

**Fundação Universidade Estadual de Maringá  
Centro de Ciências Biológicas  
Departamento de Biologia  
Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos  
Continentais**

**Ictiofauna de reservatórios paranaenses: nicho trófico,  
competição e estrutura populacional**

**Milza Celi Fedatto Abelha**

**Maringá-PR  
Janeiro de 2007**

# **Livros Grátis**

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

**Milza Celi Fedatto Abelha**

**Ictiofauna de reservatórios paranaenses: nicho trófico,  
competição e estrutura populacional**

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

**Orientador: Prof. Dr. Erivelto Goulart**

**Maringá-PR  
Janeiro de 2007**

**Aos meus amados Helder, Mariana e Thais**

## Agradecimentos

Ao meu amigo e orientador Prof. Dr. Erivelto Goulart, pelo apoio incondicional, solicitude, confiança, estímulo, generosos gestos de amizade e ensinamentos constantes sobre os mais diversos táxons, incluindo o gênero *Homo*.

Ao Prof. Dr. Angelo A. Agostinho, pela amizade, presteza e orientação na graduação e mestrado, contagiando-me com sua dedicação à ciência e interesse por ecologia de peixes.

À Profa. Dra. Carolina V. Minte-Vera, pela amizade e auxílio nas análises estatísticas

À Profa. Dra. Izabel F. Andrian pela ajuda na identificação dos insetos.

Aos laboratórios de fitoplâncton, perifiton, zooplâncton e bentos pelo apoio na identificação dos conteúdos gástricos.

Às amigas Rosimeire R. Antonio, Elaine A. L. Kashiwaqui e Danielle Peretti, pelo carinho e estímulo.

À bióloga Marlene R. Silva, pela ajuda nas análises estomacais.

Aos bibliotecários, Maria Salete R. Arita, João F. Hildebrandt e Márcia R. Paiva pelo auxílio nas consultas bibliográficas.

Aos demais profissionais do Nupélia, pela eficiência e colaboração durante o desenvolvimento deste trabalho.

Aos amigos do Doutorado, Aninha, Edson, Sandra, Fernando, Josi, Rodrigo (mala), Rodrigo (gaúcho), Pitágoras, Daiane, Liziane, Luis, Pepe, Almir, Fabiane, Rosa e Valdirene, pelo incentivo e companheirismo.

Aos meus familiares, em especial, ao meu esposo Helder e às nossas filhas Mariana e Thais, com quem compartilhei todas as etapas deste trabalho, recebendo incansável estímulo, confiança e carinho.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais, pelo apoio, e particularmente, à secretária Aldenir C. Oliveira, pela atenção e auxílio.

À CAPES, pela concessão da bolsa.

Ao Nupélia, pela oportunidade e suporte durante o desenvolvimento deste estudo.

À COPEL e sua equipe de campo, pela realização das coletas.

E, de forma especial, agradeço a Deus por sua ajuda, pelos novos e velhos amigos, e pela família que tenho.

## SUMÁRIO

Resumo.....	01
<b>Capítulo 1. Amplitude, sobreposição de nicho, competição e padrão de organização trófica da ictiofauna de seis reservatórios do Estado do Paraná, Brasil</b>	
Resumo.....	02
Abstract.....	02
Introdução.....	03
Material e métodos.....	05
Área de estudo.....	05
Amostragem.....	06
Análises dos dados.....	07
Resultados.....	10
Uso dos recursos alimentares.....	10
Amplitude de nicho.....	14
Sobreposição de nicho.....	16
Competição.....	17
Discussão.....	18
Uso dos recursos alimentares.....	18
Amplitude de nicho.....	20
Sobreposição de nicho.....	22
Competição.....	23
Conclusões.....	25
Referências.....	25
Anexo 1.....	30
<b>Capítulo 2. Estrutura populacional, condição e dieta de <i>Oligosarcus paranensis</i> (Menezes &amp; Gery, 1983) (Osteichthyes: Characidae) em dois reservatórios do Estado do Paraná, Brasil</b>	
Resumo.....	31
Abstract.....	31
Introdução.....	32
Material e métodos.....	33
Área de estudo.....	33
Amostragem.....	34
Análises dos dados.....	34
Resultados.....	35
Discussão.....	41
Referências.....	45

Observação: A primeira parte desta tese deverá ser publicada na forma de capítulo de livro, enquanto a segunda, será encaminhada ao periódico *Neotropical Ichthyology*, e está apresentada conforme normas do mesmo, excetuando-se o espaçamento entre linhas.

---

# Ictiofauna de reservatórios paranaenses: nicho trófico, competição e estrutura populacional

---

## Resumo

Composto por dois capítulos, na presente tese objetivou-se no primeiro analisar comparativamente os tipos de recursos alimentares utilizados, a amplitude e a sobreposição do nicho trófico, o padrão de organização na utilização dos recursos alimentares e a importância da competição interespecífica para as assembléias de peixes dos reservatórios de Capivari, Mourão, Alagados, Fiú, Guaricana e Rio dos Patos, localizados no Estado do Paraná, Brasil. Os resultados apontaram a similaridade das assembléias quanto ao predomínio no consumo de detrito/sedimento, fruto/semente, vegetais e peixes, de nichos tróficos estreitos e com baixa sobreposição, e a concentração das espécies na exploração de um conjunto restrito de recursos alimentares. Interações competitivas foram significativamente importantes apenas em Guaricana. Fatores como a abundância relativa dos quatro recursos alimentares acima citados, a perda de heterogeneidade dos ecossistemas estudados, a baixa riqueza de espécies e o refinamento da categorização dos recursos alimentares considerados, possivelmente influenciaram os resultados encontrados. No segundo, foram investigados parâmetros populacionais, a condição e a alimentação de *Oligosarcus paranensis*, espécie abundante nos reservatórios de Fiú e Mourão. Sua dieta foi composta predominantemente por peixes, e complementada com invertebrados e vegetais, sendo que o recurso peixes foi mais intensamente utilizado por indivíduos maiores. Os espécimes de Fiú apresentaram, comparativamente, menor comprimento. O maior adensamento populacional deste reservatório pode ter contribuído para o resultado. A proporção sexual foi estatisticamente igual a 1:1 em Mourão, enquanto que os machos prevaleceram significativamente em Fiú. A proporção sexual variou ainda entre as classes de comprimento. O crescimento alométrico predominou entre os grupos estudados. A disponibilidade de recursos alimentares e diferenças na demanda energética entre fêmeas e machos possivelmente influenciaram a condição significativamente distinta entre os sexos, em ambos os reservatórios. Melhor e pior condição foram alcançadas por fêmeas, respectivamente, em Mourão e Fiú.

**Palavras-chave:** peixes, barragens, interação biótica, dieta, fator de condição.

## Capítulo 1

---

### **Amplitude, sobreposição de nicho, competição e padrão de organização trófica da ictiofauna de seis reservatórios do Estado do Paraná, Brasil.**

---

#### **Resumo**

Este estudo descreve comparativamente os tipos de recursos alimentares utilizados, a amplitude e a sobreposição do nicho trófico, o padrão de organização na utilização dos recursos alimentares e a importância da competição interespecífica para as assembleias de peixes dos reservatórios de Capivari, Mourão, Alagados, Fiú, Guaricana e Rio dos Patos, localizados no Estado do Paraná, Brasil. Os peixes foram coletados trimestralmente, utilizando-se redes de espera. Foram analisados 3714 conteúdos gástricos referentes a 26 espécies, através do método volumétrico. A amplitude e a sobreposição de nicho foram calculados por meio dos Índices de Levins e de Pianka, respectivamente. A organização alimentar das assembleias foi analisada graficamente pelo método de ordenação decrescente de vizinhos no espaço de nicho. A competição interespecífica foi investigada com o auxílio de modelos nulos. As assembleias foram similares quanto ao domínio no consumo de detrito/sedimento, fruto/semente, vegetais e peixes, de nichos alimentares estreitos e com baixa sobreposição, como também, pelo padrão de concentração das espécies na exploração de um conjunto restrito de recursos. Possivelmente, estes resultados foram influenciados pela: abundância relativa dos quatro recursos alimentares acima citados; perda de heterogeneidade ambiental dos ecossistemas; baixa riqueza de espécies e refinamento da categorização dos recursos alimentares considerados. Interações competitivas foram significativamente importantes apenas em Guaricana.

**Palavras-chave:** peixes, dieta, nicho trófico, interação biótica, barragens.

#### **Abstract**

This study describes comparatively the diet, trophic niche breadth and overlap, organization patterns of resource utilization and the importance of interspecific competition for the fishes assemblages of Capivari, Mourão, Alagados, Fiú, Guaricana and Rio dos Patos Reservoirs, located in the State of Paraná, Brazil. The fishes were quarterly sampled with gill nets. Stomachs contents of 3714 individuals of 26 species were analyzed by volumetric method. Niche breadth and overlap were calculated using Levins and Pianka indices, respectively. Assemblages organization in resource utilization were graphically analyzed using the method of ranking of neighbors in niche space. Null models were used to investigate interspecific competition. It was common to fishes assemblages: the expressive foraging on detritus/sediment, fruits/seeds, plant matter and fish; narrow trophic niches and low niche overlap; and consumers utilization of core resources. Possibly, these results were influenced by the relative abundance of the four food resources above mentioned; environmental simplification of the ecosystems; low species richness and refinement of the food resource categories considered. Competitive interactions were only significantly important in Guaricana.

**Key words:** fish, diet, trophic niche, biotic interaction, dams.

## Introdução

Conceitualmente, cada espécie tem um nicho que caracteriza sua relação com os recursos ambientais disponíveis (Bradley & Bradley, 1985). Há consenso em atribuir a Grinnell (1917) o uso pioneiro deste conceito na literatura ecológica. Este autor empregou o termo nicho em referência ao local ocupado por determinada espécie no ambiente, focando os efeitos das características físicas deste sobre a distribuição espacial de espécies. Contudo, alterações conceituais foram gradativamente sendo propostas à medida que a ecologia evoluía como ciência.

Assim foi que, Elton (1927) designou como nicho ecológico o papel funcional desempenhado por uma espécie dentro da cadeia alimentar. A distinção entre os dois conceitos, centrada na ênfase dada aos requerimentos ecológicos das espécies no primeiro e na função ecológica destas no segundo, tem historicamente causado polêmica entre aqueles que se dedicam ao estudo do assunto (Pianka, 2000; Chase & Leibold, 2003). Cabe ainda destacar o conceito proposto por Hutchinson (1957), o qual alcançou expressiva difusão nas pesquisas ecológicas por permitir a quantificação do nicho (Chase & Leibold, 2003) ao considerá-lo como a região de um espaço  $n$ -dimensional. Assim, ao nível de comunidade, os padrões de utilização dos recursos podem ser estudados em termos de distribuição das espécies em um espaço de nicho multidimensional, cujos eixos abrangem todos os fatores ambientais essenciais às suas existências (Hutchinson, 1957). A coexistência entre elas seria viabilizada pela diferenciação no uso dos recursos, principalmente, ao longo de três eixos: hábitat, alimento e tempo (Schoener, 1974). No caso de peixes, comumente, o alimento tem sido apontado como a dimensão mais importante (Ross, 1986).

Os eixos acima mencionados podem ser avaliados quantitativamente, através de descritores como a amplitude e sobreposição de nicho (Smith, 1982). O primeiro, permite inferir sobre a extensão na qual uma dimensão do nicho é utilizada, sendo comumente interpretado como medida inversa da especialização ecológica (Colwell & Futuyama, 1971), enquanto o segundo, avalia a intensidade com que duas espécies compartilham recursos comuns (Lawlor, 1980a).

Historicamente, análises de sobreposição de nicho foram baseadas na teoria de limite de similaridade de MacArthur & Levins (1967). Desde então, a intensidade de sobreposição na utilização de recursos tem sido utilizada na inferência de interações competitivas, devido a dificuldade na obtenção de estimativas de coeficientes verdadeiros de competição (Lawlor, 1980b; Pianka, 2000). Esta interação biológica é rotineiramente aceita como um mecanismo que influencia a estruturação de populações de peixes (Matthews, 1998; Wootton, 1999) e diversos estudos na área foram conduzidos sob esta abordagem (Zaret & Rand, 1971; Gladfelter & Johnson,

1983; Delbeek & Williams, 1987; Gisbert *et al.*, 1995; Cardona, 2001; Edds *et al.*, 2002; Raborn *et al.*, 2004; Lecomte & Dodson, 2005; Oliveira *et al.*, 2005). No caso específico de reservatórios, Raborn *et al.* (2004) sugeriram ser esperado acentuada competição entre as espécies de peixes, devido ao fato destes serem ecossistemas recentes, com conseqüente restrição temporal ao desenvolvimento de estratégias de partição de recursos que aliviarão este tipo de interação biológica. Apesar de algumas iniciativas de pesquisa terem proporcionado análises comparativas entre diversos reservatórios brasileiros, sob distintas perspectivas (Castro & Arcifa, 1987; Araujo-Lima *et al.*, 1995; Rodrigues *et al.*, 2005), pouco se sabe sobre a importância de interações bióticas no padrão de uso de recursos alimentares pelas ictiofaunas residentes em reservatórios.

Experimentos em ambientes naturais têm sido apontados como a melhor forma de testar hipóteses de competição (Connell, 1980; Wootton, 1999; Cardona, 2001), todavia, restrições financeiras e temporais limitam a replicação amostral e a dimensão espacial, reduzindo sua viabilidade de uso (Cardona, 2001). Neste contexto, os modelos nulos apresentam-se como alternativa, visto que eles permitem gerar padrões de modelos (comunidades nulas) que deliberadamente excluem o mecanismo de interesse, no caso, a competição (Gotelli, 2001). A partir dos valores de sobreposição de nicho nas comunidades nulas, é avaliado se a sobreposição de nicho observada é significativamente maior ou menor que aquela esperada ao acaso (Gotelli & Graves, 1996). É um teste estatístico amplamente utilizado em diferentes áreas da ecologia e biogeografia (Gotelli, 2001), incluindo estudos de peixes (Gladfelter & Johnson, 1983; Cardona, 2001; Oliveira *et al.*, 2005).

A sobreposição de nicho possibilita ainda avaliar o padrão de organização das espécies na utilização dos recursos alimentares. A metodologia desenvolvida por Inger & Colwell (1977) permite que matrizes de sobreposição de nicho entre pares de espécies sejam sumarizadas graficamente. Assim, assembléias taxonomicamente distintas e com diferentes graus de complexidade estrutural, podem ser comparadas graficamente, como unidades, quanto ao grau de agrupamento das espécies no uso dos recursos disponíveis (Winemiller & Pianka, 1990).

Dentro do contexto acima apresentado, este trabalho teve como objetivo descrever e analisar comparativamente os tipos de recursos alimentares utilizados, a amplitude e a sobreposição do nicho trófico das espécies, a ocorrência de padrões na organização das assembléias quanto a utilização dos recursos alimentares e a importância da competição interespecífica para espécies de peixes de seis reservatórios pequenos ( $< 100 \text{ Km}^2$ ; Ackermann *et al.*, 1973) e antigos ( $> 30$  anos; Agostinho *et al.*, 1999) localizados no Estado do Paraná, Brasil. A relevância desta abordagem está no delineamento de padrões que podem ser encontrados em

reservatórios pequenos e antigos, localizados em diferentes bacias hidrográficas e com distintas composições ictiofaunísticas. Este é o perfil de centenas de reservatórios presentes em território nacional (Tundisi, 2000) e os resultados aqui apresentados buscam reduzir o déficit no conhecimento ecológico de suas ictiofaunas. Assim, faz-se especificamente as seguintes indagações: (i) os recursos alimentares mais utilizados foram os mesmos entre os seis reservatórios? (ii) O hábito alimentar generalista predominou entre as assembléias? (iii) Estas apresentaram padrão de organização na utilização dos recursos alimentares? (iv) A competição interespecífica foi uma interação relevante na coexistência das espécies?

## Material e métodos

### Área de estudos

Este estudo abrangeu os reservatórios hidrelétricos de Capivari (S 25°08'32,9"; W 048°52'07,7"), Mourão (S 24°06'25,2"; W 052°19'45,9"), Alagados (S 25°01'050,0"; W 050°03'41,9"), Fiú (S 23°44'56,2"; W 050°56'27,1"), Guaricana (S 25°42'28,8"; W 048°58'25,1") e Rio dos Patos (S 25°10'36,5"; W 050°56'39,1"), localizados no Estado do Paraná, Brasil (Figura 1). Estes apresentam em comum o barramento de rios de baixa ordem, idades superiores a 30 anos e morfometria estreita e alongada (COPEL, 1999,a,b,c,d,e,f). Contudo, foram distintos quanto as demais características sintetizadas na Tabela 1.

A título de observação pessoal, outras diferenciações cabem ser mencionadas. Quanto a composição da vegetação ciliar, a mais exuberante foi encontrada em Guaricana, formada por Mata Atlântica. Em Rio dos Patos, esta foi relativamente densa e ocupada predominantemente por mata secundária de Floresta de Araucária. Em Capivari, observou-se alguns trechos remanescentes da Mata Atlântica, contudo, a maior representatividade foi de gramíneas de pastagens e reflorestamentos com *Pinus*. Mourão, Alagados e Fiú estão localizados em região de intensa atividade agro-pecuária, e gramíneas de pastagem predominam na vegetação ciliar, enquanto a vegetação nativa, quando presente, apresentou agrupamentos esparsos.

Bancos de macrófitas aquáticas submersas (não identificadas) foram observados em Guaricana, enquanto algumas emersas ocorreram em remansos de Alagados. Nos demais reservatórios, macrófitas aquáticas foram raras ou não foram observadas.

