



CAMPUS DE SÃO JOSÉ DO RIO PRETO

**Biologia de *Knodus moenkhausii*
(Teleostei, Characidae) em riachos do
Alto Paraná: alimentação, ocorrência
e reprodução**

Mônica Ceneviva Bastos

MESTRADO



PÓS GRADUAÇÃO
EM BIOLOGIA ANIMAL

2007

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS, LETRAS E CIÊNCIAS EXATAS
SÃO JOSÉ DO RIO PRETO – SP

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

MÔNICA CENEVIVA BASTOS

BIÓLOGA

**Biologia de *Knodus moenkhausii* (Teleostei,
Characidae) em riachos do Alto Paraná:
alimentação, ocorrência e reprodução**

Orientadora: Dra. Lilian Casatti

Co-orientadora: Dra. Denise de Cerqueira Rossa-Feres

DISSERTAÇÃO APRESENTADA AO INSTITUTO
DE BIOCÊNCIAS, LETRAS E CIÊNCIAS
EXATAS, UNIVERSIDADE ESTADUAL
PAULISTA, PARA OBTENÇÃO DO TÍTULO DE
MESTRE EM BIOLOGIA ANIMAL.

Ceneviva-Bastos, Mônica.

Biologia de *Knodus moenkhausii* (Teleostei, Characidae) em riachos do Alto Paraná : alimentação, ocorrência e reprodução / Mônica Ceneviva-Bastos. - São José de Rio Preto : [s.n.], 2007.

66 f. : il. ; 30 cm.

Orientador: Lilian Casatti

Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas

1. Peixe de água doce - Ecologia. 2. Peixe de água doce – Reprodução. 3. Peixe de água doce – Alimentação. 4. Peixe de água doce – Habitat. 5. Ecossistemas lóticos. 6. Peixe de riacho. 7. *Knodus moenkhausii* (Peixe) 8. Riachos do Alto Rio Paraná. I. Casatti, Lilian. II. Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas. III. Título..

CDU – 574.5

DATA DA DEFESA: 23/03/2007

Banca Examinadora

TITULARES:

PROFA. DRA. LILIAN CASATTI (ORIENTADORA) _____

UNESP/São José do Rio Preto – SP

PROFA. DRA. VIRGÍNIA SANCHES UIEDA

UNESP/Botucatu– SP

PROFA. DRA. SIRLEI TEREZINHA BENNEMANN

UEL/Londrina - PR

SUPLENTES:

PROF. DR. FRANCISCO LANGEANI

UNESP/São José do Rio Preto – SP

PROF. DR. OSCAR AKIO SHIBATTA _____

UEL/Londrina - PR

o peixe

o peixe nada as águas
entre eiras e beiras

afunda e emerge
as águas fundas, turvas, frias
do seu mundo liqüefeito
do seu *elementum*
do seu hábitat e vício

um peixe feito um míssil
um signo, um mito
nada entre algas e alvas sombras
reticentes...

um peixe sobrevivente
(objeto de estudo)
um peixe de água e osso
um peixe mudo: um ente mutável
suplantando a lama, a lida, o lodo

mais liso que o limo, o peixe
se esvai:
simétrico, quase lúcido
(quase lúdico o peixe no aquário!)
rasgando o leito feito gumes
de uma lâmina de escamas

um peixe cheio de gana
que se seduz, se reproduz
e debrota
na biologia muda
onde o peixe
brota –
(o verbo úmido
que se torna poesia!)

Sidnei Olívio

IBILCE/UNESP/2007

Dedico este trabalho...

À minha mãe, Clarice, ao meu pai, João Francisco e sua esposa, aos meus irmãos, Sérgio e Vítor, à minha avó Clarice, à minha tia Cláudia e ao Manoel, pelo amor incondicional e apoio sob quaisquer circunstâncias. Vocês são muito importantes na minha vida!

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, agradeço à minha orientadora, Lilian Casatti, pela dedicação, orientação e por tudo que me ensinou, desde os princípios básicos de ecologia, ictiologia e estatísticas até o final da presente dissertação; posso certamente afirmar que além de tudo isso, também me ensinou como ser uma pesquisadora ética, centrada e profissional, atributos seus que carregarei durante toda a minha carreira científica. Agradeço seu apoio e confiança e espero poder desfrutar de sua companhia, conhecimento e amizade por muito mais tempo.

Agradeço também:

- à toda a equipe do Laboratório de Ictiologia pelo apoio, em especial, ao Fernando Rogério de Carvalho pelo auxílio nas coletas e à Cristiane de Paula Ferreira e Roselene da Silva Costa Ferreira pelas sugestões;
- à Profa. Dra. Denise de Cerqueira Rossa-Feres e ao Prof. Dr. Francisco Langeani pelas valiosas sugestões;
- ao Prof. Dr. Sebastião Roberto Taboga pelo auxílio com as técnicas histológicas e interpretação de lâminas;
- aos Profs. Drs. Orlando Necchi Jr, Fernando Barbosa Noll e Reinaldo José Fazzio Feres com o auxílio na identificação de algas e invertebrados;
- Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal IBILCE/UNESP e ao Departamento de Zoologia e Botânica pelo apoio;
- a todos os meus colegas de trabalho pelas sugestões, conselhos e pela companhia;
- à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) que subvencionou o projeto com uma bolsa de mestrado (04/12214-6), dentro do Programa BIOTA/FAPESP (01/13340-7, 02/05996-2).

CONTEÚDO

Resumo Geral.....	viii
Introdução Geral.....	1
Referências Bibliográficas.....	4
Capítulo I. Ocorrência e alimentação de <i>Knodus moenkhausii</i> (Teleostei, Characidae) em riachos do Alto Paraná, SP	7
• Resumo.....	8
• Introdução.....	9
• Materiais e Métodos.....	10
• Resultados	16
• Discussão.....	27
• Referências Bibliográficas.....	32
Capítulo II. Biologia Reprodutiva de <i>Knodus moenkhausii</i> (Teleostei, Characidae)	38
• Resumo.....	39
• Introdução.....	40
• Materiais e Métodos.....	41
• Resultados.....	43
• Discussão.....	54
• Referências Bibliográficas.....	62
Conclusões Gerais.....	68
Anexo I (Cap. I – Localização e número de exemplares amostrados em riachos para o estudo de uso do hábitat e dieta)	69

RESUMO GERAL

O presente estudo foi desenvolvido com o objetivo de investigar aspectos da biologia de *Knodus moenkhausii*, uma abundante espécie em riachos do noroeste do Estado de São Paulo. Para tal, foram investigados o uso do hábitat pela espécie em diferentes escalas, sua alimentação (juntamente com seis outras espécies nectônicas) e correlação da dieta com descritores do hábitat e sua reprodução. *Knodus moenkhausii* ocorre na porção noroeste do Estado, em riachos próximos ao Rio Paraná, estando associada, em escala de meso-hábitat, a ambientes de corredores e, em escala de micro-hábitat, a locais de fundo arenoso, profundidade intermediária e sem cobertura ou vegetação submersa. Por meio de observações subaquáticas, foram registradas duas outras espécies de Characidae que exibiram segregação espacial com *K. moenkhausii* quanto aos micro-habitats de forrageio. A análise de dieta mostrou que as espécies estudadas têm hábitos alimentares generalistas e, apesar de consumirem recursos semelhantes, os cálculos de sobreposição alimentar indicam um provável uso diferenciado destes recursos. Dentre os descritores do hábitat analisados apenas a abundância de vegetação ripária foi significativamente correlacionada com a dieta. No que diz respeito à biologia reprodutiva de *K. moenkhausii*, ficou evidente que o emprego de técnicas histológicas é fundamental para a determinação correta dos estágios de maturação gonadal, visto que a classificação macroscópica foi bastante discrepante da microscópica. Não houve diferenças significativas na razão sexual anual e o tamanho mínimo de primeira maturação dos machos (15 mm CP) foi menor que o das fêmeas (24 mm CP). Apesar da baixa fecundidade (cerca de 100 ovócitos vitelinizados por fêmea madura), a ocorrência de desova múltipla ao longo do ano todo e a presença de um grande estoque de ovócitos do tipo I (ovogônias) são atributos de história de vida que, em associação com hábitos alimentares oportunistas e capacidade de ocupação de habitats estruturalmente simplificados, poderiam explicar sua elevada abundância nos locais onde ocorre.

INTRODUÇÃO GERAL

A diversidade de peixes de água doce neotropicais inclui ao menos 4.475 espécies válidas (Reis et al., 2003) com estimativa de 8.000 espécies, compondo a mais rica ictiofauna do mundo (Schaeffer, 1998) e abrangendo cerca de 25% da diversidade de todos os peixes (Vari & Malabarba, 1998), com predomínio de espécies das ordens Characiformes e Siluriformes. Na região Neotropical, a ordem Characiformes é um táxon que pode ser encontrado em todos os sistemas dulciaquícolas e é representado por pelo menos 1.460 espécies (Reis et al., 2003), que exibem uma grande variedade de formas e comportamentos (Vazzoler & Menezes, 1992). Apesar disso, trata-se de um grupo relativamente pouco conhecido, principalmente quanto à sistemática e ecologia.

Essas lacunas são mais evidentes nas regiões menos urbanizadas da América do Sul, tais como Pantanal, Guianas e bacias dos rios Amazonas e Orinoco, porém até mesmo em áreas relativamente mais estudadas da América do Sul, como o Estado de São Paulo, espécies novas têm sido registradas. De acordo com Castro et al. (2003, 2004), por exemplo, 10% das 91 espécies coletadas em 65 riachos da bacia do Alto Paraná no Estado de São Paulo no período de 2000 a 2002 eram desconhecidas pela ciência. A constatação de tantas espécies novas é mais freqüente em riachos que abrigam uma fauna de pequeno porte, com pouco ou nenhum interesse econômico (Castro, 1999); em contrapartida, rios e represas comportam espécies de porte maior, geralmente agregando um maior interesse comercial, que têm estimulado a realização de muitos estudos ecológicos e taxonômicos (Agostinho et al., 1995; Cruz et al., 1996; Godinho et al., 1997; Borçato et al., 2004; Melo & Röpke, 2004; Sato et al., 2006).

O conhecimento mais restrito da ictiofauna de riachos em combinação com a ampliação das influências antrópicas ressaltam a importância de concentrar esforços no estudo desses ambientes, notadamente para fornecer as informações básicas subsidiárias a ações de conservação e manejo da biodiversidade aquática. Na porção noroeste do Estado de São Paulo, além das conseqüências mais explícitas das atividades humanas (p. ex., contaminação da água pelo uso de pesticidas e liberação de esgotos domésticos), a remoção da cobertura vegetal original das micro-bacias (vide SMA/IF, 2005) e das áreas ripárias têm associação direta com a perda de qualidade de hábitat desses pequenos cursos d'água (Casatti et al., 2006).

De modo geral, as comunidades que ocupam este tipo de ambiente são, em sua maioria, caracterizadas pela presença de poucas espécies dominantes e muitas espécies raras. Amostragens recentes em 35 trechos de riachos da bacia do Rio São José dos Dourados (Casatti et al., 2006) ilustram essa estrutura de comunidades, uma vez que, dentre as 50 espécies amostradas, *Astyanax altiparanae*, *Knodus moenkhausii* e a exótica *Poecilia reticulata* somaram 56% de contribuição para a abundância total da comunidade. *Astyanax altiparanae* e *P. reticulata* são espécies relativamente bem conhecidas quanto à alimentação e reprodução, tendo sido focadas em vários estudos (por exemplo, Garutti, 1989; Arcifa et al., 1991; Esteves, 1996; Casatti, 2003 e Orsi et al., 2004 para *A. altiparanae*; Dussault & Kramer, 1981; Griffiths, 1996 e Fraser et al., 2004 para *P. reticulata*), diferentemente de *K. moenkhausii* que, embora seja a terceira espécie de maior dominância, as únicas informações biológicas sobre ela são provenientes de esforços aplicados por nosso grupo de pesquisa (Ceneviva-Bastos & Casatti, 2007).

Knodus moenkhausii (Eigenmann & Kennedy, 1903) foi descrita com base em exemplares procedentes de um córrego próximo a Arroyo Trementina, na bacia do Rio Paraguai (Lima et al., 2003). Assim como ocorreu com outras espécies descritas para a bacia do Rio Paraguai, tais como as raias do gênero *Potamotrygon* (Garrone Neto et al., 2007), sua presença no Alto Paraná pode estar associada ao alagamento do Salto de Sete Quedas pelo reservatório de Itaipu (cf. Agostinho et al., 1995). Contudo, na ausência de um estudo de caráter taxonômico, seria precipitado considerá-la como espécie alóctone no Alto Paraná (Ricardo M. C. Castro, Richard P. Vari, Katiane M. Ferreira, com. pessoal). Independentemente da dúvida acima apontada, observações preliminares indicam que *K. moenkhausii* se distribui principalmente em remansos arenosos marginais. Assim, sua elevada abundância atual poderia estar associada ao elevado grau de assoreamento que estes ambientes apresentam atualmente, que disponibiliza áreas abundantes do micro-habitat requerido pela espécie.

Dentre os aspectos ecológicos mais relevantes para compreender a presença de uma espécie em um determinado local, e desta forma investigar a relação entre a abundância da espécie e a ocupação de ambientes assoreados, usualmente são investigados os padrões de ocupação do espaço (distribuição local e regional e uso do habitat), os hábitos alimentares e a reprodução. Tais parâmetros estão geralmente interligados em sistemas lóticos, uma vez que a

disponibilidade de espaço e alimento condiciona o início da reprodução (Lowe-McConnell, 1999; Wootton, 1998).

Nesse contexto, estudamos alguns aspectos da biologia de *K. moenkhausii* – ocorrência e uso de macro, meso e micro-habitat, alimentação e reprodução – que permitirão investigar as razões de sua expressiva abundância em riachos do Alto Paraná no Estado de São Paulo.

O trabalho aqui apresentado está organizado em dois capítulos. Após a defesa pública da Dissertação, o primeiro capítulo deverá ser preparado para submissão ao periódico Journal of Fish Biology e o segundo à revista Neotropical Ichthyology.

Capítulo I – Uso do habitat e biologia alimentar de *Knodus moenkhausii* (Teleostei, Characidae) e espécies nectônicas co-ocorrentes em escalas de macro, meso e micro-habitat

Os objetivos deste capítulo foram (i) investigar a ocorrência da espécie em função de parâmetros abióticos em escala regional (macro e meso-habitats) e descrever o uso do habitat local, através de observações sub-aquáticas e (ii) determinar a dieta da espécie e sobreposição alimentar com outros Characidae nectônicos, associando a dieta com parâmetros do habitat.

Capítulo II – Biologia reprodutiva de *Knodus moenkhausii* (Teleostei, Characidae) em um riacho afluente do Rio Grande, bacia do Alto Paraná, SP

O objetivo deste capítulo foi estudar a reprodução da espécie, incluindo o conhecimento de táticas reprodutivas que incluem a determinação da razão sexual, idade de primeira maturação, período reprodutivo, fecundidade e tipo de desova.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agostinho, A. A., Vazzoler, A. E. A. M. & S. M. Thomaz. 1995. The high river Paraná basin: limnological and ichthyological aspects. Pp. 59-103, in Tundisi, T. M., Tundisi, G. & C. E. M. Bicudo (Eds.), *Limnology in Brazil*. ABC/SBL, Rio de Janeiro, 384p.
- Arcifa, M. S., Norhtcote, T. G. & O. Froehlich. 1991. Interactive ecology of two cohabiting characin fishes (*Astyanax fasciatus* and *Astyanax bimaculatus*) in an eutrophic Brazilian reservoir. *Journal of Tropical Ecology*, 7: 257-268.
- Borçato, F. L., Bazzoli, N. & Y. Sato. 2004. Embriogenesis and larval ontogeny of the “piau-gordura”, *Leporinus piau* (Fowler) (Pisces, Anostomidae) after induced spawning. *Revista Brasileira de Zoologia*, 21(1): 117-122.
- Casatti, L. 2003. Alimentação dos peixes em um riacho do Parque Estadual Morro do Diabo, bacia do Alto Rio Paraná, sudeste do Brasil. *Biota Neotropica*, 2(2): 1-14.
- Casatti, L., Langeani, F., Silva, A. M. & R. M. C. Castro. 2006. Stream fish, water and habitat quality in a pasture dominated basin, southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 66(2B): 681-696.
- Castro, R. M. C., Casatti, L., Santos, H. F., Ferreira, K. M., Ribeiro, A. C., Benine, R. C., Dardis, G. Z. P., Melo, A. L. A., Stopiglia, R., Abreu, T. X., Bockmann, F. A., Carvalho, M., Gibran, F. Z. & F. T. C. Lima. 2003. Estrutura e composição da ictiofauna de riachos do Rio Paranapanema, sudeste do Brasil. *Biota Neotropica*, 3(1): 1-31.
- Castro, R. M. C., Casatti, L., Santos, H. F., Melo, A. L. A., Martins, L. S. F., Ferreira, K. M., Gibran, F. Z., Benine, R. C., Carvalho, M., Ribeiro, A. C., Abreu, T. X., Bockmann, F. A., Pelição, G. Z., Stopiglia, R. & F. Langeani. 2004. Estrutura e composição da ictiofauna de riachos da bacia do Rio Grande no Estado de São Paulo, sudeste do Brasil. *Biota Neotropica*, 4(1): 1-39.
- Ceneviva-Bastos, M. & L. Casatti. 2007. Oportunismo alimentar de *Knodus moenkhausii* (Teleostei, Characidae): uma espécie abundante em riachos do sistema do Alto Paraná no Estado de São Paulo. *Iheringia, Série Zoologia*: no prelo.

- Cruz, A. M. G., Sato, Y., Rizzo, E., Santos, G. B. & N. Bazzoli. 1996. Maturação sexual da piranha *Pygocentrus piraya* (Cuvier, 1820) (Pisces, Characidae) na represa de Três Marias, Minas Gerais. BIOS, 4(4): 17-21.
- Dussault, G. V. & D. L. Kramer. 1981. Food and feeding behavior of the guppy, *Poecilia reticulata* (Pisces: Poeciliidae). Canadian Journal of Zoology, 59: 684-701.
- Esteves, K. E. 1996. Feeding ecology of three *Astyanax* species (Characidae, Tetragonopterinae) from a floodplain lake of Mogi-Guaçu River, Paraná River Basin, Brazil. Environmental Biology of Fishes, 46: 83-101.
- Ferreira, C. P. & L. Casatti. 2006a. Influência da estrutura do hábitat sobre a ictiofauna de um riacho em uma micro-bacia de pastagem, São Paulo, Brasil. Revista Brasileira de Zoologia, 23(3): 642-651.
- Ferreira, C. P. & L. Casatti. 2006b. Integridade biótica de um córrego na bacia do Alto Rio Paraná avaliada por meio da comunidade de peixes. Biota Neotropica 6(3): 1-25.
- Fraser, D. F., Gilliam, J. F., Akkara, J. T., Albanese, B. W. & S. B. Snider. 2004. Night feeding by guppies under predator release: effects on growth and daytime courtship. Ecology, 85(2): 312-319.
- Garutti, V. 1989. Contribuição ao conhecimento reprodutivo de *Astyanax bimaculatus* (Ostariophysi, Characidae), em cursos de água da bacia do rio Paraná. Revista Brasileira de Biologia, 49(2): 489-495.
- Godinho, H. P., Santos, G. B. & E. C. Assis. 1997. Some aspects of the reproduction of female corvine fish *Plagioscion squamosissimus* Heckel, 1840 (Sciaenidae) in a reservoir of southeastern Brazil. Tropical Freshwater Biology, 6: 17-26.
- Griffiths, S. W. 1996. Sex differences in the trade-off between feeding and mating in the guppy. Journal of Fish Biology, 48(5): 891-898.
- Lima, F. C. T., Malabarba, L. R., Buckup, P. A., Silva, J. F. P., Vari, R. P., Harold, A., Benine, R., Oyakawa, O. T., Pavanelli, C. S., Menezes, N. A., Lucena, C. A. S., Malabarba, M. C. S. L., Lucena, Z. M. S., Reis, R. E., Langeani, F., Casatti, L., Bertaco, V. A., Moreira, C. & P. H. F. Lucinda. 2003. Genera incertae sedis in Characidae. Pp. 106-169 in Reis, R. E.,

- Kullander, S. O. & C. J. Ferraris Jr. (Orgs.). 2003. Check list of the freshwater fishes of South and Central America. EDIPUCRS, Porto Alegre, 729p.
- Lowe-McConnell, R. H. 1999. Estudos ecológicos em comunidades de peixes tropicais (A. E. A. M. Vazzoler, A. A. Agostinho & P. T. M. Cunhingham, tradutores). EDUSP, São Paulo, 534p.
- Melo, C. E. & C. P. Röpke. 2004. Alimentação e distribuição de piaus (Pisces, Anostomidae) na Planície do Bananal, Mato Grosso, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 21(1): 51-56.
- Orsi, M. L., Carvalho, E. D. & F. Foresti. 2004. Biologia populacional de *Astyanax altiparanae* Garutti & Britski (Teleostei, Characidae) do médio Rio Paranapanema, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 21(2): 207-218.
- Reis, R. E., Kullander, S. O. & C. J. Ferraris Jr. (Orgs.). 2003. Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America. EDIPUCRS, Porto Alegre, 729p.
- Sato, Y., Sampaio, E. V., Fenerich-Verani, N. & J. R. Verani. 2006. Biologia reprodutiva e reprodução induzida de duas espécies de Characidae (Osteichthyes, Characiformes) da bacia do São Francisco, Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23(1): 267-273.
- Schaeffer, S. A. 1998. Conflict and Resolution: Impact of new taxa on phylogenetic studies of the neotropical cascudinhos (Siluroidei: Loricariidae). Pp 375-400 *in* Malabarba, L. R., Reis, R. E., Vari, R. P., Lucena, Z. M. S. & C. A. S. Lucena (eds.). *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*, EDIPUCRS, Porto Alegre. 603p.
- Vari, R. P. & L. R. Malabarba. 1998. Neotropical Ichthyology: an overview. Pp. 1-11 *in* Malabarba, L. R., Reis, R. E., Vari, R. P., Lucena, Z. M. S. & C. A. S. Lucena (eds.). *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. EDIPUCRS, Porto Alegre, 603p.
- Vazzoler, A. E. A. M. & N. A. Menezes. 1992. Síntese de conhecimentos sobre o comportamento reprodutivo dos Characiformes da América do Sul (Teleostei, Ostariophysi). *Revista Brasileira de Biologia*, 52(4): 627-640.
- SMA/IF (Secretaria do Meio Ambiente/Instituto Florestal). 2005. Inventário florestal da vegetação natural do Estado de São Paulo. Imprensa Oficial, São Paulo. 200p.
- Wootton, R. J. 1998. Ecology of teleost fishes. Kluwer Academic Publishers, London. 385p.

