

Jansen Alfredo Sampaio Zuanon

HISTÓRIA NATURAL DA ICTIOFAUNA DE CORREDEIRAS DO RIO XINGU, NA REGIÃO DE ALTAMIRA, PARÁ

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo (a) candidato a)
Jansen Alfredo Sampaio Zuanon
e aprovada pela Comissão Julgadora.
30/10/99 Ivan Sazima

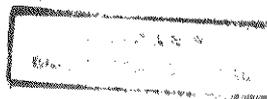
Tese apresentada ao Instituto de Biologia da
Universidade Estadual de Campinas, para a
obtenção do título de Doutor em Ciências
Biológicas, na área de Ecologia.

Orientador: Ivan Sazima

Campinas, SP

1999

9912209



UNIDADE	BC
N.º CHAMADA	T/UNICAMP
	Z81h
EX.	
37883	
229/99	
D	<input checked="" type="checkbox"/>
PREÇO	R\$ 11,00
DATA	11/06/99
N.º CPD	

CM-00124093-3

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA-UNICAMP

Zuanon, Jansen A. S.

Z81h

História natural da ictiofauna de corredeiras do rio Xingu, na região de Altamira, Pará/Jansen A.S.Zuanon. -- Campinas, SP: [s.n.], 1999.
214f: ilus.

Orientador: Ivan Sazima

Tese (doutorado) - Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Peixes. 2. Xingu -rio. 3. História natural. 4. Ecologia.
I. Sazima, Ivan. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Jansen Alfredo Sampaio Zuanon

**HISTÓRIA NATURAL DA ICTIOFAUNA DE
CORREDEIRAS DO RIO XINGU, NA REGIÃO DE
ALTAMIRA, PARÁ**

Orientador: Ivan Sazima

Campinas, SP

1999

Campinas, 30 de abril de 1999

Banca Examinadora

Titulares:

Prof. Dr. Ivan Sazima (Orientador)

Ivan Sazima

Prof. Dr. Paulo Sérgio Moreira Carvalho de Oliveira

Paulo Moreira

Profa. Dra. Virginia Sanches Uieda

Virginia Sanches Uieda

Profa. Dr^a. Valdener Garutti

Valdener Garutti

Prof. Dr. Ricardo Macedo Corrêa e Castro

Ricardo M. C. Castro

Suplentes:

Prof. Dr. Wesley Rodrigues Silva

Prof. Dr. Osvaldo Takeshi

Para Márcia, Lino e Leticia

Um homem
que se preocupava demais
com coisas sem importância
acabou ficando com a cabeça cheia de minhocas.

Um amigo lhe deu então a idéia
de usar as minhocas
numa pescaria
para se distrair das preocupações.

O homem se distraiu tanto
pescando
que sua cabeça ficou leve
como um balão
e foi subindo pelo ar
até sumir nas nuvens.

Onde será que foi parar?
Não sei
nem quero me preocupar com isso.
Vou mais é pescar.

“Pescaria”

José Paulo Paes

In: “Poemas para brincar”

Agradecimentos

- Ao Prof. Ivan Sazima, pela orientação segura, apoio e estímulo constantes durante o desenvolvimento da tese.
- Aos membros da banca examinadora, pelas valiosas críticas e sugestões ao manuscrito.
- Ao INPA, por ter proporcionado a oportunidade de realização do doutoramento, bem como pelo apoio financeiro, logístico, material e técnico durante a realização dos estudos.
- Aos professores e técnicos do Departamento de Zoologia (IB) e do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, em especial ao Prof. Dr. João Vasconcelos Neto, pelo apoio durante a realização da tese na Unicamp.
- Ao CNPq e CAPES, pelas bolsas de estudos concedidas.
- À Fundação “O Boticário” de Proteção à Natureza e ao Fundo Mundial para a Natureza (WWF – Brasil), pelos financiamentos concedidos ao projeto de pesquisas da tese, sem os quais este trabalho não teria sido realizado.
- Aos amigos André, Edilson, Lana, Lindalva e Solange, técnicos das Coleções Zoológicas do INPA, pelo apoio prestativo no acesso às coleções.
- Ao Museu de Zoologia da USP, especialmente ao Dr. Osvaldo T. Oyakawa, pelo apoio e facilidades de acesso e consulta à Coleção de Peixes.
- Aos amigos Fátima, Beth, Auro e Marcelo, do Museu de História Natural da Unicamp, pelo apoio irrestrito durante os trabalhos da tese.

- Ao IBAMA – DF, pela concessão da licença para coleta de peixes; também ao escritório do IBAMA em Altamira, Pará, na pessoa do Dr. Carlos Bicelli, pelo apoio aos trabalhos de campo no rio Xingu.
- Aos amigos Izaltino Barbosa, Dona Olga e família, que fizeram do Xingu minha segunda casa.
- Aos amigos Luis Gonzaga B. de Oliveira e Moisés S. dos Santos, pelo apoio inestimável durante os trabalhos de campo.
- Ao IBGE, escritório regional de Altamira, pelo apoio na obtenção de mapas e informações sobre a região.
- À Sra. Maria José (CPRM), pelo fornecimento dos dados sobre o nível do rio Xingu em Altamira.
- Ao amigo Marcelo Garcia, pelo companheirismo, hospitalidade e apoio em Manaus durante o desenvolvimento da tese.
- Ao José Sabino, pela amizade, hospitalidade e apoio durante a minha estada em Campinas.
- Ao Sr. Lindomar Moreira de Oliveira, técnico da Estação Meteorológica de Altamira, Pará, pelo apoio na obtenção de dados sobre o clima local.
- Aos exportadores de peixes ornamentais de Altamira, especialmente o Sr. Alcinei Uchoa, pelas informações prestadas e doação de exemplares de peixes para preservação.

- Ao Aquário “Corydoras-Tetra”, de Manaus, AM, na pessoa dos amigos Edgar, Sebastião e Arnóbio Corrêa, por terem me proporcionado os primeiros contatos com a fauna de peixes do rio Xingu.
- Aos amigos Geraldo, Efrem, Lúcia e Michel (INPA), pelo auxílio na identificação das espécies, mas principalmente pelos conselhos, sugestões, apoio e amizade nos últimos 14 anos de permanência em Manaus.
- À Dra. Cecília Volkmer-Ribeiro, pela identificação das esponjas.
- Ao Adriano Sanches, pelo auxílio na identificação dos insetos aquáticos.
- À Dra. Virgínia S. Uieda, pelo auxílio na identificação das algas.
- À MSc. Ellen Wang, pelo auxílio na identificação das algas, mas principalmente pela amizade e companheirismo durante os trabalhos no Museu de História Natural da Unicamp.
- À Dra. Maria do Carmo E. do Amaral e Lidyanne Y. S. Aona, pela identificação das amostras de Podostemaceae.
- Ao Dr. Carlos A. R. M. Lima, pelo empréstimo do fluxômetro na primeira expedição a campo.
- Ao Dr. W. Benson, pelo auxílio no uso de balanças eletrônicas de precisão da Unicamp.
- Um agradecimento especial aos meus pais e irmãos, pelo apoio e incentivo durante toda a minha trajetória até aqui.

- À Márcia, Lino e Leticia, pelo apoio, carinho e, sobretudo, pela paciência durante esses quatro anos de trabalho em Campinas. Sem vocês, este trabalho teria sido impossível.
- A todos aqueles que contribuíram direta ou indiretamente para a realização deste trabalho, os meus mais sinceros agradecimentos.

SUMÁRIO

Apresentação	1
---------------------	---

Capítulo 1

História natural da ictiofauna de corredeiras do rio Xingu

Resumo	4
Abstract	5
Introdução	6
Área de estudos	8
Material e Métodos	12
Seleção de locais de estudos e avaliação de características ambientais	12
Observações durante as sessões de mergulho	13
Variáveis ambientais: categorias	13
Categorias funcionais: constância e reofilia	15
Resultados	16
Ambientes e associações de espécies	22
Discussão	31
Uso do espaço	31
Relações tróficas	34
Constância e abundância das espécies nas corredeiras: os especialistas	36

Capítulo 2

História natural e ecologia de seis espécies de *Teleocichla* (Cichlidae) do rio Xingu

Resumo	48
Abstract	49
Introdução	50

Material e Métodos	52
<i>Teleocichla</i> spp. – Diagnoses para as espécies incluídas no presente estudo	52
Dieta	54
Ecomorfologia	54
Metodologia de análise dos atributos ecomorfológicos	56
Resultados	57
Dieta	63
Ecomorfologia	65
Discussão	70
Partilha de recursos: micro-habitats e dietas	70
Características ecomorfológicas e a ocupação das áreas de corredeiras	74

Capítulo 3

História natural e ecologia dos anostomídeos de corredeiras do rio Xingu (Characiformes: Anostomidae)

Resumo	83
Abstract	84
Introdução	85
Material e Métodos	86
Dieta	88
Ecomorfologia	89
Resultados	91
Dieta	94
Ecomorfologia	99
Discussão	104
Micro-habitats, dietas e táticas alimentares	104
Características ecomorfológicas e a ocupação de micro-habitats nas corredeiras	122

Capítulo 4

História natural dos loricariídeos das corredeiras do rio Xingu (Siluriformes: Loricariidae)

Resumo	127
Abstract	128
Introdução	129
Material e Métodos	131
Observação e amostragem	131
Abrigos diurnos: observação e análise	132
Dieta	132
Comprimento relativo do tubo digestivo	134
Dentição	135
Ecomorfologia	135
Resultados	136
Distribuição e frequência de ocorrência	136
Abrigos diurnos	142
Dieta	145
Comprimento relativo do tubo digestivo	148
Dentes: disposição, número e forma	151
Discussão	156
Micro-habitats, abrigos diurnos e estratégias comportamentais.	156
Dieta	160
Comprimento relativo do tubo digestivo	166
Dentição	168

Capítulo 5

Peixes e corredeiras

Especializações morfológicas e comportamentais	170
A eficiência da metodologia ecomorfológica	172
A ocupação dos ambientes de corredeiras: possíveis vantagens	174

Abundância de alimento	174
Grande disponibilidade de abrigos	175
Menor pressão de predação	176
A ictiofauna do rio Xingu: possíveis impactos	179
Conclusões e considerações finais	181
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	183

Lista de anexos

Capítulo 1

- Anexo 1.1.** Relação das áreas de amostragem utilizadas no rio Xingu entre setembro de 1996 e outubro de 1997, com as respectivas coordenadas geográficas. 41
- Anexo 1.2.** Áreas de estudo e respectivos tempos de observação durante mergulho (em minutos) nos períodos diurno e noturno. 42
- Anexo 1.3.** Lista das espécies de peixes registradas nas corredeiras e áreas adjacentes do rio Xingu, em 14 áreas de estudo, entre setembro de 1996 e outubro de 1997. 43-47

Capítulo 2

- Anexo 2.1.** Relação e descrição das medidas tomadas de exemplares preservados de seis espécies de *Teleocichla* (Cichlidae) do rio Xingu, para posterior cálculo de atributos ecomorfológicos. 80-81
- Anexo 2.2.** Relação das espécies de *Teleocichla* incluídas nas análises ecomorfológicas, com os respectivos números de exemplares (**n**), amplitudes de comprimento-padrão (CP, mm) e valores médios para os atributos ecomorfológicos calculados. 82

Capítulo 3

- Anexo 3.1.** Relação das espécies de Anostomidae incluídas nas análises ecomorfológicas, com os respectivos números de exemplares (**n**), amplitudes de comprimento-padrão (CP, mm) e valores médios para os atributos ecomorfológicos. 126

Lista de figuras

Capítulo 1

Figura 1.1. Mapa da área de estudos no rio Xingu, na região de Altamira, Pará. Os números indicam a posição aproximada de algumas das localidades estudadas. 9

Figura 1.2. Fatores ambientais medidos na região de Altamira, Pará, entre 1996 e 1997. Nível do rio Xingu (metros acima do nível do mar) (*acima*); pluviosidade (mm). 11

Figura 1.3. Tipos de ambientes estudados no rio Xingu, nas proximidades de Altamira, Pará. Área com predominância de grandes blocos rochosos, na localidade de Costa Júnior (*acima*); corredeira rasa na localidade do furo da Crente. 26

Capítulo 2

Figura 2.1. Perfil das seis espécies de *Teleocichla* (Cichlidae) estudadas nas corredeiras do rio Xingu nos arredores do município de Altamira, Pará. 62

Figura 2.2. Frequência de ocorrência (FO %) e frequência numérica (FN %) das categorias de alimento nos conteúdos estomacais de seis espécies de *Teleocichla*. 64

Figura 2.3. Projeção gráfica dos componentes principais gerados pela análise de 17 atributos ecomorfológicos para seis espécies de *Teleocichla* (Cichlidae) das corredeiras do rio Xingu. a) eixos 1 x 2; b) eixos 1 x 3. 68

Figura 2.4. Dendrograma de similaridade de seis espécies de *Teleocichla* (Cichlidae) das corredeiras do rio Xingu, baseado na análise de 17 atributos ecomorfológicos (distância euclidiana simples; UPGMA). 69

Figura 2.5. Vista ventral da nadadeira pélvica de *Teleocichla monogramma* (Cichlidae) das corredeiras do rio Xingu. 78

Capítulo3

Figura 3.1. Espécies não descritas de *Leporinus* (Anostomidae) do rio Xingu, incluídas no presente estudo. De cima para baixo: *Leporinus* sp.; *Leporinus* sp. “PA”; *Leporinus* sp. 2; *Leporinus* sp. “verde”. 90

Figura 3.2. Volume relativo médio (%) das categorias de alimento nos conteúdos estomacais de oito espécies de anostomídeos das corredeiras do rio Xingu. 96-97

Figura 3.3. Projeção gráfica dos componentes principais gerados pela análise de 17 atributos ecomorfológicos para 13 espécies de Anostomidae das corredeiras do rio Xingu. a) eixos 1 x 2; b) eixos 1 x 3. 102

Figura 3.4. Dendrograma de similaridade de 13 espécies de Anostomidae do rio Xingu, baseado na análise de 17 atributos ecomorfológicos. (distância euclidiana simples; UPGMA). 103

Figura 3.5. Representação esquemática dos locais de forrageamento e postura corporal de quatro espécies de anostomídeos das corredeiras do rio Xingu. a) *Leporinus julii*; b) *Leporellus vittatus*; c) *Leporinus tigrinus*; d) *Leporinus* sp. 105

- Figura 3.6.** Perfil da região do focinho e detalhe dos dentes (vista frontal) de *Leporinus desmotes*. 106
- Figura 3.7.** Perfil da região do focinho de *Leporellus vittatus* em corte sagital, mostrando os lábios espessados e o bolsão de tecido conjuntivo subjacente (**conj**) 108
- Figura 3.8.** Detalhe da região do focinho e dentes de (acima) *Anostomus intermedius* e (abaixo) *Leporinus* sp. “PA”. Note a estrutura plissada do lábio superior, e papilosa do inferior. 112
- Figura 3.9.** Detalhe da região do focinho (vista superior) e dentes de *Sartor respectus*. 112
- Figura 3.10.** *Anostomus ternetzi* forrageando em parede vertical. Note a postura inclinada e o dorso voltado para a superfície rochosa. 115
- Figura 3.11.** Exemplos de *Leporinus maculatus* (Anostomidae) (acima) e *Hemiodus vorderwinkleri* (Hemiodontidae), possível caso de associação mimética. 117
- Figura 3.12.** Posição da boca e detalhe da dentição (vista frontal) de *Leporinus julii* (acima) e *Leporinus* sp. 121

Capítulo 4

- Figura 4.1.** Espécies de loricariídeos incluídas nas análises deste capítulo. De cima para baixo, à esquerda: *Ancistrus* sp; *Peckoltia vittata*; *Scobinancistrus* cf. *pariolispos*; *Hypostomus* aff. *emarginatus*; *Oligancistrus punctatissimus*. À direita: *Hypancistrus zebra*; *Peckoltia* sp.; *Scobinancistrus aureatus*; *Panaque* aff. *nigrolineatus*; *Oligancistrus* sp. 137

Figura 4.1.(cont.) Espécies de loricariídeos das corredeiras do rio Xingu. De cima para baixo, à esquerda: *Parancistrus* sp; *Baryancistrus* sp. “aba”; *Pseudancistrus* cf. *barbatus*; *Ancistrus ranunculus* (macho); *Hopliancistrus tricornis*. À direita: *Parancistrus* cf. *aurantiacus*; *Baryancistrus* sp. “amarelo”; *Baryancistrus* aff. *niveatus*; *Ancistrus ranunculus* (fêmea); *Leporacanthicus heterodon*. 138

Figura 4.2. Frequência de ocorrência (%) de loricariídeos por tipo de abrigo. AB=abrigo sob bloco; FV=fenda vertical; LC=loca circular; PP=pedras pequenas e médias apoiadas sobre o substrato. 144

Figura 4.3. Abundância média das categorias de alimento na dieta de 10 espécies de loricariídeos das corredeiras do rio Xingu. 146-147

Figura 4.4. Tipos de dentição em Loricariidae. **Tipo I:** *Scobinancistrus aureatus*; (acima); **Tipo II:** *Peckoltia vittata* (meio);. **Tipo III:** *Hypancistrus zebra*; **Tipo IV:** *Oligancistrus punctatissimus* (acima); **Tipo V:** *Baryancistrus* sp. “amarelo” (meio); *Ancistrus ranunculus*. 153-154

Figura 4.5. Tipos de dentes observados em loricariídeos das corredeiras do rio Xingu. Os esquemas representam dentes em vista lateral, e o detalhe das cúspides em vista frontal. Da esquerda para a direita: *Oligancistrus* sp., *Ancistrus ranunculus*, *Scobinancistrus aureatus*, *Panaque* aff. *nigrolineatus*. 155

Lista de tabelas

Capítulo 1

Tabela 1.1. Relação das 105 espécies de peixes observadas nas corredeiras de 14 locais do rio Xingu, incluindo grau de reofilia (**reo**); tipo de ambiente (**amb**); período de atividade (**per**); tamanho dos grupos de indivíduos observados (**n**); profundidade dos locais onde a espécie foi observada (**prof**); velocidade da correnteza (**corr**); micro-hábitat (**microhab**); tipos de alimentos consumidos táticas alimentares empregadas.

18-21

Capítulo 2

Tabela 2.1. Valores de correlação de 17 atributos ecomorfológicos nos três primeiros eixos da análise de componentes principais, relativos a seis espécies de *Teleocichla* (Cichlidae) de corredeiras do rio Xingu. Os valores destacados em negrito foram considerados significantes para a variância total explicada pelos componentes.

67

Capítulo 3

Tabela 3.1. Características dos ambientes ocupados e comportamento alimentar de 13 espécies de anostomídeos das corredeiras do rio Xingu, incluindo: tipo de ambiente; tamanho dos grupos de indivíduos (**n**); velocidade da correnteza; substrato de forrageamento; tática alimentar.

92-93

Tabela 3.2. Participação relativa dos alimentos de origem animal e vegetal na dieta de 13 espécies de anostomídeos das corredeiras do rio Xingu, calculada através da soma dos volumes relativos das categorias de alimentos nos conteúdos estomacais.

98

Tabela 3.3. Valores de correlação de 17 atributos ecomorfológicos nos três primeiros eixos da análise de componentes principais, relativos a 13 espécies de Anostomidae das corredeiras do rio Xingu. 101

Capítulo 4

Tabela 4.1. Frequência de ocorrência (FO%) das 25 espécies de loricariídeos das corredeiras do rio Xingu, em relação ao total de observações para a família. 139

Tabela 4.2.. Características dos ambientes ocupados e comportamento alimentar de 20 espécies de loricariídeos das corredeiras do rio Xingu, incluindo: tipo de ambiente; tamanho dos grupos de indivíduos (n); velocidade da correnteza; de forrageamento; tática alimentar. 140-141

Tabela 4.3. Ocupação diferencial de tipos de abrigos por sete espécies de loricariídeos das corredeiras do rio Xingu, analisada com uso do teste G. 143

Tabela 4.4. Participação relativa dos alimentos de origem animal e vegetal na dieta de loricariídeos do rio Xingu. 149

Tabela 4.5. Relação entre o comprimento do tubo digestivo (CTDig) e o comprimento-padrão (CP) de exemplares de 20 espécies de loricariídeos do rio Xingu. 150

Tabela 4.6. Número de dentes (mínimo e máximo) e comprimento-padrão (CP, mm) dos exemplares examinados de 20 espécies de loricariídeos do rio Xingu. 152

APRESENTAÇÃO

Peixes constituem o maior grupo de vertebrados atuais, com cerca de 25.000 espécies (Liem 1994; Berra 1997). Na Amazônia, a grande riqueza de espécies e a vasta área a ser estudada têm historicamente dificultado a aquisição de um conhecimento adequado da ictiofauna (Bohlke et al. 1978). Vinte anos após as constatações de Bohlke e colaboradores, a situação continua preocupante (Menezes 1996), e muito ainda resta a ser feito em áreas básicas da ictiologia Neotropical de água doce, como taxonomia e sistemática, e história natural.

Até aproximadamente o início da década de 60, os estudos sobre a ictiofauna amazônica abordaram principalmente aspectos taxonômicos e sistemáticos, com poucos trabalhos publicados sobre ecologia e história natural (Santos et al. 1991, e referências incluídas). Após esse período, alguns estudos ecológicos importantes foram publicados, enfocando comunidades de peixes ou comparando conjuntos de espécies de regiões diferentes (Lowe McConnell 1964, 1975; Marlier 1967, 1968; Knoppel 1970; Roberts 1972). Mais recentemente, diversos estudos têm focado aspectos da ecologia de comunidades, através de técnicas sofisticadas de tratamento estatístico das informações (Ibarra & Stewart 1989; Galacatos et al. 1996; Jepsen 1997; Ponton & Copp 1997; Tejerina-Garro et al. 1998). Alguns desses estudos resultaram em descobertas importantes a respeito de possíveis fatores que influenciam a estrutura de comunidades em ambientes tropicais, incluindo fatores físicos (morfologia de lagos e transparência) e bióticos (piscivoria) (Rodríguez & Lewis 1997). Entretanto, apesar dos avanços no entendimento da estrutura geral de comunidades de peixes de água doce, pouco se sabe sobre história natural e ecologia da maioria das espécies.

Talvez o trabalho recente mais importante, sobre história natural de peixes amazônicos seja o de Goulding (1980), descrevendo as relações entre os peixes e a floresta. Reconhecido como um estudo fundamental sobre a ecologia de peixes amazônicos, esse trabalho concentrou-se em espécies exploradas na pesca comercial e de subsistência, tendo sido desenvolvido em áreas de várzea, melhor conhecidas e historicamente exploradas desde o início da colonização. A maior parte da ictiofauna amazônica permanece mal

conhecida, com poucos registros publicados além da descrição original. Tal situação torna-se ainda mais preocupante frente às pressões ambientais atuais, movidas por um ritmo acelerado de devastação de áreas florestais e alterações generalizadas em sistemas aquáticos, na forma de poluição, assoreamento, e barramentos.

Estudos sobre história natural de peixes de água doce com uso de técnicas de mergulho são escassos em ambientes sul-americanos, embora trabalhos desse tipo venham sendo realizados em outras regiões há mais de 35 anos (e.g., Keenleyside 1962). No Brasil, a maior parte dos estudos naturalísticos desse tipo têm se concentrado em riachos de pequeno porte (e.g., Sabino & Castro 1990; Buck & Sazima 1995; Sabino & Zuanon 1998). Desses, apenas um foi desenvolvido em áreas de corredeiras (Casatti & Castro 1998).

Velocidade da correnteza é um dos fatores fundamentais na organização de comunidades de peixes de água doce (Gorman & Karr 1978). Nesse sentido, as áreas de corredeiras representam uma condição extrema dentro de um sistema límnico. Desde o início do século, alguns autores têm discutido os fatores limitantes à ocupação desses ambientes, e as respostas adaptativas apresentadas pela fauna de rios e riachos torrenciais (e.g.; Hora 1930). Algumas áreas de corredeiras na África foram estudadas por Roberts & Stewart (1976), revelando a existência de um conjunto diversificado de espécies de peixes fortemente reofílicos, muitos dos quais até então desconhecidos. Entretanto, devido a dificuldades de coleta e de observação (Helfman 1983), as áreas de corredeiras permanecem como um dos ambientes aquáticos menos conhecidos (Bohlke et al. 1978).

Sendo ambientes com características extremas e diferentes da maior parte do curso dos rios dos quais fazem parte, os trechos de corredeiras abrigam espécies de peixes com características ecológicas peculiares, representando especializações morfológicas e comportamentais relacionadas à vida em ambientes correntosos e turbulentos. Três tipos de características podem estar envolvidas no processo de ocupação das corredeiras, em muitos casos atuando integradamente: forma do corpo; presença de estruturas especializadas para fixação ao substrato; e estratégias comportamentais peculiares, relacionadas à manutenção da posição e forrageamento em locais de forte correnteza.

No presente trabalho, apresento os resultados de um estudo sobre a ictiofauna de corredeiras do rio Xingu, realizado na região do município de Altamira, Pará. Utilizei técnicas de mergulho livre (“snorkeling”; cf. Sazima 1986) para a obter informações sobre

os peixes nas corredeiras, incluindo: constância de ocorrência; distribuição espacial; táticas de forrageamento; e estratégias de manutenção da posição espacial. Em laboratório, analisei a dieta de uma amostra das espécies, a partir de exemplares preservados. Além disso, realizei estudos buscando relacionar, para algumas espécies selecionadas, as características morfológicas com os respectivos padrões de uso dos recursos no ambiente, através de uma abordagem ecomorfológica (Watson & Balon 1984; Motta et al. 1995, e referências incluídas).

Devido ao grande número de espécies registradas nas corredeiras (cerca de uma centena), o tratamento individualizado da história natural de cada uma delas tornou-se impraticável. Por outro lado, a alternativa de tratar em detalhe apenas as principais espécies, desprezando muitas informações inéditas, também seria frustrante. Optei então por uma estratégia intermediária, apresentando um capítulo inicial com considerações gerais sobre a ictiofauna de corredeiras do rio Xingu (**Capítulo 1**), seguido de três capítulos enfocando grupos taxonômicos específicos, na forma de estudos de caso.

Analisei três grupos de espécies: um grupo composto por seis espécies de *Teleocichla* (Cichlidae), que constituem uma parte importante da fauna epibêntica das corredeiras (**Capítulo 2**); outro grupo formado por 16 espécies de aracus ou piaus (Anostomidae), representantes da fauna pelágica; (**Capítulo 3**); e um terceiro conjunto de 20 espécies de acaris ou cascudos (Loricariidae), de hábitos noturnos e criptobióticos, que constituem a maior parte da ictiofauna bentônica das corredeiras (**Capítulo 4**). A opção de análise por grupos taxonômicos justifica-se como forma de evitar a influência de um forte componente filogenético na interpretação dos resultados (q.v., Casatti & Castro 1998), caso todas as espécies fossem analisadas em conjunto (Douglas & Matthews 1992; Motta & Kotschal 1992).

Após esses quatro capítulos, apresento uma discussão geral sobre a ictiofauna de corredeiras, tratando das principais especializações morfológicas e comportamentais observadas; as possíveis vantagens da ocupação das áreas de corredeiras pelos peixes; a adequação e eficiência da metodologia ecomorfológica para a elucidação de aspectos da história natural e ecologia dos peixes de corredeiras; e as principais ameaças ao equilíbrio ecológico das comunidades ícticas das áreas de corredeiras do rio Xingu e da Amazônia (**Capítulo 5**).

Capítulo 1

História natural da ictiofauna de corredeiras do rio Xingu

Resumo

Peixes ocupam uma grande variedade de habitats, apresentando diversas especializações morfológicas e comportamentais relacionadas aos limites impostos por fatores ambientais. Corredeiras de rios representam um dos ambientes extremos para peixes de água doce, devido à elevada velocidade da correnteza e grande turbulência. Estudei a ictiofauna de corredeiras do rio Xingu entre 1996 e 1997, na região de Altamira, Pará, principalmente durante períodos de vazante/seca do rio. Durante sessões de mergulho livre (“snorkeling”), realizadas em períodos diurnos e noturnos, registrei a ocorrência e período de atividade das espécies, posição na coluna d’água e características físicas dos micro-habitats ocupados. O comportamento no ambiente também foi registrado, especialmente a forma de manutenção da posição em relação ao substrato (“station holding”) e as táticas alimentares empregadas. Utilizei exemplares preservados em análise da dieta e características morfológicas de espécies selecionadas. Em 14 trechos de corredeiras estudados registrei a presença de 105 espécies, em 63 gêneros e 20 famílias. As principais famílias representadas foram Loricariidae (25 espécies), Cichlidae (18 espécies), Anostomidae (16 espécies), e Serrasalminidae (nove espécies). De acordo com a sua frequência de ocorrência nas áreas de corredeiras, dividi as espécies em três categorias: constantes (28 espécies), ocasionais (28) e acessórias (50). O estudo da morfologia de aproximadamente 50 espécies revelou a ocorrência de estruturas e características anatômicas recorrentes, consideradas como especializações relacionadas à vida nas corredeiras. Tais características incluíram: achatamento dorso-ventral do corpo; nadadeiras peitorais e pélvicas posicionadas horizontalmente; espessamento dos raios anteriores das nadadeiras pélvicas e anal; boca em posição subterminal a inferior. Espécies de peixes com características morfológicas aparentemente generalizadas, valeram-se da exploração de pequenos remansos em meio às corredeiras, numa estratégia oportunista de uso dos

recursos. A análise das dietas de cerca de 50 espécies evidenciou uma forte dependência dos itens alimentares oriundos do periliton (algas, invertebrados aquáticos e plantas aquáticas podostemáceas). As informações obtidas neste estudo indicam que as especializações relacionadas à vida nas corredeiras podem tornar essas espécies de peixes especialmente vulneráveis a impactos ambientais, colocando em risco conjuntos ictiofaunísticos ricos e pouco conhecidos.

Abstract

Fishes occupy a wide variety of habitats, showing several morphological and behavioral specializations in response to environmental constraints. River riffles represent an extreme environment for freshwater fishes due to the high current speed and strong turbulence. I studied the fish fauna from riffles of the Xingu river, near the city of Altamira, Pará State, mainly during the dry seasons of 1996 and 1997. During diurnal and nocturnal snorkeling sessions, I recorded the species occurrence and activity period, their position in the water column and main characteristics of the occupied microhabitats. Behavioral events were also recorded and special attention was paid to the modes of station holding and foraging tactics employed. Preserved specimens of selected species were used for diet analysis and observation of morphological features. In 14 riffles patches assessed, I registered the occurrence of 105 species belonging to 20 families and 63 genera. Loricariidae predominated with 25 species, followed by Cichlidae (18 species), Anostomidae (16) and Serrasalminidae (9). According to the frequency of occurrence on the riffles, I considered 28 species as constant (or permanent residents), other 28 species as occasional, and 50 species as accessory. The morphological study of approximately 50 species showed recurrent anatomical structures and characteristics recognized as specializations related to riffle-dwelling. These features included: dorso-ventral body flattening; pectoral and pelvic fins horizontally positioned; thickening of the anteriormost pelvic and anal fin rays; downturned mouth. Fish species with apparently generalized morphological characteristics explored slow flowing water pockets among riffles, making use of the resources opportunistically. Information on the diet of approximately 50 species

evidenced a strong dependence on food items from the periliton (algae, aquatic invertebrates and podostemacean plants). The results obtained in this study indicate that the specializations related to riffle-dwelling might cause these fishes specially vulnerable to environmental impacts, thus threatening complex though poorly known fish assemblages.

Introdução

Peixes constituem o maior grupo de vertebrados atuais, contabilizando cerca de 25000 espécies (Liem 1994; Berra 1997). Apesar dos esforços desenvolvidos mundialmente no sentido de registrar a diversidade de formas atuais existentes, boa parte dessa diversidade ainda permanece desconhecida, e importantes descobertas têm sido feitas recentemente (Berra 1997).

Na Amazônia, a grande riqueza de espécies e a vasta área a ser estudada têm historicamente dificultado a aquisição de um conhecimento adequado da ictiofauna (Böhlke et al. 1978). Vinte anos após as constatações de Böhlke e colaboradores, a situação continua preocupante (Menezes 1996), e muito ainda resta a ser feito em áreas básicas da ictiologia Neotropical de água doce, como a taxonomia e sistemática e os estudos de história natural.

Entre os ambientes considerados como especialmente mal amostrados ou pouco conhecidos estão as áreas de corredeiras e cachoeiras (Böhlke et al. 1978). As áreas de corredeiras abrigam ictiofaunas próprias, especializadas e comumente endêmicas, adaptadas à vida em ambientes de águas turbulentas (Hora 1930; Roberts & Stewart 1976; Kullander 1988; Isbrücker & Nijssen 1991; Jégu 1992; Muller et al. 1994; Santos et al. 1996).

Estudos sobre história natural e ecologia focalizando associações de espécies de peixes em áreas de corredeiras e cachoeiras são raros (Hora 1930; Balon 1974; Roberts & Stewart 1976; Balon & Stewart 1983; Casatti & Castro 1998). Devido principalmente a dificuldades de amostragem, pouco se sabe sobre o modo de vida e estrutura das comunidades de peixes nesses ambientes. A maior parte das informações sobre os conjuntos ictiofaunísticos de corredeiras na Amazônia encontra-se reunida em relatórios

técnicos não publicados. Além disso, as informações existentes normalmente restringem-se a registros de ocorrência, obtidos através da captura de exemplares com o uso de ictiotóxicos, sem informações sobre a história natural das espécies. No Brasil, há apenas um trabalho sobre história natural de peixes de corredeiras (Casatti & Castro 1998), envolvendo a observação direta no ambiente, através do uso inovador de mergulho livre associado a técnicas de alpinismo.

Áreas de corredeiras de diversos rios amazônicos têm sido radicalmente alteradas pela construção de hidrelétricas, como ocorreu nos casos de Tucuruí (no rio Tocantins), Balbina (rio Uatumã) e Samuel (rio Jamari). Em todos esses casos, desapareceram as corredeiras e boa parte da ictiofauna associada, sem que se tivesse uma idéia das relações ecológicas existentes naqueles ambientes.

O rio Xingu apresenta uma série de corredeiras ao longo de seu curso, até atingir a planície Amazônica. Entre elas há uma área considerada como a de melhor aproveitamento hidrelétrico potencial entre os rios da Amazônia brasileira (Belo Monte), portanto sob a iminência dos impactos ambientais generalizados causados pelo represamento (Junk & Nunes de Mello 1987). Adicionalmente, a existência de atividades de mineração e garimpo a montante de Altamira (Pará), e a captura de peixes ornamentais para o mercado de exportação, provocam impactos ambientais de dimensões desconhecidas.

A ictiofauna do rio Xingu é rica em espécies e apresenta muitos casos de endemismos (e. g., Isbrücker & Nijssen 1991; Kullander 1991 b; Jégu 1992), vários deles envolvendo peixes habitantes de corredeiras. Um inventário preliminar realizado em 1990 resultou em cerca de 200 espécies, coletadas em pouco mais de dez dias de trabalho de campo (obs. pess.). A riqueza da ictiofauna, o escasso conhecimento acumulado sobre a história natural dos peixes de corredeiras, e a transparência das águas motivaram a escolha do rio Xingu como local de estudos. A metodologia escolhida foi a observação direta no ambiente durante sessões de mergulho livre.

O objetivo deste estudo é caracterizar as associações de espécies de peixes habitantes de áreas de corredeiras de um trecho do rio Xingu, incluindo aspectos da história natural, e especializações morfológicas e comportamentais relacionadas à ocupação dos ambientes de corredeiras. Espera-se assim obter uma melhor compreensão da ecologia e história natural dos peixes nesses ambientes, contribuindo para a elucidação das estratégias de ocupação das

corredeiras, e fornecendo indícios de mecanismos de manutenção da diversidade de espécies naqueles locais.

Objetivos específicos: 1) Caracterizar taxonomicamente as associações de espécies de peixes habitantes de áreas de corredeiras do rio Xingu; 2) estudar a repartição espacial das espécies por micro-habitats; 3) caracterizar as especializações morfológicas e comportamentais relacionadas à ocupação de ambientes de águas rápidas e turbulentas; 4) estudar as estratégias de forrageamento das principais espécies nas corredeiras; 5) analisar a dieta de espécies representativas dos principais grupos taxonômicos registrados nas corredeiras.

Área de estudo

O rio Xingu é um rio de águas claras (Sioli 1984) formado por diversos cursos d'água na área da Serra do Roncador, Estado de Mato Grosso, entre as coordenadas 53°33'W e 11°55'S (Figura 1.1). Com um comprimento total estimado em 1640 km, tem como principais afluentes os rios Culuene, Tamitatoala, Ronuro, Suia Missu, Arraias, Liberdade, Fresco, Iriri, Bacajá e Jarauçu, desaguando no rio Amazonas (Ziesler & Ardizzone 1979). Após drenar águas da grande área do Planalto Central Brasileiro, o rio Xingu desagua no rio Amazonas. O desnível abrupto existente na transição para a planície amazônica produz uma série de corredeiras, várias delas previstas para aproveitamento para a geração de eletricidade (Junk & Nunes de Melo 1987).

O ciclo hidrológico exhibe tipicamente um período de enchente/cheia de janeiro a junho, com a vazante iniciando-se em julho e o pico da seca em outubro/novembro (Figura 1.2 a). A precipitação média mensal ocorrida durante o período total de estudos (setembro de 1996 a outubro de 1997) foi de 196 mm, com um total anual em torno de 2000 mm. Os meses com menor precipitação compreenderam o período de junho a outubro, com média mensal de 40 mm. O pico da estação chuvosa ocorreu entre janeiro a abril, com média de 412 mm mensais (Figura 1.2 b) (Fonte: Estação Meteorológica de Altamira, Pará).

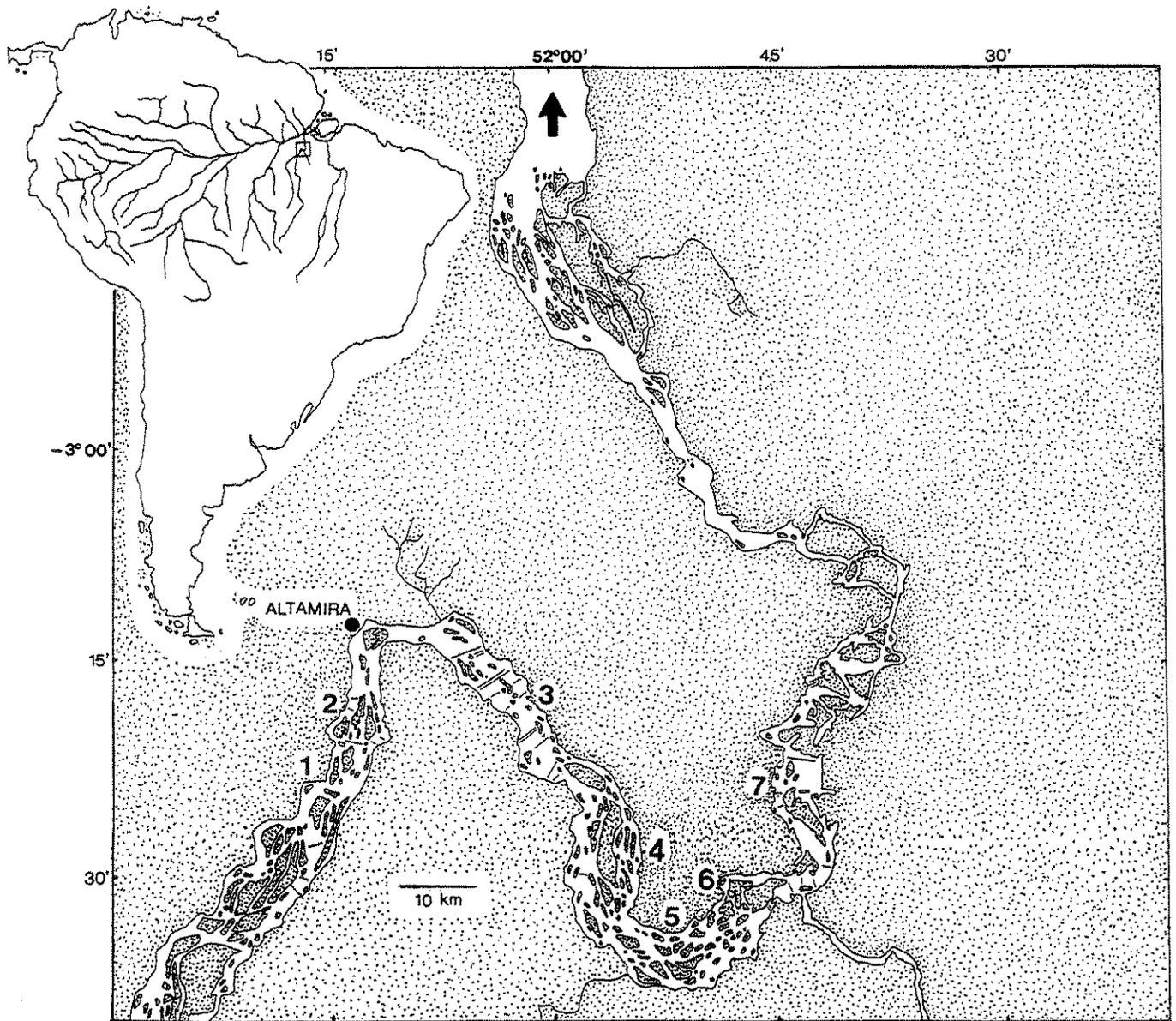


Figura 1.1. Mapa da área de estudos no rio Xingu, na região de Altamira, Pará. Os números indicam a posição aproximada de algumas das localidades estudadas. 1, Costa Júnior; 2, Furo da Meranda; 3, Ilha do Sr. Izaltino e Furo do Ramiro; 4, Arroz Cru; 5, Porfirinho; 6, Kaituká; 7, Ilha Bela Vista e corredeiras do Arini.

A cidade de Altamira (Pará), localizada no terço inferior do rio Xingu, em área próxima a várias corredeiras, foi utilizada como base de apoio logístico para as excursões de observação e coleta. O acesso à cidade por via aérea, a infra-estrutura relativamente boa, e o fato de Altamira servir de entreposto para o comércio de peixes ornamentais, foram os fatores decisivos para a escolha. Uma lista das áreas amostradas e respectivas coordenadas geográficas (tomadas com um aparelho do tipo GPS) encontra-se reunida no Anexo 1.1.

Realizei três expedições a campo, sendo duas no período de vazante/seca (25/setembro a 16/outubro de 1996, e 03-30/setembro de 1997) e uma durante a enchente (11/março a 03/abril de 1997). Quatorze áreas foram escolhidas como locais de amostragens. Duas áreas localizam-se a montante de Altamira (conhecidas como Costa Júnior e furo da Meranda), e as demais 12 localidades ficam a jusante, entre a cidade e as cachoeiras de Belo Monte.

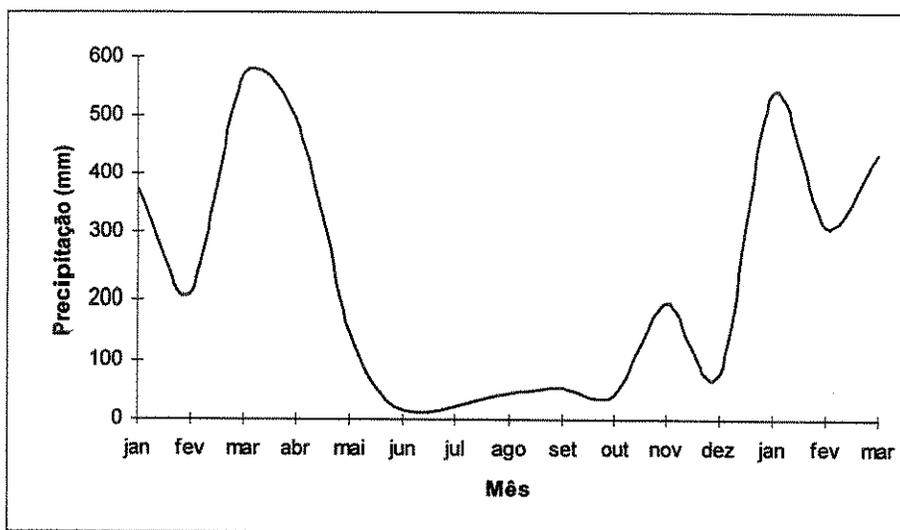
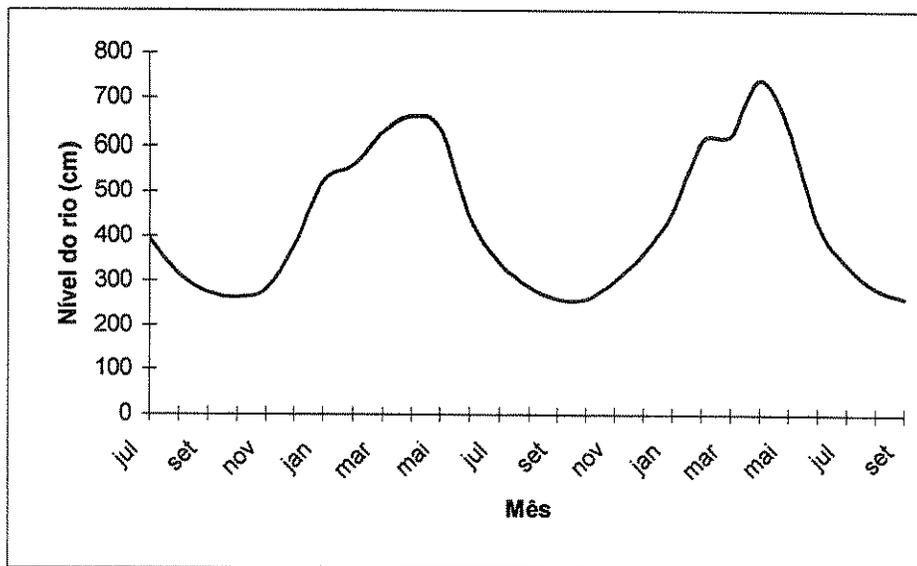


Figura 1.2. Fatores ambientais medidos na região de Altamira, Pará, entre 1996 e 1997. Nível do rio Xingu (metros acima do nível do mar) (acima); pluviosidade (mm).

Material e Métodos

Seleção de locais de estudos e avaliação de características ambientais.

Realizei três expedições a campo, sendo duas no período de vazante/seca (25/setembro a 16/outubro de 1996, e 03-30/setembro de 1997) e uma durante a enchente (11/março a 03/abril de 1997). Quatorze áreas foram escolhidas como locais de amostragens. As localidades amostradas situam-se entre Costa Júnior a montante ($03^{\circ}25'S$, $52^{\circ}15'W$) e a Ilha Bela Vista ($03^{\circ}25'S$, $51^{\circ}45'W$) a jusante de Altamira (Figura 1.1).

A escolha dos locais levou em consideração características físicas e hidrológicas do local (presença de trechos de rio com águas rápidas correndo sobre substrato rochoso) e condições logísticas básicas (relativa proximidade da margem do rio ou de uma ilha), de modo a permitir espaço adequado para acampamento e realização de mergulhos noturnos.

Além das observações nas corredeiras propriamente ditas, as sessões de mergulho habitualmente incluíram investigações nas áreas adjacentes aos trechos de águas rápidas, de modo a permitir uma melhor visualização da transição para as regiões remansosas dos pedrais e margens. Esta forma de trabalho possibilitou uma percepção mais adequada do uso das áreas de corredeiras pelos peixes, especialmente para a avaliação da constância de utilização do ambiente pelas diferentes espécies. Da mesma forma, explorei canais com profundidades maiores (cerca de 6,0 m) principalmente durante a enchente do rio (março e abril de 1997), pescando com linha e anzol, com o objetivo de investigar o uso do ambiente pelos peixes durante aquela fase do ciclo hidrológico, quando as observações subaquáticas eram pouco produtivas.

Avaliei as características físicas e condições ambientais dos locais de estudo através da observação direta e de medidas específicas. A velocidade da correnteza, medida com um fluxômetro General Oceanics (modelo 2030R), variou entre $< 10 \text{ cm.s}^{-1}$ e $187,3 \text{ cm.s}^{-1}$. A transparência horizontal medida ao nível da superfície (distância na qual uma placa de plástico branca de 20 x 20 cm desaparecia de vista) variou entre 0,5 m e 3,2 m (média de 0,9 m na enchente e 2,9 m na vazante).

A temperatura da água nos locais de estudos (medida com um termômetro de coluna de mercúrio) teve média de 28,5 °C na enchente e 31,5 °C na vazante. Temperaturas extremas de até 33,5 °C foram medidas na superfície no final da tarde, junto às pedras parcialmente emersas, durante a vazante. O pH da água oscilou entre 6,5 e 7,0 (medido com papel indicador Merck). Não descreverei em detalhes as características físicas de cada localidade estudada, pois o objetivo do trabalho é relacionar a presença das espécies a determinados tipos de ambientes, especialmente em relação à velocidade da correnteza e tipo de substrato. A maior parte das localidades foram fotografadas e as imagens encontram-se disponíveis para consulta, na forma de diapositivos.

Observações durante as sessões de mergulho

Durante os mergulhos, utilizando máscara, snorkel, lanternas estanques e placas de acrílico branco para anotação, registrei informações sobre os eventos comportamentais observados através das técnicas de “animal focal”, “todas as ocorrências” e “análise de seqüência” (Lehner 1979). O conjunto de informações registradas incluiu: espécies encontradas e número de indivíduos observados juntos; posição na coluna d’água; orientação do corpo em relação à correnteza e ao substrato; frequência de observações conjuntas (grupos mistos); tipo de ambiente, profundidade; velocidade pontual da correnteza; tipo de substrato (areia, seixos, pedras); diâmetro estimado das pedras; presença de depósitos de sedimento sobre as pedras e no fundo; e características de micro-habitats específicos.

As observações de eventos comportamentais incluíram: forma de tomada de alimento; período e locais de forrageamento; táticas alimentares empregadas (como descrito por Keenleyside 1979 e Sazima 1986); forma de natação e estratégias para manutenção da posição espacial (“station-holding”); bem como elementos de comportamento agonístico.

Variáveis ambientais: categorias

Após analisar o conjunto de informações ambientais predominantes nas corredeiras, optei por dividir as variáveis em categorias, de forma a facilitar a separação de conjuntos

ictiofaunísticos e a interpretação dos dados. As categorias para cada variável (ou conjunto de variáveis) são descritas a seguir.

Velocidade da correnteza: áreas de remanso (**rem**), com velocidade da corrente $\leq 10 \text{ cm.s}^{-1}$; áreas com correnteza fraca (**fra**; 10 a 39 cm.s^{-1}); trechos com correnteza moderada (**mod**; 40 a 79 cm.s^{-1}); e locais com correnteza forte e águas turbulentas (**for**; $\geq 80 \text{ cm.s}^{-1}$).

Tamanho dos blocos de pedra predominantes no ambiente: pedras pequenas, com diâmetro entre 10 e 30 cm; pedras médias, variando entre 40 e 80 cm de diâmetro; e grandes blocos rochosos, com dimensões acima de 80 cm de diâmetro e podendo atingir até 3 metros, muitas vezes formando ilhotas de tamanho variado.

Acúmulo de sedimento sobre as pedras e o fundo: áreas com sedimento ausente, com a superfície das pedras exposta; áreas com acúmulo moderado de sedimento, onde a superfície encontrava-se coberta por uma fina camada de sedimento, cuja ressuspensão (por agitação próximo ao substrato) não formava pequenas nuvens, sem grande diminuição da transparência (visibilidade); e áreas com abundante sedimento acumulado, locais com espessa camada de sedimento depositado. Nesses locais as pedras e o fundo apresentavam um aspecto geral amarelado a ocre, e a ressuspensão dos sedimentos turvava a água, reduzindo drasticamente a visibilidade.