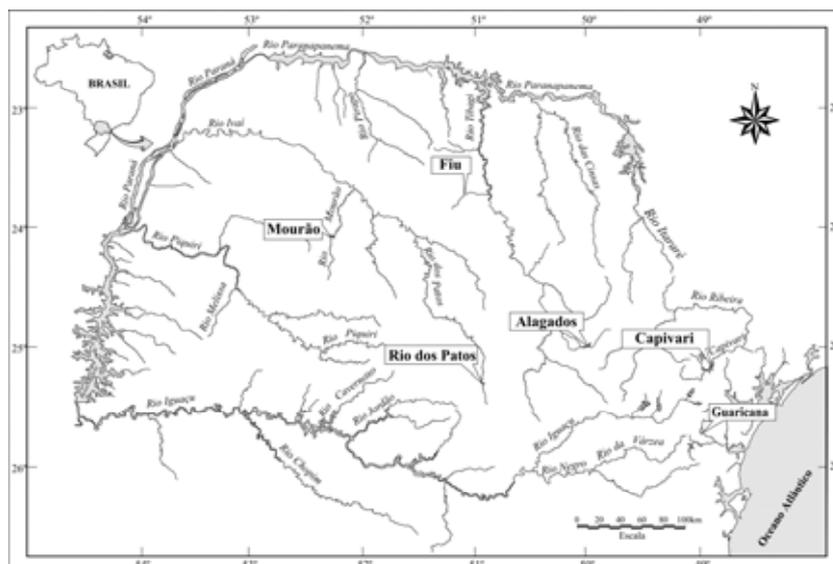


Figura 1. Localização dos reservatórios estudados.

**Tabela 1. Características gerais dos reservatórios estudados.** \* As áreas foram estabelecidas através da análise de fotos aéreas utilizando-se o *software* Spring 3.4 (Instituto de Pesquisas Espaciais, 2000).

Reservatórios	Capivari	Mourão	Alagado	Fiú	Guarica	Rio dos
Rio	Capivari	Mourão	Pitangui	Apucar	Arraial	Patos
Bacia	Atlântica	Ivaí	Tibagi	Tibagi	Atlântica	Ivaí
Município	Antonina	Campo	Ponta	Tamara	S. J.	Prudentó
Ano de fechamento	1970	1964	1945	1958	1957	1917
Potência (Mw)	250	7.5	2.3	9.5	39	2.01
*Área (Km <sup>2</sup> )	12.8	10.5	7,1	1.7	0.4	0.1
Tempo de retenção	48.0	70.0	46.0	12.0	13.0	0.2
Volume (m <sup>3</sup> )	150 000	65 000 000	29 000	15 000	6 830	800 000
Tipo de vertedouro	superfíci	superfície	superfíci	superfí	superfíci	fio
Posição no eixo do	cabeceira	cabeceira	foz	interme	cabeceir	cabeceira

Fonte: COPEL (1999 a, b, c, d, e, f)

## Amostragem

As coletas dos peixes foram realizadas trimestralmente, de fevereiro/1996 a fevereiro/1997 e de março/1998 a agosto/1999 no corpo principal dos reservatórios. Foram utilizadas 14 redes de espera, sendo 11 do tipo simples (malhagens 2,4; 3,0; 4,0; 5,0; 6,0; 7,0; 8,0; 10,0; 12,0; 14,0 e 16,0 cm, medidos entre nós opostos) e 3 do tipo tresmalhos (malhas internas de 6,0; 7,0 e 8,0 cm), expostas por 24 horas, com despescas no período da manhã (8:00), tarde (16:00) e noite (22:00).

Os exemplares capturados foram fixados em formaldeído 10%, acondicionados em tambores de polietileno e encaminhados para os laboratórios do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aqüicultura (Nupélia) da Universidade Estadual de Maringá, Estado do Paraná. Cada exemplar foi identificado, medido (comprimento total e padrão; cm), pesado (g) e eviscerado, sendo os estômagos conservados em álcool 70% para análise ulterior. Para as espécies de *Hypostomus*, os conteúdos alimentares foram obtidos da quarta parte anterior do intestino, devido à ausência de conteúdo estomacal em todos os espécimes capturados.

## Análises dos dados

A composição da dieta das espécies foi descrita com base no volume dos itens alimentares, identificados ao menor nível taxonômico possível. Para cada item, foi obtido um valor percentual em relação ao volume total de todos os conteúdos estomacais (Hyslop, 1980). O volume de itens alimentares maiores foi determinado pelo deslocamento da coluna de água em provetas graduadas, enquanto que, o volume dos itens menores foi obtido pela compressão do material com lâmina de vidro sobre placa milimetrada até uma altura de 1mm (Hellawell & Abel, 1971), sendo o resultado convertido em mililitros ( $1\text{mm}^3 = 0.001 \text{ ml}$ ). Itens com volumes  $<0.001 \text{ ml}$  (algas, testáceos, rotíferos, briozoários e outros) foram estimados a partir da atribuição de valores percentuais em relação ao volume total do conteúdo estomacal.

Foi possível a identificação de 90 itens alimentares para o conjunto das seis assembleias de peixes, sendo estes agrupados em 33 categorias de recursos alimentares, utilizadas nas análises descritas abaixo. A maioria das categorias recebeu denominações taxonômicas. Contudo, em algumas, foram congregados ampla diversidade de táxons ou táxons específicos, enquanto outras tiveram denominações não taxonômicas, cabendo, assim, a sua descrição: detrito/sedimento = matéria orgânica particulada em diferentes estágios de decomposição associada à frações variáveis de partículas minerais; vegetais = fragmentos de folhas, caules e raízes de vegetais superiores, além de pteridófitas e briófitas; outros insetos aquáticos = colêmbolos, megalópteros, plecópteros e tricópteros; outros insetos terrestres = blatódeos, dermápteros, dípteros, efemerópteros adultos, isópteros, ortópteros, tisanópteros e tricópteros adultos; outros invertebrados aquáticos = briozoários, hidracaríneos, hirudíneos, moluscos, rotíferos e testáceos; outros invertebrados terrestres a aracnídeos, diplópodos e isópodos; outras algas = zignemafíceas e dinoflagelados; pequenos caracídeos = espécies de *Astyanax* e *Deuterodon*; outro caracídeo = *Oligosarcus paranensis*; outros peixes = calictídeos, centrarquídeos, gimnotídeos e simbranquídeos.

Nas análises comparativas da importância relativa dos recursos alimentares consumidos pelas assembleias de peixes, espécies com hábito alimentar piscívoro foram separadas das não piscívoras, para que diferenças discrepantes no volume do tipo de recurso consumido não superestimasse a importância de peixes. Para tal, considerou-se como piscívoras as espécies com pelo menos 50% do volume total dos recursos consumidos composto por peixes (incluindo restos de peixes).

A amplitude de nicho trófico foi calculada por meio do Índice de Levins, utilizando-se a fórmula:

$$B = \frac{1}{\sum_{i=1}^n P_j^2}$$

onde  $p_j$  corresponde a proporção volumétrica do recurso  $i$  (cada uma das 33 categorias de recursos alimentares estabelecidas) e  $n$  representa o número total de recursos utilizados (Krebs, 1999). Os valores assim obtidos foram padronizados pela equação abaixo, recomendada por Krebs (1999) para que a amplitude de nicho seja expressa em escala de 0.0 a 1.0:

$$B_A = \frac{B-1}{n-1}$$

onde  $B$  corresponde a medida da amplitude de nicho de Levins e  $n$  representa o número total de recursos utilizados.

Diferenças entre as médias dos valores da amplitude de nicho entre as assembleias dos seis reservatórios foram avaliadas através da análise de variância unifatorial (ANOVA) com adoção de modelos nulos, computada pelo programa EcoSim (Gotelli & Entsminger, 2004). Foram consideradas significativas as diferenças com  $p < 0.05$  após 5000 simulações.

A sobreposição de nicho entre pares de espécies foi calculada através da fórmula:

$$O_{jk} = \frac{\sum_i^n p_{ij} p_{ik}}{\sqrt{\sum_i^n p_{ij}^2 \sum_i^n p_{ik}^2}}$$

onde  $p_{ij}$  e  $p_{ik}$  representam a proporção volumétrica do recurso  $i$  (cada uma das 33 categorias de recursos alimentares estabelecidas) utilizado pela espécie  $j$  e pela espécie  $k$ , e  $n$  corresponde ao número total de recursos utilizados (Pianka, 1973). Esta medida varia de 0.0 (nenhum recurso de uso comum) a 1.0 (sobreposição total) (Pianka, 1973).

Nos cálculos da amplitude e sobreposição de nicho, assumiu-se que os recursos alimentares apresentaram-se igualmente disponíveis a todas as espécies, visto que, não há informações a respeito da disponibilidade destes nos ambientes estudados. A alternativa de utilização do volume total dos recursos consumidos pelas assembleias de peixes como estimativa da disponibilidade de recursos (Lawlor, 1980a; Winemiller, 1989) foi descartada devido a possibilidade de Erro tipo I nas análises subsequentes, referentes à competição interespecífica (Gotelli & Entsminger, 2004).

Para estimar a sobreposição alimentar dentro das assembleias de peixes na ausência de competição, padrões nulos de utilização de recursos foram gerados por meio do algoritmo de aleatorização RA3 (*randomization algorithm*) proposto por Lawlor (1980b). Gotelli & Graves (1996) e Winemiller & Pianka (1990) apontaram a maior eficiência deste algoritmo, entre os quatro descritos por Lawlor (1980b), na detecção de padrões não aleatórios de sobreposição de nicho. Este algoritmo redistribui as proporções volumétricas observadas em diferentes categorias de recursos, ou seja, ele “embaralha” as proporções observadas. O procedimento permite que

sejam retidos, tanto a amplitude de nicho original, como o grau de especialização das espécies, fornecendo maior grau de realismo aos resultados (Lawlor, 1980b). Para cada uma das seis assembléias de peixes, a matriz de sobreposição de nicho observada foi aleatorizada 5000 vezes para verificar se os valores observados eram significativamente ( $p < 0.05$ ) diferentes daqueles observados ao acaso, ou seja, se a competição pode ser um fator estruturador do padrão de utilização dos recursos alimentares. Estas análises foram computadas pelo programa EcoSim (Gotelli & Entsminger, 2004). É preciso enfatizar que esta abordagem não permite demonstrar conclusivamente a presença ou não de competição interespecífica dentro de um grupo de espécies (apenas com dados empíricos de uso de recursos), contudo, o método permite inferir se a competição interespecífica foi um processo importante na estruturação da assembléia estudada (Sale, 1974).

Ricklefs & Lau (1980) advertiram da existência de vício na estimativa de sobreposição de nicho (em vários índices, incluindo o de Pianka) quando as amostragens são pequenas e a sobreposição é  $\geq 0.8$ . Assim, adotou-se a recomendação de Gotelli & Graves (1996) para a minimização deste problema, que consiste na aleatorização dos valores brutos de volume dos recursos consumidos (e não de percentuais de frequência). Além disto, os dados obtidos foram favoráveis a precisão das estimativas de sobreposição, visto que apenas 18 (aproximadamente 9.0%) do total de 202 pares de espécies comparados exibiram valores de sobreposição  $\geq 0.8$ .

Para a avaliação gráfica de padrões no uso de recursos, foi construído para cada assembléia, matriz quadrada com os valores de sobreposição dos pares de espécies; os elementos de cada linha foram rearranjados em ordem decrescente de valores, para os quais foram obtidos a média e desvio padrão, utilizados nos gráficos como ordenadas; nas abscissas, os vizinhos no espaço do nicho foram ordenados (a partir da origem) do mais próximo ao mais distante (Inger & Colwell, 1977). O gráfico entre as médias de sobreposição e a ordenação decrescente de vizinhos no espaço de nicho permite avaliar a intensidade de aglomeração das espécies sobre os recursos alimentares. Para avaliar se o padrão difere do acaso, os gráficos foram comparados com a sobreposição esperada em comunidade nula, gerada pela pelo algoritmo RA3 de Lawlor (1980b), conforme indicação de Winemiller & Pianka (1990). Os gráficos do RA3 para cada reservatório, resultaram da média de sobreposição de 30 comunidades nulas geradas pelo programa EcoSim (Gotelli & Entsminger, 2004).

Diferenças entre as médias de sobreposição do primeiro vizinho mais próximo foram avaliadas através de análise de variância unifatorial (ANOVA) computada pelo programa Statistica<sup>TM</sup> (StatSoft, 2005). Foram consideradas significativas as diferenças que apresentaram  $p < 0.05$ .

## Resultados

Foram examinados 3714 conteúdos estomacais de 26 espécies de peixes, entre as 49 capturadas nos seis reservatórios estudados. Estas pertenceram as ordens Characiformes, Siluriformes, Perciformes, Cypriniformes e Gymnotiformes. Todas as espécies dominantes foram caracídeos, sendo representadas por *Deuterodon* sp. A em Capivari, *Astyanax altiparanae* em Mourão, *Astyanax paranae* em Alagados, *Deuterodon* sp. B em Guaricana, *Astyanax* sp. I em Rio dos Patos e *Oligosarcus paranensis* em Fiú. A Tabela 2 sumariza os dados amostrais. Para os seis reservatórios, as espécies capturadas com estômagos vazios e aquelas com *n* menor que cinco (desconsideradas nas análises) constituíram no máximo 1.30% das capturas. Assim, em relação aos recursos alimentares predominantemente consumidos, os dados obtidos podem ser considerados como representativos das assembléias como um todo.

### Uso dos recursos alimentares

Os dados da composição da dieta das espécies (Tabela 2) mostraram que as assembléias exploraram amplo espectro de recursos alimentares. Contudo, a participação volumétrica destes na dieta das espécies não foi equitativa. De forma geral, apenas um a três recursos alimentares foram consumidos de forma mais expressiva. A Figura 2 ilustra a proporção volumétrica dos recursos consumidos por espécies não piscívoras em cada reservatório.

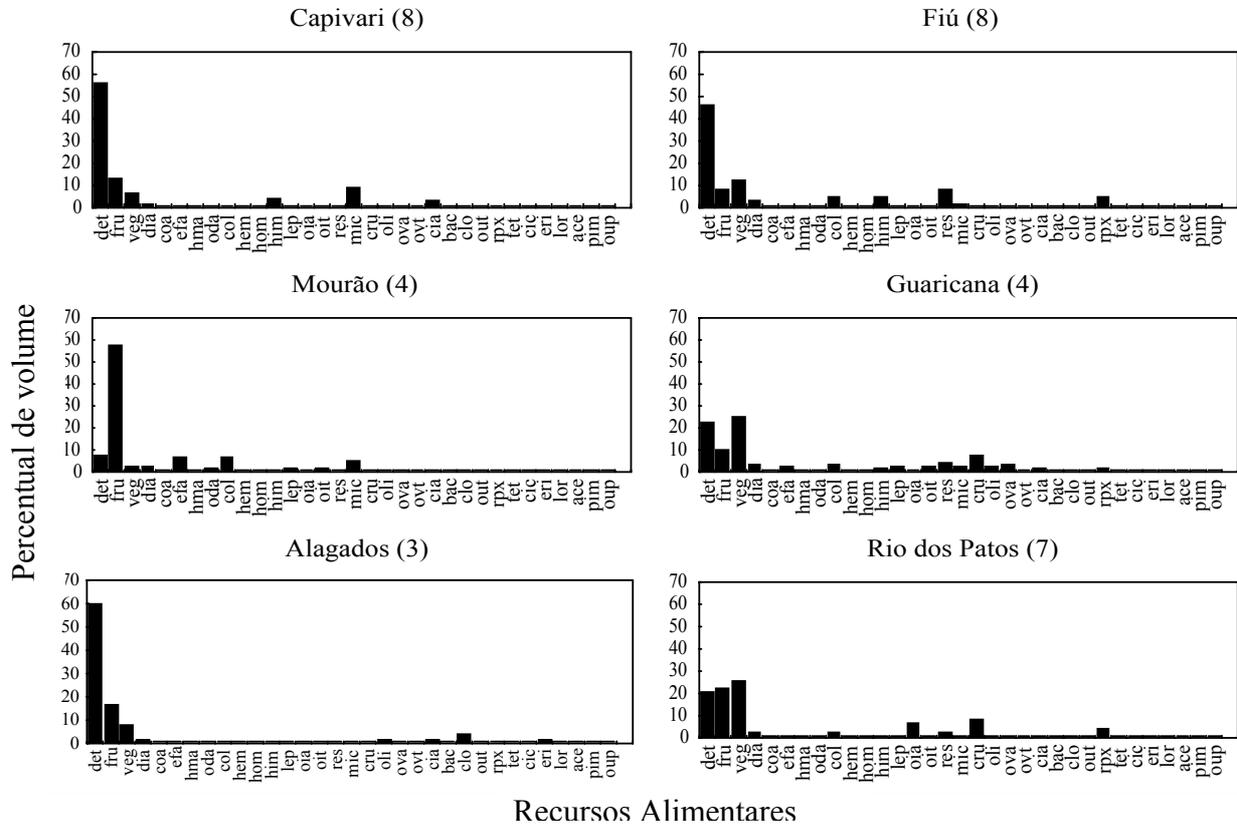
Para este grupo, a prevalência na utilização dos recursos detrito/sedimento, fruto/semente e vegetais, mostrou ser um padrão recorrente entre as assembléias de peixes. Cabe mencionar que estes recursos estiveram presentes, em quantidades variáveis, mas representativas, na dieta das espécies dominantes, excetuando-se *Oligosarcus paranensis* em Fiú, que consumiu predominantemente peixes. Variações nas proporções dos demais recursos estiveram associadas ao predomínio destes na dieta de uma ou grupo de espécies em particular.

Em Capivari, himenópteros foram mais intensivamente consumidos por *Deuterodon* sp. A e *Astyanax janeiroensis*, microcrustáceos por *Deuterodon* sp. A, *Astyanax* sp. K e *Oreochromis niloticus* e cianofíceas por *Oreochromis niloticus*. Em Mourão, ninfas de efemerópteros e coleópteros terrestres foram consumidos principalmente por *Astyanax altiparanae* e *Astyanax scabripinnis*. Em Alagados, clorofíceas (com predomínio de espécies de *Spirogyra*) destacaram-se na dieta de *Astyanax paranae*. Em Fiú, coleópteros terrestres foram predados principalmente por *A. altiparanae* e himenópteros por *A. scabripinnis*. Em Guaricana, crustáceos (representados predominantemente por caranguejos *Aegla*) foram consumidos por *A. janeiroensis*.





Em Rio dos Patos, crustáceos (caranguejos *Aegla*) e outros insetos aquáticos (larvas de lepidópteros, como piralídeos) foram importantes na dieta de *Rhamdia quelen*, a qual, apresentou ainda, menor participação de peixes. Assim, a espécie não foi incluída entre os piscívoros deste reservatório.