CAPÍTULO I

**USO DO HÁBITAT E BIOLOGIA ALIMENTAR DE *KNODUS*
MOENKHAUSII (TELEOSTEI, CHARACIDAE) E ESPÉCIES
NECTÔNICAS CO-OCORRENTES EM ESCALAS DE MACRO, MESO
E MICRO-HÁBITAT**

RESUMO

O presente trabalho teve como objetivo investigar a ocorrência, uso do hábitat e dieta de *Knodus moenkhausii*, uma abundante espécie de Characidae em riachos do noroeste paulista. A ocorrência da espécie foi determinada com base em um levantamento de sua distribuição geográfica. Para verificar a associação da ocorrência e abundância com descritores do hábitat, foi conduzida uma análise de correspondência canônica (CCA) com base em material coletado em 22 riachos. Para determinar os micro-hábitats ocupados pela espécie foram realizadas observações subaquáticas. A biologia alimentar de *K. moenkhausii* foi avaliada através da análise da dieta de 155 indivíduos adultos e comparada com a de seis outras espécies nectônicas em 15 riachos. Esta análise incluiu cálculos de frequência de ocorrência, dominância e composição percentual de itens alimentares para cada espécie e correlação da dieta com descritores ambientais. *Knodus moenkhausii* encontrou-se associada, em escala de meso-hábitat, a ambientes de corredores e, em escala de micro-hábitat, a locais de fundo arenoso, profundidade intermediária e sem cobertura ou vegetação submersa. Durante observações subaquáticas, duas outras espécies de Characidae foram registradas, exibindo segregação espacial quanto aos micro-hábitats de forrageio com *K. moenkhausii*. Dentre os descritores do hábitat analisados apenas a abundância de vegetação ripária foi significativamente correlacionada com a dieta das espécies estudadas. Os cálculos de sobreposição alimentar indicaram um provável uso diferenciado de recursos. As espécies estudadas podem ser consideradas generalistas com tendência à insetivoria e a que consumiu maior variedade de itens alimentares foi *K. moenkhausii*, cujo oportunismo explica sua capacidade de ocupação e sucesso em ambientes estruturalmente simplificados.

PALAVRAS-CHAVE. Alimentação, uso do hábitat, Characidae

INTRODUÇÃO

Numerosos fatores ambientais podem influenciar a ocorrência e uso do hábitat de peixes em sistemas lóticos, atuando em separado ou conjuntamente, de modo que o entendimento da estrutura dessas comunidades deve considerar a interação das espécies com seus respectivos hábitats, levando em conta a análise de variáveis abióticas. Apesar disso, ainda encontram-se dificuldades no entendimento do espaço como recurso independente para peixes (Rincón, 1999). Nesse contexto, o estudo do uso do hábitat deve ser realizado em diferentes escalas, assim como a determinação de quais variáveis abióticas podem ser responsáveis pela distribuição e abundância das espécies. A determinação correta destes atributos abióticos é de grande importância para a restauração e manejo de ecossistemas aquáticos, visto que estas ações comumente buscam um respaldo biológico (Bond & Lake, 2003). Com base nessas informações, é possível avaliar os impactos antrópicos com potencial para resultar em alterações dos hábitats de riachos como, por exemplo, assoreamentos (Lobb & Orth, 1991) e remoção da vegetação ripária, que têm sido responsabilizados por elevadas perdas de qualidade do hábitat para peixes de riachos (Casatti et al., 2006).

Uma vez que a variação dentro do hábitat físico encontra-se diretamente ligada à variação das fontes tróficas (Rincón, 1999), ambientes com diferentes níveis de degradação e fisionomias apresentam diferentes vias de transporte, transformação e estoque de energia, indicando mudanças na composição trófica da comunidade (Goldstein & Simon, 1999). Assim, à medida que alterações antrópicas se intensificam em riachos, a estrutura trófica local pode ser alterada de modo que as espécies que permanecem nestes ambientes são, em sua grande maioria, generalistas ou oportunistas; estas espécies são capazes de consumir uma grande variedade de recursos alimentares e, por serem tolerantes à perda e degradação de hábitat em larga escala, muitas delas acabam sendo espécies dominantes nas comunidades onde ocorrem.

No sistema do Alto Rio Paraná, particularmente em drenagens afluentes da margem esquerda do Rio Paraná no Estado de São Paulo, amostragens recentes em 95 riachos registraram que *Knodus moenkhausii* (Eigenmann & Kennedy, 1903) (Figura 1) é a terceira espécie dominante, representando 7,5% da abundância total dos peixes coletados (Lilian Casatti, comunicação pessoal), sendo que os maiores percentuais de abundância relativa são

geralmente registrados em riachos com elevado grau de degradação física (Casatti et al., 2006). Apesar da posição de destaque que esta espécie ocupa em termos de estrutura quantitativa das comunidades, informações sobre sua biologia são restritas ao estudo de Ceneviva-Bastos & Casatti (2007). Desta forma, o presente estudo foi conduzido sob a hipótese de que *K. moenkhausii* representa uma espécie chave na determinação da estrutura das comunidades onde ocorre e teve como objetivo investigar a ocorrência da espécie em função dos parâmetros abióticos em escala regional (macro e meso-habitats), descrever o uso do habitat local através de observações subaquáticas e estudar a alimentação da espécie e outras nectônicas, verificando a associação da dieta com parâmetros do habitat.



Figura 1. *Knodus moenkhausii*, 25,8 mm de comprimento padrão (foto: Francisco Langeani).

MATERIAIS E MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDO

A área de estudo situa-se no noroeste do Estado de São Paulo, em uma região predominantemente utilizada para pastagens, inserida na Província do Planalto Ocidental Paulista, de clima tropical quente (Nimer, 1989), com uma estação chuvosa geralmente de outubro a março, com temperatura média máxima (31°C) em janeiro, e outra seca, com temperatura média mínima (13°C) registrada em julho (IPT, 2000). As amostragens foram realizadas entre 2000 e 2004 em riachos afluentes do Rio do Peixe, Aguapeí, Tietê, São José dos Dourados, Turvo e Grande (Apêndices 1 e 2).

AMOSTRAGENS

As amostragens foram realizadas através de pesca elétrica, empregando-se esforço padronizado (vide Casatti et al., 2006). Todos os peixes coletados foram fixados em formalina a 10% e posteriormente conservados em solução de etanol a 70%. Exemplares testemunho estão depositados na coleção ictiológica do Departamento de Zoologia e Botânica da Universidade Estadual Paulista, campus de São José do Rio Preto, SP.

ANÁLISE DE MACRO-HÁBITAT

Para avaliar a ocorrência da espécie no Estado de São Paulo (uso de macro-habitat) foi construído um mapa de distribuição geográfica com base em 50 lotes das coleções de peixes do Departamento de Zoologia e Botânica (DZSJRP) da UNESP - São José do Rio Preto e do Laboratório de Ictiologia de Ribeirão Preto - USP (LIRP), as únicas coleções informatizadas que contêm lotes registrados de *K. moenkhausii*. As coordenadas geográficas de cada ponto de ocorrência foram obtidas junto ao SpeciesLink (Sistema de Informação Distribuído para Coleções Biológicas, acessado em 15/12/2005 no endereço eletrônico <http://www.splink.org.br>).

ANÁLISE DE MESO-HÁBITAT

A ocorrência e uso de meso-habitat pela espécie, assim como a determinação da dieta, foi avaliada juntamente com a de outras seis espécies nectônicas co-ocorrentes nos riachos estudados (*Moenkhausia sanctaefilomenae*, *Bryconamericus stramineus*, *Hemigrammus marginatus*, *Astyanax altiparanae*, *Astyanax fasciatus* e *Piabina argentea*), coincidentemente todas pertencentes à família Characidae. Nessa análise o objetivo foi determinar se, dentre os Characidae nectônicos registrados em 22 riachos (Apêndice 1) do noroeste do Estado de São Paulo, *K. moenkhausii* tem distribuição e abundância associada a algum tipo particular de riacho e se essa informação poderia ser explicada por algum descritor do habitat. Para tal foi conduzida uma análise de correspondência canônica (CCA) no programa CANOCO 4.5 (Ter Braak & Smilauer, 2002), com base na construção de duas matrizes, uma contendo os descritores ambientais de cada trecho e outra contendo a abundância das espécies.

Dentre os 16 descritores ambientais empregados em uma análise exploratória inicial, sete foram selecionados e categorizados para a construção da matriz por apresentarem alguma correlação com a abundância das espécies: (i) abundância de troncos e galhos no habitat interno, visualmente avaliada e categorizada como 1 (ausente), 2 (raros), 3 (presentes) ou 4 (abundantes); (ii) tipo de substrato predominante, visualmente avaliada e categorizada como 1 (areia/silte ou silte ou argila ou rocha), 2 (areia/silte e argila ou areia/silte e rocha), 3 (areia/silte e cascalhos) ou 4 (areia/silte, cascalhos e rochas); (iii) condutividade, diretamente avaliada no campo com equipamento digital; (iv) turbidez, diretamente avaliada no campo com equipamento digital; (v) proporção de poços, (vi) corredores e (vii) corredeiras, calculadas como a porcentagem da extensão de cada trecho representada pelo meso-habitat em questão. A matriz de espécies foi construída a partir da abundância de cada espécie dividida pelo volume de cada trecho para minimizar a influência do volume de habitat.

ANÁLISE DE MICRO-HÁBITAT

Com o objetivo de determinar quais são os micro-habitats predominantemente explorados por *K. moenkhausii*, observações subaquáticas foram conduzidas no Ribeirão do Arara, um afluente do Rio Grande, localizado no município de Dolcinópolis (20°09'28,3"S 50°32'17,6"W). As observações foram realizadas em três sessões de mergulho livre (11/09, 08/10 e 06/11/2005) seguindo um protocolo amostral modificado a partir de Aranha et al. (1998), que consistiu na demarcação de um trecho de dez metros do riacho, ao longo do qual oito pontos de observação foram distribuídos de forma eqüidistante (Figura 2).

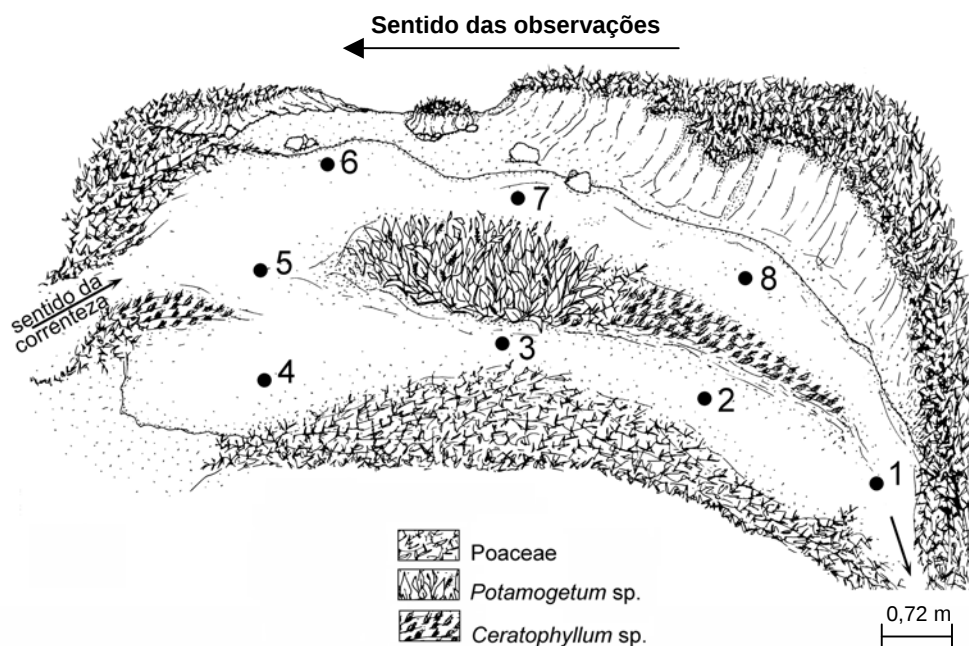


Figura 2. Esquema do trecho de estudo no Ribeirão do Arara, região noroeste do Estado de São Paulo, indicando os pontos onde foram realizadas as observações subaquáticas (1-8) e os tipos predominantes de plantas em contato com a água.

Em cada ponto foram realizados dez minutos de observações subaquáticas (nas três ocasiões, totalizando 24 sessões de observação), durante os quais foram registrados os seguintes descritores abióticos: (i) tipo de substrato predominante, visualmente categorizado como 1 (argila), 2 (areia fina), 3 (areia média) ou 4 (matéria orgânica fina); (ii) presença de vegetação marginal, visualmente categorizada como 1 (ausente), 2 (presente em só uma margem) ou 3 (presente em ambas as margens); (iii) abundância de macrófitas (cobertura do trecho), visualmente categorizada como 1 (ausente), 2 (cobrindo até 25% do trecho), 3 (cobrindo de 25-50% do trecho) ou 4 (cobrindo mais de 50% do trecho); (iv) velocidade pontual da correnteza, dada pela média de três medidas obtidas com fluxômetro mecânico em cada ponto e posteriormente categorizada como 1 (imperceptível), 2 (lenta, de 0 a 25 cm/s), 3 (moderada, de 25 a 50 cm/s) ou 4 (rápida, > 50 cm/s); (v) profundidade, medida diretamente em cada ponto e posteriormente categorizada como 1 (1-20 cm), 2 (20-30 cm), 3 (30-40 cm), 4 (40-50 cm), 5 (50-60 cm), 6 (60-70 cm), 7 (70-80 cm), 8 (80-90 cm) ou 9 (90-103 cm).

Além dos descritores abióticos, também foram registradas (em cada ponto do Ribeirão do Arara) as espécies presentes, o número de indivíduos em cada agrupamento de cada espécie, a posição vertical dos indivíduos com relação à coluna d'água (superfície, meio da coluna, fundo), a posição horizontal dos indivíduos com relação às margens (mais próximo à

margem esquerda, mais próximo à direita ou no meio) e as táticas empregadas para a captura de alimento.

Para avaliar a distribuição de *K. moenkhausii* no trecho observado foi realizada uma análise de similaridade envolvendo todos os pontos de observação, tendo como resultado um dendrograma onde subseqüentemente foram plotadas categorias de abundância da espécie. Na construção do dendrograma, a matriz de similaridade foi calculada por meio da Distância Euclidiana e os pontos foram agrupados pelo método da associação média ("UPGMA") no programa BioDiversity Professional 2.0 (McAleece et al., 1997).

BIOLOGIA ALIMENTAR

A análise da dieta de *K. moenkhausii* e das seis outras espécies nectônicas (*Moenkhausia sanctaefilomenae*, *Bryconamericus stramineus*, *Hemigrammus marginatus*, *Astyanax altiparanae*, *Astyanax fasciatus* e *Piabina argentea*) foi realizada em 15 dentre os 22 riachos amostrados (aqueles com número adequado de exemplares para análise) (Apêndice 2). Dez exemplares adultos de cada espécie em cada coleta tiveram seus estômagos retirados e os itens alimentares separados e identificados com a menor resolução taxonômica possível, com auxílio dos estudos de Chu (1949), Bicudo & Menezes (2006), Borror & DeLong (1988) e Merrit & Cummins (1996); especialistas foram consultados para assegurar a confiabilidade das determinações taxonômicas. Nos pontos em que foram coletados menos que dez exemplares, todos os exemplares foram analisados. Para cada item foi calculada a composição percentual, a frequência de ocorrência (Gelwick & Matthews, 1996) e a dominância, dada como a porcentagem do número de vezes em que o item ocupa a maior parte do conteúdo de cada estômago em função do número total de exemplares analisados.

A identificação dos itens mais importantes na dieta das espécies foi realizada empregando-se o método gráfico de Bennemann et. al. (2006), uma adaptação do método gráfico de Costello (1990) que consiste na plotagem da dominância (eixo y) de cada item em função da frequência de ocorrência (eixo x). Itens situados na porção superior direita do gráfico são os mais freqüentes e dominantes, considerados os mais importantes na dieta de cada espécie; a presença um ou outro ponto situado na porção direita superior do gráfico indica uma

tendência à especialização na dieta, ao passo que a presença de vários pontos na porção inferior do gráfico indica um maior generalismo.

Para investigar a similaridade da dieta entre espécies e entre trechos, os itens foram agrupados em categorias (algas, insetos aquáticos, crustáceos, escamas, macrófitas, peixes, nematóides, vegetais superiores, aracnídeos, insetos terrestres, ovos, fragmentos de insetos e matéria orgânica, dada por restos alimentares cujo elevado grau de digestão impossibilitaram qualquer tipo de identificação do material ingerido) e a matriz de similaridade foi calculada por meio do coeficiente de distância de Bray-Curtis. Posteriormente, as espécies foram agrupadas por meio do método “UPGMA” (cf. Valentin, 1995). Tais cálculos foram conduzidos no programa BioDiversity Professional 2.0 (McAleece et al., 1997).

Para testar a correlação entre as características do hábitat e a dieta de *K. moenkhausii*, foi construída uma matriz com os itens alimentares agrupados nas categorias acima mencionadas e uma outra matriz com os descritores abióticos que provavelmente influenciam a ocorrência de determinadas presas e/ou o sucesso de captura: (i) tipo de substrato predominante, visualmente avaliado e categorizado como 1 (areia/silte ou silte ou argila ou rocha), 2 (areia/silte e argila ou areia/silte e rocha), 3 (areia/silte e cascalhos) ou 4 (areia/silte, cascalhos e rochas); (ii) abundância de vegetação em contato com a água, visualmente avaliada e categorizada como 1 (ausente), 2 (presente em até 50% das margens) ou 3 (abundantes em ambas as margens); (iii) porte da vegetação ripária, visualmente avaliada e categorizada como 1 (ausente), 2 (arbustivo), 3 (arbóreo ralo) ou 4 (denso); (iv) turbidez categorizada como 1 (0-100 $\mu\text{S}/\text{cm}$ - baixa), 2 ($> 100 \mu\text{S}/\text{cm}$ - alta); velocidade categorizada como 1 (imperceptível), 2 (lenta, de 0 a 25 cm/s), 3 (moderada, de 25 a 50 cm/s) ou 4 (rápida, $> 50 \text{ cm/s}$).

A correlação entre a dieta das espécies com os descritores do hábitat foi testada por meio de uma análise de similaridade (ANOSIM) (Clarke & Warwick, 1994), processada no programa computacional PRIMER (Clarke & Gorley, 2001). O descritor mais correlacionado com a dieta das espécies foi posteriormente plotado no diagrama produzido pela análise de escalonamento multidimensional não métrica (NMDS). Os valores de composição percentual dos itens agrupados em categorias foram transformados $[\log (x+1)]$ para cálculo da matriz de

similaridade através do coeficiente de similaridade de Bray-Curtis, no programa estatístico PRIMER (Clarke & Gorley, 2001).

RESULTADOS

ANÁLISE DE MACRO-HÁBITAT

No Estado de São Paulo, a espécie ocorre na porção ocidental do sistema do Alto Rio Paraná, notavelmente na porção inferior das drenagens dos rios do Peixe, Aguapeí, Tietê e São José dos Dourados, além de afluentes da porção inferior da bacia do Rio Grande (Figura 3).

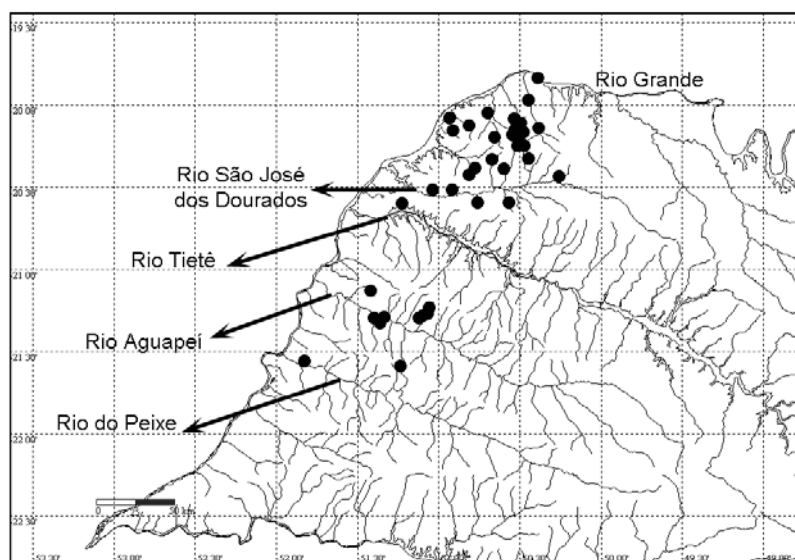


Figura 3. Mapa de ocorrência de *Knodus moenkhausii* no Estado de São Paulo. Coordenadas geográficas obtidas junto ao *SpeciesLink* (Sistema de Informação Distribuído para Coleções Biológicas, acessado em 15.xii.2005 na URL <http://www.splink.org.br>), com base em 50 lotes registrados nas coleções de peixes do Departamento de Zoologia e Botânica (DZSJRP) da UNESP/São José do Rio Preto e do Laboratório de Ictiologia de Ribeirão Preto/USP (LIRP). Alguns pontos representam mais de um lote registrado.

ANÁLISE DE MESO-HÁBITAT

De acordo com os resultados da análise de correspondência canônica (Figura 4; Tabela I), as maiores abundâncias de *K. moenkhausii* foram registradas em ambientes de “corredores”. A proporção de troncos e galhos, o tipo de substrato e a proporção de corredeiras foram descritores que explicaram as abundâncias de *A. altiparanae* e *B. stramineus*.

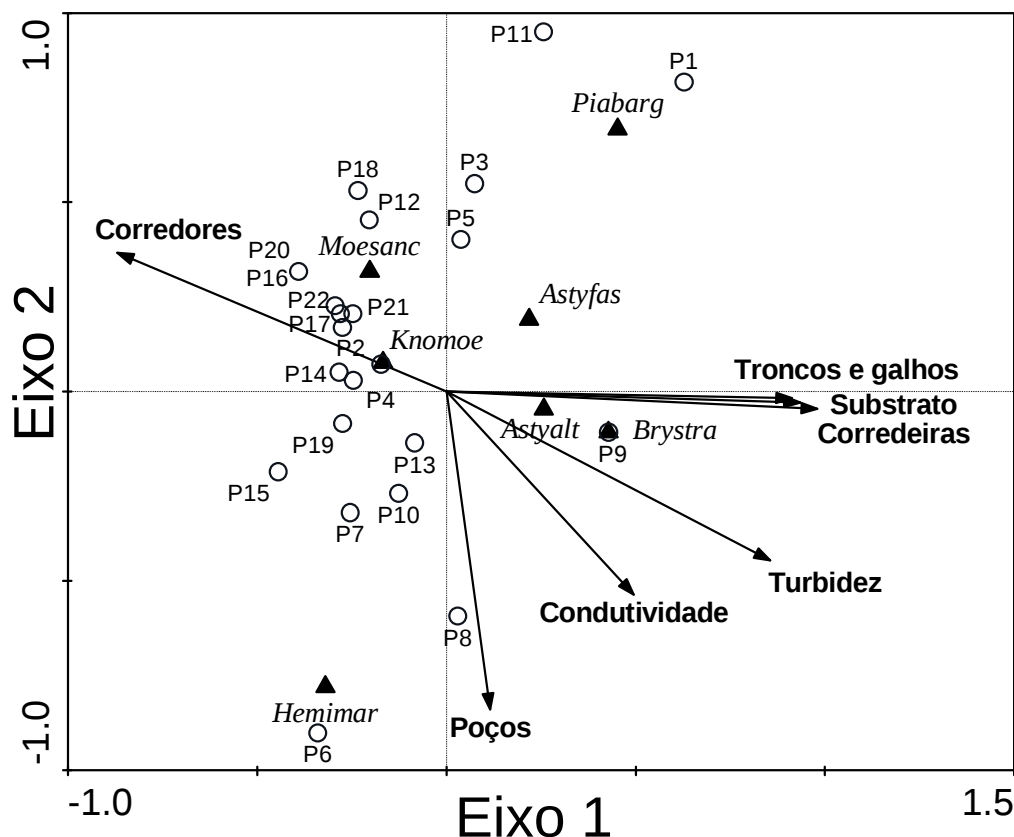


Figura 4. Diagrama de ordenação representando os dois primeiros eixos da análise de correspondência canônica, mostrando os 22 trechos (círculos abertos), espécies (triângulos escuros) e descritores ambientais (setas). Eixos 1 e 2 foram significativos (Teste de Monte Carlo, 5.999 randomizações) para trechos e espécies ($p = 0,0013$). Astyalt, *Astyanax altiparanae*; Astyfas, *Astyanax fasciatus*; Brystra, *Bryconamericus stramineus*; Hemimar, *Hemigrammus marginatus*; Knomoe, *Knodus moenkhausii*; Moesanc, *Moenkhausia sanctaefilomenae*; Piabarg, *Piabina argentea*.

