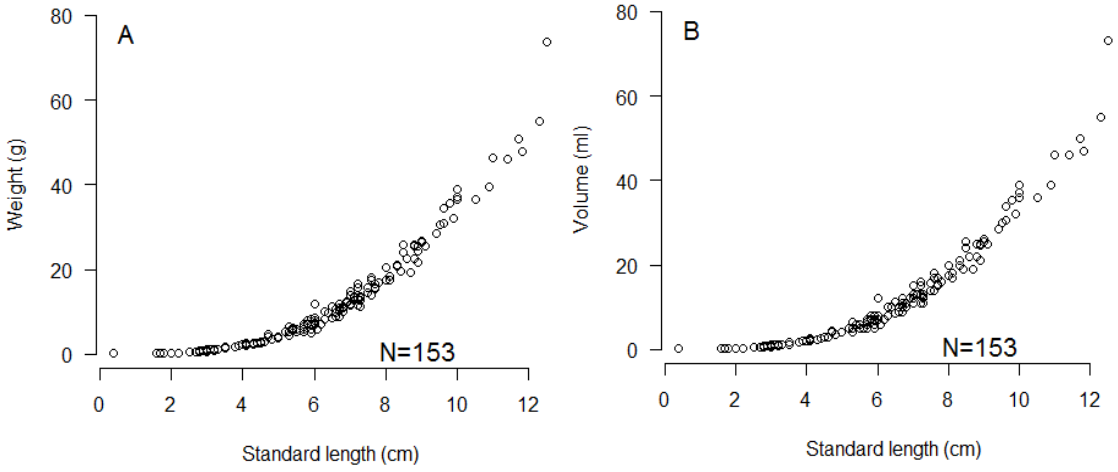


Figura 6. Residuals versus fitted values estimated using volume-length relationship for *Astyanax altiparanae* (A) without variance modeling and (B) with variance modeling.

The scatterplots of weight-length and volume-length showed that these relationships were similar for all species. The relationship between weight-length and volume-length displayed a non-linear pattern and the variability in weight and volume increases with fish body size. All species showed similar patterns in the scatter plots between weight-length and volume-length. Only *P. argentea* presented increased variability (Figure 7).



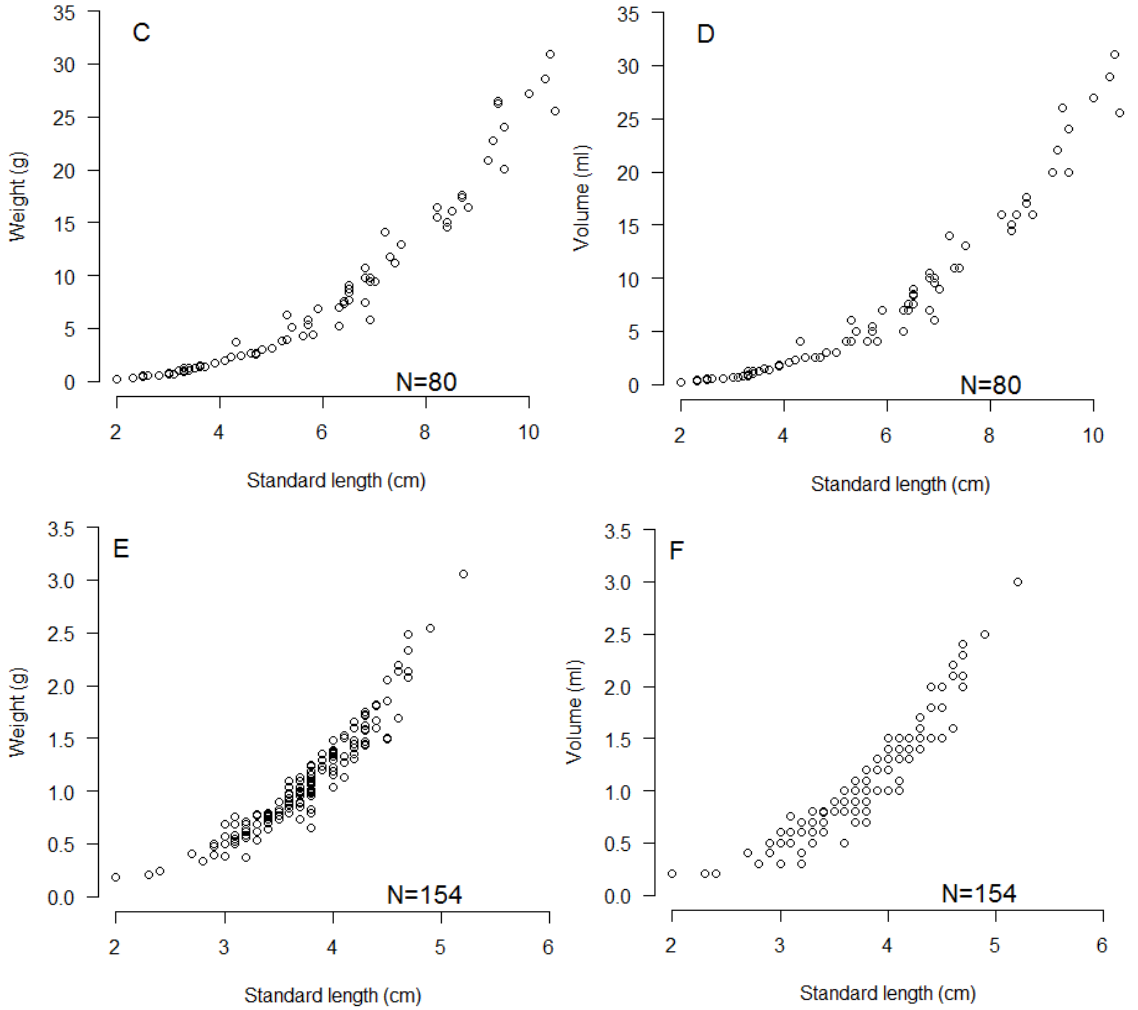


Figure 7. Weight-length and volume-length relationships for *Geophagus brasiliensis* (A and B), *Astyanax altiparanae* (C and D) and *Piabina argentea* (E and F).

The mean value of the slope of the relationship between weight and length of the *G. brasiliensis* was smaller than 3, in the volume-length relationship the mean value the slope was 2.954 and the confidence interval ranged from 2.886 to 2.997 for weight-length relationship and from 2.885 to 3.023 for volume-length relationship (Table 2). For *A. altiparanae* the mean value of the slope of the weight-length relationship was 2.980, and the confidence interval ranged from 2.900 to 3.056, the value slope of the volume-length relationship ranged from 2.902 to 3.072, and mean of the 2.987 (Table 2). For *P. argentea* the parameter v and ω were higher than 3 in the weight-length and volume and length relationships. In both equations the inferior limit of the confidence intervals was higher than 3 (Table 2).

Table 2. Estimated parameter values and their 95% confidence intervals (C.I.) and standard errors of the weight-length and volume-length relationships for *Geophagus brasiliensis* (*G.b*), *Astyanax altiparanae* (*A.a*) and *Piabina argentea* (*P.a*).