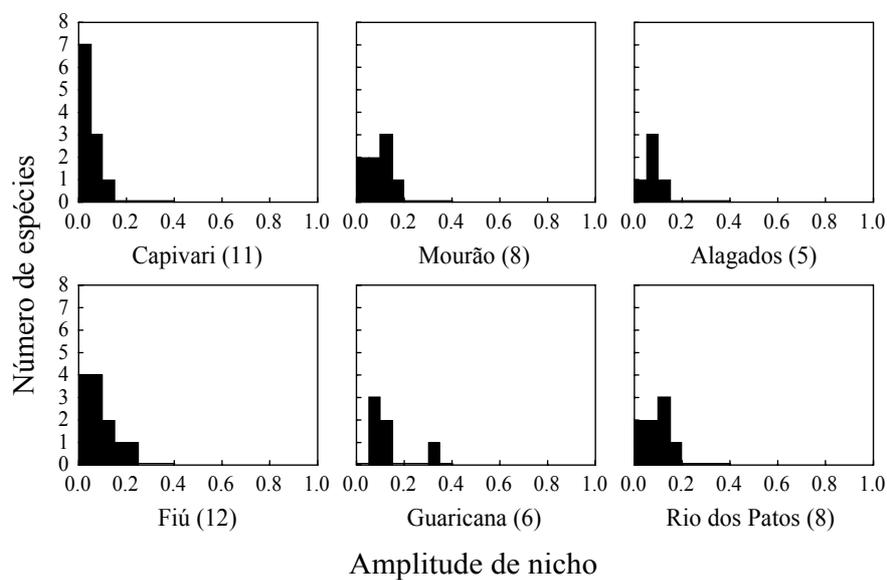
**Figura 2.** Proporção de consumo dos recursos alimentares por espécies não piscívoras, considerando-se o volume total de recursos ingeridos pelos respectivos representantes nas assembléias de peixes. Os recursos alimentares estão codificados por letras, sendo **det** = detrito/sedimento; **fru** = fruto/semente; **veg** = vegetais; **dia** = larvas aquáticas dípteros; **coa** = larvas aquáticas coleópteros; **efa** = ninfas efemerópteros; **hma** = hemípteros aquáticos; **oda** = ninfas odonatas; **col** = coleópteros terrestres; **hem** = hemípteros terrestres; **hom** = homópteros; **him** = himenópteros; **lep** = lepidópteros; **oia** = outros insetos aquáticos; **oit** = outros insetos terrestres; **res** = resto de insetos; **mic** = microcrustáceos; **cru** = crustáceos; **oli** = oligoquetos; **ova** = outros invertebrados aquáticos; **ovt** = outros invertebrados terrestres; **cia** = cianofíceas; **bac** = bacilarifíceas; **clo** = clorofíceas; **out** = outras algas; **rpx** = resto de peixes; **pca** = pequenos caracídeos; **cic** = ciclídeos; **eri** = eritrínídeos; **lor** = lorícarídeos; **oca** = outro caracídeo; **pim** = pimelodídeos; **oup** = outros peixes. Valores entre parênteses correspondem ao número de espécies consideradas na análise.

Para as espécies piscívoras, a proporção volumétrica dos táxons predados encontra-se ilustrada na Figura 3. Pequenos caracídeos e/ou ciclídeos foram os mais consumidos em todos os reservatórios. Observou-se que, apesar de espécies de pequenos caracídeos corresponderem a mais de 53% do total de capturas em Capivari, Mourão e Alagados (Luiz, 2000), os ciclídeos predominaram como presas nestes reservatórios. Este fato foi bastante acentuado em Capivari, onde *Geophagus brasiliensis* foi a presa mais comum. Esta espécie também predominou em Alagados, enquanto em Mourão, *Tilapia rendalli* foi mais freqüente. O recurso outras espécies de peixe foi observado em Mourão e Fiú e correspondeu, a *Micropterus salmoides*, *Gymnotus sylvius* e *Synbranchus* sp. para o primeiro e *Gymnotus sylvius* para o segundo reservatório.

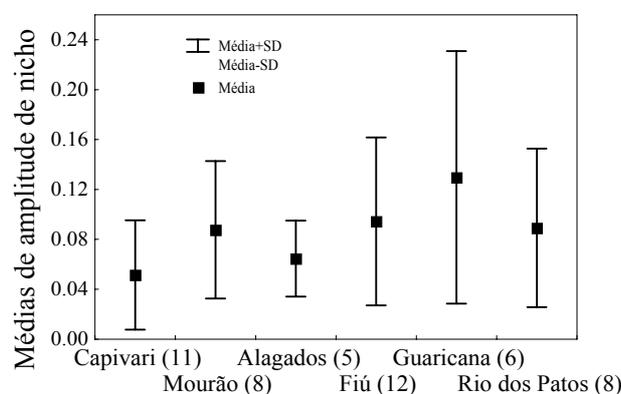


Capivari. Em Guaricana, a distribuição de frequência mostrou ser bimodal, segregando as espécies com nichos estreitos daquela com a maior amplitude observada. Em Alagados, Mourão e Rio dos Patos, as maiores frequências ocorreram nas classes intermediárias (tomando-se a amplitude máxima observada de 0.34 como referência), sendo que, para os dois últimos, a distribuição de frequência foi idêntica.

As médias da amplitude do nicho trófico das espécies de peixes para cada reservatório estão ilustradas na Figura 5. A aplicação da ANOVA com adoção de modelos nulos sobre médias de amplitude de nicho das espécies indicou que estas não foram significativamente diferentes ( $I.O. = 1.40$ ;  $po_{\geq e} = 0.23$ ).



**Figura 4.** Distribuição de frequência da amplitude de nicho trófico de espécies de peixes de seis reservatórios hidrelétricos do Estado do Paraná, Brasil. Os valores entre parênteses indicam o número de espécies consideradas nas análises.

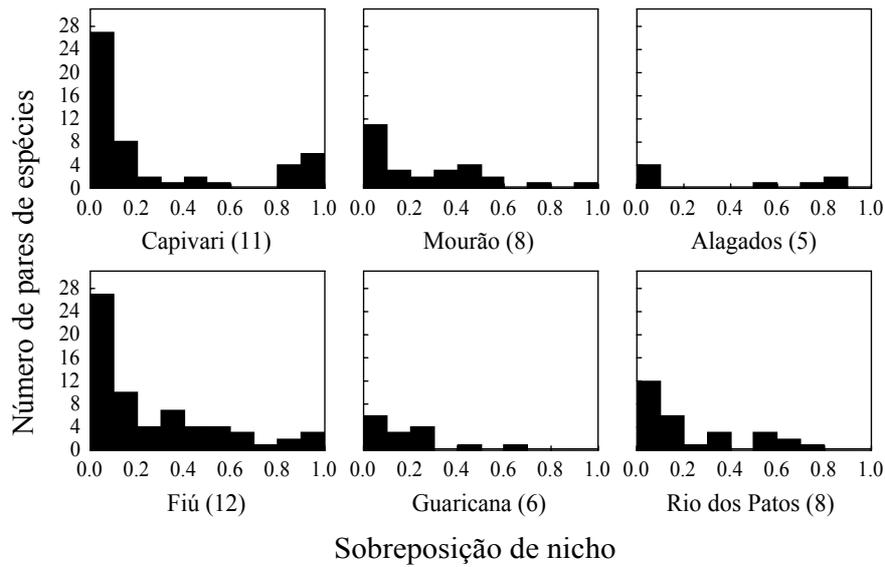


**Figura 5.** Valores médios da amplitude de nicho trófico  $\pm$  o desvio padrão (SD) de espécies de peixes de seis reservatórios hidrelétricos do Estado do Paraná, Brasil. Os valores entre parênteses indicam o número de espécies consideradas nas análises.

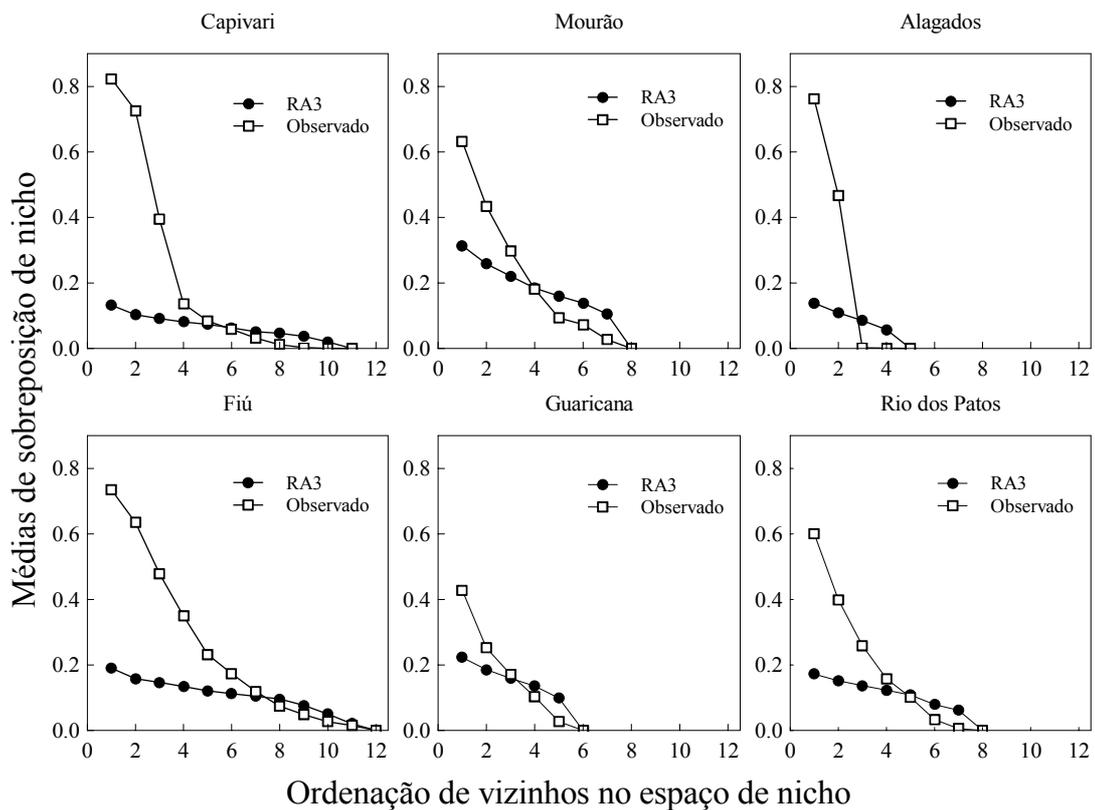
## Sobreposição de nicho

Os valores de sobreposição de nicho entre os pares de espécies de cada reservatório estão discriminados nas Tabelas 1 a 6, no Anexo 1. Sobreposições elevadas ( $\geq 0.60$ ; *sensu* Zaret & Rand, 1971) foram evidentes entre pares de espécies com hábitos alimentares mais especializados, como os detritívoros (*Hypostomus ancistroides*, *Hypostomus aspilogaster*, *Hypostomus commersonii*, *Hypostomus derbyi* e *T. rendalli*) e os piscívoros (*Hoplias malabaricus*, *Hoplias lacerdae*, *O. paranensis* e *R. quelen*), como também, entre estas e outras espécies com consumo acentuado de detrito/sedimento e peixes. Para os demais pares com sobreposições alimentares elevadas, estas foram influenciadas principalmente pelo consumo expressivo de fruto/semente e microcrustáceos entre *Deuterodon* sp. A - *Astyanax* sp. K em Capivari e *A. altiparanae* - *A. scabripinnis* em Mourão; detrito/sedimento entre *A. paranae* - *Corydoras* sp., *A. paranae* - *G. brasiliensis* e *G. brasiliensis* - *Corydoras* sp. em Alagados; *A. engenmaniorum* - *B. iheringi* em Fiú; fruto/semente, vegetais e crustáceos entre *A. janeiroensis* - *Deuterodon* sp. B em Guaricana (único par com sobreposição elevada neste reservatório); fruto/semente e vegetais entre *A. altiparanae* - *Astyanax* sp. I em Rio dos Patos; fruto/semente e coleópteros terrestres entre *A. altiparanae* - *O. paranensis* em Rio dos Patos; dípteros aquáticos entre *Corydoras* sp. - *G. brasiliensis* em Rio dos Patos. Apesar da ocorrência dos pares acima citados, a distribuição de frequência dos valores de sobreposição de nicho (Figura 6) indicou que a maioria dos pares de espécies nos seis reservatórios se sobrepôs pouco ou não se sobrepôs.

A comparação das médias de sobreposição observadas e esperadas (produzidas pelo algoritmo RA3) entre as ordens de vizinhos no espaço de nicho está ilustrada na Figura 7. A flutuação da curva de médias esperadas abaixo das médias observadas indica que os consumidores estão mais agrupados no uso de determinados recursos alimentares do que estariam ao acaso (Winemiller & Pianka, 1990). Esta condição foi comum para os seis reservatórios, contudo, ela foi mais expressiva em Fiú, se estendendo até a sexta ordem de vizinhos. No caso particular do primeiro vizinho (onde são encontradas as maiores sobreposições), apenas a média de Guaricana diferiu significativamente entre os reservatórios [ANOVA,  $F=3.72$ ;  $p<0.01$ ; Teste de Tukey,  $p<0.01$ ; os pressupostos de normalidade (Shapiro-Wilk,  $p=0.65$ ) e de homocedasticidade (Kolmogorov-Smirnov,  $p=0.15$ ) foram atendidos].



**Figura 6.** Distribuição de frequência da sobreposição de nicho trófico entre pares de espécies da assembléia de peixes de seis reservatórios hidrelétricos do Estado do Paraná, Brasil. Os valores entre parênteses indicam o número de espécies consideradas nas análises.



**Figura 7.** Valores médios de sobreposição de nicho observados e esperados (RA3) obtidos através da ordenação de vizinhos no espaço de nicho trófico de pares de espécies de peixes de seis reservatórios hidrelétricos do Estado do Paraná, Brasil.

## Competição

A comparação entre as médias de sobreposição alimentar observadas e aquelas resultantes do uso aleatório de recursos geradas pelo algoritmo RA3 revelaram resultados semelhantes para a maioria dos reservatórios. A Tabela 3 apresenta os resultados dos testes de probabilidade entre as

médias observadas e simuladas. Excetuando-se Guaricana, as demais assembléias apresentaram média de sobreposição observada significativamente maior que a esperada.

**Tabela 3.** Resultados dos testes de probabilidade entre as médias de sobreposição de nicho trófico observadas e esperadas para as assembléias de peixes de seis reservatórios do Estado do Paraná, Brasil. A sobreposição alimentar entre pares de espécies foi calculada através do Índice de Sobreposição de Pianka e a aleatorização dos recursos alimentares foi gerada pelo algoritmo RA3 de Lawlor. Asteriscos indicam valores significativos ( $p < 0.05$ ).

Reservatório	Média observada	Média simulada	Nº vezes média observada < esperada	Nº vezes média observada = esperada	Nº vezes média observada > esperada	$p \geq e$	Desvio padrão média observada	Desvio padrão média simulada
Capivari	0.25	0.08	0	0	5000	0.00*	0.34	0.02
Mourão	0.25	0.11	11	0	4989	<0.01*	0.25	0.03
Alagados	0.31	0.1	25	0	4975	<0.01*	0.40	0.05
Fiú	0.26	0.12	0	0	5000	0.00*	0.27	0.02
Guaricana	0.20	0.15	553	0	4447	0.11	0.18	0.04
Rio dos Patos	0.22	0.12	44	0	4956	<0.01*	0.25	0.03

## Discussão

Na ausência de qualquer introdução de espécies, as assembléias de peixes presentes em reservatórios são formadas a partir da ictiofauna fluvial original (Agostinho *et al.*, 1999; Mérona *et al.*, 2003). No caso específico dos ambientes aqui estudados, aspectos referentes a estrutura populacional de suas assembléias de peixes foram amplamente discutidos por Luiz (2000). A autora destacou a riqueza de espécies relativamente baixa destes em relação a outros reservatórios brasileiros, atributo que estaria relacionado à baixa ordem dos rios barrados. A abundância observada de pequenos caracídeos foi condizente com relatos da proliferação deste grupo de peixes em outros reservatórios (Castro & Arcifa, 1987; Agostinho *et al.*, 1997; Luiz *et al.*, 2005) e confirmou a previsão de Agostinho *et al.* (1999) de dominância de espécies de pequeno em porte em reservatórios pequenos e antigos.

### Uso dos recursos alimentares

Estudo prévio havia indicado a importância de detrito/sedimento, fruto/semente, vegetais e peixes na alimentação dos peixes destes reservatórios (Abelha, 2001). Os resultados aqui apresentados, com maior extensão temporal, confirmaram a relevância destes recursos na manutenção das ictiofaunas.

A convergência das assembléias de peixes ao uso de recursos similares foi, aparentemente, incomum. Primeiramente, porque informações provenientes de outros reservatórios brasileiros mostraram que os recursos alimentares predominantemente utilizados pela ictiofauna são variáveis. Para aqueles grandes, como Curuá-Una (PA), Itaipu (PR) e Tucuruí (PA), prevaleceu o consumo (não simultâneo) de algas, insetos aquáticos, microcrustáceos e peixes (Ferreira, 1984; Hahn *et al.*, 1998; Mérona *et al.*, 2001). Naqueles pequenos e antigos como de Lago Monte Alegre

(SP) e Americana (SP), os principais recursos utilizados (não simultaneamente) foram insetos aquáticos e terrestres, zooplâncton e detritos (Arcifa *et al.*, 1988; Arcifa & Meschiatti, 1993). A este respeito, Agostinho *et al.* (1999) comentaram que variações nos recursos alimentares consumidos seriam influenciadas tanto pela composição de espécies da ictiofauna do ambiente fluvial original, como pelas características de cada represamento. Além disto, as assembléias foram compostas em grande parte por espécies de *Astyanax* que, reconhecidamente, são generalistas tróficos (espécies sem preferência por um recurso alimentar em particular; Gerking, 1994), sendo relatadas na literatura como onívoras, herbívoras, insetívoras e zooplânctívoras (Arcifa *et al.*, 1991; Meschiatti, 1995; Esteves, 1996; Agostinho *et al.*, 1997; Bennemann *et al.*, 2000; Cassemiro *et al.*, 2002; Vilella *et al.*, 2002). Desta forma, seria esperado que variações nos tipos de alimentos consumidos fossem acentuadas pela atuação desta estratégia alimentar sobre a diversidade e disponibilidade de recursos alimentares presentes em cada ambiente.