Tabela I. Resultados da Análise de Correspondência Canônica (CCA) expressando a correlação de descritores abióticos com a abundância de Characidae nectônicos coletados no noroeste do Estado de São Paulo.

Eixos	1	2	3	4	Inércia total ²
Autovalores ¹	0,446	0,294	0,144	0,043	1,685
Correlações espécies-ambiente	0,942	0,742	0,719	0,430	
Percentual de variância acumulada:					
de espécies	26,5	43,9	52,4	55,0	
de espécies-ambiente	47,7	79,1	94,5	99,0	
Soma de todos os autovalores					1,685
Soma de todos os autovalores canônicos					0,935

¹ Autovalores medem a importância de cada eixo

² Inércia total indica a variância total dos dados

ANÁLISE DE MICRO-HÁBITAT

Com base nos registros efetuados durante as seções de mergulho livre no ribeirão do Arara, foi possível verificar que as maiores abundâncias de *K. moenkhausii* ocorreram em micro-habitats com profundidade média de 45cm, sem vegetação submersa, sem cobertura e com fundo arenoso recoberto por matéria orgânica fina (Tabela 2, Figura 5).

Tabela 2. Coeficiente de correlação (r) calculado por meio do teste de Mantel para descritores de micro-habitats e a abundância de *Knodus moenkhausii* no Ribeirão do Arara, noroeste do Estado de São Paulo. * probabilidade < 0.05.

Descritores	r
Cobertura *	0.56
Profundidade *	0.40
Substrato *	0.62
Vegetação submersa *	0.54
Velocidade	0.20

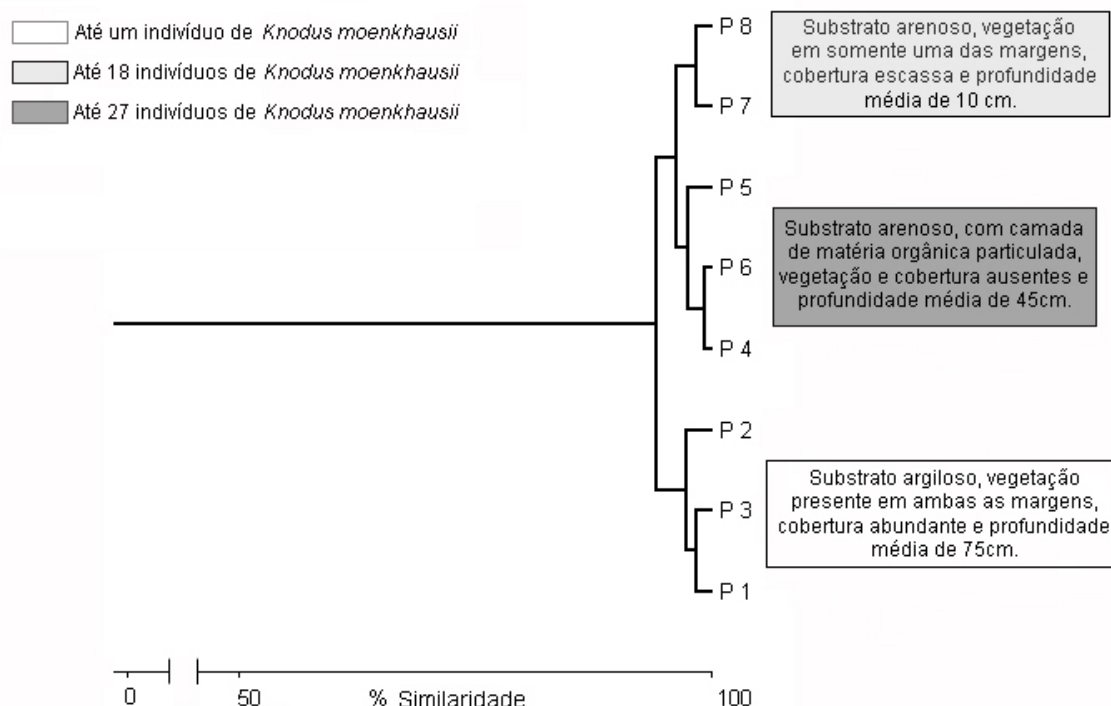


Figura 5. Dendrograma mostrando os agrupamentos obtidos através do índice de similaridade de Bray-Curtis aplicado à matriz de descritores abióticos (cobertura, profundidade, substrato e vegetação submersa) em oito pontos de observação no Ribeirão do Arara, noroeste do Estado de São Paulo.

Knodus moenkhausii foi registrada em 16 das 24 sessões de observação subaquática, oito das quais co-ocorreram com *A. altiparanae* e *A. fasciatus*. Em 12 ocasiões foi observado algum tipo de interação (nos pontos 4, 5, 6 e 7), ou entre indivíduos de *K. moenkhausii* (75% das ocasiões), ou entre indivíduos de espécies diferentes (25% das ocasiões); destas interações, dez (84%) envolveram algum tipo de confronto ou disputa.

Todas as espécies observadas apresentaram forrageamento contínuo, capturando itens alimentares arrastados pela correnteza ("drift feeding", cf. Grant & Noakes, 1987), junto ao fundo, na superfície ("surface picking", cf. Sazima, 1986) e próximo às margens. Quanto ao micro-habitat de forrageio, *K. moenkhausii* explorou principalmente o meio da coluna d'água (61% das ocasiões), *Astyanax altiparanae* forrageou principalmente próximo às margens (78% das ocasiões) e *Astyanax fasciatus* forrageou principalmente junto ao fundo (46%), sugerindo segregação espacial entre estas espécies durante o período de atividade alimentar (Figura 6). A ocupação das margens por indivíduos de *K. moenkhausii* foi ocasional, mas quando ocorreu

na presença de *A. altiparanae*, os indivíduos desta espécie passavam a ocupar o meio da coluna d'água e rapidamente retornavam às margens, ao mesmo tempo em que os indivíduos de *K. moenkhausii* voltaram para o meio da coluna d'água. Esse mesmo tipo de deslocamento sincronizado ocorreu também entre *K. moenkhausii* e *A. fasciatus*, com relação à ocupação da coluna d'água e o fundo.

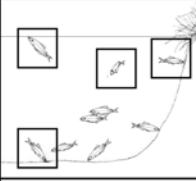
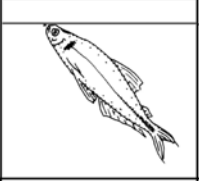
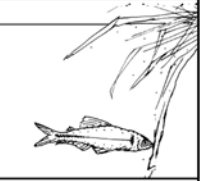
	Fundo	Meio	Superfície	Margens
				
<i>Knodus moenkhausii</i>	16%	61%	5%	18%
<i>Astyanax altiparanae</i>	-	11%	11%	78%
<i>Astyanax fasciatus</i>	46%	38%	-	15%

Figura 6. Micro-habitats de forrageio na coluna d'água e porcentagens de segregação espacial entre três espécies nectônicas observadas no Ribeirão do Arara, município de Dolcinópolis, SP.

BIOLOGIA ALIMENTAR

Os itens alimentares foram agrupados nas categorias (i) algas (*Cyanophyceae*, *Stigeoclonium*, *Oedogonium*, *Microspora* e *Spyrogira*), (ii) insetos aquáticos (Cladocera, larvas e pupas de Chironomidae e Simuliidae, larvas de Diptera, Culicidae, Cyrphidae, Ceratopogonidae, Coleoptera, Neuroptera, Trichoptera, Lepidoptera e Odonata, fragmentos de larvas, pupas de Homoptera e Diptera, ninfas de Ephemeroptera e Auchenorrhyncha, Plecoptera, Hemiptera e fragmentos de insetos aquáticos), (iii) crustáceos, (iv) escamas, (v) macrófitas aquáticas, (vi) peixes, (vii) nematóides, (viii) vegetais superiores (sementes e

fragmentos vegetais), (ix) aracnídeos (Acari e Aranae), (x) insetos terrestres (Protura/Diplura, Colembola, Lepidoptera, Auchenorrhyncha, Isoptera, Thysanura, Diptera, Orthoptera, Coleoptera, Formicidae, Hymenoptera, Aculeata, Syphonaptera, Heteroptera, Blattaria e fragmentos de insetos terrestres), (xi) ovos e ootecas, (xii) fragmentos de insetos, (xiii) matéria orgânica.

Em termos de composição percentual, ao considerar as sete espécies estudadas, houve predominância de itens de origem alóctone (46% do total de itens consumidos) quando comparados com os autóctones (42%). A proporção de itens de origem indeterminada foi de 12% e foram representados por ovos, ootecas, matéria orgânica (material em elevado grau de digestão, bastante particulado e ocasionalmente com sedimento) e fragmentos não identificados (material fragmentado em elevado grau de digestão) (Figura 7). Tanto entre os itens autóctones quanto entre os alóctones, os insetos foram o grupo de maior representatividade, de modo que os insetos terrestres totalizaram 34% da dieta e os aquáticos, 29%. Crustáceos, macrófitas aquáticas, peixes e nematóides foram categorias de baixa representatividade (totalizando cerca de 0,1% da dieta cada) visto que foram ocasionalmente consumidos. Os itens alimentares mais importantes na dieta das espécies estudadas foram aqueles com maiores frequência de ocorrência e dominância (Figura 8).

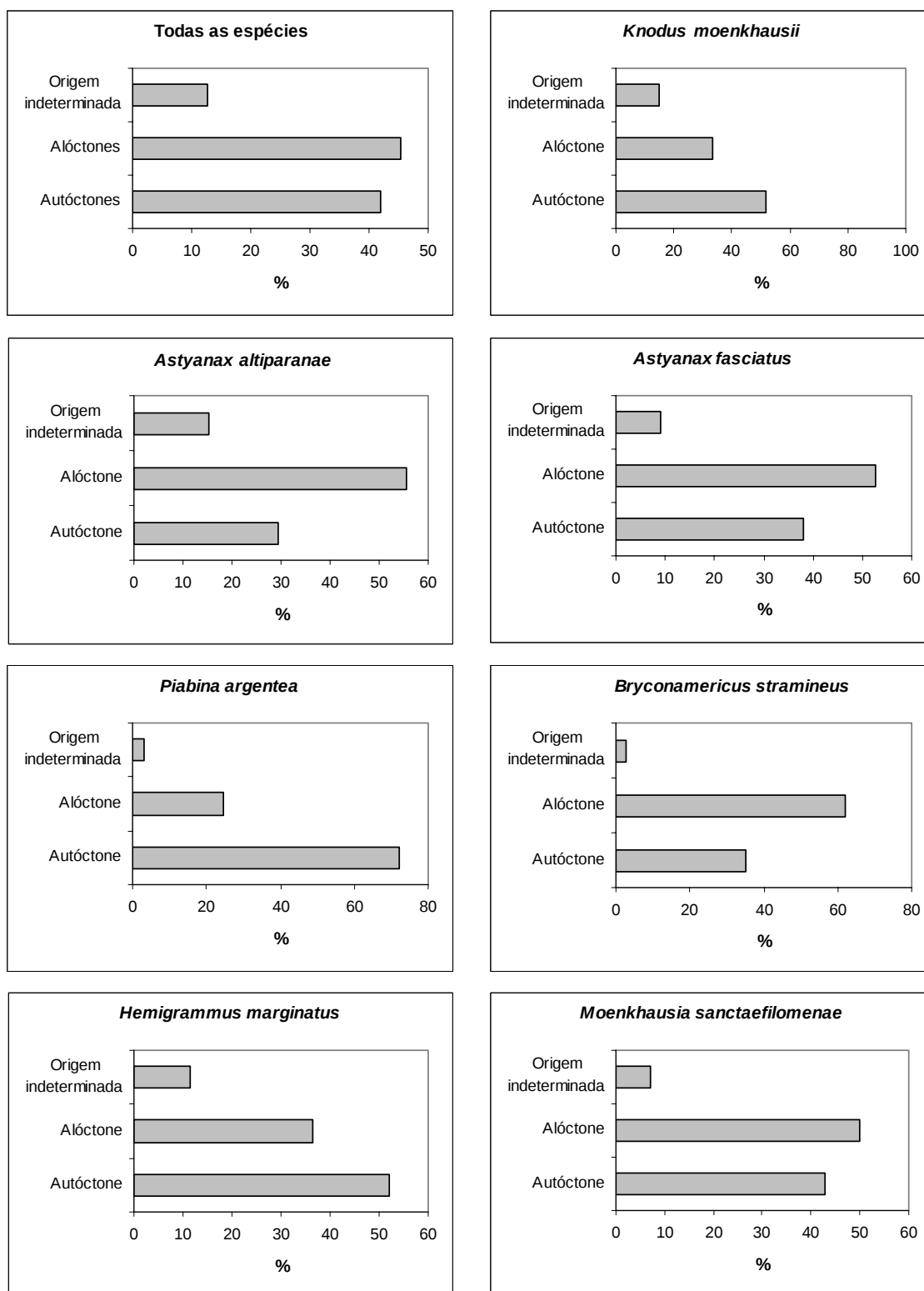
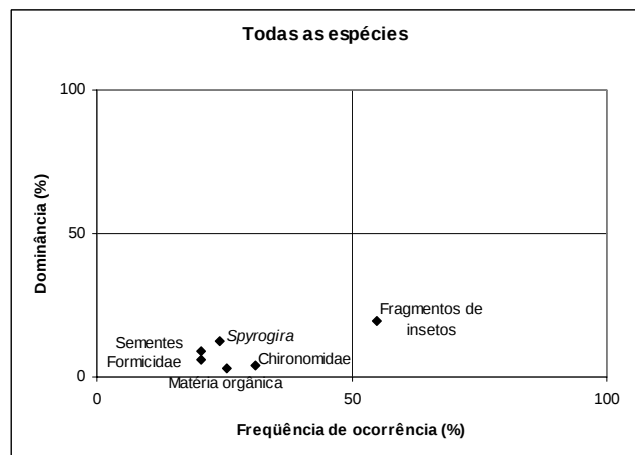
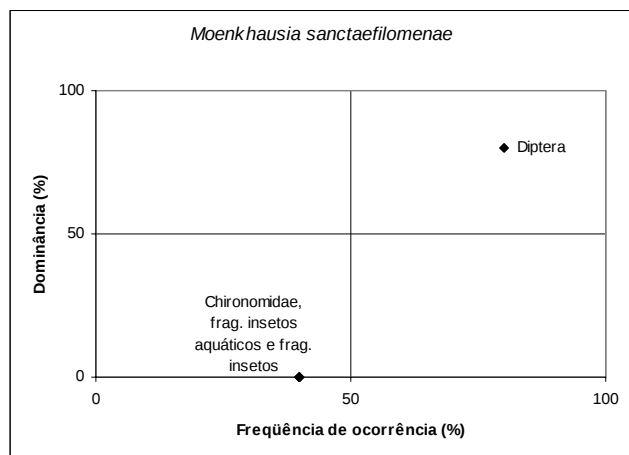
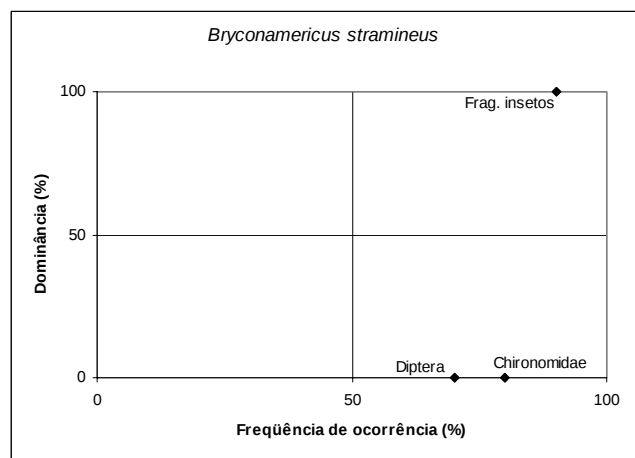
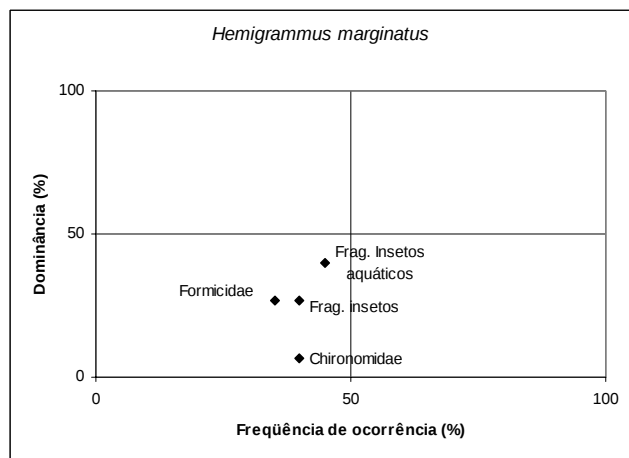
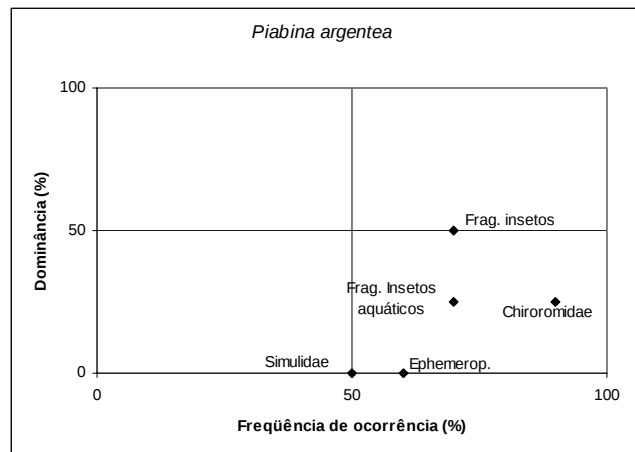
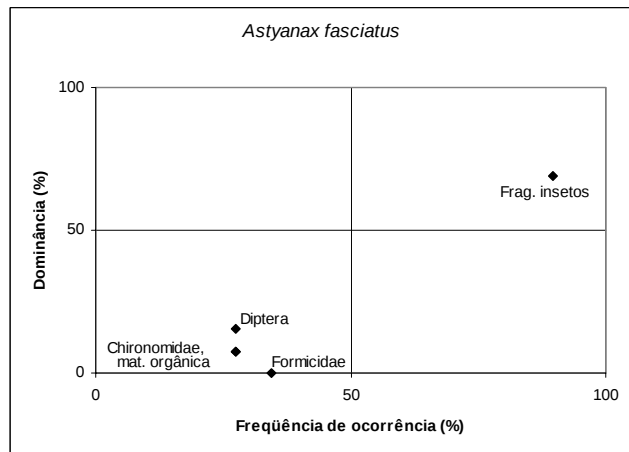
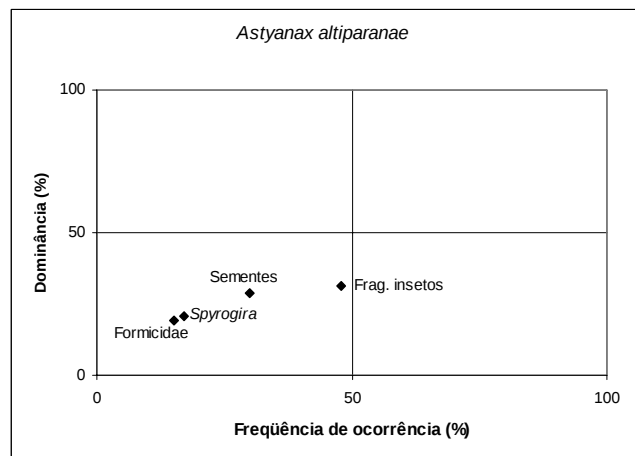
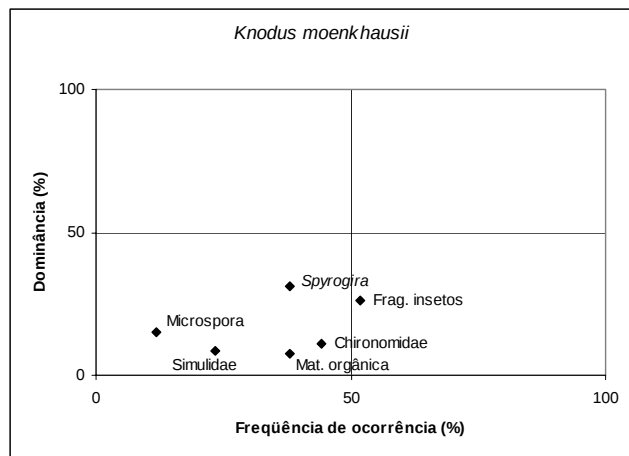


Figura 7. Porcentagem de itens alimentares de origem indeterminada, alóctones e autóctones na dieta das espécies coletadas em 15 riachos da região noroeste do Estado de São Paulo, bacia do Alto Rio Paraná.

Figura 8. Distribuição dos percentuais de frequência de ocorrência (eixo x) e dominância (eixo y) dos itens alimentares encontrados nos conteúdos gástricos de sete espécies de Characidae estudadas na região noroeste do Estado de São Paulo.



A vegetação ripária foi o único descritor a apresentar correlação significativa com a dieta das espécies analisadas (Tabela 3). Com base neste resultado, as três condições que representam a variação fisionômica deste descritor (ausente, porte arbustivo, porte arbóreo) foram subsequenteiramente mapeadas no diagrama de ordenação das localidades em função da dieta, obtido por meio da NMDS (Figura 9). Tanto para as sete espécies analisadas em conjunto (Figura 9A), quanto para a dieta de *K. moenkhausii* (Figura 9B), observa-se que a dieta das espécies analisadas se diferencia em função do porte da vegetação ripária.

Tabela 3. Resultados da ANOSIM para descritores ambientais e dieta de *Knodus moenkhausii* e de outras sete espécies nectônicas estudadas no noroeste do Estado de São Paulo. **R** é uma medida comparativa do grau de separação das amostras que varia de -1 a 1 (valores próximos a zero indicam aceite da hipótese nula), **p** é a porcentagem de risco de ocorrer erro estatístico Tipo I. * Valores considerados significativos.