	Weight - length			Volume - length		
Sp	Parameters	Estimate (C.I.)	Std. Error	Parameters	Estimate (C.I.)	Std.Error
G.b	η	0.040 (0.034– 0.045)	0.002	ρ	0.037 (0.032–0.043)	0.002
	v	2.931 (2.865-2.997)	0.033	ω	2.954 (2.885–3.023)	0.035
A.a	η	0.029 (0.025– 0.033)	0.001	ρ	0.028 (0.024–0.032)	0.002
	v	2.980 (2.900– 3.056)	0.038	ω	2.987 (2.902–3.072)	0.043
P.a	η	0.013 (0.010– 0.016)	0.001	ρ	0.011 (0.008–0.013)	0.001
	v	3.274 (3.134– 3.414)	0.071	ω	3.378 (3.219– 3.538)	0.081

2.5. Discussion

Based on the estimated slope values of the weight-volume relationship we conclude that the specific weight of the *G. brasiliensis* and *A. altiparanae* are statistically higher than 1.00 g/cm^3 and the specific weight of the *P. argentea* is smaller than 1.00 g/cm^3. It is hypothesized that the specific weight will tell us which position in the water column the fish species would remain neutrally for a long time without energetic spending. In theory, when a fish needs to perform vertical movements to attain a new position in the water column, it needs to resist the water pressure by the action of the fins until the new specific weight be restored by reducing or increasing the amount of oxygen in the swim bladder (Taylor 1921, Jones 1951, 1952). Such procedure involves energetic spending (Taylor 1921, Jones 1951, 1952). Thus *G. brasiliensis* and *A. altiparanae* may spend more time in the bottom and in the mid water without energetic cost, and *P. argentea* may remain in the surface with low or without energetic spend. The neutral buoyancy allows fish to minimize the energy cost of staying at a particular depth in order to feed, hide and reproduce (Strand et al. 2005). One way of achieving neutral buoyancy is by incorporation of large quantities of low-density compounds in the body, as lipids (Alexander 1990). This strategy is used by teleost to reduce the specific weight, as the density of the fish varies with the amount of fat present in the

tissue. For example, anadromous fish, as salmon cannot go into stream before a sufficient quantity of fat has been accumulated, because of floating difficulties (Taylor 1921).

According to the habitat use *A. altiparanae* is a collector of the items in the water column, and during the day remain in the mid water, and at night remain stationary in the bottom of the pool in the streams (Aranha et al. 1998, Casatti 2002, Casatti et al. 2012). *Geophagus brasiliensis* is a nektobenthic (Casatti et al. 2012), therefore can live and feed near the bottom, in the mid water or near to the surface, this mean that this species can explore the pelagic and bottom (Aranha et al. 1998). Perhaps the energetic cost in daily vertical movement cannot be a problem for *A. altiparanae* and *G. brasiliensis*, considering that the swimming mechanisms that fish developed with a tendency to increase its acceleration, maximum speed, equilibrium and maneuver in order to reduce the total energy expended in movement (Sfakiotakis et al. 1999). Another mechanism of the fish to minimize the energy cost is via swim bladder, according to two basic evolutionary strategies: (i) physostomous swim bladders – exhibiting a connection (pneumatic duct) between the swim bladder and the gut, and (ii) physoclistous swim bladders without this connection (Taylor 1921, Jones 1951). The teleost are physostome, therefore then could get free of the excess gas rapidly by using the pneumatic duct as an escape valve, or quickly filling the swim bladder (Taylor 1921, Jones 1951).

In this study in the nonlinear regression models was incorporated the variance heterogeneity, when heteroscedasticity occurs, it does not usually cause any bias in the estimated model coefficients themselves. However, it will influence the standard errors and confidence interval around these coefficient estimates, making any statistical inferences and predictions based on the model unreliable (Cleasby and Nakagawa 2011). As it was taken into account the heteroscedasticity, the standard errors and confidence interval estimated are reliable.

When estimating β from the power function in the weight-length relationship ($W = \alpha L^{\beta}$) we should refer to differences in condition between small and large individuals in the sample in a specific area. Thus if β is equal to 3 the small individuals have the same condition that the large specimens. If β is higher than 3, the large individuals have increased in height or width more than in length, if β smaller than 3, the large individuals have changed their body shape to become more elongated (Froese 2006, Sangun et al. 2007, Simon and Mazlan 2008). In this study *G. brasiliensis* and *A. altiparanae* showed a tendency to invest more in length than weight as body size increases. Consequently smaller individuals invest more in weight

than larger ones. *Piabina argentea* showed a significant tendency to increase in thickness as they grow, thus the adults invest more weight than the juveniles. The similar conclusion can be extended the volume-length relationship as the parameters estimated are very closely related to the weight-length relationship. Rarely the weight-length relationship will have β = 3, as no fish would grow without changing its shape or its density along its entire life (Froese 2006). In the case the isometric growth, fish will increase similarly in all dimensions (length, volume and weight). As we can see for the three species the investment in length, weight and volume change throughout the life cycle of the fish. Another particularity of the slope is that estimated values of β smaller than 2.5 and higher than 3.5 are often derived from samples with narrow ranges which introduces bias in the estimated β. Thus in biometric studies it is important to have wide range samples for the total length. In our study the slope value was located between 2.5 and 3.5, therefore we may have representative size ranges for the three species.

Calculating the weight-length relationships is considered a regular procedure in fish population study. Nevertheless, there is some confusion about their correct interpretation and application. According Froese (2006) we would emphasize that only when several weight-length relationship are estimated, and when the sampling consider the geographic range, and seasonal and inter-annual variation it makes sense to discuss isometric versus allometric growth of the species as a whole, based on the estimated mean of parameters β of the weight-length relationship. Therefore here we can only to assess difference in increment in weight and body length among juveniles and adults in the area.

In summary, measurements of the specific weight of the fish may help to determine the position of the fish in the water column, mainly when there is not any information about the occupation of the species in habitat. Research about the biometric relationships, for example between weight and length can provide important insights into the ecology of that species, as it describe the investment in weight and length that is important processes in the fish life.

2.6. References

Alexander, R.M., 1990. Size, speed and buoyancy adaptations in aquatic animals. Aminal Zoology, 30, 189–196.

Aranha, J.M.R., Takeuti, D.F. and T.M. Yoshimura 1998. Habitat use and food partitioning of the fishes in a coastal stream of Atlantic Forest, Brazil. Revista de Biología Tropical, 46(4):951-959.

Casatti, L. 2002. Alimentação dos peixes em um riacho do Parque Estadual Morro do Diabo, bacia do Alto Paraná, sudeste do Brasil. Biota Neotropica, 2: 1-14.

Casatti, L., Teresa, F.B., Gonçalves-Souza, T., Bessa, E., Manzotti, A.R., Gonçalves, C.S. & J.O. Zeni. 2012 . From forests to cattail: how does the riparian zone influence stream fish? Neotropical Ichthyology,10(1):205-214.

Cleasby, I.R. & S. Nakagawa. 2011. Neglected biological patterns in the residuals: A behavioural ecologist's guide to co-operating with heteroscedasticity. Behavioral Ecology and Sociobiology, 65:2361-2372.

Froese, R. 2006. Cube law, condition factor and weight–length relationships: history, meta-analysis and recommendations. Journal Application Ichthyology, 22 241–253.

Jones, F. R. H. 1952. The swim bladder and the vertical movements of teleostean fishes. II. The restriction to rapid and slow movements. Journal of Experimental Biology, 29:94-109.

Jones, F.R.H. 1951. The swim bladder and the vertical movements of teleostean fishes. I. Physical factors. Journal of Experimental Biology, 28:553-566.

King, M. G. 1995. Fisheries biology: assessment and management. Cornwall, Fishing News Books, 340p.

Lai, H.L. & T. Helser. 2004. Linear mixed-effects models for weight-length relationships. Fisheries Research 70: 377–387.

Nikolsky, G.V. 1963. The Ecology of Fishes**.** Academic Press- London and New York, 352p.

Ogle, D.H. 2009. The effect of freezing on the length and weight measurements of ruffe (*Gymnocephalus cernuus*). Fisheries Research, 99: 244–247.

Oscoz, J., Campos F. & M. C. Escala. 2005. Weight–length relationships of some fish species of the Iberian Peninsula. Journal Application Ichthyology, 21: 73-74.

Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S. Deepayan Sarkar & the R Development Core Team. 2012. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-102.

R Development Core Team 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL http://www.R-project.org/.

Richter, H., Lückstädt, C., Focken, U.L. & K. Becker. 2000. An improved procedure to assess fish condition on the basis of length-weight relationships. Archive of Fishery and Marine Research, 48(3): 226–235.

Sangun, L., Akamca, E. & M. Akar. 2007. Weight-Length Relationships for 39 Fish Species from the North-Eastern Mediterranean Coast of Turkey. Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 7: 37-40.

Santos, M.N, Gaspar, M.B.Vasconcelos, P & C.C. Monteiro. 2002. Weight-length relationships for 50 selected fish species of the Algare coast (Shouthern Portugal). Fisheries Research, 59: 289-295.

Sfakiotakis, M., Lane, D.M. & J.B.C Davies. 1999. Review of Fish Swimming Modes for Aquatic Locomotion. Journal of Oceanic Engineering, 24(2):237-252.

Simon, K.D. & A.G. Mazlan. 2008. Lenght-weight and length-length relationship of Archer and Puffer fish species. Fish Science Journal, 1:19-22.

Strand, E., Christian Jørgensen, C. and G. Huse.2005. Modelling buoyancy regulation in fishes with swimbladders: bioenergetics and behavior. Ecological Modelling 185: 309–327.

Taylor, H.F. 1921. Deductions concerning the air bladder and the specific of fishes. Bulletin of the United States Fish, 38:121-126.

Torres, M.A., Ramos, F. & I. Sobrino. 2012. Length–weight relationships of 76 fish species from the Gulf of Cadiz (SW Spain). Fisheries Research, 127-128:171-175.

Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A. & G.M. Smith. 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer, New York.

CAPÍTULO 3

Spatial variation in somatic growth rate of *Geophagus brasiliensis* (Quoy & Gaimard, 1824) in tropical streams

3.1. Abstract

Few studies have been conducted to account for the spatial variation on growth data, as fish growth is affected by many environmental and biological factors, and might vary markedly in time and space. In this study we evaluated if the space has any significant influence in the fish growth of tropical streams, the pearl cichlid, *Geophagus brasiliensis*, was used as a model species. For this it was implemented a mixed effects model which analysis data with prevalence of spatially hierarchical and repeated-measures data, by an adequate re-parameterization of the von Bertalanffy growth function. In order to evaluate the influence of the spatial variation in length-at-age data it were sampled four sub-basins and nine streams. It was built three models: (i) model 1 with only in the individuals level, without spatial structure; (ii) model 2 with individuals nested within sites, and (iii) model 3 with individuals nested within sites and sub-basins. So, the last two models have a spatial structure. Maximum likelihood and Akaike's information criterion (AIC) were used to determine which the best model. The model parameters were estimated through maximum likelihood, and in order to decide which is the best model we compared the three models above. The best models were 2 and 3 which took into consideration the spatial data structure. In our understanding the better fit using the nested model occurs because ecological data often have clustered or nested structures.

Key-words: freshwater fish, hierarchical spatial structure, random and fixed effects, river basin, von Bertalanffy function.

3.2. Introduction

Growth is an integrative process that brings together environmental and genetic influences. Growth is an individual process subject to considerable individual variation and, thus, the final estimation of growth is a statistical statement (Lai et al. 1996). At the individual level, growth rate determines the time it takes to reach a given length-at-age. At the population level, growth rate affects productivity and therefore the sustainability of exploited stocks (Francis 1994). Estimates of growth parameters are commonly drawn from a single location or averaged across multiple locations, without considering spatial variation (Williams et al. 2012). However, individuals from a site tend to be more similar in growth than individuals chosen at random from other sites (Wagner et al. 2006, Williams et al. 2012). Estimating growth parameters over a range of temporal and spatial scales is necessary to determine the scales at which the parameters vary significantly (Williams et al. 2003) and, therefore, to infer which scales are of greatest importance for assessment and management purposes. Fish growth is sensitive to habitat structure and local environmental conditions (Henryon et al. 2002, Williams et al. 2007, Handeland et al. 2008, Durieux et al. 2009). Considerable spatial variation in growth has been recorded for fish populations, particularly at scales at which differences in environmental conditions are pronounced (McDowall 1994, Swanson 1998, Boeuf and Le Bail 1999, Boeuf and Payan 2001, Meekan et al. 2003, Abdoli et al. 2007, Britton et al. 2012).

Continental aquatic systems are often viewed as being hierarchically organized, with streams nested within sub-watersheds which are themselves nested within larger watersheds (Frissell et al. 1986). The hierarchical organization of riverine systems provides a conceptual framework for examining how ecological processes are structured at different scales (Fausch et al. 2002, Wagner et al. 2006). In the present study, we use a mixed model approach to assess spatial variation in individual growth rate of a freshwater fish species. Our approach is based on a comparison of nested models reflecting variation in growth at three hierarchical levels: 1) individuals (no spatial variation), 2) individuals and sites, and 3) individuals, sites, and sub-basin. The pearl cichlid, *Geophagus brasiliensis*, was used as a model species because it is abundant and widely distributed in neotropical rivers, streams, and lagoons (Lowe-McConnell 1991).

3.3. Methods

3.3.1. Study area and field sampling

The study area is located in one of the most developed regions of the State of São Paulo (south-eastern Brazil). The landscape is strongly modified by human activity and comprises fragmented remnants native forest (seasonal semidecidual forest and cerrado) surrounded by pasture and sugar cane and eucalyptus plantations (Koffler 1993; Ferraz et al. 2012).The regional climate is subtropical (Köppen classification): dry in the winter and rainy in the summer, with annual mean temperature varying between 20 ^{o}C and 23.7 ^{o}C in January, and between 14.9 ^{o}C and 17.1 ^{o}C in July.

The Corumbataí River originates at an altitude of 1058 m and reaches the Piracicaba River (470 m altitude at the junction) after crossing the city of Rio Claro. The study sites were located in wadable streams within four sub-basins of the main Corumbataí basin: Cabeça, Corumbataí, Passa Cinco, and Ribeirão Claro (Table 1; Figure 1). The Ribeirão Claro sub-basin has two reservoirs, one in its lower reach before the confluence with the Corumbataí River, the other in the middle reach (Cetra and Petrere Jr. 2007).