Ambientes. A partir da observação das características predominantes nos diversos locais estudados, identifiquei quatro tipos básicos de ambientes: (a) áreas dominadas por grandes blocos rochosos (**bloc**), com profundidade entre 1 e 3 m, correnteza forte a moderada, fundo coberto por areia, seixos e pedras pequenas esparsas, sem acúmulo de sedimento; (b) áreas de corredeiras rasas (**cora**) com até 1 m de profundidade, correnteza forte a moderada, fundo totalmente coberto por pedras pequenas e médias sobrepostas, e sem sedimento acumulado; (c) áreas com fundo de areia e seixos (**arse**), rasas (até 1 m prof.), com correnteza moderada, contendo pedras pequenas e médias esparsas, e pouco ou nenhum acúmulo de sedimento; (d) áreas de remanso (**rema**), com águas paradas ou correnteza muito fraca, fundo dominado por extensas áreas de areia com pedras pequenas esparsas, e grande acúmulo de sedimento.

Micro-habitats. Além da separação das espécies por tipo de ambiente predominantemente ocupado, procurei caracterizar os micro-habitats nos quais as espécies

eram freqüentemente observadas, numa forma de refinamento da caracterização por ambientes. Na caracterização por micro-habitats considerei as características do ambiente imediato onde as espécies foram observadas, incluindo principalmente características do substrato (areia, seixos, quantidade e tamanho das pedras) e tipos de abrigos diurnos ou noturnos utilizados.

Categorias funcionais: constância e reofilia

Constância nas corredeiras. As espécies registradas nas corredeiras foram classificadas de acordo com a freqüência de ocorrência nas 14 áreas de estudo. Espécies com freqüências iguais ou superiores a 50 % (presentes em pelo menos sete áreas) foram consideradas constantes. As espécies que apresentaram freqüências entre 30 % e 50 % (quatro a seis áreas) foram classificadas como ocasionais. As demais espécies, registradas com freqüências inferiores a 30 % (uma a três áreas), foram consideradas acessórias.

Reofilia. As espécies de peixes também foram classificadas em categorias segundo o grau de reofilia apresentado, de acordo com os ambientes em que foram predominantemente observadas. Dividi as espécies em quatro categorias: a) Fortemente Reofilicas (**FORE**), quando observadas exclusivamente em trechos com correnteza forte a moderada sobre substrato rochoso. Usualmente as espécies deste grupo exibem especializações morfológicas evidentes relacionadas à vida em águas rápidas, como o achatamento do corpo e modificações das nadadeiras. b) Moderadamente Reofilicas (**MORE**), observadas com freqüência em áreas de correnteza moderada e eventualmente em remansos pontuais de locais com correnteza forte, mas com populações mais abundantes fora das áreas mais turbulentas. Exibem modificações morfológicas menos evidentes relacionadas à vida nas corredeiras, mas demonstram estratégias comportamentais diferenciadas e ligadas principalmente a especializações tróficas. c) Oportunistas (**OPOR**), observadas principalmente em áreas marginais das corredeiras, com correnteza fraca, e eventualmente presentes em locais de correnteza moderada; aparentemente aproveitam-se da diminuição da velocidade da correnteza no período de seca para explorar os pedrais, abandonando essas áreas com o aumento do volume d'água nas corredeiras durante a enchente. d) Criptobióticas (**CRIP**), observadas em áreas de

correnteza forte a moderada, mas sempre abrigadas em meio ao substrato, não expostas diretamente à correnteza.

Resultados

Os trabalhos de campo resultaram em 90 h 35 min de observações em 14 áreas no rio Xingu, sendo 77h 45min no período diurno e 12h 50min no período noturno. Uma lista das localidades amostradas com os respectivos tempos de observação durante mergulho é apresentada no Anexo 1.2. As observações pretendidas para o período de enchente foram muito prejudicadas pelo nível excessivamente alto das águas e pela elevada turbidez (entre 0,5 e 1,0 m de transparência horizontal). Desta forma, as informações sobre o comportamento dos peixes no ambiente apresentadas neste trabalho referem-se fundamentalmente ao período de vazante/seca do rio, quando a metodologia de observação durante mergulho livre foi efetiva.

Registrei um total de 105 espécies de peixes nas corredeiras e áreas adjacentes, pertencentes a 20 famílias e seis ordens. As principais famílias representadas foram Loricariidae (25 espécies), Cichlidae (18 espécies), Anostomidae (16 espécies), e Serrasalminidae (nove espécies). De acordo com a frequência de ocorrência nas áreas de corredeiras, classifiquei as espécies como constantes (28 espécies), ocasionais (27) e acessórias (50) (Anexo 1.3).

As observações realizadas durante os mergulhos resultaram na elaboração de uma planilha geral de trabalho contendo cerca de 1145 registros com informações sobre 105 espécies. Uma síntese das características observadas para cada espécie é apresentada na Tabela 1.1.

Do total de 105 espécies, considerei 20 como fortemente reofílicas, 42 como moderadamente reofílicas, 39 como oportunistas e quatro como criptobióticas (Tabela 1.1). Apenas 10 espécies caracterizaram-se simultaneamente como constantes e fortemente reofílicas: *Leporinus julii*, *Leporinus* sp. e *Leporellus vittatus* (Anostomidae); *Retroculus*

xinguense, *Teleocichla gephyrogramma*, *Teleocichla* sp. “LS” e *Teleocichla* sp. “PR” (Cichlidae); *Baryancistrus* sp. “amarelo” e *Pseudancistrus* cf. *barbatus* (Loricariidae); e *Tometes* sp. (Serrasalmidae). As outras 10 espécies consideradas fortemente reofílicas incluem cinco espécies de Loricariidae, uma de Serrasalmidae, e quatro de Characidae (duas de Characidiinae e duas de Tetragonopterinae) (Tabela 1.1).

Tabela 1.1. Relação das 105 espécies de peixes observadas nas corredeiras de 14 locais do rio Xingu, incluindo o grau de reofilia (**reo**), tipo de ambiente (**amb**), período de atividade (**per**), tamanho dos grupos de indivíduos observados (**n**), profundidade dos locais onde a espécie foi observada (**prof**), velocidade da correnteza (**corr**), micro-habitat (**microhab**), tipos de alimentos consumidos e táticas alimentares empregadas. Para detalhes sobre as categorias utilizadas vide **Material e Métodos**.

Siglas: **FORE**, fortemente reofílica; **MORE**, moderadamente reofílica; **OPOR**, oportunista; **CRIP**, criptobiótica; **bloc**, blocos rochosos; **cora**, corredeira rasa; **arse**, areia e seixos; **rema**, remanso; **not**, noturno; **diu**, diurno; **cre**, crepúsculo; **fra**, correnteza fraca; **for**, correnteza forte; **mod**, correnteza moderada; **rem**, remanso; **AB**, abrigo sob bloco; **FV**, fenda vertical; **LC**, loca circular; **PP**, pedras apoiadas sobre o substrato de areia e seixos. Tipos de alimentos: **aca**, ácaros aquáticos; **alg**, algas clorofíceas filamentosas; **biv**, moluscos bivalves; **bry**, bryozoários; **cia**, cianofíceas; **cru**, microcrustáceos; **det**, detrito; **dia**, diatomáceas; **esc**, escamas; **esp**, esponjas; **fru**, frutos; **fve**, fragmentos vegetais; **gas**, moluscos gastrópodes; **ins**, formas imaturas de insetos aquáticos; **inv**, pequenos invertebrados; **pei**, peixes; **pod**, fragmentos de Podostemáceas. **NA** = não analisado; **NO** = não observado. Itens marcados (*) representam registros em literatura ou observações pessoais em outras situações.

espécie	reo	amb	per	n	prof (m)	corr.	microhab	alimento	tática alimentar
RAJIFORMES									
Potamotrygonidae									
<i>Potamotrygon leopoldi</i>	OPOR	bloc, cora	cre - not	1	0,5 - 1,5	fra - mod	areia, laje	ins	fossador/especulador de substrato
<i>Potamotrygon motoro</i>	OPOR	arse	cre - not	1	até 1,5	rem - fra	areia, laje	ins	fossador/especulador de substrato
<i>Potamotrygon aff. hystrix</i>	OPOR	bloc	diu - not	1	-1,5	rem - fra	bloc	NA	fossador/especulador de substrato
<i>Paratrygon ayereba</i>	OPOR	rema	cre - not	1	-1,5	fra - rem	areia, laje	pei, cru*	NO
CHARACIFORMES									
Anostomidae									
<i>Anostomus intermedius</i>	MORE	bloc	diu	1 a 4	até 2,0	mod	bloc (FV, AB)	esp	podador/catador
<i>Anostomus ternetzi</i>	MORE	bloc, rema	diu	1 a 8	até 2,0	fra - mod	bloc (FV, AB)	alg, ins	podador/catador
<i>Leporellus vittatus</i>	FORE	cora, bloc, arse	diu	1 a 20	até 2,0	mod - for	bloc, PP, arse	ins, fve	catador/fossador de seixos
<i>Leporinus brunneus</i>	MORE	bloc, canal	diu	1 a 8	1,0 - 6,0	mod	arse	ins, esp, pod	catador/podador
<i>Leporinus desmotes</i>	MORE	bloc, rema	diu	1 a 8	até 2,0	fra - mod	bloc, PP	ins, fve	catador
<i>Leporinus friderici</i>	OPOR	bloc, rema, canal	diu	1 a 6	1,0 - 6,0	rem - mod	bloc, rem	alg, esp, ins	podador/catador
<i>Leporinus julii</i>	FORE	bloc, cora, arse	diu	2 a 30	até 2,0	mod - for	bloc, lajes	pod, alg, bry	pastador/podador
<i>Leporinus maculatus</i>	MORE	bloc, cora, rema	diu	1 a -50	0,8 - 6,0	fra - for	arse, PP, bloc	alg, fve	podador/pastador
<i>Leporinus megalepis</i>	MORE	bloc, cora	diu	1 a 4	até 2,0	mod	bloc	NA	pastador/podador
<i>Leporinus tigrinus</i>	MORE	bloc, cora, arse, rema	diu	1 a 6	até 2,0	fra - for	bloc, PP	esp, ins	catador/podador
<i>Leporinus</i> sp. "PA"	MORE	bloc, rema	diu	1 a 2	1,0 - 2,0	fra - mod	bloc	esp	podador/raspador
<i>Leporinus</i> sp. 2	OPOR	arse, rema	diu	2 a 3	até 1,0	fra - rem	PP	NA	catador
<i>Leporinus</i> sp.	FORE	cora, bloc	diu	1 a 20	até 2,0	mod - for	PP, bloc	ins, alg	catador/podador

Tabela 1.1. (continuação)

espécie	reo	amb	per	n	prof (m)	vel.corr.	microhab	alimento	tática alimentar
<i>Leporinus</i> sp. "verde"	OPOR	bloc, cora, arse, rema	diu	1 a 6	1,0 - 6,0	rem - for	bloc, PP, rema	ins, fve, esp	podador/catador
<i>Sartor respectus</i>	MORE	bloc	diu	2 a 4	até 2,0	mod	AB	bry	catador/raspador
<i>Synaptolaemus cingulatus</i>	MORE	bloc	diu	1 a 4	até 2,0	mod	AB	NA	podador/catador ?
Characidae									
<i>Astyanax</i> sp. "FP"	MORE	bloc, cora	diu	4 - ~100	até 2,0	mod	AB	NA	catador de itens à deriva
<i>Bryconops</i> sp.	OPOR	rema, cora	diu	5 a 20	0,4 - 1,5	fra - mod	1/2 - sup	ins*	drift
<i>Brycon</i> aff. <i>brevicauda</i>	MORE	bloc, cora	diu	6 a 8	até 2,0	fra - for	1/2 - sup	NA	drift
<i>Brycon pesu</i>	OPOR	bloc, cora	diu	1 a 30	0,4 - 1,5	rem - mod	1/2 - sup	ins*	drift
<i>Creagrutus</i> sp.	FORE	cora, arse	diu	2 - 100	até 1,0	mod - for	1/3 inf	NA	drift, poda
<i>Creagrutus</i> sp. 2	FORE	bloc	diu	1 a 3	~1,5	mod - for	lajes	NA	catador de deriva, poda
<i>Knodus heterestes</i>	MORE	bloc	diu	20 - 50	até 2,0	fra - mod	AB	NA	drift, poda
<i>Roeboexodon guyanensis</i>	OPOR	bloc	diu	1	0,5	rem		esc, ins*	mutilador*
Characifinae									
<i>Melanocharacidium</i> aff. <i>depressum</i>	FORE	bloc, cora	diu	1 a 5	até 1,0	mod - for	sobre pedras	ins*	espreita
<i>Melanocharacidium dispilomma</i>	FORE	bloc, cora	diu	1 a 3	0,8	fra - for	epibéntico	ins*	espreita
Chilodidae									
<i>Chaetotropus labyrinthicus</i>	OPOR	bloc	diu	1 a 3	~1,5	rem		det*	NO
Ctenoluciidae									
<i>Boulengerella lucius</i>	OPOR	bloc	diu	1	~1,5	mod		pei*	perseguição
Cynodontidae									
<i>Hydrolycus</i> sp.	MORE	bloc, rema	cre	1	1,5	rem - mod		pei	perseguição
Erythrinidae									
<i>Hoplias macrophthalmus</i>	MORE	bloc, rema	cre - not	1 a 2	0,3 a 1,5	rem - mod	AB, PP	pei*	toçaia
Hemiodontidae									
<i>Bivibranchia velox</i>	OPOR	rema	diu	1 a 2	0,3 - 1,5	rem - fra	areia	NA	fossador
<i>Hemiodus ternetzi</i>	OPOR	cora	diu	3 a 10	até 1,0	mod - for	arse, PP	alg	pastador/podador
<i>Hemiodus vorderwinkleri</i>	MORE	bloc, cora, arse	diu	1 a 10	até 2,5	fra - for	bloc, PP	cia, alg, dia	pastador/podador
Serrasalminidae									
<i>Acnodon normani</i>	MORE	bloc, rema	diu	1 a 4	1,5 - 6,0	fra - mod	canal, margem	NA	NO
<i>Mylius pacu</i>	MORE	bloc, rema	diu	1 a 3	1,0 - 6,0	fra - mod	canal, margem	fru, fve, ins*	podador/catador
<i>Mylius thomboldalis</i>	OPOR	bloc, rema	diu	1 a 6	1,0 - 6,0	fra - mod	canal, margem	fru, fve, ins*	podador/catador
<i>Mylius rubripinnis</i>	OPOR	bloc, rema	diu	1 a 20	1,0 - 6,0	fra - mod	canal, margem	fru, fve, ins*	podador/catador
<i>Mylius schomburgki</i>	OPOR	bloc, rema	diu	1 a 3	1,0 - 6,0	rem - mod	canal, margem	fru, fve, ins*	podador/catador
<i>Ossubtus xinguense</i>	FORE	bloc, cora	diu	1	0,8 - 2,0	mod - for	AB, PP	alg, pod*	podador/pastador*
<i>Serrasalmus rhombeus</i>	OPOR	bloc, rema	diu	3 a 4	~1,5	fra - rem		pei, ins, fru,	NO
<i>Serrasalmus</i> sp.	OPOR	rema	diu	1	1	fra - rem	areia	NA	NO
<i>Tomates</i> sp.	FORE	bloc, cora	diu	1 a 8	0,5 - 4,0	mod - for	1/2 água	pod, ins	podador

Tabela 1.1. (continuação)

espécie	reio	amb	per	n	prof (m)	corr.	microhab	alimento	tática alimentar
SILURIFORMES									
Auchenipteridae									
<i>Tatia schultzei</i>	MORE	bloc	not	1	até 2,0	fra - mod	FV	NA	NO
<i>Tatia</i> sp.	MORE	cora	not	1	-1,0	mod	FV	NA	NO
Doradidae									
<i>Orinocodorus</i> sp.	OPOR	bloc, rema	not	1	até 2,0	rem - mod	FV, PP	NA	especulação de substrato
Loricariidae									
<i>Ancistrus ranunculus</i>	MORE	bloc, cora	not	1 a 12	até 2,0	mod	FV, AB	dia, cia	pastador/filtrador?
<i>Ancistrus</i> sp.	MORE	bloc, cora, rema	not	1 a 4	até 2,0	rem - for	FV, AB, PP	dia	pastador
<i>Baryancistrus</i> aff. <i>niveatus</i>	MORE	bloc, cora, rema	not	1 a 3	até 2,0	rem - for	AB, PP	dia, alg, cia	pastador
<i>Baryancistrus</i> sp. "aba"	OPOR	bloc, rema	not	1	até 1,5	rem - mod	PP	dia, alg	pastador
<i>Baryancistrus</i> sp. "amarelo"	FORE	bloc, cora	not	1 a 20	até 2,0	mod - for	AB, PP	dia, alg	pastador
<i>Hoplancistrus tricornis</i>	FORE	cora, bloc	not	1	até 1,5	mod - for	AB, PP	dia	pastador
<i>Hypancistrus zebra</i>	MORE	bloc, rema	not	1	1,5 - 6,0	fra - mod	FV, LC	dia, bry, cru	pastador/raspador/catador incipiente
<i>Hypostomus</i> aff. <i>emarginatus</i>	OPOR	bloc, rema	not	1 a 2	até 2,0	fra - mod	bloc	dia, alg	pastador
<i>Hypostomus</i> sp.	OPOR	bloc, rema	not	1	até 1,5	rem - mod	PP, AB	dia, fve, alg	pastador/sugador de detrito
<i>Leporacanthicus heterodon</i>	FORE	bloc	not	1	-1,0	mod - for	bloc	NA	NO
Loricariinae									
<i>Loricariinae</i>	OPOR	bloc	not	3	-1,0	mod	bloc	NA	NO
<i>Microlepidogaster</i> sp.	FORE	bloc, cora	diu	4 a -50	até 1,5	mod - for	lajes, troncos	dia	pastador
<i>Oligancistrus punctatissimus</i>	MORE	bloc, cora, rema	not	1 a 2	até 2,0	rem - for	PP, LC	dia, alg, cru	pastador/raspador/catador
<i>Oligancistrus</i> sp.	MORE	bloc, cora, rema	not	1 a 3	até 2,0	rem - for	bloc, PP	dia, alg, fve	pastador
<i>Panaque</i> aff. <i>nigrolineatus</i>	FORE	bloc, cora	not	1	até 1,5	mod - for	AB	dia	pastador/raspador*
<i>Parancistrus</i> cf. <i>aurantiacus</i>	MORE	bloc, cora	not	1 a 2	até 2,0	mod	bloc	dia, alg, fve	pastador
<i>Parancistrus</i> sp.	MORE	bloc, cora	not	1 a 2	até 2,0	mod - for	bloc, FV	dia, alg, cia	pastador
<i>Peckoltia vittata</i>	MORE	bloc, rema	not	1 a 2	até 2,0	rem - mod	LC, PP	dia, fve, inv	pastador
<i>Peckoltia</i> sp.	FORE	arse, cora	not	1	até 2,0	mod - for	PP	dia, esp	pastador
<i>Peckoltia</i> sp. 2	OPOR	bloc, rema	not	1	-3,0	rem - fra	bloc	NA	NO
<i>Pseudacanthicus</i> sp.	OPOR	bloc, rema	not	1	-2,0	rem - fra	PP	NA	NO
<i>Pseudancistrus</i> aff. <i>barbatus</i>	FORE	bloc, cora	not	1 a 6	até 2,5	mod - for	FV, AB	dia, cia, cru	pastador
<i>Scobinancistrus aureatus</i>	MORE	bloc, cora	not	1	0,7 - 2,5	mod	bloc, PP	esp, fve, biv	raspador/catador
<i>Scobinancistrus</i> cf. <i>pariolispos</i>	MORE	bloc, rema	not	1	0,7 - 2,0	fra - mod	FV, AB	esp, bry	raspador/catador
<i>Spectracanthicus</i> sp.	MORE	bloc	not	1	1,5	mod	bloc	NA	NO
Pimelodidae									
<i>Imparfinis pristus</i>	MORE	cora, arse	not	até 6	0,5	fra - mod	areia	NA	catador de deriva/especulador de substrato
<i>Microglanis</i> sp.	OPOR	bloc, cora	not	1	0,3 - 1,5	fra - mod	PP	NA	especulador de substrato*
<i>Myoglanis</i> sp.	CRIP	bloc, cora	not	1 a 2	0,8 - 1,5	fra - for	PP	NA	NO
<i>Pimelodus ornatus</i>	OPOR	bloc	not	1	1,2	mod	bloc	NA	especulador de substrato*

Tabela 1.1. (continuação)

espécie	reo	amb	per	n	prof (m)	vel.corr.	microhab	alimento	tática alimentar
<i>Pseudopimelodius</i> sp.	OPOR	cora	not	1	0,6	for	PP	NA	NO
<i>Rhamidella</i> sp.	OPOR	bloc, rema	not	1	0,6	fra - mod	bloc	NA	especulador de substrato*
Trichomycteridae									
<i>Trichomycterus</i> sp.	CRIP	bloc	not	1	1,2	mod	PP seis	NA	NO
<i>Typhlobelus</i> sp.	CRIP	rema, arse	?	1	0,5	fra	areia	NA	NO
GYMNOTIFORMES									
Apterontotidae									
<i>Apterontotus</i> sp.	OPOR	bloc	not	1	1 a 2	fra - mod	bloc	NA	NO
Rhamphichthyidae									
<i>Gymnorhamphichthys</i> sp.	OPOR	rema	not	1	0,5 - 1,0	rem - fra	areia	ins, cru*	especulador de substrato
Sternopygidae									
<i>Archolemaus blax</i>	MORE	bloc, rema	not	1 a 3	0,6 - 1,5	fra - mod	FV, AB	ins, cru*	especulador de substrato
<i>Eigenmannia</i> sp.	OPOR	bloc, arse, rema	not	1 a 6	0,6 - 1,5	fra - mod	AB, arse	ins, cru*	especulador de substrato
PERCIFORMES									
Cichlidae									
<i>Aequidens michaeli</i>	OPOR	rema	diu	1 a 3	0,8	fra	bloc	ins*	catador/fossador
<i>Caquetaia spectabilis</i>	OPOR	bloc, rema	diu	1	até 2,0	fra - mod	bloc	pei, ins*	NO
<i>Cichla</i> sp.	OPOR	todos	diu	1	até 2,0	fra - mod	1/3 inf	pei, cru, ins	tocaia/perseguição
<i>Crenicichla acutirostris</i>	MORE	bloc, cora	diu	1	até 1,2	mod - for	AB	pei, ins*	tocaia, especulação de frestas
<i>Crenicichla johanna</i>	OPOR	bloc, rema	diu	1	até 2,5	fra - mod	AB	pei, ins*	tocaia, especulação de frestas
<i>Crenicichla perca</i>	MORE	bloc, cora, rema	diu	1	1,0 - 2,0	fra - for	PP	NA	tocaia, especulação de frestas
<i>Crenicichla</i> sp. "laranja"	MORE	bloc, cora, arse	diu	1 + ~60	até 2,0	fra - for	bloc, PP	ins	tocaia, especulação de frestas
<i>Crenicichla</i> sp. "preta"	MORE	bloc, cora	diu	1 + ~20	0,6 - 1,0	mod - for	bloc, PP	NA	tocaia, especulação de frestas
<i>Crenicichla</i> sp. 2	MORE	bloc	diu	1	até 2,0	mod	AB, PP	NA	tocaia, especulação de frestas
<i>Geophagus argyrosictus</i>	OPOR	todos	diu	1 a 12	0,5 - 1,5	rem - mod	arse, PP	ins, cru, fve	fossador
<i>Retroculus xinguensis</i>	FORE	bloc, cora, arse	diu	1 a 9	0,5 - 1,5	mod - for	arse	ins, cru, fve	fossador profundo
<i>Teleocichla centrarchus</i>	MORE	arse, bloc, cora	diu	1 a 8	0,6 - 3,0	fra - mod	PP, rem	ins, cru, gas	espreita/catador
<i>Teleocichla gephyrogramma</i>	FORE	bloc, arse	diu	1 a 2	0,6 - 2,0	mod - for	arse, PP	ins, cru, aca	espreita/catador
<i>Teleocichla monogramma</i>	MORE	cora, arse, bloc	diu	1 a 20	até 2,5	fra - for	PP, lajes	cru, ins, aca	espreita/catador
<i>Teleocichla</i> sp. "CI"	MORE	cora, arse	diu	1 a 3	0,6 - 2,0	fra - for	PP	ins, aca	espreita/catador
<i>Teleocichla</i> sp. "LS"	FORE	bloc	diu	1 a 4	até 2,0	mod - for	bloc, lajes	cru, ins	espreita/catador no periliton e deriva
<i>Teleocichla</i> sp. "PR"	FORE	cora	diu	1 a 2	até 2,5	mod - for	PP	ins, cru, aca	espreita/catador
Sciaenidae									
<i>Pachyrus</i> sp.	OPOR	rema	not	1	0,5	fra - rem	areia	NA	NO
SYNBRANCHIFORMES									
Synbranchidae									
<i>Synbranchius</i> sp.	CRIP	bloc, cora, rema	cre - not	1 a 2	0,6 - 1,5	fra - mod	arse, PP	pei, ins*	especulador de substrato e frestas

Ambientes e associações de espécies

As corredeiras estudadas ao longo do rio Xingu mostraram-se variáveis quanto à estrutura física do ambiente e condições hidrológicas predominantes, abrigando subconjuntos ictiofaunísticos diferenciados. As áreas dominadas por grandes blocos rochosos (Figura 1.3) são habitadas por grandes loricariídeos, alguns utilizando os espaços amplos sob as pedras como abrigo diurno (e.g., *Baryancistrus* sp. “amarelo”, *Scobinancistrus aureatus*). Outras espécies de loricariídeos, de corpo fortemente deprimido, abrigam-se nas estreitas fendas verticais existentes nos blocos rochosos (e.g., *Ancistrus ranunculus*, *Pseudancistrus* cf. *barbatus*), freqüentemente na companhia de indivíduos jovens de espécies maiores.

Durante o dia, muitos anostomídeos (aracus) concentram-se ao redor dos blocos de pedra, principalmente espécies pouco diferenciadas morfologicamente (corpo relativamente alto e comprimido, boca terminal a ligeiramente subterminal, dentes espatulados e nadadeiras pouco modificadas). Estes aracus aproveitam-se dos remansos formados a jusante dos blocos ou ilhotas de pedras, onde forrageiam sobre o periliton, podendo algas e catando partículas de alimento e invertebrados. Grandes grupos de *Leporinus maculatus*, com até 50 indivíduos, foram observados neste tipo de ambiente.

Grupos de indivíduos de espécies fortemente reofflicas, como *Leporinus julii*, *Leporinus* sp. e *Leporellus vittatus* também são freqüentemente vistos nesses ambientes. Forrageiam nas áreas mais turbulentas do pedral, especialmente sobre as superfícies laterais e superiores dos blocos rochosos. Tais espécies apresentam especializações morfológicas (e.g., boca subterminal a inferior; espessamento dos lábios; achatamento ventral; peitorais expansíveis no plano horizontal) que possibilitam a exploração de locais pouco acessíveis aos tipos de aracus com padrão morfológico mais generalizado.

A porção superior dos blocos ainda é utilizada por um pequeno jacundá (*Teleocichla* sp. “LS”), que se utiliza de uma tática de espreita (“sit-and-wait”) para a captura de pequenos animais no periliton. A característica mais marcante dessa espécie é o pronunciado achatamento dorso-ventral, incomum entre os ciclídeos. A forma do corpo e o comportamento exibido sobre as pedras são semelhantes aos observados para espécies de gobiídeos e bleniídeos em costões rochosos de ambientes marinhos, locais de forte turbulência (Sale 1991; Humann 1997).

A justaposição de grandes pedras produz cavidades escuras e pouco sujeitas à forte correnteza do local. Indivíduos adultos de *Teleocichla* sp. “PR” são comumente encontrados nesses abrigos, solitários e apresentando comportamento territorial. Nestes ambientes, cardumes de pequenas piabas (*Astyanax* sp. “FP”) às vezes com mais de 50 indivíduos, permanecem abrigados, forrageando sobre partículas à deriva e raramente se arriscando em águas abertas. São muito conspicuas nas tocas escuras, devido à presença de uma faixa longitudinal dourada nos flancos, contrastando com fundo escuro do resto do corpo. O comportamento de formação de cardumes e a ocupação de abrigos escuros assemelha-se muito ao das papudinhas (*Pempheris schomburgki*, Pempheridae) em ambientes marinhos (Hobson 1991; Humann 1997). *Astyanax* sp. “FP” apresenta olhos muito desenvolvidos (com diâmetro equivalente a quase 50% do comprimento da cabeça), proporcionalmente os maiores olhos entre todas as espécies estudadas. É provável que esta característica esteja diretamente relacionada com o ambiente pouco iluminado dos abrigos de pedra, e a plausível capacidade de localizar visualmente as partículas de alimento à deriva nestes locais escuros. Uma análise da estrutura da retina poderia fornecer informações sobre a acuidade visual dessa espécie (cf. Menezes et al. 1981; McFarland 1991).

Junto ao fundo, especialmente nas áreas cobertas por seixos e areia, grandes indivíduos de *Retroculus xinguensis* são observados fossando profundamente o substrato, isolados ou aos pares. O pronunciado achatamento da superfície ventral do corpo, a nadadeira caudal com área ampla, o espessamento das pélvicas e dos lábios e a boca subterminal parecem ser estruturas fundamentais para a efetiva exploração desse ambiente.

Nas áreas de corredeiras rasas e turbulentas (Figura 1.3), as espécies mais conspicuas durante o dia são os aracus *Leporinus julii*, *Leporinus* sp. e *Leporellus vittatus*. Estas espécies parecem ser as únicas entre os anostomídeos a explorarem regularmente (e eficientemente) os trechos mais turbulentos das corredeiras, utilizando estratégias diferenciadas. *Leporinus* sp. ocorre em grupos pequenos, freqüentemente em meio a cardumes de *L. julii*. Apresenta boca subterminal e modificações na forma e posição de inserção das nadadeiras, características que provavelmente proporcionam estabilidade durante o forrageio nas corredeiras. A tática empregada durante o forrageio consiste de mordiscos isolados ou em seqüências curtas (dois ou três) sobre o periliton, podendo algas

e catando pequenos invertebrados. Esta tática contrasta com o comportamento observado para *L. julii*, cuja tática consiste em aplicar a boca sobre o substrato rochoso e raspar repetidamente enquanto se desloca pela superfície da pedra, com o corpo orientado contra a correnteza. A boca em posição inferior permite à essa espécie forragear sobre o periliton sem grande alteração de postura, facilitando a manutenção da proximidade com o substrato de forrageamento. As nadadeiras pélvicas e anal apresentam os primeiros raios espessados e alongados, cobrindo a porção mais delicada das nadadeiras e sendo utilizadas como apoio durante os curtos intervalos entre as seqüências de forrageamento. Além disso, as nadadeiras peitorais posicionam-se em um plano horizontal quando expandidas, proporcionando estabilidade e evitando o “rolamento” do corpo aproximadamente cilíndrico dessa espécie. Este conjunto de especializações morfológicas e comportamentais permite que o forrageamento seja realizado sobre superfícies verticais e mesmo sobre a face inferior de pedras chatas, substrato não utilizado pelas outras espécies observadas de *Leporinus*.

Leporellus vittatus também apresenta uma variação da tática de poda de algas e cata de itens sobre o periliton, a qual permite uma exploração de substratos pouco utilizados pelas espécies menos diferenciadas de *Leporinus*. Durante a natação contra a corrente, observei freqüentemente indivíduos dessa espécie forrageando sobre a superfície lateral das pedras, em locais diretamente expostos a forte correnteza. A tática consiste em morder o periliton com a porção ântero-lateral da boca, através de movimentos laterais curtos da parte anterior do corpo, sem alterações drásticas da orientação do corpo contra a corrente.

Teleocichla sp. “PR” foi uma espécie observada freqüentemente nas corredeiras rasas, esgueirando-se entre as pedras apoiadas no leito do rio. Os indivíduos dessa espécie aparentemente aproveitam a menor velocidade da correnteza existente entre as pedras, movimentando-se com deslocamentos curtos entre os abrigos. O corpo relativamente alto e comprimido parece ser especialmente adequado à ocupação dos espaços estreitos entre as pedras, onde os indivíduos buscam abrigo e alimento.

As corredeiras rasas são também intensamente utilizadas como abrigo diurno e local de forrageamento por indivíduos jovens de muitas espécies de loricariídeos, especialmente *Baryancistrus* sp. “amarelo”, *Oligancistrus punctatissimus*, *Oligancistrus* sp., *Ancistrus* sp., *Pseudancistrus* cf. *barbatus*, *Parancistrus* cf. *aurantiacus* e *Parancistrus* sp. Indivíduos de

Myoglanis sp., pimelodídeo de hábitos criptobióticos, foram freqüentemente observados sob as pedras neste tipo de ambiente, tanto durante o dia quanto à noite.

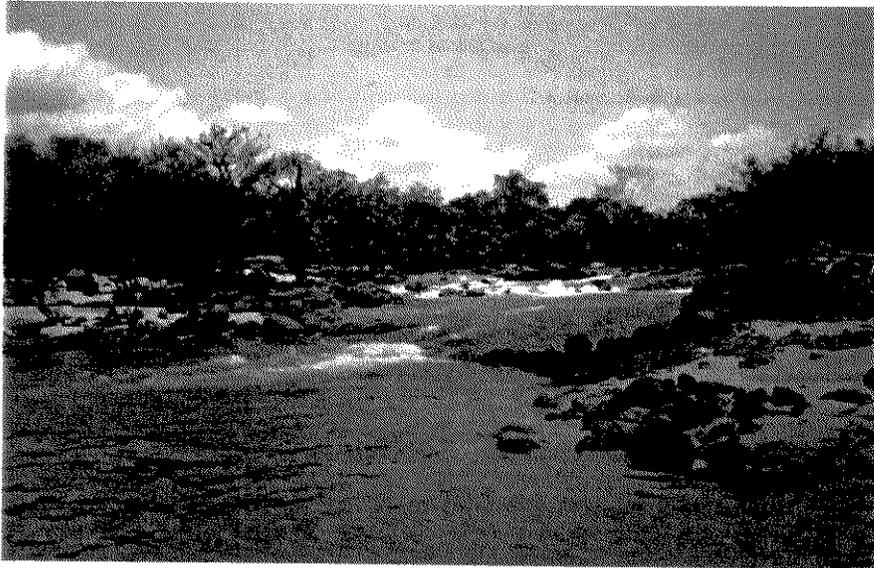
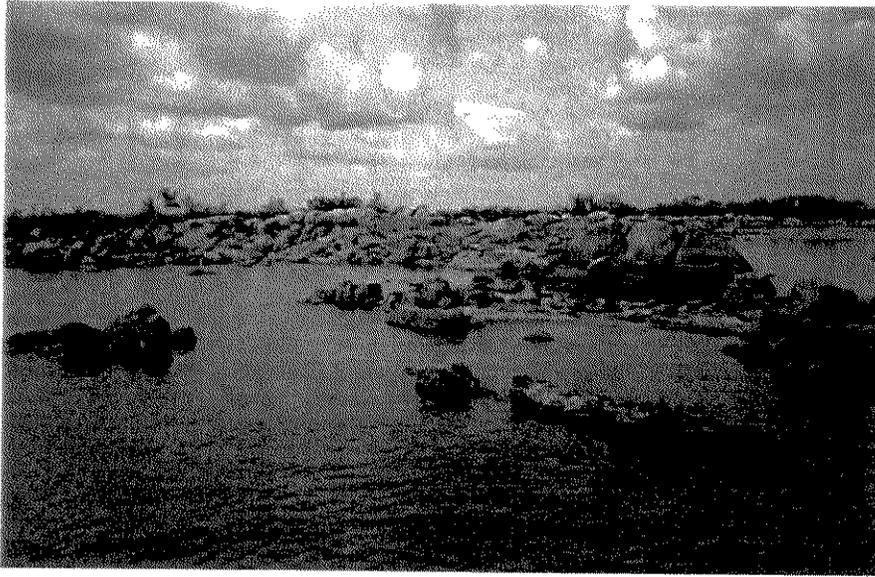


Figura 1.3. Tipos de ambientes estudados no rio Xingu, nas proximidades de Altamira, Pará. Área com predominância de grandes blocos rochosos, na localidade de Costa Júnior (acima); corredeira rasa na localidade do furo da Crente. As coordenadas geográficas das localidades citadas estão reunidas no Anexo 1.1.

O pacu-couro-seco (ou curupité) *Tometes* sp. (Serrasalminidae) parece ser a única espécie que ocupa uma posição intermediária na coluna d'água por períodos prolongados de tempo. Indivíduos jovens e sub-adultos desta espécie foram observados nadando ativamente contra a corrente, à meia água, nos trechos mais turbulentos das corredeiras. Nestes locais, forrageiam sobre os bancos de plantas aquáticas podostemáceas parcialmente submersas, podando suas folhas. Apesar do corpo alto e comprimido são nadadores poderosos, com nadadeira caudal ampla e firme capaz de produzir o impulso necessário para vencer a força da corrente.

Outra espécie digna de nota é *Crenicichla* sp. “laranja”. Adultos desta espécie são normalmente observados nadando solitariamente entre as pedras, em áreas profundas e com correnteza fraca a moderada. Entretanto, grupos de juvenis com até 30 indivíduos foram exclusivamente observados em áreas de corredeiras rasas e blocos rochosos, com correnteza moderada a forte, forrageando ativamente em frestas entre as pedras, acompanhados de perto por um adulto. Este tipo de observação indica que as corredeiras podem ser ocupadas com intensidade variável por algumas espécies, dependendo da fase do desenvolvimento ontogenético.

O terceiro tipo de ambiente estudado durante os mergulhos caracteriza-se pelas áreas rasas, com substrato constituído por faixas de areia e seixos rolados e algumas pedras pequenas e médias esparsas. Nestes locais, a ictiofauna é caracterizada pela presença de várias espécies de ciclídeos e de anostomídeos. *Retroculus xinguensis* e *Geophagus argyrostictus* são comuns neste ambiente, onde forrageiam à procura de pequenos invertebrados e partículas orgânicas. Ambas são espécies fossadoras, abocanhando porções do substrato e separando o alimento na cavidade bucal. Entretanto, *G. argyrostictus* é considerada uma espécie ocasional nas corredeiras, explorando principalmente as áreas de correnteza fraca a moderada e cobertas por areia fina, onde abocanha porções da camada superficial do substrato. Já *Retroculus* utiliza freqüentemente as áreas de correnteza forte e com substrato constituído por areia e seixos miúdos, na interface com regiões mais pedregosas. A tática alimentar empregada consiste no abocanhamento de porções mais profundas do substrato, com o focinho sendo mergulhado no substrato até quase a margem inferior das órbitas. O abocanhamento se faz com um vigoroso movimento de inclinação do corpo, seguido por um impulso em direção ao fundo. Este ambiente é explorado

principalmente por jovens e sub-adultos de *Retroculus*, às vezes acompanhados por indivíduos jovens de *G. argyrostictus*, *Cichla* sp. (tucunaré) e *Teleocichla* spp..

Os pequenos jacundás do gênero *Teleocichla* talvez sejam os elementos mais conspícuos da ictiofauna neste tipo de ambiente. Grupos mistos de até três espécies e mais de vinte indivíduos foram observados forrageando lado a lado sobre o leito de areia e seixos, catando partículas de alimento sobre as pedras, fundo e à deriva. *Teleocichla monogramma*, *T. centrarchus* e *Teleocichla* sp “PR”, especialmente sub-adultos, foram observados compondo os grupos. Estas espécies eram atraídas rapidamente por sedimento ressuspensionado, forrageando intensamente nas nuvens de partículas. É possível que o comportamento de acompanhar indivíduos de *Retroculus* durante o forrageio seja uma estratégia para aproveitar as partículas menores ressuspensionadas pelos movimentos vigorosos daquela espécie.

Algumas espécies de anostomídeos também utilizam esse ambiente como local de forrageamento. As espécies mais conspícuas foram *Leporinus tigrinus*, *L. desmotes* e *Leporellus vittatus*, sempre poucos indivíduos de cada espécie (um a três). A cata de partículas e invertebrados no periliton é a tática mais utilizada, com as três espécies explorando principalmente os seixos e as pequenas pedras do fundo. Em áreas com substrato predominantemente constituído por areia, uma espécie de hemiodontídeo (*Hemiodus vorderwinkleri*, Characiformes) é especialmente abundante, onde forrageia sobre as pedras chatas apoiadas sobre o fundo.

À noite, duas espécies foram freqüentes nessa área: *Peckoltia* sp. (Loricariidae) e *Archolaemus blax* (um sarapó ou peixe elétrico, Sternopygidae). Esta espécie de *Peckoltia*, embora pouco freqüente nas áreas estudadas, só foi observada neste tipo de ambiente, abrigada sob pedras pequenas durante o dia e forrageando ativamente sobre as pedras e seixos à noite. Já *Archolaemus* não foi observado em atividade de alimentação, tendo sido encontrado ativo durante a noite, solitário ou aos pares. Sua presença durante o dia foi registrada com o uso de detectores eletrônicos de sinais elétricos, indicando ser um habitante permanente das corredeiras. Schwassmann & Carvalho (1985) apresentam informações sobre a história natural e ecologia dessa espécie, as quais coincidem com minhas observações sobre hábitat, velocidade da correnteza e tamanho dos grupos de indivíduos. Esses autores registraram a dominância de larvas de dípteros (Chironomidae)

na dieta de 20 exemplares examinados, e sugeriram que a tática alimentar empregada seria a cata de larvas de insetos no substrato arenoso e no periliton (“Aufwuchs”).

As áreas de remansos foram incluídas no presente estudo por representarem um importante local de repouso noturno para várias espécies observadas nas corredeiras. Além disso, as distâncias que separam trechos de águas rápidas de porções remansosas próximas das margens podem ser muito pequenas, às vezes poucos metros. Em vários locais, especialmente em ilhotas de pedras alongadas e dispostas paralelamente à margem, a face interna dos pedrais (voltada para o canal) apresenta correnteza moderada a forte, enquanto a face abrigada (voltada para a margem) é banhada por águas lentas, formando remansos com acúmulo de sedimento. Nestas áreas rasas, centenas de indivíduos de *Bivibranchia velox*, *Hemiodus vorderwinkleri*, *G. argyrostictus*, jovens de *Retroculus xinguensis*, curimatídeos, *Brycon pesu* e *Bryconops* spp. buscam refúgio durante a noite.

Durante o período de vazante do rio, a redução do volume d’água faz com que muitas áreas de corredeiras fiquem isoladas, havendo uma grande diminuição da velocidade da corrente. Nesse período, espécies típicas de ambientes de remanso podem invadir áreas de corredeiras, aproveitando a abundância de alimento e abrigos existentes. Nesses locais, onde há acúmulo de sedimento sobre as pedras e sobre o leito arenoso, indivíduos grandes do loricariídeo *Baryancistrus* aff. *niveatus* são especialmente abundantes. Indivíduos isolados de *Peckoltia vittata* são encontrados com frequência forrageando sobre paredes de pedra cobertos por sedimento, sempre próximos de abrigos, e arraias (*Potamotrygon* spp.) forrageiam ativamente na parte rasa das praias. Outra espécie de gymnotiforme, *Gymnorhamphichthys* sp., de focinho longo e tubular, forrageia especulando o substrato mole do fundo à procura de pequenos invertebrados.

A grande concentração de presas potenciais provavelmente serve como atrativo para os dois maiores predadores observados nas corredeiras, o tucunaré (*Cichla* sp.) durante o dia, e a traíra (*Hoplias macrophthalmus*) durante a noite. Ambas as espécies utilizam a tocaia como tática alimentar, aproveitando os blocos de pedra como cobertura para as investidas sobre as presas. O período de crepúsculo parece ser intensamente utilizado por *Cichla* sp. durante o forrageamento, a julgar pela frequência de observações de investidas dessa espécie durante o amanhecer e o entardecer.

Embora as observações planejadas para o período de enchente tenham sido muito prejudicadas pela elevada turbidez e cheia intensa do rio, as poucas informações obtidas através de observação direta ou de acompanhamento da pesca de subsistência indicam que muitas espécies de acaris (loricariídeos) e aracus (anostomídeos) permanecem em seus abrigos (territórios ou áreas de vida) durante a enchente. Tentativas de localizar loricariídeos em abrigos de pedra junto às margens foram infrutíferas, ao passo que vários exemplares foram capturados na pesca de subsistência com malhadeiras armadas junto ao fundo, a três ou quatro metros de profundidade. Pescadores locais de peixes ornamentais continuam a pescar acaris nos pedrais submersos durante a enchente, em locais com profundidade entre seis e dez metros, utilizando equipamento de mergulho e compressores de ar.

Discussão

Uso do espaço

Na sessão anterior apresentei as informações relativas aos diferentes graus de segregação por ambientes entre as espécies, sumarizadas na Tabela 1.1. Essas informações, associadas a observações sobre duas outras dimensões, a vertical (uso da coluna d'água) e a temporal (fauna diurna e noturna) são discutidas a seguir.

O uso da coluna d'água pelas espécies de peixes nas corredeiras não é uniforme em todos os seus estratos. Nenhuma espécie foi observada explorando a camada superficial nos trechos de correnteza forte e turbulenta. As espécies que utilizam a tática alimentar de cata de itens arrastados na superfície (e.g., *Brycon pesu*, *Bryconops* sp.) não foram observadas nas corredeiras mais turbulentas, ficando restritas aos remansos e áreas marginais com correnteza fraca a moderada. Corredeiras são caracterizadas como trechos de fluxo supercrítico, onde há a quebra da tensão superficial na interface água/ar (Hawkins et al. 1993). A elevada turbulência superficial observada nesses trechos deve dificultar a detecção e apreensão das partículas arrastadas, além de exigir um alto gasto de energia durante a natação ativa contra a corrente, de modo a manter o corpo adequadamente posicionado. Em função disto, talvez a estratégia mais vantajosa para essas espécies seja aproveitar as partículas carregadas para os remansos laterais, ao invés de enfrentar a turbulência das corredeiras.

Da mesma forma, a metade superior da coluna d'água parece ser pouco utilizada como local de forrageamento nos trechos mais turbulentos. Espécies observadas neste estrato incluíram anostomídeos (*Leporinus* spp. e *Leporellus*) e pacus (*Tometes* sp.), aparentemente apenas durante deslocamentos entre áreas. Assim, toda a atividade de forrageamento e busca de abrigo nesses ambientes restringe-se à metade inferior da coluna d'água, sendo especialmente importante no terço inferior e diretamente sobre o substrato rochoso. Algumas espécies, como *Myoglanis* sp., passam a maior parte do tempo abrigadas sob as pedras do fundo, raramente se aventurando em áreas abertas. A maior parte dos

loricariídeos, especialmente os jovens, permanecem nas proximidades de seus abrigos diurnos durante o forrageamento, para onde retornam rapidamente quando perturbados.

A evidente restrição do uso do espaço vertical às proximidades do fundo está relacionada à exploração do periliton como principal fonte de alimento para as espécies de peixes das corredeiras. A maioria das espécies observadas nas corredeiras (~ 60%) utiliza a cobertura de algas e pequenos invertebrados associados como alimento, usando táticas e micro-habitats variados. Uma análise mais detalhada do uso do substrato rochoso como local de forrageamento será apresentada na discussão sobre relações tróficas.

Das 105 espécies incluídas no presente estudo, 60 apresentaram hábitos diurnos e 44 estiveram ativas à noite. *Typhlobelus* sp. (Trichomycteridae), um pequeno siluriforme de cerca de 20 mm de comprimento-padrão, aparentemente permanece o tempo todo enterrado na areia de áreas marginais das corredeiras, o que impediu o registro do seu período de atividade.

A ictiofauna diurna é composta basicamente por Anostomidae, Cichlidae e pequenos Characidae, ao passo que Loricariidae, Gymnotiformes e um Erythrinidae (*Hoplias macropthalmus*) compõem a maior parte da fauna noturna. Esta divisão temporal dos ambientes de corredeiras reflete um padrão generalizado de segregação em ambientes de água doce sul-americanos (Lowe-McConnell 1987), com Characiformes e Cichlidae dominando os ambientes durante o dia, e Siluriformes e Gymnotiformes durante a noite. Entretanto, diferentemente dos outros ambientes, a ictiofauna dominante nas corredeiras é composta por um número muito mais restrito de famílias, tanto entre os Siluriformes quanto entre os Characiformes. Loricariídeos dominam o ambiente noturno dos pedrais, enquanto que anostomídeos e alguns gêneros especializados de ciclídeos predominam no conjunto de espécies diurnas.

Casatti & Castro (1998), estudando a fauna de corredeiras de um trecho das cabeceiras do rio São Francisco no sudeste do Brasil, registraram a presença de 21 espécies de peixes, sendo 10 Characiformes, 10 Siluriformes e apenas uma espécie de Perciformes (Cichlidae). Apesar de reunidas em oito famílias diferentes, apenas cinco delas (Characidae/Characidiinae; Anostomidae; Parodontidae; Loricariidae, Pimelodidae) reúnem espécies que poderiam ser consideradas como especializadas na ocupação das corredeiras. O número restrito de famílias abrigando formas fortemente reofílicas nas corredeiras, e a

coincidência parcial de tais famílias em ambientes distintos, indicam a possibilidade de existência de características morfológicas pré-adaptativas à ocupação das corredeiras em certas famílias de peixes.

A concentração de espécies altamente reofílicas em poucas famílias de peixes também foi observada em corredeiras do rio Zaire na África (Roberts & Stewart 1976). Das 17 famílias assinaladas para as corredeiras daquele rio, quatro delas concentravam cerca de metade das 129 espécies coletadas. Os autores não fornecem uma hipótese para tal fato, mas postulam que a evolução de especializações para vida nas corredeiras possa ter tido um papel importante na pré-adaptação de espécies de algumas famílias (e.g., Cichlidae) à vida nos litorais rochosos do lago Tanganyika.

A predominância de espécies de poucas famílias de peixes nas corredeiras do Xingu talvez esteja relacionada ao tipo de recurso alimentar amplamente disponível no ambiente (algas periliticas e invertebrados associados) e à capacidade de explorá-lo eficientemente. Loricariídeos são peixes predominantemente herbívoros, que se utilizam do pastejo como principal tática alimentar (Power 1984 a,b; Buck & Sazima 1995). A presença de boca suctorial nestes peixes permite a ingestão das algas raspadas do substrato com a simultânea manutenção da posição espacial, devido à capacidade de sucção dos lábios (Vandewalle et al. 1986) e grande mobilidade das maxilas (Schaefer & Lauder 1986). Além disso, o achatamento dorso-ventral e o rebaixamento da linha média do corpo, atributos comuns entre os loricariídeos, conferem a estes peixes características hidrodinâmicas que facilitam a permanência em ambientes de águas rápidas e turbulentas.

O formato da boca e dentes dos anostomídeos, aliado à grande capacidade de natação comumente observada em muitas das espécies da família, também parecem ter sido características importantes para a ocupação dos ambientes das corredeiras. Os dentes de borda cortante e projetados para frente parecem ser eficientes ferramentas para a poda de algas e cata de itens visualmente detectados no periliton, a julgar pela abundância de anostomídeos observada forrageando nas corredeiras. A modificação da boca para uma posição mais ventral provavelmente permitiu uma melhor exploração do periliton nas áreas mais turbulentas das corredeiras, propiciando que espécies com esta característica se tornassem dominantes no ambiente. Boca acentuadamente subterminal parece ter evoluído independentemente mais de uma vez entre as espécies de *Leporinus* (Garavello 1979; mas

veja Géry 1977), constituindo uma característica recorrente em espécies habitantes de ambientes correntosos.