Descritores	<i>Knodus moenkhausii</i>		demais Characidae	
	R	p (%)	R	p (%)
Substrato	0,09	25,9	0,18	8,5
Vegetação em contato com a água	0,05	34,0	0,13	13,4
Vegetação ripária	0,26*	1,8	0,52*	0,1
Turbidez	-0,04	61,8	-0,04	57,0
Velocidade	0,006	45,8	0,28	5,6

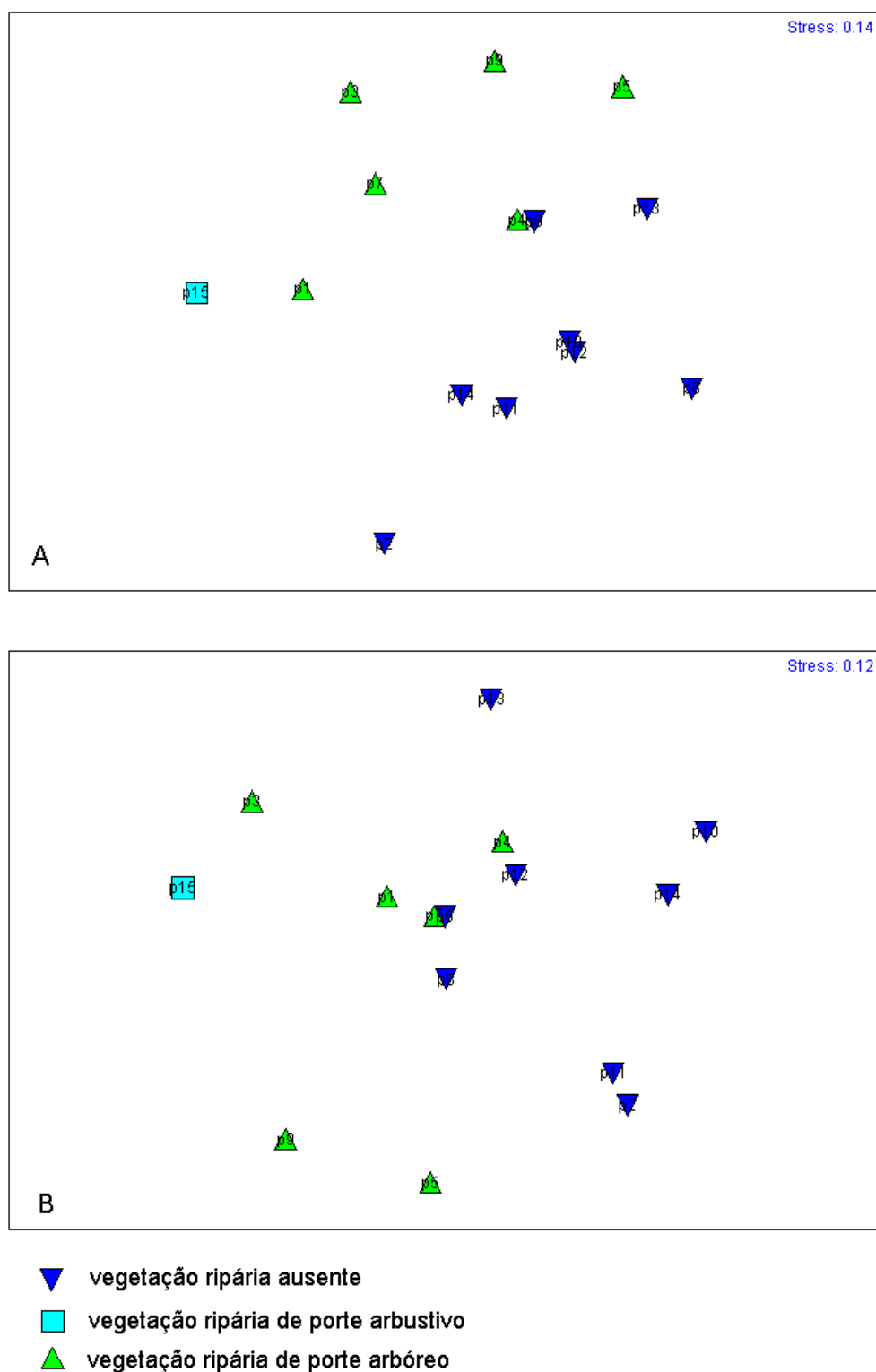


Figura 9. Diagrama representando os dois primeiros eixos da análise de escalonamento multidimensional não métrica (NMDS) da dieta de sete espécies de Characidae (A) e de *Knodus moenkhausii* (B) estudadas no noroeste do Estado de São Paulo.

DISCUSSÃO

Knodus moenkhausii foi registrada em riachos próximos ao Rio Paraná e ao Rio Grande na porção noroeste do Estado de São Paulo. Visto que não há registros antigos da espécie nessa região e que o holótipo da espécie é procedente de um córrego próximo a Arroyo Trementina na bacia do Rio Paraguai (Lima et al., 2003), sua ocorrência no Estado de São Paulo pode ser recente e uma consequência do alagamento do Salto de Sete Quedas, que permitiu o deslocamento de espécies do Baixo Paraná em direção ao Alto Paraná (cf. Agostinho et al., 1995), como ocorreu com as raia de água doce do gênero *Potamotrygon* (Garrone Neto et al., 2007). Entretanto, para investigar apropriadamente tal hipótese seria necessário um estudo sistemático mais aprofundado acerca do gênero, que está em andamento (Katiene M. Ferreira, comunicação pessoal). De qualquer forma, aparentemente a espécie mostra distribuição ao longo de toda a porção ocidental do Estado de São Paulo, em riachos próximos à foz dos principais rios que desembocam no Rio Paraná, como o Rio do Peixe, Aguapeí, Tietê, São José dos Dourados e Rio Grande, de modo a evidenciar sua suposta subida ao Alto Paraná a partir do Rio Paraguai.

De acordo com os resultados obtidos por meio da análise de correspondência canônica, *K. moenkhausii* é uma espécie particularmente associada a corredores (*runs*, cf. Rincón, 1999), que são trechos de rios com correnteza amena, profundidade um pouco maior do que em corredeiras, gradiente menor e águas não turbulentas (Rincón, 1999). No caso específico dos corredores aqui investigados, a maioria possui fundo arenoso sem troncos, galhos ou macrófitas submersas, compondo ambientes bastante simplificados, com pouca diversidade de micro-habitats. Diversos estudos apontam que ambientes com elevada diversidade de micro-habitats sustentariam maior diversidade de peixes (Gregory, 1992; Uieda & Barreto, 1999; Bührnheim & Cox Fernandes, 2003; Braga, 2004), principalmente pela maior oferta de abrigos e locais de forrageamento (Delariva et al., 1994; Casatti et al., 2003), ao passo que ambientes mais homogêneos favoreceriam comunidades com elevada dominância de poucas espécies (Silva, 1992). De fato, *K. moenkhausii* foi uma das espécies mais dominantes em riachos estruturalmente simplificados. Em riachos mais heterogêneos a contribuição relativa das demais espécies co-ocorrentes foi mais equitativa. Especialmente no caso de *A. altiparanae* e *B.*

stramineus, as maiores abundâncias ocorreram em locais com maior proporção de troncos e galhos, leito estruturalmente mais complexo e maior proporção de corredeiras.

Se em um contexto de micro-bacia podemos dizer que *K. moenkhausii* está mais associada a corredores, em escala de micro-hábitat esta espécie encontra-se associada a porções de fundo arenoso, sem vegetação marginal, sem cobertura e com profundidade média de 45 cm, onde é mais abundante. Nos trechos mais argilosos, profundos e correntosos do Ribeirão do Arara – coincidentemente trechos com alta proliferação de macrófitas aquáticas – não foram registrados indivíduos dessa espécie. Estes resultados evidenciam a capacidade da espécie de ocupar com sucesso ambientes antropicamente modificados, com alto grau de assoreamento e sem vegetação ripária, explicando, em parte, sua grande abundância nos riachos de baixa integridade física do noroeste paulista (que constitui a região mais desmatada do Estado).

Assim como *K. moenkhausii*, indivíduos de *A. altiparanae* e *A. fasciatus* também foram registrados nos pontos de fundo arenoso e sem vegetação marginal ou cobertura, apesar de apresentarem abundâncias menores nestes locais. Uma das principais explicações para a capacidade destas espécies em ocupar tais ambientes pode estar relacionada com a flexibilidade dos hábitos alimentares dessas espécies, que podem mudar de acordo com a disponibilidade de alimento (Lowe-McConnell, 1987). Nesse contexto, espécies generalistas seriam as menos afetadas por degradações do hábitat físico, visto que são capazes de forragear em diversos locais. Vários estudos apontam a plasticidade alimentar de *A. altiparanae* e *A. fasciatus* (Arcifa et al., 1991; Araújo-Lima et al., 1995; Casatti et al., 2003; Bennemann et al., 2005) e o mesmo já fora documentado para *K. moenkhausii* (Ceneviva-Bastos & Casatti, 2007). Esta plasticidade envolve a capacidade de consumir um dado item alimentar ao invés de outro de maior preferência (Goldstein & Simon, 1999), sejam eles de origem autóctone ou alóctone.

A proporção de itens autóctones e alóctones foi relativamente eqüitativa na dieta das espécies analisadas, com participação um pouco mais expressiva de itens alóctones. De acordo com Lowe-McConnell (1999), o aporte de material alóctone é de grande importância para peixes de riachos e vários estudos de dieta ressaltam a relevância destas fontes alimentares (Sabino & Castro, 1990; Claro Jr. et al., 2004; Melo et al., 2004); em contrapartida, outros estudos citam fontes autóctones como mais importantes (Costa, 1987; Uieda et al.,

1997; Casatti, 2002), de modo que mesmo em riachos tropicais bastante sombreados a produtividade primária das microalgas seria suficiente para sustentar toda uma cadeia trófica (Brito et al., 2006). Apesar dessas observações, ainda não parece haver consenso acerca da maior importância de uma ou outra fonte alimentar para peixes de riachos.

Os termos “generalista” e “oportunista”, que têm sido amplamente empregados em estudos de peixes de riachos (Abelha et al., 2001; Ferreira et al., 2002; Rezende & Mazzoni, 2003; Bennemann et al., 2005; Ceneviva-Bastos & Casatti, 2007), foram propostos para classificar espécies com grande amplitude de nicho alimentar, que consomem vários táxons específicos e se enquadram em mais de uma guilda trófica (Goldstein & Simon, 1999). A frequência no uso de tais termos é notável especialmente quando se trata de classificar, quanto à dieta, representantes da família Characidae. Estes termos indicam “plasticidade trófica”, que consiste na versatilidade alimentar que espécies generalistas ou oportunistas têm, dada por sua capacidade de explorar um determinado tipo de item na ausência de outro de maior preferência (Arcifa & Meschiatti, 1993; Esteves & Galetti Jr., 1995; Esteves, 1996).

Quanto ao hábito alimentar, as espécies estudadas podem ser consideradas generalistas, consumindo principalmente itens com grande disponibilidade, como insetos, que constituem um recurso abundante em riachos (Angermeier, 1985; Kikuchi & Uieda, 1998; Bueno et al., 2003; Costa et al., 2006). *Knodus moenkhausii* e *A. altiparanae* consumiram um grande número de itens alimentares, com distribuição relativamente equitativa entre os pontos de amostragem; além disso, a onivoria foi evidente para estas espécies, visto que *K. moenkhausii* consumiu uma grande quantidade de algas e insetos e *A. altiparanae* consumiu algas, insetos e sementes. Estas duas espécies foram as que apresentaram a dieta mais rica dentre as demais pelo consumo de uma grande variedade de itens alimentares. Contudo, deve-se levar em consideração que o número de estômagos analisados de ambas as espécies foi maior do que das demais espécies e, de acordo com Vilella (2002), a presença de uma dieta mais rica pode ser influenciada pela maior quantidade de estômagos analisados.

Astyanax fasciatus consumiu uma grande diversidade de itens alimentares, assim como *K. moenkhausii* e *A. altiparanae*; contudo, tal diversidade se deu principalmente nos grupos de insetos terrestres e aquáticos, de modo que a espécie foi predominantemente insetívora. Corroborando o presente resultado, estudos como o de Esteves & Galetti Jr. (1995)

ressaltam a grande importância de insetos na dieta da espécie; contudo, tal espécie teve hábitos predominantemente herbívoros no estudo de Bennemann et al. (2005), de modo que sua dieta parece variar de acordo com o local onde ocorre, o que ilustra sua plasticidade alimentar.

Assim como *A. fasciatus*, *B. stramineus* consumiu principalmente de insetos terrestres e a grande participação de itens deste grupo na dieta poderia ser atribuída, de acordo com Casatti & Castro (1998), à prática da captura de itens alimentares junto à superfície ("surface picking", cf. Sazima, 1986), explicando a grande participação de itens alóctones em sua dieta. Dípteros terrestres constituíram a principal fonte de alimento para *M. sanctaefilomenae*, cujo hábito de forragear junto às margens (cf. Casatti, 2003) poderia explicar o maior consumo de itens alóctones por se tratar de um ambiente de interface entre os meios terrestre e aquático. *Hemigramus marginatus* também foi predominantemente insetívora, mas com uma maior participação de insetos aquáticos na dieta, que poderia ser atribuída à ocupação do centro da coluna d'água para forrageio ("drift feeding", cf. Grant & Noakes, 1987) pela espécie (Casatti et al., 2003), o que poderia explicar o maior consumo de insetos autóctones. Assim como *H. marginatus*, *P. argentea* alimentou-se principalmente de insetos aquáticos; este hábito também foi observado para exemplares coletados nas fases pré e pós-represamento do Rio Corumbá, onde a espécie ainda demonstrou certa plasticidade alimentar frente a mudanças ocorridas no ambiente, apesar de sua dieta natural ser constituída basicamente por insetos aquáticos (Ferreira et al., 2002).

O descritor ambiental que demonstrou maior correlação com a dieta foi o porte da vegetação ripária, indicando uma oferta alimentar diferenciada em cada uma das três condições (sem vegetação ripária, com vegetação ripária de porte arbustivo e com vegetação de porte arbóreo). A influência de processos que ocorrem na zona ripária sobre a biota aquática é bem conhecida (Gregory, 1992; Pusey & Arthington, 2003) e, no caso específico da ictiofauna, é documentada em vários estudos que demonstraram mudança na dieta em função de alterações ambientais (p. ex., Waite & Carpenter, 2000; Ferreira et al., 2002), ressaltando sua importância (Bojsen & Barriga, 2002; Sweeney et al., 2004; Poulet et al., 2005). É importante salientar que as localidades com vegetação de porte arbóreo na realidade encontravam-se em condições degradadas, mas pelo visto ainda assim proveram um conjunto diferenciado de recursos

alimentares alóctones para os peixes. No estudo de Ceneviva-Bastos & Casatti (2007), a dieta de *K. moenkhausii*, avaliada em oito riachos, foi distinta no único riacho que apresentava vegetação ripária pelo maior consumo de insetos terrestres e aracnídeos, ao passo que no demais riachos o consumo de algas foi maior.

Foi evidente a segregação espacial entre as espécies estudadas quanto aos locais de forrageio, uma vez que *K. moenkhausii* utilizou mais freqüentemente o meio da coluna d'água, *A. altiparanae* as áreas marginais e *A. fasciatus* as áreas próximas ao fundo. De acordo com estudos prévios (Uieda et al., 1997; Aranha et al., 1998; Casatti et al., 2003), diferenças na distribuição espacial e a exploração de diferentes micro-hábitats de forrageio sugere partilha de recursos alimentares, o que minimizaria as chances de competição entre as espécies envolvidas. Para que a competição ocorra é imprescindível que conjuntos de espécies apresentem, em situações naturais, nichos absolutamente idênticos sob recursos limitados. Além disso, o conceito de competição envolve a redução da aptidão de todos ou alguns dos consumidores e, conseqüentemente, uma disputa na qual alguém ganha e alguém perde, dependendo da habilidade competitiva diferencial entre as espécies (veja Morris et al., 2004 para exemplos).

Entretanto, visto que esta habilidade competitiva diferencial poderia ser explicada pelas diferentes características de cada espécie, é possível inferir que cada espécie seria, então, capaz de utilizar os recursos de maneira diferente de modo a não haver competição, mas sim um ajuste entre essas espécies (Jorge Jim, comunicação pessoal). O “ajuste” consistiria, portanto, em toda e qualquer característica adaptativa de um organismo em relação a um dado ambiente que, por sua vez, apresenta características físicas e biológicas, as últimas incluindo a presença de indivíduos de outras espécies (Jorge Jim, comunicação pessoal). Assim sendo, a segregação espacial entre as espécies observadas no presente estudo poderia ser vista não somente como um “mecanismo para evitar a competição” (que poderia levar às discussões acerca da veracidade desta teoria – veja Peters, 1976), mas sim como um ajuste dinâmico entre as mesmas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abelha, M. C. F., Agostinho, A. A. & E. Goulart. 2001. Plasticidade trófica em peixes de água doce. *Acta Scientiarum*, 23(2): 425-434.
- Agostinho, A. A., Vazzoler, A. E. A. M. & S. M. Thomaz. 1995. The high river Paraná basin: limnological and ichthyological aspects. Pp. 59-103 in Tundisi, T. M., Tundisi, G. & C. E. M. Bicudo (Eds.), *Limnology in Brazil*. ABC/SBL, Rio de Janeiro, 384p.
- Angermeier, P. L. 1985. Spatio-temporal patterns of foraging success for fishes in a Illinois stream. *The American Naturalist*, 114(2): 342-359.
- Aranha, J. M. R.; Takeuti, D. F. & T. M. Yoshimura. 1998. Habitat use and food partitioning of the fishes in a costal stream of Atlantic Forest, Brazil. *Revista de Biología Tropical*, San José, 46(4): 951-959.
- Araújo-Lima, C. A. R. M., Agostinho, A. & N. N. Fabr . 1995. Trophic aspects of fish communities in brazilian rivers and reservoirs. Pp 105-136 in Tundisi, T. M., Tundisi, G. & C. E. M. Bicudo (Eds.), *Limnology in Brazil*. ABC/SBL, Rio de Janeiro, 384p.
- Arcifa, M. S. & A. J. Meschiatti. 1993. Distribution and feeding ecology of fishes in a brazilian reservoir: Lake Monte Alegre. *Interci ncia*, 18: 302 - 313.
- Arcifa, M. S., Norhtcote, T. G. & O. Froehlich. 1991. Interactive ecology of two cohabiting characin fishes (*Astyanax fasciatus* and *Astyanax bimaculatus*) in an eutrophic Brazilian reservoir. *Journal of Tropical Ecology*, 7: 257-268.
- Bennemann, S. T., Gealh, A. M., Orsi, M. L. & L. M. Souza. 2005. Ocorr ncia e ecologia tr fica de quatro esp cies de *Astyanax* (Characidae) em diferentes rios da bacia do rio Tibagi, Paran , Brasil. *Iheringia, S rie Zoologia*, 95(3): 247-254.
- Bennemann, S. T., Casatti, L. & D. C. Oliveira. 2006. Alimenta  o de peixes: proposta para an lise de itens registrados em conte dos g stricos. *Biota Neotropica*, 6(2): 1-8.
- Bicudo, C. E. M. & M. Menezes. 2006. G neros de algas de  guas continentais do Brasil. RiMa, S o Carlos, 489p.
- Bojsen, B. H. & R. Barriga. 2002. Effects of deforestation on fish community structure in Ecuadorian Amazon streams. *Freshwater Biology*, 47: 2246-2260.

- Bond, N. R. & P. S. Lake. 2003. Characterizing fish-habitat associations in streams as the first step in ecological restoration. *Austral Ecology*, 28: 611-621.
- Borror, D. J. & D. M. DeLong. 1988. Introdução ao estudo dos insetos. Edgard Blücher, São Paulo, 653p.
- Braga, F. M. S. 2004. Hábitat, distribuição e aspectos adaptativos de peixes da microbacia do ribeirão Grande, Estado de São Paulo, Brasil. *Acta Scientiarum*, 26(1): 31-36.
- Brito E. F., Moulton, T. P., Souza, M. L. & S. E. Bunn. 2006. Stable isotope analysis indicates microalgae as the predominant food source of fauna in a coastal forest stream, south-east Brazil. *Austral Ecology*, 31: 623-633.
- Bueno, A. A. P., Bond-Buckup, G. & B. D. P. Ferreira. 2003. Estrutura da comunidade de invertebrados bentônicos em dois cursos d'água do Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 20(1): 115-125.
- Bührnheim, C. M. & C. Cox Fernandes. 2003. Structure of fish assemblages in Amazonian Rain-Forest streams: effects of habitats and locality. *Copeia*, 2: 255-262.
- Casatti, L. & R. M. C. Castro. 1998. Fish community of the São Francisco river headwaters riffles, southeastern Brazil. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 9(3): 229-242.
- Casatti, L., Mendes, H. F. & Ferreira, K. M. 2003. Aquatic macrophytes as feeding site for small fishes in the Rosana Reservoir, Paranapanema river, southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 63(2): 213-222.
- Casatti, L., Langeani, F., Silva, A. M. & R. M. C. Castro. 2006. Stream fish, water and habitat quality in a pasture dominated basin, southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 66(2B): 681-696.
- Casatti, L. 2002. Alimentação dos peixes em um riacho do Parque Estadual Morro do Diabo, bacia do Alto Paraná, sudeste do Brasil. *Biota Neotropica*, 2(2):1-14.
- Ceneviva-Bastos, M. & L. Casatti. 2007. Oportunismo alimentar de *Knodus moenkhausii* (Teleostei, Characidae): uma espécie abundante em riachos do sistema do Alto Paraná no Estado de São Paulo. *Iheringia, Série Zoologia*: no prelo.
- Chu, H. F. 1949. How to know immature insects. Wm. C. Brow, Dubuque, Iowa, 234p.
- Clarke, K. R. & R. N. Gorley. 2001. PRIMER v5: User manual/tutorial. PRIMER-E, Plymouth.