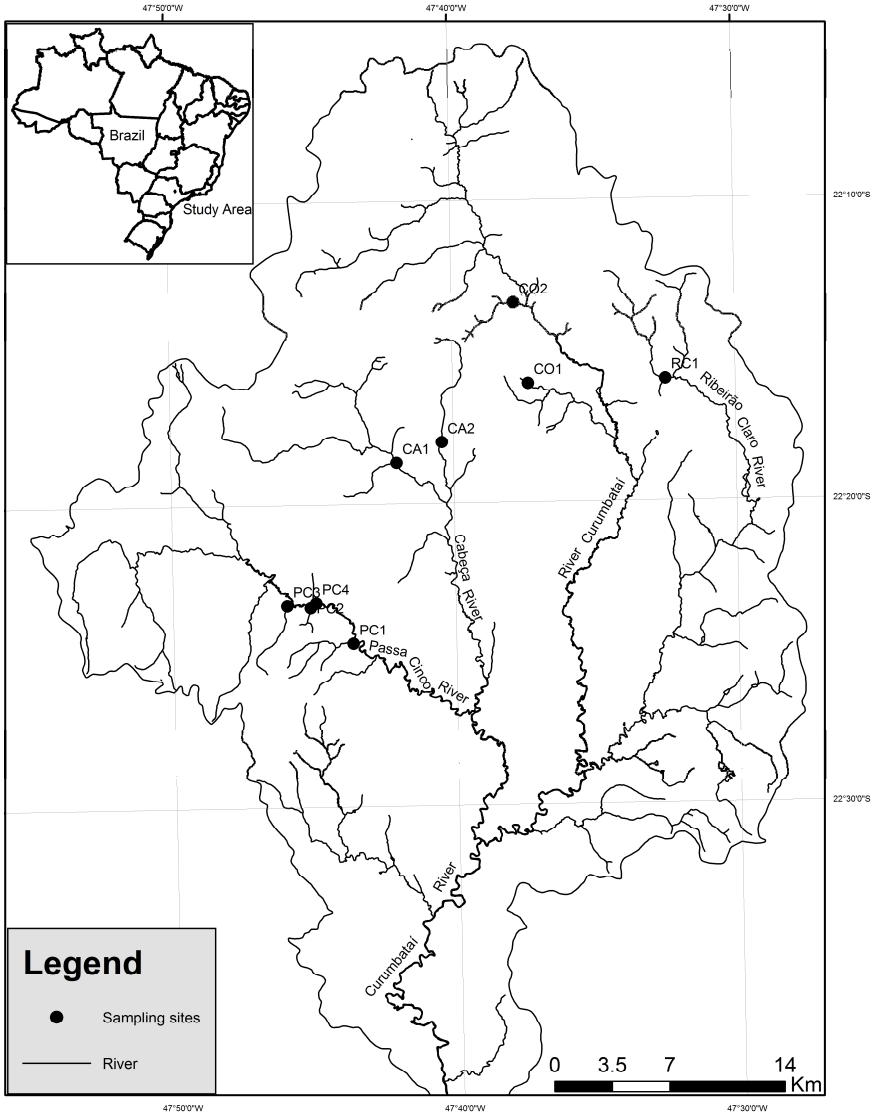


Figure 1. Location of Corumbataí River basin, in São Paulo state, Brazil, and sampling sites in four sub-basins: Cabeça (CA), Corumbataí (CO), Passa Cinco (PC) and Ribeirão Claro (RC).

Table 1 Characteristics of the four Corumbataí River sub-basins (from Cetra and Petrere Jr. 2007)

	Cabeça	Corumbataí	Passa Cinco	Ribeirão Claro
Basin area (km^2)	211	1710	525	291
River length (km)	28	110	60	43
Headstream altitude (m)	740	1058	1000	720
River mouth altitude (m)	520	470	480	520

Fish were collected monthly from April 2010 to March 2011 at nine sites distributed among the four sub-basins: Cabeça (2 sites), Corumbataí (2 sites), Passa Cinco (4 sites), and Ribeirão Claro (1 site) (Figure 1). At each site, fish were collected by electric fishing (Smith-Root LR-24) in stream segments approximately 150 m in length, closed with nets. A total of 664 fish (12 - 143 mm SL) were collected, killed by an overdose of anaesthetic (oil clove), and preserved in 70% ethanol. In the laboratory, the total weight (g), standard length (mm) were measured, and the otoliths (sagittae) were removed from the inner ear, washed in distilled water, blotted dry, and stored in Eppendorff vials.

3.3.2. Measurement of growth structures

Otoliths from the left inner ear were examined at 20X magnification under reflected light using a binocular microscope equipped with a micrometer eyepiece. Otoliths (distal surface upwards) were completely immersed in ethanol on a Petri dish with a dark background. The slow-growth rings were translucent and appeared dark under reflected light because the dark background could be seen through them (Secor et al. 1992, Lai et al. 1996). We measured the distances from the core of the otolith to the external edge of the translucent zone of each annulus and to the edge of the otolith. Two readings separated by a one-month interval were made by the same reader.

3.3.3. Analysis

3.3.3.1. Body length – otolith radius relationship

Back-calculation was used to reconstruct growth patterns from hard parts of *Geophagus brasiliensis*. The approach involves using measurements taken in these bony structures to infer body length at previous fish ages. Back-calculation is generally applied to increase the number of observations in length-at-age data (Vigliola and Meekan 2009). In this study we used modified Fry model (Vigliola et al. 2000) to reconstruct growth trajectories. In routine growth back-calculation only data at capture was utilized. As the shape of the relationship between standard body length at capture (L_{cpt}) and otoliths radius at capture (R_{cpt}) of *G. brasiliensis* was curvilinear, we used an allometric equation ($L_{cpt} = a + bR_{cpt}^{c}$), where a is fish length at otolith formation, b is the slope of the L_{cpt}-R_{cpt} relationship and c is the coefficient of allometry (there is isometry

if c=1). In order to avoid growth effects, a biological intercept (R_{op} and L_{op}) was included in allometric equation ($L_{cpt} = L_{op} - bR_{op}^{c} + bR_{cpt}^{c}$) prior to fit the data set, where L_{op} is the fish size at first increment formation and R_{op} is the radius of first increment in the otolith (Vigliola et al. 2000). Here we assume that otolith radius at hatching R_{op}=0.05 millimeters, and estimate the fish size at first increment formation (L_{op}).

In order to estimate the parameters *b, c* e L_{op}, the allometric equation was fitted using the *nlme* function of the "nlme" by Pinheiro et al. (2012) in R Statistical Software:

$$L_{ij} = L_{op} - b_j R_{op}^{c_j} + b_j R_{ij}^{c_j} + \varepsilon_{ij}$$

$$L_{op_j} = \beta_0 \; ; \qquad b_j = \beta_0 + \eta_j \; ; \qquad c_j = \beta_0 + \rho_j$$

$$\eta_j \sim N(0, \sigma_1^2) \; ; \qquad \rho_j \sim N(0, \sigma_2^2) \; ; \qquad \varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma_3^2)$$

Where L_{ij} and R_{ij} are standard lengths (mm) and otoliths radii (mm) at capture, η_j and ρ_j are random effect of sites; β_0 is the intercept, and ε_{ij} is the residual error. The back-calculated size was calculated using the parameters values (*b, c* e L_{op}) by sampling sites to account for the differences in the body length and otolith relationship due sites.

3.3.3.2. Growth models

A mixed effect model was proposed to analyses the longitudinal, autocorrelated and unbalanced data generated by back-calculation. This method fits any linear (linear mixed effects, LME) or non-linear (NLME) model to longitudinal data with great flexibility in modeling the within-group correlation often present in such data (Pinheiro and Bates 2000). The term 'mixed effects' refers to the fact that both fixed and random effects are modeled. Fixed effects correspond to a population (or factor) level estimate of parameters, while random effects correspond to variability of parameters among individuals relative to the population. The increasing popularity of mixed effects models is explained by the flexibility they offer in modeling the within-group correlation often present in dataset with repeated measures. Therefore, mixed effects models generate estimates of model parameters at both the individual and population level (Pinheiro and Bates 2000).

The most commonly used biological growth function is the von Bertalanffy model, which computes the length at age:

$$L_t = L_{max}(1 - e^{-k(t-t_0)})$$

Where L_t is predicted mean length-at-age t, L_{max} is the mean maximum asymptotic length; k is growth rate taken as constant which describes the curvature of a growth curve; t_0 the nominal age when length is theoretically zero, is a location factor moving the curve to the right or left. In this study it was necessary the re-parameterization of von Bertalanffy growth function to avoid high correlations between parameters L_{max}, k, and t_0. It was necessary because length at age fitted without re-parameterization did not show a well defined asymptote.