A utilização do ambiente das corredeiras como área de forrageamento e local de abrigo por um grande número de espécies, pertencentes a poucos grupos taxonômicos, pode ter sido facilitada pela utilização de táticas diferentes na exploração de uma mesma categoria de recursos alimentares. Os anostomídeos empregam variações da poda de algas e cata de itens durante o dia, após detecção visual do alimento no substrato rochoso. As espécies de *Teleocichla* também catam partículas e invertebrados através da tática de espreita, localizando visualmente o alimento. Já os loricariídeos utilizam-se do pastejo durante a noite, talvez guiados por estímulos químicos. Os alimentos consumidos por loricariídeos são muito pequenos, de difícil individualização no substrato. A boca em posição ventral e os olhos posicionados dorso-lateralmente na cabeça também não favorecem a detecção visual do alimento. Em função dos diferentes períodos de forrageamento e táticas empregadas, seria esperado que os anostomídeos e ciclídeos das corredeiras exibissem maior seletividade na dieta do que os loricariídeos, resultando em especializações tróficas mais acentuadas. Esta hipótese foi avaliada através da análise de conteúdo estomacal de algumas espécies destes três grupos, e será discutida adiante (Capítulo 5).

Relações tróficas

A característica mais marcante das relações tróficas nos ambientes de corredeiras é a dependência generalizada do periliton como fonte de alimento. Das 105 espécies de peixes registradas nas corredeiras neste estudo, pelo menos 60% exploram o periliton como fonte de alimento. Muitas espécies, como os acaris (Loricariidae) e aracus (Anostomidae), alimentam-se diretamente das algas que crescem sobre a superfície das pedras, utilizando táticas e micro-habitats diferenciados. Outras, como os pequenos jacundás do gênero *Teleocichla*, alimentam-se de micro-invertebrados detectados visualmente sobre o periliton e catados um a um. Anostomídeos também capturam invertebrados em meio à cobertura de algas das pedras, através de estratégias comportamentais específicas. O tipo de recurso alimentar representado pelo periliton e microfauna associada reflete-se nas táticas

predominantemente empregadas durante o forrageio pelos peixes das corredeiras. Pelo menos 54 espécies empregaram pastejo e poda de algas e/ou cata de itens no substrato rochoso, representando mais de 50 % da ictiofauna das corredeiras.

A existência de uma clara dependência do periliton na manutenção de conjuntos numerosos de espécies nos ambientes das corredeiras indica uma elevada abundância de alimento no ambiente. Embora eu não tenha quantificado a oferta de alimento nas corredeiras, evidências obtidas em outros locais suportam a hipótese de abundância de alimento nesses ambientes. Casatti & Castro (1998) também registraram uma grande participação de alimentos de origem autóctone nas dietas dos peixes de uma corredeira do rio São Francisco, onde 72 % das espécies consumiram algas e formas imaturas de insetos aquáticos.

O elevado número de espécies utilizando um mesmo tipo de recurso alimentar sugere, a princípio, a existência de alguma forma de compartilhamento do mesmo. As variações comportamentais na estratégia de forrageamento, como vistas entre os anostomídeos, parecem ser especialmente importantes entre as espécies sem modificações morfológicas evidentes e que ocupam os ambientes de corredeiras de uma forma oportunista. A exploração do periliton sobre os blocos rochosos grandes e médios serve como exemplo desta afirmação. A superfície posterior (jusante) dos blocos normalmente apresenta uma orientação vertical ou inclinada, onde se formam pequenos remansos no meio da corredeira. Este tipo de substrato é utilizado por *Leporinus* sp. “verde”, *L. maculatus*, *L. tigrinus* e *L. desmotes*, que mordiscam partículas alimentares sobre a superfície da rocha, sem a necessidade de alterações radicais na postura e orientação do corpo em relação ao fluxo d’água. *Leporinus desmotes* destaca-se entre estas espécies, por possuir os dentes sinfisianos do dentário muito longos e projetados fora da boca, sugerindo uma especialização trófica relacionada à cata de alimentos no periliton. Uma análise detalhada do conteúdo estomacal de exemplares das espécies de anostomídeos das corredeiras foi realizada, e os resultados são apresentados adiante (Capítulo 3).

Anostomus ternetzi representa um aparente paradoxo em relação às modificações citadas. A posição estritamente superior da abertura bucal e a postura inclinada em ângulo de 45° durante a natação poderiam parecer empecilhos à permanência nas corredeiras. Entretanto, esta espécie explora principalmente as superfícies verticais da face posterior dos

blocos rochosos, mordiscando o periliton enquanto se desloca em direção à superfície. Além disso, a boca superior e a postura inclinada permitem a essa espécie utilizar a face interna das estreitas fendas existentes nas rochas, local amplamente utilizado como abrigo e local de forrageamento por outro grupo de peixes, os loricariídeos, que utilizam basicamente o pastejo como tática alimentar.

Em grupos onde a boca ventral é filogeneticamente um caráter plesiomórfico, como em Loricariidae, modificações no tamanho, forma, número e disposição dos dentes representam um nível mais refinado de especialização trófica, como já relatado para ciclídeos africanos dos Grandes Lagos (Fryer & Iles 1972; Konings 1989). As espécies de *Baryancistrus* e *Pseudancistrus* apresentam dentes longos e numerosos, dispostos em faixas no pré-maxilar e no dentário que ocupam quase toda a extensão da boca. As duas espécies de *Oligancistrus*, por sua vez, apresentam dentes mais curtos e em menor número, alinhados em faixas curtas dispostas em ângulo. Outras espécies de acaris (e.g., *Scobinancistrus* spp.) possuem poucos dentes, curtos e fortes, aparentemente adequados para a raspagem de partículas de alimento sobre substratos duros. Estas diferenças, associadas a diferenças na forma geral do corpo, parecem estar relacionadas à exploração de micro-habitats específicos. Observações sobre preferências por tipos de abrigos entre loricariídeos apoiam esta idéia. As informações obtidas sobre uso de abrigos, dieta e estruturas morfológicas das espécies de loricariídeos das corredeiras são tratadas em detalhe no Capítulo 4 do presente trabalho.

Constância e abundância das espécies nas corredeiras: os especialistas

As espécies classificadas como constantes e fortemente reofílicas pertencem a apenas quatro entre as 20 famílias registradas nas corredeiras (Anostomidae, Loricariidae, Serrasalminidae e Cichlidae). Como característica geral, o ambiente diurno apresentou-se mais diverso em termos de grupos taxonômicos dominantes nas corredeiras. Loricariídeos constituíram o grupo mais importante durante a noite, especialmente quanto ao número de espécies registradas.

Entre os Anostomidae, as três espécies consideradas constantes e fortemente reofílicas (*Leporinus julii*, *Leporinus* sp. e *Leporellus vittatus*) apresentam especializações morfológicas evidentes, como a orientação sub-terminal a inferior da boca e o

posicionamento das nadadeiras pares. O uso diferenciado de micro-hábitats e substratos de forrageamento, aliado a estratégias comportamentais específicas, aparentemente permitem a coexistência dessas espécies nas áreas de corredeiras, onde constituem uma importante parte da fauna de peixes.

As duas espécies fortemente reofílicas de Loricariidae (*Baryancistrus* sp. “amarelo” e *Pseudancistrus* cf. *barbatus*) representam formas morfológicamente distintas e que ocupam micro-hábitats diferenciados, especialmente os tipos de abrigos diurnos. O registro da presença dessas espécies fortemente reofílicas em seus abrigos (territórios ou áreas de vida) durante o período de enchente/cheia indica que elas são habitantes permanentes das corredeiras, e indica a existência de filopatria e/ou territorialidade neste grupo de peixes. Esta característica adquire importância especial para a avaliação de impactos ambientais sobre a ictiofauna de corredeiras, por exemplo no caso de represamentos para geração de eletricidade. A existência de territórios bem definidos ou abrigos permanentes torna essas espécies extremamente vulneráveis a modificações no ambiente, reduzindo a probabilidade de migrações longitudinais como alternativa de busca de áreas adequadas para a sobrevivência.

Retroculus xinguensis apresenta a região ventral plana e as nadadeiras pélvicas com a margem anterior espessada, que possibilitam um contato estreito com o substrato e boa capacidade de manutenção da posição espacial nas corredeiras. A boca sub-terminal e os lábios espessos, parecem constituir um eficiente conjunto para a exploração do leito seixos como local de forrageamento. Entre os ciclídeos do Xingu, *R. xinguensis* ocupa um nicho aparentemente pouco utilizado nas corredeiras, fossando profundamente nas faixas de areia e seixos à procura de invertebrados. A exploração dos estratos mais profundos do substrato pode render a exclusividade de uso de boa parte dos recursos alimentares naquele ambiente, garantindo um suprimento alimentar adequado. Um fato semelhante foi relatado por Sazima (1980), em um estudo sobre duas espécies de Parodontidae (Characiformes) do sudeste do Brasil. O autor observou que diferenças sutis nas características morfológicas e comportamentais daquelas espécies, resultavam em uma capacidade diferencial de forrageamento nos trechos mais correntosos do rio. O acesso quase exclusivo a certos locais de forrageamento por uma das espécies, resultaria em uma redução da competição potencial por alimento.

As espécies de *Teleocichla* representam um exemplo claro de radiação adaptativa na ocupação de áreas de corredeiras. Estudos recentes confirmam a monofilia do gênero, e a proximidade de parentesco com espécies do gênero *Crenicichla* (I. P. Farias, com. pess.). Especializações relacionadas à ocupação de áreas de forte correnteza incluem o tamanho reduzido, estreitamento das nadadeiras pélvicas, olhos em posição mais alta na cabeça, boca com orientação sub-terminal e escamas profundamente embutidas na derme. O uso de micro-hábitas diferenciados parece ser a principal forma de partilha de recursos entre essas espécies, cujas dietas são em grande parte semelhantes (vide Capítulo 2 do presente estudo). Estudos recentes têm registrado a presença de várias espécies novas em corredeiras de diversos afluentes do rio Amazonas (S. O. Kullander, com. pess.), possivelmente representando eventos de especiação relacionados ao isolamento nas áreas de corredeiras. A redução e expansão dos trechos de corredeiras, acompanhando mudanças climáticas regionais provocadas pela alternância de períodos glaciais e interglaciais, tem sido aventada como responsável pela distribuição disjunta das populações de espécies de peixes reofílicos na Amazônia (Jégu et al. 1992).

Tometes sp. foi a única espécie estudada nas corredeiras que usou acentuadamente as plantas Podostemáceas como fonte alimentar. Algumas espécies de anostomídeos também incluíram fragmentos de Podostemáceas na dieta, mas em quantidades muito pequenas. *Tometes* sp. também foi a única espécie a ocupar consistentemente a porção intermediária da coluna d'água nas corredeiras. A aparente abundância desse serrasalmídeo nas corredeiras e a grande frequência nas capturas experimentais realizadas no período de enchente/cheia do rio indicam a importância dessa espécie na cadeia trófica das corredeiras. Podostemáceas representam um recurso abundante e aparentemente pouco explorado pela ictiofauna (Santos et al. 1997). De modo geral, a exploração de macrófitas como alimento pela ictiofauna amazônica parece ser pouco importante, em vários tipos de ambientes investigados (e. g., Junk 1975; Sabino & Zuanon 1998). *Tometes* apresenta dentes cortantes como em *Mylesinus* spp. (Jégu & Santos 1988; Jégu et al. 1989), eficientemente utilizados na poda de folhas de podostemáceas. A exploração dos bancos de macrófitas nas áreas de corredeiras turbulentas provavelmente deriva da grande capacidade natatória dessa espécie, proporcionada pelo corpo comprimido e nadadeira caudal ampla e rígida. *Ossubtus xinguense*, espécie considerada acessória no presente estudo, representa o

extremo na especialização morfológica relacionada à exploração das corredeiras por serrasalmídeos. *Ossubtus* apresenta uma síndrome morfológica análoga à exibida por *Leporinus julii*, com a boca totalmente inferior e corpo mais baixo, além dos dentes cortantes (Jégu 1992). Embora eu não tenha observado essa espécie durante os mergulhos, o exame de exemplares capturados com malhadeiras indica que as características morfológicas especializadas dessa espécie possibilitam a exploração das corredeiras com eficiência.

A forte dependência dos bancos de Podostemáceas como alimento tornam *Tometes* sp. uma espécie particularmente vulnerável a impactos ambientais de larga escala, como os produzidos pelo represamento. A diminuição das populações de Podostemáceas em rios com fluxo artificialmente regulado parece ter provocado uma sensível redução das populações do pacu *Mylesinus paraschomburgkii*, consumidor especializado dessas plantas (Santos et al. 1997). O represamento de trechos do rio Xingu para aproveitamento hidrelétrico provavelmente produzirá um forte impacto nas populações locais de *Tometes* sp., podendo inclusive provocar a extinção local da espécie.

Em suma, as observações naturalísticas e o estudo de características morfológicas das espécies presentes nas corredeiras revelou a ocorrência de estruturas e características anatômicas recorrentes nos diversos grupos de peixes. Tais características, consideradas como especializações relacionadas à vida nas corredeiras, incluíram: achatamento dorso-ventral do corpo; nadadeiras peitorais e pélvicas posicionadas horizontalmente; espessamento dos raios anteriores das nadadeiras pélvicas e anal; boca em posição sub-terminal a inferior. Estratégias comportamentais especializadas também foram observadas, como o uso das nadadeiras pélvicas para apoio no substrato; a ocupação de locais com menor velocidade da correnteza, como os espaços entre as pedras do fundo, e os pequenos remansos formados a jusante de blocos rochosos; e o emprego de táticas alimentares diferenciadas na exploração do periliton como fonte de alimento. A análise da dieta de espécies dos diversos grupos taxonômicos registrados evidenciou uma forte dependência dos itens alimentares oriundos do periliton (algas, invertebrados aquáticos e plantas aquáticas Podostemáceas). As informações obtidas indicam que as especializações relacionadas à vida nas corredeiras podem tornar essas espécies de peixes especialmente

vulneráveis a impactos ambientais, colocando em risco conjuntos ictiofaunísticos ricos e pouco conhecidos.

Anexo 1.1. Relação das áreas de amostragem utilizadas no rio Xingu entre setembro de 1996 e outubro de 1997, com as respectivas coordenadas geográficas. A localidade de Furo Seco não teve as coordenadas tomadas com GPS, e não foi incluída na tabela.

local	latitude	longitude
furo do Ramiro	03°15'21''S	52°05'06''W
ilha Sr. Izaltino	03°16'21''S	52°12'07''W
cachoeira do Jutaizão	03°16'42''S	52°02'20''W
Ilha do Bacabal	03°23'19''S	51°43'24''W
corredeiras do Arini	03°24'15''S	51°41'53''W
ilha Bela Vista	03°24'22''S	51°43'03''W
acampamento do Arroz Cru	03°25'16''S	51°55'08''W
furo da Meranda	03°26'27''S	52°15'18''W
furo do Zé Pinheiro	03°27'26''S	51°55'03''W
furo da Crente	03°27'30''S	51°54'41''W
Costa Júnior	03°29'28''S	52°19'07''W
Porfirinho	03°29'47''S	51°55'39''W
Kaituká	03°33'47''S	51°51'20''W

Anexo 1.2. Áreas de estudo e respectivos tempos de observação durante mergulho (em minutos) nos períodos diurno e noturno.

Local	período		total
	diurno	noturno	
furo do Ramiro	410	-	410
ilha do Sr. Izaltino	445	-	445
cachoeiras do Jutaizão	155	-	155
ilha do Bacabal	165	-	165
corredeiras do Arini	570	85	655
ilha Bela Vista	385	90	475
Arroz Cru	510	95	605
furo da Meranda	300	-	300
furo do Zé Pinheiro	135	-	135
furo da Crente	85	-	85
Costa Júnior	1065	290	1355
Porfirinho	310	110	420
Kaituká	-	100	100
outros	130	-	130
total (minutos)	4665	770	5435
total (horas)	77h 45m	12h 50m	90h 35m

Anexo 1.3. Lista das espécies de peixes registradas nas corredeiras e áreas adjacentes do rio Xingu, em 14 áreas de estudo, entre setembro de 1996 e outubro de 1997. C = constância nas áreas de estudos: c = constante; o = ocasional; a = acessória.

Ordem/Família	Espécie	C
RAJIFORMES		
Potamotrygonidae		
1	<i>Paratrygon ayereba</i>	a
2	<i>Potamotrygon leopoldi</i>	a
3	<i>Potamotrygon motoro</i>	a
4	<i>Potamotrygon aff. hystrix</i>	a
CHARACIFORMES		
Anostomidae		
5	<i>Anostomus intermedius</i>	o
6	<i>Anostomus ternetzi</i>	c
7	<i>Leporellus vittatus</i>	c
8	<i>Leporinus brunneus</i>	a
9	<i>Leporinus desmotes</i>	o
10	<i>Leporinus friderici</i>	a
11	<i>Leporinus julii</i>	c
12	<i>Leporinus maculatus</i>	c
13	<i>Leporinus megalepis</i>	a
14	<i>Leporinus tigrinus</i>	o
15	<i>Leporinus sp.</i>	c
16	<i>Leporinus sp. 2</i>	a
17	<i>Leporinus sp. "PA "</i>	o
18	<i>Leporinus sp. "verde"</i>	c
19	<i>Sartor respectus</i>	a
20	<i>Synaptolaemus cingulatus</i>	o
Characidae		
21	<i>Astyanax sp. FP</i>	c

Anexo 1.3 (continuação)

	Ordem/Família	Espécie	C
	Characidae		
22		<i>Brycon breviceauda</i>	a
23		<i>Brycon pesu</i>	c
24		<i>Bryconops</i> sp.	a
25		<i>Creagrutus</i> sp.	a
26		<i>Creagrutus</i> sp.2	a
27		<i>Knodus heterestes</i>	a
28		<i>Roeboexodon guyanensis</i>	a
	Characidiinae		
29		<i>Melanocharacidium</i> aff. <i>depressum</i>	a
30		<i>Melanocharacidium dispilomma</i>	o
	Chilodidae		
31		<i>Caenotropus labyrinthicus</i>	a
	Ctenoluciidae		
32		<i>Boulengerella lucius</i>	a
	Cynodontidae		
33		<i>Hydrolycus</i> sp.	a
	Erythrinidae		
34		<i>Hoplias macrophthalmus</i>	c
	Hemiodontidae		
35		<i>Bivibranchia velox</i>	o
36		<i>Hemiodus ternetzi</i>	a
37		<i>Hemiodus vorderwinkleri</i>	c
	Serrasalminidae		
38		<i>Acnodon normani</i>	a
39		<i>Myleus pacu</i>	o
40		<i>Myleus rhomboidalis</i>	a
41		<i>Myleus rubripinnis</i>	o
42		<i>Myleus schomburgki</i>	o

Anexo 1.3 (continuação)

	Ordem/Família	Espécie	C
	Serrasalminidae		
43		<i>Ossubtus xinguense</i>	a
44		<i>Serrasalmus rhombeus</i>	a
45		<i>Serrasalmus</i> sp.	a
46		<i>Tometes</i> sp.	c
	SILURIFORMES		
	Auchenipteridae		
47		<i>Tatia schultzi</i>	a
48		<i>Tatia</i> sp.	a
	Doradidae		
49		<i>Orinocodoras</i> sp.	a
	Loricariidae		
50		<i>Ancistrus ranunculus</i>	c
51		<i>Ancistrus</i> sp.	c
52		<i>Baryancistrus</i> aff. <i>niveatus</i>	c
53		<i>Baryancistrus</i> sp. "aba"	a
54		<i>Baryancistrus</i> sp. "amarelo"	c
55		<i>Hopliancistrus tricornis</i>	a
56		<i>Hypancistrus zebra</i>	a
57		<i>Hypostomus</i> aff. <i>emarginatus</i>	o
58		<i>Hypostomus</i> sp.	c
59		<i>Leporacanthicus heterodon</i>	a
60		Loricariinae	a
61		<i>Microlepidogaster</i> sp.	a
62		<i>Oligancistrus punctatissimus</i>	c
63		<i>Oligancistrus</i> sp.	c
64		<i>Panaque</i> aff. <i>nigrolineatus</i>	a
65		<i>Parancistrus</i> cf. <i>aurantiacus</i>	o
66		<i>Parancistrus</i> sp.	c

Anexo 1.3 (continuação)

Ordem/Família	Espécie	C
Loricariidae		
67	<i>Peckoltia vittata</i>	c
68	<i>Peckoltia</i> sp.	a
69	<i>Peckoltia</i> sp. 2	a
70	<i>Pseudacanthicus</i> sp.	a
71	<i>Pseudancistrus</i> cf. <i>barbatus</i>	c
72	<i>Scobinancistrus aureatus</i>	a
73	<i>Scobinancistrus</i> cf. <i>pariolispos</i>	o
74	<i>Spectracanthicus</i> sp.	a
Pimelodidae		
75	<i>Microglanis</i> sp.	a
76	<i>Myoglanis</i> sp.	a
77	<i>Imparfinis pristus</i>	a
78	<i>Pimelodus ornatus</i>	a
79	<i>Pseudopimelodus</i> sp.	a
80	<i>Rhamdella</i> sp.	a
Trichomycteridae		
81	<i>Trichomycterus</i> sp.	a
82	<i>Typhlobelus</i> sp.	a
GYMNOTIFORMES		
Apteronotidae		
83	Apteronotidae	a
Rhamphichthyidae		
84	<i>Gymnorhamphichthys</i> sp.	o
Sternopygidae		
85	<i>Archolaemus blax</i>	o
86	<i>Eigenmannia</i> sp.	o

Anexo 1.3 (continuação)

Ordem/Família	Espécie	C
PERCIFORMES		
Cichlidae		
87	<i>Aequidens michaeli</i>	o
88	<i>Caquetaia spectabile</i>	a
89	<i>Cichla</i> sp.	c
90	<i>Crenicichla acutirostris</i>	o
91	<i>Crenicichla johanna</i>	a
92	<i>Crenicichla percna</i>	a
93	<i>Crenicichla</i> sp. "laranja"	o
94	<i>Crenicichla</i> sp. "preta"	o
95	<i>Crenicichla</i> sp. 2	a
96	<i>Geophagus argyrostictus</i>	c
97	<i>Retroculus xinguensis</i>	c
98	<i>Teleocichla centrarchus</i>	o
991	<i>Teleocichla gephyrogramma</i>	c
100	<i>Teleocichla monogramma</i>	c
101	<i>Teleocichla</i> sp. "CP"	o
102	<i>Teleocichla</i> sp. "L S"	c
103	<i>Teleocichla</i> sp. "PR"	c
Sciaenidae		
104	<i>Pachyurus</i> sp.	a
SYNBRANCHIFORMES		
Synbranchidae		
105	<i>Synbranchus</i> sp.	o

Capítulo 2

História natural e ecologia de seis espécies de *Teleocichla* (Cichlidae) do rio Xingu

Resumo

A família Cichlidae abrange cerca de 1000 espécies, distribuídas pela África, Américas e Ásia. Embora a maior parte das espécies desta família ocorra em ambientes lênticos, vários grupos especializaram-se independentemente na ocupação de corredeiras. O gênero *Teleocichla* Kullander compreende atualmente seis espécies, descritas de trechos pedregosos e de corredeiras dos rios Xingu, Tocantins e Tapajós. No presente trabalho apresento os resultados de um estudo realizado no rio Xingu, na região de Altamira, Pará, envolvendo seis espécies de *Teleocichla*: *T. centrarchus*, *T. monogramma*, *T. gephyrogramma* e três espécies não descritas. Utilizando técnicas de mergulho livre (“snorkeling”) observei a distribuição espacial, comportamento e táticas alimentares desses ciclídeos em 14 áreas de corredeiras. Estudei a dieta das seis espécies, a partir da análise de conteúdos estomacais de exemplares preservados. Analisei também características ecomorfológicas das espécies de *Teleocichla* através de métodos de estatística multivariada. As espécies de *Teleocichla* exibiram uma ocupação diferenciada dos ambientes, de acordo com a velocidade da correnteza, tipo de substrato e tamanho dos blocos rochosos submersos. *Teleocichla* sp. “CF”, *T. centrarchus* e *T. monogramma* ocorreram em locais com correnteza moderada e fundo arenoso com cobertura variável de pedras pequenas e médias; *Teleocichla* sp. “LS”, *Teleocichla* sp. “PR” e *T. gephyrogramma* ocuparam trechos mais pedregosos e de alta velocidade da correnteza. Apenas *T. monogramma* foi observada formando grupos numerosos (até 20 indivíduos); as demais espécies ocorreram em pequenos grupos (dois ou três indivíduos) ou isoladamente. A tática alimentar básica apresentada por todas as espécies foi um misto de espreita (“sit-and-wait”) e procura ativa (“active foraging”) com uso de deslocamentos curtos. As seis espécies estudadas são micro-carnívoras, alimentando-se de insetos aquáticos (larvas e ninfas de dípteros

quironomídeos, tricópteros e efemerópteros), micro-crustáceos (ostrácodos, cladóceros e copépodes) e pequenos moluscos. Há indicações de ocorrência de partilha de espaço e recursos alimentares, através da ocupação de micro-hábitats específicos. A análise ecomorfológica revelou a existência de pelo menos três grupos de espécies, em função de características como a altura relativa e grau de compressão do corpo, forma e posição da boca, e área relativa das nadadeiras. Tais grupos coincidem, em boa parte, com a separação por micro-hábitats observada no ambiente, e refletem características morfológicas relacionadas à ocupação de ambientes com diferentes velocidades da correnteza.

Abstract

The family Cichlidae contains nearly 1000 species distributed throughout Africa, Americas and Asia. Although most species are found in lentic waters, several groups independently specialized in occupying riffles. The genus *Teleocichla* Kullander comprises six species described from rocky patches and riffles of the Xingu, Tocantins and Tapajós Rivers. Herein I present the results from a study that included six species of *Teleocichla*: *T. centrarchus*, *T. monogramma*, *T. gephyrogramma* and three non-described species from the Xingu river, near the city of Altamira, Pará.State. While snorkeling, I observed the spatial distribution, behavior and foraging tactics of these cichlids in 14 riffles stretches. Stomach contents analysis provided information on diet, and ecomorphological characteristics were assessed by means of multivariate statistics. The *Teleocichla* species showed differential use of space on the riffles, related to corrent speed and substrate type. *Teleocichla* sp “LS”, *Teleocichla* sp “PR”, and *T. gephyrogramma* occupied rocky patches with strong current, while *T. monogramma*, *T. centrarchus* and *Teleocichla* sp. “CF” favoured sites with sandy bottom with interspersed small rocks and moderate current. Only *T. monogramma* was seen in large groups (up to 20 individuals) whereas the others formed small groups (two or three individuals) or were solitary. The foraging tactic employed by the six species was a combination of sit-and-wait and active foraging with short displacements. All the species studied are carnivorous preying on immature aquatic insects (dipterans, chironomids, tricopterans and ephemeropterans), micro-crustaceans (ostracods,

cladocerans and copepods) and small molluscs. These results indicate the occurrence of spatial and food resources partitioning, resulting from the differential use of microhabitats. The ecomorphological analysis revealed three groups of species differing by features such as relative body height and compression, position and shape of the mouth and relative area of fins. These groups agreed well with the observed spatial distribution and microhabitat use by the *Teleocichla* species, and support the correlation of morphological features and certain habitat characteristics, such as current speed.

Introdução

A família Cichlidae abrange cerca de 1000 espécies, distribuídas pela África, Américas e Ásia (Stiassny 1991). Embora a maior parte das espécies da família ocorra em ambientes lênticos, vários grupos especializaram-se independentemente na ocupação de corredeiras, tanto na África como nas Américas do Sul e Central. Espécies consideradas altamente reofílicas foram registradas para os gêneros africanos *Nannochromis*, *Teleogramma* e *Gobiocichla* (Roberts & Stewart 1976; Roberts 1982) e *Schwetzoichromis* (Greenwood & Kullander 1994). Entre as espécies de ciclídeos sul-americanos, Lowe McConnell (1991) cita como reofílicas as espécies do gênero *Retroculus*, *Teleocichla* e algumas espécies de *Crenicichla*. Alguns registros isolados de hábitos reofílicos e associação com ambientes pedregosos são conhecidos para algumas espécies dos gêneros *Geophagus* e *Crenicichla* (Kullander 1991a, b; Ploeg et al. 1991).

O gênero *Teleocichla* Kullander compreende atualmente seis espécies, descritas de trechos pedregosos e de corredeiras dos rios Xingu, Tocantins e Tapajós. Ao lado de *Retroculus*, compreendem os dois únicos gêneros de ciclídeos sul-americanos considerados estritamente reofílicos. Devido a descrição recente (Kullander 1988), *Teleocichla* caracteriza-se como um dos gêneros menos estudados da família Cichlidae. Aparentemente, o único trabalho que discute espécies deste gênero, além da descrição original, é o de Ploeg (1991), em sua revisão do gênero *Crenicichla*. Embora esse autor tenha proposto *Teleocichla* como sinônimo júnior de *Crenicichla*, evidências morfológicas,

moleculares e comportamentais apoiam a proposição de *Teleocichla* como um gênero válido e monofilético (Kullander 1988; I. P. Farias, com. pess.; obs. pess.).

Informações sobre aspectos biológicos e ecológicos das espécies de *Teleocichla* são escassas. As poucas e breves citações na literatura caracterizam-se como descrições anedóticas do comportamento de algumas espécies em aquário (e.g., Leibel 1995). Informações contidas no trabalho de descrição original das seis espécies cientificamente conhecidas relatam ambientes pedregosos e de águas rápidas como locais de coleta, embora não tenham sido feitas observações particulares sobre *Teleocichla* em seus habitats naturais (Kullander 1988). Algumas características morfológicas das espécies foram consideradas por Kullander (1988) como especializações relacionadas a hábitos bentívoros, bênticos e reofílicos, envolvendo principalmente a orientação da boca e forma do focinho e estrutura das nadadeiras.

Durante uma expedição ao rio Xingu realizada em 1990 pude realizar algumas observações iniciais do comportamento, distribuição e micro-habitats de algumas espécies de *Teleocichla*. Tais observações confirmaram os hábitos reofílicos dessas espécies, e suscitaram perguntas sobre possibilidade de ocorrência de partilha de recursos entre as espécies observadas. A inexistência de informações básicas sobre a história natural e a ecologia das espécies do gênero, aliada ao ritmo crescente da degradação ambiental na região, motivaram a realização de um estudo específico sobre esses ciclídeos nas corredeiras do rio Xingu.

As espécies de *Teleocichla* descritas até o momento aparentam uma grande semelhança morfológica entre si, a julgar pelas informações e figuras contidas no trabalho de descrição original (Kullander 1988). Entretanto, um exame minucioso das espécies encontradas por mim no rio Xingu revelou diferenças morfológicas importantes, aparentemente associadas à ocupação de micro-habitats distintos nas corredeiras.

No presente trabalho apresento os resultados de um estudo realizado no rio Xingu, na região de Altamira, Pará, envolvendo seis espécies de *Teleocichla*: *T. centrarchus*, *T. monogramma*, *T. gephyrogramma* e três espécies não descritas, referidas através de códigos. Utilizando técnicas de mergulho livre ("snorkeling", cf. Sazima 1986) observei a distribuição espacial, comportamento e táticas alimentares destes ciclídeos em áreas de corredeiras, entre 1996 e 1997. Realizei também um estudo ecomorfológico dessas seis

espécies, com o intuito de analisar as possíveis relações entre características morfológicas das espécies e os micro-habitats ocupados nas corredeiras.

Material e Métodos

A metodologia utilizada para observação e registro do comportamento, amostragem e tomada de dados sobre condições ambientais encontra-se descrita em detalhes na seção de Material e Métodos do Capítulo 1. Nesta seção serão descritos apenas os métodos e procedimentos específicos utilizados para o estudo das espécies de *Teleocichla*. A metodologia utilizada para tomada de medidas e análise de características ecomorfológicas descrita nesta seção foi seguida também no estudo ecomorfológico incluído no Capítulo 3 (Anostomidae).

A inclusão nos estudos de três espécies de *Teleocichla* não descritas resultou na necessidade de produzir uma diagnose curta para cada espécie, de forma a permitir uma identificação correta dos exemplares e a realização de eventuais futuras comparações.

***Teleocichla* spp. – Diagnoses para as espécies incluídas no presente estudo**

Teleocichla centrarchus – Difere de todas as outras espécies do gênero por possuir 4 (eventualmente 5) espinhos na nadadeira anal; diferencia-se também pelo formato aproximadamente losangular da nadadeira caudal em exemplares adultos (especialmente machos), produzido pelo alongamento dos raios medianos. Para mais detalhes vide Kullander (1988).

Teleocichla gephyrogramma – Difere das demais espécies por possuir linha lateral aproximadamente contínua, com os ramos anterior e posterior separados por uma escama disposta irregularmente e formando uma “ponte” entre eles. Difere também das outras espécies de *Teleocichla* pela seguinte combinação de características: escamas da série longitudinal 53-56; raios da dorsal XX+8; três escamas entre o final do ramo anterior da linha lateral e a base da nadadeira dorsal; presença de um mancha escura bem evidente na

base da cauda, precedida por uma área vertical clara; região dorsal da cabeça com vermiculações escuras. Para mais detalhes vide Kullander (1988).

Teleocichla monogramma – Difere de todas as demais espécies do gênero (menos *Teleocichla* sp. “LS”) por possuir linha lateral contínua. Distingue-se de *Teleocichla* sp. “LS” pelo menor número de escamas na série longitudinal (74-89 vs. 122-125) e pelo maior número de raios da nadadeira dorsal (XX-XXI+10-11 vs. XIX+9-10). Para mais detalhes vide Kullander (1988).

Teleocichla sp. “LS” – Difere de todas as demais espécies do gênero (exceto *T. monogramma*) pela presença de linha lateral contínua. Posteriormente separada de *T. monogramma* pelo corpo mais deprimido; maior número de escamas na série longitudinal (122-125 vs. 74-89); e pelo menor número de raios da dorsal (XIX+9-10 vs. XX-XXI+10-11).

Teleocichla sp. “PR” – Separa-se das demais espécies pelo maior número de escamas no ramo anterior da linha lateral (28-30) e por apresentar corpo e pedúnculo caudal altos e lateralmente comprimidos. Indivíduos adultos diferenciam-se também pelo maior tamanho (frequentemente ultrapassando 100 mm CP) e pela coloração olivácea escura.

Teleocichla sp. “CF” – Separa-se das demais espécies do gênero pelo menor número de raios na anal (III+6-7); diferencia-se também (exceto de *T. gephyrogramma*) pelo menor número de escamas na série longitudinal (51-55). Posteriormente diferenciada de *T. gephyrogramma* pela presença de linha lateral dividida (vs. aproximadamente contínua).

Ao longo da seção de resultados as espécies de *Teleocichla* serão referidas nas figuras pelas seguintes siglas: Tece = *T. centrarchus*; Tege = *T. gephyrogramma*; Temo = *T. monogramma*; Tecf = *Teleocichla* sp. “CF”; Tels = *Teleocichla* sp. “LS”; Tepr = *Teleocichla* sp. “PR”.

Dieta

Estudei a dieta a partir do exame de conteúdos estomacais e intestinais de exemplares preservados em formalina 10 % e conservados em etanol 70 %. Retirei o tubo digestivo completo de cada exemplar através de uma incisão na região ventral dos peixes. Analisei entre dois e 10 conteúdos de cada espécie, devido à carência de exemplares de algumas espécies. Nos casos em que o estômago se encontrava vazio, analisei o conteúdo do intestino, normalmente bem preservado.

O conteúdo digestivo foi examinado sob microscópio estereoscópico e os itens alimentares foram identificados até a categoria taxonômica mais específica possível e contados. Os resultados da análise das dietas foram expressos em valores de frequência de ocorrência (FO %) e frequência numérica porcentual (FN %) (Hynes 1950). A opção de análise através de frequência numérica justifica-se pela uniformidade das dietas, compostas quase exclusivamente por invertebrados de tamanhos semelhantes e em bom estado de preservação (muitos invertebrados encontrados inteiros).

Ecomorfologia

Utilizei exemplares preservados para tomada de medidas e observações gerais sobre presença e grau de especialização de estruturas relacionadas à vida em ambientes de águas rápidas. Observei a forma geral do corpo, especialmente a altura relativa e grau de compressão lateral; forma, posição de inserção e presença de raios modificados nas nadadeiras; posição dos olhos; forma e posição da boca em relação ao eixo do corpo; e forma, tamanho e disposição dos dentes.

Para a tomada de dados morfométricos utilizei um paquímetro digital, com precisão de 0,01 mm. Medi entre sete e 10 exemplares de cada espécie, preferencialmente adultos, de maneira a minimizar possíveis alometrias relacionadas ao desenvolvimento ontogenético. A lista e descrição das medidas tomadas encontram-se reunidas no Anexo 2.1. A partir dos dados originais, calculei 17 atributos ecomorfológicos para cada uma das espécies selecionadas, como utilizados por Watson & Balon (1984), Uieda (1995) e Casatti (1996):

IC - índice de compressão, obtido pela divisão da altura máxima pela largura máxima; altos valores indicam peixes com corpo comprimido (achatamento lateral), normalmente habitantes de águas lentas;

AR - altura relativa, obtida pela divisão da altura máxima pelo comprimento padrão; baixos valores indicam peixes com corpo deprimido (achatamento dorso-ventral), típico de peixes bentônicos ou habitantes de águas rápidas;

CRPe - comprimento relativo do pedúnculo caudal, obtido pela divisão do comprimento do pedúnculo pelo comprimento padrão; relacionado com boa capacidade de natação;

ICPe - índice de compressão do pedúnculo caudal, obtido pela divisão da altura do pedúnculo pela sua largura; altos valores indicam peixes com pedúnculo comprimido, relacionado a hábitos de natação lenta e manobrabilidade;

IAV - índice de achatamento ventral, obtido pela divisão da altura da linha média pela altura do corpo; o rebaixamento da linha média está relacionado com peixes bentônicos habitantes de ambientes correntosos;

ARNd - área relativa da nadadeira dorsal, obtida pela divisão da área da nadadeira dorsal pela área do corpo; dorsais pequenas são tidas como mais eficientes em águas rápidas;

ARNpt - área relativa da nadadeira peitoral, obtida pela divisão da área da nadadeira peitoral pela área do corpo; altos valores podem estar relacionados tanto com peixes de natação lenta, como com habitantes de águas rápidas, onde funcionam como estabilizadores;

ARNpv - área relativa da nadadeira pélvica, obtida pela divisão da área da nadadeira pélvica pela área do corpo; idem anterior;

ARNc - área relativa da nadadeira caudal, obtida pela divisão da área da nadadeira caudal pela área do corpo; altos valores estão relacionados com a capacidade de produzir impulsos rápidos;

RCNpt - razão de configuração da nadadeira peitoral; obtida pela divisão do comprimento da peitoral pela sua largura; altos valores indicam nadadeiras longas, típicas de peixes bons nadadores;

RCNc - razão de configuração da nadadeira caudal, obtida pela divisão do quadrado da altura da nadadeira caudal pela sua área; altos valores indicam nadadores poderosos e eficientes;

CRCa - comprimento relativo da cabeça, obtido pela divisão do comprimento da cabeça pelo comprimento padrão; diretamente relacionado com o tamanho dos itens alimentares ingeridos;

PO - posição dos olhos, obtida pela divisão da altura da linha média dos olhos pela altura da cabeça; altos valores indicam olhos localizados dorsalmente, característicos de peixes bentônicos;

LRB - largura relativa da boca, obtida pela divisão da largura da boca pelo comprimento padrão; altos valores indicam a capacidade de ingestão de itens alimentares grandes;

ARB - altura relativa da boca, obtida pela divisão da altura da boca pelo comprimento padrão; idem anterior;

RCB - razão de configuração da boca, obtida pela divisão da altura da boca pela sua largura; altos valores indicam peixes com boca estreita;

OB - orientação da boca, obtida pela transformação em radianos dos ângulos de inclinação da boca em relação ao eixo longitudinal do corpo; valores abaixo de 1,55 indicam peixes com boca superior; acima de 1,6 indicam peixes com boca subterminal a inferior.

Metodologia de análise dos atributos ecomorfológicos

Após montar as planilhas com os valores brutos das medidas tomadas, transformei os valores em logaritmos (\log_{10}) e calculei os atributos ecomorfológicos. A transformação dos dados teve como objetivo atenuar possíveis alometrias de crescimento entre os exemplares, além de linearizar as relações entre as medidas (Ludwig & Reynolds 1988). Para obter as áreas das nadadeiras, recortei os perfis desenhados sobre papel milimetrado e pesei os fragmentos em balança analítica (Cahn C-30; precisão = 1 μ g). Obtive os valores para as áreas das nadadeiras através de comparação com o peso de fragmentos de área conhecida (média de 10 pesagens).

Utilizei métodos de estatística multivariada para analisar o grau de similaridade morfológica existente entre as seis espécies, a partir dos atributos ecomorfológicos calculados (Green 1979; Manly 1994). Analisei os dados utilizando os pacotes estatísticos SYSTAT 5.0 (Systat, Inc.) e FITOPAC (© G. J. Sheppherd, UNICAMP). Realizei para cada grupo uma Análise de Componentes Principais (PCA) a partir de uma matriz de

correlação calculada para os valores médios de cada atributo por espécie, e utilizei a projeção gráfica dos três primeiros eixos (1x2, 1x3). Na interpretação dos atributos ecomorfológicos importantes para a distribuição das espécies ao longo dos eixos, considerei significativas as variáveis com valores de correlação iguais ou superiores a $(\pm) 0,60$ (Uieda 1995; Casatti 1996).

Utilizei também uma Análise de Agregação (“Cluster Analysis”) para verificar a correspondência dos agrupamentos formados por este método com os resultados obtidos com a Análise de Componentes Principais. Empreguei o método de ligação por média de grupo não-ponderada (UPGMA), utilizando distâncias euclidianas simples. A relação de espécies incluídas, número de exemplares analisados e amplitude de comprimento-padrão encontra-se reunida no Anexo 2.2.

Resultados

Durante as três expedições a campo obtive um total de 154 registros de indivíduos de seis espécies de *Teleocichla*. O número de registros por espécie variou entre 6 e 35. As seis espécies apresentaram-se ativas durante o dia, e quase todas foram observadas em repouso sob pedras pequenas e médias durante a noite. De modo geral, as espécies de *Teleocichla* apresentaram hábitos bentônicos ou epibênticos, associadas ao substrato pedregoso do leito do rio. Observei indivíduos ocupando ambientes com correnteza variável, desde áreas marginais remansosas até corredeiras rasas com alta velocidade da correnteza (acima de 80 cm.s^{-1}), dependendo da espécie e do estágio de desenvolvimento ontogenético.

As espécies de *Teleocichla* compuseram um dos grupos mais conspícuos da ictiofauna das corredeiras, ocupando trechos de fundo arenoso e pedras esparsas, espaços entre as pedras em corredeiras rasas, até a porção mais alta dos grandes blocos rochosos submersos. Apresentaram um padrão de locomoção típico, composto por deslocamentos curtos intercalados por períodos de repouso sobre o substrato. Ao repousarem sobre o fundo, mantinham-se apoiadas sobre as nadadeiras pélvicas, com a parte posterior do corpo em contato com o substrato. Nessa situação, permaneciam com a cabeça e parte anterior do

corpo ligeiramente elevadas, aparentemente inspecionando o ambiente ao redor. A tática alimentar básica apresentada por todas as espécies foi um misto de espreita (“sit-and-wait”) e procura ativa (“active foraging”) com uso de deslocamentos curtos.

A partir dos dados sobre as condições ambientais dos locais onde os indivíduos de cada espécie foram registrados, elaborei um resumo geral por espécie, onde incluí informações sobre características físicas dos biótopos e observações sobre comportamento e história natural.

Teleocichla centrarchus (Figura 2.1)

Dentre as espécies do gênero, *T. centrarchus* foi a que apresentou o menor número de registros (6) durante os trabalhos de campo. Observei grupos de até 8 indivíduos, principalmente em locais com substrato composto por areia e pedras pequenas esparsas, correnteza fraca e acúmulo moderado de sedimento. Observei indivíduos dessa espécie em excursões anteriores aos trabalhos da tese (1991) em ambientes de praia, em locais de correnteza fraca e fundo arenoso, condições que se repetiram nos registros feitos na área do Furo Seco. Além disso, *T. centrarchus* foi a única espécie de *Teleocichla* a ser observada (e capturada) durante a enchente do rio, junto à margem de uma ilha, em ambiente de remanso e com cerca de 3 m de profundidade. O conjunto de evidências indica que esta espécie ocupa ambientes de águas mais calmas, ocorrendo apenas nas áreas marginais das corredeiras, o que talvez explique o pequeno número de registros.

Teleocichla monogramma (Figura 2.1)

Aparentemente, *T. monogramma* é a espécie de *Teleocichla* mais abundante no conjunto de áreas estudadas no rio Xingu. Forma grupos de até 20 indivíduos, compostos principalmente por sub-adultos e juvenis. Ocorre em diversos tipos de ambientes, mas é mais comum em áreas de fundo arenoso. Alguns indivíduos solitários foram observados sobre lajes, em locais com correnteza forte, mas a maioria dos registros foi feita em locais de correnteza fraca a moderada e com pouco sedimento acumulado. Locomovem-se através de pequenos deslocamentos intercalados por períodos curtos de parada e inspeção

do substrato. Partículas de alimento assim localizadas foram abocanhadas com investidas curtas, após aparente detecção visual. Os grupos de indivíduos deslocam-se e forrageiam de forma mais ou menos coordenada, embora não tenha sido observada uma polarização evidente nos grupos. São rapidamente atraídos para locais onde o sedimento é ressuspensionado, ocasião em que forrageiam na nuvem de partículas. O hábito de forragear em grupo em áreas mais expostas, através de deslocamentos mais ou menos constantes, indica que indivíduos dessa espécie ocupam áreas de vida maiores do que as das outras espécies examinadas por mim.

Teleocichla gephyrogramma (Figura 2.1)

Teleocichla gephyrogramma ocorre em áreas de blocos rochosos e corredeiras rasas, principalmente em locais com correnteza moderada e pouco ou nenhum sedimento acumulado. A maioria dos registros refere-se a indivíduos solitários, mas pares também foram observados. Esta espécie apresentou uma frequência intermediária de registros, o que pode ser o resultado da interação de diversos fatores como o pequeno tamanho dos indivíduos, hábitos solitários e coloração críptica. Além disso, a maioria das observações foram feitas em ambientes com grande complexidade estrutural, na forma de ampla cobertura de pedras pequenas e médias. Esse tipo de ambiente fornece numerosos abrigos para espécies de pequeno porte, tornando difícil a localização dos indivíduos. *Teleocichla gephyrogramma* foi uma das duas únicas espécies do gênero observadas à noite sob pedras em áreas de correnteza forte, o que reforça a sua caracterização como fortemente reofílica.

Teleocichla sp. "PR" (Figura 2.1)

Teleocichla sp. "PR" foi uma das espécies mais evidentes durante os mergulhos nas áreas de correnteza moderada a forte, em função do maior porte (mais de 100 mm CP), coloração escura e comportamento conspícuo. A maioria dos registros referem-se a indivíduos grandes, solitários, observados deslocando-se entre pequenos abrigos e frestas entre as pedras nas corredeiras. Ocorre principalmente em áreas dominadas por grandes blocos rochosos e corredeiras rasas, com muito pouco sedimento acumulado. Indivíduos

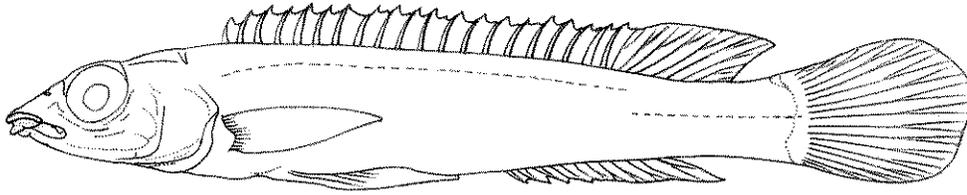
desta espécie foram prontamente atraídos para locais onde pedras haviam sido viradas por mim, expondo a face inferior colonizada por esponjas, larvas de insetos e moluscos. Estes indivíduos desta espécie rapidamente misturavam-se aos grupos de anostomídeos atraídos pelo alimento, disputando ativamente os invertebrados expostos no local. Em algumas dessas ocasiões, observei encontros agonísticos entre dois indivíduos de *Teleocichla* sp. “PR”, tendo ocorrido uma seqüência de perseguições curtas e mútuas durante cinco a dez segundos, aparentando uma disputa de fronteiras entre territórios. Apesar dos hábitos solitários dos indivíduos maiores, em algumas ocasiões capturei juvenis e sub-adultos compondo grupos mistos com *T. monogramma* e *Teleocichla* sp. “CP”. Durante a noite, observei indivíduos solitários repousando sob pedras pequenas e médias em áreas de corredeiras rasas, sob correnteza moderada a forte.

Teleocichla sp. “CP” (Figura 2.1)

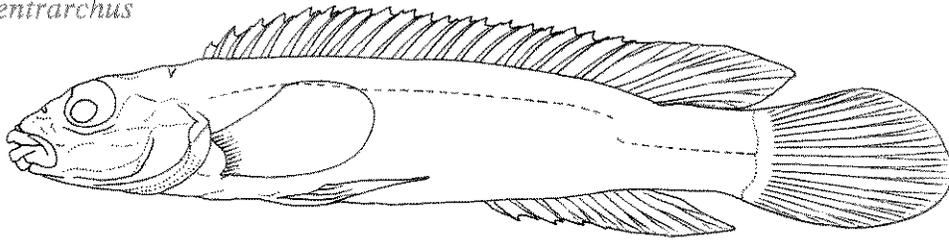
Observei indivíduos desta espécie forrageando solitariamente ou em pequenos grupos (até 3 indivíduos), principalmente em áreas marginais de corredeiras rasas, em locais de fundo arenoso e ampla cobertura de pedras pequenas e médias. Muitos indivíduos foram encontrados durante a noite repousando sob pedras apoiadas sobre a areia, em locais de correnteza fraca e sedimento moderado, indicando a ocorrência de pequenas migrações laterais diárias. Registre a presença de *Teleocichla* sp. “CP” em grupos mistos com *T. monogramma* e sub-adultos de *Teleocichla* sp. “PR”, em áreas de correnteza moderada. Da mesma forma que *T. monogramma*, indivíduos dessa espécie são prontamente atraídos por partículas de sedimento ressuspendidas no ambiente. Apresentam coloração críptica, composta pelo corpo castanho claro com manchas irregulares escuras e pequenos pontos negros. A coloração críptica, o padrão de locomoção em deslocamentos intermitentes, e a estreita associação com o substrato pedregoso tornam os indivíduos dessa espécie pouco evidentes no ambiente, o que provavelmente constitui uma forma de defesa contra predadores.