- Clarke, K. R. & R. M. Warwick. 1994. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Plymouth Marine Laboratory, Plymouth, 144p.
- Claro-Jr., L., Ferreira, E., Zuanon, J. & C. Araújo-Lima. 2004. O efeito da floresta alagada na alimentação de três espécies de peixes onívoros em lagos de várzea da Amazônia Central, Brasil. *Acta Amazonica*, 34(1): 133-137.
- Costa, C., Ide, S. & C. E. Simonka. 2006. Insetos imaturos. metamorfose e identificação. Holos, Editora, Ribeirão Preto, 249p.
- Costa, W. J. E. M. 1987. Feeding habits of a fish community in a tropical coastal stream, Rio Mato Grosso, Brazil. *Studies on Neotropical Fauna & Environment*, 22(3):145-153.
- Costello, M. J. 1990. Predator feeding strategy and prey importance: a new graphical analysis. *Journal of Fish Biology*, 36: 261-263.
- Delariva, R. L., Agostinho, A. A., Nakatani, K. & G. Baumgartner. 1994. Ichthyofauna associated to aquatic macrophytes in the Upper Paraná river floodplain. *Revista Unimar*, 16: 41-60.
- Esteves, K. E. & P. M. Galetti Jr. 1995. Food partitioning among some characids of a small Brazilian floodplain lake from the Paraná River basin. *Environmental Biology of Fishes*, 42: 375-389.
- Esteves, K. E. 1996. Feeding ecology of three *Astyanax* species (Characidae, Tetragonopterinae) from a floodplain lake of Mogi-Guaçu River, Paraná River Basin, Brazil. *Environmental Biology of Fishes*, 46:83-101.
- Ferreira, A., Hahn, N. S. & R. L. Delariva. 2002. Ecologia alimentar de *Piabina argentea* (Teleostei, Tetragonopterinae) nas fases de pré e pós-represamento do rio Corumbá, GO. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 14: 43-52.
- Garrone Neto, D., Haddad Jr., Vilela, M. J. A. & V. S. Uieda. 2007. Registro de ocorrência de duas espécies de potamotrigonídeos na região do Alto Rio Paraná e algumas considerações sobre sua biologia. *Biota Neotropica*, 7(1): no prelo.
- Gelwick, F. P. & W. J. Matthews. 1996. Trophic relations of stream fishes. Pp. 475-492 in Lamberti, G. & R. Hauer (eds.). *Methods in stream ecology*. Academic Press, New York, 674p.
- Goldstein, R. M. & T. P. Simon. 1999. Toward a united definition of guild structure for feeding ecology of North American freshwater fishes. Pp. 123-138 in Simon, T. P. (Ed.). *Assessing*

- the sustainability and biological integrity of water resources using fish communities. CRC Press, Boca Raton, 672p.
- Grant, J. W. A. & D. L. G. Noakes. 1987. A simple model of optimal territory size for drift-feeding fishes. *Canadian Journal of Zoology*, 65: 270-276.
- Gregory, K. J. 1992. Vegetation and river channel process interactions. Pp. 255-269 in Boon, P. J., Calow, P. & G. E. Petts (Eds). *River Conservation and Management*. John Wiley & Sons Ltd., 470 p.
- Hynes, H. B. N. 1950. The food of fresh-water sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*), with a review of methods used in studies of the food of fishes. *Journal of Animal Ecology*, 19: 36-58.
- IPT (Instituto de Pesquisas Tecnológicas do estado de São Paulo) 2000. Diagnóstico da situação atual dos Recursos Hídricos e estabelecimento de diretrizes técnicas para a elaboração do plano da Bacia Hidrográfica do São José dos Dourados. Relatório nº 40675. Fundo Estadual de Recursos Hídricos, São Paulo.
- Kikuchi, R. M. & V. S. Uieda. 1998. Composição da comunidade de invertebrados de um ambiente lótico tropical e sua variação espacial e temporal. Pp. 157-173 in Nessimian, J. L. & E. Carvalho (eds). *Ecologia de insetos aquáticos*. Rio de Janeiro, PPGE-UFRJ, Série Oecologia Brasiliensis, v. IV, 309p.
- Lima, F. C. T., Malabarba, L. R., Buckup, P. A., Silva, J. F. P., Vari, R. P., Harold, A., Benine, R., Oyakawa, O. T., Pavanelli, C. S., Menezes, N. A., Lucena, C. A. S., Malabarba, M. C. S. L., Lucena, Z. M. S., Reis, R. E., Langeani, F., Casatti, L., Bertaco, V. A., Moreira, C. & P. H. F. Lucinda. 2003. Genera incertae sedis in Characidae. Pp. 106-169 in Reis, R. E., Kullander, S. O. & C. J. Ferraris Jr. (Orgs.). 2003. Check list of the freshwater fishes of South and Central America. EDIPUCRS, Porto Alegre, 729p.
- Lobb, M. D. & D. J. Orth. 1991. Habitat use by an assemblage of fish in a large warm water stream. *Transactions of the American Fisheries Society*, 120: 65-78.
- Lowe-McConnell, R. H. 1987. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge University Press, Cambridge, 382p.
- Lowe-McConnell, R. H. 1999. *Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais*. EDUSP, São Paulo, 534p.

- McAleece, N., Lamshead, P. J. D., Paterson G. L. J. & J. G. Gage. 1997. Biodiversity professional. Beta-Version. The Natural History Museum and the Scottish Association for Marine Sciences, London.
- Melo, C. H., Machado, F. A. & V. Pinto-Silva. 2004. Feeding habits of fish from a stream in the savanna of Central Brazil, Araguaia Basin. *Neotropical Ichthyology*, 2(1): 37-44.
- Merritt, R. W. & K. W. Cummins. 1996. An introduction to the aquatic insects of North America. Kendall/Hunt Publ. Co., Dubuque, Iowa, 862p.
- Morris, R. J.; Lewis, O. T. & H. C. J. Godfray. 2004. Experimental evidence for apparent competition in a tropical forest food web. *Nature*, 428: 310-313.
- Nimer, E. 1989. *Climatologia do Brasil*, IBGE, Rio de Janeiro, 421p.
- Peters, R. H. 1976. Tautology in evolution and ecology. *The American Naturalist*, 110(971): 1-12.
- Poulet, N., Lek, L. & C. Argillier. 2005. Pikeperch habitat use within a canal network in spring. *Journal of Fish Biology*, 67: 1460-1474.
- Pusey, B. J. & A. H. Arthington. 2003. Importance of the riparian zone to the conservation and management of freshwater fish: a review. *Marine and Freshwater Research*, 54: 1-16.
- Rezende, C. F. & R. Mazzoni. 2003. Aspectos da alimentação de *Bryconamericus microcephalus* (Characiformes, Tetragonopterinae) no córrego Andorinha, Ilha Grande, RJ. *Biota Neotropica*, 3: 1-6.
- Rincón, P. A. 1999. Uso do micro-hábitat em peixes de riachos: métodos e perspectivas. 1999. Pp. 23-90 in Caramaschi, E. P., Mazzoni, R. & P. R. Peres-Neto (Eds.). *Ecologia de peixes de riachos. Série Oecologia Brasiliensis*, v. VI. PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro, 276p.
- Sabino, J. & R. M. C. Castro. 1990. Alimentação, período de atividade e distribuição espacial dos peixes de um riacho da Floresta Atlântica (Sudeste do Brasil). *Revista Brasileira de Biologia*, 50 (1): 23-36.
- Sazima, I. 1986. Similarities in feeding behaviour between some marine and freshwater fishes in two tropical communities. *Journal of Fish Biology*, 29: 53-65.
- Silva, C. S. 1992. Distribuição e abundância da fauna macrobentônica do complexo estuarino Mundaú/Manguaba (Alagoas, Brasil). *Boletim dos Estudos de Ciências do Mar*, 6: 45-64.

- Sweeney, B. W., Bott, T. L., Jackson, J. K., Kaplan, L. A., Newbold, J. D., Standley, L. J., Hession, W. C. & R. J. Horwitz. 2004. Riparian deforestation, stream narrowing, and loss of stream ecosystem services. *PNAS*, 101(39): 14132-14137.
- Ter Braak, C. J. F. & P. Smilauer. 2002. CANOCO Reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Microcomputer Power (Ithaca, NY, USA), 500p.
- Uieda, V. S. & M. G. Barreto. 1999. Composição da ictiofauna de quatro trechos de diferentes ordens do Rio Capivara, bacia do Tietê, Botucatu, São Paulo. *Revista Brasileira de Zoociências*, 1(1): 55-67.
- Uieda, V. S., Buzzato, P. & R. M. Kikuchi. 1997. Partilha de recursos alimentares em peixes de um riacho de serra no sudeste do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 69: 243-252.
- Valentin, J. L. 1995. Agrupamento e ordenação. Pp. 28-55 *in* Peres-Neto, P. R., Valentin, J. L. & F. A. S. Fernandez (Eds.). *Tópicos em tratamentos de dados biológicos. Série Oecologia Brasiliensis*, v II. PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro, 161p.
- Vilella, F. S., Becker, F. G. & S. M. Hartz. 2002. Diet of *Astyanax* species (Teleostei, Characidae) in an Atlantic Forest River in Southern Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 45(2): 223-232.
- Waite, I. R. & K. D. Carpenter. 2000. Associations among fish assemblage structure and environmental variables in Willamette basin streams, Oregon. *Transactions of the American Fisheries Society*, 129: 754-770.

CAPÍTULO II

**BIOLOGIA REPRODUTIVA DE *KNODUS MOENKHAUSII*
(TELEOSTEI, CHARACIDAE) EM UM RIACHO AFLUENTE DO RIO
GRANDE, BACIA DO ALTO PARANÁ, SP**

RESUMO

No presente estudo foi investigada a biologia reprodutiva de *Knodus moenkhausii*, um caracídeo de pequeno porte abundante na porção noroeste do Estado de São Paulo, bacia do Alto Paraná. Os exemplares (n=644) foram coletados em um riacho afluente do Rio Grande (20°12'43,3"S 50°30'09,0"W) mensalmente (ago/03-jul/04) e em uma ocasião em 2006 (para análise de material fresco). As gônadas foram removidas e identificadas quanto ao sexo e estágio de maturação gonadal. Foram determinados a razão sexual, a fecundidade e o período reprodutivo. As gônadas foram classificadas macroscopicamente em três estágios de maturação: imaturo, intermediário e maduro. Os resultados das análises histológicas revelaram que a caracterização de fêmeas "em maturação", dada pela presença de poucos ovócitos grandes e muitos pequenos pode ser inadequada, devido à presença de ovócitos atrésicos, que caracterizariam o estágio "esgotado". Quanto aos machos, apesar da caracterização distinta destes estágios pela forma, tamanho, cor e textura da gônada, as análises microscópicas revelaram a presença de espermatozóides em indivíduos que macroscopicamente mostravam-se imaturos (15-21 mm CP), ressaltando a importância de análises dessa natureza para a comprovação de estágios de maturação gonadais. A presença de gônadas maduras e de indivíduos jovens e adultos em todos os meses indica que a espécie estudada reproduz-se o ano todo, com pico na estação chuvosa, assim como grande parte dos peixes neotropicais de pequeno porte. Não houve diferenças significativas na razão sexual anual e o tamanho mínimo de primeira maturação dos machos (15 mm CP) foi menor que o das fêmeas (24 mm CP). Apesar da fecundidade relativamente baixa (cerca de 100 ovócitos vitelinizados por fêmea madura), a ocorrência de desova múltipla ao longo do ano todo e a presença de um grande estoque de ovócitos do tipo I (ovogônias) são atributos de história de vida que, em associação com hábitos alimentares oportunistas já conhecidos, poderiam explicar sua elevada abundância nos locais onde esta espécie ocorre.

PALAVRAS-CHAVE. Gônadas, estágios de maturação, riachos, peixes de pequeno porte

INTRODUÇÃO

O conhecimento acerca da biologia reprodutiva dos Characiformes da América do Sul abrange apenas cerca de 10% das espécies deste grupo (Vazzoler & Menezes, 1992) e grande parte desse conhecimento se restringe a espécies de importância econômica e/ou espécies de grande porte (Alkins-Koo, 2000), apesar da maioria (pelo menos 80%) das espécies de peixes de riachos possuir, no máximo, 15 cm de comprimento total (Castro, 1999). Assim sendo, aspectos da reprodução de peixes de pequeno porte ainda permanecem como uma lacuna no conhecimento. Contraditoriamente, a reprodução é tida como um dos aspectos mais importantes da biologia de uma dada espécie, uma vez que a permanência de uma população no ambiente depende de seu sucesso reprodutivo (Suzuki & Agostinho, 1997).

Para inferir acerca do sucesso reprodutivo de uma espécie, é necessário conhecer suas táticas reprodutivas, que incluem a determinação da razão sexual, idade de primeira maturação gonadal, período reprodutivo, tipo de desova e fecundidade (Garutti, 1989; Vazzoler, 1996), sendo este conhecimento fundamental para o entendimento da estratégia de vida das espécies e imprescindível para a preservação e manutenção dos estoques, norteador de medidas de administração, manejo e conservação da ictiofauna frente aos impactos de origem antrópica (Vazzoler & Menezes, 1992).

De modo geral, a ictiofauna de locais com elevada interferência antrópica é composta por muitas espécies raras e poucas espécies dominantes, sendo as últimas geralmente as mais resistentes à perda e degradação de hábitat em larga escala (Casatti et al., 2006). Um bom exemplo dessa situação pode ser apreciado em riachos inseridos na região noroeste do Estado de São Paulo, onde *Knodus moenkhausii* (Eigenmann & Kennedy, 1903) foi registrada como a terceira espécie dominante, representando 7,5% da abundância total dos peixes coletados em 95 riachos (Lilian Casatti, comunicação pessoal), sendo que os maiores percentuais de abundância relativa da espécie foram registrados nos riachos estruturalmente mais degradados.

Knodus moenkhausii é um caracídeo de pequeno porte, com no máximo 45 mm de comprimento total (Reis et al., 2003), originalmente descrito com base em exemplares coletados em drenagens da bacia do Rio Paraguai, e cuja presença no Alto Paraná tem origem

questionável, podendo tratar-se de uma espécie alóctone. Apesar do destaque que ocupa em termos de estrutura das comunidades devido à sua elevada abundância, informações sobre sua biologia se restringem ao estudo de Ceneviva-Bastos & Casatti (2007) e aspectos da reprodução ainda são desconhecidos. No presente estudo foram investigados o período reprodutivo, razão sexual, fecundidade, idade de primeira maturação e tipo de desova de *K. moenkhausii*.



Figura 1. *Knodus moenkhausii*, 25,8 mm de comprimento padrão (foto: Francisco Langeani).

MATERIAIS E MÉTODOS

A área de estudo situa-se no noroeste do Estado de São Paulo, em uma região inserida na Província do Planalto Ocidental Paulista, de clima tropical quente (Nimer, 1989), com uma estação chuvosa geralmente de outubro a março, com temperatura média máxima (31°C) em janeiro, e outra seca, com temperatura média mínima (13°C) registrada em julho (IPT, 2000). Durante o período de amostragem, a pluviosidade e temperatura médias foram de 328 mm (dados obtidos junto à Secretaria da Agricultura de Vitória Brasil, SP) e 24,3°C (dados obtidos junto à Embrapa Uva e Vinho - Estação Experimental de Viticultura Tropical, sediada em Jales, SP), respectivamente. As amostragens foram realizadas mensalmente de agosto de 2003 a julho de 2004 no Córrego do Cedro (20°12'43,3"S 50°30'09,0"W), município de Vitória Brasil, com o auxílio de uma rede de arrasto que foi passada durante 20 minutos em todas as amostragens. Todos os peixes coletados foram fixados em formalina a 10% e posteriormente conservados em solução de etanol a 70%. Exemplares testemunho estão depositados na coleção ictiológica do Departamento de Zoologia e Botânica da Universidade Estadual Paulista,

campus de São José do Rio Preto, SP (DZSJRP 6065, 6079, 6089, 6098, 6131, 6144, 6163, 6183).

Todos os exemplares capturados tiveram suas gônadas removidas e identificadas quanto ao sexo e estágio de maturação gonadal, seguindo a classificação proposta por Vazzoler (1996), que inclui os estágios imaturo, em maturação, maduro e esgotado. Testículos dos 20 menores exemplares (15-21 mm de comprimento padrão) foram incluídos em historresina, cortados e corados com hematoxilina-eosina. Para a confirmação dos estágios de maturação gonadal foi realizada uma nova amostragem no Córrego do Cedro (abril de 2006). Os indivíduos capturados foram mantidos em aquário e, destes, 30 exemplares sofreram eutanásia em solução de benzocaína 5% e foram imediatamente dissecados. As gônadas mais características de cada estágio de maturação de ambos os sexos foram fixadas em paraformol 10%, incluídas em historresina, cortadas e coradas com hematoxilina-eosina.

A correlação entre a proporção mensal de fêmeas maduras com a temperatura e pluviosidade foi testada por meio do teste de Spearman. A razão sexual foi determinada mês a mês e ao longo do ano aplicando-se o teste do qui-quadrado (χ^2) sobre a porcentagem de machos e fêmeas, com o auxílio do programa BioEstat 3.0 (Ayres et al., 2003). Para a estimativa de fecundidade foram utilizadas 34 fêmeas maduras (três de cada mês, com exceção de abril e junho de 2004, quando somente duas fêmeas apresentaram gônadas maduras), cujos ovócitos foram separados, com pinças e estiletes, sob estereomicroscópio, contados e medidos (diâmetro) com uma lente ocular milimetrada de aumento 16x. Os dados de contagem e diâmetro dos ovócitos foram obtidos a partir de uma sub-amostra de um milímetro quadrado para os ovócitos pertencentes à menor classe de tamanho, devido ao grande número de unidades; já para as demais classes, todos os ovócitos foram contados em cada ovário. O valor médio do diâmetro dos ovócitos de cada classe de tamanho foi obtido através da medição de uma sub-amostra de 15 ovócitos de cada ovário. Os ovócitos foram classificados em quatro fases de desenvolvimento, de acordo com a amplitude de tamanho, tamanho médio e grau de vitelinização. O tipo de desova foi determinado através da análise de frequência destas fases de desenvolvimento em cada mês do ano (Vazzoler, 1996).

O comprimento de primeira maturação foi dado pelo tamanho do menor exemplar maduro (Godinho et al., 1997) e o período reprodutivo foi determinado pela variação temporal

da frequência dos estágios de maturação gonadal, calculando-se a porcentagem de indivíduos em cada um dos três estágios de maturidade em cada mês (Vazzoler, 1996), de agosto de 2003 a julho de 2004.

RESULTADOS

Machos e fêmeas tiveram suas gônadas macroscopicamente classificadas em três estágios de maturação distintos: imaturo, em maturação e maduro (Tabela 1, Figuras 2 e 3), de modo que o estágio esgotado segundo a classificação proposta por Vazzoler (1996) não foi observado. Sob microscopia de luz, contudo, problemas com a classificação empregada para ambos os sexos levaram à redefinição destes estágios, detalhada mais adiante.

Tabela 1. Caracterização macroscópica dos estágios de maturação das gônadas de *Knodus moenkhausii*.

Estágios de maturação	Machos	Fêmeas
A Imaturo	Testículos de tamanho reduzido, translúcidos e filiformes, aderidos ventro-lateralmente à bexiga natatória; desde esta fase do desenvolvimento, apresentam um dobramento em seu terço cranial, o que os distingue dos ovários. O par de testículos se une em sua porção caudal terminal, no espermoduto.	Ovários de tamanho reduzido, translúcidos e filiformes, também aderidos à bexiga natatória, porém pouco mais espessos do que os testículos; não apresentam dobramento acentuado; os ovócitos ainda não são visíveis. O par de ovários se une em sua porção caudal terminal, no oviduto.
B Em maturação	Testículos desenvolvidos, aparentando-se como uma massa uniforme, suavemente lobulada; a dobra cranial apresenta-se mais acentuada. O mesórquio apresenta quantidade maior de melanócitos do que o ovário.	Ovários cobrindo parte da bexiga natatória; ovócitos visíveis, muitos dos quais pequenos e translúcidos ou levemente vitelinizados, e alguns grandes e vitelinizados; par de ovários se une mais cranialmente.
C Maduro	Testículos grandes e brancos, com tamanho próximo ao da bexiga natatória; grande vascularização; dobra cranial menos pronunciada do que no estágio B; a porção caudal de cada testículo do par se une um pouco antes do espermoduto.	Ovários grandes, ocupando cerca de 50 a 60% da cavidade celomática, com ovócitos nitidamente visíveis, muitos dos quais grandes e vitelinizados, mas ainda permanecem aqueles pequenos e translúcidos ou levemente vitelinizados. Os ovários se unem ao longo de todo o terço caudal de sua extensão.

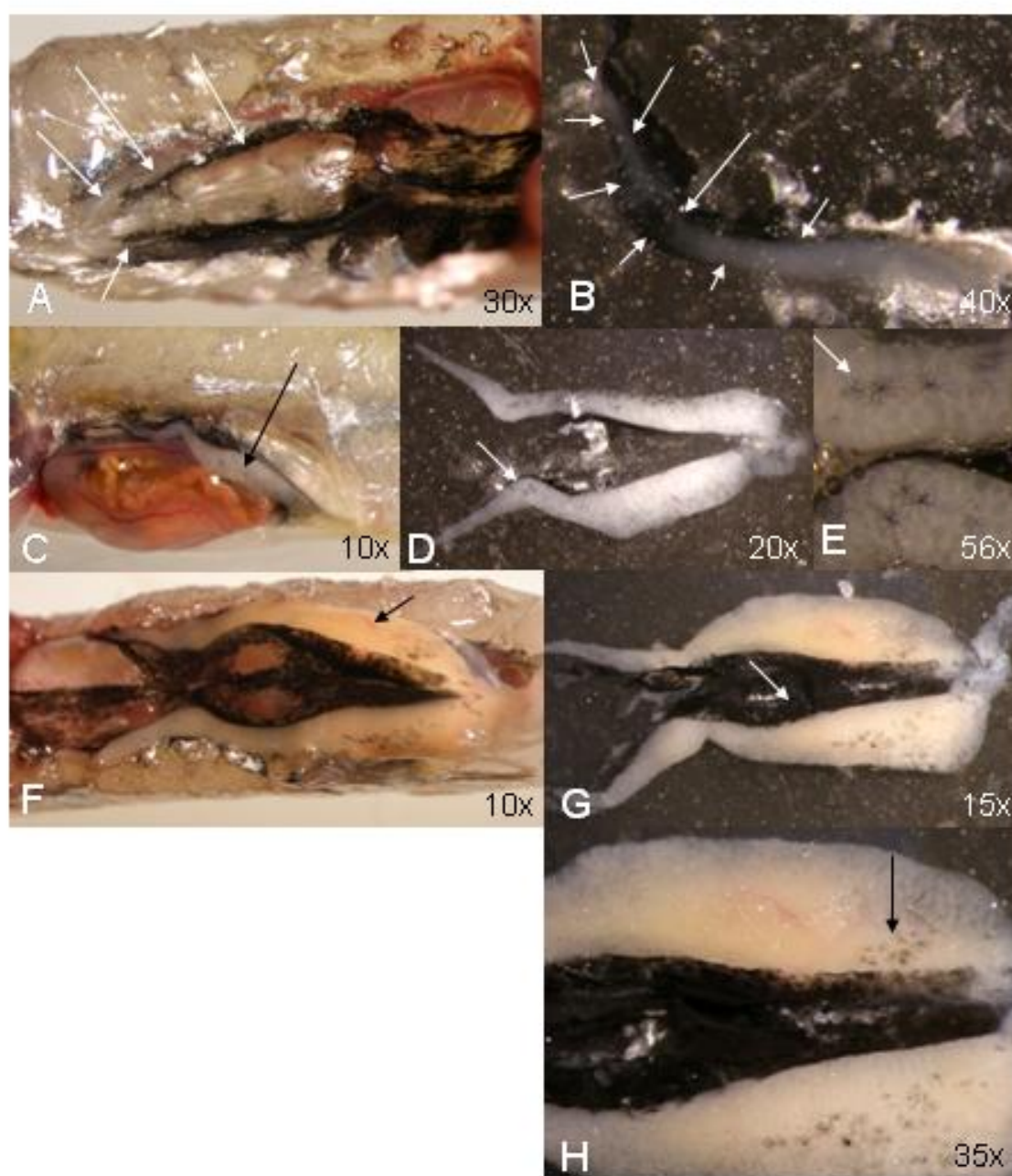


Figura 2. Estágios de maturação gonadal de machos de *Knodus moenkhausii*, coletados mensalmente no Córrego do Cedro, município de Vitória Brasil, SP, de agosto de 2003 a julho de 2004. Na direita inferior de cada foto está especificado o aumento no qual a foto foi tirada. A – localização (vista ventral) do par de testículos imaturos (indicado pelas setas), adjacentes à bexiga natatória, na cavidade celomática. B – testículo imaturo, delimitado pelas setas. C – localização do testículo em maturação na cavidade celomática (indicado pela seta). D – testículo em maturação, com dobramento evidente (seta) em seu terço cranial. E – detalhe do testículo em maturação, com presença de melanócitos (seta) no mesórquio. F – localização do par de testículos maduros (vista ventral); a seta indica a grande vascularização testicular nesse estágio. G – testículo maduro; a seta aponta a grande quantidade de melanócitos na membrana que une os dois testículos do par. H – detalhe do testículo maduro; a seta indica a presença dos melanócitos.