Estas ponderações levaram a crer que, ao longo do processo sucessional de colonização dos reservatórios, as espécies melhores adaptadas às condições ambientais oferecidas, corresponderiam àquelas com relação custo-benefício positiva (*sensu* Schoener, 1971; teoria do forrageamento ótimo) na exploração de recursos alimentares como detrito/sedimento, fruto/semente, vegetais e peixes. Fica assim implícito, a importância da disponibilidade relativa destes recursos nos reservatórios. Excetuando-se os peixes utilizados como presas, para os quais há informações de capturas, não há dados disponíveis a respeito das abundâncias dos outros principais recursos alimentares consumidos, contudo, algumas características específicas dos ambientes estudados permitem supor que estes foram também amplamente disponíveis para a ictiofauna.

O caráter lântico de reservatórios favorece processos de deposição de materiais diversos carreados da bacia de drenagem, resultando em abundância de detritos e sedimentos nestes corpos d'água (Thornton, 1990). Adicionalmente, o fato de serem reservatórios pequenos e estreitos implica em elevada razão terra/água, facilitando o acesso da ictiofauna a recursos terrestres, como fruto/semente e vegetais. Em Guaricana e Rio dos Patos, esta condição estaria associada à conservação de mata ciliar densa. Nos demais, a mata ciliar pouco representativa indicou que as áreas de entorno dos reservatórios ocupadas com gramíneas para pastagens (que freqüentemente alcançam as margens dos reservatórios) teriam sido importantes fontes destes recursos, particularmente de fruto/semente. Além disto, a baixa colonização dos reservatórios por macrófitas aquáticas (excetuando-se Guaricana), reforça a importância de fontes alóctones de fruto/semente e vegetais.

É consensual o fato de que a dieta das espécies de peixes reflete a disponibilidade de recursos alimentares no ambiente (Lawlor, 1980a; Wallace Jr., 1981; Winemiller, 1989; Gerking,

1994; Wootton, 1999). Assim, a participação mais expressiva de insetos terrestres, microcrustáceos, cianofíceas, clorofíceas e crustáceos indicaram que estes apresentaram-se relativamente abundantes e disponíveis aos peixes. Excetuando-se crustáceos, os demais recursos foram também incluídos no espectro alimentar da assembléia de peixes do reservatório Lago Monte Alegre (SP) (Arcifa & Meschiatti, 1993), o qual apresentou composição ictiofaunística similar àquelas aqui estudadas. O consumo intensivo de crustáceos em Guaricana e crustáceos e larvas aquáticas de lepidópteros em Rio dos Patos, possivelmente, esteve associado ao acúmulo de troncos, galhos e folheto provenientes da mata ciliar. Estes promovem maior heterogeneidade ambiental, além de substrato para o desenvolvimento de perifíton, favorecendo a colonização por invertebrados aquáticos (Takeda & Fujita, 2004).

A relevância de peixes como alimento foi consistente com a tendência observada por Agostinho *et al.* (1999) de aumento no consumo deste tipo de recurso por carnívoros, devido à proliferação de espécies forrageiras em reservatórios. A abundância de pequenos caracídeos, extensiva a todos os reservatórios, foi coerente com a relevância do grupo como presa. Por outro lado, as informações disponíveis não permitem justificar, conclusivamente, a predação intensa sobre ciclídeos em Capivari, Mourão e Alagados. No caso particular de *G. brasiliensis*, a abundância populacional de *G. brasiliensis* em Capivari e Alagados (segunda espécie mais capturada em ambos os reservatórios) provavelmente, contribuiu para o resultado observado. Contudo, a luz dos dados obtidos, que indicaram baixas capturas de *T. rendalli* em Mourão, o argumento acima não poderia ser aplicado no caso deste reservatório. Contudo, as baixas capturas poderiam estar relacionadas à seletividade do aparelho de pesca empregado para *T. rendalli*, visto que a espécie é capaz de detectar a presença de redes de espera no ambiente (A. A. Agostinho, comunicação pessoal).

#### Amplitude de nicho

Espécies com hábito alimentar generalista são freqüentemente favorecidas na fase inicial de formação de reservatórios devido à modificação abrupta nos tipos de recursos alimentares disponíveis e às oscilações na composição destes, promovidas pela instabilidade abiótica do sistema (Ferreira, 1984; Agostinho *et al.*, 1999). Mérona *et al.* (2003) acompanharam as estratégias alimentares pré e pós alagamento adotadas pela ictiofauna em um reservatório tropical, ao longo de sete anos. Os autores sugeriram que espécies generalistas teriam suas populações reduzidas com a estabilidade ambiental alcançada ao longo do processo de envelhecimento do reservatório, devido a interações competitivas com aquelas mais especializadas em suas dietas. Para ecossistemas naturais, foi teoricamente predito que a maior constância ambiental deveria

conduzir a maior grau de especialização (MacArthur & Levins, 1967; MacArthur, 1972). Estas ponderações levam a crer que, mesmo para espécies potencialmente generalistas, como a maioria aqui estudadas (Abelha, 2001), a adoção de estratégia alimentar mais especializada seria vantajosa em reservatórios antigos, e poderia, em parte, justificar o predomínio de nichos estreitos observados.

Outro fator que pode ter influenciado os resultados encontrados é a perda de heterogeneidade ambiental pelos reservatórios analisados. Inger & Colwell (1977) compararam a organização de assembléias de vertebrados terrestres quanto a complexidade de habitats e observaram que espécies generalistas podem apresentar nicho estreito em ambiente simples. Como parâmetro para comparação da magnitude dos valores de amplitude de nicho aqui apresentados, e dentro de um mesmo padrão de metodologia, tem-se o estudo de Ferreira (2004), abrangendo populações de *A. paranae* residentes em riachos do Estado de São Paulo. O autor relatou amplitudes de nicho oscilando entre 0.4 e 0.6. Apesar dos valores serem extensivos a apenas uma espécie, a expressiva diferença entre estes e o valor encontrado para *A. paranae* em Alagados (0.05) evidenciou a possível influência da complexidade ambiental na dieta de espécies generalistas. Diferentemente de reservatórios, riachos oferecem habitats diversificados, incluindo remansos e corredeiras, além de leito de composição variada, favorável à colonização por algas e invertebrados aquáticos, bem como o aporte de insetos terrestres e folheto provenientes da mata de galeria (Castro & Casatti, 1997; Esteves & Aranha, 1999; Vilella *et al.*, 2002; Ferreira, 2004).

Em reservatórios, a progressiva perda de heterogeneidade ambiental está associada a processos erosivos e de assoreamento que impactam a zona litorânea; como consequência, tem-se a redução da produtividade desta região (Agostinho *et al.*, 1999), que é crítica para a alimentação de peixes (Noble, 1986; Arcifa *et al.*, 1988; Hahn *et al.*, 1998). Nos reservatórios estudados, a ausência ou falhas nos procedimentos de conservação de solo, situações freqüentes em explorações agro-pecuárias, acentua a propensão ao aporte intenso de sedimentos. Distintamente, em Guaricana, a mata ciliar exuberante possivelmente atue como filtro para o material carregado da bacia, além de ser importante fonte de recursos alimentares para a ictiofauna. Estes aspectos, aliados a maior heterogeneidade ambiental produzida pela presença de bancos de macrófitas, teriam influenciado o valor máximo de amplitude de nicho observado para *A. janeiroensis*, neste reservatório.

Independentemente das condições ambientais prevalecentes, é esperada amplitude de nicho trófico estreita para espécies com hábito alimentar altamente especializado como as de *Hypostomus*. As adaptações morfológicas do trato digestório destes peixes permitem o

aproveitamento nutricionalmente eficaz do recurso detrito/sedimento (Delariva & Agostinho, 2001), todavia, são atributos restritivos a uma dieta ampla.

As variações observadas na distribuição de frequência da amplitude de nicho entre os reservatórios poderiam ser interpretadas como o reflexo das peculiaridades de cada ecossistema, resultante de sua composição de espécies e interação destas com os recursos alimentares disponíveis. Apesar das individualidades de cada reservatório, a ausência de diferenças significativas entre as médias de amplitude de nicho indicou similaridade quanto ao grau de especialização trófica das assembléias. Este resultado sugeriu ainda que a amplitude de nicho não foi importante na regulação da diversidade de espécies dos reservatórios, visto que, teoricamente, é esperado a redução da amplitude de nicho com o aumento do número de espécies (Schoener, 1974).

#### Sobreposição de nicho

Nichos são frequentemente sobrepostos na natureza, ao mesmo tempo em que a competição é quase sempre evitada (Pianka, 2000). Esta condição, aparentemente antagônica, se viabiliza com o suprimento amplo de recursos, de forma que as espécies podem partilhá-los sem o detrimento recíproco. A flexibilidade alimentar (substituição de um alimento por outro, devido a mudanças na abundância relativa do alimento em uso; Gerking, 1994), presente na maioria dos teleósteos, é um atributo que influencia a coalescência das espécies sobre recursos abundantes e submete os valores de sobreposição alimentar à oscilações espaço-temporais. A este respeito, estudos diversos apontaram a tendência de sobreposições mais elevadas entre espécies de peixes em condições de maior disponibilidade de alimentos (Zaret & Rand, 1971; Delbeek & Williams, 1987; Cardona, 2001).

No caso específico dos reservatório estudados, as sobreposições elevadas entre pares formados por espécies com hábito alimentar especializado, como detritívoros e piscívoros, eram intuitivamente esperadas, devido a maior constância das dietas. Para as demais espécies, predomina a estratégia alimentar generalista (Abelha, 2001), portanto com alimentação facultativa. Assim, as sobreposições elevadas observadas seriam, em grande parte, o reflexo da abundância relativa de determinados recursos nos distintos ambientes.

O padrão geral observado de prevalência de baixa sobreposição de nicho, foi possivelmente influenciado por dois fatores. Primeiro, pelo efeito conjunto do baixo número de espécies e do hábito alimentar especializado de algumas destas, resultando na formação de maior número de pares com dietas dissimilares que o inverso. Segundo, pelo refinamento na categorização dos

recursos alimentares utilizados, permitindo que eventual segregação alimentar das espécies pudesse ser evidenciada. Há de se ponderar que o nível taxonômico dos recursos alimentares considerados na avaliação de sobreposição de nicho depende do objetivo da pesquisa, mas obviamente, a medida que os recursos alimentares são agrupados taxonomicamente, a sobreposição entre as espécies também aumenta. Winemiller & Pianka (1990) exploraram esta influência em uma série de simulações e, como esperado, encontraram resultados bastante variados para uma mesma comunidade. Este é um aspecto que dificultou grandemente a comparação dos resultados obtidos com aqueles disponíveis na literatura.

Os resultados gráficos das médias de sobreposição observadas e esperadas entre as ordens de vizinhos no espaço de nicho, indicaram que foi comum para as seis assembléias a concentração das espécies na exploração de um determinado conjunto de recursos. Este é um padrão frequentemente encontrado em comunidades naturais (Pianka, 2000). Entretanto, os resultados foram distintos daqueles encontrados por Winemiller & Pianka (1990) para quatro assembléias de peixes fluviais tropicais, as quais apresentaram acentuada segregação de nichos (médias esperadas do algoritmo RA3 mantiveram-se sempre abaixo das médias observadas), atribuída pelos autores à competição interespecífica. Esta interação, aparentemente, influenciou o valor significativamente menor da média observada para o primeiro vizinho no espaço de nicho em Guaricana, e o assunto é discutido no próximo tópico. Em Fiú, os nichos alimentares agrupados ao longo de várias ordens de vizinhos sugeriu que sobreposições alimentares intermediárias possam ser importantes na manutenção de riqueza de espécies, relativamente elevada, por ser um reservatório pequeno.

### Competição

Os valores médios de sobreposição de nicho significativamente maiores que aqueles preditos pelo modelo nulo, sugeriram que a competição interespecífica por recursos alimentares não foi um processo importante na coexistência das espécies de peixes de Capivari, Mourão Alagados, Fiú e Rio dos Patos. A ausência de competição é esperada quando as espécies partilham recursos abundantes (Pianka, 2000), e a maioria destas consumiu predominantemente recursos com disponibilidades relativas supostamente amplas nestes ecossistemas. Outro fato que poderia adicionalmente influenciar este resultado é a estocasticidade das condições ambientais em reservatórios. Como já comentado, para aqueles que são antigos, existe a tendência de estabilização biótica e abiótica (Agostinho *et al.*, 1999; Angelini *et al.*, 2005), contudo, oscilações imprevisíveis de nível d'água podem conferir um estado de permanente instabilidade à zona litorânea (Oliveira *et al.*, 2005), afetando atividades essenciais (alimentação e reprodução) para a manutenção das populações ictícas (Agostinho *et al.*, 1999). É muito provável que as populações

aqui estudadas sejam relativamente estáveis, contudo, estariam sendo mantidas em densidades inferiores à capacidade de suporte do ambiente, onde a competição interespecífica não é, usualmente, um mecanismo regulador importante (MacArthur, 1972; Jackson *et al.*, 2001). O predomínio de baixa abundância relativa da maioria das espécies presentes nos seis reservatórios foi descrito por Luiz (2000) como um dos atributos da estrutura populacional destes ecossistemas.

Este último argumento leva a crer que possíveis interações competitivas em Guaricana tenham se originado no transcorrer da sucessão de eventos iniciados com o represamento. A competição entre espécies de peixes tem sido documentada em situações de redução na abundância de alimentos, resultantes da ação da sazonalidade ou de oscilações do nível hidrométrico sobre estes (Zaret & Rand, 1971; Goulding, 1980; Gisbert *et al.*, 1995; Raborn *et al.*, 2004). Em reservatórios, tem-se normalmente, elevada produtividade nos primeiros anos de formação, de forma que, para oportunistas tróficos, resulta em fase com ampla disponibilidade de recursos (Agostinho *et al.*, 1999; Mérona *et al.*, 2003) e, supostamente, permite sobreposições amplas de nicho entre espécies que utilizam esta estratégia alimentar. Com o declínio da produtividade inicial e conseqüente redução na disponibilidade de alimentos, é esperado que interações competitivas interespecíficas se intensifiquem (Mérona *et al.*, 2003). Não é possível descartar a possibilidade de que situação como esta tenha ocorrido em pelo menos algum momento do processo de colonização de Guaricana, resultando na baixa sobreposição média de nicho (menor que o acaso) observada. Cabe destacar a estruturação ambiental e a conservação de mata ciliar comparativamente maior deste reservatório, que, por razões já comentadas, estariam associadas a disponibilização de recursos alimentares diversificados para a ictiofauna. Esta condição peculiar poderia ter facilitado a segregação das espécies no uso dos recursos alimentares. Os dados disponíveis não permitem inferir se a competição está ocorrendo no presente, e evidências a respeito são difíceis de serem obtidas na prática, porque demandariam a criação de réplicas que viabilizassem avaliar se o uso de recursos difere quando as espécies são simpátricas e se este é similar quando elas são alopátricas (Wootton, 1999).

Obviamente, os resultados obtidos não podem ser entendidos como padrões fixos na utilização de recursos alimentares pelas assembleias de peixes. Sobreposições nas dietas estão sujeitas a variações temporais, ditadas por flutuações no suprimento de recursos e demanda populacional (Raborn *et al.*, 2004). A presença de espécies introduzidas em todos os seis reservatórios representa um fator adicional de influência, tanto nas interações bióticas, como na estabilidade da estrutura populacional destes ecossistemas (Oguto-Ohwayo, 1990; Goldschmidt *et al.*, 1993; Rehage *et al.*, 2005).

## Conclusões

De acordo com os objetivos propostos, pode ser concluído que:

- (i) Foi comum às seis assembléias de peixes o predomínio no consumo de quatro recursos alimentares, detrito/sedimento, fruto/semente, vegetais e peixes, e a importância destes recursos na dieta das espécies foi, possivelmente, relacionada a maior abundância relativa destes quatro recursos nos reservatórios;
- (ii) Predominaram amplitudes estreitas e baixas sobreposições de nicho trófico nos seis reservatórios. O primeiro resultado caracterizou dietas mais especializadas, e esta tendência poderia ser atribuída tanto a estabilidade abiótica alcançada por represamentos antigos, como à perda de heterogeneidade ambiental dos ecossistemas, enquanto o segundo, foi influenciado pelo baixo número de espécies associado ao hábito alimentar especializado de parte destas, como também, ao refinamento da categorização dos recursos alimentares considerados;
- (iii) O padrão de organização trófica das assembléias foi similar, com os vizinhos mais próximos no espaço de nicho utilizando comumente um determinado conjunto de recursos;
- (iv) Interações competitivas foram significativamente importantes apenas em Guaricana e condições ambientais peculiares do reservatório estariam associadas à disponibilização de recursos alimentares diversificados para a ictiofauna, o que teria facilitado a segregação das espécies no uso destes recursos.

## Referências

- Abelha, M. C. F. 2001. Dieta e estrutura trófica da ictiofauna de pequenos reservatórios do Estado do Paraná. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Maringá, Maringá. 33 p.
- Ackermann, W. C., G. F. White & E. B. Worthington. 1973. Man made lakes: their problems and environmental effects. Washington D.C., American Geophysical Union, 847 p.
- Agostinho, A. A., L. M. Bini & L. C. Gomes. 1997. Ictiofauna de dois reservatórios do rio Iguaçu em diferentes fases de colonização: Segredo e Foz do Areia. In: Agostinho, A. A. & L. C. Gomes (Eds.). Reservatório de Segredo: bases ecológicas para o manejo. Maringá, Eduem, 275-292 pp.
- Agostinho, A. A., L. E. Miranda, L. M. Bini, L. C. Gomes, S. M. Thomaz & H. I. Suzuki. 1999. Patterns of colonization in Neotropical reservoirs, and prognoses on aging. In: J. G. Tundisi & M. Straškraba (Eds.). Theoretical reservoir ecology and its applications. São Carlos, International Institute of Ecology, 227-265 pp.
- Angelini, R., A. A. Agostinho, L. C. Gomes, R. S. Costa & J. D. Latini. 2005. Análise ecossistêmica de reservatórios. In: L. Rodrigues, S. M. Thomaz, A. A. Agostinho & L. C. Gomes (Eds.). Biocenose em reservatórios: padrões espaciais e temporais. São Carlos, Rima Editora, 311-321 pp.