Teleocichla sp. “LS” (Figura 2.1)

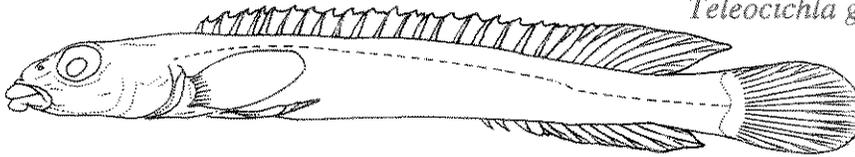
Teleocichla sp. “LS” ocorre principalmente como indivíduos solitários, em locais com pouco sedimento acumulado. Ocupa um micro-hábitat bem definido, representado pela superfície superior de grandes blocos de pedra (alguns com três ou quatro metros de diâmetro), principalmente em locais de correnteza moderada a forte. Quando em repouso no alto dos blocos, os indivíduos adotam uma postura sinusóide (em vista dorsal), só observada para esta espécie. Encontrei até quatro exemplares sobre blocos rochosos maiores (2 a 3 m de diâmetro), mantendo um espaçamento grande entre si (0,30 a 0,40 m). Ao explorarem o ambiente, os indivíduos de *Teleocichla* sp. “LS” percorrem a superfície da rocha acompanhando o seu plano de orientação, deslocando-se por paredes verticais e até mesmo pela superfície inferior dos blocos de pedra. Alternam deslocamentos curtos e períodos de aparente imobilidade, quando permanecem apoiados sobre as nadadeiras pélvicas e parte posterior do corpo. Em locais de correnteza muito forte, observei indivíduos no alto dos blocos e orientados contra a correnteza, mantendo a cabeça abaixada e as pélvicas ancoradas em reentrâncias da superfície da rocha, em posição perpendicular ao eixo do corpo. Quando perturbados, moviam-se ao longo da superfície da rocha, eventualmente “saltando” entre blocos adjacentes, e relutando ao extremo em deixar a rocha em direção ao fundo arenoso. Não observei exemplares à noite nas corredeiras, os quais talvez busquem abrigos noturnos mais protegidos.



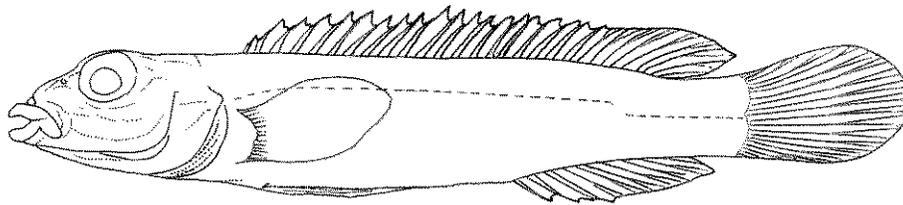
Teleocichla centrarchus



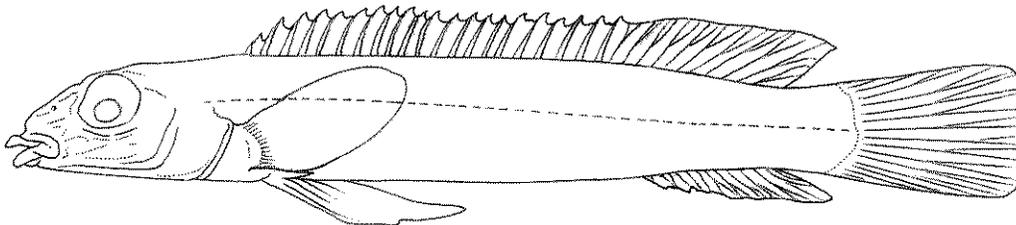
Teleocichla gephyrogramma



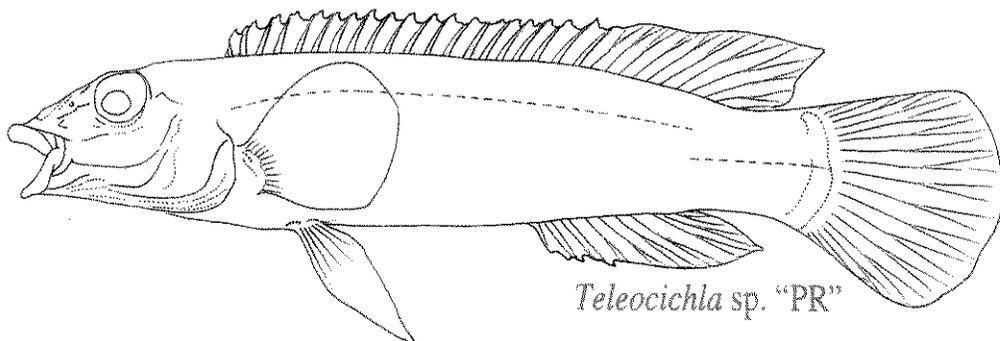
Teleocichla sp. "LS"



Teleocichla sp. "CT"



Teleocichla monogramma



Teleocichla sp. "PR"

Figura 2.1. Perfil das seis espécies de *Teleocichla* (Cichlidae) estudadas nas corredeiras do rio Xingu nos arredores do município de Altamira, Pará. As siglas para as espécies encontram-se descritas na seção de Material e Métodos.

Dieta

As seis espécies de *Teleocichla* podem ser caracterizadas como micro-carnívoros, com dietas compostas principalmente por larvas e ninfas de insetos aquáticos, e microcrustáceos. Fragmentos vegetais ocorreram em exemplares de apenas duas das seis espécies, sempre com frequências de ocorrência relativamente baixas (< 33%) e frequências numéricas mínimas (abaixo de 2 %). Seis categorias de alimentos foram utilizadas por todas as espécies, em frequências relativas diferentes (Figura 2.2). Grãos de areia foram encontrados em 91 % dos conteúdos digestivos analisados.

Teleocichla centrarchus pode ser considerada como a mais generalista das espécies do gênero estudadas no rio Xingu, por ter apresentado o mais amplo espectro de itens alimentares. Todas as 12 categorias de alimentos estiveram presentes, e em frequências semelhantes na dieta. *Teleocichla* sp. “CP”, *Teleocichla* sp. “PR” e *T. monogramma* incluíram nove categorias, enquanto *Teleocichla* sp. “LS” incluiu oito, e *T. gephyrogramma* apenas sete (Figura 2.2).

A frequência numérica de presas confirma o caráter mais generalista de *T. centrarchus*, embora com uma predominância de larvas de quironomídeos. Essa categoria de presas também foi importante para as demais espécies de *Teleocichla*, com exceção de *Teleocichla* sp. “LS”, que consumiu principalmente micro-crustáceos (cladóceros e ostrácodos). Micro-crustáceos foram importantes também para *T. monogramma* e (menos) para *T. centrarchus*.

Entre as demais categorias de presas identificadas, ninfas de efemerópteros e tricópteros foram numericamente importantes para *Teleocichla* sp. “PR” e *Teleocichla* sp. “CP”. Moluscos (bivalves e gastrópodes) foram consumidos por cinco espécies (*T. centrarchus*, *T. gephyrogramma*, *T. monogramma*, *Teleocichla* sp. “PR” e *Teleocichla* sp. “LS”), em pequeno número. Gastrópodes foram importantes numericamente apenas para *T. centrarchus* durante o período de enchente, tendo sido encontrados 24 pequenos caramujos em dois estômagos analisados.

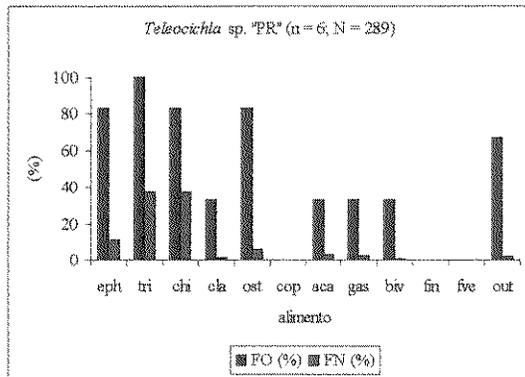
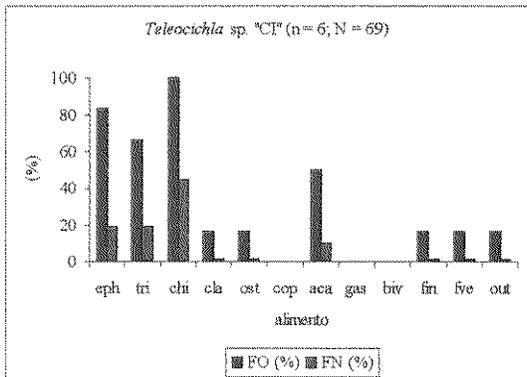
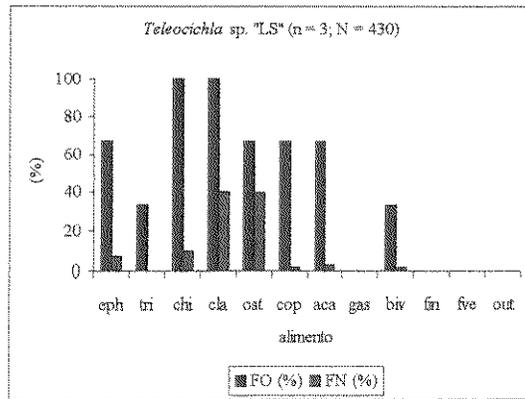
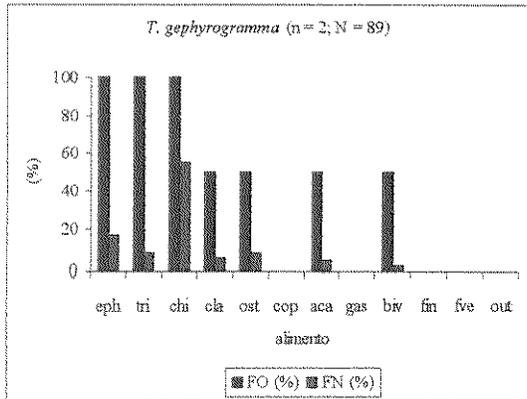
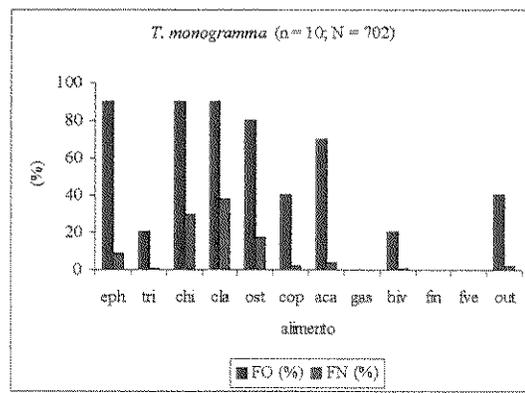
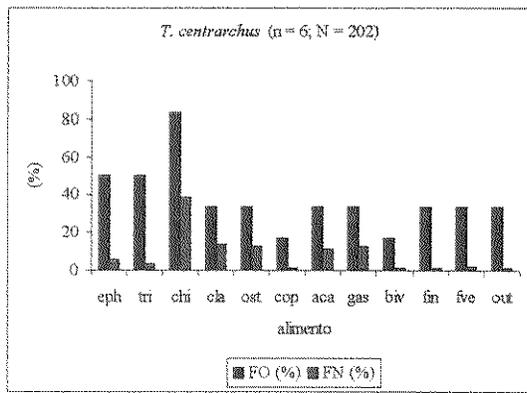


Figura 2.2. Frequência de ocorrência (FO %) e frequência numérica (FN %) das categorias de alimento nos conteúdos estomacais de seis espécies de *Teleocichla*. Para descrição das categorias de alimentos veja a seção de Material e Métodos. n = número de exemplares analisados; N = número total de presas nos conteúdos digestivos dos exemplares analisados.

Ecomorfologia

A análise ecomorfológica das espécies de *Teleocichla* apresentou resultados interessantes e metodologicamente consistentes, evidenciados tanto pela porcentagem da variância total explicada pelos primeiros eixos na análise de componentes principais (~ 94 %), como pelo alto coeficiente de correlação cofenética na análise de agrupamento (cofen = 0,79) (Ludwig & Reynolds 1988; Sneath & Sokal 1973).

Na análise de componentes principais, a porcentagem da variância total explicada pelos três primeiros eixos foi 94,18 % (Tabela 2.1). A maioria dos atributos ecomorfológicos contribuiu com valores positivos e significantes para a formação do primeiro componente, destacando-se o índice de achatamento ventral (IAV), o comprimento relativo da cabeça (CRCa), a largura relativa da boca (LRB) e a razão de configuração da nadadeira caudal (RCNC). Apenas as razões de configuração da boca (RCB) e da nadadeira peitoral (RCNpt) contribuíram com valores negativos. Para o segundo componente contribuiu positivamente o índice de compressão do pedúnculo caudal (ICPe), e, negativamente, a orientação da boca (OB). Para o terceiro componente apenas a área relativa da nadadeira dorsal (ARND) teve contribuição positiva significativa (Tabela 2.1).

O eixo 1 separa *Teleocichla* sp. “LS” e *T. gephyrogramma* das demais espécies por possuírem corpo mais deprimido, cabeça proporcionalmente menor, boca menor (menores valores de altura e largura relativas), olhos posicionados mais lateralmente na cabeça e pedúnculo caudal mais curto. O eixo 2 separa espécies com boca mais acentuadamente sub-terminal (*T. monogramma* e *Teleocichla* sp. “PR”) e pedúnculo caudal pouco comprimido (*T. monogramma*, *Teleocichla* sp. “PR” e *Teleocichla* sp. “LS”) de espécies com boca terminal e pedúnculo comprimido (*Teleocichla* sp. “CI”, *T. gephyrogramma* e *T. centrarchus*) (Figura 2.3 a). O eixo 3 produz a separação de *T. centrarchus* das demais espécies, principalmente em função de uma maior área relativa da nadadeira dorsal (Figura 2.3 b).

O dendrograma gerado pela análise de agrupamento (Figura 2.4) confirma as relações observadas através da análise de componentes principais. Dois pares de espécies com características ecomorfológicas similares são formados, agrupando por um lado *Teleocichla* sp. “CI” e *T. centrarchus*, e por outro as espécies *Teleocichla* sp. “PR” e *T.*

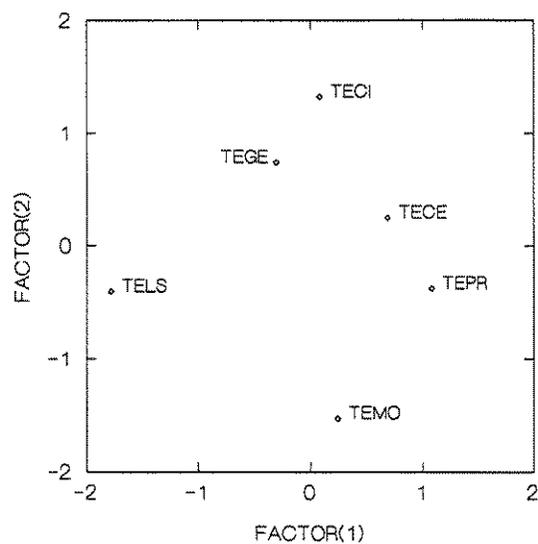
monogramma. *Teleocichla centrarchus* aparece proximamente ligada ao primeiro grupo, ao passo que *Teleocichla* sp. “LS” junta-se ao segundo agrupamento com uma distância maior. Esse padrão de agrupamento das espécies no dendrograma espelha a distribuição e distâncias relativas das espécies nos quadrantes da projeção dos componentes 1 e 2 da análise de componentes principais (Figura 2.3 a).

O número de exemplares analisados, amplitudes de comprimento-padrão e valores médios para os atributos ecomorfológicos encontram-se reunidos no Anexo 2.2.

Tabela 2.1. Valores de correlação de 17 atributos ecomorfológicos nos três primeiros eixos da análise de componentes principais, relativos a seis espécies de *Teleocichla* (Cichlidae) de corredeiras do rio Xingu. Os valores destacados em negrito foram considerados significantes para a variância total explicada pelos componentes.

Atributo	PC1	PC2	PC3
IC	0,690	0,544	-0,383
AR	0,948	0,183	-0,155
CRPe	0,866	-0,378	-0,164
ICPe	0,495	0,677	0,051
IAV	0,995	0,013	-0,064
ARND	0,420	-0,358	0,808
ARNPt	0,921	-0,243	-0,201
ARNPv	0,890	-0,294	0,348
ARNC	0,672	-0,576	-0,419
RCNPt	-0,788	-0,502	0,301
RCNC	0,957	0,082	-0,001
CRCa	0,971	0,077	0,138
PO	0,895	0,114	0,276
LRB	0,961	0,070	0,259
ARB	0,942	0,108	0,282
RCB	-0,974	-0,006	0,062
OB	0,482	-0,772	-0,392
Variância (%)	69,998	14,275	9,902
acumulada (%)	69,998	84,273	94,175

a)



b)

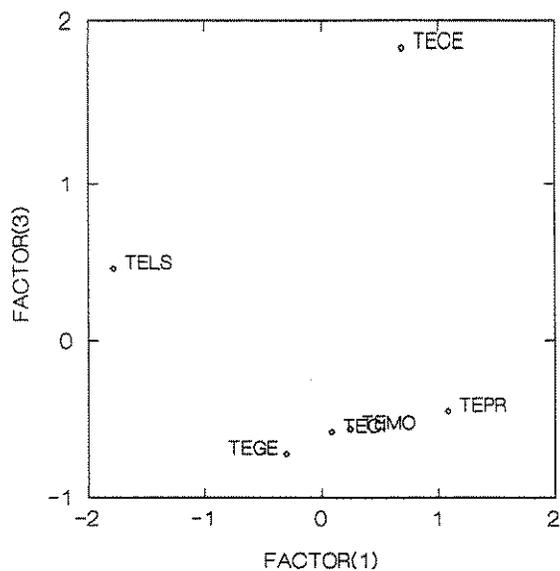


Figura 2.3. Projeção gráfica dos componentes principais gerados pela análise de 17 atributos ecomorfológicos para seis espécies de *Teleocichla* (Cichlidae) das corredeiras do rio Xingu. **a)** eixos 1 x 2; **b)** eixos 1 x 3. As siglas para as espécies são descritas na seção de Material e Métodos.

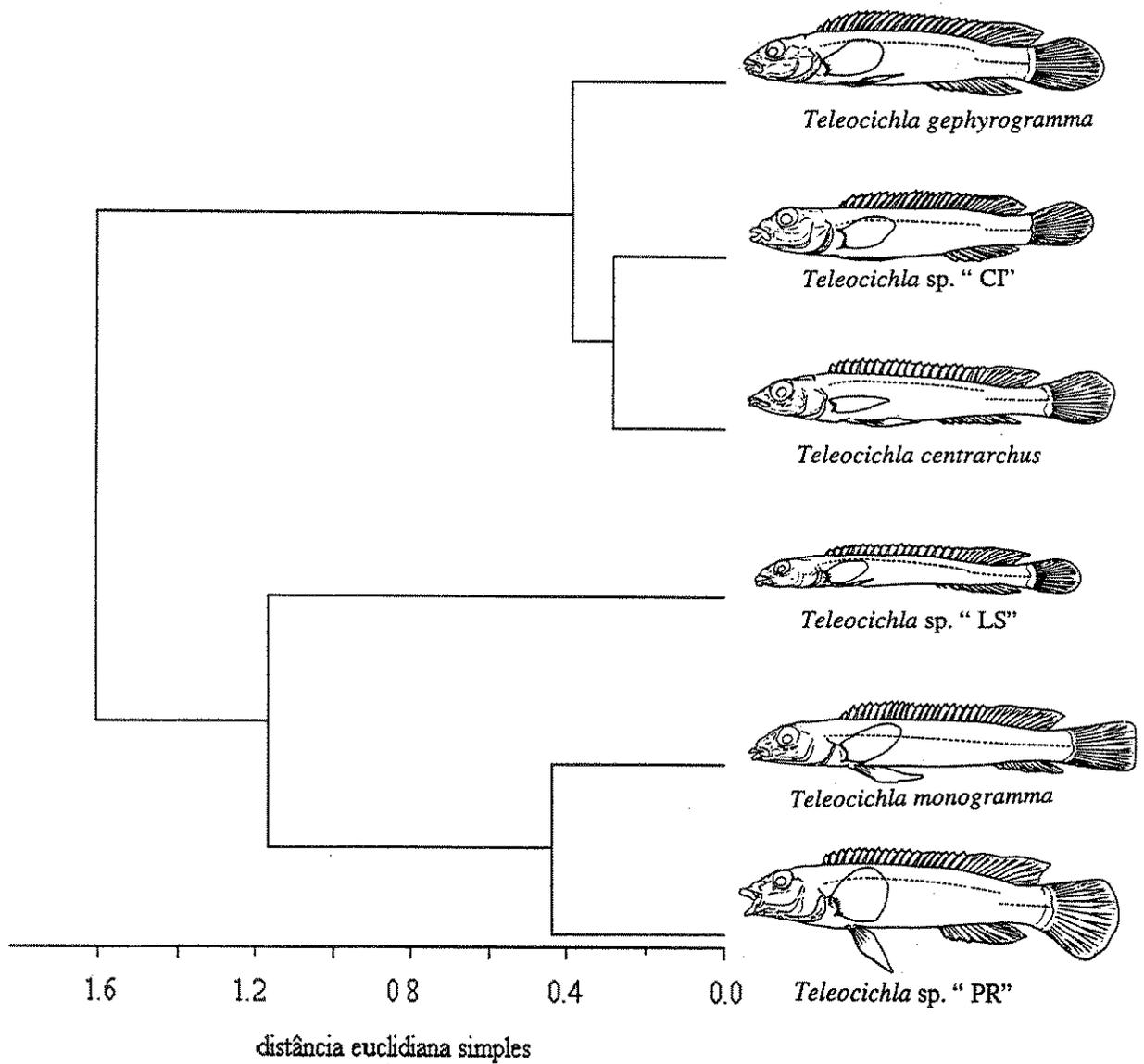


Figura 2.4. Dendrograma de similaridade de seis espécies de *Teleocichla* (Cichlidae) das corredeiras do rio Xingu, baseado na análise de 17 atributos ecomorfológicos (distância euclidiana simples; UPGMA). As siglas para as espécies são descritas na seção de Material e Métodos.

Discussão

Partilha de recursos: micro-habitats e dietas

O estudo das seis espécies de *Teleocichla* das corredeiras do rio Xingu evidenciou a existência de partilha do espaço, através da ocupação diferencial de micro-habitats. Velocidade da correnteza, tipo de substrato (arenoso ou pedregoso) e tamanho dos blocos de pedra provavelmente são fatores importantes para a separação espacial das espécies nas corredeiras. A partilha do espaço entre espécies próximas coabitando um determinado ambiente tem sido considerada como uma forma de minimizar a competição potencial entre as espécies (e.g., Zaret & Rand 1971; Prenda et al. 1997). Vários estudos sobre ecologia e história natural de peixes de riachos demonstraram a ocorrência de uso diferencial do espaço mediando a partilha de recursos alimentares em conjuntos ictiofaunísticos na América Central e do Sul (Zaret & Rand 1971; Costa 1987; Sabino e Castro 1990; Uieda et al. 1997). Page & Swofford (1984), estudando espécies de *Etheostoma* e *Percina* (Percidae) na América do Norte, observaram uma grande redundância no uso de itens alimentares, e concluíram que a separação de dietas entre as espécies sintópicas era produto de onde as espécies se alimentavam (micro-habitat), e não do quê se alimentavam. Em outro caso estudado, a coexistência de quatro espécies de *Etheostoma* foi atribuída ao uso oportunista dos recursos alimentares, embora a hipótese de partilha do ambiente baseada no uso de micro-habitats diferenciados não tivesse sido descartada (Martin 1984).

As espécies de *Teleocichla* apresentaram dietas baseadas em invertebrados aquáticos, capturados através de tática alimentar constituída por uma variação de espreita e procura ativa com uso de deslocamentos curtos. A completa ausência de informações ecológicas sobre as outras espécies descritas de *Teleocichla* obriga a busca de comparações com espécies de outros grupos taxonômicos, com características morfológicas e comportamentais semelhantes, e que ocupem nichos ecológicos equivalentes.

Em outros ambientes de água doce estudados no Brasil, um nicho semelhante ao de *Teleocichla* é ocupado por espécies de Characidiinae (Characiformes), principalmente *Characidium* spp. e *Melanocharacidium* spp.. Em riachos costeiros do sudeste do Brasil,

Costa (1987) e Sabino & Castro (1990) caracterizaram espécies de *Characidium* como consumidores de insetos aquáticos que utilizam a tática de espreita de pequenos invertebrados junto ao substrato. Em um riacho do interior de São Paulo, Uieda et al. (1997) descreveram o mesmo comportamento e tipo de dieta para duas espécies sintópicas de *Characidium*. Estudando um igarapé amazônico, Sabino & Zuanon (1998) também encontraram uma espécie de *Characidium* ocupando o nicho descrito anteriormente. No único estudo publicado sobre um conjunto ictiofaunístico habitante de uma área de corredeira no Brasil, Casatti & Castro (1998) também apresentaram informações sobre duas espécies sintópicas de *Characidium*, caracterizadas pelos autores como larvófagos (consumidores de formas imaturas de insetos aquáticos) que utilizam a tática de espreita.

Indivíduos da sub-família Characidiinae foram pouco abundantes nas corredeiras estudadas no rio Xingu. Registre a presença de duas espécies de *Melanocharacidium*, mas apenas esporadicamente e sempre em pequeno número. *Melanocharacidium* apresenta adaptações morfológicas evidentes relacionadas à ocupação de ambientes correntosos, como nadadeiras pares grandemente expandidas e posicionadas horizontalmente, corpo deprimido e boca ligeiramente subterminal. Além da baixa frequência nas corredeiras estudadas, os micro-habitats explorados pelos dois grupos de espécies foram diferentes. Observei *Melanocharacidium* spp. ocupando superfícies aproximadamente verticais de blocos rochosos, ou sobre lajes de pedra em áreas rasas (20-30 cm), locais pouco explorados pelas espécies de *Teleocichla*. Características morfológicas, ecológicas e comportamentais de *Teleocichla* (Cichlidae) podem ter resultado na exclusão competitiva de espécies de Characidiinae de certas áreas de corredeiras do rio Xingu, forçando o deslocamento dessas espécies para áreas marginais das corredeiras. Entre essas características, podem ser citadas a grande plasticidade dietária (real e potencial) proporcionada pelo processamento do alimento através das placas de dentes faringeanos (Liem 1974, 1979, 1991); o cuidado parental bem desenvolvido (Keenleyside 1991); bem como o variado repertório comportamental exibido pelos ciclídeos (Noakes 1991; Nelissen 1991).

A partilha de recursos alimentares mediada pela utilização diferencial de micro-habitats também é conhecida para espécies de *Etheostoma* e *Percina* (Percidae), peixes com características ecológicas e comportamentais semelhantes às apresentadas por *Teleocichla*.

Vários estudos descrevem uma partilha de recursos alimentares entre espécies próximas ou com morfologia similar, através da ocupação de micro-habitats específicos (e.g., Smart & Gee 1979; McCormick & Aspinwall 1983; Page & Swofford 1984; Matthews 1985).

Partilha de recursos alimentares também pode ocorrer através do emprego de diferentes táticas na utilização de uma mesma categoria de alimentos. Em um estudo envolvendo ciclídeos africanos do lago Tanganyika, Hori (1983) demonstrou como 13 espécies do gênero *Lamprologus* partilhavam o alimento com o emprego de táticas de predação específicas, enfatizando o componente comportamental na partilha de recursos. A observação direta das atividades de forrageamento das espécies de *Teleocichla* durante as sessões de mergulho não evidenciou diferenças marcantes nas suas táticas alimentares. Entretanto, as diferenças observadas nas dietas indicam que deve haver diversas variações nas táticas empregadas, de acordo com os tipos de invertebrados utilizados predominantemente como alimento. A presença de um grande número de micro-crustáceos na dieta de *Teleocichla* sp. "LS" e a utilização de locais altos e expostos sobre os blocos, por exemplo, indicam o provável emprego da tática de cata de itens à deriva na obtenção do alimento. Por outro lado, a presença marcante de tricópteros e outros itens duros na dieta de *Teleocichla* sp. "PR", e o uso extensivo de áreas de forte correnteza e substrato estruturalmente complexo, implicam no emprego de busca seletiva desses itens alimentares, explorando ambientes e situações especiais. Uma análise mais detalhada do comportamento alimentar das espécies de *Teleocichla* em seu ambiente natural poderá revelar a diversidade das táticas alimentares empregadas.

De modo geral, os dentes das espécies de *Teleocichla* examinadas mostraram-se semelhantes quanto à forma e disposição; são cônicos e ligeiramente encurvados para trás e para o interior da cavidade bucal. Entretanto, a análise do aparelho bucal de *Teleocichla* sp. "PR" revelou a presença de dentes faríngeos molariformes, com cúspides acentuadamente achatadas. Esse tipo de dentição normalmente está relacionado ao consumo de itens duros (durofagia; cf. Hoogerhoud 1987; Turingan 1994), o que foi confirmado pela análise da dieta (participação expressiva de tricópteros, além do registro de um pequeno número de gastópodes e bivalves). Os tricópteros consumidos por essa espécie de *Teleocichla* são do tipo construtor de abrigos de grãos de areia, formando estruturas sólidas e resistentes. Parte dos tricópteros consumidos por essa espécie pertencem à família

Helicopsychidae, que constroem abrigos de estrutura helicoidal e formato muito semelhante à concha de um gastrópode (Wiggins 1996). Tais abrigos foram encontrados quebrados no estômago dos exemplares examinados, indicando o provável uso das placas de dentes faríngeos no processamento do alimento ingerido.

Moluscos gastrópodes foram consumidos por alguns exemplares de *Teleocichla centrarchus*, e um pequeno número de bivalves foram encontrados nos conteúdos estomacais das demais espécies de *Teleocichla* examinadas. *Teleocichla centrarchus* também apresenta dentes hipertrofiados na parte central das placas faríngeas, mas com cúspides mais arredondadas (em forma de domo) quando comparadas com os dentes da espécie anterior. Placas faríngeas com dentes centrais distintamente maiores do que os periféricos estão presentes em *Teleocichla* sp. "CP", *T. gephyrogramma* e *T. monogramma*. Em *Teleocichla* sp. "LS" os dentes centrais também são um pouco maiores que os periféricos, mas há um gradiente de tamanho entre os dentes. A estrutura das placas faríngeas e os tipos de alimento consumidos indicam que a durofagia é uma característica comum entre as espécies de *Teleocichla*, embora com importância relativa variável entre as espécies analisadas. O consumo de moluscos por ciclídeos também é conhecido entre espécies africanas (e.g., Fryer & Iles 1972). Entre as espécies reofílicas estudadas por Roberts & Stewart (1976) no rio Zaire (Congo), *Steatocranus gibbiceps* foi a única a apresentar hábitos moluscívoros, ingerindo gastrópodes inteiros.

A participação expressiva de larvas de dípteros quironomídeos nas dietas de todas as espécies de *Teleocichla* provavelmente reflete a grande disponibilidade deste tipo de alimento no ambiente. A importância dos dípteros quironomídeos na constituição da fauna de macroinvertebrados perifíticos tem sido registrada em ambientes de riachos e corredeiras (e.g., Uieda & Gajardo 1996; Freitas 1998). Quironomídeos também são importantes na dieta de outras espécies de peixes habitantes das corredeiras, incluindo outros ciclídeos (e.g., *Retroculus xinguensis* e *Geophagus argyrostictus*, obs. pess.) e loricariídeos. Não tenho evidências que indiquem a ocorrência de competição por esse tipo de alimento entre as espécies de *Teleocichla*, sendo provável que a separação por micro-habitats seja suficiente para permitir a exploração simultânea de quironomídeos pelas espécies nas áreas de corredeiras.

Características ecomorfológicas e a ocupação das áreas de corredeiras

Entre os fatores que possivelmente influenciam a partilha do espaço entre as espécies de *Teleocichla*, acredito que a velocidade da correnteza seja um dos mais importantes. A velocidade da correnteza tem sido considerada como um dos principais fatores estruturando as comunidades de peixes em áreas de corredeiras, restringindo a ocupação dos ambientes mais turbulentos a espécies portadoras de adaptações morfológicas e comportamentais especializadas (Hora 1930; Odum 1971; Roberts & Stewart 1976; Casatti & Castro 1998). A partilha do espaço em micro-hábitats baseada na velocidade da correnteza parece ser um importante mecanismo de redução da competição intra- e interespecífica em ambientes lóticos (e.g., Matthews 1985; Peake et al. 1997). Entre os peixes, a capacidade de ocupar ambientes submetidos a altas velocidades da correnteza depende de uma combinação entre as características hidrodinâmicas do corpo e estratégias comportamentais específicas (Webb et al. 1996). No presente estudo, procurei avaliar a relação entre as espécies de *Teleocichla* e os micro-hábitats ocupados, associando a observação direta do comportamento aos resultados do estudo ecomorfológico.

Durante os estudos de campo, observei um gradiente de ocupação dos ambientes de acordo com a turbulência e velocidade da correnteza. *Teleocichla centrarchus* ocupa ambientes marginais das corredeiras, e parece ser a menos reofílica entre as espécies estudadas. *Teleocichla* sp. “CP” e *T. monogramma* habitam locais de correnteza moderada, e apresentam diferenças quanto aos micro-hábitats ocupados (principalmente o grau de cobertura de pedras sobre o substrato). *Teleocichla* sp. “PR”, *T. gephyrogramma* e *Teleocichla* sp. “LS” ocupam locais de correnteza moderada a forte, e também exibem diferenças quanto aos micro-hábitats utilizados e estratégias comportamentais empregadas.

Em peixes, características consideradas essenciais para evitar a arrastamento pela correnteza incluem a forma geral do corpo, postura corporal, frequência de batimento das nadadeiras e comportamento de agarrar-se ao substrato (Webb 1989). Outras características morfológicas relacionadas a hábitos reofílicos incluem o aumento da densidade relativa do corpo e a diminuição do volume da bexiga natatória, em espécies de hábitos bentônicos (Macdonnell & Blake 1990; mas veja Webb 1990).

Uma análise da morfologia geral de corpo e nadadeiras das espécies de *Teleocichla* revela características típicas de peixes reofílicos, como corpo alongado e sub-cilíndrico; escamas pequenas e embutidas na derme; escamação reduzida na porção anterior do corpo; nadadeiras pélvicas com raios modificados (raios medianos alongados e extremidades anteriores espessadas); e linha lateral contínua (Kullander 1988; Lowe McConnell 1991). Tais características morfológicas estão presentes também em outros grupos de ciclídeos reofílicos, em diferentes combinações, nos gêneros africanos *Teleogramma*, *Steatocranus* e *Gobiocichla* (Roberts & Stewart 1976).

Teleocichla é semelhante a *Teleogramma* na conformação geral do corpo e em vários outros aspectos (Kullander 1988), que aparentemente incluem o uso das pélvicas para apoio no substrato (veja fotos em Axelrod 1993). Corpo alongado e cilíndrico também são características de *Gobiocichla* spp. (Roberts & Stewart 1976; Roberts 1982), ciclídeos habitantes de corredeiras de alguns rios africanos. Entretanto, as espécies desse gênero apresentam boca acentuadamente subterminal e lábios espessados, sendo descritas como peixes iliófagos que forrageiam através da poda e pastejo no epilíton (Roberts 1982). A convergência de formas entre os gêneros de ciclídeos citados provavelmente reflete a eficiência do formato alongado e aproximadamente fusiforme na ocupação de locais de correnteza forte e substrato complexo, formado por seixos e pedras (cf. Webb et al. 1996). Entretanto, limites impostos por características filogenéticas também podem ter influenciado a evolução do formato alongado como resposta a ambientes de correnteza forte e águas turbulentas, dado que o achatamento dorso-ventral do corpo parece ser uma característica de ocorrência rara entre os Cichlidae. Entre as espécies de *Teleocichla* estudadas por mim, apenas *Teleocichla* sp. "LS" apresenta um pronunciado achatamento dorso-ventral do corpo, seguida de *T. gephyrogramma*.

O corpo mais acentuadamente deprimido em *Teleocichla* sp. "LS" e *T. gephyrogramma* provavelmente está relacionado à vida em ambientes expostos a forte turbulência. A tática de espreita provavelmente é a forma predominante de forrageamento nessas espécies, pois parece representar um compromisso entre a tática alimentar e a manutenção passiva da posição espacial num ambiente de forte correnteza (cf. Arnold et al. 1991). Por outro lado, o padrão de corpo mais comprimido e pedúnculo caudal mais longo exibido pelas demais espécies examinadas, deve estar relacionado com a utilização mais

intensa da tática de forrageamento ativo, conforme observado durante mergulho. O forrageamento ativo em ambientes abertos e sob correnteza moderada implica na necessidade de uma melhor capacidade natatória, condizente com o padrão ecomorfológico observado. Em *Teleocichla* sp. “PR”, o corpo mais alto e comprimido provavelmente está relacionado com uma maior agilidade nas manobras realizadas nos espaços estreitos entre as pedras das corredeiras rasas, negociando trechos expostos à forte correnteza.

Uma das características comportamentais mais marcantes, observadas nas espécies de *Teleocichla*, foi a ancoragem no substrato com uso das nadadeiras pélvicas. Em locais de correnteza forte, indivíduos de *Teleocichla* (especialmente em *Teleocichla* sp. “LS”) mantinham-se sobre as pedras com o corpo orientado contra a corrente e apoiado diretamente sobre a superfície rochosa, mantendo a cabeça e parte anterior do corpo ligeiramente abaixadas. Nessas situações, as nadadeiras pélvicas eram mantidas apoiadas no substrato, em posição perpendicular ao eixo longitudinal do corpo. A capacidade de flexão e manutenção das nadadeiras pélvicas nessa posição, e o espessamento observado na extremidade de seus raios medianos, parecem proporcionar um apoio seguro junto ao substrato rochoso, ancorado nas irregularidades da superfície rochosa. Estudos experimentais em laboratório demonstraram que o agarramento ao substrato utilizando a extremidade das nadadeiras pares constitui um importante modo de manutenção da posição espacial para algumas espécies de peixes (Webb 1989; Arnold 1991).

A utilização de nadadeiras pares como órgãos acessórios na manutenção da posição espacial em peixes habitantes de corredeiras foi estudada em detalhe por Hora (1930) e Lundberg & Marsh (1976). Esses estudos revelaram uma tendência de especialização das nadadeiras peitorais de diversos grupos de peixes reofílicos, na forma de um encurtamento e simplificação dos raios anteriores. Tais modificações permitem um firme contato entre as nadadeiras e o substrato, provavelmente aumentando as forças friccionais que previnem o arrastamento do peixe pela correnteza (Lundberg & Marsh 1976). No caso das espécies de *Teleocichla*, a posição e a estrutura das nadadeiras peitorais não indicam o uso especializado das mesmas como defletores de corrente, embora Kullander (1988) cite a ocorrência de um espessamento na borda inferior da peitoral de *T. monogramma*. Nessas espécies, o suposto aumento de flexibilidade e resistência relacionados às modificações estruturais nos raios das nadadeiras concentram-se nas pélvicas. O espessamento e

achatamento das extremidades dos raios medianos das nadadeiras pélvicas (Figura 2.5) representam especializações adquiridas por *Teleocichla* em relação à condição observada entre as espécies de *Crenicichla* (Kullander 1988), e acredito que este tipo de especialização tenha sido importante na ocupação dos ambientes de corredeiras por *Teleocichla*.

A presença de olhos mais lateralmente posicionados na cabeça, em *Teleocichla* sp. “LS” e *T. gephyrogramma*, pode estar relacionada à ocupação de um estrato mais alto nas corredeiras, sobre blocos e pedras. Tal disposição dos olhos provavelmente permite uma melhor visão periférica em ambientes expostos, e parece ser uma consequência da adoção de uma vida mais epibêntica (ao contrário de estritamente bentônica nas demais espécies). Entre as consequências da vida em locais expostos, talvez a principal seja o aumento do risco de predação. A exposição no alto de pedras e blocos, e o pequeno tamanho adulto dessas espécies (cerca de 50 mm) supostamente aumentam a vulnerabilidade a um número maior de predadores potenciais. Page & Swofford (1984) argumentaram que a diminuição de tamanho em espécies de hábitos bentônicos facilitaria a busca de refúgio entre os componentes do substrato, reduzindo os riscos de predação. No caso de *Teleocichla* sp. “LS” e *T. gephyrogramma*, a superfície relativamente uniforme e exposta no alto das pedras e blocos não parece oferecer abrigos adequados para os peixes. A possível pressão de predação exercida por aves (cf. Power 1984 b) provavelmente é atenuada pela elevada turbulência superficial nas áreas de correnteza forte, que dificulta a localização visual das presas. Quanto aos predadores aquáticos, não observei atividade das principais espécies piscívoras registradas nas corredeiras (*Cichla* sp., *Hoplias macrophthalmus* e *Crenicichla* spp.) nas áreas de fluxo mais turbulento. Entretanto, encontrei exemplares de *Teleocichla* em conteúdos estomacais de *Cichla* sp. e *Plagioscion* cf. *squamosissimus* capturados em áreas de corredeiras ou adjacentes, mas com baixa frequência (3 de 24 presas, ou 12,5 %). A hipótese de existência de uma menor pressão de predação como uma das possíveis vantagens da ocupação das áreas de corredeiras é discutida no Capítulo 5.

O tamanho relativo da cabeça constitui um atributo ecomorfológico relacionado às dimensões dos alimentos consumidos (Watson & Balon 1984). *Teleocichla* sp. “LS” exibiu o menor tamanho relativo da cabeça, e apresentou uma contribuição expressiva de microcrustáceos na dieta. A espécie com maior comprimento relativo da cabeça foi *Teleocichla*

sp. "PR", a qual atinge o maior tamanho entre as espécies do gênero (acima de 100 mm CP). Essa espécie consumiu invertebrados de maior porte, principalmente tricópteros, ingeridos com os respectivos abrigos de areia.

Além do tamanho relativo da cabeça, as dimensões da boca foram atributos importantes na separação ecomorfológica das espécies do gênero. *Teleocichla* sp. "PR" apresentou boca mais estreita e subterminal, provavelmente relacionada à captura de tricópteros nos estreitos espaços entre as pedras das corredeiras. Em *T. monogramma*, a orientação subterminal da boca parece estar relacionada à exploração do leito arenoso durante o forrageio, talvez utilizando a tática de especulação no substrato na cata de microcrustáceos e quironomídeos. A tática de especulação no substrato como alternativa à espreita de pequenos invertebrados é conhecida para uma espécie de *Characidium* sp. em um riacho costeiro do sudeste do Brasil (Sabino & Castro 1990).

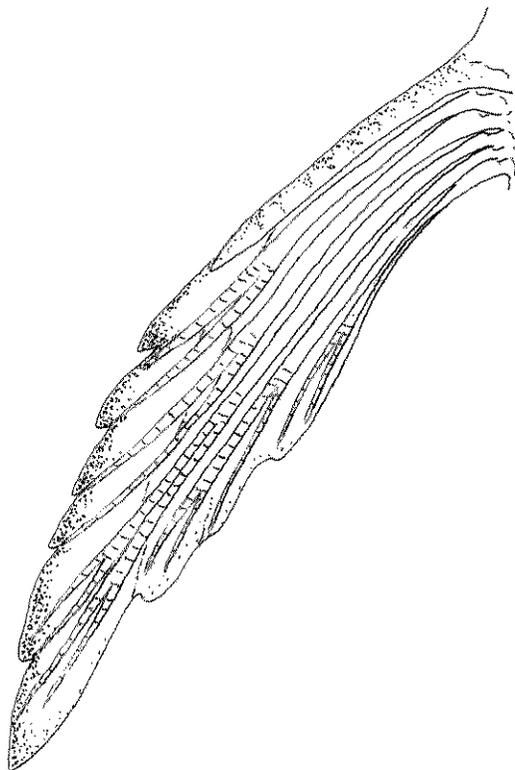


Figura 2.5. Vista ventral da nadadeira pélvica de *Teleocichla monogramma* (Cichlidae) das corredeiras do rio Xingu.

O estudo das espécies de *Teleocichla* nas corredeiras do rio Xingu forneceu evidências sobre a ocorrência de partilha do espaço e de recursos alimentares entre as espécies, principalmente na forma de ocupação diferencial de micro-habitats nas corredeiras. Velocidade da correnteza parece ser o fator limitante mais importante na ocupação desses ambientes. A análise de características ecomorfológicas associada a um estudo da dieta e à observação direta do comportamento, permitiram uma melhor compreensão das relações entre os peixes e o ambiente das corredeiras. Características morfológicas das espécies puderam ser relacionadas à capacidade diferenciada de ocupação de ambientes submetidos a correnteza forte e turbulenta. O conjunto de evidências reunido no presente estudo permite caracterizar as espécies de *Teleocichla* como peixes de hábitos moderadamente a fortemente reofílicos, com dieta baseada no consumo de invertebrados aquáticos, capturados principalmente com o emprego da tática de espreita.

Anexo 2.1. Relação e descrição das medidas tomadas de exemplares preservados de seis espécies de *Teleocichla* (Cichlidae) do rio Xingu, para posterior cálculo de atributos ecomorfológicos.

CP - comprimento padrão, medido da extremidade do focinho até o final do pedúnculo caudal;

LM - largura máxima do corpo;

AM - altura máxima do corpo;

Alm - altura da linha média do corpo: distância entre uma linha imaginária indo da comissura bucal à base da cauda, e a linha ventral;

CCa - Comprimento da cabeça, medido entre a ponta do focinho e a extremidade óssea posterior do opérculo;

LCa - maior largura da cabeça;

ACa - altura da cabeça, medida ao nível da base do processo supra-occipital;

CFo - Comprimento do focinho, medido entre a ponta do focinho e a margem anterior do olho;

AlmO - altura da linha média dos olhos: distância entre o ponto mediano do olho e a superfície ventral da cabeça;

DO - diâmetro do olho;

LB - largura interna da boca totalmente aberta;

AB - altura da boca: distância entre os lábios superior e inferior, com a boca totalmente aberta;

âB - ângulo de orientação da boca em relação ao eixo longitudinal do corpo, tomado com transferidor, em intervalos de 5° (boca totalmente superior = 0°; terminal = 90°; totalmente inferior = 180°);

CNpt - comprimento da nadadeira peitoral;

LNpt - largura da nadadeira peitoral totalmente expandida;

CNc - comprimento da nadadeira caudal, da base até a ponta dos raios mais longos;

ANc - altura da nadadeira caudal totalmente expandida;

CNpv - comprimento da nadadeira pélvica;

LNpv - largura da nadadeira pélvica totalmente expandida;

C_{Pe} - comprimento do pedúnculo caudal;

L_{Pe} - largura do pedúnculo caudal em seu ponto mediano;

A_{Pe} - altura do pedúnculo caudal em seu ponto mediano;

A_{Co} - área do corpo, estimada pela multiplicação do comprimento padrão pela altura máxima;

A_{Nc} - área da nadadeira caudal totalmente expandida, medida sobre papel milimetrado;

A_{Nd} - área da nadadeira dorsal totalmente expandida, medida sobre papel milimetrado;

A_{Npt} - área da nadadeira peitoral totalmente expandida, medida sobre papel milimetrado;

A_{Npv} - área da nadadeira pélvica totalmente expandida, medida sobre papel milimetrado;

Anexo 2.2. Relação das espécies de *Teleocichla* incluídas nas análises ecomorfológicas, com os respectivos números de exemplares (n), amplitudes de comprimento-padrão (CP, mm) e valores médios para os atributos ecomorfológicos calculados. Para descrição dos atributos e siglas para as espécies veja a seção de Material e Métodos.

espécie	<i>Teleocichla</i> <i>gephyrogramma</i>	<i>Teleocichla</i> <i>monogramma</i>	<i>Teleocichla</i> <i>centrarchus</i>	<i>Teleocichla</i> sp. "CI"	<i>Teleocichla</i> sp. "LS"	<i>Teleocichla</i> sp. "PR"
n	7	10	11	9	11	12
CP	29 – 41	42 – 75	39 – 73	33 – 49	27 – 40	42 – 107
IC	1,117	0,991	1,041	1,102	0,918	1,134
AR	0,504	0,503	0,538	0,543	0,401	0,610
CRPe	0,549	0,629	0,584	0,563	0,490	0,604
ICPe	3,952	3,071	4,172	4,362	1,917	2,789
IAV	0,615	0,645	0,667	0,629	0,491	0,699
ARNd	0,785	0,793	0,810	0,780	0,790	0,796
ARNpt	0,665	0,708	0,686	0,680	0,624	0,703
ARNpv	0,661	0,722	0,756	0,671	0,630	0,740
ARNc	0,622	0,654	0,614	0,607	0,592	0,644
RCNpt	1,200	1,249	1,201	1,105	1,353	1,115
RCNc	0,571	0,555	0,659	0,571	0,380	0,759
CRCa	0,646	0,663	0,694	0,673	0,613	0,705
PO	0,729	0,764	0,827	0,796	0,710	0,828
LRB	0,296	0,328	0,409	0,328	0,206	0,381
ARB	0,355	0,394	0,477	0,403	0,269	0,435
RCB	1,214	1,211	1,184	1,230	1,327	1,148
OB	0,220	0,246	0,220	0,220	0,220	0,242

Capítulo 3

História natural e ecologia dos anostomídeos de corredeiras do rio Xingu (Characiformes: Anostomidae)

Resumo

No presente trabalho apresento os resultados de um estudo sobre a história natural e a ecologia de 16 espécies de anostomídeos, incluindo quatro espécies não descritas, realizado no rio Xingu, na região de Altamira, Pará. Utilizando técnicas de mergulho livre, observei a distribuição espacial, comportamento e táticas alimentares destes peixes em áreas de corredeiras, entre 1996 e 1997. A observação direta permitiu registrar diferenças na constância de uso de áreas de corredeiras e na ocupação de micro-habitats pelas espécies, de acordo com a velocidade da correnteza, o tipo de ambiente e o substrato. Todas as espécies apresentaram-se ativas durante o dia, e a maioria delas foi observada em repouso noturno em locais de correnteza fraca a moderada, ou em áreas abrigadas em meio às corredeiras. Os anostomídeos ocuparam a metade inferior da coluna d'água, sempre próximos a pedras, galhos e outras estruturas submersas. Observei indivíduos forrageando solitariamente ou em grupos, explorando áreas de seixos rolados, lajes e blocos rochosos. As táticas alimentares básicas observadas foram a cata de invertebrados, e o pastejo e poda de algas e podostemáceas sobre o periliton. Os alimentos que ocorreram com maior frequência, nas 14 espécies analisadas, foram insetos e algas. Sete espécies foram consideradas carnívoras, quatro foram classificadas como herbívoras, e três como onívoras. O estudo ecomorfológico evidenciou a existência uma correlação entre características morfológicas das espécies e a ocupação de de micro-habitats nas corredeiras. Os atributos ecomorfológicos mais importantes, para a separação das espécies, foram a altura relativa e o índice de achatamento ventral do corpo; índice de compressão do pedúnculo caudal; áreas relativas das nadadeiras; dimensões da boca; posição dos olhos. De modo geral, as dietas das espécies analisadas refletem a exploração de micro-habitats específicos e a utilização de

estruturas e táticas alimentares especializadas. Tais fatos aparentemente resultam em uma partilha de recursos, permitindo a coexistência de um grande número de espécies. A forte dependência dos alimentos oriundos do periliton é evidente, e indica a existência de relações tróficas complexas nos ambientes de corredeiras. A forte associação de muitas espécies com esses ambientes pode significar uma maior vulnerabilidade a perturbações ambientais, especialmente às alterações generalizadas como as provocadas pela construção de usinas hidrelétricas.

Abstract

Herein I present the results from a study of natural history and ecology of 16 anostomid species, including four non-described ones, conducted at the Xingu River, near the city of Altamira, Pará State. During 1996 and 1997, I made underwater observations to investigate the spatial distribution, behavior and foraging tactics of fishes in riffles patches. Stomach contents analysis provided information on diet, and ecomorphological characteristics were assessed by means of multivariate statistics. The anostomids differed on the frequency of riffles use and occupation of micro-habitats in relation to current speed, substrate type and other site characteristics. All species were active during daytime and occupied the lower half of the water column, always near stones or submerged logs and branches. I observed individuals foraging solitarily or in groups, exploring areas of pebbles, slabs and rocks. The basic foraging tactics were invertebrate picking and grazing or browsing on perilitic algae and postomacean plants. Seven species were considered carnivorous, four herbivorous and three omnivorous. The ecomorphological analysis revealed some general morphological trends that were related to the observed differential use of microhabitats. The most important ecomorphological attributes were: relative body height and ventral flattening, caudal peduncle compression, relative area of fins, mouth dimensions and eye position. The species diets reflected the exploration of distinct microhabitats, making use of specialized structures and foraging tactics, which may result in resource partitioning and the coexistence of a great number of species. The dependence on the periliton as the main food source is clear and indicates the existence of complex trophic

relationships in riffles. The strong association of some anostomid species with riffles might cause them to be more vulnerable to environmental impacts, mainly those caused by the construction of dams.