Growth parameters were estimated using the re-parameterization of von Bertalanffy growth function proposed by Ratkowsky (1986, 1990) for asymptotic regression model based on expected values of the length:

$$y_{ijk} = y_1 + \frac{(y_2 - y_1\left\{1 - [(y_2 - y_3)/(y_3 - y_1)]^q\right\}}{1 - [(y_2 - y_3)/(y_3 - y_1)]^2} + \varepsilon_{ijk}$$

Where $q = 2(X - X_1)/(X_2 - X_1)$, and the expected value parameters y_1, y_2 and y_3 correspond to X_1, X_2 and X, respectively. X_1 is the age at time 1, X_2 is the age at time 5 and X is the arithmetic mean of X_1 and X_2. In this study the parameterization of von Bertalanffy growth function was calculated using a non-linear mixed effects model, fitted by maximum likelihood estimation. In order to evaluate what happened when introduces the spatial variation on growth model, we built three models with individuals (level 1), individuals nested within sites (level 2), and individuals nested within sites and sub-basins (level 3):

Level 1 model: $$y_i = y_1 + \frac{(y_2 - y_1\left\{1 - [(y_2 - y_3)/(y_3 - y_1)]^q\right\}}{1 - [(y_2 - y_3)/(y_3 - y_1)]^2} + \varepsilon_i$$

$$\varepsilon_i \sim N(0, \sigma^2)$$

Where ε_i is the random effect of individual, y_1, y_2, y_3 and q were described above. It was assumed that ε_i is normally distributed, with mean zero and a variance σ^2.

Level 2 model: $$y_{ij} = y_1 + \frac{(y_2 - y_1\{1 - [(y_2 - y_3)/(y_3 - y_1)]^q\}}{1 - [(y_2 - y_3)/(y_3 - y_1)]^2} + \upsilon_j + \varepsilon_{ij}$$

$$\upsilon_j \sim N(0, \sigma_1^2);\ \varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma_2^2)$$

Where υ_j is the random effect of individuals within sites and ε_{ij} is the random effect of individual. It was assumed that υ_j and ε_{ijk} are normally distributed, with mean zero and a variance σ_1^2 , σ_2^2 , respectively.

Level 3 model: $$y_{ijk} = y_1 + \frac{(y_2 - y_1\{1 - [(y_2 - y_3)/(y_3 - y_1)]^q\}}{1 - [(y_2 - y_3)/(y_3 - y_1)]^2} + u_j + \pi_{jk} + \varepsilon_{ijk}$$

$$u_j \sim N(0, \sigma_1^2)\ ;\ \pi_{jk} \sim N(0, \sigma_2^2)\ ;\qquad \varepsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma_3^2)$$

Where u_j is the random effect of individual within sites, π_{jk} is the random effect of individual within sites and sub-basins and ε_{ijk} is the random effect of individual. It was assumed that u_j , π_{jk} and ε_{ijk} are normally distributed, with mean zero and a variance σ_1^2 , σ_2^2 and σ_3^2 , respectively. In these equations we assume additive errors.

In order to analyze datasets presenting spatially hierarchical and repeated-measures data, the mixed effects model has been implemented (Pinheiro and Bates 2000). In summary, mixed effects models are a powerful tool to analyze data from growth back-calculation as they may: (i) accommodate longitudinal, unbalanced and spatially auto-correlated data; (ii) account for individual effects while estimating group (or factor) effects; (iii) allow to investigate within-error group correlations; (iv) be efficient even with small sample sizes; (v) easily integrate factors and covariates; and (vi) allow to analyzing, exploring and interpreting complex designs (Vigliola and Meekan 2009). Models which ignore autocorrelation and spatial hierarchies might result in more frequently type I error. This is due to the fact that when data are auto correlated degrees freedom are small than expected, when observations are independent (Legendre and Fortin 1989, Legendre 1993). The advantage of estimated parameters with random effects is the ability to generalize results from a subset of studied sites and sub-basins to a larger population of sites and sub-basins of interest. The use of random effects allows

for such inference, whereas purely fixed effects models do not (Wagner et al. 2006). The use of re-parameterization of the von Bertalanffy growth function allow us to estimate all parameters of the growth curve with random effects, and now we might generalize beyond the particular group of sampled sites and sub-basins. The main reason we decided to adopt Ratkowsky (1986, 1990) re-parameterization is that all parameters may be estimated with random effects.

To estimate of the confidence intervals and to convert back the von Bertalanffy parameters we used the "rmvnorm" and "optim" function of package mvtnorm by Genz et al. (2012). Firstly it was calculated the covariance matrix by the multiplication between of diagonal matrix of standard deviation and correlation matrix of the estimated parameters using the von Bertalanffy re-parametrization fitted by maximum likelihood. The "optim" function was run using method "BFGS" (a quasi-Newton method also known as a variable metric algorithm). So it were built the parameter distributions with ten thousand iterations, using the mean and covariance matrix of the estimated parameters in the three models, and the confidence intervals were established using the parameters distribution.

Goodness of fit was assessed by finding parameter values of a model that best fits the dataset (Myung 2003). Here the method of parameter estimation was maximum likelihood, and to determine which is the best model it were compared the above three candidate models.

The comparisons were carried out through with maximum likelihood and Akaike's information criterion (AIC). In order to decide which model would better generate the data, we were looking at the higher value of the maximized log-likelihood and the smaller AIC value (Burnham and Anderson 2002). All analyses were carried out in R 2.14.1 Statistical Software (R Development Core Team 2012).

3.4. Results

3.4.1. Body length - otolith radius relationship

The body length - otolith radius relationship at capture was positively allometric (*c* ranging from 1.31 to 1.49) for all streams (Figure 2) for the species, suggesting that an increase in otolith radius corresponded to a larger increase in body length for older fish than for younger individuals. The back-calculation model was constrained to the

biological intercepts R_{op} and L_{op}, and it is insensitive to growth effects as expect and it has the ability to produce accurate estimates of length (Vigliola and Meekan, 2009).

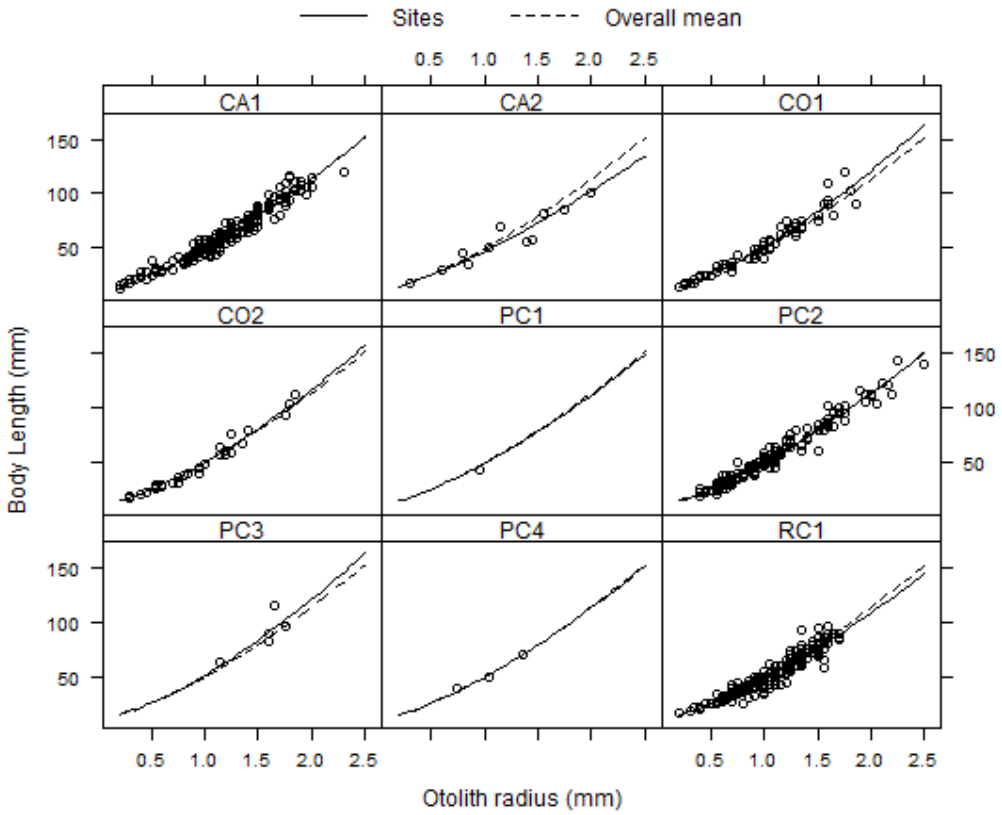


Figure 2. Relationship between body length and otolith radius at capture at nine sites in four sub-basins. Solid lines represent sites; the dashed line is the overall mean. Sampling sites in four sub-basins: Cabeça (CA1 and CA2), Corumbataí (CO1 and CO2), Passa Cinco (PC1, PC2, PC3 and PC4), and Ribeirão Claro (RC1).