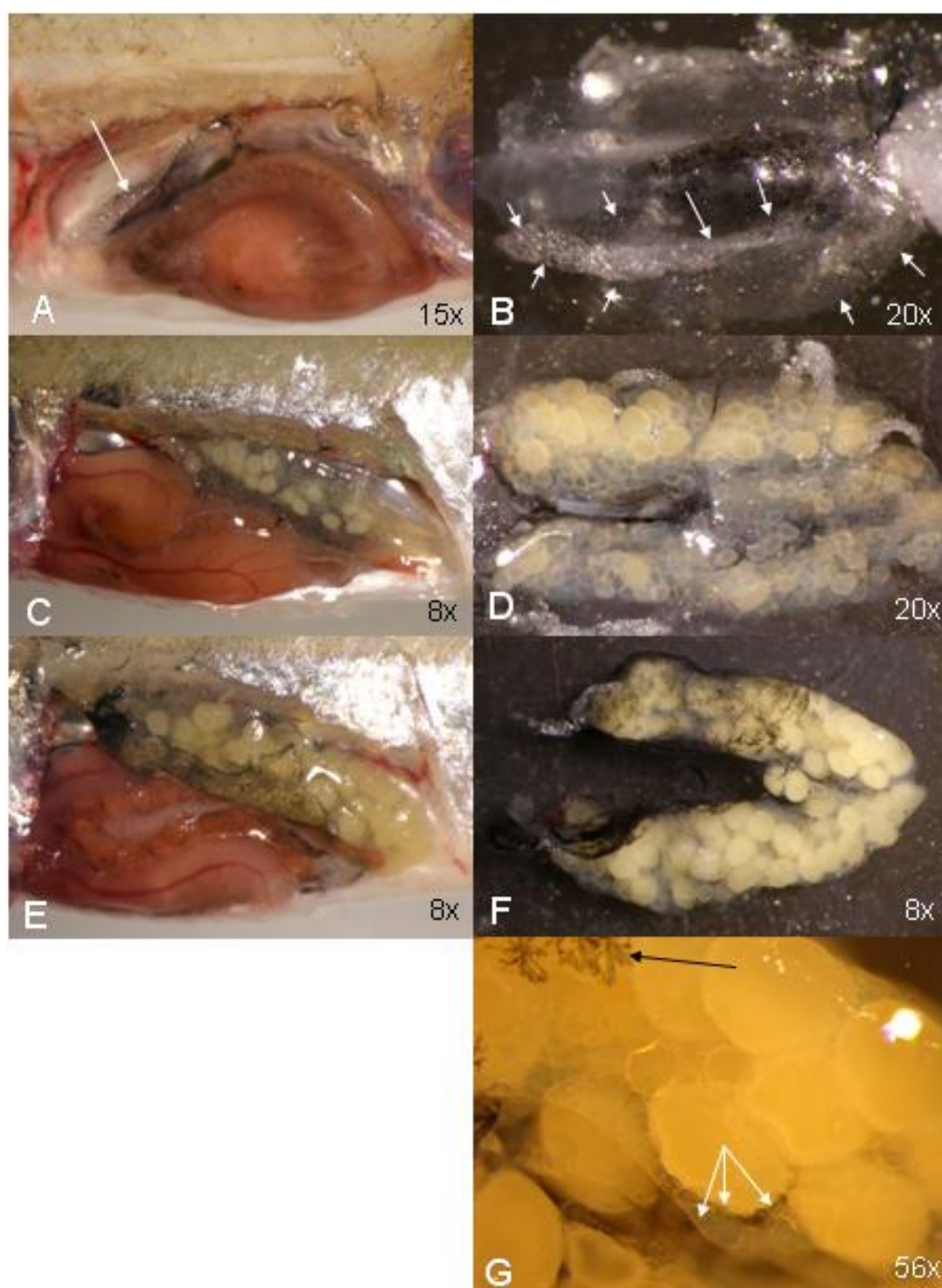


Figura 3. Estágios de maturação gonadal de fêmeas de *Knodus moenkhausii*, coletados mensalmente no Córrego do Cedro, município de Vitória Brasil, SP, de agosto de 2003 a julho de 2004. Na direita inferior de cada foto está especificado o aumento no qual a foto foi tirada. A – localização (vista lateral) do ovário imaturo (indicado pela seta) na cavidade celomática. B – ovário imaturo, delimitado pelas setas. C – localização do ovário em maturação na cavidade celomática. D – ovário em maturação, com ovócitos em diversos tamanhos. E – localização do ovário maduro na cavidade celomática. F – ovário maduro. G – detalhe do ovário maduro; setas brancas indicam a presença de ovócitos pequenos em meio aos grandes e a seta preta indica a presença de melanócitos no mesovário.

A classificação dos estágios de maturação nos machos, apesar de facilmente realizada sob estereomicroscópio, teve que ser alterada em virtude dos resultados obtidos ao examinar as lâminas das gônadas. Ao analisar sob microscopia de luz os testículos previamente classificados como maduros (26,8-37,4 mm CP), em maturação (23,2-32,6 mm CP) e imaturos (15-26,4 mm CP), observamos que todos possuíam muitos espermatozóides (Figura 4). Para certificar que os casos de exemplares imaturos não seriam *outliers*, testículos dos 20 menores exemplares (15-21 mm CP) previamente fixados foram analisados sob microscopia de luz e todos apresentaram espermatozóides, de modo que foi possível concluir que todos os machos coletados encontravam-se maduros. Uma vez que alguns machos apresentavam mais espermatozóides que outros, a redefinição dos estágios de maturação, dada com base em estimativas visuais do espaço testicular ocupado por espermatozóides, incluiu o estágio maduro (i) (espermatozóides ocupando até 50% do espaço testicular), o maduro (ii) (50-75%) e o maduro (iii) (mais que 75%).

A classificação dos estágios imaturo e maduro nas fêmeas permaneceu inalterada após análise dos ovários sob microscopia de luz, ao contrário do estágio “em maturação”, que teve de ser redefinido devido à constatação de ovócitos atrésicos (Figura 5). Esses ovócitos apresentam pequenas invaginações em sua membrana externa e conseqüente perda do formato esférico característico dos ovócitos maduros prontos para serem liberados; trata-se, portanto, de ovócitos que não foram liberados na última desova entrando, assim, em processo de reabsorção. A presença destes ovócitos em ovários caracteriza o estágio de maturação “esgotado”, que não pode ser observado apenas sob estereomicroscópio. Assim sendo, o estágio “em maturação” das fêmeas foi redefinido em intermediário (i) (em maturação, sem ovócitos atrésicos) e intermediário (ii) (esgotado, com ovócitos atrésicos). Apesar da constatação destas duas subdivisões do estágio intermediário, a classificação nas mesmas não foi realizada no presente estudo frente à impraticabilidade do processamento histológico de todo o material analisado (um total de 317 fêmeas).

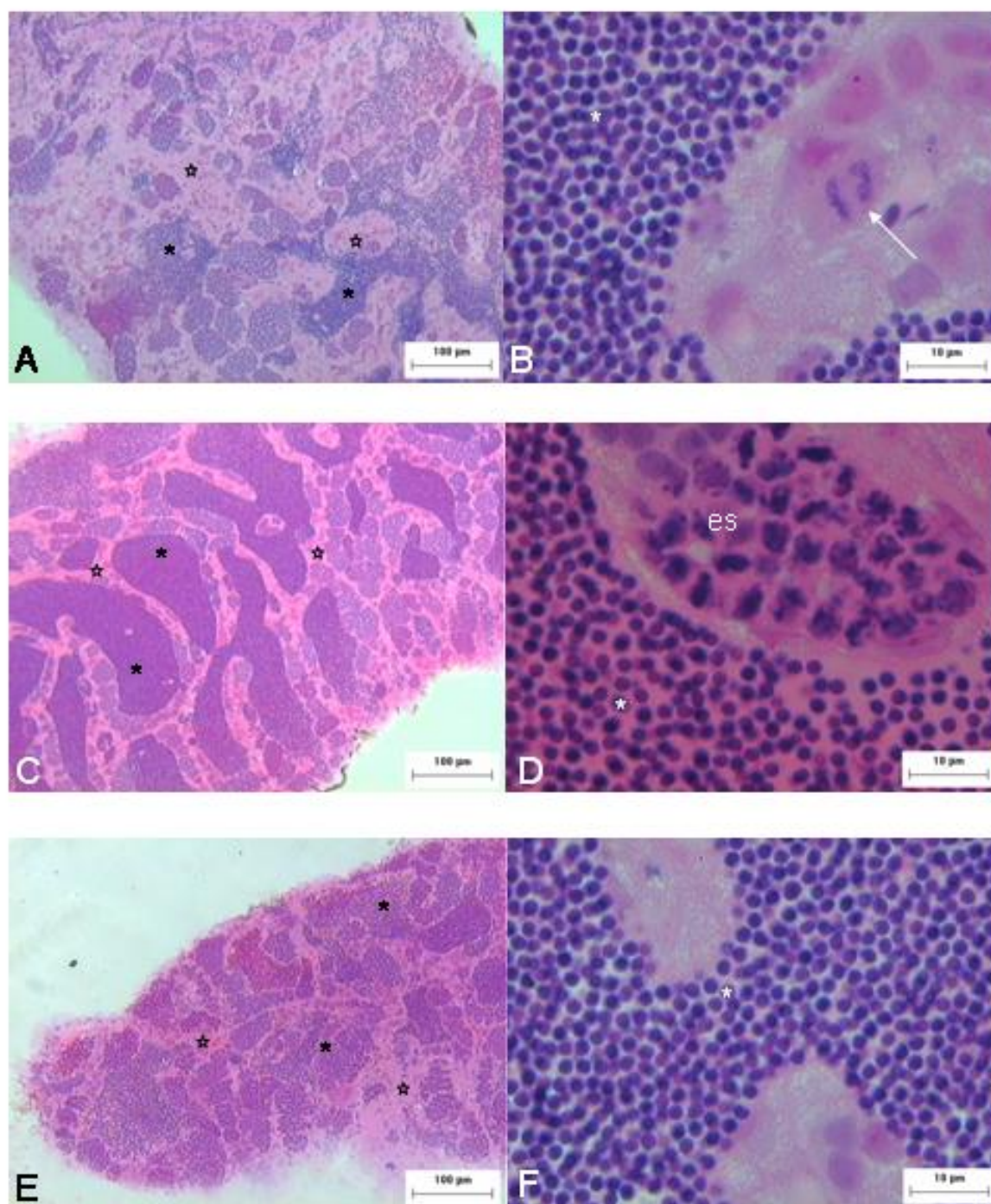


Figura 4. Cortes histológicos de testículos de *Knodus moenkhausii* nas diferentes fases do desenvolvimento. A e B – gônada madura (i). C e D – gônada madura (ii). E e F – gônada madura (iii). A coluna da esquerda evidencia os aspectos da distribuição dos tipos celulares em espermatogênese, espermatozoides no lúmen do ducto espermático (*) e do tecido intersticial (estrela). A coluna da direita demonstra detalhes da morfologia do espermatozoides (*), com núcleo uniformemente corado e com compactação uniforme da cromatina. A seta indica um gonócito em divisão; (es) células de um cisto de espermatócitos.

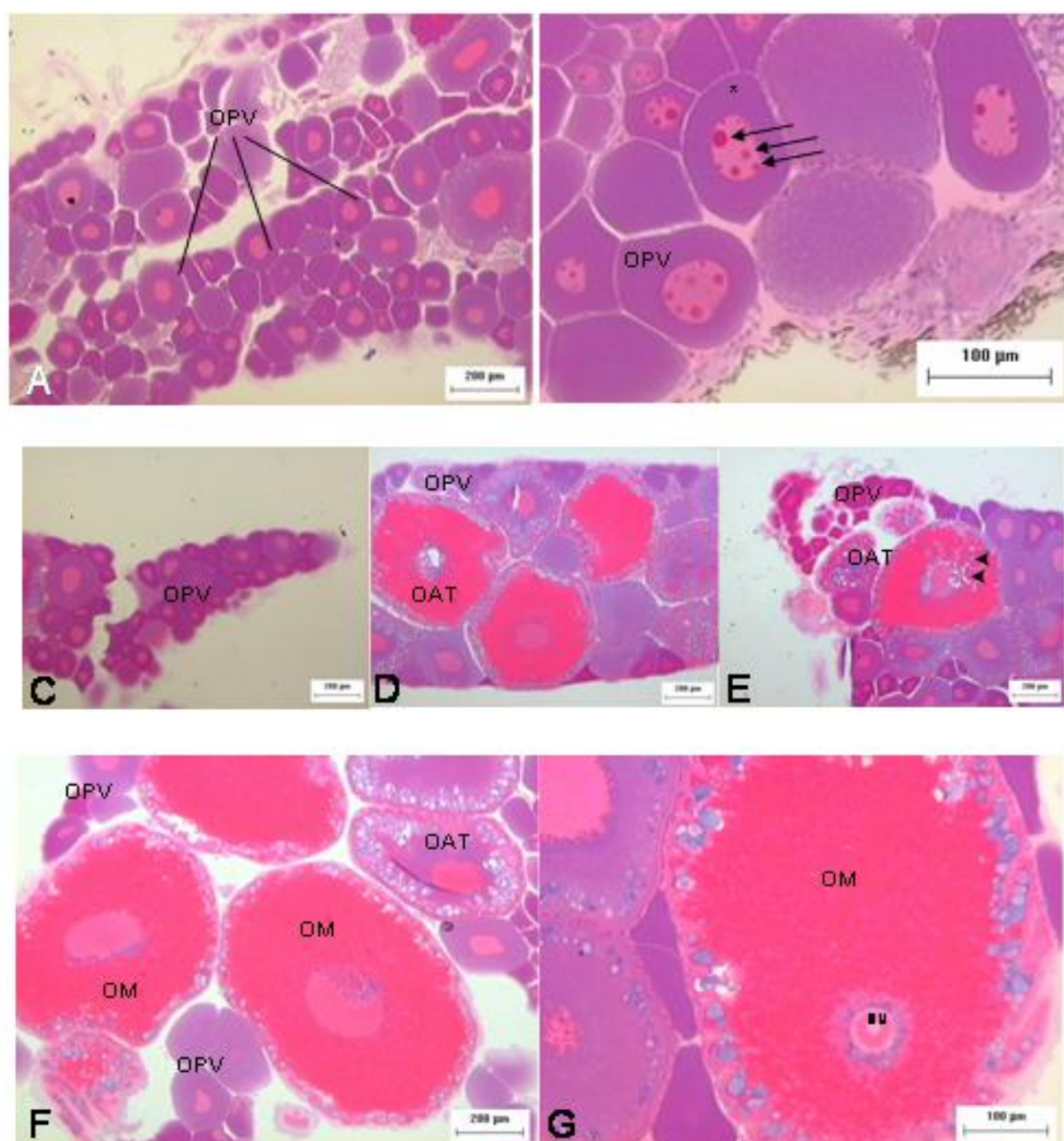


Figura 5. Cortes histológicos de ovários de *Knodus moenkhausii* nas diferentes fases do desenvolvimento. A e B - gônada imatura, iniciando a maturação; as linhas em A indicam ovócitos pré-vitelogênicos (OPV); B é um detalhe deste tipo ovocitário, com alta basofilia citoplasmática (*) e grande quantidade de núcleos (setas). C, D e E - gônada intermediária; C refere-se à porção cranial da gônada e D-E à porção médio-caudal; a gônada apresenta grande quantidade de ovócitos pré-vitelogênicos (OPV) e ovócitos atrésicos (OAT). A atresia folicular é diagnosticada pela presença de um grande dobramento dos envoltórios foliculares e vacuolização citoplasmática (cabeça de seta) pela degradação do vitelo. F e G - gônada madura; G representa um detalhe de um ovócito maduro (OM) em seu núcleo (NU).

A frequência relativa de fêmeas maduras encontra-se significativamente correlacionada tanto com a pluviosidade ($p=0,0048$) (Figura 6) quanto com a temperatura ($p=0,013$) (Figura 7).

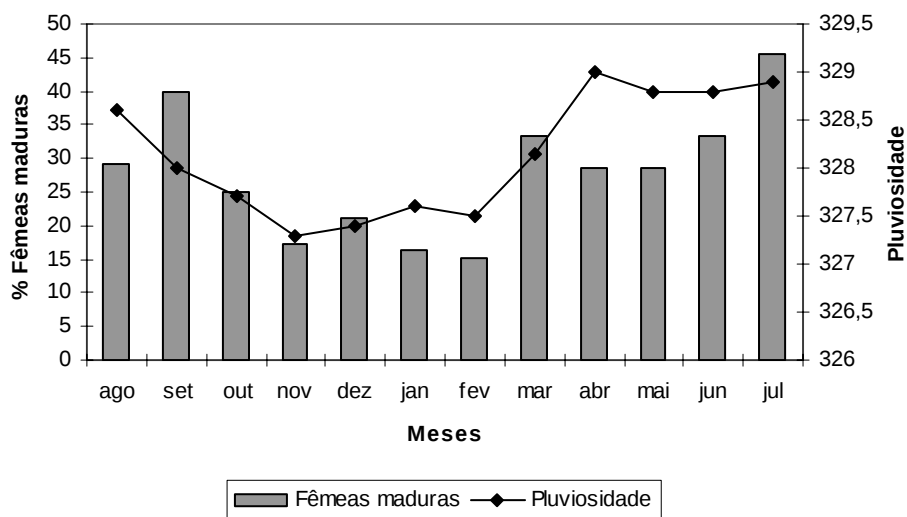


Figura 6. Frequência relativa de fêmeas maduras de *Knodus moenkhausii*, coletadas mensalmente no Córrego do Cedro, município de Vitória Brasil, de agosto de 2003 a julho de 2004, juntamente com a pluviosidade média mensal.

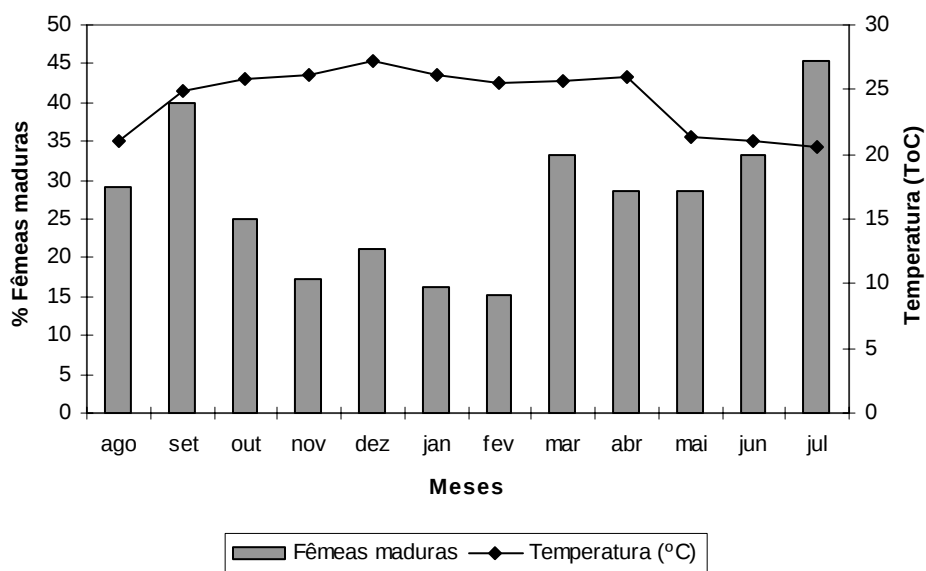


Figura 7. Frequência relativa de fêmeas maduras de *Knodus moenkhausii*, coletadas mensalmente no Córrego do Cedro, município de Vitória Brasil, de agosto de 2003 a julho de 2004, juntamente com a temperatura (°C) média de cada mês de amostragem.

Não houve diferenças significativas na razão sexual quando considerados todos os indivíduos amostrados no ano todo ($p>0,09$), mas a maior proporção de fêmeas foi estatisticamente significativa nos meses de julho a dezembro ($p<0,05$), com exceção de outubro ($p=0,89$).

Os ovócitos das fêmeas foram classificados em quatro fases de desenvolvimento bem distintas, de acordo com os caracteres apresentados na Tabela 1.

Tabela 1. Caracterização morfológica das fases de desenvolvimento ovocitário em fêmeas de *Knodus moenkhausii*.

Fases de desenvolvimento	Diâmetro médio (mm)	Forma	Grau de vitelinização
I	0,04	Variada	Nenhum
II	0,20	Forma esférica rara, mas presente	Inicial
III	0,34	Forma esférica predominante	Avançado
IV	0,47	Esférica	Vitelinizado

O número médio de ovócitos do tipo IV por fêmea madura foi igual a 100, o que denota uma baixa fecundidade total. Contudo, o diâmetro de cada fase ovocitária sofreu poucas modificações ao longo do ano (Figura 8) e as quatro fases foram registradas em todos os meses.