- Araujo-Lima, C. A. R. M., A. A. Agostinho & N. N. Fabr . 1995. Trophic aspects of fish communities in Brazilian rivers and reservoirs. In: J. G. Tundisi, C. E. M. Bicudo & T. Matsumura-Tundisi (Eds.). *Limnology in Brazil: Rio de Janeiro, Brazilian Academy of Science/Brazilian Limnological Society*, 105-136 pp.
- Arcifa, M. S., O. Froehlich & T. G. Northcote. 1988. Distribution and feeding ecology of fishes in a tropical Brazilian reservoir. *Memoria Sociedad de Ciencias Naturales La Salle*, 48: 301-326.
- Arcifa, M. S., T. G. Northcote & O. Froehlich. 1991. Interactive ecology of two cohabiting characin fishes (*Astyanax fasciatus* and *Astyanax bimaculatus*) in a eutrophic Brazilian reservoir. *Journal of Tropical Ecology*, 7: 257-268.
- Arcifa, M. S. & Meschiatti, A. J. 1993. Distribution and feeding ecology of fishes in a Brazilian reservoir: Lake Monte Alegre. *Interciencia*, 18 (6): 302-313.
- Bennemann, S. T., O. A. Shibatta & J. C. Garavello. 2000. Peixes do rio Tibagi: uma abordagem ecol gica. Londrina, Eduel, 62 p.
- Bradley, R. A. & D. W. Bradley. 1985. Do non-random patterns of species in niche space imply competition? *Oikos*, 45 (3): 443-446.
- Cardona, L. 2001. Non-competitive coexistence between Mediterranean grey mullet: evidence from seasonal changes in food availability, niche breadth and trophic overlap. *Journal of Fish Biology*, 59: 729-744.
- Casemiro, F. A. S., N. S. Hahn & R. Fugli. 2002. Avalia o da dieta de *Astyanax altiparanae* Garutti & Britski, 2000 (Osteichthyes, Tetragonopterinae) antes e ap s a forma o do reservat rio de Salto Caxias, Estado do Paran , Brasil. *Acta Scientiarum*, 24(2): 419-425.
- Castro, R. M. C. & M. S. Arcifa. 1987. Comunidades de peixes de reservat rios no sul do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, 47 (4): 493-500.
- Castro, R. M. C. & L. Casatti. 1997. The fish fauna from a small stream of the upper Paran  River basin, southeastern Brazil. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 7(4): 337-352.
- Colwell, R. K. & D. J. Futuyma. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*, 52 (4): 567-576.
- Connell, J. H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos*, 35: 131-138.
- COPEL. 1999a. Usina Hidrel trica Capivari: relat rio ambiental. Curitiba, Companhia Paranaense de Energia, 89 p.
- COPEL. 1999b. Usina Hidrel trica Mour o: relat rio ambiental. Curitiba, Companhia Paranaense de Energia, 38 p.
- COPEL. 1999c. Usina Hidrel trica S o Jorge: relat rio ambiental. Curitiba, Companhia Paranaense de Energia, 26 p.
- COPEL. 1999d. Usina Hidrel trica Apucarantina: relat rio ambiental. Companhia Paranaense de Energia, 35 p.
- COPEL. 1999e. Usina Hidrel trica Guaricana: relat rio ambiental. Curitiba, Companhia Paranaense de Energia, 21 p.
- COPEL. 1999f. Usina Hidrel trica Rio dos Patos: relat rio ambiental. Curitiba, Companhia Paranaense de Energia, 22 p.
- Delariva, R. L. & A. A. Agostinho. 2001. Relationship between morphology and diets of six Neotropical loricatoriids. *Journal of Fish Biology*, 58: 832-847.
- Delbeek, J. C. & D. D. Williams. 1987. Food resource partitioning between sympatric populations of brackishwater sticklebacks. *Journal of Animal Ecology*, 56: 949-967.

- Edds, D. R., W. J. Matthews & F. P. Gelwick. 2002. Resource use by large catfishes in a reservoir: is there evidence for interactive segregation and innate differences? *Journal of Fish Biology*, 60: 739-750.
- 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.
- Esteves, K. E. & J. M. R. Aranha. 1999. Ecologia trófica de peixes de riachos. In: E. P. Caramaschi, R. Mazzoni & P. R. Peres-Neto (Eds). *Oecologia Brasiliensis: ecologia de peixes de riacho*, volume VI, Rio de Janeiro, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, 157-182 pp.
- Ferreira, A. 2004. Ecologia trófica de *Astyanax paranae* (Osteichthyes, Characidae) em córregos da bacia do rio Passa-cinco, Estado de São Paulo. Dissertação de Mestrado, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queirós, Piracicaba. 56 p.
- Ferreira, E. J. G. 1984. A ictiofauna da represa hidrelétrica de Curuá-Una, Santarém, Pará. II. Alimentação e dieta das principais espécies. *Amazoniana*, 9 (1): 1-16.
- Gerking, S. D. 1994. *Feeding ecology of fish*. San Diego, Academic Press, 416 p.
- Gladfelter, W. B. & W. S. Johnson. 1983. Feeding niche separation in a guild of tropical reef fishes (Holocentridae). *Ecology*, 64 (3): 552-563.
- Gisbert, E., L. Cardona & F. Castello. 1995. Competition between mullet fry. *Journal of Fish Biology*, 47: 414-420.
- Goldschmidt, T., F. Witte & J. Wanink. 1993. Cascating effects of the introduced Nile perch on the detritivorous/phytoplanktivorous species in the sublittoral areas of Lake Victoria. *Conservation Biology*, 7 (3): 686-700.
- Gotelli, N. J. 2001. Research frontiers in null model analysis. *Global Ecology & Biogeography*, 10: 337-343.
- Gotelli, N. J. & G. R. Graves. 1996. *Null models in ecology*. Washington, Smithsonian Institution Press, 386 p.
- Gotelli, N. J. & G. L. Entsminger. 2004. *Null models software for ecology*. [Version 7.44. Acquired Intelligence Inc. & Kesey Bear.] Available from the Internet URL <http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>.
- Goulding, M. 1980. *The fishes and the forest: explorations in Amazon natural history*. Berkeley, University of California Press, 280 p.
- Hahn, N. S., A. A. Agostinho, L. C. Gomes & L. M. Bini. 1998. Estrutura trófica da ictiofauna do reservatório de Itaipu (Paraná-Brasil) nos primeiros anos de sua formação. *Interciencia*, 23, (5): 299-305.
- Hellawell, J. M. & R. Abel. 1971. A rapid volumetric method for the analysis of the food of fishes. *Journal of Fish Biology*, 3: 29-37.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22: 415-427.
- Hyslop, E. J. 1980. Stomach contents analysis, a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 17: 411-429.
- Inger, R. F. & R. K. Colwell. 1977. Organization of contiguous communities of amphibians and reptiles in Thailand. *Ecological Monographs*, 47: 229-253.
- Instituto de Pesquisas Espaciais (INPE). 2000. Spring 3.4 : Geoprocessamento ao alcance de todos. São José dos Campos: MICROSERVICE Microfilmagens e Reproduções Técnicas. 1 CD, Windows 9X/NT. Disponível também em: <http://www.dpi.inpe.br/cursos>.

- Jackson, A. D., P. R. Peres-Neto & J. D. Olden. 2001. What controls who is where in freshwater fish communities: the roles of biotic, abiotic and spatial factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58: 157-170.
- Krebs, C. 1999. *Ecological methodology*. Menlo Park, Benjamin/Cummings, 620 p.
- Lawlor, L. R. 1980a. Overlap, similarity, and competition coefficients. *Ecology*, 61 (2): 245-251.
- Lawlor, L. R. 1980b. Structure and stability in natural and randomly constructed competitive communities. *The American Naturalist*, 116 (3): 394-408.
- Lecomte, F. & J. J. Dodson. 2005. Distinguishing trophic and habitat partitioning among sympatric populations of the estuarine fish *Osmerus mordax* Mitchill. *Journal of Fish Biology*, 66:1601-1623.
- Luiz, E. A. 2000. *Assembléia de peixes de pequenos reservatórios hidrelétricos do Estado do Paraná*. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Maringá, Maringá. 33 p.
- Luiz, E. A., A. C. Petry, C. S. Pavanelli, H. F. Júlio, Jr., J. D. Latini & V. M. Domingues. 2005. As assembleias de peixes de reservatórios hidrelétricos do Estado do Paraná e bacias limítrofes. In: L. Rodrigues, S. M. Thomaz, A. A. Agostinho & L. C. Gomes (Eds.) *Biocenose em reservatórios: padrões espaciais e temporais*. São Carlos, Rima Editora, 169-184 pp.
- MacArthur, R. H. 1972. *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Princeton, Princeton University Press, 269 p.
- MacArthur, R. H. & R. Levins. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101: 377-385.
- Matthews, W. J. 1998. *Patterns in freshwater fish ecology*. New York, Chapman & Hall, 756 p.
- Mérona, B., G. M. Santos & R. G. Almeida. 2001. Short term effects of Tucuruí Dam (Amazonia, Brazil) on the trophic organization of fish communities. *Environmental Biology of Fishes*, 60: 375-392.
- Mérona, B., R. Vigouroux & V. Horeau. 2003. Changes in food resources and their utilization by fish assemblages in a large tropical reservoir in South America (Peti-Saut Dam, French Guiana). *Acta Oecologica*, 24: 147-156.
- Meschiatti, A. J. 1995. Alimentação da comunidade de peixes de uma lagoa marginal do rio Mogi-Guaçu, SP. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 7: 115-137.
- Noble, R. L. 1986. Management of reservoir fish communities by influencing species interactions. In: G. E. Hall & M. J. Van Den Avyle (Eds.). *Reservoir fisheries strategies for the 80's*. Bethesda, Reservoir Committee, Southern Division American Fisheries Society, 137-143 pp.
- Ogutu-Ohwayo, R. 1990. The decline of native fishes of lakes Victoria and Kyoga (East Africa) and the impact of introduced species, especially the Nile perch, *Lates niloticus*, and the Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*. *Environmental Biology of Fishes*, 27: 81-96.
- Oliveira, E. F., C. V. Minte-Vera & E. Goulart. 2005. Structure of fish assemblages along spatial gradients in a deep subtropical reservoir (Itaipu Reservoir, Brazil-Paraguay border). *Environmental Biology of Fishes*, 72: 283-304.
- Pianka, E. R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4: 53-74.
- Pianka, E. R. 2000. *Evolutionary ecology*. San Francisco, Benjamin/Cummings, 512 p.
- Raborn, S. W., L. E. Miranda & M. T. Driscoll. 2004. Diet overlap and consumption patterns suggest seasonal flux in the likelihood for exploitative competition among piscivorous fishes. *Ecology of Freshwater Fish*, 13: 276-284.
- Rehage, J. S., B. K. Barnett & A. Sih. 2005. Foraging behaviour and invasiveness: do invasive *Gambusia* exhibit higher feeding rates and broader diets than their noninvasive relatives? *Ecology of Freshwater Fish*, 14: 352-360.

- Ricklefs, R. E. & Lau, M. 1980. Bias and dispersion of overlap indices: results of some Monte Carlo simulations. *Ecology*, 6 (5):1019-1024.
- Rodrigues, L., S. M. Thomaz, A. A. Agostinho & L. C. Gomes. 2005. *Biocenose em reservatórios: padrões espaciais e temporais*. São Carlos, Rima Editora, 321 p.
- Ross, S. T. 1986. Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies. *Copeia*, 2: 352-388.
- Sale, P F. 1974. Overlap in resource use, and interspecific competition. *Oecologia*, 17: 245-256.
- Schoener, T. W. 1971. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11: 369-404.
- Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185 (4145): 27-39.
- Smith, E. P. 1982. Niche breadth, resource availability, and inference. *Ecology*, 63 (6): 1675-1681.
- StatSoft. 2005. *Statistica*. Version 7.0. Tulsa, StatSoft Inc.
- Takeda, A. M. & D. S Fujita. 2004. Benthic invertebrates. In: S. M. Thomaz, A. A. Agostinho & N. S. Hahn (Eds). *The Upper Paraná River and floodplain: physical aspects, ecology and conservation*, Leiden, Backhuys Publishers, 191-207 pp.
- Thornton, K. W. 1990. Sedimentary processes. In: K. W Thornton, B. L. Kimmel & F. E. Payne (Eds.). *Reservoir limnology: ecological perspectives*. New York, John Wiley & Sons, 43-69 pp.
- Tundisi, J. G. 2000. Gerenciamento de reservatórios no Brasil. In: S. E. Jørgensen & R. A. Vollenweider (Eds). *Diretrizes para o gerenciamento de lagos: princípios para o gerenciamento de lagos, volume 1*, São Carlos, ILEC/IIE/UNEP, 139-152 pp.
- Vilella, F. S., F. G. Becker & 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.
- Wallace, Jr., R. K. 1981. An assessment of diet-overlap indexes. *Transactions of the American Fisheries Society*, 110: 72-76.
- Winemiller, K. O. 1989. Ontogenetic diet shifts and resource partitioning among piscivorous fishes in the Venezuelan llanos. *Environmental Biology of Fishes*, 26: 177-199.
- Winemiller, K. O. & E. R Pianka. 1990. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecological Monographs*, 60 (1): 27-55.
- Wootton, R. J. 1999. *Ecology of teleost fishes*. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, 386 p.
- Zaret T. M. & A. S. Rand. 1971. Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. *Ecology*, 52 (2): 336-342.



## Capítulo 2

---

### **Estrutura populacional, condição e dieta de *Oligosarcus paranensis* (Menezes & Gery, 1983) (Osteichthyes: Characidae) em dois reservatórios do Estado do Paraná, Brasil.**

---

#### **Resumo**

Foram investigados parâmetros populacionais, a condição e a alimentação de *Oligosarcus paranensis* nos reservatórios de Fiú e Mourão, localizados no Estado do Paraná, Brasil. Os peixes foram capturados trimestralmente entre 1996/1997 e 1998/1999 através de redes de espera. Os itens alimentares foram quantificados volumetricamente. A dieta foi composta predominantemente por peixes e complementada com invertebrados e vegetais. O recurso peixes foi mais intensamente utilizado por indivíduos maiores. Os espécimes de Fiú apresentaram, comparativamente, menor comprimento. O maior adensamento populacional deste reservatório pode ter contribuído para este resultado. A proporção sexual foi estatisticamente igual a 1:1 em Mourão, enquanto que os machos prevaleceram significativamente em Fiú. A proporção sexual variou ainda entre as classes de comprimento. O crescimento alométrico predominou entre os grupos estudados. A disponibilidade de recursos alimentares e diferenças na demanda energética entre fêmeas e machos possivelmente influenciaram a condição significativamente distinta entre os sexos, em ambos os reservatórios. Melhor e pior condição foram alcançadas por fêmeas, respectivamente, em Mourão e Fiú.

**Palavras-chave:** peixes, fator de condição, proporção sexual, dieta, barramentos.

#### **Abstract**

It was investigated the population parameters, condition and diet of *Oligosarcus paranensis* populations inhabiting the reservoirs of Fiú and Mourão (Paraná State, Brazil). The fishes were quarterly captured between 1996/1997 and 1998/1999 using gill nets. Stomachs contents were analyzed by volumetric method. Fish was the main food resource, although the diet was complemented with invertebrates and plant matter. Fishes were more intensely ingested by larger individuals. Comparatively, Fiú specimens showed smaller length, and the higher population density of this reservoir might have contributed to this result. The sex ratio was statically equal to 1:1 in Mourão, while males significantly prevailed on females in Fiú. The sex ratio also varied among length classes. Allometric growth prevailed among studied groups. The availability of food resources and differences in the energy demand between females and males possibly influenced the significantly distinct condition of the sexes for the both reservoirs. Better and worse condition was reached by females, respectively, in Mourão and Fiú.

**Key words:** fish, condition factor, sex ratio, diet, dams.

## Introdução

O caracídeo *Oligosarcus* apresenta distribuição geográfica restrita a América do Sul, com quatorze espécies reconhecidas; duas destas são encontradas nas cabeceiras de rios andinos da Bolívia e Argentina, enquanto as demais ocupam o território brasileiro, onde *Oligosarcus paranensis*, objeto deste estudo, tem distribuição ampla na bacia do Alto Rio Paraná (Menezes, 1988).

Os habitats naturais com registro de espécies de *Oligosarcus* abrangem rios de baixa ordem (Teixeira, 1989; Castro & Casatti, 1997; Vono *et al.*, 1997) e lagoas, incluindo as litorâneas (Hartz *et al.*, 1996; Garcia *et al.*, 2001), e aquelas de planície de inundação (Meschiatti, 1995). *Oligosarcus* tem sido ainda registrado em reservatórios (Castro, 1996; Gealh & Hahn, 1998; Araújo & Santos, 2001; Luz-Agostinho *et al.*, 2006), e no caso específico de *O. paranensis*, levantamentos ictiofaunísticos relataram sua ocorrência nos reservatórios de Atibainha, Cachoeira e Taiapuêba no Estado de São Paulo (Castro & Arcifa, 1987) e de Fiú, Mourão, Capivari e Rio dos Patos no Estado do Paraná (Luiz, 2000). Os autores registraram baixas capturas da espécie nestes ecossistemas, excetuando-se os reservatórios de Fiú e Mourão, nos quais, *O. paranensis* ocupou lugar de destaque nas capturas (primeira e segunda espécie mais abundante, respectivamente). Tal abundância populacional mostrou a adaptabilidade da espécie às condições ambientais dos represamentos, contudo, seus requerimentos ecológicos são pouco conhecidos.

A avaliação da dieta, bem como, a quantificação de parâmetros populacionais, como a proporção sexual, a distribuição em comprimento, tipo de crescimento e a condição, fornecem informações valiosas para o entendimento da ecologia da espécie, visto que estes refletem as condições ambientais prevalentes. Wootton (1999) enfatizou a variabilidade destes parâmetros para a mesma espécie em ambientes distintos e atribuiu o fato ao caráter flexível do crescimento (comprimento e peso) em peixes e sua correlação com a energia e nutrientes fornecidos pela atividade alimentar. Não obstante, fêmeas e machos podem responder diferentemente às condições ambientais e variações nos parâmetros populacionais podem ainda ser encontrados entre os diferentes sexos da mesma população (Vazzoler, 1996).