3.4.2. Growth function

The candidate models with two and three levels presented a better fit than the model with one level, as indicated by likelihood and AIC values (Table 2). Therefore the models with spatial structure show the best goodness of fit for length at age data.

Table 2. Parameter estimates, 95% confidence intervals, likelihood, and Akaike's information criterion (AIC) for the growth models for individuals, individuals nested within sites, and individuals nested within sites and sub-basins. Parameter values are given for the conventional parametrization of the von Bertalanffy model (L_{max}, k and t_0) and for Ratkowsky's (1990) re-parametrized form (y_1, y_2, y_3).

	Individuals		Individuals nested within sites		Individuals nested within sites and sub-basins	
	Estimate	95% CI	Estimate	95% CI	Estimate	95% CI
y_1	48.3	46.4 - 50.3	48.7	46.7 - 50.6	48.6	46.6 - 50.6
y_2	102.8	100.8 - 04.7	106.5	104.6, 108.5	105.6	103.6 - 107
y_3	81.6	79.6 - 83.5	83.17	81.2 - 85.1	82.6	80.7 - 84.6
L_{max}(mm)	140.4	126.1 - 158	158.4	123.6 - 207.6	156.3	116.3 - 216
K (year^{-1})	0.226	0.182 - 0.27	0.196	0.130 - 0.277	0.202	0.120 - 0.30
t_0 (years)	-0.8	-1.0 - -0.7	-0.9	-1.1 - -0.7	-0.9	-1.0 - -0.6
Likelihood	-2938.5		-2905.5		-2904.2	
AIC	5897.1		5843.1		5852.5	

The growth curve with the random effect of the sites fitted better the length-at-age data (Figure 3). Sites random effects were calculated using the overall mean value plus the random effects of each site. There were sites in which the growth trajectory were below the overall mean (CA1, RC1), and two sites with trajectories above the overall mean (CO1, PC2). Sites RC1 showed the smallest mean maximum asymptotic estimated length (110 mm) and in stream CO1 the mean was highest (220 mm). The overall mean for maximum asymptotic length was 158 mm. The length-at-age data also varies in the age at capture, in the two sub-basins (CO, RC) the maximum age observed was four years.

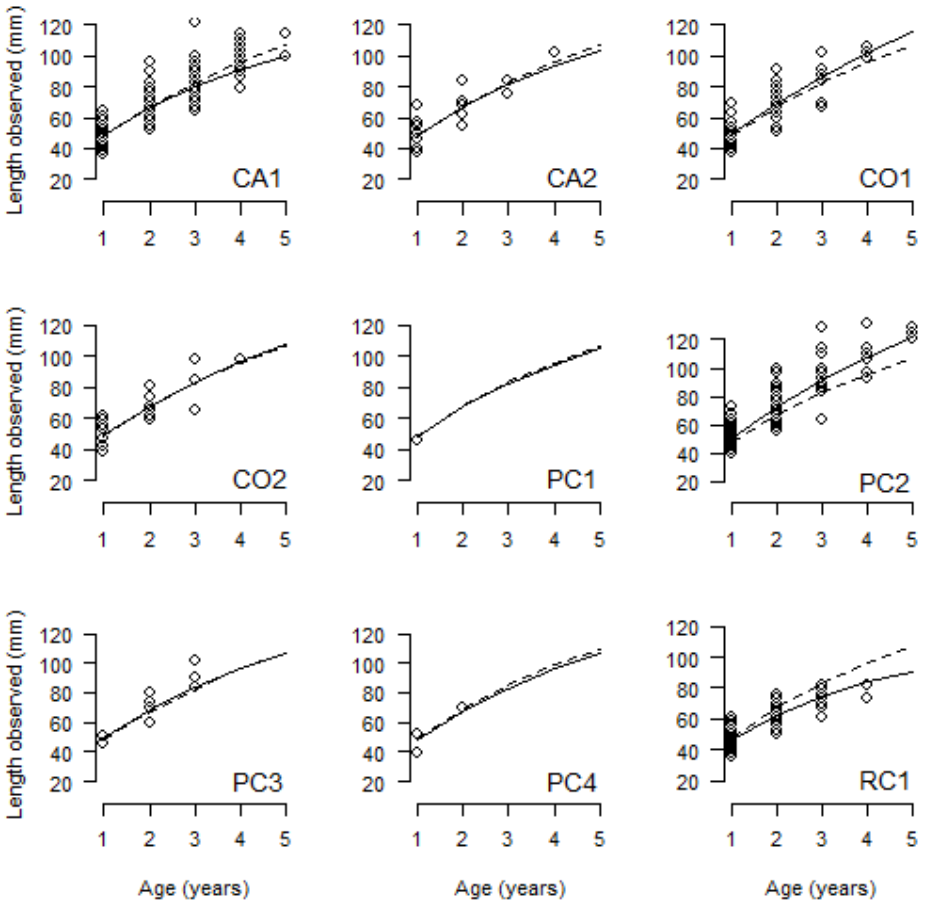


Figure 3. von Bertalanffy growth curve (solid line) fitted to length-at-age data for sites. The overall mean for all sites combined is also shown (dashed line). Sampling sites in four sub-basins: Cabeça (CA1 and CA2), Corumbataí (CO1 and CO2), Passa Cinco (PC1, PC2, PC3 and PC4) and Ribeirão Claro (RC1).

3.5. Discussion

3.5.1. Body length - otolith radius relationship

The body length - otolith radius relationship was allometric in the species-model. In this situation Vigliola et al. (2000) showed that constraining the biological intercepts (R_{op} and L_{op}) will improve predictions of body length from otoliths, producing accurate length estimates. The importance of the back-calculation techniques remains in the necessity of the reconstruction of growth trajectories, in the increasing the sample sizes and filling gaps in life history information at earlier ages (Campana 2005).

Most studies have back-calculated growth using models that assume a linear relationship between body length and otoliths radius. In many cases, the use of linear models may only be appropriate because studies have back-calculated size over a relatively narrow range of ages or due to low sample size. Therefore body length and otoliths radius relationship could be allometric over the entire life history but linear if only adult fish were used in the analysis (Vigliola and Meekan 2009). As we back-calculated size over a large age range for the species-model, we detected allometric growth in the length - otolith radius relationship. In this study we do not use the back-calculations models derived from Scale Proportional Hypothesis-SPH and Body Proportional Hypothesis –BPH because they are sensitive to growth effects and cannot be constrained to go through a intercept biological, giving unrealistic estimates of length-at-age of very young individuals (Vigliola et al. 2000, Wilson et al. 2009). The Intercept Biological model proposed by Campana (1990) for the dataset is not appropriate, as the body length and otolith radius relationship was not linear the model introduce bias to back-calculated size from otolith.