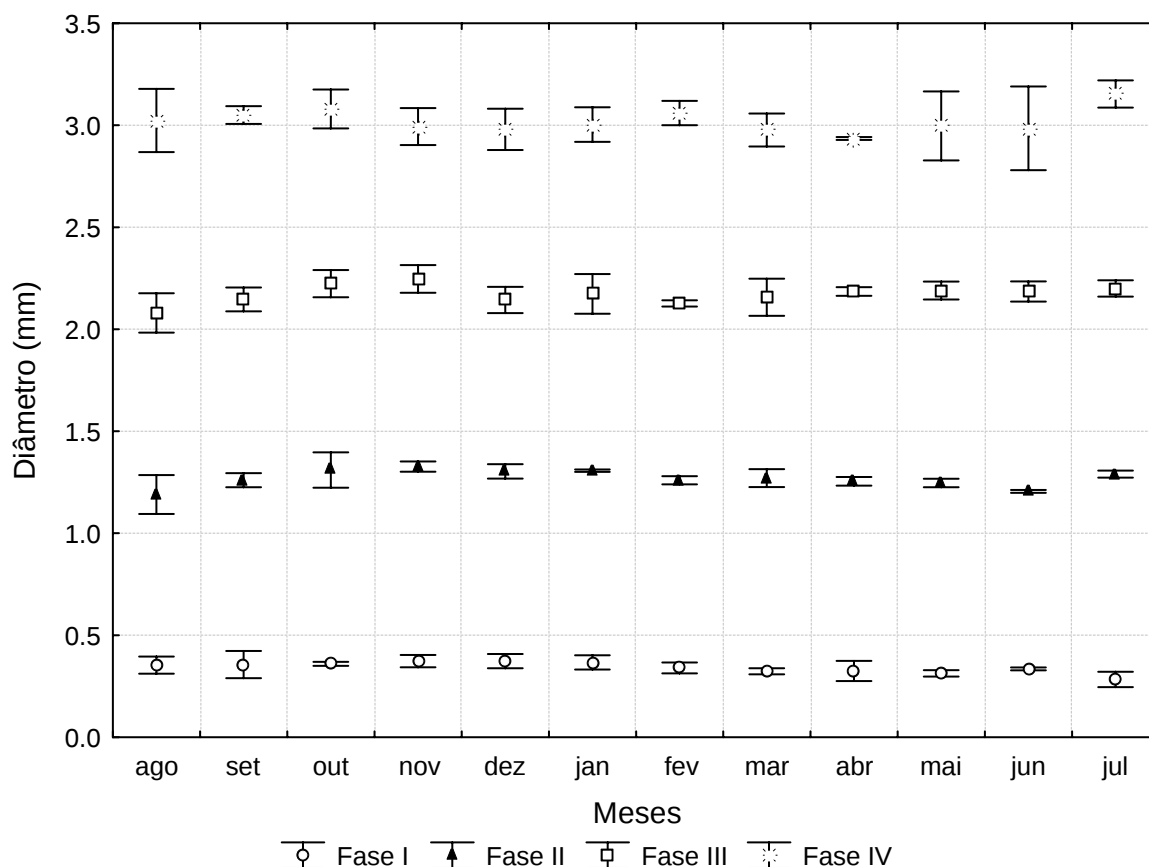


Figura 8. Diâmetro médio ($\pm$ desvio padrão) dos ovócitos de cada fase de desenvolvimento ovocitário em 34 fêmeas maduras ao longo do ano.

A análise de frequência destas fases de desenvolvimento em cada mês do ano (Figuras 9 e 10) mostrou que a porcentagem de ovócitos do tipo I é bem maior do que a dos demais tipos, o que ocasionou na falta de oscilações aparentes da frequência de todas as fases (Figura 9). Entretanto, ao considerar apenas os ovócitos nas fases II, III e IV (Figura 10), é possível notar que à medida que a proporção de ovócitos do tipo IV diminui a do tipo II aumenta, indicando recrutamento ovocitário. O padrão de oscilação da frequência dos ovócitos IV indica que a desova é parcelada., visto que sua proporção aumenta gradativamente, diminuindo bruscamente nos meses de outubro e abril, em que pode ter ocorrido parte da desova.

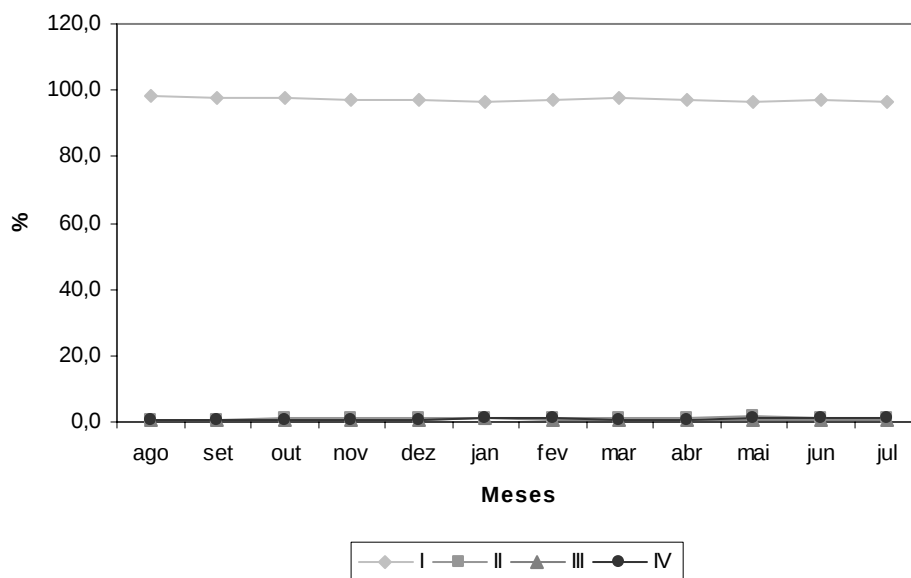


Figura 8. Frequência relativa anual das quatro fases de desenvolvimento ovocitário presentes em fêmeas maduras de *Knodus moenkhausii*, coletados de agosto de 2003 a julho de 2004 no Córrego do Cedro, município de Vitória Brasil, SP.

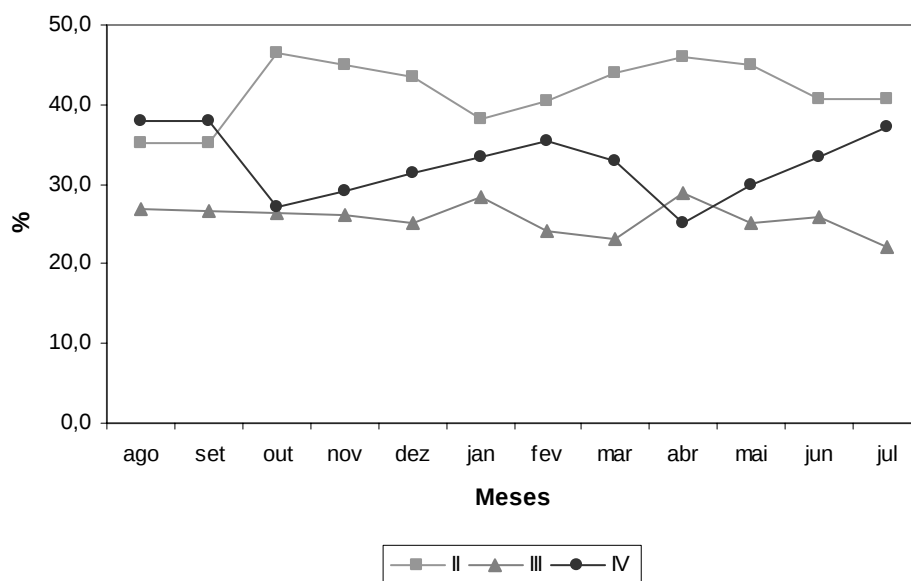


Figura 10. Frequência relativa anual de três fases do desenvolvimento ovocitário presentes em fêmeas maduras de *Knodus moenkhausii*, coletados de agosto de 2003 a julho de 2004 no Córrego do Cedro, município de Vitória Brasil, SP.

O tamanho da menor fêmea madura foi de 24 mm de comprimento padrão e o do menor macho maduro, 15 mm; acima de 15 mm, todos os machos estavam maduros e nenhum macho menor do que este comprimento pôde ser analisado devido às dificuldades de

dissecção de exemplares tão pequenos. O período reprodutivo, definido apenas para as fêmeas - visto que todos os machos estavam maduros – foi determinado pela frequência dos estágios de maturação ao longo dos meses do ano (Figura 11) e se estendeu pelo ano todo, mas com pico de atividade reprodutiva de dezembro a março, coincidindo com o período chuvoso; esta determinação pôde ser confirmada pela presença de jovens em todas as amostragens.

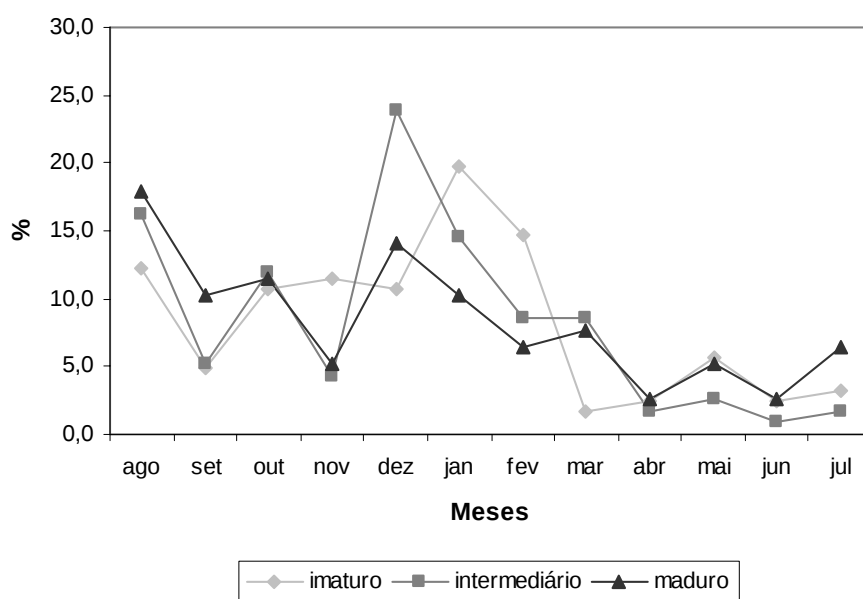


Figura 11. Frequência relativa dos estágios de maturação gonadal (imaturo, intermediário e maduro) de exemplares fêmeas de *Knodus moenkhausii*, coletados mensalmente de agosto de 2003 a julho de 2004 no Córrego do Cedro, município de Vitória Brasil, SP.

DISCUSSÃO

A anatomia das gônadas dos representantes da família Characidae é, de modo geral, semelhante entre as espécies no que diz respeito à posição na cavidade peritoneal, forma e estrutura (Nomura, 1975; Bazzoli et al., 1998; Veregue & Orsi, 2003). De modo geral, *Knodus moenkhausii* segue o padrão descrito para Characidae, mas apresenta um dobramento cranial testicular conspícuo nos machos que a diferencia das demais espécies deste grupo; além disso, a presença deste dobramento eliminou a dificuldade de distinção dos sexos em exemplares com gônadas pouco desenvolvidas, apontada em muitos estudos com outras

espécies não dimórficas (*vide* Veregue & Orsi, 2003). Além da determinação do sexo, a descrição anatômica das gônadas de uma dada espécie é base para a caracterização dos estágios de maturação gonadal, cuja determinação constitui uma ferramenta importante para a descrição dos fenômenos reprodutivos (Vazzoler, 1996). Apesar disso, erros na classificação das gônadas podem ser mais comuns do que se imagina e, de acordo com Dias et al. (1998), uma das formas de reduzir esta possibilidade é o uso preferencial de escalas simplificadas, com número reduzido de estágios.

Na maioria dos estudos sobre reprodução de peixes a classificação das gônadas, geralmente feita em escala macroscópica, se dá de acordo com características como tamanho, coloração, textura, pressão para rompimento e irrigação, que são avaliadas em espécimes frescos (Manriquez et al., 1988; Garutti, 1989; Bruschi Jr et al., 1997; Bazzoli et al., 1998; Araújo & Garutti, 2002; Mazzoni et al., 2002), evitando que a influência do processo de fixação possa comprometer a eficácia das identificações de determinados estágios de desenvolvimento gonadal, especialmente o esgotado. Em *K. moenkhausii* foi observado que nem mesmo em material fresco esse estágio foi identificado, mas somente no nível histológico em que foram registrados ovócitos atresícos. Este tipo ovocitário caracteriza o estágio esgotado (Caramaschi & Godinho, 1982) e é macroscopicamente indetectável em espécies com desovas múltiplas (Dias et al., 1998), uma vez que ovócitos atresícos podem estar presentes até mesmo nos estágios de desenvolvimento gonadal mais adiantados (Barros & Santos, 1996).

Problemas na classificação das gônadas analisadas somente em nível macroscópico, como o explanado acima, também permeiam a definição dos estágios de maturação nos machos. De acordo com Kramer (1978), é muito difícil definir, macroscópica e apuradamente, os estágios de maturação para machos de espécies que não apresentam caracteres sexuais secundários. No caso de *K. moenkhausii*, ganchos nas nadadeiras – uma característica de muitos machos da família Characidae (Weitzman & Malabarba, 1998) – estavam presentes apenas nos maiores machos e ausentes em machos maduros e pequenos, não podendo esta característica, portanto, ser adicionalmente empregada na definição dos estágios de maturação, de modo que as análises histológicas foram de fundamental importância para a determinação correta desses estágios.

Uma vez que todos os machos encontravam-se maduros, a ausência de correlação entre os mesmos e a pluviosidade e temperatura foi esperada, assim como a correlação significativamente positiva entre as mesmas variáveis e a proporção de fêmeas maduras. Garutti (1988) observou que o período reprodutivo de muitas espécies de água doce corresponde à época quente e chuvosa do ano, concluindo que estas variáveis exercem influência no desencadeamento do processo reprodutivo pelo amadurecimento das gônadas, uma afirmação corroborada por Lampert et al. (2004). Outros autores, por sua vez, atribuem a disponibilidade de alimento como o principal fator que desencadeia esse processo (Braga, 1990; Vazzoler & Menezes, 1992), mas visto que o aumento do volume de água dos riachos na estação chuvosa pode levar a uma maior disponibilidade de alimento, mudanças nas condições ambientais no início da estação chuvosa podem levar ao início do comportamento reprodutivo (Alkins-Koo, 2000). Para *K. moenkhausii*, os fatores que desencadeiam a reprodução são pouco evidentes, pois a espécie se reproduz durante o ano todo, apesar de apresentarem um pico reprodutivo na estação chuvosa que explicaria a correlação das fêmeas maduras com temperatura e pluviosidade. Nomura (1975) também correlacionou a maior proporção de fêmeas maduras com temperatura e pluviosidade, mas o fez através da determinação do período em que os valores do índice gônado-somático (IGS), calculado para os peixes analisados, eram maiores.

O índice gônado-somático (IGS) é uma das ferramentas mais amplamente empregadas à determinação dos estágios de maturação gonadal (Vazzoler, 1996). Apesar de alguns autores atribuírem grande importância a este índice (Bazzoli et al., 1998) que varia de acordo com o tamanho das gônadas, o mesmo é de difícil aplicação em espécies de porte muito pequeno (vide Alkins-Koo, 2000) e, uma vez que algumas espécies de peixes tropicais podem liberar somente alguns ovos por vez durante um longo período (Lowe-McConnell, 1999), o peso da gônada não poderia ser usado para inferir acerca da condição reprodutiva da fêmea (Kramer, 1978).

No estudo de Mazzoni & Caramaschi (1997) a análise mensal dos estágios de maturação gonadal mostrou-se um indicador mais preciso do que o IGS e, no presente estudo, se a definição dos estágios de maturação fosse baseada somente neste índice, ovócitos atresícos e espermatozóides não seriam detectados e a classificação não estaria correta, o que

leva ao questionamento do emprego dessa técnica. É importante salientar que a presença de jovens também deve ser avaliada para certificar que a espécie está se reproduzindo, pois a observação de fêmeas maduras por si só pode levar a erro uma vez que, se as condições não permitirem, a desova pode não ser efetivada seus ovócitos podem não ser liberados e entrar em processo de reabsorção (Suzuki & Agostinho, 1997).

No que diz respeito à razão sexual, a proporção sexual clássica em peixes é 1:1 e as explicações para esta razão são dadas em termos de investimento de cada sexo no processo reprodutivo (Krebs & Davies, 1996). De fato, esta razão sexual é encontrada em muitos estudos com peixes realizados ao longo de um ano (Mazzoni & Caramaschi, 1995; Mazzoni et al., 2000; Casatti, 2003; Gurgel, 2004) e *K. moenkhausii* não foi exceção; apesar disso, quando calculada a razão sexual mês a mês para a espécie, foi possível observar uma maior proporção de fêmeas na grande maioria dos meses. Nesse contexto, é comum encontrar desvios da razão sexual (Manriquez et al., 1988; Aranha et al., 1993; Amaral et al., 1998; Mazzoni et al., 2002), tanto para os machos como para as fêmeas. No caso das fêmeas, o desvio da razão sexual pode ser explicado por sua maior susceptibilidade à captura devido ao maior peso da gônada quando madura (Gurgel, 2004); no caso de ambos os sexos, desvios podem ser explicados pela influência de fatores ambientais (Wootton, 1998) ou por alterações no suprimento alimentar (Nikolsky, 1963); alguns autores registraram a predominância de machos em represas e rios oligotróficos e de fêmeas em locais com alimento abundante (Lopes et al., 2000). Conforme constatado por Ceneviva-Bastos & Casatti (2007), *K. moenkhausii* é uma espécie generalista quanto ao hábito alimentar e explora uma grande amplitude de recursos de modo que, mesmo ocupando riachos com diferentes graus de degradação, recursos alimentares dificilmente seriam escassos, o que, de acordo com as afirmações acima citadas de Nikolsky (1963) e Lopes et al. (2000), explicaria a maior proporção de fêmeas nos meses observados.

Em todos os meses de estudo, os ovários nos três estágios de maturação apresentaram uma elevada frequência de ovócitos do tipo I que podem representar uma reserva para posterior recrutamento em espécies com desova múltipla (Lampert et al., 2004). A desova múltipla pode ser vista como um mecanismo para compensar a elevada mortalidade no início da vida em espécies com baixa fecundidade (Vazzoler & Meneses, 1992) como *K.*

moenkhausii, que apresenta fecundidade bem menor do que a maioria dos Tetragonopterinae, como por exemplo *Bryconamericus iheringii* (930 ovócitos em média cf. Lampert et al., 2004), *Astyanax bimaculatus* (média de 9000 ovócitos cf. Santos et al., 1996; 6364 ovócitos cf. Alkins-Koo, 2000; 700 a 3200 ovócitos cf. Vazzoler & Menezes, 1992), *Astyanax affinis* (1000-6500 ovócitos cf. Vazzoler & Menezes, 1992), *Hemigrammus unilineatus* (média de 787 ovócitos cf. Alkins-Koo, 2000) e *Astyanax fasciatus* (600-1000 ovócitos cf. Vazzoler & Menezes, 1992). É importante ressaltar que alguns dos trabalhos acima citados não determinaram o tipo de desova das espécies em questão, apesar de tratar-se de um aspecto da biologia reprodutiva que influencia os valores de fecundidade, conforme explicado adiante.

A fecundidade pode apresentar variações entre períodos reprodutivos consecutivos e entre indivíduos do mesmo tamanho no mesmo período reprodutivo, além das variações interespecíficas, podendo ser considerada uma característica instável (Vazzoler, 1996) e também pode variar de acordo com a disponibilidade de alimento, tipo de desova, idade de primeira maturação, temperatura, latitude e/ou cuidado parental (Nikolsky, 1963). Mesmo com tais variações, parece haver um consenso acerca da elevada fecundidade em espécies com desova total, porte grande, migratórias, com fecundação externa e período reprodutivo curto (Winemiller, 1989; Winemiller & Rose, 1992; Vazzoler & Menezes, 1992; Alkins-Koo, 2000) e da baixa fecundidade em espécies com desova múltipla ou parcelada, não migratórias, inseminadoras, de pequeno porte, com longo período reprodutivo, cuidado parental, e ovos grandes (Adebisi, 1987; Mazzoni & Caramaschi, 1995; Santos et al., 1996; Bruschi Jr et al., 1997; Azevedo et al., 2000; Araújo & Garutti, 2002; Pagury, 2002). Apesar desta variabilidade, a principal razão para a determinação da fecundidade em peixes é avaliar seu potencial reprodutivo (Vazzoler, 1996) e, conseqüentemente, sua exploração e manejo (Adebisi, 1987), mesmo sendo difícil afirmar se estas estimativas de fecundidade, em espécies com desova parcelada, se referem a um ou mais lotes (Vazzoler & Menezes, 1992).

Alguns autores relacionam a baixa fecundidade a espécies com cuidado parental (Adebisi, 1987; Mazzoni & Caramaschi, 1995; Mazzoni et al., 2000), mas não há indícios de que *K. moenkhausii* apresente tal comportamento; a baixa fecundidade da espécie pode estar relacionada ao seu pequeno tamanho corporal, que limitaria o número de ovos que poderiam ser produzidos a qualquer momento (Fialho et al., 1998; Silvano et al., 2003). Pode ser

atribuída também à ocorrência de desova múltipla, constatada pela presença de ovócitos I, II, III e IV em todos os meses do ano, com desenvolvimento assincrônico.

A desova múltipla é de fundamental importância para peixes de pequeno porte por permitir um aumento considerável na fecundidade, que não seria possível de outro modo por limitações de tamanho, resultando em um aumento na probabilidade de sobrevivência da prole pela postura de um maior número de ovócitos, o que explicaria a grande abundância da espécie em questão (Nikolsky, 1963). Em peixes como *K. moenkhausii*, a desova múltipla pode ser vista como uma adaptação para reprodução em ambientes de riachos, variáveis e susceptíveis a perturbações naturais ou de origem antrópica, como enxurradas, assoreamentos, acúmulo de predadores, dentre outros (Garutti, 1989), podendo garantir uma maior taxa de sobrevivência de ovos e larvas (Amaral et al., 1998). Assim, se uma desova não fosse bem sucedida, haveria outras no mesmo período reprodutivo, aumentando as chances de sobrevivência da espécie naquele ambiente (Garutti, 1989). Nesse contexto, a ocorrência de desova múltipla na espécie representa pelo menos uma parte das explicações para sua elevada abundância nos riachos dessa região.

Um segundo fator capaz de explicar a elevada abundância da espécie seria a reprodução ao longo de todo o ano, com pico na estação chuvosa, evidenciada pela presença de jovens em todos os meses, indicando um recrutamento eficaz da espécie. A ocorrência de reprodução ao longo de todo o ano parece ser comum quando se trata de peixes neotropicais (Menezes & Caramaschi, 1994; Suzuki & Agostinho, 1997; Bazzoli et al., 1998; Mazzoni et al., 2000, 2002; Araújo & Garutti, 2002; Casatti, 2003; Santos et al., 2004), mas outros estudos constataam que esses peixes apresentam período reprodutivo longo durante somente parte do ano (Manriquez et al., 1988; Braga, 1990; Mazzoni & Caramaschi, 1997; Amaral et al., 1998; Gurgel, 2004); além disso, espécies de pequeno porte também tendem a um longo período reprodutivo (Kramer, 1978).

O período reprodutivo longo é uma característica de espécies de peixes neotropicais e constitui um componente crítico na história de vida de um organismo (Nikolsky, 1963), que pode ser influenciado pelo ambiente físico, pela disponibilidade de alimento e por fatores bióticos (Kramer, 1978). Ainda, o extenso período reprodutivo de *K. moenkhausii* poderia ser visto como uma compensação para flutuações imprevisíveis do ambiente, resultando em uma

estratégia eficaz na produção de futura prole (Veregue & Orsi, 2003), algo comum em riachos neotropicais, que geralmente apresentam grandes e rápidas mudanças na dinâmica hidrológica ao longo das estações do ano. Nesse contexto, é possível inferir que o período reprodutivo é uma resposta a condições ambientais (Garutti, 1988; Lowe McConnel, 1999; Cernelós & Benedito-Cecilio, 2002) e que estudos como os de Garutti (1989) e Godinho et al. (1997) são exemplos desta resposta, visto que o período reprodutivo das espécies estudadas pelos autores variou de entre locais com diferentes características; apesar disso, é importante salientar que a estratégia reprodutiva de uma determinada espécie também pode se dar em função de fatores intrínsecos (vide Alkins-Koo, 2000 para exemplos).