Introdução

A família Anostomidae compreende cerca de 60 espécies válidas (Britski & Garavello 1993), distribuídas por rios, lagos e riachos das principais bacias hidrográficas sul-americanas (Garavello 1979). Muitas espécies têm sido exploradas através da pesca comercial, em diversos sistemas hidrográficos (Petrere 1978; Goulding 1980; Santos et al. 1984; Santos 1987; Merona 1990; Ferreira et al. 1998). Entretanto, apesar da importância comercial e do tamanho alcançado pela maioria das espécies da família (entre 15 e 45 cm), a taxonomia e sistemática do grupo permanecem mal conhecidas. Muitas espécies novas têm sido descritas nos últimos anos (e.g.; Garavello & Britski 1987; Garavello 1988; Britski & Garavello 1993; Santos & Jégu 1987, 1996; Santos et al. 1996; Mahnert et al. 1997), incluindo formas comuns nas capturas da pesca comercial e esportiva (e.g., Garavello & Britski 1988).

As poucas revisões taxonômicas sobre anostomídeos referem-se a conjuntos ictiofaunísticos de algumas bacias hidrográficas (e.g., Santos et al. 1984; Santos & Jégu 1989, 1996; Planquette et al. 1996), ou tratam de um sub-grupo de espécies (Winterbottom 1980). Não há uma filogenia consensualmente aceita para a família, e a forma mais utilizada de separação das espécies emprega padrões de colorido (Géry 1977; Garavello 1979).

Aspectos da biologia e ecologia da maioria das espécies de anostomídeos são pouco conhecidos. As informações existentes restringem-se a espécies de interesse comercial, ou representam sub-produtos de inventários ictiofaunísticos (e.g.; Goulding 1980; Volkmer-Ribeiro & Grosser 1981; Santos 1982; Santos et al. 1984; Santos & Jégu 1989, 1996). Estudos sobre a história natural de espécies de anostomídeos são escassos, e os poucos trabalhos publicados apresentam um conjunto reduzido de informações sobre esses peixes (e.g., Sabino & Zuanon 1998). Isso talvez se deva ao fato dos estudos naturalísticos em

ambientes de água doce terem se concentrado em riachos de pequeno porte (e.g., Sazima 1986; Sabino & Castro 1990; Buck & Sazima 1995; Sabino & Zuanon 1998), onde os anostomídeos não parecem ser muito abundantes ou diversificados. Entre os biótopos ocupados pelos anostomídeos incluem-se os trechos de corredeiras, onde estes peixes compõem uma parcela abundante e conspícua da ictiofauna. Talvez devido a dificuldades de amostragem e observação (Böhlke et al. 1978; Helfman 1983), há poucos registros detalhados sobre a presença, história natural e ecologia de anostomídeos em corredeiras (Santos et al. 1984, 1996; Santos & Jégu 1989, 1996; Santos & Rosa 1998; Casatti & Castro 1998).

Durante uma expedição ao rio Xingu, realizada em 1990, tive a oportunidade de observar diversas espécies de anostomídeos em áreas de corredeiras, com grande variedade de padrões morfológicos e comportamentais. Isso motivou a realização de um estudo específico sobre o grupo, tendo como objetivo observar como as diferentes espécies de anostomídeos exploram o ambiente de corredeiras, e quais as principais especializações morfológicas e comportamentais relacionadas à ocupação de ambientes de águas rápidas e turbulentas. No presente trabalho apresento os resultados de um estudo realizado no rio Xingu, na região de Altamira, Pará, envolvendo 16 espécies de anostomídeos. Utilizando técnicas de mergulho livre (“snorkeling”, cf. Sazima 1986) observei a distribuição espacial, comportamento e táticas alimentares destes peixes em áreas de corredeiras, entre 1996 e 1997. Realizei também um estudo ecomorfológico de um conjunto de 13 espécies, com o intuito de analisar as possíveis relações entre características morfológicas das espécies e os micro-habitats ocupados nas corredeiras.

Material e Métodos

Nesta seção serão descritos apenas os métodos e procedimentos específicos utilizados para o estudo das espécies de anostomídeos. A metodologia utilizada para observação e registro do comportamento, amostragem e tomada de dados sobre condições ambientais encontra-se descrita em detalhes na seção de Material e Métodos do Capítulo 1. A metodologia utilizada para tomada de medidas e análise de características ecomorfológicas

é descrita na seção de Material e Métodos do Capítulo 2. A relação de espécies incluídas, número de exemplares analisados e amplitudes de comprimento-padrão encontra-se reunida no Anexo 3.1.

Ao longo da seção de Resultados as espécies serão referidas nas figuras e tabelas pelas seguintes siglas: Atin = *Anostomus intermedius*; Atte = *A. ternetzi*; Lebr = *Leporinus brunneus*; Lede = *L. desmotes*; Lefr = *L. friderici*; Leju = *L. julii*; Lesp = *Leporinus* sp.; Lema = *L. maculatus*; Lepa = *Leporinus* sp. “PA”; Leti = *L. tigrinus*; Leve = *Leporinus* sp. “verde”; Lpvi = *Leporellus vittatus*; Sare = *Sartor respectus*; Syci = *Synaptolaemus cingulatus*.

Quatro espécies de anostomídeos não descritas foram incluídas no presente estudo, o que resultou na necessidade de elaborar uma descrição sucinta para cada uma delas, de forma a facilitar a futura identificação das espécies estudadas.

Leporinus sp. (Lesp): Colorido de fundo marron-oliváceo, com manchas escuras horizontalmente alongadas; escamas do dorso e flancos com a porção central mais clara, produzindo um aspecto reticulado; nadadeiras alaranjadas com a base enegrecida. Corpo relativamente alto e comprimido; boca estreita e subterminal, com o lábio superior projetando-se ligeiramente sobre o inferior e conferindo um aspecto de “bico de papagaio”. Dentes 3/4; escamas 5–5,5/38/4,5; escamas circumpedunculares = 16; escamas pré-dorsais = 11 (Figura 3.1).

Leporinus sp. “PA” (Lepa): Corpo oliváceo, com duas manchas negras (às vezes cardiformes) nos flancos, sendo uma sob a parte posterior da nadadeira dorsal e outra imediatamente anterior à vertical que passa pelo início da nadadeira adiposa; nadadeiras vermelhas. Corpo alto e comprimido; cabeça estreita e alta, com os olhos em posição mediana; boca ligeiramente voltada para cima, com lábios franjados. Dentes 4/4, fortes e truncados; escamas 6–6,5/37–38/5,5–6; escamas circumpedunculares = 16; escamas pré-dorsais = 13–14 (Figura 3.1).

Leporinus sp.2 (Les2): Corpo com uma faixa longitudinal escura e interrompida, desde a parte posterior do opérculo até o final do pedúnculo caudal, formada por uma seqüência de

manchas horizontalmente alongadas. Nadadeiras hialinas a amareladas. Apresenta forma e padrão de colorido semelhantes a *Leporinus unitaeniatus* Garavello, 1979, da qual difere principalmente pelo número de dentes (3/4 vs. 4/4). Escamas 5,5/38/5; escamas circumpedunculares = 12; escamas pré-dorsais = 10 (Figura 3.1).

Leporinus sp. “verde” (Leve): Apresenta padrão de colorido composto por 10 faixas transversais escuras sobre o dorso, algumas divididas na região ventral; flancos com fileiras longitudinais de pontos escuros; nadadeiras pares com colorido amarelo intenso, as demais cinza escuro; região gular amarelada. Dentes 4/4; escamas 7,5–8,5/41–43/6; escamas circumpedunculares = 16; escamas pré-dorsais = 16–18 (Figura 3.1).

Dieta

Realizei um estudo da dieta de 13 espécies de anostomídeos das corredeiras, a partir da análise de conteúdos estomacais e intestinais de exemplares preservados. Medii os exemplares com paquímetro (precisão = 0,1 mm) e posteriormente retirei o tubo digestivo completo através de uma incisão na região ventral. Analisei de um a cinco conteúdos por espécie. Quando o estômago se encontrava vazio, analisei o conteúdo do intestino.

Analisei o conteúdo digestivo sob microscópio estereoscópico, e identifiquei a maioria dos itens alimentares até o nível de ordem ou família. Após a triagem e identificação de todas as amostras, agrupei os alimentos encontrados em 10 categorias: três abrangendo itens de origem vegetal, seis reunindo itens de origem animal, e uma categoria geral para itens de frequência muito baixa (“outros”). As categorias e os tipos de itens incluídos são:

- algas (**alg**), incluindo clorófitas e cianófitas filamentosas (principalmente tufo de *Calothrix*);
- fragmentos de plantas podostemáceas (**pod**), principalmente *Mourera* sp.;
- fragmentos de vegetais superiores não identificados (**fve**), contendo pedaços diminutos de madeira (córtex);
- briozoários (**bry**), identificados tentativamente como *Hyslopia* sp.;
- moluscos (**mol**) bivalves e gastrópodes não identificados;

- fragmentos e gêmulas de esponjas (**esp**) de duas espécies: *Oncosclera navicella* e *Drulia cristata*;
- micro-crustáceos (**cru**), incluindo ostrácodos, conchostracos e cladóceros;
- ácaros aquáticos (**aca**), principalmente da família Oribatidae;
- larvas e ninfas de insetos aquáticos (**ins**), contendo larvas de dípteros (Chironomidae), ninfas de efemerópteros, tricópteros e odonatos, além de fragmentos de insetos não identificados;
- outros (**out**), incluindo diatomáceas, escamas de peixes e dentes de loricariídeos.

Estimei a participação dos diferentes tipos de alimento através da observação do volume relativo ocupado por cada categoria de itens nos conteúdos analisados (método dos pontos, modificado; Hynes, 1950; Soares, 1979). Os resultados foram expressos como volume relativo médio (%) de cada tipo de alimento, por espécie. A opção pela análise de volume relativo se justifica pela diversidade de tipos de alimentos ingeridos (invertebrados, algas e fragmentos de macrófitas); disparidade de tamanhos entre os itens; elevado grau de fragmentação de alguns tipos de alimentos no trato digestivo.

Para avaliar a importância relativa dos alimentos de origem animal e vegetal na dieta das espécies, calculei a participação de cada grupo de alimentos somando os volumes relativos das categorias pertencentes a cada grupo. Considerei o valor de 70 % como limite para caracterização das espécies como carnívoras ou herbívoras. Não analisei conteúdos alimentares de três das espécies de anostomídeos observadas nas corredeiras (*Leporinus megalepis*, *Leporinus* sp. 2 e *Synaptaemus cingulatus*), devido à escassez de exemplares para estudo (apenas um exemplar preservado de cada espécie).

Ecomorfologia

O estudo ecomorfológico dos anostomídeos seguiu os métodos descritos no Capítulo 2 para as espécies de *Teleocichla* (Cichlidae). Calculei 17 atributos ecomorfológicos para as mesmas 13 espécies incluídas nos estudos de dieta, e não incluí medidas ou índices específicos para o grupo. Analisei os resultados através de métodos de estatística multivariada (análise de componentes principais – PCA, e análise de agrupamento – “cluster analysis”).

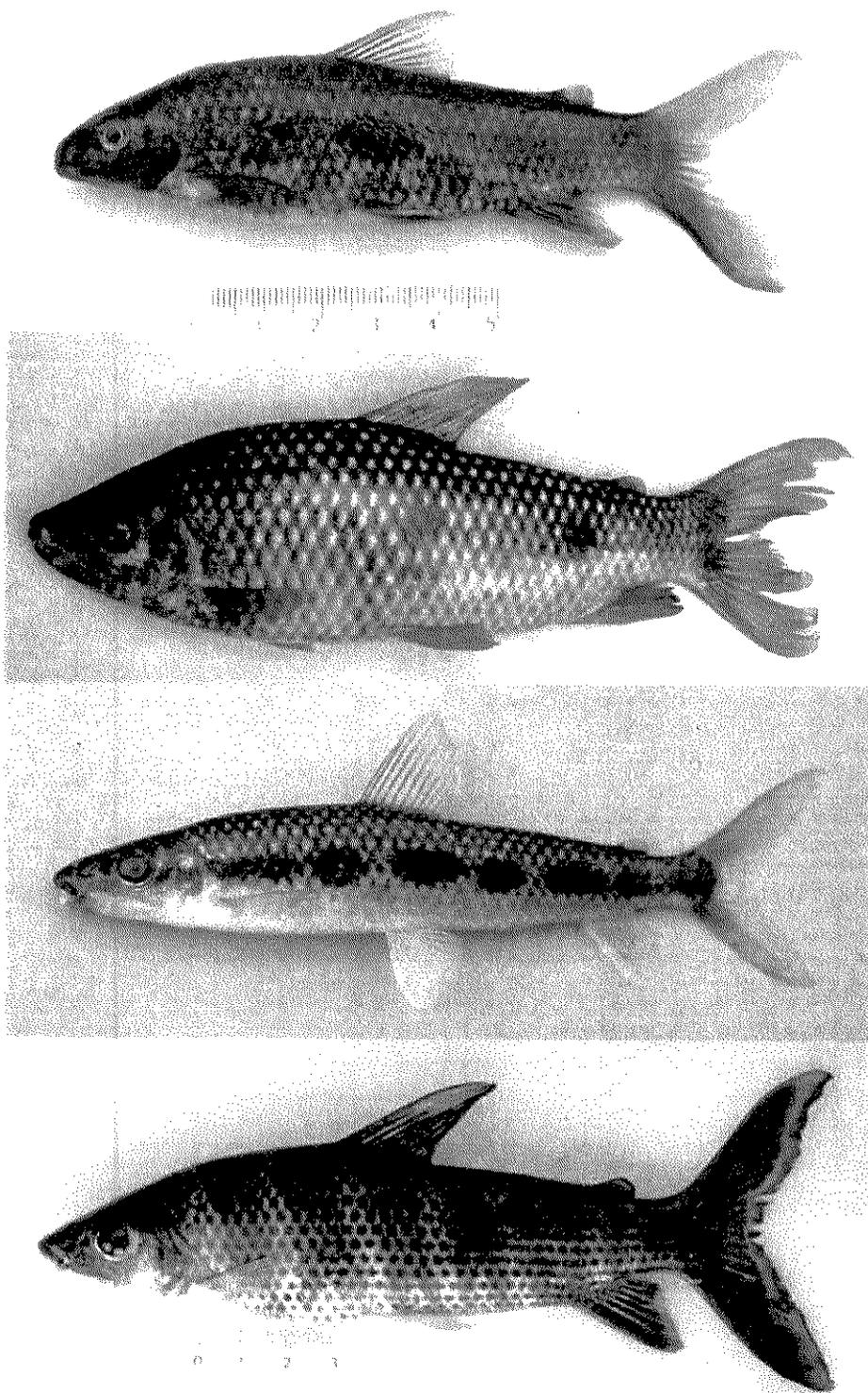


Figura 3.1. Espécies não descritas de *Leporinus* (Anostomidae) do rio Xingu, incluídas no presente estudo. De cima para baixo: *Leporinus* sp.; *Leporinus* sp. “PA”; *Leporinus* sp. 2; *Leporinus* sp. “verde”.

Resultados

Durante três expedições a campo, obtive um total de 224 registros de 17 espécies de anostomídeos. O número de registros por espécie variou entre um e 49. Um exemplar de *Laemolyta taeniata* foi coletado na localidade de Bela Vista em setembro de 1996, em uma área de remanso com blocos de pedra submersos. Após esse registro, nenhum outro exemplar foi coletado ou observado nas corredeiras, o que justifica a sua exclusão da análise.

Todas as espécies de anostomídeos estudadas apresentaram-se ativas durante o dia, e a maioria delas foi observada em repouso noturno em locais de correnteza fraca a moderada, ou em áreas abrigadas em meio às corredeiras. De modo geral, os anostomídeos ocuparam a metade inferior da coluna d'água, sempre próximos a pedras, galhos e outras estruturas submersas. Observei indivíduos das diferentes espécies ocupando consistentemente certos tipos de ambientes nas corredeiras, de acordo com a velocidade da correnteza, tipo de ambiente e substrato.

Devido ao porte relativamente grande e comportamento conspícuo, os anostomídeos compuseram um dos grupos mais evidentes da ictiofauna das corredeiras. Observei indivíduos forrageando solitariamente ou em grupos, explorando substratos variados (áreas de seixos rolados, lajes e blocos rochosos). O comportamento de forrageamento dos anostomídeos esteve baseado na procura ativa do alimento, durante o deslocamento nas corredeiras e áreas adjacentes. As táticas alimentares básicas observadas foram a cata de alimento individualizado sobre o substrato, e o pastejo e poda de algas e podostemáceas sobre o periliton.

Na Tabela 3.1 apresento uma síntese das principais características dos habitats ocupados pelos anostomídeos das corredeiras, bem como informações sobre o comportamento alimentar e observações sobre outros aspectos da história natural de cada espécie.

Tabela 3.1. Características dos ambientes ocupados e comportamento alimentar de 13 espécies de anostomídeos das corredeiras do rio Xingu, incluindo: tipo de ambiente; tamanho dos grupos de indivíduos (**n**); velocidade da correnteza; substrato de forrageamento; tática alimentar. Para detalhes sobre as categorias utilizadas vide a seção de Material e Métodos do Capítulo 1. **bloc**, blocos rochosos; **cora**, corredeira rasa; **arse**, areia e seixos; **rem**, remanso; **canal**, canal profundo (até 6 m); **fra**, correnteza fraca; **for**, correnteza forte; **mod**, correnteza moderada.

espécie	n	ambiente	correnteza	substrato de forrageamento	tática alimentar	observações
<i>Anostomus intermedius</i>	1 a 4	bloc	mod	teto de abrigos; paredes rochosas verticais	podador/catador	ocupa fendas verticais e abrigos sob blocos
<i>Anostomus termetzi</i>	1 a 8	bloc, rem	fra – mod	teto de abrigos; paredes verticais; face interna de fendas nas rochas	podador/catador	ocupa fendas verticais e abrigos sob blocos
<i>Leporellus vittatus</i>	1 a 20	cora, bloc, arse	mod - for	face superior e laterais de blocos rochosos; leito de seixos	catador/fossador de seixos	explora principalmente as faces laterais de blocos
<i>Leporinus brunneus</i>	1 a 8	bloc, canal	mod	face superior de pedras; leito de seixos	catador/podador	habita locais mais profundos (até 6,0 m)
<i>Leporinus desmotes</i>	1 a 8	bloc, rem	fra – mod	face superior de pedras; superfície vertical a jusante de grandes blocos	catador	juvenis ocupam abrigos sob blocos
<i>Leporinus friderici</i>	1 a 6	bloc, rem, canal	rem – mod	pedras e grandes blocos, em locais de correnteza fraca	podador/catador	abriga-se sob pedras e entre ramos submersos
<i>Leporinus julii</i>	2 a 30	bloc, cora, arse	mod – for	superfícies rochosas horizontais e verticais expostas a forte correnteza	pastador/podador	aplica seqüências de cinco a seis raspadas no periltón
<i>Leporinus maculatus</i>	1 a ~50	bloc, cora, rem	fra – for	pedras pequenas e médias apoiadas sobre o fundo arenoso	pastador/podador	cardumes grandes movimentam-se à meia-água
<i>Leporinus megalepis</i>	1 a 4	bloc, cora	mod	superfícies rochosas verticais e	pastador/podador	forrageia deslocando-se de

inclinadas

baixo para cima nos blocos

Tabela 3.1 (continuação)

espécie	n	ambiente	Correnteza	substrato de forrageamento	tática alimentar	observações
<i>Leporinus tigrinus</i>	1 a 6	bloc, cora, arse, rem	fra - for	pedras e grandes blocos, em locais de correnteza moderada; leito de seixos	catador/podador	exibe comportamento agressivo durante o forrageamento
<i>Leporinus</i> sp. "PA"	1 a 2	bloc, rem	fra - mod	teto e paredes laterais de abrigos sob blocos	podador/raspador	ocupa grandes abrigos sob blocos
<i>Leporinus</i> sp. 2	2 a 3	arse, rem	fra - rem	pedras apoiadas sobre o substrato arenoso	catador/podador	poucos indivíduos observados
<i>Leporinus</i> sp.	1 a 20	cora, bloc	mod - for	pedras pequenas e médias, expostas a forte correnteza	catador/podador	forrageia com seqüências de dois ou três mordiscos
<i>Leporinus</i> sp. "verde"	1 a 6	bloc, cora, arse, rem	rem - for	pedras do fundo, sob correnteza fraca; superfície vertical a jusante de grandes blocos	podador/catador	explora remansos marginais e ramos submersos
<i>Sartor respectus</i> .	2 a 4	bloc	mod	teto de abrigos sob blocos	catador/raspador	observado exclusivamente em abrigos sob blocos
<i>Synaptolaemus cingulatus</i>	1 a 4	bloc	mod	teto de abrigos; paredes rochosas verticais	podador/catador ?	ocupa fendas verticais e abrigos sob blocos

Dieta

Entre as 13 espécies de anostomídeos analisadas, as categorias de alimentos que ocorreram com maior frequência (F.O. %) foram insetos, com 92 %, e algas, com 77 %. Em seguida vieram fragmentos vegetais e esponjas com 71 %, e briozoários com 69 %. Micro-crustáceos ocorreram em 61 % das dietas. As demais categorias ocorreram com frequências inferiores a 50%. Grãos de areia ocorreram nos conteúdos digestivos de 92,5 % dos exemplares, enquanto que sedimento fino foi registrado em 47,5 % dos conteúdos analisados.

Considereei como importantes os alimentos que ocorreram com volumes relativos médios iguais ou superiores a 20 %. Entre os alimentos de origem vegetal, algas foram importantes nas dietas de *Anostomus ternetzi*, *Leporinus maculatus*, *L. friderici*, *L. julii*, e *Leporinus* sp.. *Anostomus ternetzi*, *Leporinus* sp. e *L. friderici* consumiram exclusivamente clorofíceas, enquanto que *L. julii* se alimentou principalmente de cianofíceas (tufos de *Calothrix*). *Leporinus maculatus* consumiu clorofíceas e cianofíceas em proporções semelhantes. Fragmentos de podostemáceas ocorreram com frequência considerável apenas na dieta de *Leporinus julii*. Fragmentos vegetais foram consumidos por todas as espécies de *Leporinus* com exceção de *L. brunneus*, mas foram abundantes apenas na dieta de *Leporinus* sp. “verde”.

Alimentos de origem animal ocorreram em todas as 13 espécies analisadas, com abundâncias relativas variáveis. Briozoários foram importantes apenas para *Sartor respectus*, mas também ocorreram com volume expressivo na dieta de *Leporinus julii*. Fragmentos e gêmulas de esponjas foram alimentos importantes na dieta de seis espécies, e constituíram quase a totalidade do alimento consumido por *Anostomus intermedius* e *Leporinus* sp. “PA”. Insetos foram consumidos por quase todas as espécies analisadas, estando ausentes apenas da dieta de *Leporinus* sp. “PA”. As espécies que consumiram maiores volumes relativos de insetos foram *L. desmotes*, *Leporellus vittatus* e *Leporinus* sp.. Ácaros constituíram alimento ocasional nas dietas de cinco espécies, da mesma forma que micro-crustáceos (para oito espécies) e moluscos (para seis espécies) (Figura 3.2).

Considereei sete espécies de anostomídeos como carnívoras, tendo apresentado volumes relativos de alimentos de origem animal variando entre 80 e 100 %. Três espécies

consumiram entre 72 e 94 % de alimentos vegetais, e foram classificadas como herbívoras. Outras três espécies consumiram alimentos de origem animal e vegetal em proporções intermediárias e variadas, e foram enquadradas como onívoras (Tabela 3.2).

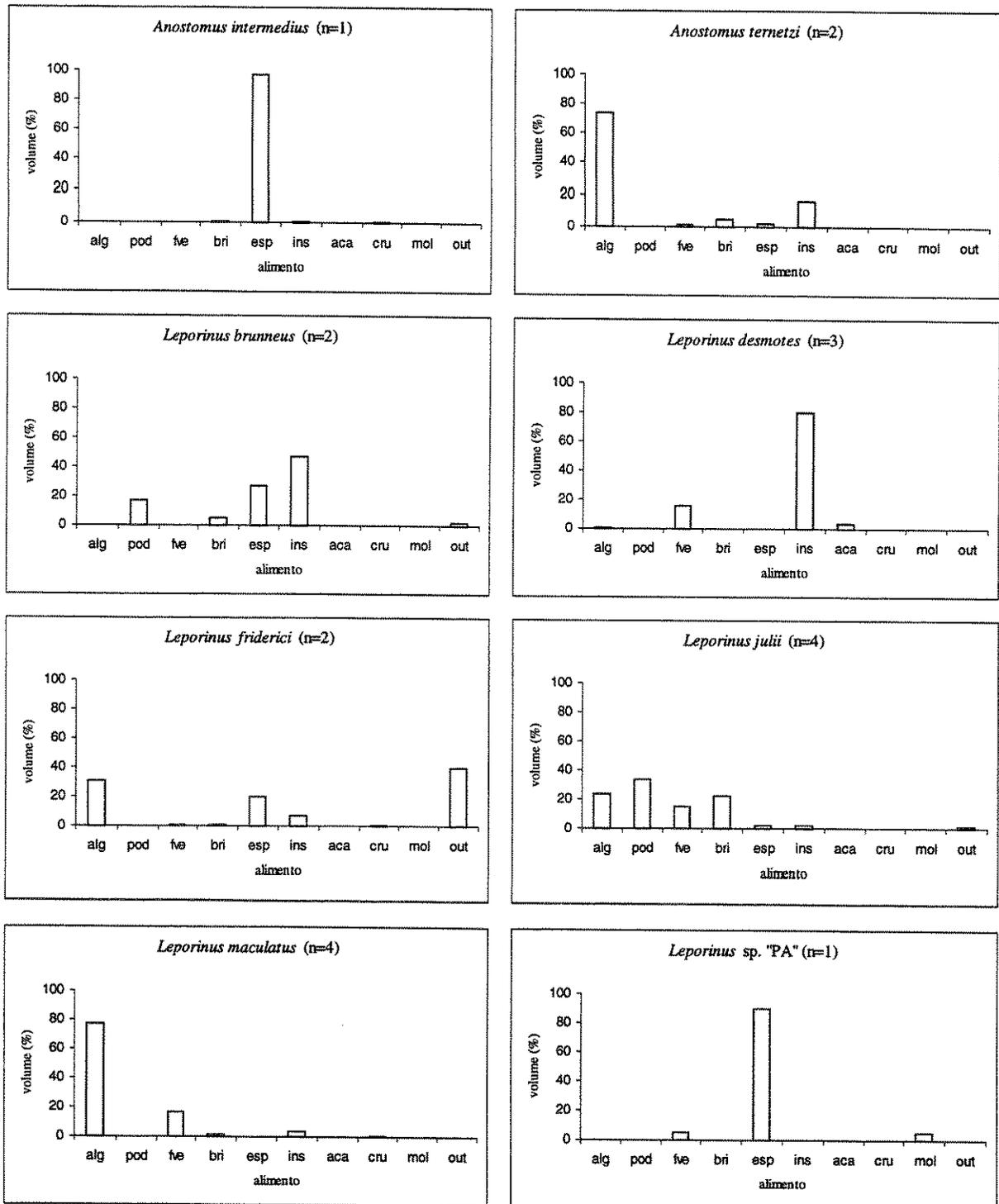


Figura 3.2. Volume relativo médio (%) das categorias de alimento nos conteúdos estomacais de oito espécies de anostomídeos das corredeiras do rio Xingu. Para descrição das categorias de alimentos e siglas para as espécies veja a seção de Material e Métodos.

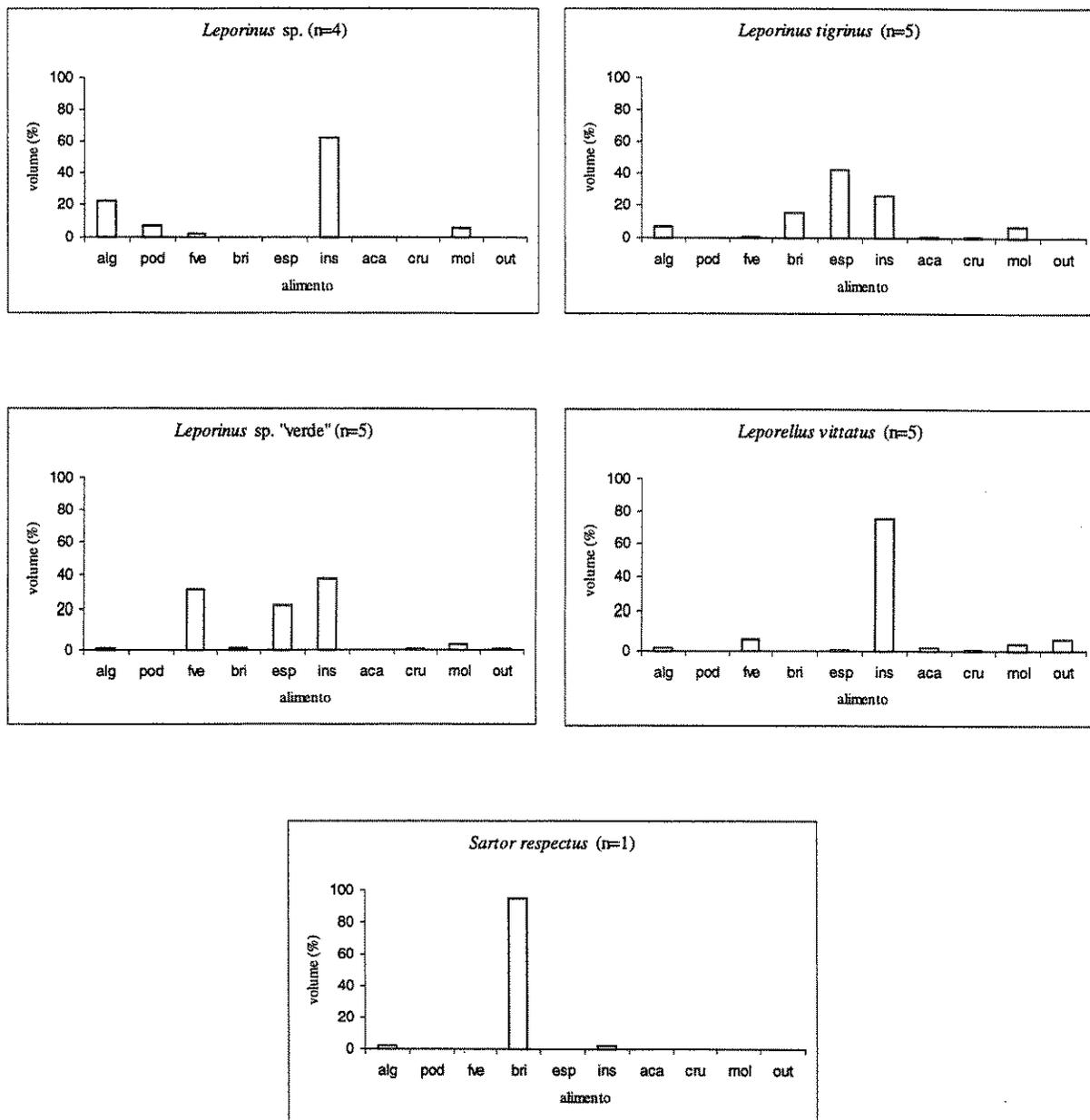


Figura 3.2 (continuação). Volume relativo médio (%) das categorias de alimento nos conteúdos estomacais de cinco espécies de anostomídeos das corredeiras do rio Xingu. Para descrição das categorias de alimentos e siglas para as espécies veja a seção de Material e Métodos.

Tabela 3.2. Participação relativa dos alimentos de origem animal e vegetal na dieta de 13 espécies de anostomídeos das corredeiras do rio Xingu, calculada através da soma dos volumes relativos das categorias de alimentos nos conteúdos estomacais. **n** = número de exemplares analisados. Espécies organizadas por frequência decrescente do volume de alimentos de origem animal na dieta.

espécie	n	animal	vegetal	outros	categoria
<i>Anostomus intermedius</i>	1	100,0	0,0		carnívora
<i>Sartor respectus</i>	1	97,5	2,5		carnívora
<i>Leporinus</i> sp. "PA"	1	95,0	5,0		carnívora
<i>Leporinus tigrinus</i>	5	91,8	8,2		carnívora
<i>Leporellus vittatus</i>	5	84,0	9,0	7,0	carnívora
<i>Leporinus desmotes</i>	3	83,3	16,7		carnívora
<i>Leporinus brunneus</i>	2	80,0	17,5	2,5	carnívora
<i>Leporinus</i> sp.	4	68,3	31,8		onívora
<i>Leporinus</i> sp. "verde"	5	66,3	33,2	0,5	onívora
<i>Leporinus friderici</i>	2	28,5	31,5	40,0	onívora
<i>Leporinus julii</i>	4	27,0	71,8	1,2	herbívora
<i>Anostomus ternetzi</i>	2	25,0	75,0		herbívora
<i>Leporinus maculatus</i>	4	5,7	94,3		herbívora

Ecomorfologia

A análise ecomorfológica das 13 espécies de Anostomidae apresentou bons resultados, evidenciados tanto pela porcentagem da variância total explicada pelos primeiros eixos na análise de componentes principais (~ 86%), como pelo alto coeficiente de correlação cofenética na análise de agrupamento (cofen = 0,99) (Ludwig & Reynolds 1988; Sneath & Sokal 1973).

A maioria dos atributos ecomorfológicos teve contribuição positiva significativa para a formação do primeiro componente, destacando-se as áreas relativas das nadadeiras peitoral, pélvica e caudal (ARNPt, ARNPv, ARNC), razão de configuração da nadadeira caudal (RCNC), largura e altura relativas da boca (LRB, ARB), e o índice de achatamento ventral (IAV). Apenas o índice de compressão do pedúnculo caudal (ICPe) contribuiu com valor negativo significativo para a formação desse componente. Para o segundo componente contribuíram positivamente as razões de configuração da boca (RCB) e da nadadeira peitoral (RCNPt). O terceiro componente teve a contribuição significativa e positiva apenas do índice de compressão (IC) (Tabela 3.3).

A projeção dos dois primeiros componentes principais separa claramente *Anostomus intermedius* e *A. ternetzi* das demais espécies, devido à extrema compressão do corpo e pedúnculo caudal, nadadeiras com áreas relativas pequenas e boca com menor altura relativa. A separação entre *A. intermedius* e *A. ternetzi* é produzida principalmente pela boca proporcionalmente mais larga e nadadeira peitoral mais curta na primeira espécie. *Sartor respectus* ocupa uma posição mais ou menos isolada das demais espécies, no centro do diagrama, em função da combinação de características morfológicas intermediárias e a condição extrema da boca, em posição totalmente superior (Figura 3.3a).

A inclusão da projeção do terceiro componente principal produz a separação clara de alguns grupos de espécies. A separação de *Anostomus ternetzi* e *A. intermedius* das demais espécies é novamente evidenciada. *Leporinus brunneus* e *Leporellus vittatus* distinguem-se por possuírem corpo e pedúnculo caudal pouco comprimidos, olhos mais altos na cabeça e boca relativamente grande. *Leporinus julii* e *L. friderici* aproximam-se desse grupo por também apresentarem corpo e pedúnculo caudal pouco comprimidos, de secção aproximadamente circular. Cinco outras espécies, com corpo e pedúnculo caudal

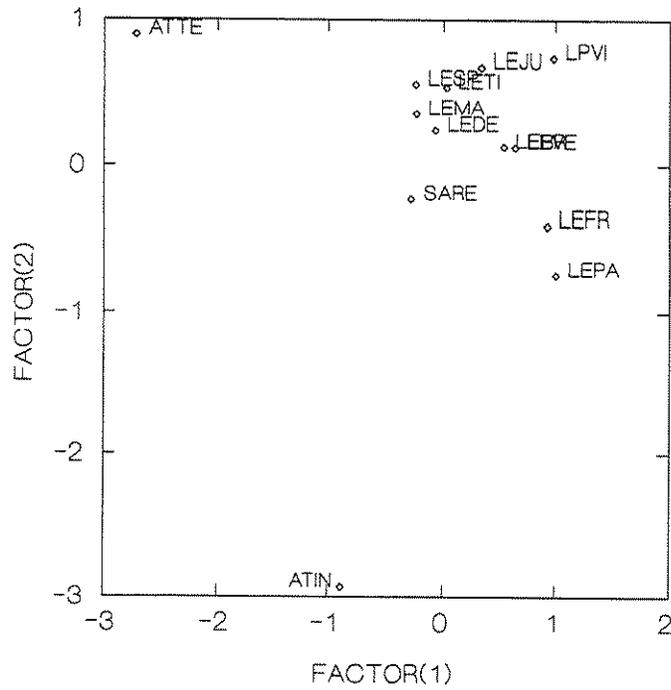
moderadamente comprimidos e valores intermediários para a maioria dos atributos ecomorfológicos, formam um agrupamento distinto (*Leporinus* sp., *L. tigrinus*, *L. maculatus*, *L. desmotes* e *Leporinus* sp. “verde” (Figura 3.3b).

O método de agrupamento (“cluster”) confirma os resultados obtidos pela análise de componentes principais. As duas espécies de *Anostomus* e *Sartor respectus* são morfológicamente muito diferentes das demais e separam-se imediatamente no dendrograma. O conjunto formado por *Leporinus desmotes*, *L. maculatus*, *Leporinus* sp., *Leporinus* sp. “verde” e *L. tigrinus* forma um agrupamento distinto, separado do grupo formado por *Leporellus vittatus*, *Leporinus brunneus*, *L. friderici*, *L. julii* e *Leporinus* sp. “PA”. A análise de agrupamento ajuda a definir melhor a posição dessa última espécie, que se aproxima do grupo de espécies com corpo menos comprimido. As características que mais contribuíram para essa aproximação provavelmente foram as áreas relativamente grandes das nadadeiras peitoral e pélvica (Figura 3.4).

Tabela 3.3. Valores de correlação de 17 atributos ecomorfológicos nos três primeiros eixos da análise de componentes principais, relativos a 13 espécies de Anostomidae das corredeiras do rio Xingu. Os valores destacados em negrito foram considerados significantes para a variância total explicada pelos componentes.

Atributo	PC1	PC2	PC3
IC	-0,501	-0,348	0,607
AR	0,894	-0,139	0,281
CRPe	0,787	0,111	-0,497
ICPe	-0,899	0,074	-0,115
IAV	0,945	-0,196	-0,059
ARND	0,896	-0,084	0,290
ARNPt	0,967	0,034	0,044
ARNPv	0,962	0,106	0,143
ARNC	0,925	0,132	0,164
RCNPt	-0,440	0,799	-0,084
RCNC	0,953	0,199	0,077
CRCa	0,870	-0,119	-0,168
PO	0,904	-0,055	-0,153
LRB	0,960	-0,077	-0,123
ARB	0,941	0,128	-0,112
RCB	0,023	0,888	0,256
OB	0,387	0,209	0,507
Variância (%)	67,781	10,494	7,405
acumulada (%)	67,781	78,275	85,680

a)



b)

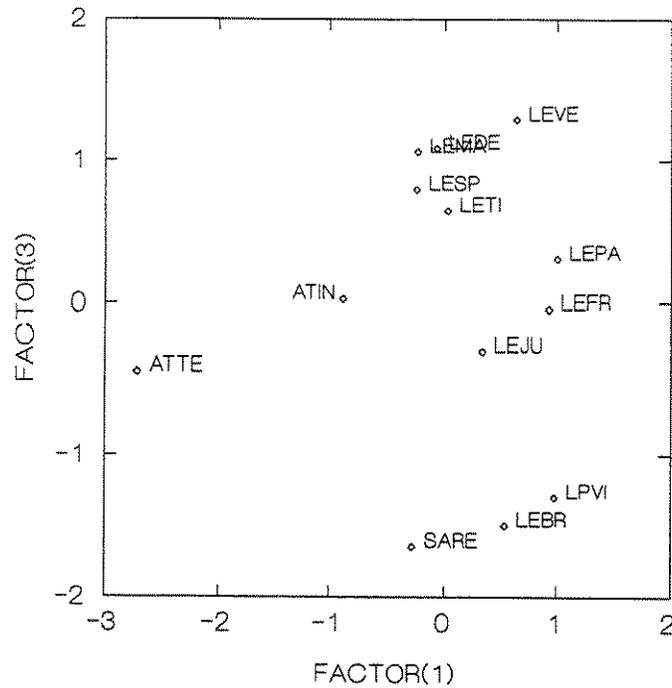


Figura 3.3. Projeção gráfica dos componentes principais gerados pela análise de 17 atributos ecomorfológicos para 13 espécies de Anostomidae das corredeiras do rio Xingu. a) eixos 1 x 2; b) eixos 1 x 3. As siglas para as espécies são descritas na seção de Material e Métodos.

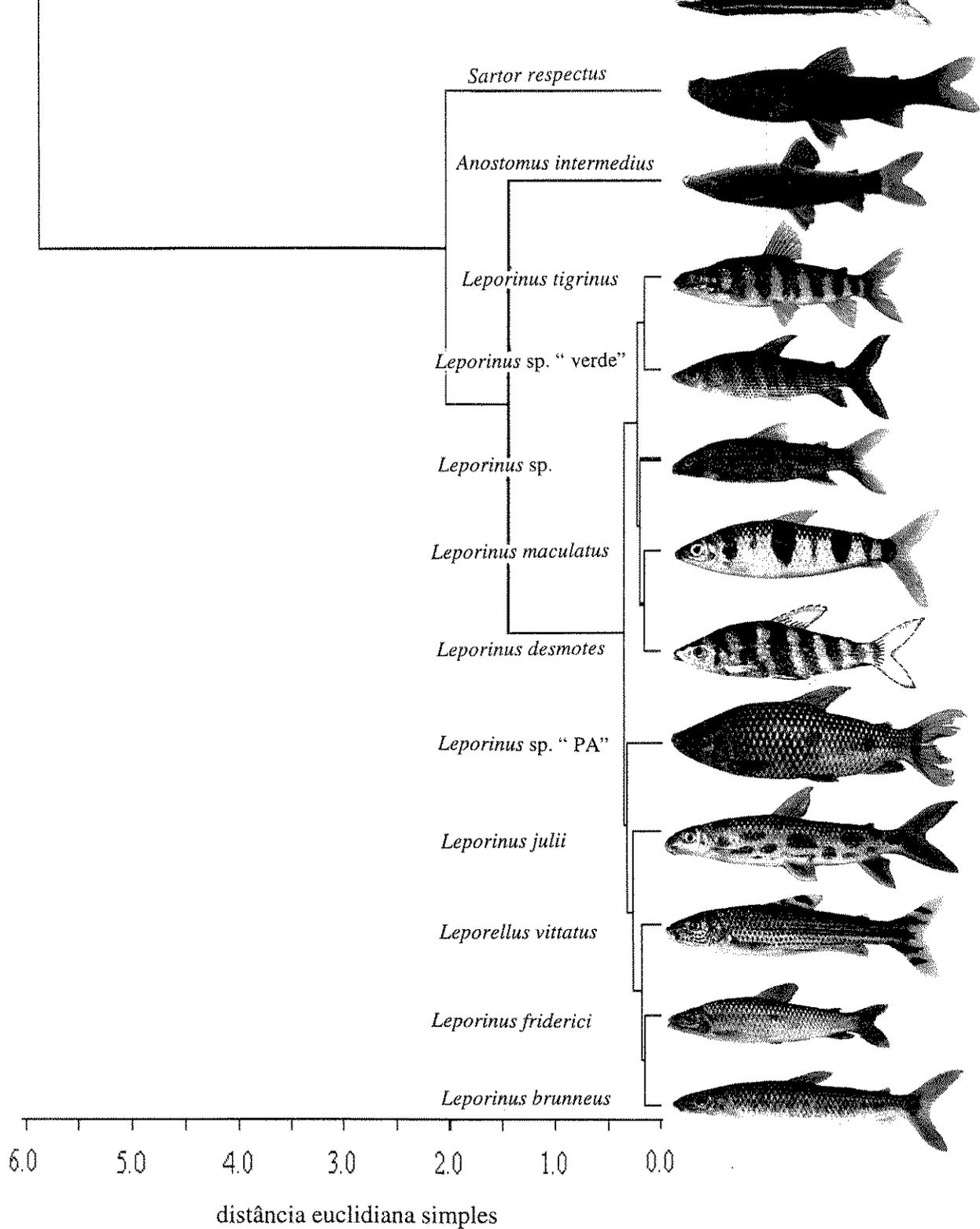


Figura 3.4. Dendrograma de similaridade de 13 espécies de Anostomidae do rio Xingu, baseado na análise de 17 atributos ecomorfológicos. (distância euclidiana simples; UPGMA).

Discussão

Micro-habitats, dietas e táticas alimentares

Uma característica evidente entre as espécies de anostomídeos estudadas nas corredeiras do rio Xingu foi a ocupação diferencial de micro-habitats pelas espécies. Algumas espécies foram constantes e abundantes nos locais de correnteza mais forte (*Leporinus* sp., *L. julii* e *Leporellus vittatus*; Figura 3.5), enquanto outras exploraram micro-habitats caracterizados por “bolsões” de águas calmas em meio aos blocos rochosos nas corredeiras (e.g., *Leporinus megalepis*, *Sartor respectus*, *Anostomus intermedius*). Outro grupo de espécies aparentemente ocupa as áreas de corredeiras de forma oportunista (como *Leporinus friderici*, *L. brunneus* e *Leporinus* sp. “verde”), durante o período de vazante do rio.

A observação freqüente de indivíduos de *Leporinus* sp., *L. julii* e *Leporellus vittatus* em repouso noturno nas áreas de corredeiras confirma o caráter mais fortemente reofílico dessas espécies, de modo análogo ao observado por Sazima (1980) para *Apareiodon ibitiensis* (Parodontidae) em um rio do sudeste do Brasil. De um modo geral, as diferenças observadas na ocupação de micro-habitats pelos anostomídeos puderam ser relacionadas aos tipos de alimentos consumidos, táticas alimentares empregadas, e padrões comportamentais de manutenção da posição espacial nas corredeiras.

A classificação das 13 espécies em grandes grupos tróficos (carnívoros, herbívoros e onívoros) revela a existência de uma predominância de carnívoros entre as espécies de Anostomidae de corredeiras do rio Xingu. Invertebrados (principalmente insetos aquáticos e esponjas) e algas compõem a maior parte do alimento consumido pelos anostomídeos. Entretanto, generalizações produzidas através da utilização de categorias tróficas amplas escondem informações valiosas, reveladas através de uma análise pormenorizada dos alimentos consumidos, micro-habitats explorados e táticas alimentares empregadas pelas espécies deste grupo.

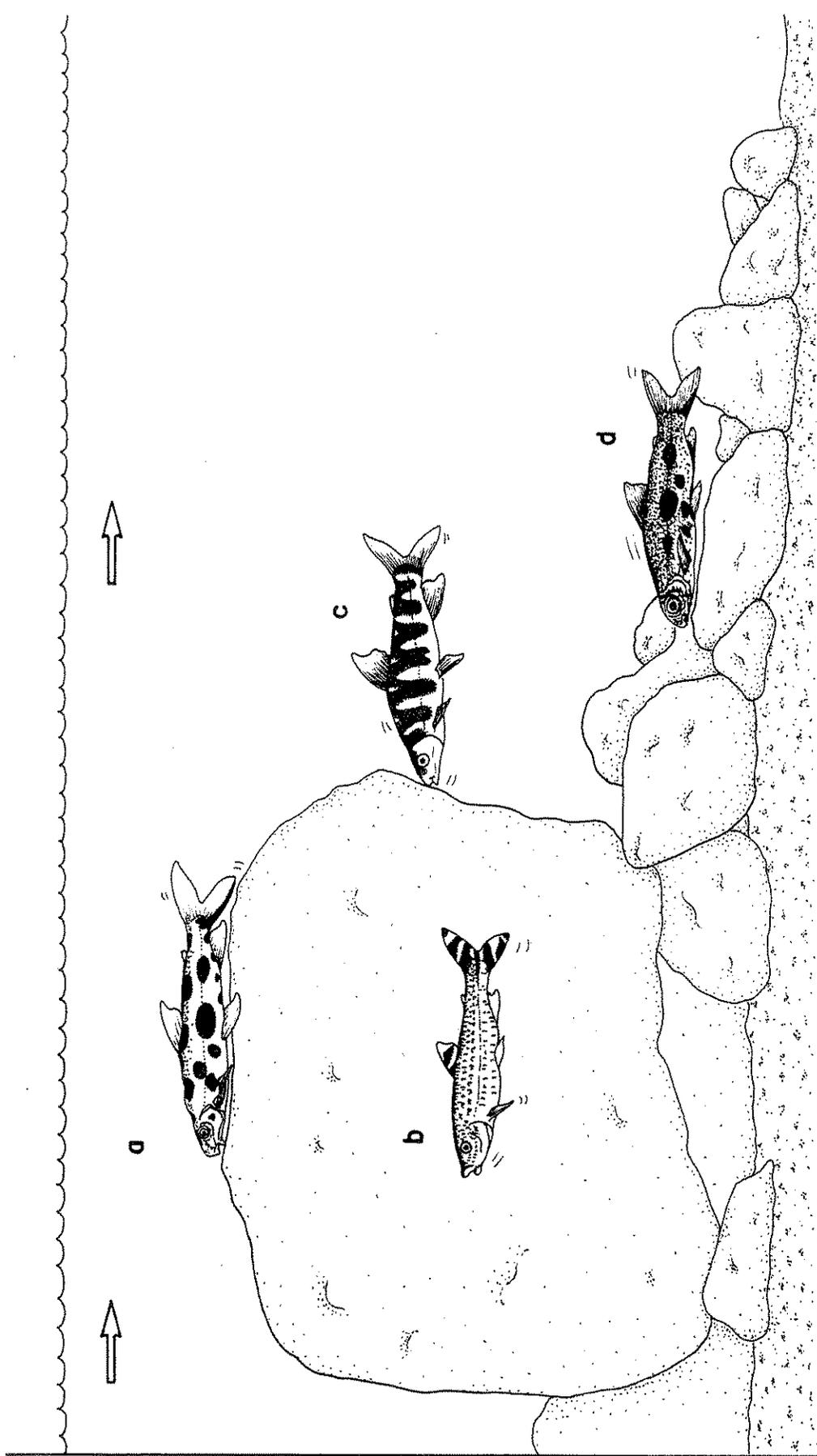


Figura 3.5. Representação esquemática dos locais de forrageamento e postura corporal de quatro espécies de anostomídeos das corredeiras do rio Xingu. a) *Leporellus vittatus*; b) *Leporellus vittatus*; c) *Leporellus vittatus*; d) *Leporinus sp.*



Os carnívoros podem ser sub-divididos em pelo menos três sub-grupos de “especialistas”: insetívoros (*Leporinus desmotes* e *Leporellus vittatus*), comedores de esponjas (*Anostomus intermedius* e *Leporinus* sp. “PA”) e de briozoários (*Sartor respectus*). *Leporinus desmotes* apresenta dentição especializada em relação às outras espécies do gênero, tendo os dentes arranjados em um arco longo e estreito e com os pares sinfisianos projetando-se para frente em forma de pinça (Figura 3.6). A forma da dentição indica uma tática alimentar de cata de insetos após detecção visual, o que é coerente com as observações do comportamento alimentar no ambiente, e confirmado pela análise da dieta. O tipo de dentição apresentado por *L. desmotes* representa um paralelismo notável em relação à forma e disposição dos dentes alguns ciclídeos africanos. *Labidochromis vellicans* (do lago Malawi) e *Tanganicodus irsacae* (lago Tanganyika) também apresentam dentes longos, fortes, espatulados e arranjados na extremidade anterior das maxilas, sendo considerados especialistas na captura de pequenos invertebrados sobre as rochas (Fryer & Iles, 1972, p. 77; Yamaoka et al. 1986, p.19).