3.5.2. Growth function

This paper shows that even within small scale tropical streams the spatial scale has influence upon growth. So, models 2 and 3 with spatial structure show the best goodness of fit for length-at-age data. Furthermore studies which take into consideration the growth dependence upon spatial scale are quite common. Nevertheless, growth variation at smaller spatial scales is not surprising given that growth is one of the traits most likely to respond to variation in local environmental condition (McDowall 1994, Yamahira and Conover 2002). Streams in general, reveal large variation at local microhabitats and longitudinal patterns of zonation along elevation gradients. Thus, it is difficult to make meaningful generalizations about stream fish ecology without taking a scale-specific approach (Winemiller et al 2008). It is possible to find variation on growth in relation to the spatial scale, mainly for small-sized fish that display a strong association with local habitat and exhibit a low mobility in streams (Hoeinghaus et al. 2007). Studies that take account to spatial scale have found variation in growth for flatfish Plaice (*Pleuronectes platessa*) shows strong site fidelity (Raedemaecker et al. 2011), species that exhibit long migration, such as Albacore tuna (*Thunnus alalunga*)

(Williams et al 2012) and coral-reef fishes at local and regional scales (Williams et al. 2007).

The better fit using the nested models is probably due to the fact that ecological data often have clustered or nested structures, detected from observations on sampling units grouped at different hierarchical levels (Deschênes and Rodríguez 2007). Therefore estimates calculated from averages across multiple locations are not appropriated in growth studies, as they are unable to show the variance displayed in the spatial scale in a nested design, when within group variation is ignored as within individual and sites (Wagner et al. 2006). Finally, the models with two and three levels presented better goodness of fit for length-at-age data due to the fact that the drainage basin is a naturally hierarchical system, where the changes which occur at stream level are in conformity with changes in the basin level (Frissell et al. 1986).

Growth trajectories in great part of streams were different in relation to the overall mean. It is well accepted that fish growth is highly flexible (McDowall 1994, Yamahira and Conover 2002). Growth variability suggests better trophic conditions in some streams due to higher resource availability and less severe physicochemical conditions (Schlosser 1986). There is a considerable discussion about the influence the environmental factors on growth, and it seems that temperature is the most important. In this it might not be the most important environmental factor determining spatial variation on fish growth as temperature alone cannot explain the observed growth patterns, and surely there are other variables interfering (Campana et al. 1996).

Actually, some growth studies have looked at the spatial scale only through the environmental factor inter-sites, and primary production among sites has been the main explanation by differential growth found for fish species in tropical rivers (Duponchelle et al. 2007). Consequently, the spatial variations in growth can translate the site-specific habitat characteristic, as temperature (Pauly 1998), salinity (Swanson 1998, Boeuf and Payan 2001), photoperiodic (Boeuf and Le Bail 1999) and habitat quality (Siangas et al. 2012).

The importance in considering the effect of spatial variation on growth in fisheries management is highly relevant because measures are often implemented uniformly across the full geographic range of a stock within the manager's jurisdiction. Variations in growth among sites within a stock may indicate that productivity varies within it. Consequently, applying uniform fishing pressure to a stock with inherent

spatial variation in growth may result in less productive components of the stock being overfished, failure to realize potential yields from more productive stock components or both. So it is important to determine whether growth varies between sites within a managed stock, preferably in the absence of fishing pressure, to assess the underlying population dynamics and the stock's likely responses to harvest (Williams et al. 2007).

This paper gives us evidence that there is a substantial spatial variation in somatic growth rate at small scale streams. Therefore, the growth estimation need more careful, growth analysis using an overall mean of the grouped data of several sites and without consideration the nested design present in the dataset could not be conducted, as the growth rate are biased. In this situation management measures with base in these estimates could not be reliable, once that real growth trajectory in each site is unknown.

3.6. References

Abdoli, A., Pont, D. & P.Sangnes. 2007. Intrabasin variations in age and growth of bullhead: the effects of the temperature. Journal of Fish Biology, 70: 1224-1238.

Boeuf, G., & P.Y. Le Bail, 1999. Does light have an influence on fish growth? Aquaculture 177:129-152.

Boeuf, G., & P. Payan. 2001. How should salinity influence fish growth? Comparative Biochemistry and Physiology 130:411- 423.

Britton, J.R., Davies, G.D. & J. Pegg. 2012. Spatial variation in the somatic growth rates of European barbel *Barbus barbus*: a UK perspective. Ecology of Freshwater Fish, doi: 10.1111/j.1600-0633.2012.00588.x

Burnham, K.P. & D.R. Anderson. 2002. Model selection and inference: a practical information - theoretic approach, 2nd ed. Springer, New York.

Campana, S.E. 1990. How reliable are growth back-calculations based on otoliths? Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 47:2219-2237.

Campana, S.E. 2005. Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. Journal Fish Biology, 59: 197 -242.

Campana, S.E., Mohn, R.K., Smith, S.J. & G.A. Chouinard. 1996. Spatial implications of a temperature-based growth model for Atlantic cod (*Gadus morhua*) of the eastern coast of Canada. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 53:2912-2914.

Cetra, M. & M. Petrere Jr. 2007. Fish assemblage structure of the Corumbatai River basin, São Paulo State, Brazil: characterization and anthropogenic disturbances. Brazilian Journal Biology, 67:191-195.

Deschênes, J. & M.A. Rodríguez. 2007. Hierarchical analysis of relationships between brook trout (*Salvelinus fontinalis*) density and stream habitat features. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 64:777–785. doi:10.1139/F07-053.

Duponchelle, F., Lino, F., Hubert, N., Panfili, J., Renno, J.F., Baras, E., Torrico, J.P., Dugue, R. & J. Nunez. 2007. Environment-related life-history trait variations of the red-bellied piranha *Pygocentrus nattereri* in two river basins of the Bolivian Amazon. Journal of Fish Biology, 71(4):1113–1134. doi:10. 1111/j.1095-8649.2007.01583.x.

Durieux, E.D.H., Meekan M.G., Ponton, D. & L. Vigliola. 2009. Temperature, selective mortality and early growth in the short-lived clupeid *Spratelloides gracilis*. Journal of Fish Biology, 74:921-938.

Fausch, K.D., Torgersen, C.E., Baxter, C.V. & H.W. Li. 2002. Landscapes to riverscapes: bridging the gap between research and conservation of stream fishes. Bioscience, 52:483-498.

Ferraz, K.M.P.M.B., Siqueira, M.F., Alexandrino, E.R., Luz, D.A.T. & H.T.Z. Couto. 2012. Environmental suitability of a highly fragmented and heterogeneous landscape for forest bird species in southeastern Brazil. Environmental Conservation, 1:1-9.

Francis, M.P. 1994. Growth of juvenile snapper, *Pagrus auratus*. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research, 28:201-218.

Frissell, C.A., Liss, W.J. Warren, C.E. & M.D. Hurley. 1986. A hierarchical framework for stream habitat classification: viewing streams in a watershed context. Environmental Manegement, 10:199-214.

Genz, A. Bretz, F., Miwa, T., Mi , X., Leisch, F., Scheipl, F. & T. Hothorn. 2012. mvtnorm: multivariate normal and t distributions. R package version 0.9-9992. URL http://CRAN.R-project.org/package=mvtnorm.

Handeland, S.O., Imsland, A.K. & S.O. Stefansson. 2008. The effect of temperature and fish size on growth, feed intake, food conversion efficiency and stomach evacuation rate of Atlantic salmon post-smolts. Aquaculture, 283:36-42.