O efeito das mudanças ambientais se dá principalmente nas taxas de crescimento e mortalidade dos peixes e pode refletir em um dos mais importantes aspectos da biologia reprodutiva de uma determinada espécie: a idade ou comprimento de primeira maturação, cuja determinação pode ser dada através de dois métodos (Wooton, 1998). O método mais comumente utilizado é o L50, dado pelo tamanho no qual 50% dos indivíduos iniciam o processo reprodutivo (Vazzoler, 1996); apesar disso, este método tem sido questionado em função da dificuldade de distinção de peixes imaturos e adultos em repouso e, por isso, alguns autores adotam como o comprimento de primeira maturação o comprimento do menor exemplar capturado com gônadas maduras (Godinho et al., 1997; Suzuki & Agostinho, 1997). O problema no emprego deste outro método é que o menor indivíduo maduro pode ser um *outlier*, o que poderia levar ao erro na determinação do comprimento de primeira maturação (Mazzoni et al., 2000). Apesar de não haver consenso acerca do método mais apropriado, Veregue & Orsi (2003) aplicaram as duas metodologias para esta determinação e verificaram que não houve diferenças significativas no tamanho de primeira maturação calculado pelo L50 e pelo menor maduro, de modo que ambas as metodologias podem ser aplicadas com sucesso. No caso de *K. moenkhausii*, o comprimento do menor indivíduo maduro, tanto para os machos como para as fêmeas foi próximo do comprimento de outros indivíduos maduros, não se sendo, portanto, *outliers*, de modo que este método mostrou-se confiável para a estimativa da primeira maturação.

Os machos da espécie atingiram a maturidade com tamanho significativamente menor (com 33% do comprimento assintótico) do que as fêmeas (com 53%). De acordo com

Agostinho et al. (1991, *apud* Cruz et al., 1996), a maioria das espécies de peixes tropicais alcança a primeira maturação sexual com cerca de 40-50% do comprimento assintótico; contudo, é importante ressaltar que quando uma espécie de porte médio, como *Pygocentrus nattereri* (que chega a 35 cm CP, cf. Reis et al. 2003), atinge a maturidade (com 40% de seu comprimento assintótico, cf. Cruz et al., 1996), seu comprimento é muito maior que aquele dos alevinos da espécie, ao passo que quando um peixe de pequeno porte, como *K. moenkhausii*, atinge este comprimento, seu tamanho é próximo ao tamanho de um alevino, de modo que se torna difícil determinar quais indivíduos são, de fato, adultos. No caso do presente estudo, machos da espécie atingiram a maturidade com 33% do comprimento assintótico e muitos exemplares maduros (com 15-19 mm CP) ainda apresentavam a linha de sutura abdominal, característica de jovens. Assim sendo, as características macroscópicas (inclusive as gônadas) destes machos indicam que são jovens mas, microscopicamente, a presença de espermatozóides nos testículos indica que são adultos. Análises dos tecidos ósseos destes exemplares estão em andamento para elucidar se esta seria uma espécie neotênica ou se os machos apresentam um amadurecimento gonadal precoce.

Em grande parte dos estudos, os machos geralmente atingem a maturidade com comprimentos menores do que as fêmeas (Suzuki & Agostinho, 1997; Araújo & Garutti, 2002; Cernelós & Benedito-Cecilio, 2002; Mazzoni et al., 2002; Casatti, 2003); em alguns casos, as fêmeas atingem a maturidade com tamanho menor do que machos (Mazzoni et al., 2000) e, em outros, ambos atingem a maturidade com o mesmo tamanho (Mazzoni & Caramaschi, 1995; Amaral et al., 1998; Mazzoni & Petito, 1999), de modo que variações no tamanho de primeira maturação podem depender de vários fatores, tais como disponibilidade de alimento e capacidade de alocação de recursos para a reprodução (Mazzoni & Caramaschi, 1995; Mazzoni et al., 2000).

Assim sendo, *K. moenkhausii* é uma espécie que, apesar de sua baixa fecundidade, apresenta desova múltipla ao longo de todo o ano, com fêmeas que têm grandes estoques de ovogônias (com recrutamento rápido) e machos com desenvolvimento gonadal precoce. Tais atributos de história de vida, juntamente com a presença de jovens no ano todo e com a grande abundância da espécie nos locais onde ocorre, permitem que a mesma seja classificada como

oportunista (*sensu* Winemiller, 1989) quanto à estratégia reprodutiva e provavelmente respondem por seu sucesso mesmo em ambientes perturbados (Winemiller & Rose, 1992).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adebisi, A. A. 1987. The relationship between the fecundities, gonado-somatic indices and egg sizes of some fishes of Ogun River, Nigeria. *Archives of Hydrobiology*, 111(1): 151-156.
- Alkins-Koo, M. 2000. Reproductive timing of fishes in a tropical intermittent stream. *Environmental Biology of Fishes*, 57: 49-66.
- Amaral, M. F., Aranha, J. M. R. & M. S. Menezes. 1998. Reproduction of the freshwater catfish *Pimelodella pappenheimi* in southern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna & Environment*, 33: 106-110.
- Aranha, J. M. R., Caramaschi, E. P. & U. Caramaschi. 1993. Ocupação espacial, alimentação e época reprodutiva de duas espécies de *Corydoras* Lacépède (Siluroidei, Callichthyidae) coexistentes no Rio Alambari (Botucatu, São Paulo). *Revista Brasileira de Zoologia*, 10(3): 453-466.
- Araújo, R. B. & V. Garutti. 2002. Biologia reprodutiva de *Aspidoras fuscoguttatus* (Siluriformes, Callichthyidae) em um riacho de cabeceira da bacia do Alto Rio Paraná. *Iheringia, Série Zoologia*, 92(4): 89-98.
- Ayres, M., Ayres, M. Jr., Ayres, D. L. & A. S. Santos. 2003. BioEstat 3.0: Aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas. Sociedade Civil Mamirauá, 290p.
- Azevedo, M. A., Malabarba, L. R. & C. B. Fialho. 2000. Reproductive biology of the inseminating Glandulocaudinae *Diapoma speculiferum* (Teleostei: Characidae). *Copeia*, 4: 983-989.
- Barros, L. N. V. & G. B. Santos. 1996. Fecundity and spawning aspects of dogfish *Acestrorhynchus britskii* Menezes, 1969 (Teleostei, Characidae). *Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia*, 48(1): 93-100.
- Bazzoli, N., Mesquita, T. L., Santos, G. B. & E. Rizzo. 1998. Análise comparativa da reprodução de *Astyanax bimaculatus* (Pisces: Characidae) nos reservatórios de Furnas, Marimbondo e Itumbiara. *BIOS*, 6(6): 99-112.

- Braga, F. M. S. 1990. Aspectos da reprodução e alimentação de peixes comuns em um trecho do Rio Tocantins entre Imperatriz e Estreito, Estados do Maranhão e Tocantins, Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, 56(2): 547-558.
- Bruschi Jr., W., Peret, A. C., Verani, J. R. & C. B. Fialho. 1997. Reprodução de *Loricariichthys anus* (Valenciennes, 1840) da lagoa Emboaba, Osório, RS, Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, 57(4): 677-685.
- Caramaschi, E. P., Godinho, H. M. & F. Foresti. 1982. Reprodução de *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) (Teleostei, Erythrinidae) na represa do Rio Pardo (Botucatu, SP). I. Histologia e escala de maturação do ovário. *Revista Brasileira de Biologia*, 42(3): 635-640.
- Carnelós, R. S. & E. Benedito-Cecilio. 2002. Reproductive strategies of *Plagioscion squamosissimus* Heckel, 1840 (Sciaenidae) in the Itaipu reservoir, Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 45(3): 317-324.
- Casatti, L. 2003. Biology of a catfish, *Trichomycterus* sp. (Pisces, Siluriformes), in a pristine stream in the Morro do Diabo state park, Southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 38(2): 105-110.
- Casatti, L., Carvalho, F. R., Veronezi Jr., J. L. & D. R. Lacerda. 2006. Reproductive biology of the neotropical superfetaceous *Pamphorichthys hollandi* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). *Ichthyological Explorations of Freshwaters*, 17(1): 59-64.
- Castro, R. M. C. 1999. Evolução da ictiofauna de riachos sul-americanos: padrões gerais e possíveis processos casuais. Pp. 139-155 in Caramaschi, É. P., Mazzoni, R. & P. R. Peres-Neto (Eds.). *Ecologia de peixes de riachos. Série Oecologia Brasiliensis*, v. VI. PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro, 276p.
- Ceneviva-Bastos, M. & L. Casatti. 2007. Oportunismo alimentar de *Knodus moenkhausii* (Teleostei, Characidae): uma espécie abundante em riachos do sistema do Alto Paraná no Estado de São Paulo. *Iheringia, Série Zoologia*: no prelo.
- Cruz, A. M. G., Sato, Y., Rizzo, E., Santos, G. B. & N. Bazzoli. 1996. Maturação sexual da piranha *Pygocentrus piraya* (Cuvier, 1820) (Pisces, Characidae) na represa de Três Marias, Minas Gerais. *BIOS*, 4(4): 17-21.

- Dias, J. F., Peres-Rios, E., Chaves, P. T. C. & C. L. B. Rossi-Wongtschowski. 1998. Análise macroscópica dos ovários de teleósteos: problemas de classificação e recomendações de procedimentos. *Revista Brasileira de Biologia*, 58(1): 55-69.
- Fialho, C. B., Schifino, L. C. & J. R. Verani. 1998. Biologia reprodutiva de *Oligosarcus jenynsii* (Characiformes, Characidae) da Lagoa das Custódias, Tramandaí, Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 15(3): 775-782.
- Garutti, V. 1988. Distribuição longitudinal da ictiofauna em um córrego da região noroeste do Estado de São Paulo, bacia do Rio Paraná. *Revista Brasileira de Biologia*, 48(4): 747-759.
- Garutti, V. 1989. Contribuição ao conhecimento reprodutivo de *Astyanax bimaculatus* (Ostariophysi, Characidae), em cursos de água da bacia do Rio Paraná. *Revista Brasileira de Biologia*, 49(2): 489-495.
- Godinho, H. P., Santos, G. B. & E. C. Assis. 1997. Some aspects of the reproduction of female corvine fish *Plagioscion squamosissimus* Heckel, 1840 (Sciaenidae) in a reservoir of southeastern Brazil. *Tropical Freshwater Biology*, 6: 17-26.
- Gurgel, H. C. B. 2004. Estrutura populacional e época de reprodução de *Astyanax fasciatus* (Cuvier) (Characidae, Tetragonopterinae) do Rio Ceará Mirim, Poço Branco, Rio Grande do Norte, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 21(1): 131-135.
- IPT (Instituto de Pesquisas Tecnológicas do Estado de São Paulo). 2000. Diagnóstico da situação atual dos recursos hídricos e estabelecimento de diretrizes técnicas para a elaboração do Plano da Bacia Hidrográfica do São José dos Dourados. Comitê da Bacia Hidrográfica do São José dos Dourados e Fundo Estadual de Recursos Hídricos, São Paulo.
- Kramer, D. L. 1978. Reproductive seasonality in the fishes of a tropical stream. *Ecology*, 59(5): 976-985.
- Krebs, J. R. & N. B. Davies. 1996. Introdução à ecologia comportamental. Atheneu Editora, São Paulo, 420p.
- Lampert, V. R., Azevedo, M. A. & C. B. Fialho. 2004. Reproductive biology of *Bryconamericus iheringii* (Ostariophysi: Characidae) from rio Vacaí, RS, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 2(4): 209-215.

- Lopes, C. A., Benedito-Cecilio, E. & A. A. Agostinho. 2000. The reproductive strategy of *Leporinus friderici* (Characiformes, Anostomidae) in the Paraná river basin: the effect of reservoirs. *Revista Brasileira de Biologia*, 60(2): 255-266.
- Lowe-McConnell, R. H. 1999. Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais. EDUSP, São Paulo, 534p.
- Manriquez, A., Huaquín, L., Arellano, M. & G. Arratia. 1988. Aspectos reproductivos de *Trichomycterus areolatus* Valenciennes, 1846 (Pisces: Teleostei: Siluriformes) em Río Angostura, Chile. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 23(2): 89-102.
- Mazzoni, R. & E. P. Caramaschi. 1995. Size structure, sex ratio and onset of sexual maturity of two species of *Hypostomus*. *Journal of Fish Biology*, 47: 841-849.
- Mazzoni, R. & E. P. Caramaschi. 1997. Observations on the reproductive biology of female *Hypostomus luetkeni* Lacépède 1803. *Ecology of Freshwater Fish*, 6: 53-56.
- 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*, 4(4):455-462.
- Mazzoni, R., Petito, J. & J. C. Miranda. 2000. Reproductive biology of *Genidens genidens*, a catfish from the Maricá lagoon, RJ. *Ciência e Cultura*, 52 (2): 121-126.
- Mazzoni, R., Caramaschi, E. P. & N. Fenerich-Verani. 2002. Reproductive biology of a Characidiinae (Osteichthyes, Characidae) from the Ubatiba river, Maricá – RJ. *Brazilian Journal of Biology*, 62(3): 487-494.
- 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. London Academic Press, London, 351p.
- Nimer, E. 1989. Climatologia do Brasil. IBGE, Rio de Janeiro, 421p.
- Nomura, H. 1975. Fecundidade, maturação e índice gônado-somático de lambaris do gênero *Astyanax* Baird & Girard, 1854 (Osteichthyes, Characidae), relacionados com fatores ambientais. *Revista Brasileira de Biologia*, 35(4): 775-798.
- Pagury, D. 2002. Reproductive strategies of fishes in a tropical temporary stream of the Upper Senegal basin: Baoulé River in Mali. *Aquatic Living Resources*, 15: 25-35.

- Reis, R. E., Kullander, S. O. & C. J. Ferraris Jr. (Orgs.). 2003. Check list of the freshwater fishes of South and Central America. EDIPUCRS, Porto Alegre, 729p.
- Santos, G. B., Barros, L. N. V. & M. U. Menezes. 1996. Fecundity of the *Astyanax bimaculatus* (Reinhardt, 1874) (Teleostei, Characidae) from upper Rio São Francisco basin, Brazil. Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia, 48(1): 101-108.
- Santos, J. E., Bazzoli, N., Rizzo, E. & G. B. Santos. 2004. Reproduction of the cavefish *Iheringichthys labrosus* (Lütken) (Pisces, Siluriformes) in Furnas reservoir, Minas Gerais, Brazil. Revista Brasileira de Zoologia, 21(2): 193-200.
- Silvano, J., Oliveira, C. L. C., Fialho, C. B. & H. C. B. Gurgel. 2003. Reproductive period and fecundity of *Serrapinus piaba* (Characidae: Cheirodontinae) from the rio Ceará Mirim, Rio Grande do Norte, Brazil. Neotropical Ichthyology, 1(1): 61-66.
- Suzuki, H. I. & A. A. Agostinho. 1997. Reprodução de peixes do reservatório de Segredo. Pp 163-181 in Agostinho, A. A. & L. C. Gomes. Reservatório de Segredo: bases ecológicas para o manejo. Editora da Universidade Estadual de Maringá, 387p.
- Vazzoler, A. E. A. M. 1996. Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática. Editora da Universidade Estadual de Maringá, Maringá, 169p.
- Vazzoler, A. E. A. M. & N. A. Menezes. 1992. Síntese de conhecimentos sobre o comportamento reprodutivo dos Characiformes da América do Sul (Teleostei, Ostariophysi). Revista Brasileira de Biologia, 52(4): 627-640.
- Veregue, A. M. L. & M. L. Orsi. 2003. Biologia reprodutiva de *Astyanax scabripinnis paranae* (Eigenmann) (Osteichthyes, Characidae), do Ribeirão das Marrecas, bacia do Rio Tibagi, Paraná. Revista Brasileira de Zoologia, 20(1): 97-105.
- Weitzman, S. H. & L. R. Malabarba. 1998. Perspectives about the phylogeny and classification of the Characidae (Teleostei: Characiformes). Pp 161-170 in Malabarba, L. R., Reis, R. E., Vari, R. P., Lucena, Z. M. S. & C. A. S. Lucena (eds.). Phylogeny and classification of neotropical fishes. EDIPUCRS, Porto Alegre, 603p.
- Winemiller, K. O. 1989. Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. Oecologia, 81: 225-241.

- Winemiller, K. O. & K. A. Rose. 1992. Why do most fish produce so many tiny offspring? *The American Naturalist*, 142(4): 585-603.
- Wootton, R. J. 1998. *Ecology of teleost fishes*. Kluwer Academic Publishers, London, 385p.

CONCLUSÕES GERAIS

- *Knodus moenkhausii* é uma espécie generalista quanto ao uso do hábitat e alimentação;
- Apesar da sobreposição alimentar existente entre *K. moenkhausii* e demais espécies nectônicas, a segregação espacial entre estas espécies quanto ao micro-hábitat de forrageio pode explicar sua coexistência;
- *Knodus moenkhausii* pode ser considerada uma espécie com estratégia reprodutiva oportunista por apresentar maturação rápida e precoce, desovas freqüentes ao longo de todo o ano, tamanho pequeno e rápido recrutamento. Trata-se, portanto, de uma espécie que apresenta uma boa capacidade de alocar recursos para a reprodução e tal característica explicaria, ao menos parcialmente, sua elevada abundância nos locais onde ocorre;
- *Knodus moenkhausii* pode ser considerada uma espécie indicadora de simplificação de micro-habitats em riachos da região de estudo.

ANEXOS

Tabela I. Localidades (RH1-RH22) e número de exemplares empregados no estudo de uso do hábitat.

Riachos	Localidade	Latitude	Longitude	<i>Knodus moenkhausii</i>	<i>Astyanax altiparanae</i>	<i>Astyanax fasciatus</i>	<i>Bryconamericus stramineus</i>	<i>Hemigrammus marginatus</i>	<i>Moenkhausia sanctaefilomenae</i>	<i>Piabina argentea</i>
RH1	Córrego São Domingos	20°26'39,2"S	50°15'47,8"W	9	80	9	0	0	0	33
RH2	Afluente do Córrego Limoeiro	20°36'20,7"S	50°34'05,0"W	103	81	0	0	14	0	0
RH3	Córrego Araúna	20°35'49,5"S	50°45'29,2"W	33	11	0	0	0	1	0
RH4	Córrego Ranchinho	20°31'28,8"S	51°02'56,4"W	241	9	0	0	0	0	0
RH5	Córrego Pimenta	20°22'58,6"S	50°35'08,6"W	29	18	24	0	0	0	7
RH6	Córrego Barro Preto	20°20'51,3"S	50°40'42,6"W	29	31	2	0	122	0	0
RH7	Afluente do Córrego Sucuri	20°23'11,3"S	50°46'54,3"W	225	12	0	0	0	0	0
RH8	Afluente do Rib. Três Barras	20°25'53,7"S	50°48'53,7"W	2	14	0	0	0	0	0
RH9	Córrego Água Ruim	20°31'08,1"S	50°55'37,1"W	188	939	18	13	0	1	0
RH10	Afluente do Cabeceira Comprida	20°09'15,9"S	50°54'46,5"W	24	50	0	0	0	0	0
RH11	Córrego do Atolador	20°00'49,7"S	50°02'24,0"W	1	19	2	0	0	0	0
RH12	Afluente do Rib. Santa Rita	19°58'21,9"S	50°26'50,2"W	53	5	0	0	0	0	0
RH13	Córrego do Veadão	20°14'37,0"S	50°29'05,5"W	64	13	0	0	0	0	0
RH14	Córrego do Desengano	20°09'18"S	50°26'15,2"W	349	25	0	0	0	0	0
RH15	Afluente do Córrego da Helena	20°10'06,5"S	50°29'34,2"W	18	16	0	0	0	0	0
RH16	Afluente do Córrego Arrancado	20°07'43,7"S	50°29'28,9"W	35	8	3	0	0	0	0
RH17	Afluente do Rib. Santa Rita	20°08'32,8"S	50°22'47,5"W	74	46	0	0	0	0	0
RH18	Afluente do Córrego Comprido	20°11'48,4"S	50°38'18,9"W	71	0	0	0	0	0	0
RH19	Afluente do Córrego Cascavel	20°03'25,0"S	50°41'20,1"W	49	18	0	0	1	0	0
RH20	Afluente do Córrego da Onça	20°08'34,9"S	50°46'33,3"W	6	1	0	0	0	5	0
RH21	Afluente do Córrego Escondido	20°08'00,2"S	50°48'56,8"W	81	8	0	0	0	0	0
RH22	Córrego do Contra	20°04'45,5"S	50°56'28,3"W	35	12	0	0	0	0	0

Tabela II. Localidades (RD1-RD15) e número de exemplares empregados no estudo da dieta de *Knodus moenkhausii* e das demais espécies de Characidae.

Riacho	Localidade	Latitude	Longitude	<i>Knodus moenkhausii</i>	<i>Astyanax altiparanae</i>	<i>Astyanax fasciatus</i>	<i>Bryconamericus stramineus</i>	<i>Hemigrammus marginatus</i>	<i>Moenkhausia sanctaefilomenae</i>	<i>Piabina argentea</i>
RD1	Córrego São Domingos	20°26'39,2"S	50°15'47,8"W	9	10	9	0	0	0	10
RD2	Afluente do Córrego Limoeiro	20°36'20,7"S	50°34'05,0"W	10	10	0	0	10	0	0
RD3	Córrego Araúna	20°35'49,5"S	50°45'29,2"W	10	10	0	0	0	0	0
RD4	Córrego Pimenta	20°22'58,6"S	50°35'08,6"W	10	10	10	0	0	0	0
RD5	Córrego Barro Preto	20°20'51,3"S	50°40'42,6"W	10	10	0	0	10	0	0
RD6	Afluente do Córrego Sucuri	20°23'11,3"S	50°46'54,3"W	10	10	0	0	0	0	0
RD7	Córrego Água Ruim	20°31'08,1"S	50°55'37,1"W	10	10	10	10	0	0	0
RD8	Afluente do Cabeceira Comprida	20°09'15,9"S	50°54'46,5"W	10	10	0	0	0	0	0
RD9	Córrego do Veadão	20°14'37,0"S	50°29'05,5"W	10	10	0	0	0	0	0
RD10	Córrego do Desengano	20°09'18,0"S	50°26'15,2"W	10	10	0	0	0	0	0
RD11	Afluente do Córrego da Helena	20°10'06,5"S	50°29'34,2"W	10	10	0	0	0	0	0
RD12	Afluente do Rib. Santa Rita	20°08'32,8"S	50°22'47,5"W	10	10	0	0	0	0	0
RD13	Afluente do Córrego Cascavel	20°03'25,0"S	50°41'20,1"W	10	10	0	0	0	0	0
RD14	Afluente do Córrego da Onça	20°08'34,9"S	50°46'33,3"W	6	0	0	0	0	5	0
RD15	Córrego do Contra	20°04'45,5"S	50°56'28,3"W	10	10	0	0	0	0	0