Assim, para contribuir na ampliação do conhecimento da ecologia da espécie *O. paranensis* presente em reservatórios hidrelétricos, este estudo teve como objetivo descrever e comparar a distribuição em comprimento, o tipo de crescimento, a condição, e a composição da dieta em diferentes classes de comprimento de fêmeas e machos, bem como, a proporção sexual desta espécie nos reservatórios de Fiú e Mourão, Estado do Paraná, Brasil.

## Material e métodos

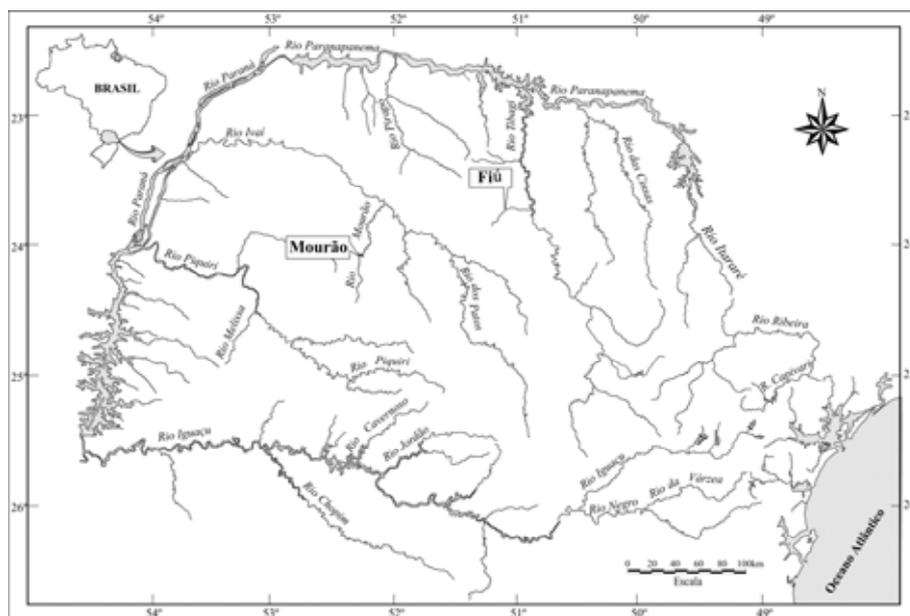
### Área de estudo

O presente estudo abrangeu os reservatórios hidrelétricos de Fiú (S 23°44'56,2"; W 050°56'27,1") e Mourão (S 24°06'25,2"; W 052°19'45,9"), localizados no Estado do Paraná, Brasil (Fig. 1). São reservatórios pequenos (< 100 Km<sup>2</sup>; Ackermann *et al.*, 1973), antigos (> 30 anos; Agostinho *et al.*, 1999), originados a partir do barramento de rios de baixa ordem, oligotróficos e sem restrições de oxigenação ao longo da coluna d'água (Pagioro *et al.*, 2005). Estão localizados em região de intensa atividade agro-pecuária e apresentaram o entorno predominantemente ocupado por pastagens. A vegetação ciliar de ambos é pouco abundante e estruturalmente simplificada, sendo dominada por gramíneas. Macrófitas aquáticas foram raramente observadas nos dois ecossistemas. Outras características, estão sintetizadas na tabela 1.

**Tabela 1. Características gerais dos reservatórios estudados.** \*As áreas foram estabelecidas através da análise de fotos aéreas utilizando-se o *software* Spring 3.4 (Instituto de Pesquisas Espaciais, 2000).

Reservatórios	Mourão	Fiú
Rio	Mourão	Apucarantina
Bacia	Ivaí	Tibagi
Município	Campo Mourão	Tamarana
Ano de fechamento	1964	1958
Potência (Mw)	7.5	9.5
*Área (Km <sup>2</sup> )	10.5	1.7
Tempo de retenção	70.0	12.0
Volume (m <sup>3</sup> )	65 000 000	15 000 000
Transparência média	1.07	0.57

Fonte: COPEL (1999 a, b)



**Fig 1.** Localização dos reservatórios estudados

## Amostragem

As coletas foram realizadas em intervalos trimestrais no período de maio/96 a fevereiro/97 e de maio/98 a agosto/99 em Fiú; de maio/96 a fevereiro/97 e de maio/98 a fevereiro/99 em Mourão. Os peixes foram coletados por meio de 14 redes de espera, sendo 11 do tipo simples (malhagens 2,4; 3,0; 4,0; 5,0; 6,0; 7,0; 8,0; 10,0; 12,0; 14,0 e 16,0 cm, medidos entre nós opostos) e 3 do tipo tresmalhos (“feiticeira”, malhas internas de 6,0; 7,0 e 8,0 cm entre nós opostos), expostas por 24 no corpo principal dos reservatórios, com despescas no período da manhã (8:00), tarde (16:00) e noite (22:00). Os espécimes foram fixados em formaldeído 10% e encaminhados aos laboratórios do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aqüicultura da Universidade Estadual de Maringá, (Nupélia) onde foram identificados e eviscerados. Para cada exemplar foi registrado o comprimento (total e padrão; cm), peso total (g), o peso das gônadas (g) e os estádios de desenvolvimento gonadal (imaturo, maturação, maduro, semi-esgotado, esgotado e repouso).

## Análises dos dados

Na análise da estrutura populacional, a proporção de fêmeas e machos foi estabelecida por classe de comprimento padrão (intervalos de 1.0 cm) e para o total de espécimes amostrados. Diferenças na proporção sexual foram avaliadas através teste do qui-quadrado ( $\chi^2$ ). O nível de significância implicou em  $\alpha=0,05$ .

Na avaliação da condição, é assumido que peixes mais pesados de um determinado tamanho estão em melhores condições, indicando assim o bem-estar da população (Le Cren, 1951). A condição dos espécimes amostrados foi avaliada através do fator de condição alométrico (K), calculado pela expressão  $K=TW/SL^b*100$  (Bagenal & Tesch 1978), onde TW é o peso total em gramas, SL é o comprimento padrão em centímetros e  $b$  é uma constante relacionada com o tipo de crescimento dos espécimes, sendo estimada pela linearização da expressão peso-comprimento:  $TW=aSL^b$  (Bagenal & Tesch 1978), através de seu logaritmo natural:  $\ln TW=\ln a+b\ln SL$ , onde  $a$  é o intercepto e  $b$  é o coeficiente angular. Casos onde  $b$  é diferente de 3,0 representam peixes que se tornam menos ou mais arredondados à medida que aumentam em comprimento; quando  $b$  é igual a 3,0 o crescimento é isométrico, ou seja, ele ocorre sem mudanças nas proporções corporais (Jones *et al.*, 1999). O teste t (Norman & Streiner, 1994) foi aplicado sobre os valores de  $b$  obtidos para os diferentes sexos nas populações estudadas, para avaliar  $H_0=3.0$ , com nível de significância implicando em  $\alpha=0,05$ . As regressões lineares foram computadas pelo programa Statistica<sup>TM</sup> (StatSoft, 2005) empregando-se o método dos mínimos quadrados.

Foram calculados o valor de K para cada espécime e os valores médios trimestrais de K para fêmeas e machos. Para verificação de possíveis influências do peso das gônadas sobre o fator

de condição de cada espécime, foi subtraído do peso total, o peso das gônadas, e novamente calculado o fator de condição, denominado de fator de condição somático (Ks) (Vazzoler, 1996). Maiores diferenças entre K e Ks estariam ligadas ao processo reprodutivo, refletindo o desvio de energia e reservas dos espécimes para a elaboração dos produtos sexuais e desova (Vazzoler, 1996).

Os valores de K obtidos não apresentaram normalidade e homocedasticidade, conseqüentemente, foram empregados testes estatísticos não paramétricos, executados pelo programa Statistica<sup>TM</sup> (StatSoft, 2005). Possíveis diferenças significativas entre os valores médios encontrados (incluindo teste *a posteriori*) foram testadas por meio da análise de variância (ANOVA) de Kruskal-Wallis.

Os conteúdos gástricos foram analisados de acordo com o método volumétrico (percentual do volume de cada item em relação ao volume total dos conteúdos estomacais) (Hyslop, 1980). O volume de itens alimentares maiores (>1.0 ml) foi determinado através de provetas graduadas, enquanto o volume de itens menores (<1.0 ml) foi obtido pela compressão do material com lâmina de vidro sobre placa milimetrada até altura de 1 mm (*sensu* Hellowell & Abel, 1971), sendo o resultado convertido em mililitros. Os itens alimentares foram identificados até o menor nível taxonômico possível. Contudo, para análises comparativas entre os reservatórios, estes foram agrupados em quatro recursos alimentares de composição ampla, denominados de vegetais, invertebrados, peixes e outros. A discriminação dos itens componentes de cada recurso é apresentada na Tabela 4.

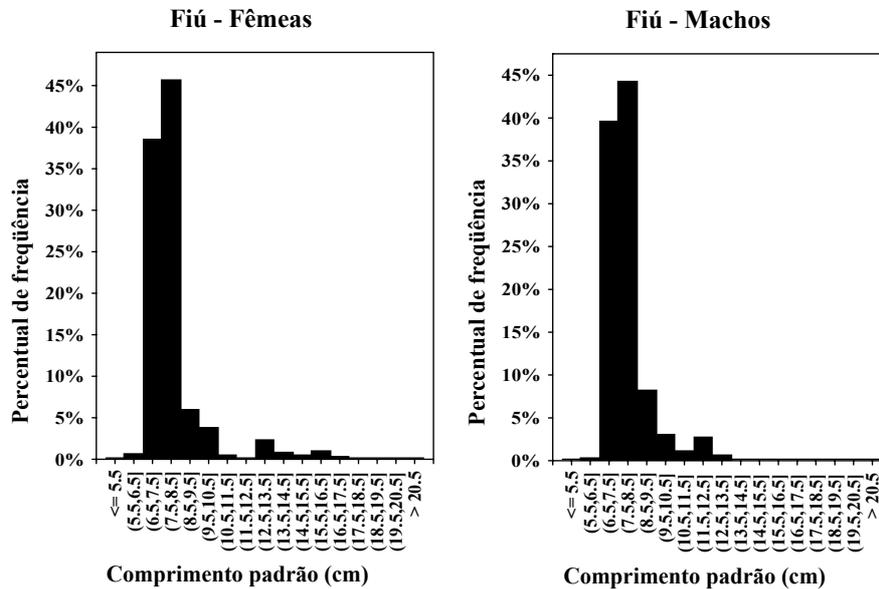
## Resultados

Foram capturados 1639 (642 fêmeas; 997 machos) espécimes de *O. paranensis* em Fiú e 5034 (2452 fêmeas; 2582 machos) em Mourão. O número de conteúdos estomacais analisados correspondeu a 122 para Fiú e 200 para Mourão. Do total de peixes capturados em cada reservatório, menos de 4% (Fiú=3.0% e Mourão=3.9%) apresentou gônadas imaturas. Assim, os resultados descritos a seguir abrangem, preponderantemente, o estrato adulto das populações estudadas.

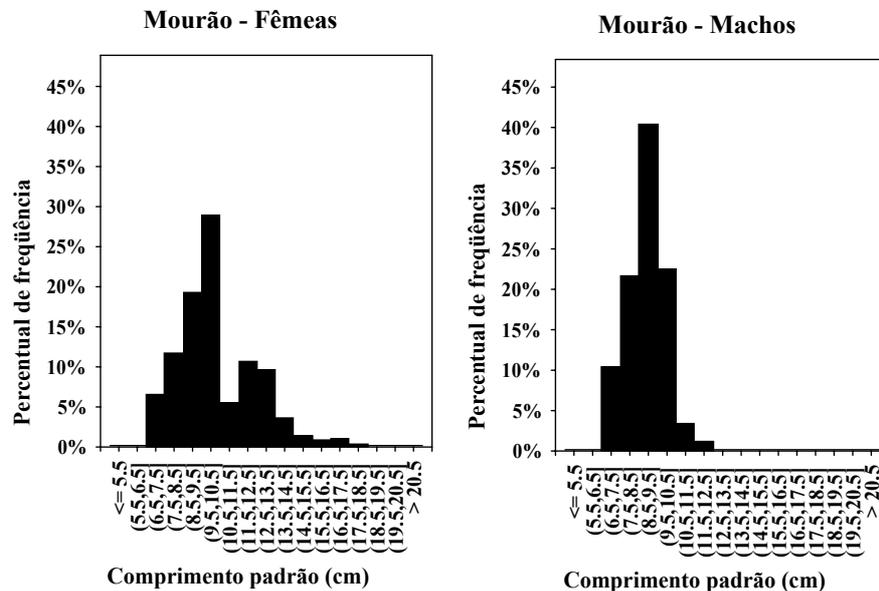
Os valores mínimos e máximos do comprimento padrão para fêmeas e machos corresponderam, respectivamente, a 6.50-16.90 e 6.20-13.50 cm em Fiú e 6.70-19.70 e 6.40-15.30 cm em Mourão.

A distribuição de frequência relativa de espécimes por classe de comprimento padrão (Fig. 2 e 3) indicou que, para o total das populações, peixes medindo entre 6.50-8.50 e 8.50-10.50 cm foram, respectivamente, mais frequentemente capturados em Fiú e Mourão. Destaca-se no

primeiro a acentuada concentração da população nas referidas classes de comprimento. Maior comprimento padrão, tanto para fêmeas quanto para machos, foi alcançado pela população de Mourão.



**Fig. 2.** Frequência relativa do número de espécimes de *Oligosarcus paranensis* por classes de comprimento padrão de 1.0 cm no reservatório de Fiú, Estado do Paraná, Brasil.



**Fig. 3.** Frequência relativa do número de espécimes de *Oligosarcus paranensis* por classes de comprimento padrão de 1.0 cm no reservatório de Mourão, Estado do Paraná, Brasil.

Os resultados do teste do qui-quadrado aplicado sobre as diferenças nas proporções entre os sexos estão apresentados na Tabela 2. Em relação ao total de espécimes capturados em cada reservatório, verificou-se que, em Mourão, a população esteve distribuída equitativamente entre os sexos, enquanto em Fiú, os machos predominaram significativamente (proporção de 1.6: 1.0). Todavia, a análise da proporção sexual por classe de comprimento padrão indicou ter sido comum

aos dois reservatórios o predomínio significativo de machos nas classes de menor comprimento e de fêmeas nas classes superiores. Proporções estatisticamente iguais entre sexos ocorreram apenas em uma classe de comprimento, tanto em Fiú, como em Mourão.

**Tabela 2.** Distribuição de fêmeas e machos por classe de comprimento padrão e resultados do teste do qui-quadrado ( $\chi^2$ ) aplicado à proporção sexual de *Oligosarcus paranensis* em dois reservatórios do Estado do Paraná, Brasil. n=número de espécimes; %=frequência; \*=significante ao nível de 5%.

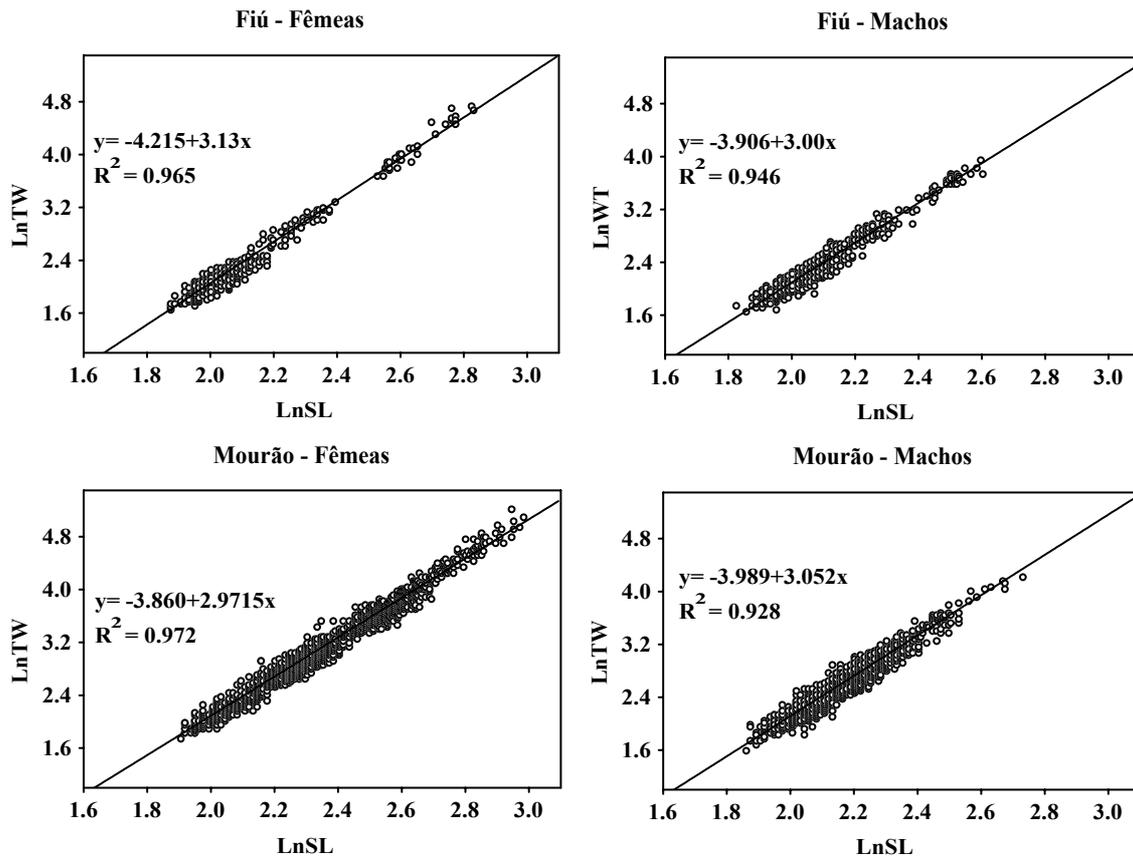
Classe comprimento padrão (cm)	Reservatórios									
	Fiú					Mourão				
	Fêmeas n	%	Machos n	%	$\chi^2$	Fêmeas n	%	Machos n	%	$\chi^2$
5.50  — 6.50	-	0.00	2	100.00	100.00*	-	0.00	1	100.00	100.00*
6.50  — 7.50	172	38.31	277	61.69	5.47*	111	35.81	199	64.19	8.06*
7.50  — 8.50	364	39.91	548	60.09	4.07*	304	35.39	555	64.61	8.54*
8.50  — 9.50	39	32.23	82	67.77	12.63*	382	29.12	930	70.88	17.45*
9.50  — 10.50	28	38.89	44	61.11	4.94*	767	50.96	738	49.04	0.04
10.50  — 11.50	7	50.00	7	50.00	0.00*	195	63.31	113	36.69	7.09*
11.50  — 12.50	-	0	27	100	100.00*	224	87.16	33	12.84	55.23*
12.50  — 13.50	13	59.09	9	40.91	3.31	258	97.36	7	2.64	89.71*
13.50  — 14.50	8	88.89	1	11.11	60.49*	111	97.37	3	2.63	89.76*
14.50  — 15.50	2	100.00	-	0.00	100.00*	36	92.31	3	7.69	71.60*
15.50  — 16.50	7	100.00	-	0.00	100.00*	23	100.00	-	0.00	100.00*
16.50  — 17.50	2	100.00	-	0.00	100.00*	25	100.00	-	0.00	100.00*
17.50  — 18.50	-	-	-	-	-	9	100.00	-	0.00	100.00*
18.50  — 19.50	-	-	-	-	-	6	100.00	-	0.00	100.00*
19.50  — 20.50	-	-	-	-	-	1	100.00	-	0.00	100.00*
<b>Total</b>	642	39.17	997	60.83	4.69*	2452	48.73	2582	51.27	0.07

Os resultados da transformação logarítmica da relação peso-comprimento de fêmeas e machos das populações estudadas são apresentados na Tabela 3. A Fig. 4 mostra as retas ajustadas aos pontos empíricos desta relação.