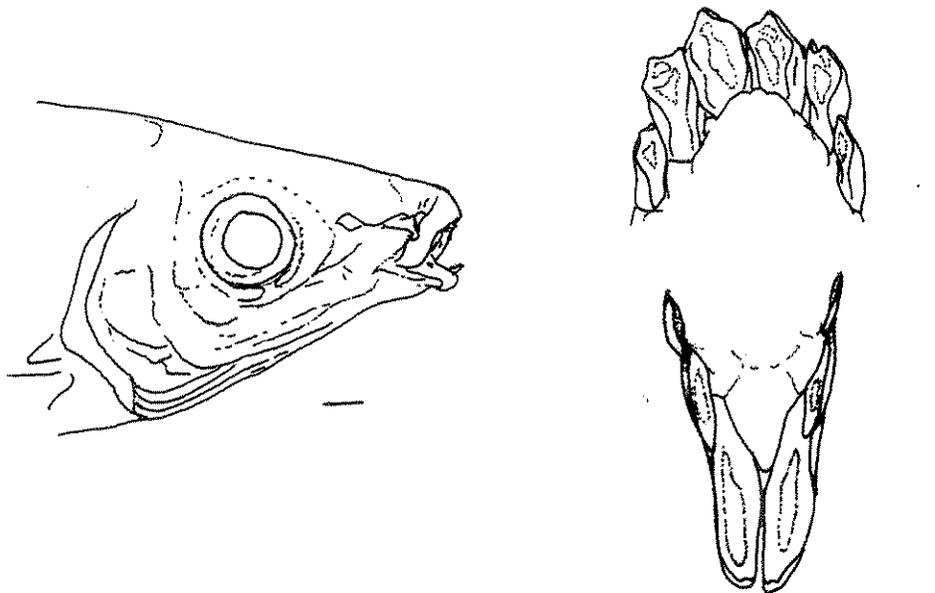


Figura 3.6. Perfil da região do focinho e detalhe dos dentes (vista frontal) de *Leporinus desmotes*. Escala = 2 mm.

Leporinus desmotes explorou principalmente os micro-remansos localizados atrás e entre blocos rochosos nas corredeiras, desferindo mordiscadas simples sobre o substrato rochoso. O pequeno volume de fragmentos vegetais e algas encontrados nos conteúdos estomacais analisados provavelmente representa a ingestão acidental de parte do substrato onde os insetos foram capturados.

Leporellus vittatus também consumiu principalmente insetos aquáticos, mas explorou um ambiente diferente. Esta espécie foi observada em áreas de correnteza mais forte e turbulenta, forrageando sobre a parte exposta de blocos e pedras em áreas de corredeiras, sem utilizar os micro-remansos formados pelos blocos. Duas táticas alimentares foram empregadas, em ambientes diferentes. Nas áreas de blocos rochosos, indivíduos de *L. vittatus* foram observados nadando ativamente contra a forte correnteza e desferindo mordidas sobre as superfícies laterais (verticais ou inclinadas) dos blocos. A tática consiste em morder o periliton com a porção ântero-lateral da boca, com uso de deslocamentos laterais curtos da parte anterior do corpo, sem alterações muito grandes da orientação do corpo contra a corrente. Os dentes desta espécie são posicionados mais profundamente na boca, fazendo com que haja a necessidade de pressionar firmemente a boca contra o substrato durante o forrageio. A presença de lábios espessados e com uma ampla borda livre (Figura 3.7) possivelmente serve para absorver o impacto contra a superfície da pedra e, talvez, para permitir um melhor e rápido direcionamento do alimento para o interior da cavidade bucal, antes que este seja arrastado pela corrente.

Em áreas com leito de seixos pequenos em meio a corredeiras rasas, indivíduos de *Leporellus* forragearam abocanhando porções do substrato, selecionando o material na cavidade bucal e expelindo os pequenos seixos pela boca. Sazima (1980) relatou comportamento semelhante para uma espécie de parodontídeo do sudeste do Brasil (*Apareiodon piracicabae*), embora o tamanho e a quantidade das partículas abocanhadas fossem aparentemente menores. A tática de fossar o substrato em busca de alimento representa uma informação inédita para os anostomídeos, sendo também utilizada nas corredeiras por *Retroculus xinguensis* (Cichlidae).

As duas táticas alimentares empregadas por *Leporellus* nas corredeiras são executadas com uso de investidas vigorosas da extremidade do focinho contra o substrato rochoso. Um corte sagital da região anterior da cabeça de um exemplar preservado revelou

a existência de um bolsão de tecido conjuntivo, localizado na extremidade do focinho. Além disso, o epitélio que recobre essa região do focinho é mais espesso do que nas áreas adjacentes, características confirmadas através de exame histológico (S. R. Taboga, com. pess.) (Figura 3.7). Acredito que o espessamento do epitélio sirva como proteção mecânica contra a abrasão provocada durante as investidas sobre o substrato rochoso. Da mesma forma, o tecido esponjoso sob o epitélio pode servir como um amortecedor dos choques contra os blocos rochosos e leito de seixos, protegendo a região do focinho.

A utilização de insetos como principal fonte de alimento por *Leporinus desmotus* e *Leporellus vittatus*, e a participação significativa na dieta de outras quatro (*Leporinus* sp., *L. brunneus*, *L. tigrinus* e *Leporinus* sp. “verde”) demonstra a importância desses invertebrados nas cadeias tróficas nas áreas de corredeiras. Além disso, foi possível observar que o consumo de insetos pelos anostomídeos baseou-se no uso diferenciado de micro-habitats e táticas alimentares, indicando a ocorrência de partilha de recursos entre as espécies estudadas.

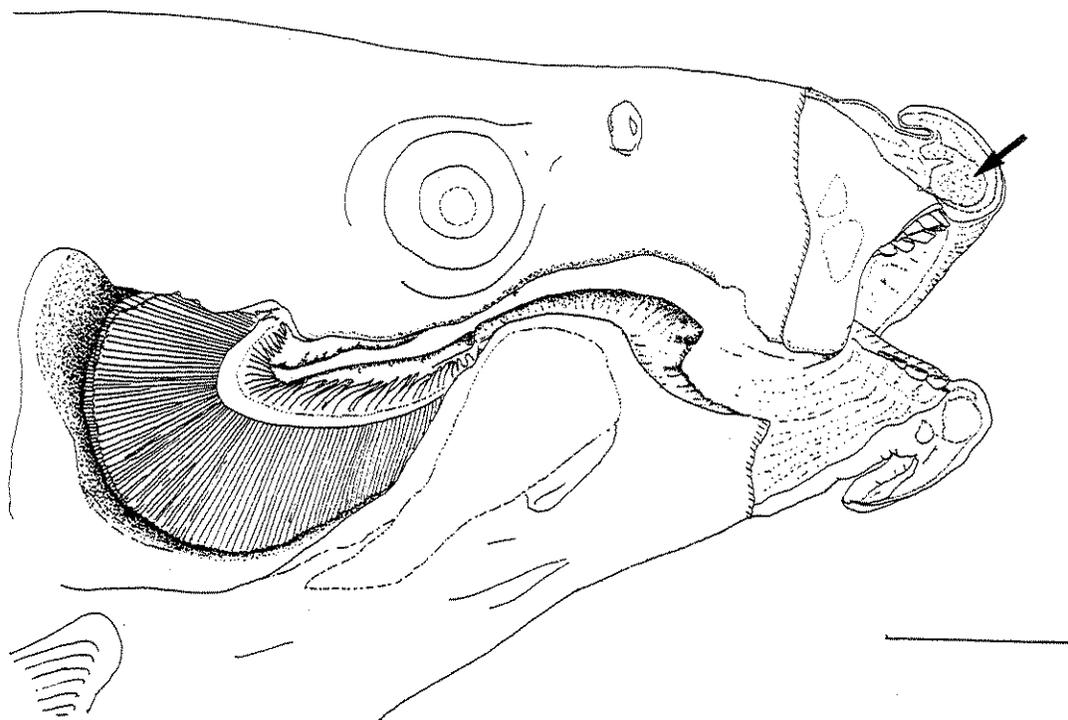


Figura 3.7. Perfil da região do focinho de *Leporellus vittatus* em corte sagital, mostrando os lábios espessados e o bolsão de tecido conjuntivo subjacente (seta). Escala = 10 mm.

Três espécies de anostomídeos apresentaram participação expressiva de esponjas na dieta. *Anostomus intermedius* e *Leporinus* sp. “PA” ingeriram pelo menos 90 % do volume de alimento na forma de fragmentos e gêmulas, ao passo que *L. tigrinus* consumiu 42 %. Novamente, uma análise detalhada revelou diferenças entre as dietas das três espécies. *Anostomus intermedius* consumiu pequenos fragmentos da esponja *Oncosclera navicella*, e *Leporinus* sp. “PA” alimentou-se das esponjas *O. navicella* e *Drulia cristata* em proporções semelhantes. *Oncosclera navicella* apresenta coloração esbranquiçada e consistência relativamente frágil, tendo sido encontrada principalmente nos interstícios de pedras e blocos nas corredeiras, eventualmente funcionando como material de adesão em conglomerados de seixos (Tavares & Volkmer Ribeiro, 1997; obs. pess.). Já *Drulia cristata*, uma esponja de coloração cinza escura, consistência muito rígida e superfície abrasiva, foi encontrada formando estruturas aproximadamente circulares aderidas à superfície de blocos rochosos, tanto nas faces superiores (expostas) como na face inferior (no teto de abrigos sob blocos).

Anostomus intermedius e *Leporinus* sp. “PA” foram observadas ocupando abrigos sob blocos rochosos nas corredeiras e em áreas marginais. A pouca luminosidade presente nesses ambientes, e a presença de lábios papilosos nas duas espécies, indicam que a detecção do alimento possa ser feita através de estímulos tácteis ou químicos, o que resta ser estudado. Entretanto, vários fatores podem estar relacionados à diferente utilização das esponjas como alimento por essas duas espécies. *Anostomus intermedius* permaneceu o tempo todo muito próximo do teto dos abrigos, onde forrageou constantemente em seqüências de três ou quatro mordiscos. *Leporinus* sp. “PA”, por sua vez, utilizou a parte baixa dos abrigos, mais próximo ao leito do rio, e forrageou com seqüências de três ou quatro mordidas vigorosas sobre o substrato rochoso. As mordidas eram tão vigorosas que o ruído dos dentes sendo raspados contra a superfície da rocha podia ser ouvido claramente durante as observações sob mergulho. O exame do aparelho bucal dessa espécie revelou a presença de dentes curtos e fortes, apoiados em um dentário aparentemente hipertrofiado (examinado através de radiografias) (Figura 3.8), o que pode propiciar a força necessária para a retirada de fragmentos da esponja *Drulia cristata*. Além disso, a diferença absoluta de tamanho entre as espécies (vide Anexo 3.1) possibilita que *Leporinus* sp. “PA” se alimente de esponjas maiores e mais resistentes, como *Drulia cristata*.

Leporinus tigrinus consumiu um menor volume relativo de esponjas, mas incluiu uma maior quantidade de gêmulas na dieta. Em dois dos quatro exemplares analisados, encontrei 120 e 54 gêmulas, representando um volume relativamente pequeno. Todavia, gêmulas são formas reprodutivas e de resistência desenvolvidas por esponjas, e acumulam uma quantidade de substâncias nutritivas bem maior do que o tecido estrutural da esponja (basicamente espongina e espículas silicosas; Barnes 1984). Assim, o menor volume representado pelas gêmulas provavelmente é compensado pelo maior valor nutritivo. Além disso, o grande número de gêmulas encontradas nesses dois estômagos indica que *Leporinus tigrinus* seleciona ativamente gêmulas durante o forrageamento. Volkmer Ribeiro & Grosser (1981) estudaram conteúdos estomacais de *Leporinus obtusidens* coletados no sul do Brasil, e encontraram espículas de pelo menos dez espécies de esponjas. A presença de espículas gemulares nos conteúdos alimentares daquela espécie de anostomídeo foi considerada pelos autores como evidência de ingestão intencional de gêmulas durante o forrageamento, o que reforça minhas observações para os anostomídeos do rio Xingu.

Além das diferenças notadas quanto aos tipos e partes das esponjas sendo ingeridas por esses anostomídeos, o micro-habitat utilizado por *L. tigrinus* também difere das duas outras espécies citadas. *Leporinus tigrinus* ocorre comumente em áreas de corredeiras rasas, onde forrageia entre as pedras pequenas e médias, e sobre o leito de seixos. Esse fato reforça a hipótese de ocorrência de partilha de recursos alimentares entre as espécies de anostomídeos, através da exploração de micro-habitats diferentes.

Briozoários representam um item raramente citado nas dietas de peixes de água doce (e.g., Volkmer Ribeiro & Grosser 1981; Goulding et al. 1988; Santos & Rosa 1998). No presente estudo, registrei a presença de fragmentos de colônias de briozoários em nove espécies de anostomídeos (além de um hemiodontídeo, e 12 espécies de loricariídeos – veja Capítulo 4 do presente estudo). Entretanto, este tipo de alimento só foi encontrado em abundância no conteúdo estomacal do único exemplar de *Sartor respectus* analisado.

Em um estudo envolvendo cerca de 400 espécies de peixes, Goulding et al. (1988) relataram a presença de briozoários coloniais no conteúdo alimentar de apenas dois exemplares de *Leporinus klausewitzi* coletados no rio Negro, o que indica pouca importância desses invertebrados nas cadeias tróficas de peixes de água doce amazônicos.

Todavia, o fato de fragmentos de briozoários terem sido encontrados em 22 espécies de peixes de corredeiras indica que sua importância possa ser maior do que as raras citações fazem supor, refletindo principalmente a precariedade de estudos em certos tipos de ambientes, como as corredeiras.

Sartor respectus frequentemente coabita abrigos sob blocos rochosos com indivíduos de *Anostomus intermedius*, *A. ternetzi* e *Synaptaemus cingulatus* nas corredeiras do rio Xingu. Apresenta dentição muito especializada, com a boca totalmente superior e um par de dentes sinfisianos extraordinariamente hipertrofiados (Figura 3.9), provavelmente utilizados como cinzel, destacando as colônias de briozoários aderidas ao substrato rochoso. Examinando o holótipo de *S. respectus*, Myers & Carvalho (1959) aventaram a possibilidade de que essa espécie se alimentasse junto ao fundo, com o corpo orientado verticalmente (com a cabeça em posição inferior), ou ainda de cabeça para baixo (com o ventre voltado para a superfície). Durante sessões de mergulhos nas corredeiras observei várias vezes indivíduos desta espécie forrageando com mordiscos simples no teto de abrigos rochosos (Figura 3.10), conforme postulado por Santos & Rosa (1998). A posição superior da boca, os lábios papilosos e os olhos localizados em posição baixa na cabeça indicam que estímulos tácteis e químicos possam estar envolvidos na localização do alimento, como citado anteriormente para *Anostomus intermedius* e *Leporinus* sp. "PA". O equívoco de Myers & Carvalho (1959) parece ter sido o resultado do descarte da hipótese mais simples, de que os peixes forrageariam sobre substratos adequadamente orientados, e não o contrário. Infelizmente, o pequeno número de exemplares coletados e sua raridade em coleções em todo o mundo impediram uma análise mais detalhada da dieta desta espécie.



Figura 3.8. Detalhe da região do focinho e dentes de *Leporinus* sp. "PA".



Figura 3.9. Detalhe da região do focinho de *Sartor respectus*. Note a extremidade dos dentes inferiores projetando-se para fora da boca.

As espécies classificadas como herbívoras consumiram basicamente algas, mas a análise cuidadosa novamente revela uma repartição fina dos recursos alimentares. *Anostomus ternetzi* e *Leporinus* sp. consumiram principalmente clorofíceas filamentosas (especialmente *Spirogyra* sp.), mas exploraram micro-habitats diferentes. Indivíduos de *Anostomus ternetzi* forragearam sobre superfícies verticais de blocos rochosos, incluindo as faces internas de fendas nas rochas. Mantendo uma postura inclinada em cerca de 45°, os peixes mordiscavam o periliton enquanto deslocavam-se ao longo da parede rochosa, de baixo para cima (Figura 3.10). Também observei (ocasionalmente) indivíduos dessa espécie forrageando junto ao teto de abrigos sob blocos, em companhia de indivíduos de *Sartor respectus*, *Anostomus intermedius* e *Synaptolaemus cingulatus*, confirmando a hipótese levantada por Santos & Rosa (1998) sobre o possível local de forrageamento para os pequenos anostomídeos de boca superior. A boca voltada para cima, e a postura muito inclinada adotada por essa espécie durante o forrageamento, permitem a exploração exclusiva (entre os anostomídeos) das faces internas das estreitas fendas nas pedras. Esse substrato também foi explorado como local de forrageamento por algumas espécies de loricariídeos durante o período noturno, resultando em uma segregação temporal entre essas espécies (veja Capítulo 4 do presente estudo).

Santos & Rosa (1998), estudando exemplares de *A. ternetzi* e *S. cingulatus* de 4 rios amazônicos, encontraram esponjas como principal alimento dessas espécies. Entretanto, algas sempre estiveram presentes na dieta de *A. ternetzi*, e constituíram o principal alimento em um dos locais amostrados (rio Uatumã). As diferenças observadas entre os resultados dos dois estudos provavelmente refletem variações na disponibilidade dos diversos tipos de alimento nos ambientes amostrados, embora a tática alimentar utilizada aparentemente seja mantida (poda de algas e cata de partículas alimentares).

Incluí neste capítulo uma discussão sobre *Hemiodus vorderwinkleri* (Hemiodontidae), devido à semelhança de forma, habitat e hábitos em relação aos anostomídeos estudados. *Hemiodus vorderwinkleri* consumiu principalmente cianofíceas (tufos de *Calothrix* sp.), ao passo que *Leporinus maculatus*, freqüentemente observado em grupos mistos com indivíduos da espécie anterior, consumiu proporções semelhantes de clorofíceas e cianofíceas. A predominância de cianofíceas na dieta de *H. vorderwinkleri* parece ser o resultado da exploração de um tipo específico de substrato, bem como de um

aparelho bucal especializado para o consumo de algas epilíticas. Indivíduos dessa espécie foram freqüentemente observados forrageando sobre pedras médias cobertas por sedimento e apoiadas diretamente sobre o leito arenoso. Lajes planas também foram exploradas, em áreas de correnteza moderada. Apenas a face superior das pedras era explorada, através de seqüências de múltiplas raspadas sobre o substrato, enquanto o corpo era mantido paralelo e muito próximo à superfície rochosa. Durante o forrageamento, grande quantidade de sedimento fino foi ingerida junto com as algas, conforme verificado através da análise de conteúdos estomacais.

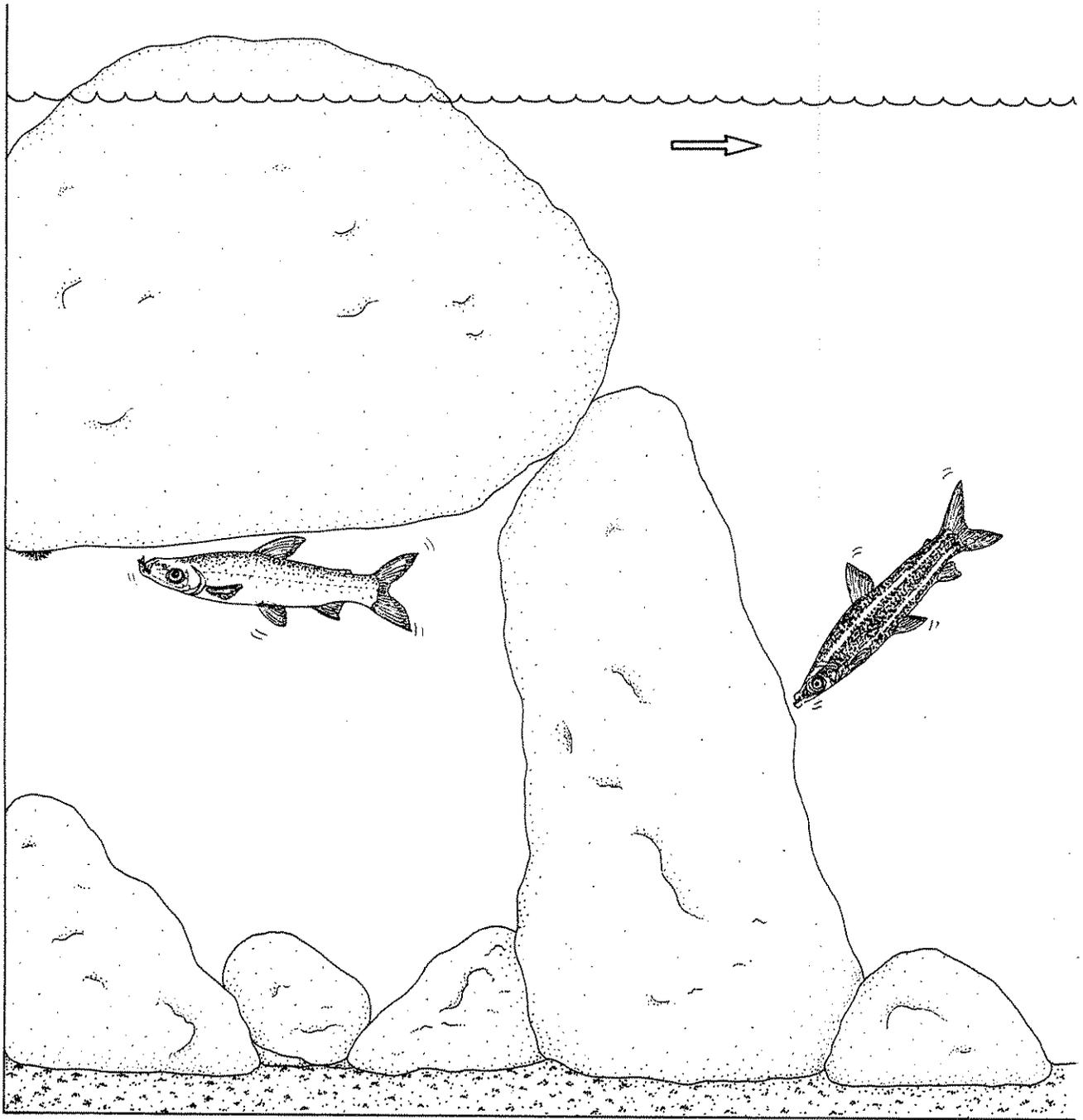


Figura 3.10. Representação esquemática do local de forrageamento e postura corporal de anostomídeos em meio a blocos rochosos. *Anostomus ternetzi* forrageando em parede vertical; *Sartor respectus* forrageando junto ao teto de abrigo sob blocos.

Hemiodus vorderwinkleri apresenta boca inferior e dentes multicuspidados, dispostos em uma série aproximadamente transversal nos pré-maxilares. Tal disposição de dentes, associada à postura adotada durante o forrageamento, provavelmente resulta em um eficiente pastejo de algas, mesmo as mais fortemente aderidas ao substrato, como *Calothrix*. O pastejo parece ser feito rente à rocha, pois encontrei muitas partículas de areia associadas aos tufo de algas ingeridos. Sob microscópio, verifiquei a existência de uma flora de diatomáceas epifíticas muito abundante e diversificada sobre os filamentos de *Calothrix*. Embora o volume de diatomáceas pareça ser relativamente pequeno em relação ao volume ocupado pelas cianofíceas, a contribuição nutricional destas algas epifíticas na dieta de *H. vorderwinkleri* não deve, a princípio, ser desconsiderada.

A presença de cianofíceas no conteúdo alimentar de *Leporinus maculatus* e a co-ocorrência com *H. vorderwinkleri* indica a possibilidade de competição por alimento entre essas espécies. Todavia, cianofíceas parecem constituir um recurso pouco explorado pela fauna de hábitos diurnos nas corredeiras, e não há indícios de que se trate de um recurso limitado no ambiente (q.v. Buck & Sazima 1995). Além disso, a morfologia do aparelho bucal das duas espécies indica a utilização de táticas alimentares diferentes. De fato, *L. maculatus* foi observada forrageando com mordiscos simples sobre o substrato rochoso, e parece explorar locais com menor acúmulo de sedimento.

A formação de grupos mistos entre essas duas espécies, observada diversas vezes durante os mergulhos, esteve restrita a situações onde indivíduos isolados ou em pequeno número se agregavam nas corredeiras. É provável que o agrupamento entre indivíduos das duas espécies, de forma e padrão de colorido muito semelhantes (Figura 3.11), seja uma estratégia para diminuição do risco individual de predação, comportamento descrito para vários grupos de peixes (e. g.; Pitcher 1986; Hixon 1991).

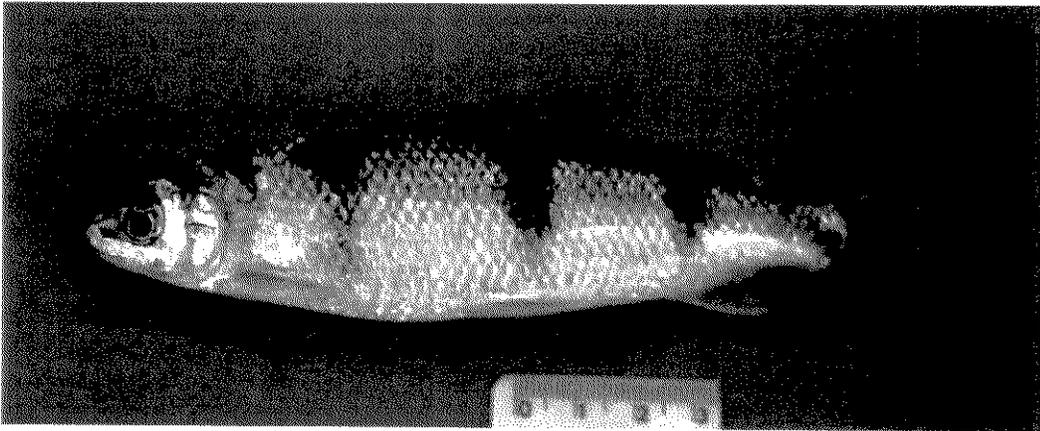
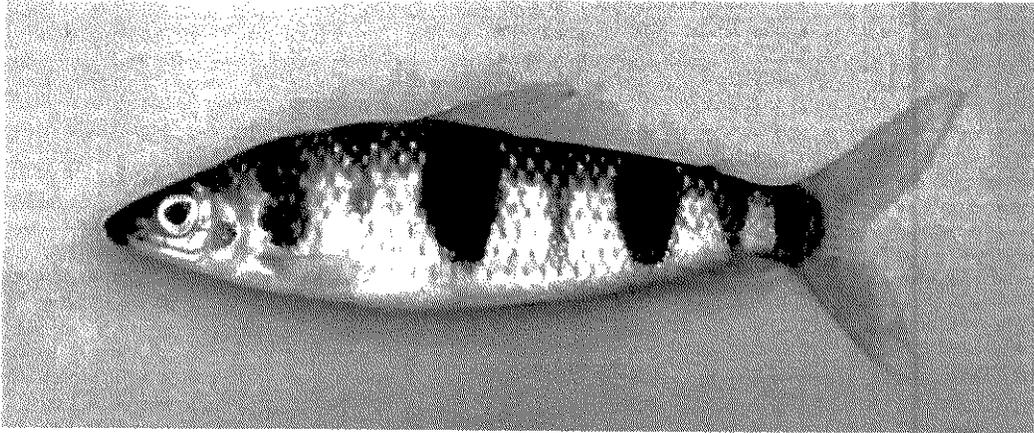


Figura 3.11. Exemplos de *Leporinus maculatus* (Anostomidae) (acima) e *Hemiodus vorderwinkleri* (Hemiodontidae), possível caso de associação mimética.

As associações de indivíduos juvenis de *Leporinus maculatus*, *L. tigrinus* e *L. desmotes* também pode representar um caso de mimetismo defensivo entre os anostomídeos de corredeiras do rio Xingu. Géry (1978) discutiu a possibilidade de existência de uma associação mimética do mesmo tipo entre *Leporinus fasciatus* e *L. desmotes*, da mesma forma que Klausewitz (1964) para o par formado por *L. fasciatus* e *Abramites microcephalus* (na realidade, *Leporinus desmotes*). Embora tais casos de mimetismo sejam plausíveis, há uma carência de informações obtidas através de observação direta no ambiente, em ambos os casos citados. Além disso, o padrão de colorido formado por barras escuras transversais parece representar uma característica plesiomórfica entre os Anostomidae, e espécies com esse padrão são comuns tanto na calha central como nos rios periféricos da bacia Amazônica (Garavello 1979). Assim, é possível que as associações observadas entre indivíduos com esse padrão de colorido sejam agregações ocasionais, motivadas simplesmente pelos hábitos gregários dos anostomídeos, conforme observado para outras espécies da família (obs. pess.).

Leporinus julii foi a única espécie a consumir um volume expressivo de podostemáceas (Fanerógamas), o que provavelmente reflete o uso intensivo das áreas mais turbulentas das corredeiras (onde há abundância dessas plantas) e a tática alimentar empregada (pastejo e poda). Além disso, esta espécie apresenta a boca totalmente inferior e guarnecida por dentes dispostos uns ao lado dos outros, formando uma fileira transversal (Figura 3.12). A proximidade da superfície ventral do corpo com o substrato durante o forrageamento, e a boca em posição inferior, parecem resultar em um pastejo eficiente, mesmo nas áreas de águas mais turbulentas das corredeiras. Além disso, *Leporinus julii* parece ter uma capacidade maior de flexão da parte anterior do corpo em direção ao substrato. Observei muitas vezes indivíduos dessa espécie flexionando nitidamente a cabeça e parte anterior do corpo durante o forrageamento, o que aparentemente facilitava a manutenção da orientação do corpo contra a correnteza. Nessas ocasiões, os indivíduos de *L. julii* aplicavam a boca sobre o substrato e desferiam várias seqüências de cinco ou seis raspadas no periliton, deslocando-se contra a correnteza.

Sazima (1980) descreve o comportamento de segurar-se às pedras durante o forrageamento para duas espécies de parodontídeos, o que auxiliaria na manutenção da posição espacial em locais de águas correntosas. Não observei esse comportamento para *L.*

julii, embora essa espécie utilize o apoio nas nadadeiras pélvicas e anal durante períodos de repouso nas corredeiras. Acredito que a forma hidrodinâmica do corpo e a postura adotada durante o forrageamento pelos indivíduos de *Leporinus julii* sejam suficientes para a manutenção da posição espacial nas corredeiras. Além disso, essa espécie forrageia principalmente sobre as superfícies amplas de grandes blocos rochosos, locais pouco propícios ao emprego do comportamento de agarramento.

As podostemáceas firmemente presas à rocha nessas áreas são exploradas por *Leporinus julii* de forma quase exclusiva entre os anostomídeos. Entretanto, a exploração dos bancos de podostemáceas como alimento também é especialmente importante para os pacus do gênero *Tometes* (Serrasalminidae), os quais se alimentam quase exclusivamente dessas plantas nas corredeiras do rio Xingu (obs. pess.). Em outros rios de águas rápidas, pacus também são considerados importantes consumidores de podostemáceas (*Mylesinus* spp.; Santos et al. 1984, 1997; Jégu et al. 1989).

Entre as espécies classificadas como onívoras, *Leporinus friderici* foi a que apresentou a dieta mais generalizada, o que se reflete na importância substancial de “outros” alimentos na dieta (40 % do volume). Essa espécie apresenta uma das mais amplas distribuições geográficas conhecidas para anostomídeos, sendo possível que duas ou mais formas estejam envolvidas (Renno et al. 1990). A ocupação de habitats tão distintos como áreas de várzeas, igarapés de floresta e trechos de corredeiras parece condizente com a adoção de uma dieta generalizada, com a exploração oportunista de uma abundância local ou sazonal de certos alimentos. O uso generalizado (pouco especializados) de recursos, tem sido associado a espécies com ampla distribuição geográfica (Levins 1968; Baker & Ross 1981), como no caso de *L. friderici*.

Leporinus sp. apresenta boca estreita e sub-terminal, com os dentes do pré-maxilar inclinados para a frente (Figura 3.12). Consumiu principalmente insetos, algas clorofíceas e um pequeno volume de podostemáceas, e foi uma das espécies mais frequentes nas áreas turbulentas, formando eventualmente grupos mistos com *Leporinus julii*. Entretanto, *Leporinus* sp. empregou seqüências de forrageamento mais curtas do que *L. julii*, consistindo em apenas dois ou três mordiscos sobre o periliton. As características do aparelho bucal de *Leporinus* sp., em vários aspectos intermediárias entre as especializações exibidas por *L. julii* (boca inferior e dentição raspadora) e as generalizadas das outras

espécies (boca terminal e dentição “catadora”) provavelmente contribuem para a onivoria nesta espécie. Neste caso, a onivoria parece refletir um passo intermediário na síndrome de especializações relacionadas à utilização plena dos recursos alimentares encontrados nos trechos mais turbulentos das corredeiras.

De modo geral, as diferenças e semelhanças nas dietas das espécies de anostomídeos analisadas refletem a exploração de micro-habitats específicos e a utilização de estruturas e táticas alimentares especializadas. A forte dependência dos alimentos oriundos do periliton (algas, podostemáceas e invertebrados associados) também é especialmente evidente, indicando a existência de relações tróficas complexas nos ambientes de corredeiras. A distribuição em mosaico das áreas de corredeiras ao longo do rio, e a forte associação de muitas espécies com trechos pedregosos e turbulentos, podem significar uma maior vulnerabilidade à perturbações ambientais, especialmente as alterações generalizadas provocadas pela construção de usinas hidrelétricas.

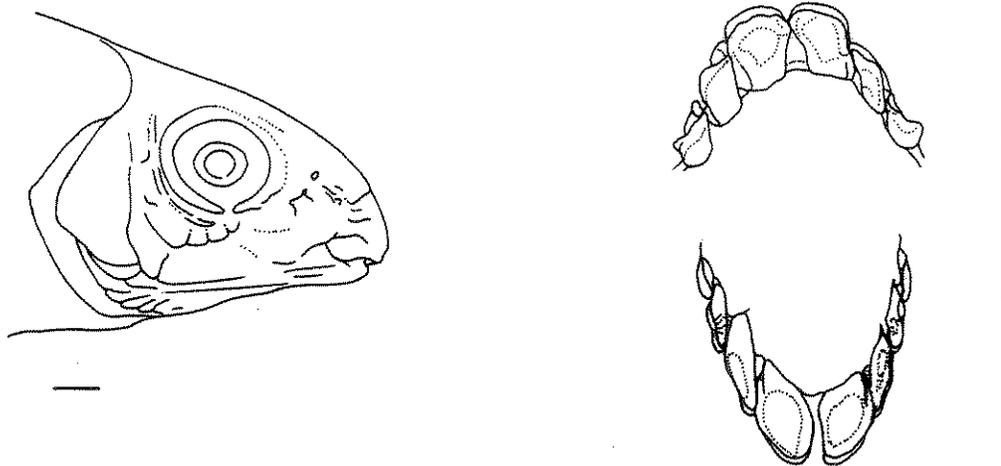
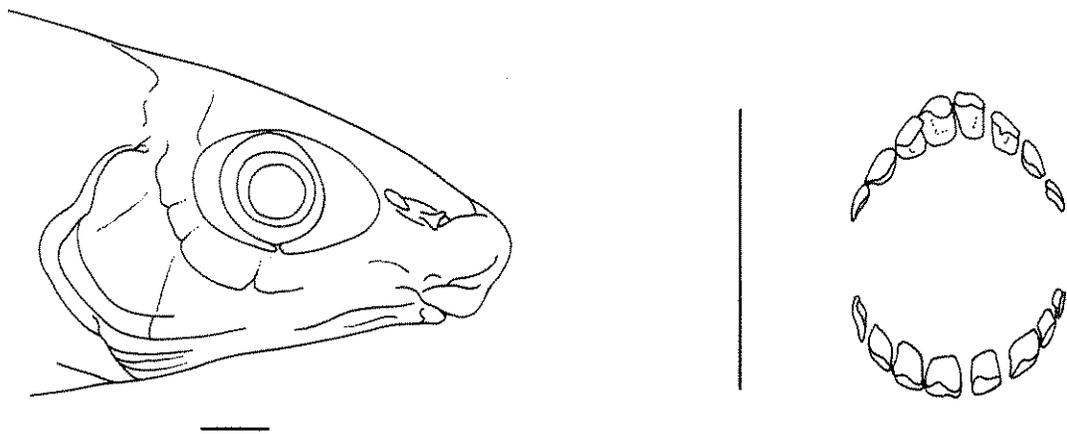


Figura 3.12. Posição da boca e detalhe da dentição (vista frontal) de *Leporinus julii* (acima) e *Leporinus* sp. (abaixo). Escala = 2 mm.

Características ecomorfológicas e a ocupação de micro-habitats nas corredeiras

Os resultados do estudo ecomorfológico das espécies de Anostomidae contribuíram para a elucidação das relações entre as características morfológicas das espécies e a utilização de micro-habitats nas corredeiras, especialmente as estratégias e soluções relacionadas à ocupação de ambientes sob correnteza forte e turbulenta.

Uma das soluções mais óbvias relacionadas à ocupação de ambientes submetidos à forte correnteza talvez seja o incremento na capacidade natatória. A manutenção da posição espacial e o acesso aos recursos demandam uma grande capacidade de nadar ativamente contra a correnteza, implicando em gasto energético considerável (e. g., Webb 1989; Peake et al. 1997). Nas corredeiras do Xingu, *Leporellus vittatus* foi a espécie de anostomídeo com características ecomorfológicas mais evidentes relacionadas a uma alta capacidade natatória. Essa espécie possui corpo fusiforme, pedúnculo caudal longo, e um alto valor para a razão de configuração da nadadeira caudal, características típicas de nadadores ativos e eficientes (Watson & Balon 1984). As táticas alimentares empregadas por indivíduos dessa espécie incluíram o forrageamento nas faces laterais de blocos rochosos expostos à forte correnteza, a qual demanda uma grande capacidade de natação contra a correnteza. Dessa forma, parece haver uma correspondência entre as características morfológicas e comportamentais exibidas por essa espécie, permitindo a ocupação de ambientes com correnteza forte e turbulenta.

A necessidade de natação ativa contra a correnteza durante o forrageamento também foi observada em outros anostomídeos, principalmente *Leporinus julii* e *Leporinus sp.*. Embora não apresentem características ecomorfológicas tão evidentes como *Leporellus vittatus*, essas espécies também ocuparam áreas de corredeiras submetidas a correnteza forte e turbulenta. A característica morfológica comum às duas espécies foi a posição sub-terminal da boca, mais acentuada em *L. julii*. A ocupação das corredeiras por essas espécies envolveu soluções ligeiramente diferentes, mas aparentemente igualmente eficazes. *Leporinus julii* possui corpo baixo e fusiforme, região ventral aplanada e nadadeiras pares com inserção horizontal. A tática alimentar utilizada é o pastejo no periliton, exercido durante o deslocamento contra a correnteza, e mantendo a superfície ventral do corpo em estreita proximidade com o substrato. A posição inferior da boca

possibilita o forrageamento sem a necessidade de alteração da postura do corpo em relação ao fluxo d'água, permitindo a exploração de áreas expostas à forte correnteza.

Leporinus sp. possui boca estreita e em posição subterminal, empregando principalmente a poda de algas e a cata de invertebrados durante o forrageamento. Essa espécie apresenta características ecomorfológicas intermediárias entre as espécies mais fortemente reofílicas (como *L. julii* e *Leporellus vittatus*), e aquelas de hábitos mais generalistas (como *Leporinus friderici* e *L. maculatus*, por exemplo). Nesse caso, a morfologia intermediária se reflete na forma de ocupação dos trechos mais correntosos e turbulentos do rio. Diferentemente de *L. julii* e *Leporellus vittatus*, que ocupam locais permanentemente expostos à forte correnteza, *Leporinus* sp. explora principalmente os espaços entre as pedras do fundo, onde a velocidade da correnteza é menor. A capacidade diferencial de exploração dos ambientes mais turbulentos provavelmente constitui uma forma de redução da competição potencial por alimento entre essas espécies, de modo análogo ao observado por Sazima (1980) para duas espécies de *Apareiodon* (Parodontidae) em um rio do sudeste do Brasil.

Casatti & Castro (1998) descrevem uma aparente segregação espacial por classes de tamanho entre indivíduos de *Apareiodon* cf. *ibitiensis* em uma corredeira do rio São Francisco. Naquele ambiente, indivíduos menores ocupam as áreas próximas à margem com correnteza mais fraca, enquanto indivíduos adultos permanecem nos trechos mais correntosos. Tal segregação pode estar relacionada a uma capacidade natatória diferencial entre os peixes jovens e adultos, ou representar também uma forma de redução da competição potencial por alimento (cf. Sazima 1980). Casatti & Castro também relatam a ocorrência de encontros agonísticos envolvendo parodontídeos nas corredeiras do rio São Francisco, onde indivíduos de *Parodon hilarii* expulsam indivíduos de *Apareiodon* cf. *ibitiensis* de sítios de alimentação. Nas corredeiras do rio Xingu, observei diversas vezes indivíduos de *Leporinus tigrinus* expulsando outros anostomídeos (*Leporinus* sp., *L. julii* e *Leporellus vittatus*) de sítios de alimentação, investindo vigorosamente e mordiscando os flancos e nadadeiras dos invasores, especialmente em experimentos de oferta de alimento no ambiente. Este tipo de comportamento indica a possibilidade de ocorrência de competição por alimento entre os anostomídeos das corredeiras, talvez atenuada pela ocupação diferencial de habitats e utilização de diferentes táticas alimentares.

Sartor respectus representa uma situação semelhante à exibida por *Leporinus* sp., mas envolvendo um conjunto diferente de características. Essa espécie exibiu características ecomorfológicas gerais intermediárias, distinguindo-se das demais principalmente pela posição totalmente superior da boca. Embora boca superior seja freqüentemente relacionada ao consumo de alimento junto à superfície, neste caso o local de forrageamento é a face inferior de grandes blocos rochosos. A boca superior indica, portanto, apenas a posição do alimento em relação ao peixe (cf. Watson & Balon 1984), e não o estrato ocupado na coluna d'água.

As duas espécies de *Anostomus* também exibiram características ecomorfológicas coerentes com o comportamento observado durante as sessões de mergulho. O corpo fortemente comprimido e as nadadeiras com áreas relativas menores provavelmente estão relacionados à utilização dos espaços estreitos entre as pedras e blocos, onde essas espécies forrageiam e buscam abrigo. A baixa velocidade da correnteza nesses locais explica as áreas reduzidas das nadadeiras, cuja função mais importante provavelmente seja a de auxiliar nas manobras durante a movimentação entre as pedras. A utilização de micro-habitats abrigados da ação direta da correnteza constitui uma outra solução relacionada à ocupação de corredeiras por várias espécies de peixes (e.g., Page & Swofford 1984).

Leporinus sp. "PA" apresenta uma estratégia análoga à exibida pelas espécies de *Anostomus* citadas. Essa espécie também utiliza locais abrigados em meio às corredeiras, mas explora espaços maiores sob grandes blocos rochosos. O corpo relativamente alto e estreito também deve estar relacionado à necessidade de manobras entre as pedras durante o forrageamento. Esse anostomídeo apresentou os maiores valores relativos de tamanho da cabeça e dimensões da boca (altura e largura), provavelmente relacionados à dieta baseada no consumo de esponjas de consistência muito dura. O maior tamanho da cabeça pode estar relacionado a modificações na estrutura óssea e muscular do aparelho bucal, compondo uma especialização morfológica ligada ao consumo de alimentos duros (e. g., Turingan 1994). Um exame preliminar de radiografias de um exemplar dessa espécie indica a existência de uma hipertrofia do dentário, o que resta ser melhor estudado.

Quatro outras espécies apresentaram características ecomorfológicas semelhantes entre si, e intermediárias em relação aos extremos representados por *Leporellus vittatus* e *Anostomus* spp.. A ausência de especializações ecomorfológicas evidentes implica na

necessidade do emprego de estratégias comportamentais específicas, que permitam a ocupação das áreas de corredeiras (Webb et al. 1996). No caso de *Leporinus desmotes*, *L. maculatus*, *L. tigrinus* e *Leporinus* sp. “verde”, a estratégia consiste na utilização dos bolsões com correnteza fraca formados a jusante dos grandes blocos de pedra. Acredito que este tipo de estratégia ocorra principalmente durante a vazante, quando o canal principal do rio se divide em meio ao grande número de blocos e ilhas de pedra que afloram com a seca, criando uma maior diversidade de habitats (cf. Gido et al. 1997). Esse fenômeno sazonal provavelmente resulta na formação de um maior número de refúgios, permitindo o uso oportunista das corredeiras por muitas espécies de peixes.

As características morfológicas e comportamentais das espécies e a utilização diferencial de micro-habitats, aparentemente resultam em uma partilha de recursos, que permite a coexistência de um grande número de espécies nas corredeiras. Diferente da maioria dos estudos realizados em outros tipos de ambientes de água doce sul-americanos (principalmente riachos; mas veja Casatti & Castro 1998), as cadeias tróficas nas corredeiras revelaram-se baseadas na utilização de alimentos de origem autóctone, ao menos durante o período de vazante e seca do rio. Embora eu não tenha informações detalhadas sobre o uso dos recursos durante a enchente e cheia, acredito que a expansão do ambiente aquático e conseqüente inundação de áreas de floresta possa produzir mudanças importantes nas relações tróficas, ao acrescentar material de origem alóctone ao sistema. Entretanto, obtive evidências de que pelo menos uma parte da ictiofauna de corredeiras não abandona os locais ocupados durante a vazante, o que indica a possibilidade de existência de diferenças importantes na dinâmica sazonal de uso dos recursos entre sub-conjuntos ictiofaunísticos de um mesmo rio.

Anexo 3.1. Relação das espécies de Anostomidae incluídas nas análises ecomorfológicas, com os respectivos números de exemplares (n), amplitudes de comprimento-padrão (CP, mm) e valores médios para os atributos ecomorfológicos. Para descrição dos atributos e siglas para as espécies vide a seção de Material e Métodos.

espécie	Anostomus <i>intermedius</i>	Anostomus <i>ternezi</i>	Leporinus <i>brunneus</i>	Leporinus <i>desmotes</i>	Leporinus <i>friderici</i>	Leporinus <i>julii</i>	Leporinus <i>maculatus</i>	Leporinus sp. "PA"	Leporinus sp.	Leporinus <i>tigrinus</i>	Leporinus sp. "verde"	Lepprellius <i>vitatus</i>	Sartor <i>respectus</i>
n	3	5	5	6	6	13	12	2	8	15	13	11	2
CP	46 - 92	36 - 68	155 - 188	75 - 174	116 - 184	96 - 174	81 - 124	157 - 205	62 - 93	65 - 151	88 - 280	141 - 234	68 - 112
IC	1,250	1,240	1,119	1,235	1,166	1,121	1,229	1,227	1,208	1,210	1,230	1,142	1,200
AR	0,662	0,567	0,682	0,707	0,741	0,679	0,694	0,796	0,691	0,708	0,733	0,719	0,674
CRPe	0,512	0,460	0,598	0,540	0,579	0,573	0,512	0,607	0,560	0,562	0,558	0,673	0,619
ICPe	2,772	7,422	1,316	1,695	1,336	1,407	1,569	1,516	1,679	1,471	1,535	1,356	1,958
IAY	0,744	0,651	0,773	0,743	0,799	0,746	0,730	0,785	0,728	0,741	0,792	0,801	0,739
ARNd	0,668	0,618	0,685	0,695	0,727	0,697	0,687	0,716	0,682	0,686	0,732	0,690	0,685
ARNpt	0,579	0,481	0,623	0,622	0,652	0,649	0,607	0,653	0,629	0,624	0,641	0,665	0,616
ARNpy	0,596	0,554	0,644	0,646	0,672	0,661	0,631	0,670	0,635	0,638	0,664	0,653	0,630
ARNc	0,748	0,708	0,794	0,781	0,801	0,798	0,782	0,797	0,792	0,780	0,818	0,792	0,781
RCNpt	0,863	1,447	1,186	1,200	1,116	1,152	1,217	1,102	1,150	1,153	1,153	1,141	1,190
RCNc	0,747	0,634	0,943	0,920	0,991	0,975	0,928	0,976	0,834	0,929	0,975	0,993	0,862
CRCa	0,682	0,646	0,723	0,700	0,734	0,681	0,691	0,758	0,681	0,704	0,718	0,742	0,710
PO	0,728	0,610	0,857	0,736	0,800	0,800	0,751	0,797	0,769	0,754	0,799	0,866	0,711
LRB	0,286	0,145	0,438	0,341	0,457	0,372	0,337	0,482	0,287	0,351	0,380	0,433	0,332
ARB	0,263	0,211	0,426	0,359	0,447	0,377	0,356	0,479	0,313	0,380	0,392	0,465	0,341
RCB	0,864	1,051	0,971	1,054	0,981	1,032	1,055	0,990	1,093	1,095	1,062	1,077	1,026
OB	-0,214	-0,457	0,196	0,241	0,196	0,388	0,196	0,068	0,302	0,229	0,196	0,248	-1,757

Capítulo 4

História natural dos loricariídeos das corredeiras do rio Xingu (Siluriformes: Loricariidae)

Resumo

No presente trabalho apresento os resultados de um estudo sobre a história natural de 20 espécies de loricariídeos, realizado em áreas de corredeiras do rio Xingu, na região de Altamira, Pará. Utilizando técnicas de mergulho livre, observei a distribuição espacial, ritmo de atividade, micro-habitats e tipos abrigos diurnos. Estudei a dieta de 20 espécies, a partir da análise de conteúdos estomacais de exemplares preservados. *Baryancistrus* sp. “amarelo” foi a espécie mais frequentemente observada, seguida de *Oligancistrus punctatissimus*, *Pseudancistrus* cf. *barbatus* e *Oligancistrus* sp.. Sete espécies apresentaram diferenças significativas na ocupação de quatro tipos de abrigos diurnos. A principal tática alimentar empregada pelos loricariídeos foi o pastejo, retirando algas e partículas fracamente assentadas no periliton. O alimento mais frequente entre as espécies foi diatomáceas, com 90 % de ocorrência. Outros alimentos consumidos incluíram algas clorofíceas filamentosas, fragmentos vegetais, briozoários, insetos aquáticos, cianofíceas, microcrustáceos e esponjas. Quinze espécies foram consideradas como herbívoras, três espécies (*Peckoltia vittata*, *Hypancistrus zebra* e *Oligancistrus punctatissimus*) foram consideradas como onívoras, e duas (*Scobinancistrus aureatus* e *S.* cf. *pariolispos*) foram classificadas como carnívoras. Espécies com dieta baseada em alimentos de origem animal apresentaram menor comprimento relativo do tubo digestivo, ao passo que espécies iliófagas exibiram valores mais altos. O estudo da dentição dos loricariídeos evidenciou a existência de uma grande variedade na disposição, número e forma dos dentes. O tipo de dentição e os tipos de alimento consumidos pelas espécies consideradas carnívoras indicam o emprego de uma tática alimentar do tipo raspador/catador. Por outro lado, características morfológicas e da dieta de *Ancistrus ranunculus* indicam a utilização de filtração como

tática alimentar. Estes fatos representam novidades entre os loricariídeos, e demonstram a variedade de hábitos e estratégias alimentares entre essas espécies de Siluriformes das corredeiras.