Henryon, M., Jokumsen, A., Berg, P., Lund, I., Pedersen, P.B., Olesen, N.J. & W.J. Slierendrecht. 2002. Genetic variation for growth rate, feed conversion efficiency, and disease resistance exists within a farmed population of rainbow trout. Aquaculture, 209:59-76.

Hoeinghaus, D.J., Winemiller, K.O. & J.S. Birnbaum. 2007. Local and regional determinants of stream fish assemblage structure: inferences based on taxonomic vs. functional groups. Journal of Biogeography, 34:324 -338.

Koffler, N.F. Uso das terras da bacia do rio Corumbataí em 1990. Geografia, 18:135-150, 1993.

Lai, H.L., Gallucci, V.F., Gunderson, D.R. & R.F. Donnelly. 1996. Age determination in fisheries: methods and applications to stock assessment. pp. 82-178. In: Galucci, V.F., Saila, S.B., Gunderson, D.J. and Rothschild, B.J. (Eds). Stock Assessment: Quantitative Methods and Applications For Small-Scale Fisheries. Lewis Publishers-CRC Press.

Legendre, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? Ecology 74:1659-73.

Legendre, P., Fortin, M.J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. Vegetatio, 80:107-138.

Lowe-McConnell, R.H. 1991. Ecological Studies in Tropical Fish Communities. Cambridge University Press, Cambridge.

McDowall, R.M. 1994. On size and growth in freshwater fish. Ecology of Freshwater Fish, 3: 67-79.

Meekan, M.G., Carleton, J.H., McKinnon, A.D., Flynn, K. & M. Furnas. 2003. What determines the growth of tropical reef fish larvae in the plankton: food or temperature? Marine Ecology Progress Series, 256:193-204, doi:10.3354/meps256193.

Myung, I.J. 2003. Tutorial on maximum likelihood estimation. Journal of Mathematical Psychology, 47:90-100.

Pauly, D. 1998. Tropical fishes: patterns and propensities. Journal of Fish Biology, 53:1-17. doi: 10.1111/j.1095-8649.1998.tb01014.x.

Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. & the R Development Core Team. 2012. nlme: linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-102.

Pinheiro, J.C. & D.M. Bates. 2000. Mixed-effects models in S and S-Plus. Springer-Velarg, New York.

R Development Core Team 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL http://www.R-project.org/.

Raedemaecker, F., Keating, J., Brophy, D., O'Connor I. & D. Mc Grath. 2011. Spatial variability in diet, condition and growth of juvenile plaice (*Pleuronectes platessa*) at sandy beach nursery grounds on the south-west coast of Ireland. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 91:1215 -1223.

Ratkowsky, D.A. 1986. Statistical properties of alternative parameterizations of the von Bertalanffy growth curve. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 43:742-747.

Ratkowsky, D.A. 1990. Handbook of Nonlinear Regression Models. Marcel Dekker, New York.

Schlosser, I. 1986. Environmental variation, life history attributes, and Community Structure in Stream Fishes: Implications for Environmental Management and Assessment. Environmental Management, 14(5):621,628.

Secor, D.H., Dean, J.M. & E.H. Laban. 1992. Otolith removal and preparation for microstructural examination, pp. 19-57 In: Stevenson, D.K. and Campana, S.E. (Eds.) Otolith microstructure examination and analysis. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences.

Siangas, E.L., Pouilly M., Vallejos, A., Pérez T. & D. Rejas. 2012. Effect of water quality on growth of four fish species in the Iténez basin (Upper Madera, Amazon). Environmental Biology of Fishes, 95:371–381. doi: 10.1007/s10641-012-0011-8.

Swanson, C. 1998. Interactive effects of salinity on metabolic rate, activity, growth and osmoregulation in the euryhaline milkfish (*Chanos chanos*). Journal of Experimental Biology, 201:3355-3366.

Vigliola, L., Harmelin-Vivien, M. & M.G. Meekan. 2000. Comparison of techniques of back-calculation of growth and settlement marks from the otoliths of three species of *Diplodus* from the Mediterranean Sea. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 57:1291-1299.

Vigliola, L. & M. G. Meekan. 2009. The back-calculation of fish growth from otoliths. pp. 174-211 In: B.S. Green et al. (eds.), Tropical Fish Otoliths: Information for Assessment, Management and Ecology, Reviews: Methods and Technologies in Fish Biology and Fisheries 11, doi: 10.1007/978-1-4020-5775-5_6, Springer, New York.

Wagner, T., Hayes, D.B. & M.T. Bremigan. 2006. Accounting for multilevel data structures in fisheries data using mixed models. Fisheries, 31:180-187.

Williams A.J., Farley J.H., Hoyle S.D., Davies C.R. & S.J. Nicol. 2012. Spatial and sex-specific variation in growth of albacore tuna (*Thunnus alalunga*) across the South Pacific Ocean. PLoS ONE, 7:1-10. doi:10.1371/journal.pone.0039318.

Williams, A.J., Mapstone, B.D. & C.R. Davies. 2007. Spatial and interannual patterns in growth of an exploited coral-reef fish. Journal of Fish Biology, 71:970-992.

Williams, A.J.,Davies, C.R., Mapstone, B.D. & G.R. Russ. 2003. Scales of spatial variation in demography of a large coral reef fish: an exception to the typical model? Fishery Bulletin, 101:673-683.

Winemiller K.O., Agostinho A.A., & E.P. Caramaschi. 2008. Fish ecology in tropical streams. pp. 107-140 In: Dudgeon, David (Ed.). Tropical Stream Ecology. San Diego, Academic Press.

Yamahira, K. & D.O. Conover. 2002. Intra- vs. interspecific latitudinal variation in growth: adaptation to temperature or seasonality? Ecology, 83:1252-1262.

Conclusões gerais

- A época de desenvolvimento das gônadas foi prolongada para todas as espécies. A época de maturação é uma característica reprodutiva que respondeu mais a fatores temporais para *Astyanax altiparanae* e *Geophagus brasiliensis*, enquanto para *Piabina argentea* é um traço que responde mais a fatores locais. Por outro lado, o comprimento de primeira maturação é um traço que variou espacialmente para todas as espécies.

- A estimativa do peso específico com base nos dados de peso e volume foi acima da água 1,00 g/cm^3 para *G. brasiliensis* e *A. altiparanae*, sugerindo que estas duas espécies possam permanecer no fundo dos riachos com menor gasto energético. Paraa *P. argentea* a estimativa foi abaixo, sugerindo que possa permanecer na superfície da água com baixo gasto energético. O peso e o volume aumentaram de forma similar em função do comprimento. Portanto, a dispersão dos pontos da relação volume e comprimento e peso e comprimento são similares.

- Os resultados fornecem evidências de que o crescimento somático pode variar mesmo quando uma pequena escala espacial é utilizada. Os modelos com indivíduos aninhados em local e indivíduos aninhados em local e sub-bacias ajustam melhor aos dados de comprimento na respectiva idade do que o modelo com um nível (indivíduo). Portanto, em análises de crescimento é importante considerar o espaço e os níveis hierárquicos dos sistemas aquáticos para que possam ser geradas trajetórias de crescimento sem viés. Assim, este trabalho fornece subsídios tanto para conservação como para o manejo de espécies, permitindo melhor avaliação e gestão de estoques, pois ao considerar o efeito do espaço nos parâmetros as estimativas são mais robustas. Um dos problemas para ajuste das curvas de crescimento são as características dos dados (medidas repetidas e desbalanceadas), porém o método adotado neste trabalho, modelo de efeito misto, considera a repetição de medidas em nível de indivíduo, local e sub-bacias e mesmo quando poucos dados de comprimento na respectiva idade

são disponíveis esse método consegue ajustar e estimar os parâmetros da curva de crescimento.