**Tabela 3.** Parâmetros das regressões lineares resultantes da logaritimização da relação peso-comprimento de fêmeas e machos de *Oligosarcus paranensis* em dois reservatórios do Estado do Paraná, Brasil. n=número de espécimes, a=intercepto, b= coeficiente angular, R<sup>2</sup>=coeficiente de determinação, SE=erro padrão de b, F=estatística F.

Parâmetro/reservatório/sexo	Fiú		Mourão	
	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos
n	642	997	2452	2582
a	-4.22	-3.91	-3.86	-3.99
b	3.13	3.00	2.97	3.05
R <sup>2</sup>	0.97	0.95	0.97	0.93
SE	0.02	0.03	0.01	0.02
F	17711	17306	84122	33361

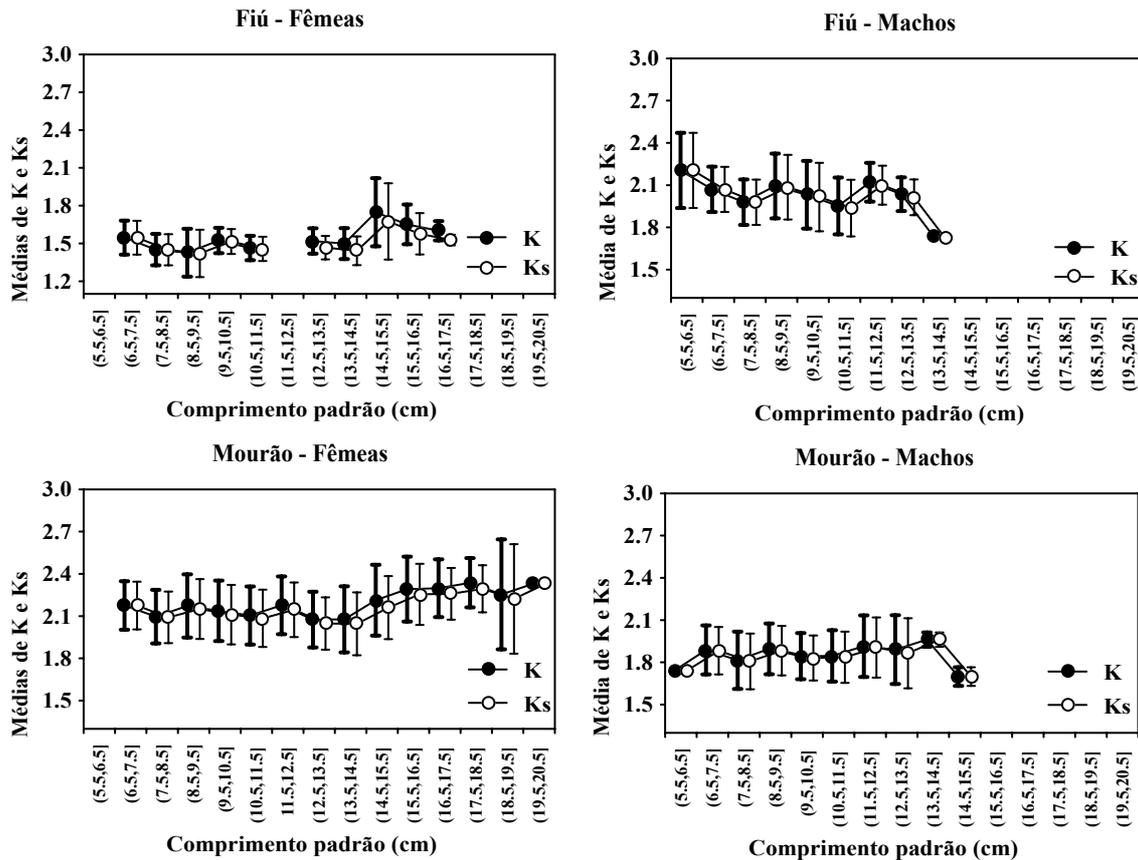
Os valores de b foram significativamente distintos de 3.0 para ambos os sexos em Mourão (fêmeas:  $t_{(2453)}=2.85$ ,  $p<0.05$  machos:  $t_{(2581)}=3.11$ ,  $p<0.05$ ) e para as fêmeas em Fiú ( $t_{(641)}=5.72$ ,  $p<0.05$ ), caracterizando crescimento alométrico. Por outro lado, b foi estatisticamente igual a 3.0 ( $t_{(996)}=0.03$ ,  $p>0.05$ ) para os machos em Fiú, indicando crescimento isométrico.



**Fig. 4.** Logaritimização da relação peso-comprimento de fêmeas e machos de *Oligosarcus paranensis* em dois reservatórios do Estado do Paraná, Brasil. LnSL=logaritmo na base  $e$  do comprimento padrão, LnTW= logaritmo na base  $e$  do peso total.

Os valores médios ( $\pm$  desvio padrão) de  $K$  corresponderam a 1.48 ( $\pm$  0.14) para fêmeas e 2.02 ( $\pm$  0.18) machos em Fiú e, respectivamente, a 2.12 ( $\pm$  0.21) e 1.86 ( $\pm$  0.18) em Mourão. A aplicação da ANOVA (Kruskal-Wallis), com teste *a posteriori*, indicou que todas as médias foram estatisticamente distintas ( $H_{(3,n=6673)}=2991.26$ ,  $p=0.00$ ), apontando a melhor condição de machos em Fiú e de fêmeas em Mourão. Observa-se, graficamente (Fig. 5), que este resultado foi mantido entre as classes de comprimento. A baixa representatividade amostral de algumas classes não permitiu que a aplicação da ANOVA (Kruskal-Wallis) se estendesse a todas estas. Assim, foi possível detectar-se a condição significativamente ( $p<0.05$ ) maior de machos com comprimentos entre 6.5 -11.5 cm em Fiú e de fêmeas com comprimentos entre 6.5-12.5 cm em Mourão.

Em ambos os reservatórios, os valores médios de  $K$  e  $K_s$  flutuaram similarmente entre as classes de comprimento dos sexos (Fig. 5). A diferença entre estes valores foi discreta, contudo, apresentou-se relativamente mais acentuada entre fêmeas.



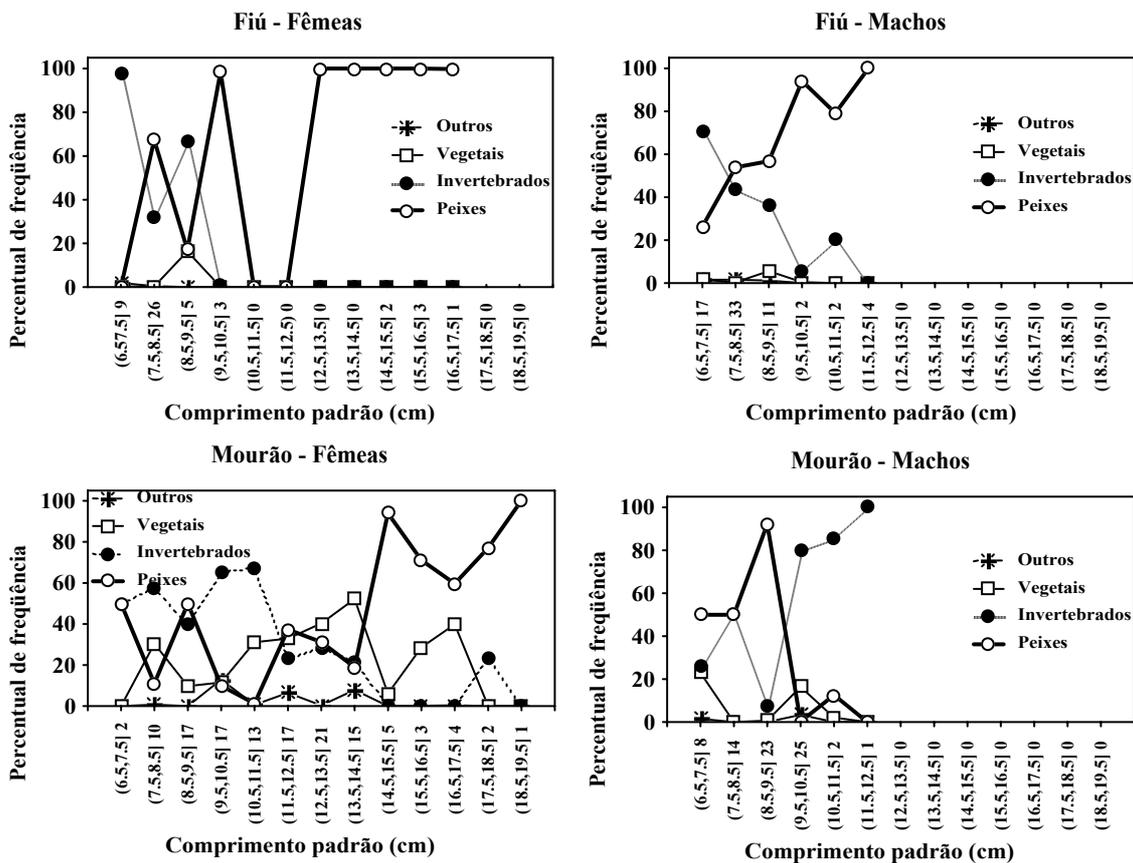
**Fig.5.** Médias  $\pm$  desvio padrão (barras verticais) do fator de condição alométrico (K) e somático (Ks) por sexo e classes de comprimento padrão de *Oligosarcus paranensis* em três reservatórios do Estado do Paraná, Brasil.

A despeito da diversidade de táxons de invertebrados consumidos, peixes foi o recurso alimentar mais representativo (%V>60) na dieta de *O. paranensis*, nos dois reservatórios estudados (Tabela 4). Pequenos caracídeos prevaleceram como presas para ambos os sexos em Fiú, enquanto em Mourão, ciclídeos foram ingeridos predominantemente por fêmeas e pequenos caracídeos por machos. Evidenciou-se ainda a ocorrência de canibalismo em Fiú. A intensidade da piscivoria foi variável entre os sexos, apresentando-se mais acentuada entre as fêmeas de Fiú (%V peixes=96.91) e menos evidente para este mesmo sexo em Mourão, onde os recursos frutos/sementes e invertebrados (aquáticos e terrestres) compuseram, conjuntamente, 36.68% do volume total da dieta, destacando-se a importância de frutos/sementes na alimentação destas fêmeas. Invertebrados foram também representativos na complementação alimentar dos machos de Mourão (%V invertebrados=18.42) e daqueles de Fiú (%V invertebrados=17.66). Estes resultados caracterizaram o hábito alimentar piscívoro da espécie para ambos os reservatórios, ressaltando-se que, para fêmeas em Mourão, este poderia ser qualificado como piscívoro com tendência a herbivoria.

**Tabela 4.** Composição da dieta de *Oligosarcus paranensis*, expressa em percentual de volume (%V), em dois reservatórios do Estado do Paraná, Brasil.

Recurso Alimentar/Reservatórios	Fiú		Mourão	
	%V Fêmeas	%V Machos	%V Fêmeas	%V Machos
<b>Vegetais</b>				
Fruto/sememente Angiospermae	-	0.008	21.911	2.986
Folha/caule/raiz Angiospermae	0.134	0.626	0.719	0.010
<b>Subtotal Vegetais</b>	<b>0.134</b>	<b>0.633</b>	<b>22.630</b>	<b>2.995</b>
<b>Invertebrados</b>				
<b>Insetos aquáticos</b>				
Diptera (larva e pupa)	0.006	0.073	0.082	0.042
Ceratopogonidae (larva e pupa)	0.016	0.010	0.021	0.028
Chaoboridae (larva e pupa)	0.523	3.211	0.765	1.567
Chironomidae (larva e pupa)	0.073	0.441	0.204	0.319
Simuliidae (larva)	-	-	0.000	0.002
Collembola	-	0.001	0.001	0.000
Coleoptera (larva)	-	0.031	0.233	0.003
Ephemeroptera (ninfã)	0.568	1.104	1.047	1.830
Hemiptera	0.000	0.000	0.035	0.218
Megaloptera (larva)	0.151	1.314	0.000	-
Odonata (ninfã)	0.074	1.113	2.128	0.049
Trichoptera (larva)	0.028	1.221	-	-
Coleoptera (larva)	0.308	4.400	-	-
<b>Outros invertebrados aquáticos</b>				
Cladocera	0.004	0.533	0.010	0.728
Copepoda	0.033	0.016	0.617	5.363
Hydracarina	0.229	1.094	0.001	0.000
Nematoda	0.000	0.002	0.012	0.000
Oligochaeta	0.000	0.618	-	-
Ostracoda	0.006	0.443	0.000	0.001
Testacea	0.001	0.000	-	-
<b>Insetos terrestres</b>				
Coleoptera	0.000	0.000	2.884	1.289
Diptera	0.001	0.021	0.133	0.192
Ephemeroptera	0.519	0.000	0.074	0.749
Hemiptera	0.060	0.274	0.304	0.897
Homoptera	0.000	0.143	0.015	0.003
Hymenoptera	0.036	0.435	1.398	0.810
Isoptera	0.000	0.000	2.224	1.977
Lepidoptera	0.074	0.106	0.457	0.771
Orthoptera	0.062	0.000	1.549	1.176
Thysanoptera	0.000	0.002	0.000	0.000
Trichoptera	0.005	0.000	0.016	0.060
Resto de inseto	0.136	1.055	0.203	0.323
<b>Outros invertebrados terrestres</b>				
Aranae	-	-	0.356	0.019
<b>Subtotal Invertebrados</b>	<b>2.913</b>	<b>17.661</b>	<b>14.770</b>	<b>18.416</b>
<b>Peixes</b>				
Characidae	17.814	6.657	0.929	0.000
Pequenos caracídeos	35.107	19.019	-	-
<i>Astyanax</i> sp.	0.496	20.921	-	77.613
<i>Bryconamericus iheringi</i>	11.909	21.777	-	-
<i>Oligosarcus paranensis</i>	28.086	0.856	-	-
Cichlidae	-	1.902	28.622	-
<i>Crenicichla</i> sp.	-	1.902	-	-
<i>Tilapia rendalli</i>	-	-	16.383	-
<i>Micropterus salmoides</i>	0.000	0.000	0.232	0.582
<i>Synbranchus</i> sp.	-	-	2.322	-
<i>Hoplias malabaricus</i>	0.000	0.209	-	-
Restos de peixe	1.948	7.750	11.891	0.044
Escama de peixe	1.551	0.198	0.431	0.020
<b>Subtotal Peixes</b>	<b>96.911</b>	<b>81.192</b>	<b>60.811</b>	<b>78.259</b>
<b>Outros</b>				
Detrito/sedimento	0.042	0.514	1.789	0.330
Algas				
Bacillariophyceae	<0.001	-	<0.001	-
Chlorophyceae	<0.001	-	-	-
<b>Subtotal Outros</b>	<b>0.042</b>	<b>0.514</b>	<b>1.789</b>	<b>0.330</b>

A análise da dieta, feita entre as classes de comprimento padrão (Fig. 6), revelou para Fiú, a modificação do hábito alimentar invertívoro para piscívoro com o aumento de comprimento do corpo de ambos os sexos, sendo este aspecto bastante acentuado entre as fêmeas (não há informações alimentares para as classes de 10.5-11.5 e 11.5-12.5 cm). Esta tendência foi ainda observada entre as fêmeas de Mourão. Distintamente, entre os machos deste reservatório, o consumo de invertebrados se intensificou com o aumento do comprimento dos espécimes.



**Fig. 6.** Frequência dos recursos alimentares consumidos entre as classes de comprimento padrão (cm) de *Oligosarcus paranensis* em dois reservatórios do Estado do Paraná, Brasil. Valores localizados após os intervalos de classes indicam o número de estômagos analisados para cada classe.

## Discussão

Em peixes, um conjunto complexo de forças seletivas determina a quantidade de energia a ser direcionada ao crescimento (em peso e comprimento) em oposição à demandas importantes, como manutenção e reprodução (King, 1995). Entre esses, o adensamento populacional é um fator que reduz a disponibilidade de alimento e, freqüentemente, induz à maturação precoce das gônadas, resultando na redução progressiva do crescimento em comprimento dos espécimes, os quais podem alcançar a condição extrema de nanismo (Wootton, 1999).

O canibalismo, observado em Fiú, é um outro indicativo de populações de peixes submetidas a forte adensamento populacional, visto que, esse comportamento comumente atua como regulador da abundância populacional (Nikolsky, 1978, Folkvord, 1997). Assim, o menor comprimento de *O. paranensis* em Fiú poderia estar relacionado ao maior adensamento populacional alcançado pela espécie neste reservatório.