Abstract

In this paper I present the results from a study of natural history of 20 loricariid catfish species, conducted in riffles of the Xingu River, near Altamira, Pará State. During snorkeling sessions I registered the catfishes's spatial distribution, activity pattern, microhabitat characteristics and type of diurnal shelters. I studied the diet of 20 species by stomach contents analysis of preserved specimens. *Baryancistrus* sp. "amarelo" was the most frequently observed species, followed by *Oligancistrus punctatissimus*, *Pseudancistrus* cf. *barbatus* and *Oligancistrus* sp.. Seven species showed statistically significant differences in the use of four shelter types. The main feeding tactic employed was grazing over rock surface, browsing algae and other food items off the periliton. Diatoms were the most frequent food items, with 90 % of occurrence. Other food items were filamentous green algae, plant remains, bryozoans, aquatic insects, blue-green algae, microcrustaceans, and pieces of sponges. Fifteen species were considered herbivorous, three species (*Peckoltia vittata*, *Hypancistrus zebra* and *Oligancistrus punctatissimus*) were considered as omnivorous, and two species (*Scobinancistrus aureatus* and *S.* cf. *pariolispos*) were regarded as carnivorous. Species with carnivorous feeding habits showed smaller relative gut length values whereas iliophagous species had higher values. The loricariids showed a variety of teeth shape, number and arrangement. The association of information on teeth shape and food items consumed by the carnivorous species indicated a scrapper-picker feeding tactic. On the other hand the association of morphological characteristics and diet data indicated the possible use of suspension-feeding by *Ancistrus ranunculus*. These feeding tactics were unrecorded for loricariids and show the diversity of feeding habits of these Siluriform species in riffle areas.

Introdução

A família Loricariidae inclui cerca de 600 espécies de Siluriformes de distribuição exclusivamente Neotropical, distribuídas entre o Panamá e o Uruguai (Isbrücker 1980). Habitam diversos tipos de ambientes aquáticos, incluindo pequenos lagos hipóxicos, riachos e trechos profundos de grandes rios (Burgess 1989; obs, pess.). Apresentam um conjunto de características morfológicas que incluem o corpo coberto de placas ósseas munidas de odontodes, boca ventral e suctorial, e dentes bífidos com cúspides assimétricas (Burgess 1989). Como grupo, os loricariídeos são considerados conservativos quanto à morfologia geral, embora apresentem especializações tróficas e diversidade morfológica suficientes para a definição de sub-famílias e grupos de espécies (Pinna 1998).

De acordo com a filogenia proposta para os Loricarioidea (Pinna 1992), pode-se supor que os loricariídeos tenham evoluído a partir de um estoque ancestral de bagres habitantes de áreas de águas correntosas. A diversidade de espécies encontradas em trechos de corredeiras em certos rios amazônicos pode ser muito alta, com até 20 espécies coabitando trechos de rios relativamente curtos (obs. pess.). Por apresentarem hábitos noturnos e criptobióticos, frequentemente têm sua importância subestimada nos ambientes. Coletas realizadas com ictiotóxico (rotenona) em vários rios amazônicos têm demonstrado que a abundância e a biomassa de loricariídeos em corredeiras podem ser muito altas, constituindo uma das porções dominantes da ictiofauna nesses locais (obs. pess.)

Quanto à dieta das espécies, os loricariídeos têm sido generalizadamente citados como detritívoros/iliófagos (e.g., Burgess 1989; Ferraris 1994, Catella & Petreire 1996; Casatti & Castro 1998) ou herbívoros (Power 1984a, b; Buck & Sazima 1995). Talvez isso se explique pela dificuldade de identificar itens diminutos encontrados nos conteúdos estomacais das poucas espécies analisadas, ou seja resultado de suposições baseadas na observação da estrutura do aparelho bucal e dentes de poucas espécies. Entretanto, deve-se notar que algumas espécies de loricariídeos de hábitos detritívoros são comuns e muito abundantes em áreas de várzea da Amazônia Central (principalmente *Liposarcus* spp.), onde representam uma importante parcela dos desembarques da pesca artesanal e comercial (Petreire 1978; Goulding 1980).

Informações sobre história natural e ecologia da grande maioria das espécies de loricariídeos são escassas ou inexistentes. Poucos estudos incluem informações sobre o comportamento no ambiente natural (Power, 1983, 1984a, b, 1990; Power et al. 1989; Sabino & Castro 1990 ; Buck & Sazima 1995; Sabino & Zuanon, 1998; Casatti & Castro 1998), os quais referem-se a riachos de pequeno porte, envolvendo no máximo cinco espécies.

Durante uma expedição ao rio Xingu realizada em 1990 tive a oportunidade de observar e coletar pelo menos 20 espécies de loricariídeos, sendo que alguns locais abrigavam até 10 espécies coabitando trechos restritos do rio. A diversidade de formas e tamanhos, bem como os diversos tipos de dentição apresentados por essas espécies indicavam a possibilidade de ocorrência de partilha de recursos , com o uso de micro-habitats específicos e táticas alimentares diferenciadas. Além disso, observações realizadas durante as fases iniciais dos trabalhos de campo indicavam a possibilidade de haver uma preferência de algumas espécies de loricariídeos por abrigos com características específicas (forma, tamanho, localização). O uso de abrigos diurnos com características específicas pelas espécies poderia constituir uma forma ainda mais refinada de partilha do espaço, incluindo a dimensão temporal na utilização dos diversos micro-habitats. Estudos realizados em recifes de corais demonstraram que peixes selecionam abrigos na forma de cavidades que se ajustam às dimensões do corpo, o que minimizaria os riscos de predação dentro dos abrigos. Além disso, parece haver uma disponibilidade limitada de abrigos adequados nos recifes, o que motivaria a existência de defesa de abrigos e competição por esse tipo de recurso (e.g., Hixon 1991).

Entre setembro de 1996 e outubro de 1997 realizei um estudo sobre a história natural e ecologia de peixes de corredeiras de um trecho do Rio Xingu nas cercanias da cidade de Altamira, Pará, com uso de observação direta durante mergulho livre. No presente estudo apresento resultados referentes a um conjunto de 20 espécies de loricariídeos, incluindo informações sobre distribuição espacial, micro-hábitas, padrões de atividade, dieta e uso de abrigos diurnos. Da mesma forma que nos dois capítulos anteriores, o objetivo geral foi averiguar como as diferentes espécies exploram o ambiente de corredeiras, e quais as principais especializações morfológicas e comportamentais relacionadas à ocupação de ambientes de águas rápidas e turbulentas.

Material e Métodos

Observação e amostragem

A metodologia utilizada para observação dos loricariídeos durante os mergulhos seguiu o protocolo descrito no Capítulo 1 para a ictiofauna de corredeiras. Entretanto, devido aos hábitos criptobióticos exibidos pela maioria das espécies de loricariídeos durante o período diurno, o registro das espécies nas corredeiras baseou-se em grande parte na procura ativa de indivíduos em locais considerados abrigos potenciais. A frequência de ocorrência de indivíduos de cada espécie por tipo de abrigo propiciou uma análise específica de preferência por abrigos, descrita em detalhes mais à frente.

Para obter uma idéia da distribuição e abundância relativa das espécies de loricariídeos nas corredeiras, computei a frequência de ocorrência (%) de cada espécie em relação ao total de observações de loricariídeos nas 14 áreas estudadas. Embora os resultados dessa análise não forneçam informações precisas sobre densidade de indivíduos por área ou biomassa, eles fornecem uma noção básica sobre a abundância relativa dos loricariídeos nas corredeiras estudadas.

Ao longo da seção de resultados, farei referência às espécies através das seguintes siglas: Anra = *Ancistrus ranunculus*; Ansp = *Ancistrus* sp.; Baab = *Baryancistrus* sp. “aba”; Baam = *Baryancistrus* sp. “amarelo”; Bani = *Baryancistrus* aff. *niveatus*; Haze = *Hypancistrus zebra*; Hptr = *Hopliancistrus tricornis*; Hyem = *Hypostomus* aff. *emarginatus*; Hysp = *Hypostomus* sp.; Lche = *Leporacanthicus heterodon*; Losp = Loricariinae sp.; Mlsp = *Microlepidogaster* sp.; Olpu = *Oligancistrus punctatissimus*; Olsp = *Oligancistrus* sp.; Pani = *Panaque* aff. *nigrolineatus*; Pcsp = *Pseudacanthicus* sp.; Pesp = *Peckoltia* sp.; Pevi = *Peckoltia vittata*; Pes2 = *Peckoltia* sp. 2; Prau = *Parancistrus* cf. *aurantiacus*; Prsp = *Parancistrus* sp.; Psba = *Pseudancistrus* cf. *barbatus*; Scau = *Scobinancistrus aureatus*; Scpa = *Scobinancistrus* cf. *pariolispos*; Spsp = *Spectracanthicus* sp.

Abrigos diurnos: observação e análise

O registro da presença das espécies durante as sessões de observação diurnas foi feito principalmente com uso da inspeção de abrigos potenciais no substrato. Após observações preliminares, observei que os abrigos utilizados pelas diversas espécies de loricariídeos poderiam ser classificados em quatro tipos básicos: **abrigos sob blocos** (AB), caracterizados como espaços amplos formados pela sobreposição de grandes blocos rochosos; **fendas verticais** (FV), constituídas por espaços estreitos em blocos rochosos, produzidos pela fratura de blocos em um plano aproximadamente vertical; **locas circulares** (LC), espaços de formato tubular e entrada mais ou menos circular, de profundidade variável, presentes em blocos rochosos e em conglomerados de seixos; e **pedras pequenas e médias apoiadas sobre o substrato** (PP), constituídos pelos espaços pequenos e estreitos sob pedras apoiadas diretamente sobre o substrato.

Realizei as tomadas de dados sobre tipos de abrigos utilizados por loricariídeos durante sessões específicas de mergulho, bem como durante sessões gerais de observação *ad libitum*. Procurei checar o maior número possível de abrigos potenciais nas corredeiras, e para cada abrigo ocupado encontrado registrei o tipo de abrigo, a(s) espécie(s) presente(s), o número de exemplares, e o tamanho dos exemplares (pequeno, médio ou grande, de acordo com a espécie).

Analisei a hipótese de existência de preferência por tipos de abrigos através da aplicação do teste *G* (Zar 1984). Selecionei para análise sete espécies, utilizando como critério a existência de pelo menos 20 observações por espécie. A escolha de 20 como número mínimo baseou-se na ocorrência de uma média hipotética de cinco observações por categoria, valor considerado mínimo para a aplicação de testes do tipo χ^2 .

Dieta

Estudei os conteúdos estomacais de 20 espécies de loricariídeos, a partir de exemplares preservados em formalina 10 % e conservados em álcool 70 %. Retirei o tubo digestivo através de uma incisão na região ventral dos peixes. Analisei dois ou três conteúdos de cada espécie, devido ao pouco tempo disponível e à carência de exemplares

de algumas espécies. Quando o estômago encontrava-se vazio, analisei uma sub-amostra do conteúdo do terço anterior do intestino.

O conteúdo digestivo foi inicialmente examinado sob microscópio estereoscópico (aumento= 40x), para identificação de itens macroscópicos. Os invertebrados encontrados foram contados e identificados por classe, ordem e, eventualmente, família. Para a análise dos resultados, tais invertebrados foram classificados em cinco categorias de abundância:

- 1 = *ocorrência* (1 exemplar por amostra);
- 2 = *ocasional* (2 a 5 exemplares/amostra);
- 3 = *comum* (6 a 10 exemplares/amostra);
- 4 = *abundante* (11 a 20 exemplares/amostra); e
- 5 = *muito abundante* (mais de 20 exemplares/amostra).

Posteriormente, amostras do conteúdo digestivo foram analisadas sob microscópio binocular (aumento= 400x). Devido à dificuldade de quantificar a participação de itens microscópicos na dieta (especialmente algas unicelulares), optei por classificar também as algas em categorias de abundância, de acordo com a frequência de observação nas lâminas preparadas. De modo análogo ao procedimento utilizado para os invertebrados, classifiquei as algas em cinco categorias de abundância:

- 1 = *ocorrência* (uma observação por lâmina);
- 2 = *ocasional* (poucas observações por lâmina; presente em campos dispersos ou alternados);
- 3 = *comum* (presente em quase todos os campos, mas em pequeno número);
- 4 = *abundante* (presente na maioria dos campos examinados, em bom número); e
- 5 = *muito abundante* (presente em todos os campos examinados, sempre em grande número – dominante).

Os resultados foram expressos em valores de abundância média de cada categoria de alimento na dieta das espécies. É importante salientar que, apesar de haver uma correspondência entre as categorias de abundância utilizadas para invertebrados e algas, elas não são diretamente comparáveis. O uso de categorias de abundância visou a permitir uma comparação da participação relativa das diversas categorias de itens alimentares na dieta das espécies, bem como a importância relativa de certas categorias em comparações interespecíficas.

Após a triagem e identificação de todas as amostras, agrupei os alimentos encontrados em 13 categorias: seis abrangendo itens de origem vegetal, seis reunindo itens de origem animal, e uma categoria geral para itens de frequência muito baixa (“outros”). As categorias criadas e os tipos de itens incluídos foram:

- algas clorofíceas filamentosas (**cloF**), incluindo *Spirogyra* e *Oedogonium*;
- diatomáceas unicelulares (**diaU**) de muitas espécies;
- diatomáceas pluricelulares (**diaF**), quase exclusivamente composta por duas espécies de *Melosira*;
- cianofíceas filamentosas (**ciaF**), incluindo *Anabaena*, *Lyngbia* e tufo de *Calothrix*;
- fragmentos de Podostemáceas (**pod**), principalmente *Mourera* sp.;
- fragmentos de vegetais superiores (**fve**), contendo fragmentos diminutos de folhas, pequenos pedaços de casca e ramos finos;
- bryozoários (**bry**), identificado tentativamente como *Hyslopia* sp.;
- moluscos bivalves (**biv**) não identificados;
- fragmentos e gêmulas de esponjas (**esp**) de duas espécies: *Oncosclera navicella* e *Drulia cristata*;
- micro-crustáceos (**cru**), incluindo Ostracoda, Copepoda e Cladocera;
- ácaros aquáticos (**aca**), principalmente da família Oribatidae;
- larvas e ninfas de insetos aquáticos (**ins**), contendo larvas de Diptera (Chironomidae), ninfas de Ephemeroptera e Trichoptera e fragmentos de insetos não identificados;
- outros (**out**): rotífero (*Keratella*), setas de Oligochaeta, escamas de peixes e dentes de loricariídeos

Comprimento relativo do tubo digestivo

Antes de iniciar a análise do conteúdo alimentar, medi o comprimento total do tubo digestivo de cada exemplar utilizado nos estudos da dieta. A medida foi tomada com o tubo digestivo estendido sobre uma bandeja plástica, com o cuidado necessário para que não houvesse uma distensão artificial devido a elasticidade do tecido. O objetivo foi avaliar a variação do comprimento relativo do tubo digestivo entre as espécies de

loricariídeos examinadas, bem como a possível relação desta característica morfológica com a dieta de cada espécie.

Dentição

Como forma de averiguar as possíveis relações entre dieta e características específicas do aparelho bucal de loricariídeos, realizei um estudo da dentição de exemplares das 20 espécies incluídas na análise da dieta. Observei a disposição das fileiras de dentes do pré-maxilar e dentário, o número e a forma dos dentes. Os esquemas da disposição e forma dos dentes foram feitos com o uso de microscópio estereoscópico acoplado a uma câmara clara. O número de dentes apresentado para cada espécie refere-se à quantidade de dentes em uma hemi-maxila ou hemi-mandíbula. A metodologia utilizada para contagem, seleção de dentes para estudo e ilustração encontra-se descrita em Muller & Weber (1992).

Ecomorfologia

No estudo ecomorfológico das espécies de Loricariidae, segui o protocolo descrito no Capítulo 2 para as espécies de *Teleocichla*, com pequenas modificações relativas à forma da tomada de medidas. Entretanto, os resultados foram muito pouco elucidativos, quase nada acrescentando ao conjunto de informações obtidas durante as sessões de observação no ambiente. Deste modo, optei por não incluir os resultados dessas análises neste capítulo. Uma discussão sobre a eficiência da metodologia ecomorfológica para este grupo de peixes é apresentada no Capítulo 5.

Resultados

Distribuição e frequência de ocorrência

Obtive um total de 453 observações de loricariídeos nas corredeiras, compreendendo 25 espécies. A variedade de formas e padrões de colorido entre os loricariídeos das corredeiras do Xingu é ilustrada na Figura 4.1. Algumas das espécies não puderam ser identificadas com precisão, e são referidas no texto pela designação genérica seguida de um código informal (por exemplo, *Baryancistrus* sp. “aba”). Em um dos casos nem mesmo o gênero pode ser identificado com certeza, e a referência foi feita pela subfamília apropriada (Loricariinae). A maior parte dessas espécies aparentemente representa formas não descritas, e parte do material já está sendo estudado com essa finalidade.

Para a maioria dos aspectos estudados neste capítulo incluí 20 espécies de loricariídeos, selecionadas em função da abundância no ambiente e nas amostras obtidas. Cinco espécies (*Leporacanthicus heterodon*; *Peckoltia* sp.2; *Pseudacanthicus* sp.; *Spectracanthicus* sp.; Loricariinae sp.) não foram incluídas em nenhuma das análises, pela falta de informações e baixa frequência nas amostragens.

Baryancistrus sp. “amarelo” foi a espécie mais frequentemente observada, correspondendo a 20,8 % dos registros de loricariídeos. Em seguida vieram *Oligancistrus punctatissimus*, *Pseudancistrus* cf. *barbatus* e *Oligancistrus* sp., com frequências entre 12,2 e 10,0 %. *Ancistrus ranunculus*, *Ancistrus* sp. e *Peckoltia vittata* tiveram frequências de observação variando entre 8,6 e 6,2 %. As demais 18 espécies apresentaram frequências inferiores a 5 %. Cinco espécies foram registradas uma única vez nas corredeiras (Tabela 4.1).

A partir do conjunto de observações de loricariídeos obtidos nas três expedições a campo, sistematizei as informações sobre as condições ambientais dos locais onde os indivíduos de cada espécie foram registrados. Na Tabela 4.2 apresento uma síntese das principais características dos habitats ocupados pelos loricariídeos das corredeiras, bem como informações sobre o comportamento alimentar e outros aspectos da história natural de cada espécie.

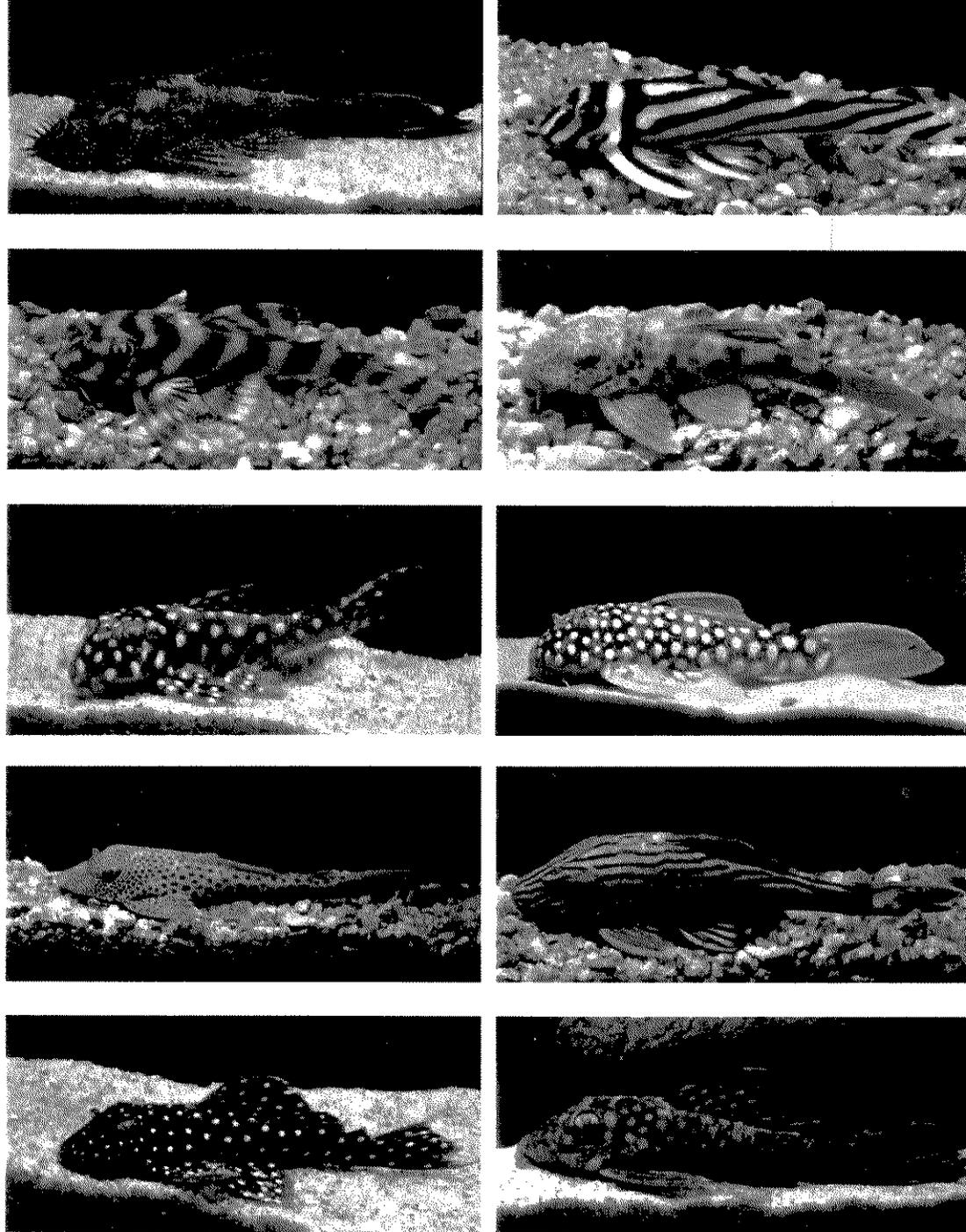


Figura 4.1. Espécies de loricariídeos incluídas nas análises deste capítulo. De cima para baixo, à esquerda: *Ancistrus* sp.; *Peckoltia vittata*; *Scobinancistrus* cf. *pariolispos*; *Hypostomus* aff. *emarginatus*; *Oligancistrus punctatissimus*. À direita: *Hypancistrus zebra*; *Peckoltia* sp.; *Scobinancistrus aureatus*; *Panaque* aff. *nigrolineatus*; *Oligancistrus* sp..

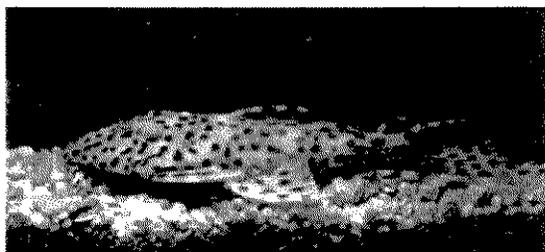
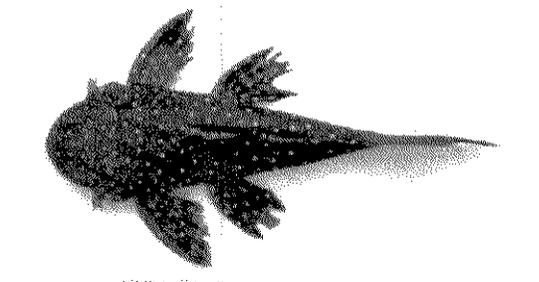
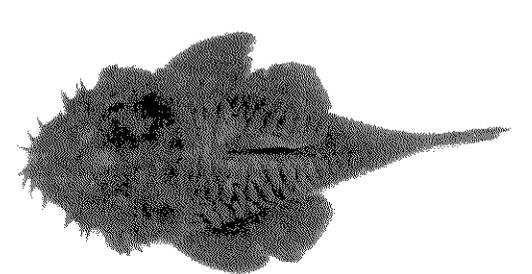
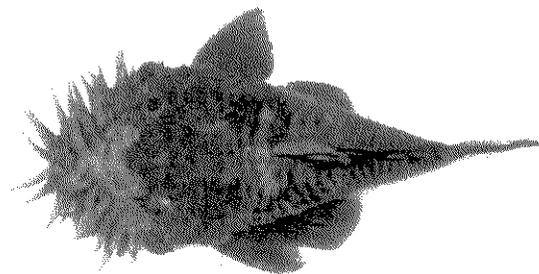
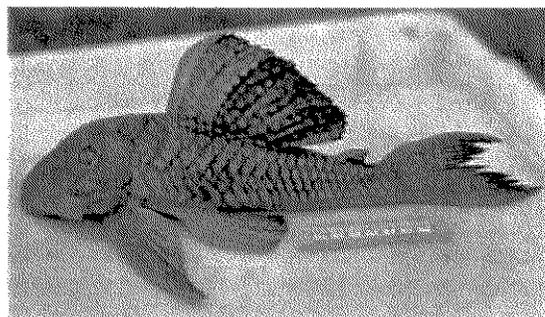
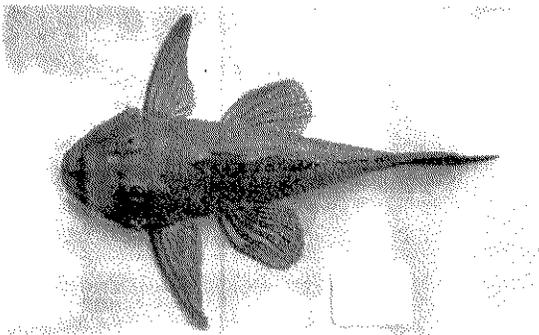
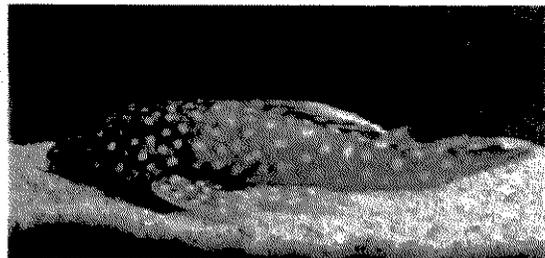
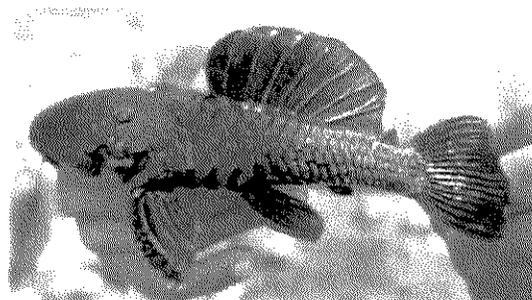
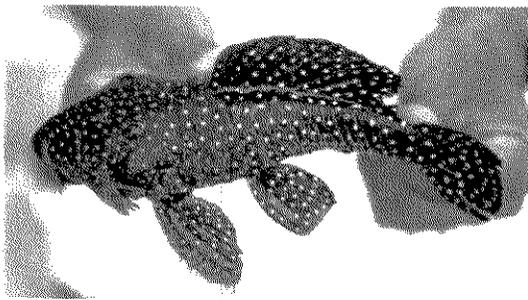


Figura 4.1. (cont.) Espécies de loricarídeos das corredeiras do rio Xingu. De cima para baixo, à esquerda: *Parancistrus* sp; *Baryancistrus* sp. “aba”; *Pseudancistrus* cf. *barbatus*; *Ancistrus ranunculus* (macho); *Hopliancistrus tricornis*. À direita: *Parancistrus* cf. *aurantiacus*; *Baryancistrus* sp. “amarelo”; *Baryancistrus* aff. *niveatus*; *Ancistrus ranunculus* (fêmea); *Leporacanthicus heterodon*.

Tabela 4.1. Frequência de ocorrência (FO%) das 25 espécies de loricariídeos das corredeiras do rio Xingu, em relação ao total de observações para a família. n= número de observações para cada espécie.

espécie	n	FO(%)
<i>Baryancistrus</i> sp. "amarelo"	94	20,8
<i>Oligancistrus punctatissimus</i>	55	12,1
<i>Pseudancistrus</i> cf. <i>barbatus</i>	47	10,4
<i>Oligancistrus</i> sp.	45	9,9
<i>Ancistrus ranunculus</i>	39	8,6
<i>Ancistrus</i> sp.	32	7,1
<i>Peckoltia vittata</i>	28	6,2
<i>Baryancistrus</i> aff. <i>niveatus</i>	19	4,2
<i>Parancistrus</i> cf. <i>aurantiacus</i>	14	3,1
<i>Parancistrus</i> sp.	13	2,9
<i>Hypostomus</i> sp.	10	2,2
<i>Peckoltia</i> sp.	10	2,2
<i>Baryancistrus</i> sp. "aba"	9	2,0
<i>Hypostomus</i> aff. <i>emarginatus</i>	7	1,5
<i>Scobinancistrus</i> cf. <i>pariolispos</i>	6	1,3
<i>Hypancistrus zebra</i>	5	1,1
<i>Hopliancistrus tricornis</i>	5	1,1
<i>Microlepidogaster</i> sp.	5	1,1
<i>Scobinancistrus aureatus</i>	4	0,9
<i>Panaque</i> aff. <i>nigrolineatus</i>	2	0,4
<i>Leporacanthicus heterodon</i>	1	0,2
<i>Pseudacanthicus</i> sp.	1	0,2
<i>Peckoltia</i> sp. 2	1	0,2
<i>Spectracanthicus</i> sp.	1	0,2
Loricariinae sp.	1	0,2
TOTAL	453	100

Tabela 4.2. Características dos ambientes ocupados e comportamento alimentar de 20 espécies de loricariídeos das corredeiras do rio Xingu, incluindo: tipo de ambiente; tamanho dos grupos de indivíduos (n); velocidade da correnteza; micro-hábitat; micro-hábitat; tática alimentar. Para detalhes sobre as categorias utilizadas vide a seção de Material e Métodos do Capítulo 1. **bloc**, blocos rochosos; **cora**, corredeira rasa; **arse**, áreas com areia e seixos; **rem**, remanso; **fra**, correnteza fraca; **for**, correnteza forte; **mod**, correnteza moderada. Itens marcados (*) representam registros em literatura ou observações pessoais em outras situações.

espécie	n	ambiente	correnteza	micro-hábitat	tática alimentar	observações
<i>Ancistrus ranunculus</i>	1 a 12	bloc, cora	mod	- fendas nas rochas; espaços estreitos sob blocos	pastador/filtrador?	- comportamento gregário; não foi observado fora dos abrigos
<i>Ancistrus</i> sp.	1 a 4	bloc, cora, rem	rem - for	- fendas nas rochas, abrigos sob blocos; espaços sob pedras	pastador	- ocupa ambientes marginais remansosos durante o período de enchente do rio
<i>Baryancistrus</i> aff. <i>niveatus</i>	1 a 3	bloc, cora, rem	rem - for	- abrigos sob blocos (adultos); espaços sob pedras (juvenis)	pastador	- ocupa áreas de remanso, com acúmulo de sedimento
<i>Baryancistrus</i> sp. "aba"	1	bloc, rem	rem - mod	- espaços estreitos sob blocos apoiados sobre lajes	pastador	- adultos observados em áreas de remanso, com acúmulo de sedimento
<i>Baryancistrus</i> sp. "amarelo"	1 a 20	bloc, cora	mod - for	- abrigos sob blocos (adultos); espaços sob pedras (juvenis)	pastador	- adultos com comportamento gregário; juvenis são abundantes em corredeiras rasas
<i>Hoplancistrus tricornis</i>	1	cora, bloc	mod - for	- abrigos sob blocos e fendas (adultos); espaços sob pedras (juvenis)	pastador	- pouco freqüente nas corredeiras; ganchos do interpérculo com grande mobilidade
<i>Hypancistrus zebra</i>	1	bloc, rem	fra - mod	- fendas nas rochas, espaços estreitos entre blocos; locais	pastador/raspador/catador	- pouco freqüente nas áreas estudadas; indícios de sobrepesca
<i>Hypostomus</i> aff. <i>emarginatus</i>	1 a 2	bloc, rem	fra - mod	- abrigos sob blocos; espaços entre pedras	pastador	- observado principalmente sobre substrato arenoso
<i>Hypostomus</i> sp.	1	bloc, rem	rem - mod	- abrigos sob blocos (adultos); espaços entre pedras (juvenis)	pastador	- observado principalmente sobre substrato arenoso, com acúmulo de sedimento
<i>Microlepidogaster</i> sp.	4 a ~50	bloc, cora	mod - for	- lajes de pedra; troncos e ramos submersos	pastador	- hábitos diurnos; comportamento gregário; ocupa locais rasos e com fluxo turbulento

Tabela 4.2 (continuação)

espécie	n	ambiente	correnteza	micro-habitat	tática alimentar	observações
<i>Oligancistrus punctatissimus</i>	1 a 2	bloc, cora, rem	rem - for	- locas (adultos); espaços sob pedras (juvenis)	pastador/raspador/catador	- indivíduos adultos são abundantes em áreas com acúmulo de sedimento
<i>Oligancistrus</i> sp.	1 a 3	bloc, cora, rem	rem - for	abrigos sob blocos (adultos); espaços sob pedras (juvenis)	pastador	- juvenis coabitam espaços sob pedras com indivíduos jovens de <i>Baryancistrus</i> aff. <i>niveatus</i> , de coloração semelhante
<i>Panaque</i> aff. <i>nigrolineatus</i>	1	bloc, cora	mod - for	- abrigos sob blocos	pastador/raspador*	- pouco freqüente nas áreas estudadas
<i>Parancistrus</i> cf. <i>aurantiacus</i>	1 a 2	bloc, cora	mod	- abrigos sob blocos	pastador	- pouco freqüente nas áreas estudadas; indivíduos com coloração xântica ocorrem no rio Xingu
<i>Parancistrus</i> sp.	1 a 2	bloc, cora	mod - for	- abrigos sob blocos; fendas nas rochas	pastador	- pouco freqüente nas áreas estudadas; ocupa locais com pouco sedimento acumulado
<i>Peckolita vittata</i>	1 a 2	bloc, rem	rem - mod	- locas; espaços sob pedras	pastador	- ocupa locais com pouco sedimento acumulado; permanece na entrada do abrigo durante o dia
<i>Peckolita</i> sp.	1	arse, cora	mod - for	- espaços sob pedras pequenas e médias	pastador	- observada exclusivamente em locais rasos, com substrato de areia e seixos
<i>Pseubancistrus</i> cf. <i>barbatus</i>	1 a 6	bloc, cora	mod - for	- fendas nas rochas; abrigos sob blocos	pastador	- espécie comum nas corredeiras; coabita fendas nas rochas com <i>Ancistrus</i> sp. e <i>A. ranunculus</i>
<i>Scobinancistrus aureatus</i>	1	bloc, cora	mod	- abrigos sob blocos; espaços sob pedras	raspador/catador	- pouco freqüente nas áreas estudadas; ocupa locais com pouco sedimento acumulado
<i>Scobinancistrus</i> cf. <i>pariolispos</i>	1	bloc, rem	cf - cm	- abrigos sob blocos (adultos); fendas nas rochas (juvenis)	raspador/catador	- pouco freqüente nas áreas estudadas; ocupa locais com pouco sedimento acumulado

Abrigos diurnos

De acordo com os critérios estabelecidos anteriormente, sete espécies foram selecionadas para a análise de preferência por tipo de abrigo: *Ancistrus ranunculus*, *Ancistrus* sp., *Baryancistrus* sp. “amarelo”, *Oligancistrus punctatissimus*, *Oligancistrus* sp., *Peckoltia vittata* e *Pseudancistrus* cf. *barbatus*. Todas as espécies analisadas apresentaram diferenças significativas na ocupação dos quatro tipos de abrigo (Tabela 4.3).

As duas espécies de *Ancistrus* e *Pseudancistrus* cf. *barbatus* ocuparam preferencialmente fendas verticais (FV), ao passo que indivíduos adultos de *Baryancistrus* sp. “amarelo” ocuparam principalmente abrigos sob blocos rochosos (AB). *Oligancistrus* sp. foi observada com maior frequência sob pedras pequenas e médias, enquanto que indivíduos de *Peckoltia vittata* ocuparam principalmente locas circulares (LC). *Oligancistrus punctatissimus* adultos ocuparam mais frequentemente fendas verticais e locas circulares, enquanto que os jovens foram observados sob pedras pequenas e médias apoiadas no substrato. Abrigos grandes sob blocos parecem ser evitados por loricariídeos dessa espécie. (Figura 4.3)

Embora não tenha atingido o número mínimo de observações para inclusão na análise estatística, exemplares de *Peckoltia* sp. foram observados exclusivamente abrigados sob pedras pequenas e médias (PP) em corredeiras rasas (n=9), o que indica uma preferência por esse tipo de abrigo (Figura 4.2).

Tabela 4.3. Ocupação diferencial de tipos de abrigos por sete espécies de loricariídeos das corredeiras do rio Xingu, analisada com uso do teste *G*. *n* = número de observações. Para detalhes sobre as características dos abrigos vide a seção de Material e Métodos.

Espécie	n	G	P
<i>Ancistrus ranunculus</i>	27	42,3	$P < 0,001$
<i>Ancistrus</i> sp.	20	8,8	$0,05 > P > 0,025$
<i>Baryancistrus</i> sp. “amarelo”	74	52,3	$P < 0,001$
<i>Oligancistrus punctatissimus</i>	46	13,1	$0,005 > P > 0,001$
<i>Oligancistrus</i> sp.	31	28,1	$P < 0,001$
<i>Peckoltia vittata</i>	23	25,1	$P < 0,001$
<i>Pseudancistrus</i> cf. <i>barbatus</i>	30	38,5	$P < 0,001$

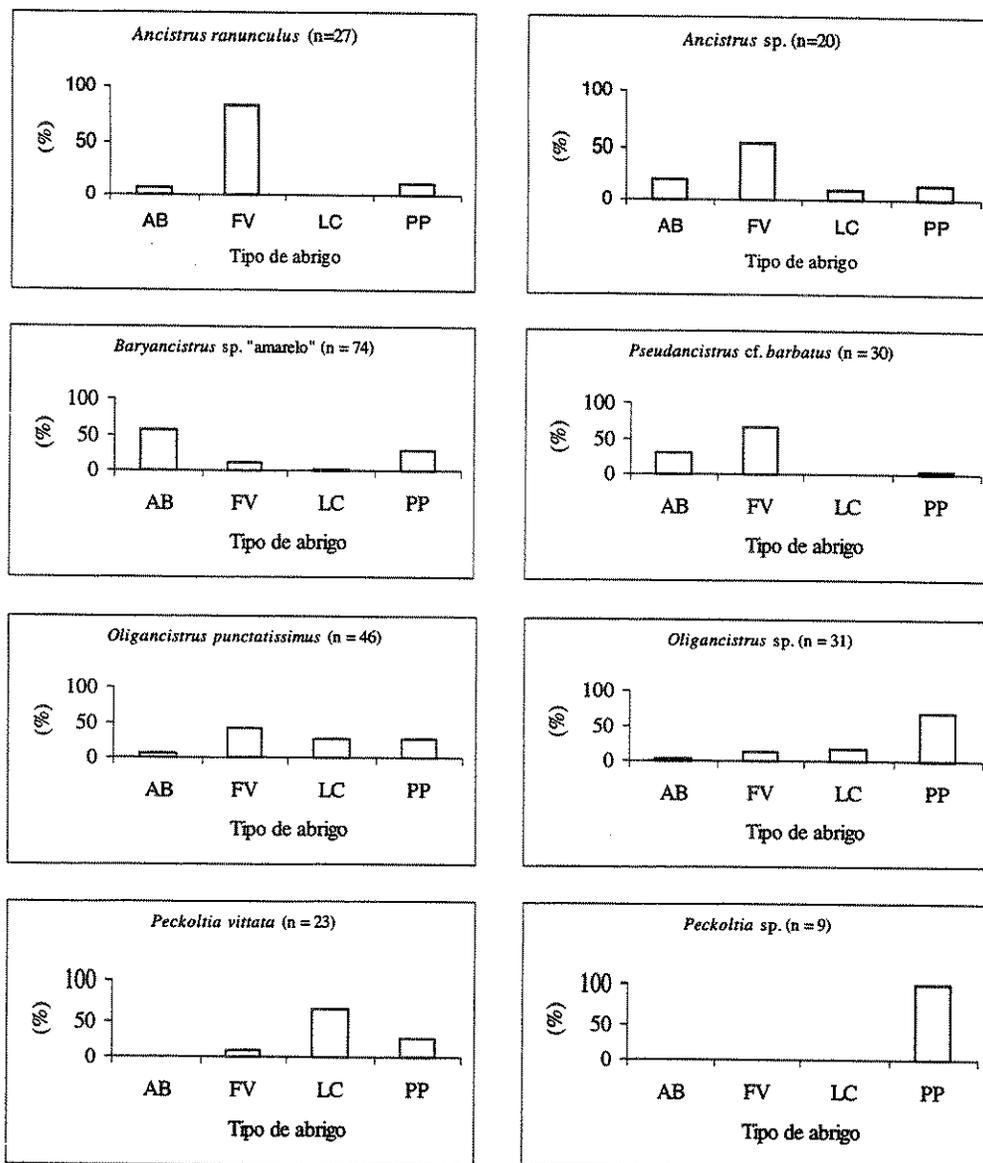


Figura 4.2. Frequência de ocorrência (%) de loricariídeos por tipo de abrigo. AB=abrigo sob bloco; FV=fenda vertical; LC=loca circular; PP=pedras pequenas e médias apoiadas sobre o substrato. Para detalhes sobre as características dos abrigos vide a seção de Material e Métodos.

Dieta

As categorias de alimentos que ocorreram com maior frequência (F.O. %) entre as 20 espécies de loricariídeos foram diatomáceas, com 90 % de frequência de ocorrência cada. Em seguida vieram clorofíceas filamentosas, fragmentos vegetais, bryozoários, insetos, cianofíceas filamentosas, microcrustáceos e esponjas, com frequências variando de 65 a 40 %. As demais categorias ocorreram com frequências iguais ou inferiores a 25 %. Grãos de areia e sedimento fino ocorreram nos conteúdos digestivos de cerca de 85 % dos exemplares.

Entre os alimentos de origem vegetal, cianofíceas foram comuns apenas na dieta de *Baryancistrus* aff. *niveatus*. Fragmentos de podostemáceas ocorreram na dieta de quatro espécies, sempre com baixa abundância. Fragmentos vegetais foram abundantes apenas na dieta do único exemplar de *Hypostomus* sp. analisado, sendo compostos principalmente por pedaços diminutos de folhas em decomposição. Ainda nesta categoria de alimento, registrei fragmentos de madeira no conteúdo alimentar de *Parancistrus* cf. *aurantiacus*.

Alimento de origem animal ocorreu em 17 das 20 espécies (85 %), embora com pequena abundância na maioria dos casos. Insetos constituíram o item animal mais abundante na dieta de *Oligancistrus punctatissimus*, incluindo principalmente larvas de quironomídeos. Briozoários foram importantes apenas para *Hypancistrus zebra*, mas ocorreram ocasionalmente nos conteúdos digestivos de *O. punctatissimus* e *Scobinancistrus aureatus*. Moluscos bivalves tiveram importância considerável novamente apenas para *O. punctatissimus*, enquanto que fragmentos e gêmulas de esponjas foram itens comuns na dieta das duas espécies de *Scobinancistrus*. *Hypancistrus zebra* e *O. punctatissimus* incluíram microcrustáceos na dieta, item encontrado ocasionalmente no conteúdo digestivo de *Pseudancistrus* cf. *barbatus* (Figura 4.3).

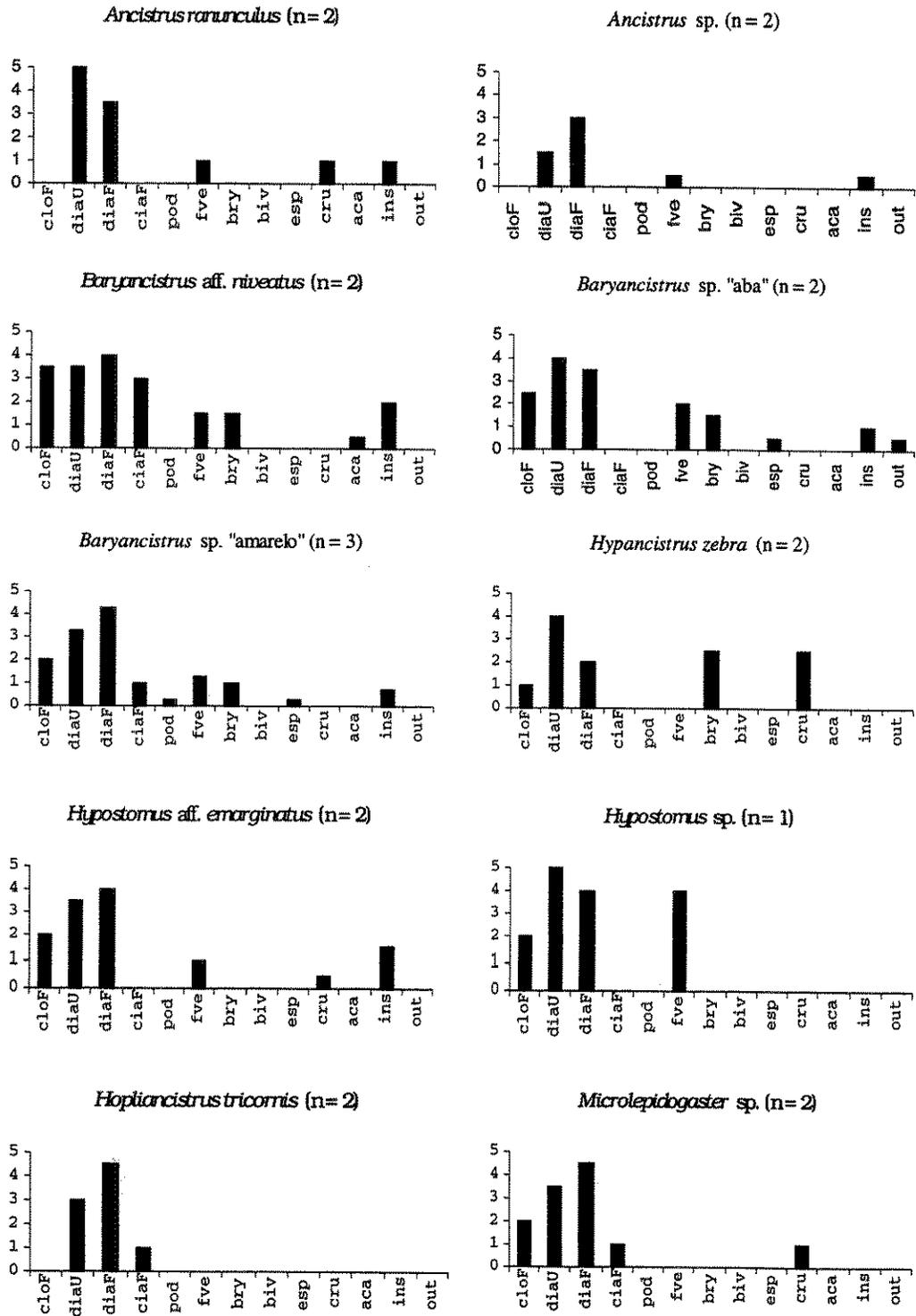


Figura 4.3. Abundância média das categorias de alimento na dieta de 10 espécies de loricariídeos das corredeiras do rio Xingu. Para detalhes sobre as categorias de alimento e abundância vide a seção de Material e Métodos.

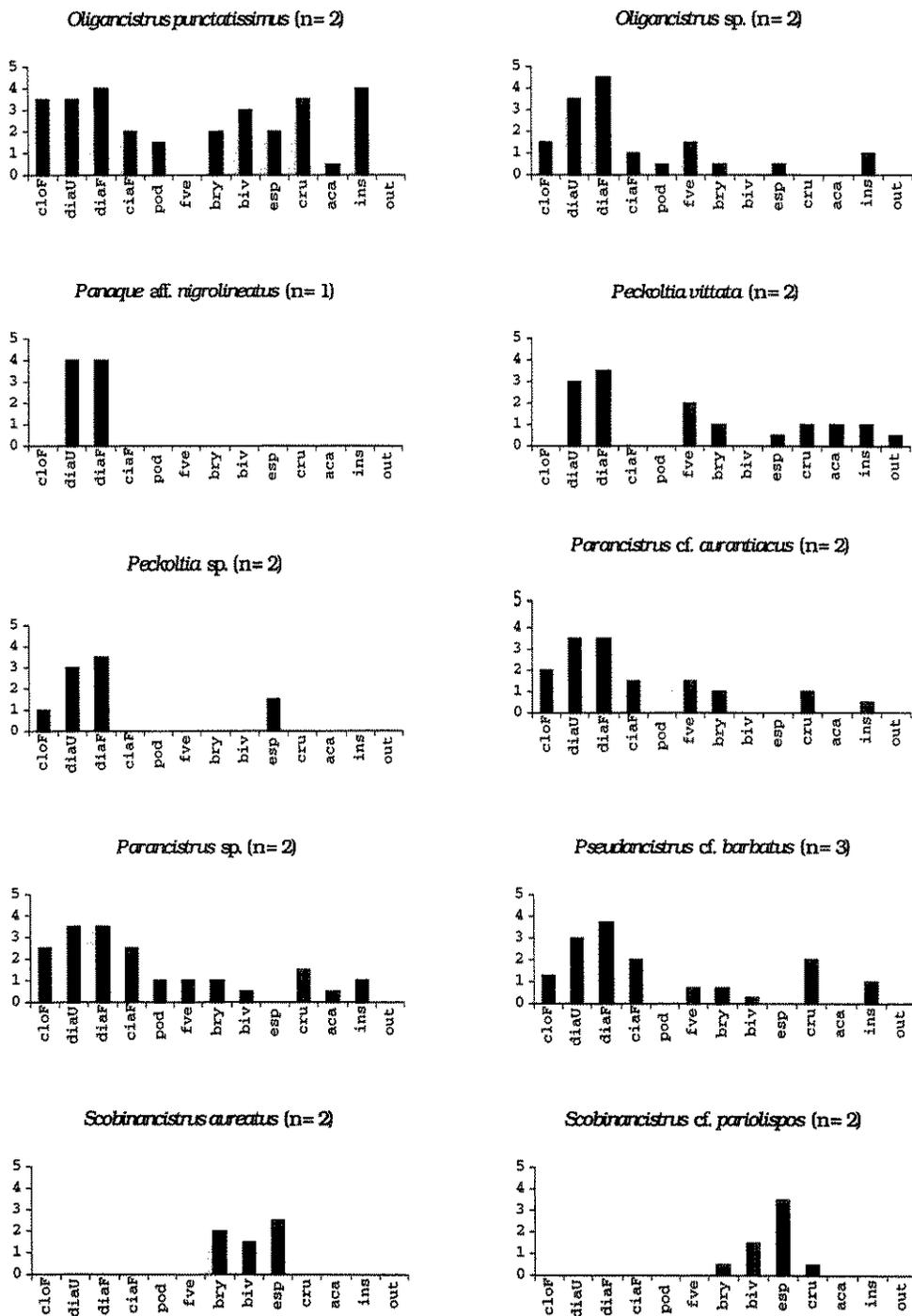


Figura 4.3 (cont.). Abundância média das categorias de alimento na dieta de 10 espécies de loricariídeos das corredeiras do rio Xingu. Para detalhes sobre as categorias de alimento e abundância vide a seção de Material e Métodos.

Para avaliar a importância relativa dos alimentos de origem animal e vegetal na dieta das espécies, calculei a participação de cada grupo de alimentos somando as abundâncias das categorias pertencentes a cada grupo e dividindo pela soma geral das abundâncias para cada espécie. Como os resultados da soma dos grupos são complementares (vegetal + animal = 1,0 ou 100 %), apresento apenas os resultados da participação relativa dos alimentos de origem vegetal (veg/total, Tabela 4.4).