A proporção sexual clássica entre peixes é de 1:1 (Wootton, 1999). Contudo, esta pode variar consideravelmente entre as espécies, como também, entre populações de uma mesma espécie presentes em diferentes ambientes (Nikolsky, 1978), justificando os resultados distintos observados para o total da população de Fiú (predomínio de machos; 1.6:1.0) e Mourão (proporção sexual de 1:1). A este respeito, Vazzoler (1996) comenta que condições ambientais distintas (particularmente, de suprimento alimentar) seriam refletidas em taxas de mortalidade e/ou crescimento diferenciados para fêmeas e machos, resultando em variações tanto na proporção sexual entre as diversas classes de comprimento, como para o total da população. Por outro lado, o maior comprimento atingido por fêmeas, como também, a prevalência deste sexo nas classes de maior comprimento para ambos os reservatórios, sugere ser este um atributo conservativo da espécie. Possivelmente, este atributo tenha caráter adaptativo, visto que, maior comprimento corporal pode permitir que maior número de ovos sejam carregados, ou mesmo, que ovos maiores sejam produzidos, os quais teriam melhores chances de sobrevivência larval (King, 1995).

A obtenção de valores distintos para o coeficiente angular ( $b$ ) da relação peso-comprimento entre fêmeas e machos de mesma população foi consistente com relatos de variação deste parâmetro para a mesma espécie em função da idade, sexo, sazonalidade e/ou condições ambientais (Le Cren, 1951; Bagenal & Tesch, 1978; Goulart, 1994; Godinho, 1997; Peck *et al.*, 2005). Os limites de valores preconizados variam, usualmente, entre 2.5 a 4.0, segundo Le Cren (1951) ou entre 2.0 a 4.0 de acordo com Bagenal & Tesch (1978). Entretanto, para a maioria das populações de peixes,  $b$  é próximo a 3.0 (Ney, 1993), como foi observado nos dados aqui apresentados. Em relação ao predomínio da alometria entre os grupos estudados, não é possível, fidedignamente, inferir se esta seria a tendência no tipo de crescimento da espécie, visto não se dispor, para efeito comparativo, de informações relativas a este parâmetro para outras populações de *O. paranensis*.

A análise da condição das populações estudadas remete, novamente, ao contexto da complementaridade entre crescimento e reprodução em peixes (Wootton, 1999). Com raras exceções, a alocação de energia na maturação e produção de ovos é acentuadamente maior que aquela investida no amadurecimento dos testículos (Le Cren, 1951; Vazzoler, 1996; Wootton, 1999), fato que justificaria a maior diferença entre  $K$  e  $K_s$  encontrada para as fêmeas de *O.*

*paranensis*. Adicionalmente, o crescimento ovariano (em peso) tende a ter prioridade sobre o crescimento somático em fêmeas submetidas a restrições alimentares, com conseqüente comprometimento da condição corporal (Wootton, 1999). Aparentemente, este foi o quadro apresentado em Fiú, no qual as diferenças na condição dos sexos resultariam de demandas distintas de reservas somáticas no processo reprodutivo, em ambiente que, supostamente, apresentou-se restrito quanto ao suprimento alimentar da espécie. Ainda, a menor condição das fêmeas poderia acentuar o respectivo nível de mortalidade, resultando na menor freqüência relativa observada para este sexo em Fiú. Por sua vez, a melhor condição de fêmeas em Mourão sugeriu a ausência de restrições na disponibilidade de alimentos e diferenças na condição dos sexos estiveram, possivelmente, relacionadas à composição da dieta, discutida a seguir.

As informações disponíveis quanto à dieta de espécies de *Oligosarcus* caracterizaram a prevalência da piscivoria, entretanto, o espectro alimentar se estendeu, comumente, a crustáceos (decápodos) e invertebrados (insetos aquáticos e terrestres e aracnídeos) (*O. pintoi* em Meschiatti, 1995 e Castro & Casatti, 1997; *O. jenyssii* em Hartz *et al.*, 1996; *O. longirostris* em Gealh & Hahn, 1998 e Loureiro-Crippa & Hahn, 2006; *O. planaltinae* em Luz-Agostinho *et al.*, 2006).

Este padrão alimentar foi similarmente coincidente com a composição da dieta de *O. paranensis* em ambos os reservatórios estudados, excetuando-se a inclusão expressiva e aparentemente incomum, de frutos/sementes pela população de fêmeas de Mourão, o que evidenciou o oportunismo trófico destas, visto ser este um recurso alimentar reconhecido por Abelha (2001) como abundante no reservatório em questão. O caráter incomum da presença representativa de vegetais em conteúdos alimentares de piscívoros é relacionado à limitação do trato digestório destes ao aproveitamento eficiente de produtos vegetais de difícil digestão, como celulose e lignina (Nikolsky, 1978; Okeyo, 1989; Gerking, 1994). Contudo, observou-se que os frutos/sementes presentes nos conteúdos gástricos provenientes de Mourão, apresentavam-se expressivamente fragmentados e abundantes em amido, indicando a viabilidade digestiva deste carboidrato e sua conseqüente relevância como recurso alimentar energético para os espécimes. Possivelmente, este diferencial na composição alimentar influenciou a condição comparativamente melhor das fêmeas deste reservatório em relação aos demais grupos estudados.

A proporção dos recursos componentes da dieta, relativamente distinta entre fêmeas e machos (predomínio no consumo de peixes por fêmeas em Fiú e a predação intensa de ciclídeos por fêmeas e de pequenos caracídeos por machos em Mourão), sugeriu a segregação dos sexos no uso dos recursos alimentares disponíveis. O uso desta tática é vantajosa por reduzir, ou mesmo evitar, interações competitivas, que tendem a ser acentuadas intraespecificamente devido a similaridade nos requerimentos ecológicos dos espécimes (Pianka, 2000).

Dietas distintas entre as diversas classes de comprimento de populações de piscívoros são freqüentemente atribuídas a diferenças na demanda energética, limitações morfológicas (principalmente abertura bucal) e habilidade de forrageamento (detecção, perseguição e manipulação de presas), implicando em relação positiva entre tamanho de presa e predador (Keenleyside, 1979; Gerking, 1994; Wootton, 1999). Desta forma, é esperado a substituição gradual da dieta invertívora pela piscívora com o aumento em comprimento dos peixes, como foi observado para ambos os sexos de *O. paranensis* em Fiú, e para fêmeas em Mourão. Esta tendência foi também relatada por Gealh & Hahn (1998) para o congênere *O. longirostris* no reservatório de Segredo, Estado do Paraná.

Não obstante, o padrão alimentar distinto observado para as classes de comprimento de machos em Mourão, leva a crer que o custo-benefício (*sensu* Schoener, 1971; teoria do forrageamento ótimo) na utilização de presas menos evasivas (em relação a peixes), como invertebrados, possa ter sido energeticamente vantajoso para os espécimes. Esta inferência pode ser mais consistentemente aplicada aos machos pertencentes à classe de comprimento de 9.5-10.5 cm, na qual um número representativo (25) de conteúdos gástricos foi analisado. Como esta condição de amostragem estomacal não se estendeu às classes subseqüentes, este resultado não pode ser considerado como conclusivo. Contudo, é preciso lembrar que, similarmente, peixes não foi o principal alimento a compor a dieta de fêmeas incluídas nas classes equivalentes aos maiores comprimentos alcançados por machos em Mourão. Estes resultados sugeriram que condições particulares de disponibilidade de recursos alimentares para *O. paranensis* neste reservatório favoreceram o consumo de invertebrados (e vegetais) por ampla variedade de comprimentos de espécimes de ambos os sexos.

Cabe destacar em relação a Fiú, que a alegação de possível limitação no suprimento alimentar de *O. paranensis*, contradiz, a primeira vista, a condição de ampla disponibilidade de espécies forrageiras relatada para este reservatório (Luiz, 2000; Abelha, 2001). Contudo, o espectro alimentar de piscívoros fortemente regulado pelo tamanho das presas (Winemiller, 1989; Hahn *et al.*, 1997; Gealh & Hahn, 1998; Wootton, 1999), leva a crer que restrições alimentares estiveram, provavelmente, relacionadas à disponibilidade relativa de determinada amplitude de tamanho apropriado de presas, devido a acentuada concentração da população de *O. paranensis* em duas classes de comprimento. Além disto, as águas em Fiú são comparativamente mais turbidas que Mourão, o que dificultaria a detecção visual de presas. Observou-se ainda em Fiú, elevado grau de assoreamento, com conseqüente simplificação da zona litorânea, fato que, muito provavelmente, resultou em menores abundâncias relativas de invertebrados aquáticos disponíveis aos peixes.

A despeito de *O. paranensis* ser atualmente a espécie mais abundante em Fiú, é razoável ponderar que, a melhor condição e o maior tamanho de fêmeas em Mourão sejam atributos favoráveis ao sucesso reprodutivo da espécie, indicando um futuro mais promissor para a manutenção de sua abundância populacional neste reservatório.

## Referências

- Abelha, M. C. F. 2001. Dieta e estrutura trófica da ictiofauna de pequenos reservatórios do estado do Paraná. Unpublished M.Sc. Dissertation, Universidade Estadual de Maringá, Maringá. 33 p.
- Ackermann, W. C., G. F. White & E. B. Worthington. 1973. Man made lakes: their problems and environmental effects. Washington D.C., American Geophysical Union, 847 p.
- Agostinho, A. A., L. E. Miranda, L. M. Bini, L. C. Gomes, S. M. Thomaz & H. I. Suzuki. 1999. Patterns of colonization in Neotropical reservoirs, and prognoses on aging. In: J. G. Tundisi & M. Straškraba (Eds.). Theoretical reservoir ecology and its applications. São Carlos, International Institute of Ecology, 227-265 pp.
- Araújo, F. G. & L. N. Santos. 2001. Distribution of fish assemblages in Lages Reservoir, Rio de Janeiro, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 61 (4): 563-576.
- Bagenal, T. B. & F. W. Tesch. 1978. Age and growth. In: T. B. Bagenal (Eds). *Methods for assessment of fish production in fresh waters*. Oxford, Blackwell Scientific Publications, 101-136 pp.
- Castro A. C. L. 1996. Aspectos ecológicos da comunidade ictiofaunística do reservatório de Barra Bonita, SP. *Revista Brasileira de Biologia*, 57 (4): 665-676.
- Castro, R. M. C. & M. S. Arcifa. 1987. Comunidades de peixes de reservatórios no sul do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, 47 (4): 493-500.
- Castro, R. M. C. & L. Casatti. 1997. The fish fauna from a small stream of the Upper Paraná River basin, southeastern Brazil. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 7 (4): 337-352.
- COPEL. 1999a. Usina Hidrelétrica Mourão, Campo Mourão: relatório ambiental. Curitiba, Companhia Paranaense de energia, 38 p.
- COPEL. 1999b Usina Hidrelétrica Apucarantina, Tamarana: relatório ambiental. Curitiba, Companhia Paranaense de energia, 35 p.
- Folkvord, A. 1997. Ontogeny of cannibalism in larval and juvenile fishes with special emphasis on Atlantic cod. In: C. Chambers & E. A. Trippel (Eds.). *Early life history and recruitment in fish populations*. London, Chapman & Hall, 251-278 pp.
- Garcia, A. M., J. P. Vieira & K. O. Winemiller. 2001. Dynamics of the shallow-water fish assemblage of the Patos Lagoon estuary (Brazil) during cold and warm ENSO episodes. *Journal of Fish Biology*, 59: 1218-1238.
- Gealh, A. M. & N. S Hahn. 1998. Alimentação de *Oligosarcus longirostris* Menezes & Gèri (Osteichthyes, Acestorhynchinae) do reservatório de Salto Segredo, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 15 (4): 985-993.
- Gerking, S. D. 1994. *Feeding ecology of fish*. San Diego, Academic Press, 416 p.
- Godinho, A. L. 1997. Weight-length relationship and condition of the characiform *Triportheus guentheri*. *Environmental Biology of Fishes*, 50: 319-330.
- Goulart, E. 1994. Estrutura da população, idade, crescimento, reprodução e alimentação de *Auchenipterus nuchalis* (Spix, 1826) (Osteichthyes, Auchenipteridae) do reservatório de Itaipu-PR. Unpublished Ph.D. Thesis, Universidade Federal de São Carlos, São Paulo. 281 p.

- Hahn, N. S., A. A. Agostinho & R. Goitein, 1997. Feeding ecology of curvina *Plagioscion squamosissimus* (Hechel, 1840) (Osteichthyes, Perciformes) in the Itaipu reservoir and Porto Rico floodplain. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 9: 11-22.
- Hartz, S. M., A. Martins, & G. Barbieri. 1996. Dinâmica da alimentação de *Oligosarcus jenynsii* (Gunter, 1864) na lagoa Caconde, Rio Grande do Sul, Brasil (Teleostei, Characidae). *Boletim do Instituto de Pesca*, 23: 21-29.
- Hellawell, J. M. & R. Abel. 1971. A rapid volumetric method for the analysis of the food of fishes. *Journal of Fish Biology*, 3: 29-37.
- Hyslop, E. J. 1980. Stomach contents analysis, a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 17: 411-429.
- Jones, R. E., R. J. Petrell & D. Pauly. 1999. Using modified length-weight relationships to assess the condition of fish. *Aquacultural Engineering*, 20: 261-276.
- Instituto de Pesquisas Espaciais-INPE. 2000. Spring 3.4 : Geoprocessamento ao alcance de todos. São José dos Campos: MICROSERVICE Microfilmagens e Reproduções Técnicas. 1 CD, Windows 9X/NT. Disponível também em: <http://www.dpi.inpe.br/cursos>.
- Keenleyside, M. H. A. 1979. Zoophysiology, diversity and adaptation in fish behaviour. Berlin, Springer-Verlag, 209 p.
- King, M. 1995. Fisheries biology, assessment and management. Oxford, Blackwell Science, 341 p.
- Le Cren, E. D. 1951. The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). *The Journal of animal Ecology*, 20 (2): 201-219.
- Loureiro-Crippa, V. E. & N. S. Hahn. 2006. Use of food resources by the fish fauna of a small reservoir (rio Jordão, Brazil) before and shortly after its filling. *Neotropical Ecology*, 4 (3): 357-362.
- Luiz, E. A. 2000. Assembléia de peixes de pequenos reservatórios hidrelétricos do estado do Paraná. Unpublished M.Sc. Dissertation, Universidade Estadual de Maringá, Maringá. 33 p.
- Luz-Agostinho, K. D. G., L. M. Bini, R. Fugi, A. A. Agostinho & H. F. Júlio, Jr. 2006. Food spectrum and trophic structure of the ichthyofauna of Corumbá Reservoir, Paraná river basin, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 4: 61-68.
- Menezes, N. A. 1988. Implications of the distribution patterns of the species of *Oligosarcus* (Teleostei, Characidae) from central and southern South America. In: P. E. Vanzolini & W. Ronald Heyer (Eds.). *Proceedings of a workshop on Neotropical distribution patterns*. Rio de Janeiro, Academia Brasileira de Ciências, 295-304 pp.
- Meschiatti, A. J. 1995. Alimentação da comunidade de peixes de uma lagoa marginal do rio Mogi-Guaçu, SP. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 7: 115-137.
- Ney, J. J. 1993. Practical use of biological statistics. In: C. C. Kohler & W. A. Hubert (Eds.). *Inland fisheries management in North America*. Bethesda, American Fisheries Society, 137-158 pp.
- Nikolsky, G. V. 1978. *The ecology of fishes*. Neptune City, T. F. H. Publications, 352 p.
- Norman, R. G. & D. L. Streiner. 1994. *Biostatistics, the bare essentials*. Saint Louis, Mosby, 261 p.
- Okeyo, D. O. 1989. Herbivory in freshwater fishes: a review. *The Israeli Journal of Aquaculture*, 41 (3): 79-97.
- Pagioro, T. A., S. M. Thomaz & M. C. Roberto. 2005. Caracterização limnológica abiótica dos reservatórios. In: Rodrigues, L., S. M. Thomaz, A. A. Agostinho & L. C. Gomes (Eds.). *Biocenose em reservatórios: padrões espaciais e temporais*. São Carlos, Rima Editora, 17-37 pp.
- Peck, M. A., C. Clemmesen & J. P. Herrmann. 2005. Ontogenetic changes in the allometric scaling of the mass and length relationship in *Sprattus sprattus*. *Journal of Fish Biology*, 66: 882-887.

- Pianka, E. R. 2000. Evolutionary ecology. San Francisco, Benjamin/Cummings, 512 p.
- StatSoft. 2005. Statistica. Version 7.0. Tulsa, StatSoft Inc.
- Schoener, T. W. 1971. Theory of feeding strategies. Annual Review of Ecology and Systematics, 11: 369-404.
- Teixeira, R. L. 1989. Aspectos da ecologia de alguns peixes do arroio Bom Jardim, Triunfo, RS. Revista Brasileira de Biologia, 49 (1): 183-192.
- Vazzoler, A.E.A. de M. 1996. Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática. Maringá, EDUEM, 169 p.
- Vono, V., C. B. M. Alves & A. L. B Magalhães. 1997. A ictiofauna dos cursos d'água tributários do reservatório da futura UHE-Igarapava-Rio Grande. Acta Limnologia Brasiliensia, 9: 33-43.
- Winemiller, K. O. 1989. Ontogenetic diet shifts and resource partitioning among piscivorous fishes in the Venezuelan llanos. Environmental Biology of Fishes, 26: 177-199.
- Wootton, R. J. 1999. Ecology of teleost fishes. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, 386 p.

# Livros Grátis

( <http://www.livrosgratis.com.br> )

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)  
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)  
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)  
[Baixar livros de Matemática](#)  
[Baixar livros de Medicina](#)  
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)  
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)  
[Baixar livros de Meteorologia](#)  
[Baixar Monografias e TCC](#)  
[Baixar livros Multidisciplinar](#)  
[Baixar livros de Música](#)  
[Baixar livros de Psicologia](#)  
[Baixar livros de Química](#)  
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)  
[Baixar livros de Serviço Social](#)  
[Baixar livros de Sociologia](#)  
[Baixar livros de Teologia](#)  
[Baixar livros de Trabalho](#)  
[Baixar livros de Turismo](#)