Considere as espécies que apresentaram valores de composição relativa de alimentos de origem vegetal iguais ou superiores a 70 % como fundamentalmente herbívoras. Quinze espécies (ou 75 %) se enquadram nessa categoria, tendo consumido alimentos de origem animal apenas ocasionalmente. Três espécies (*Peckoltia vittata*, *Hypancistrus zebra* e *Oligancistrus punctatissimus*) apresentaram entre 63 % e 49 % de frequência relativa de alimentos de origem vegetal na dieta e foram consideradas como onívoras. As duas espécies restantes (*Scobinancistrus aureatus* e *S. cf. pariolispos*) consumiram exclusivamente alimentos de origem animal e foram classificadas como carnívoras.

Comprimento relativo do tubo digestivo

Medi o comprimento total do tubo digestivo de dois ou três exemplares de cada uma das 20 espécies de loricariídeos incluídas nos estudos de dieta. Calculei a relação entre o comprimento do tubo digestivo e o comprimento-padrão dos exemplares (CTDig/CP), e realizei uma inspeção visual dos resultados na forma de gráficos (*não incluídos*). Doze espécies exibiram uma relação aproximadamente constante entre o comprimento do tubo digestivo e o comprimento-padrão, ao passo que as outras sete (*Baryancistrus* aff. *niveatus*, *Baryancistrus* sp. “aba”, *Hypostomus* aff. *emarginatus*, *Oligancistrus* sp., *O. punctatissimus*, *Parancistrus* cf. *aurantiacus* e *Parancistrus* sp.) mostraram uma tendência de aumento no comprimento proporcional do tubo digestivo nos exemplares maiores (Tabela 4.5).

Tabela 4.4. Participação relativa dos alimentos de origem animal e vegetal na dieta de loricariídeos do rio Xingu. n = número de exemplares analisados.

espécie	n	vegetal	animal	total	veg/total
<i>Hopliancistrus tricornis</i>	2	8,5	0	8,5	1,00
<i>Hypostomus</i> sp.	1	15	0	15	1,00
<i>Panaque</i> aff. <i>nigrolineatus</i>	1	8	0	8	1,00
<i>Microlepidogaster</i> sp.	2	11	1	12	0,92
<i>Ancistrus</i> sp.	2	5	0,5	5,5	0,91
<i>Oligancistrus</i> sp.	2	12,5	2	14,5	0,86
<i>Baryancistrus</i> sp. “amarelo”	3	12,2	2	14,2	0,86
<i>Hypostomus</i> aff. <i>emarginatus</i>	2	10,5	2	12,5	0,84
<i>Peckoltia</i> sp.	2	7,5	1,5	9	0,83
<i>Parancistrus</i> cf. <i>aurantiacus</i>	2	12	2,5	14,5	0,83
<i>Ancistrus ranunculus</i>	2	9,5	2	11,5	0,83
<i>Baryancistrus</i> aff. <i>niveatus</i>	2	15,5	4	19,5	0,79
<i>Baryancistrus</i> sp. “aba”	2	12	3,5	15,5	0,77
<i>Parancistrus</i> sp.	2	14	4,5	18,5	0,76
<i>Pseudancistrus</i> cf. <i>barbatus</i>	3	10,7	4	14,7	0,73
<i>Peckoltia vittata</i>	2	8,5	5	13,5	0,63
<i>Hypancistrus zebra</i>	2	7	5	12	0,58
<i>Oligancistrus punctatissimus</i>	2	14,5	15	29,5	0,49
<i>Scobinancistrus aureatus</i>	2	0	6	6	0,00
<i>Scobinancistrus</i> cf. <i>pariolispos</i>	2	0	6	6	0,00

Os valores médios para a relação CTDig/CP para cada espécie variaram entre 1,1 (*Microlepidogaster* sp.) e 27,8 (*Ancistrus ranunculus*). Espécies com dieta baseada principalmente em alimentos de origem animal apresentaram os menores valores (*Scobinancistrus* cf. *pariolispos*, *S. aureatus* e *Hypancistrus zebra*), ao passo que espécies fortemente iliófagas exibiram os valores mais altos (*Ancistrus ranunculus*, *Hypostomus* sp.

e *Baryancistrus* aff. *niveatus*). Espécies com dietas caracterizadas por valores intermediários de abundância para alimentos de origem animal ocuparam posições intermediárias (e.g., *Oligancistrus* sp., *O. punctatissimus*, *Parancistrus* sp., *P.* cf. *aurantiacus* e *Peckoltia vittata*). A exceção mais evidente nesse sentido foi *Microlepidogaster* sp., que apresentou o menor valor médio para a relação CTDig/CP e teve dieta composta quase exclusivamente por algas.

Tabela 4.5. Relação entre o comprimento do tubo digestivo (CTDig) e o comprimento-padrão (CP) de exemplares de 20 espécies de loricariídeos do rio Xingu. As siglas para as espécies são descritas na seção de Material e Métodos.

espécie	CP (min. – máx.)	CTDig/CP	média
<i>Ancistrus ranunculus</i>	91,0 – 110,0	27,3 – 28,3	27,8
<i>Ancistrus</i> sp.	59,5 – 67,0	17,3 – 17,7	17,5
<i>Baryancistrus</i> aff. <i>niveatus</i>	127,0 – 200,0	18,1 – 27,8	23,0
<i>Baryancistrus</i> sp. “aba”	56 – 161	10,5 – 20,9	15,7
<i>Baryancistrus</i> sp. “amarelo”	107,0 – 156,0	15,7 – 16,8	16,1
<i>Hypancistrus zebra</i>	42,0 – 43,0	3,5 – 3,8	3,7
<i>Hopliancistrus tricornis</i>	68,0 – 107,0	12,4 – 13,2	12,8
<i>Hypostomus</i> aff. <i>emarginatus</i>	91,0 – 197,0	15,3 – 21,1	18,2
<i>Hypostomus</i> sp.	145,0	27,5	27,5
<i>Microlepidogaster</i> sp.	18,1 – 19,6	1,0 – 1,3	1,1
<i>Oligancistrus punctatissimus</i>	90,0 – 103,0	10,1 – 16,5	13,3
<i>Oligancistrus</i> sp.	58,0 – 95,0	8,8 – 13,5	11,2
<i>Panaque</i> aff. <i>nigrolineatus</i>	64,0 – 65,0	6,6 – 6,9	6,8
<i>Peckoltia vittata</i>	57,0 – 77,5	11,1 – 11,5	11,3
<i>Peckoltia</i> sp.	56,0 – 69,0	10,7 – 11,4	11,1
<i>Parancistrus</i> cf. <i>aurantiacus</i>	48,0 – 106,0	8,9 – 15,0	12,0
<i>Parancistrus</i> sp.	101,0 – 138,0	18,2 – 22,1	20,2
<i>Pseudancistrus</i> cf. <i>barbatus</i>	84,0 – 179,0	15,2 – 18,8	17,6
<i>Scobinancistrus aureatus</i>	63,0 – 65,5	3,3 – 3,5	3,4
<i>Scobinancistrus</i> cf. <i>pariolispos</i>	48,0 – 170,0	2,9 – 3,2	3,1

Dentes: disposição, número e forma

O estudo da dentição de 129 exemplares de 20 espécies de loricarídeos evidenciou a ocorrência de uma grande variedade na disposição, número e forma dos dentes (Tabela 4.6; Figuras 4.4, 4.5). Entre as espécies incluídas no estudo da dieta, o número de dentes presentes em uma hemi-mandíbula ou hemi-maxila variou entre três (*Scobinancistrus* spp.) e 93 (*Baryancistrus* sp. “aba”).

A partir do número e disposição dos dentes em cada espécie, identifiquei cinco padrões básicos que chamei de tipos I, II, III, IV e V.

Tipo I. Poucos dentes (2 a 10), curtos e fortes, em número semelhante no pré-maxilar e no dentário, dispostos em fileiras curtas. Este tipo de dentição ocorreu em quatro espécies examinadas: *Scobinancistrus aureatus*, *Scobinancistrus* cf. *pariolispos*, *Panaque* aff. *nigrolineatus*, *Microlepidogaster* sp. (Figura 4.4).

Tipo II. Dentes presentes em número intermediário (20 a 35), em número semelhante no pré-maxilar e no dentário, dispostos em fileiras relativamente longas e paralelas entre si. Presente em três espécies: *Peckoltia vittata*, *Hypostomus* aff. *emarginatus* e *Hypostomus* sp. (Figura 4.4).

Tipo III. Poucos dentes, dispostos em maior número no pré-maxilar (13/5). Registrado apenas em *Hypancistrus zebra* (Figura 4.4).

Tipo IV. Dentes dispostos em número significativamente menor no pré-maxilar do que no dentário, em quantidade variável e com disposição convergente. Ocorreu em quatro espécies: *Oligancistrus punctatissimus*, *Oligancistrus* sp., *Parancistrus* cf. *aurantiacus*, *Parancistrus* sp. (Tabela 4.6; Figura 4.4).

Tipo V. Dentes numerosos (45 a 95), em quantidade semelhante no pré-maxilar e no dentário, dispostos em fileiras longas e aproximadamente paralelas, em posição transversal ao eixo longitudinal do corpo. Este tipo de dentição foi o mais freqüente entre as espécies examinadas, tendo ocorrido nas três espécies de *Baryancistrus*, *Peckoltia* sp., *Pseudancistrus* cf. *barbatus*, *Ancistrus* sp., *A. ranunculus*, *Hopliancistrus tricornis* (total = 7 espécies). Diferenças entre as espécies ficaram restritas ao número e detalhes da forma dos dentes (Figura 4.4).

Tabela 4.6. Número de dentes (mínimo e máximo) e comprimento-padrão (CP, mm) dos exemplares examinados de 20 espécies de loricariídeos do rio Xingu. **pmx** = pré-maxilar; **dent** = dentário; **n** = número de exemplares.

espécie	n	pmx	dent	CP (mín-máx)
<i>Ancistrus ranunculus</i>	12	36 - 52	35 - 53	35 - 144
<i>Ancistrus</i> sp.	5	49 - 62	47 - 60	48 - 88
<i>Baryancistrus</i> aff. <i>niveatus</i>	5	28 - 81	48 - 80	58 - 235
<i>Baryancistrus</i> sp. “aba”	9	14 - 83	21 - 93	39 - 211
<i>Baryancistrus</i> sp. “amarelo”	7	21 - 62	21 - 73	39 - 212
<i>Hypancistrus zebra</i>	3	12 - 13	5	43 - 47
<i>Hypostomus</i> aff. <i>emarginatus</i>	4	27 - 38	32 - 40	92 - 274
<i>Hypostomus</i> sp.	3	25 - 32	27 - 30	145 - 182
<i>Hopliancistrus tricornis</i>	8	40 - 65	35 - 66	40 - 130
<i>Microlepidogaster</i> sp.	8	8 - 10	5 - 9	15 - 20
<i>Oligancistrus punctatissimus</i>	7	11 - 36	20 - 67	54 - 110
<i>Oligancistrus</i> sp.	7	8 - 28	24 - 52	68 - 138
<i>Panaque</i> aff. <i>nigrolineatus</i>	7	7 - 8	7 - 9	57 - 71
<i>Peckoltia vittata</i>	7	17 - 25	17 - 22	38 - 83
<i>Peckoltia</i> sp.	7	30 - 59	29 - 48	36 - 128
<i>Parancistrus</i> cf. <i>aurantiacus</i>	3	9 - 15	20 - 25	49 - 147
<i>Parancistrus</i> sp.	8	13 - 20	21 - 35	93 - 168
<i>Pseudancistrus</i> cf. <i>barbatus</i>	9	49 - 90	45 - 90	40 - 178
<i>Scobinancistrus aureatus</i>	4	3 - 5	3 - 4	60 - 197
<i>Scobinancistrus</i> cf. <i>pariolispos</i>	6	3 - 5	3 - 4	49 - 165

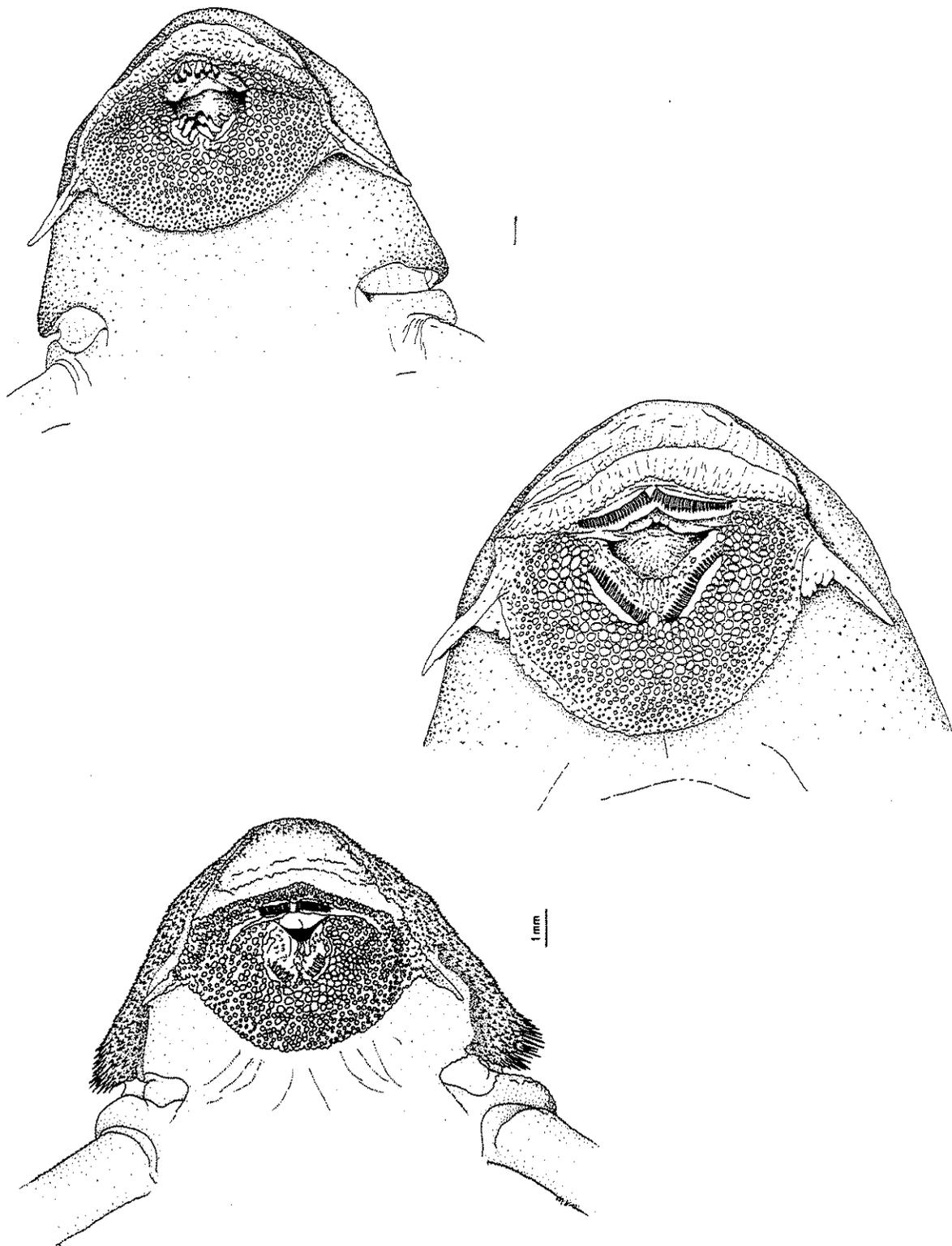


Figura 4.4. Tipos de dentição em Loricariidae. **Tipo I:** *Scobinancistrus aureatus*; (acima); **Tipo II:** *Peckoltia vittata* (meio); **Tipo III:** *Hypancistrus zebra*. Escala = 1 mm.

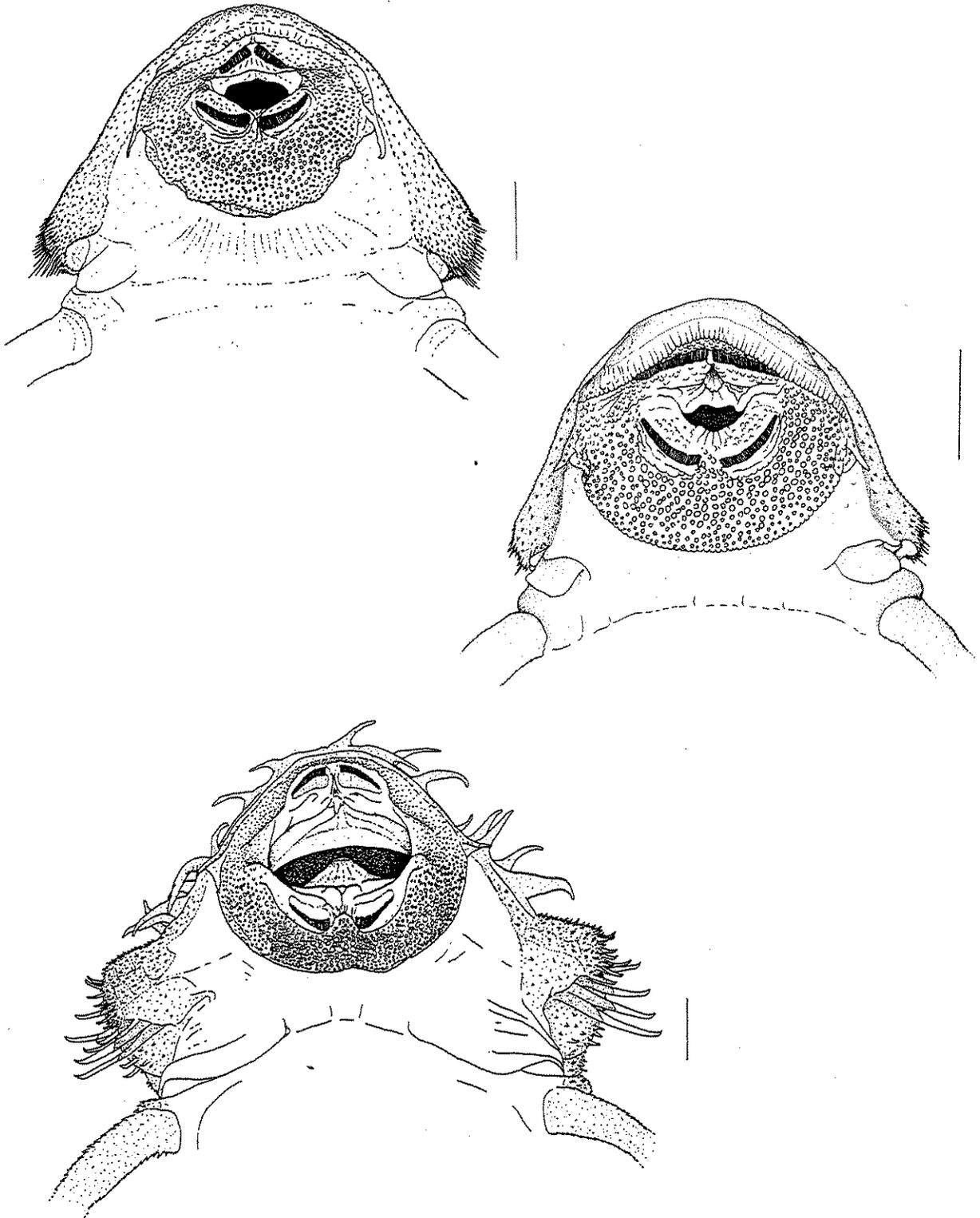


Figura 4.4. (cont.) Tipos de dentição em Loricariidae. **Tipo IV:** *Oligancistrus punctatissimus* (acima); **Tipo V:** *Baryancistrus* sp. “amarelo” (meio); *Ancistrus ranunculus*. Escala = 5 mm.

A forma dos dentes também apresentou variações importantes entre as espécies (Figura 4.5). Dezenove das vinte espécies analisadas exibiram o padrão básico de dentes com coroa bicúspide, considerado como uma sinapomorfia dos Loricariidae (Pinna 1998). Da mesma forma, a cúspide interna dos dentes apresentou-se maior e/ou mais larga do que a externa. Apenas em *Panaque* aff. *nigrolineatus* não foi possível distinguir uma separação entre cúspides, às vezes indicada por uma pequena incisão na borda do dente.

Três espécies exibiram dentes distintamente mais fortes e com cúspides largas, em forma aproximada de colher: *Scobinancistrus aureatus*, *S.* cf. *pariolispos* e *Panaque* aff. *nigrolineatus* (Figura 4.5). Outras duas espécies, *Hypancistrus zebra* e *Microlepidogaster* sp., também apresentaram dentes relativamente curtos e fortes, mas com cúspides mais estreitas e espatuladas. *Ancistrus ranunculus* apresentou dentes aparentemente mais frágeis do que as demais espécies, sendo comum observar falhas na dentição em vários exemplares preservados. Além disso, foi a espécie com o menor tamanho proporcional das cúspides, distinguindo-se claramente das demais espécies analisadas (Figura 4.5).

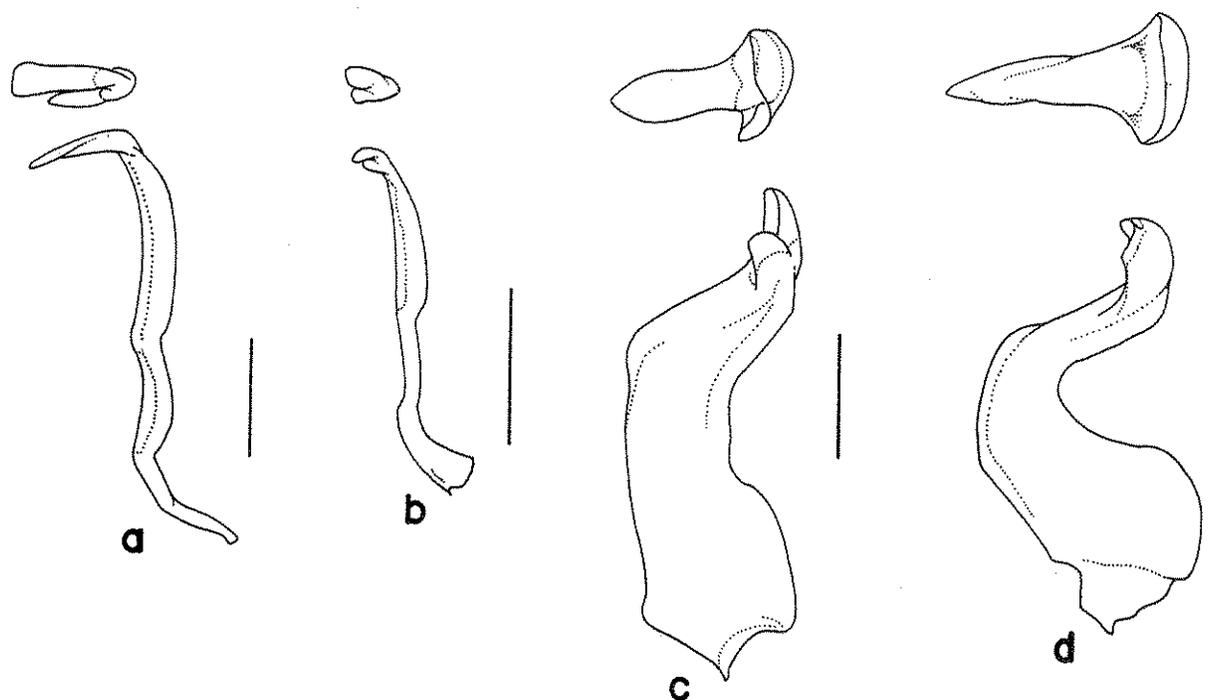


Figura 4.5. Tipos de dentes de loricariídeos das corredeiras do rio Xingu, em vista lateral e detalhe das cúspides. Da esquerda para a direita: *Oligancistrus* sp.; *Ancistrus ranunculus*; *Scobinancistrus aureatus*; *Panaque* aff. *nigrolineatus*. Escala = 0,5 mm.

Discussão

Micro-habitats, abrigos diurnos e estratégias comportamentais

Os hábitos noturnos e criptobióticos da maioria das espécies de loricariídeos estudadas dificultaram as observações de comportamento e preferência por micro-habitats nas corredeiras. De um modo geral, as espécies registradas ocupando abrigos diurnos em determinadas áreas foram observadas ativas durante o período noturno nos mesmos ambientes, o que indica a existência de uma forte associação entre os locais de refúgio diurno e as áreas de forrageamento. Desta forma, considero que as informações obtidas a partir da análise de preferência por tipos de abrigo reflitam em grande parte as preferências das espécies por certas características ambientais.

Os resultados do estudo de preferência por tipo de abrigo indicam a existência de uma partilha do espaço entre os loricariídeos. Espécies de corpo fortemente achatado, como *Ancistrus ranunculus*, *Ancistrus* sp e *Pseudancistrus* cf. *barbatus* ocuparam preferencialmente as fendas verticais estreitas, eventualmente compartilhando o abrigo com juvenis de outras espécies. Isto indica que a altura do corpo seja um fator limitante ao acesso a esse tipo de abrigo para os adultos da maioria das espécies de cascudos das corredeiras. Fendas verticais parecem representar um abrigo especialmente seguro para os peixes, pois impedem o acesso de peixes piscívoros, predadores potenciais observados nas corredeiras, como *Cichla* sp. e *Hoplias macropthalmus*. Assim, é provável que o achatamento dorso-ventral desses loricariídeos esteja diretamente relacionado à ocupação de abrigos estreitos (fendas verticais), e não a características ligadas ao ambiente de alta energia das corredeiras.

Do mesmo modo, a ocorrência de grupos de *Baryancistrus* sp. “amarelo” adultos em grandes abrigos sob blocos provavelmente reflete limitações relacionadas à morfologia geral da espécie (tamanho adulto grande, corpo mais alto). Além disso, o hábito gregário dos adultos também pode estar influenciando a escolha do tipo de abrigo preferencialmente utilizado. Uma das características dos espaços sob blocos é o reduzido grau de cobertura proporcionado pelo abrigo. As grandes aberturas de acesso a esses abrigos resultam numa

exposição parcial ou total dos indivíduos, tornando-o pouco efetivo contra a ação dos predadores aquáticos. É possível que o uso desse tipo de abrigo principalmente por indivíduos adultos de espécies de grande porte esteja ligado à uma liberação parcial da pressão de predação, a partir de um certo tamanho (q.v. Power 1984b; Power et al. 1989). A freqüente ocorrência de grandes jacundás (*Crenicichla* spp.) compartilhando abrigos com os loricarídeos adultos reforça a idéia de uma maior imunidade às ações dos predadores mais comuns nas corredeiras. Assim, a ocupação dos abrigos sob blocos resultaria da interação de pelo menos três fatores: características morfológicas da espécie, gregarismo e menor pressão de predação sobre os exemplares adultos.

Locas circulares foram ocupadas principalmente por indivíduos de *Peckoltia vittata*, embora *Oligancistrus punctatissimus* também tenha sido observada nesse tipo de abrigo com freqüência. Ambas são espécies de corpo alto e tamanho adulto intermediário (até cerca de 12 cm CP), o que sugere uma limitação relacionada ao tamanho das locas (diâmetro da entrada). Embora essa característica das locas não tenha sido medida durante as observações, estimo que o diâmetro da maioria das locas não ultrapasse os 8 cm, a julgar pelas dificuldades enfrentadas nas tentativas de captura manual dos exemplares avistados nas locas. Indivíduos localizados na entrada de locas rapidamente deslocavam-se para o interior do abrigo quando perturbados, impedindo a captura na grande maioria das vezes. Em alguns casos, indivíduos localizados em locas de pequena extensão (pouco profundas) puderam ser coletados, embora com grande dificuldade. Ao serem perturbados, esses cascudos ancoravam-se no interior dos abrigos com o auxílio dos espinhos das nadadeiras peitorais, dorsal e pélvicas, tornando a sua captura muito difícil. Nessas ocasiões os tufos de ganchos e cerdas do interopérculo eram mantidos eriçados, contribuindo para a eficiência da ancoragem no interior da loca.

Acredito que a ocupação das locas circulares por indivíduos adultos de *P. vittata* e *O. punctatissimus* esteja relacionada à uma combinação de fatores, que incluem a altura relativa do corpo, tamanho adulto máximo e capacidade de ancoragem no abrigo. Indivíduos pequenos (ou jovens) provavelmente não conseguem uma boa eficiência de ancoragem nas locas, tornando esse tipo de abrigo pouco eficiente contra a ação de predadores. Além disso, o espaço livre nos abrigos ocupados por indivíduos de pequeno porte talvez permita a entrada e ação de certos tipos de predadores (e.g., *Crenicichla* spp.).

Em várias ocasiões observei jacundás à espreita durante atividades de coleta de pequenos loricariídeos, atacando rapidamente quando estes cascudos saíam dos abrigos. Pescadores profissionais de acaris (=cascudos) para o comércio de peixes ornamentais relatam que jacundás (*Crenicichla* spp.) freqüentemente “roubam” peixes de suas mãos durante as coletas.

Os espaços estreitos existentes sob as pedras apoiadas sobre o substrato foram ocupados por juvenis de espécies de loricariídeos de maior porte, bem como por sub-adultos de espécies de tamanho intermediário. Indivíduos jovens de *Baryancistrus* sp. “amarelo”, *B. aff. niveatus*, *Oligancistrus* sp., *O. punctatissimus*, *Hopliancistrus tricornis*, *Ancistrus* sp., *A. ranunculus*, *Parancistrus aurantiacus*, *Peckoltia vittata* e *Pseudancistrus* cf. *barbatus* ocorreram freqüentemente em grupos mistos de até quatro espécies. Nas áreas de correnteza mais rápida juvenis de *Baryancistrus* sp. “amarelo” foram muito abundantes, sendo os elementos mais conspícuos da fauna de cascudos nesse ambiente. As únicas espécies a ocuparem esse ambiente como adultos foram *Peckoltia* sp. e *Oligancistrus* sp..

Espaços sob pedras pequenas e médias parecem ser o tipo de abrigo mais abundante nas áreas de corredeiras. Características como espaços estreitos, bom fluxo de água e ausência de sedimento, aliadas à grande disponibilidade no ambiente, parecem torná-los especialmente adequados à ocupação pelos juvenis da maioria das espécies de cascudos. Estudos realizados em recifes de corais demonstraram que peixes selecionam abrigos na forma de cavidades que se ajustam às dimensões do corpo, o que minimizaria os riscos de predação dentro dos abrigos. Além disso, parece haver uma disponibilidade limitada de abrigos adequados nos recifes, o que motivaria a existência de defesa de abrigos e competição por esse tipo de recurso (e.g., Hixon 1991).

A pequena disponibilidade de abrigos de grandes dimensões em trechos de corredeiras rasas provavelmente limita a ocupação destes ambientes por predadores piscívoros, o que contribuiria para a manutenção de uma abundância elevada de loricariídeos juvenis nessas áreas. Experimentos realizados em recifes de corais demonstraram que um aumento na oferta de abrigos de maiores dimensões resultou em uma maior abundância de piscívoros nos recifes, com uma conseqüente diminuição na abundância de espécies-presa (Hixon & Beets 1989). Esses resultados apoiam a hipótese de que abrigos adequados constituem um dos fatores importantes na determinação da

composição de espécies de peixes que ocupam diferentes micro-habitats nas corredeiras do rio Xingu.

Além da proteção contra predadores, abrigos desse tipo talvez representem uma situação favorável à obtenção de alimento nas corredeiras. Espaços sob as pedras são um dos poucos locais onde há acúmulo de detritos orgânicos nas corredeiras, concentrando também uma fauna de invertebrados que inclui formas imaturas de insetos aquáticos, pequenos camarões, esponjas, gastrópodes e caranguejos. Deste modo, a ocupação desse tipo de abrigo pode representar uma combinação de oferta alimentar abundante e diminuição da necessidade de exposição sobre as pedras (menor risco de predação), características importantes durante as fases iniciais de desenvolvimento (Power 1984 b; Power et al. 1989).

A ausência de sedimento fino nas corredeiras rasas também pode ser um fator favorável à ocupação desse ambiente por indivíduos jovens de muitas espécies de loricariídeos. Power (1984 c) afirma que indivíduos jovens de *Ancistrus spinosus* aparentemente têm maiores dificuldades em lidar com altas cargas de sedimento depositado, dependendo de uma pré-limpeza da área por indivíduos adultos para então forragear sobre a cobertura de algas (q.v. Buck & Sazima 1995).

Estudos realizados em ambientes de recifes de corais demonstraram a existência de uma grande frequência de encontros agonísticos intra e inter-específicos motivados por disputas por abrigos nos recifes (Shulman 1985). O recrutamento e sobrevivência inicial de peixes recifais estariam sendo influenciados pela interação de três fatores: disponibilidade de abrigos apropriados; pressão de predação; e a agressão por peixes defendendo abrigos e territórios no recife. Considerando que indivíduos jovens e/ou pequenos normalmente saem perdedores durante eventuais disputas por abrigos, e que a pressão de predação tende a ser maior sobre juvenis (pois estão dentro da amplitude de tamanho de presas de um maior número de predadores), a ocupação de um tipo de abrigo amplamente disponível e a formação de agregações mistas de espécies parecem constituir uma situação vantajosa para loricariídeos jovens nas corredeiras.

A preferência por abrigos com determinadas características não é uma exclusividade dos loricariídeos. Espaço tem sido considerado como um dos recursos limitantes mais importantes em recifes de corais, e vários estudos demonstraram a existência de uso

intensivo e prolongado de abrigos com características físicas definidas (e.g., Luckhurst & Luckhurst 1978). Ainda em ambientes de recifes de corais, Robertson & Sheldon (1979) demonstraram que a forma e as dimensões relativas dos espaços e cavidades eram decisivos na escolha de abrigos noturnos por duas espécies de peixes. A forma do corpo e as estratégias comportamentais das espécies estudadas eram mais importantes do que simplesmente a relação entre o tamanho do peixe e as dimensões do abrigo, como anteriormente proposto por Smith & Tyler (1973b, *apud* Robertson & Sheldon 1979).

Em um estudo sobre partilha de habitat por um conjunto de espécies de peixes blenióides de pequeno porte (Chaenopsidae e Clinidae), Clarke (1994) concluiu que as espécies estudadas por ele dividiam o espaço precisamente, exibindo uma marcada preferência por abrigos com certas dimensões, orientação e localização nos recifes. No caso dos loricariídeos estudados aqui, acredito que proporções corporais e estratégias comportamentais sejam fatores decisivos na escolha dos abrigos ocupados, resultando em uma partilha refinada do espaço pelas espécies. A preferência por abrigos diurnos com características específicas representa uma forma complementar de partilha do espaço, somando-se ao uso diferenciado de micro-hábitats e táticas alimentares durante o período noturno.

Dieta

A dieta dos loricariídeos habitantes das áreas de corredeiras mostrou-se muito mais heterogênea do que o comumente citado nos textos gerais sobre essa família de Siluriformes (e. g., Burgess 1989). No caso dos loricariídeos, os hábitos noturnos e criptobióticos e a ingestão de alimentos muito pequenos dificultam (ou mesmo impedem) a observação do tipo de alimento que está sendo consumido, o que provavelmente contribuiu para a idéia de uma uniformidade no comportamento alimentar das espécies.

Os alimentos mais importantes para o conjunto de espécies de loricariídeos nas corredeiras foram as diatomáceas, presentes na grande maioria dos conteúdos estomacais analisados. A importância de diatomáceas na dieta de loricariídeos têm sido registrada na literatura para conjuntos de espécies habitando pequenos riachos de floresta (Power 1990; Buck & Sazima 1995). A presença de grande quantidade de diatomáceas associadas a

sedimento fino e areia indica que esses loricariídeos exploram a camada superficial do periliton, formada por um agregado de partículas fracamente assentado sobre a superfície das pedras. A presença de clorofíceas na forma de filamentos soltos (e.g., *Spirogyra*) e a quase ausência de algas que aderem fortemente ao substrato (como *Calothrix*, por exemplo) também apoiam essa hipótese. A tática alimentar utilizada provavelmente consiste em um pastejo superficial, pouco vigoroso, sobre a superfície rochosa, retirando apenas itens fracamente assentados no periliton. Faixas longas de dentes finos, numerosos e próximos entre si parecem constituir ferramentas eficientes para a exploração dessa abundante fonte de alimentos. Estas características estão presentes na maioria das espécies que apresentaram dentições dos tipos II e V: as três espécies de *Baryancistrus*, *Peckoltia* sp. e *P. vittata*, *Ancistrus* sp., *Hopliancistrus tricornis*, *Pseudancistrus* cf. *barbatus* e *Hypostomus* aff. *emarginatus*. De forma análoga às táticas alimentares empregadas pelos ciclídeos dos grandes lagos africanos Malawi e Tanganyika, tais espécies de loricariídeos seriam classificadas como “combers” (cf. Konings 1989; Yamaoka 1997); esses peixes usam a dentição para “pentear” a cobertura de algas filamentosas aderidas à rocha, retirando principalmente as diatomáceas epífitas ou fracamente assentadas.

A identificação dos conteúdos alimentares das espécies acima citadas em uma categoria ampla (diatomáceas) possivelmente oculta alguma forma de segregação no uso dessa categoria de alimento. Diatomáceas podem estar associadas a diferentes tipos de substrato, como grãos de areia, superfícies rochosas, ou ainda fixar-se como epífitas sobre algas filamentosas. A partilha de recursos baseada na exploração de diatomáceas associadas a diferentes substratos, bem como através de diversas táticas alimentares, tem sido registrada em outros ambientes (e.g., Whitfield & Blaber 1978) e pode estar também ocorrendo nas corredeiras do Xingu.

Panaque aff. *nigrolineatus* também apresentou dieta composta fundamentalmente por diatomáceas, mas possui dentição muito diferente das espécies anteriores. Com dentes pouco numerosos, fortes e em forma de colher, tem sido sugerido que esta espécie raspa fragmentos de galhos e troncos submersos, alimentando-se de madeira, ou talvez em busca do perifiton associado. O uso de fragmentos de madeira como auxiliar no processamento mecânico dos alimentos ingeridos também foi sugerido (Burgess 1989), o que merece ser melhor investigado. Entretanto, devo ressaltar que os estômagos de exemplares dessa

espécie não apresentam um espessamento notável das paredes, o que seria de esperar em espécies que utilizam processos mecânicos de trituração do alimento no estômago. Devido às diferenças na dentição e da pequena amostra analisada, prefiro não associar esta espécie a nenhum dos grupos tróficos identificados.

A presença de alimentos de origem animal na dieta de loricariídeos é conhecida (e.g., Menezes 1949), embora sem maiores detalhes. Alimentos de origem animal foram freqüentes na dieta da maioria das espécies estudadas por mim (85 %), embora com pequena importância relativa para grande parte delas. Três espécies consideradas como onívoras no presente estudo (*Peckoltia vittata*, *Hypancistrus zebra* e *Oligancistrus punctatissimus*) consumiram uma variedade de pequenos invertebrados, aparentemente associados ao periliton. *Peckoltia vittata* apresenta um número relativamente reduzido de dentes, os quais são mais espaçados e muito menos numerosos do que os de *Peckoltia* sp. Indivíduos de *P. vittata* foram observados abrigados em locas circulares durante o dia, e relocalizados à noite em atividade de forrageamento, sempre muito próximos das entradas dos abrigos. Marcas de pastejo concentradas junto à entrada das locas também indicam que tais indivíduos concentrem as atividades de forrageamento em áreas muito restritas, próximas aos abrigos. Acredito que esta espécie seja capaz de selecionar ativamente pequenos invertebrados no periliton, ingerindo micro-crustáceos, ácaros e formas imaturas de insetos aquáticos ocasionalmente encontrados dentro de sua área de forrageamento. A tática alimentar básica seria o pastejo, e a presença de briozoários e fragmentos de esponjas nos conteúdos estomacais analisados indicam um forrageio mais vigoroso e/ou mais rente ao substrato rochoso, caracterizando um tipo raspador (“scraper”; cf. Yamaoka 1997).

Oligancistrus punctatissimus foi a espécie que consumiu a maior variedade de alimentos de origem animal, tendo incluído todos os grupos de invertebrados identificados nas análises. Já *Hypancistrus zebra* parece ser mais seletivo, pois apenas briozoários e micro-crustáceos foram registrados nos conteúdos estomacais. A contribuição importante dos invertebrados nas dietas das duas espécies também indica uma possível seleção de tais itens durante o forrageamento. A presença de invertebrados que aderem sobre o substrato rochoso nas dietas das duas espécies indica novamente um pastejo vigoroso, tipo raspador.

Embora *H. zebra* e *O. punctatissimus* tenham sido enquadrados quanto à dentição em grupos diferentes (tipos III e IV, respectivamente), apresentam em comum uma

diferença numérica entre os dentes do pré-maxilar e dentário, e fileiras convergentes de dentes. Em *H. zebra* os dentes do pré-maxilar são mais numerosos (13/5), e os do dentário são dispostos de forma convergente, com o vértice voltado para a região caudal (Figura 4.4). O padrão exibido por *O. punctatissimus* é quase especular: dentes mais numerosos no dentário (36/67) e pré-maxilar com fileiras de dentes convergentes, com o vértice voltado para o focinho (Figura 4.4). A presença de um menor número de dentes arranjados em fileiras convergentes provavelmente possibilita uma maior eficiência na seleção e apreensão de itens alimentares, especialmente invertebrados sésseis. A ampla mobilidade das mandíbulas característica dos loricariídeos (Schaefer & Lauder 1986) permitiria que disposições dos dentes ao mesmo tempo semelhantes e “invertidas” pudessem ser eficientemente utilizadas durante o forrageamento.

Apesar de plausível, a eficiência do padrão de disposição dos dentes nessas duas espécies não é suficiente para explicar a maior ocorrência de invertebrados nas suas dietas. Três outras espécies com padrões de dentição semelhantes ao de *O. punctatissimus* (*Oligancistrus* sp., *Parancistrus* cf. *aurantiacus* e *Parancistrus* sp.) tiveram participações menos expressivas de invertebrados nas dietas, o que pode estar relacionado à ocupação de diferentes micro-habitats pelas espécies.

Duas outras espécies consumiram exclusivamente alimentos de origem animal: *Scobinancistrus aureatus* e *S. cf. pariolispos*. São espécies morfologicamente muito semelhantes entre si, e possuem padrão de dentição idêntico (tipo I). Os poucos dentes são muito fortes e apresentam cúspides largas e espatuladas. Ambas as espécies consumiram exclusivamente invertebrados sésseis de consistência rígida (itens duros: esponjas, briozoários e pequenos bivalves). A forma dos dentes e os tipos de itens consumidos indicam uma tática alimentar do tipo raspador –catador (“scraper-picker”), com itens alimentares individualmente selecionados e raspados (ou arrancados) do substrato rochoso. Acredito que a forma de apreensão e retirada do alimento aderido à rocha seja análoga à ação de uma torquês, com as bordas cortantes dos dentes sendo pressionadas em oposição rente à superfície rochosa. A presença de bivalves intactos e fragmentos volumosos de esponjas como itens alimentares, bem como a completa ausência de sedimento nos tubos digestivos, indicam uma forma de ação precisa na tomada de alimento, o que apoia a hipótese de seleção ativa de itens individualizados no periliton.

Embora eu não tenha encontrado gastrópodes na dieta de *Scobinancistrus* spp., a suposição de Stawikowski (in Burgess 1994) de uma dieta baseada no consumo desses moluscos para *S. aureatus* foi parcialmente confirmada. Apenas bivalves foram encontrados no material analisado, mas esses resultados apoiam a idéia de existência de uma relação entre a forte dentição dessas espécies e o consumo de itens alimentares duros. A única espécie registrada por mim como consumidora de gastrópodes no rio Xingu foi *Megalodoras uranoscopus* (Siluriformes, Doradidae), aparentemente sem a utilização de qualquer especialização morfológica do aparelho bucal para a captura ou processamento desses moluscos. A caracterização de *Scobinancistrus aureatus* e *S. cf. pariolispos* como catadores de invertebrados representa uma novidade entre os loricariídeos e demonstra a potencial diversidade de hábitos e estratégias alimentares ainda por serem registrados para essa família de Siluriformes.

Entre os loricariídeos estudados por mim no rio Xingu, o caso mais interessante talvez seja o de *Ancistrus ranunculus*. Esta espécie apresentou uma dieta baseada em itens muito pequenos, principalmente diatomáceas e cianobactérias. A presença de cianobactérias muito pequenas nos dois conteúdos estomacais analisados representa uma novidade entre os loricariídeos das corredeiras, pois indica a possibilidade de utilização de uma tática alimentar diferente e especializada, a filtração. Algumas características morfológicas e comportamentais exibidas por *Ancistrus ranunculus* fornecem indícios que apoiam a idéia de filtração como a tática alimentar para essa espécie. A extrema mobilidade dos elementos que constituem o aparelho bucal em loricariídeos (Schaefer & Lauder 1986) permitem que as fileiras de dentes dos pré-maxilares e dos dentários se toquem (ou mesmo se sobreponham) quando a boca é fechada. A capacidade de oclusão da boca é facilmente verificada a partir do exame de exemplares preservados com as mandíbulas em diversas posições, ou ainda exercendo-se uma leve pressão sobre as mandíbulas desses exemplares. Em exemplares preservados de *A. ranunculus* a boca fica permanentemente aberta, sendo impossível fazer com que as faixas de dentes se aproximem mesmo quando forçadas. Isto indica uma impossibilidade de individualização de itens alimentares no periliton e também indica que, diferentemente das espécies caracterizadas como raspadoras-catadoras, a precisão dos movimentos dos pré-maxilares e dentários não seja importante na apreensão do alimento para essa espécie. Aparentemente, a

impossibilidade de oclusão da boca nesta espécie resulta de um posicionamento mais fixo dos pré-maxilares, mantidos rigidamente para frente, o que representaria uma limitação mecânica imposta pelo extremo achatamento dorso-ventral do corpo. A presença de faixas de dentes diminutos e frágeis e com cúspides pouco desenvolvidas, também apoia a idéia de um papel secundário desempenhado pela dentição no processo de forrageamento de *A. ranunculus*. Acredito que esta espécie utilize a boca para ressuspender o sedimento contendo diatomáceas e cianobactérias, que seriam então ingeridas com a água e filtradas, de forma análoga ao observado para larvas de algumas espécies de anfíbios. Seale & Wassersug (1979) descrevem o comportamento alimentar de larvas de *Rana sylvatica* como filtrador facultativo, baseado na fragmentação e ressuspensão de partículas da cobertura de algas, com o uso de peças bucais queratinizadas. Entretanto, uma comparação com o comportamento alimentar de larvas de *Helophryne natalensis* talvez seja mais adequada (Wassersug & Hoff 1979). As larvas dessa espécie de anfíbio são consideradas especialistas de ambientes de riachos, e utilizam a boca para fixar-se ao substrato. A ressuspensão do perifiton é feita no próprio local de fixação, também com auxílio do aparelho bucal queratinizado. Os hábitos reofílicos, a presença de boca suctorial, e a ressuspensão de partículas sem a necessidade de grandes deslocamentos constituem um conjunto de características compatíveis com os hábitos observados para *Ancistrus ranunculus*.

O emprego de filtração como estratégia alimentar implica na necessidade de passagem de um grande volume de água pela câmara branquial, de forma a garantir a retenção de uma quantidade adequada de alimento (Sanderson & Wassersug 1990). *Ancistrus ranunculus* difere prontamente das demais espécies do gênero, entre outras características, por apresentar aberturas branquiais extremamente amplas, que se aproximam na região do istmo (Muller et al. 1994). Essa característica, associada à presença de um aparelho branquial volumoso e contendo rastros branquiais numerosos e próximos (obs. pess.), fortalecem a hipótese de filtração como estratégia alimentar por essa espécie. Do ponto de vista comportamental, a estratégia de filtração também parece adequada para uma espécie de hábitos gregários e sedentários. A utilização de partículas ressuspensas ou à deriva como alimento provavelmente seja um dos fatores que permitem a coexistência de até uma dúzia de exemplares em uma mesma fenda de rocha, sem a

necessidade de defesa de territórios de alimentação, como observado para outras espécies de *Ancistrus* (Power 1984a; Buck & Sazima 1995).

Detritos não parecem ser importantes como alimento para a fauna de loricariídeos das corredeiras, provavelmente devido à impossibilidade de formação de grandes acúmulos nesses ambientes. Apenas *Hypostomus* sp. teve detritos como fonte de alimento importante, na forma de fragmentos muito pequenos de vegetais em decomposição. Além da baixa frequência de detritos nas dietas das espécies analisadas, *Hypostomus* sp. foi uma espécie pouco abundante nas corredeiras, o que indica uma importância pequena dessa fonte de alimento para a ictiofauna de corredeiras. Detrito representa talvez a fonte mais importante de alimento para os loricariídeos habitantes das áreas de várzea, como *Liposarcus pardalis* (Yossa & Araujo-Lima 1998). A abundância desse tipo de alimento nas várzeas do sistema Solimões-Amazonas sustenta grandes populações desses loricariídeos, que movimentam uma pesca comercial importante e seletiva (Petreire 1978; Goulding 1980). A tática alimentar utilizada parece ser a de sucção (“suction feeding”) associada a um pastejo pouco vigoroso sobre as pedras, como observado para *Prochilodus* spp. por Bowen (1984) e Flecker (1992). A frequente observação de indivíduos de *Hypostomus* sp. em locais de correnteza fraca, contendo sedimento acumulado e algum detrito, parecem apoiar essa hipótese.

Comprimento relativo do tubo digestivo

O comprimento relativo do tubo digestivo dos loricariídeos estudados no rio Xingu mostrou-se amplamente variável, onde a maior relação (27,8) foi quase 30 vezes superior aos menores valores registrados (1,1). Embora a morfologia do canal alimentar não seja um preditor direto dos hábitos alimentares das espécies de peixes (Knoppel 1970), vários autores encontraram uma forte relação entre o comprimento relativo do tubo digestivo e a dieta de peixes (e.g., Fryer & Iles 1972; Zihler 1982; Casatti & Castro 1998). Nesses casos, dietas baseadas em alimentos de origem vegetal estiveram correlacionadas a um maior comprimento relativo do tubo digestivo.

Entre herbívoros marinhos, Horn (1989) lista o comprimento relativo do tubo digestivo de 56 espécies pertencentes a 14 famílias, com valores variando entre 0,5 e 10

vezes o tamanho do corpo (comprimento padrão, na maioria dos casos). Para ciclídeos africanos herbívoros, a relação variou entre < 1 e 8 vezes (Fryer & Iles, 1972). Esses valores estão muito abaixo da amplitude de variação demonstrada pelos loricariídeos no presente estudo (uma a 28 vezes).

Gerking (1994: 103-104) cita a importância da variação ontogenética no comprimento relativo do tubo digestivo, relacionando valores entre 5 e 15x para *Oreochromis mossambica* (Cichlidae), entre 5 e 24x para *Cirrhinus mrigala* (Cyprinidae), e 3 a 7x para três espécies de Mugilidae. Entretanto, é preciso considerar que ciclídeos utilizam placas de dentes faríngeos bem desenvolvidas para o processamento do alimento ingerido, causando uma destruição mecânica das paredes celulares e resultando em uma digestão efetiva do material vegetal e conseqüente menor tempo de passagem pelo trato digestivo. No caso dos loricariídeos e outros herbívoros e detritívoros, a digestão efetiva dos alimentos ingeridos sem uma preparação mecânica demanda um maior tempo de passagem, possibilitado pelo maior comprimento relativo do tubo digestivo.

Entre os loricariídeos das corredeiras do rio Xingu, observei uma tendência geral de aumento do tamanho relativo do tubo digestivo nas espécies fortemente herbívoras/iliófagas. Espécies com dietas onde haja grande participação de alimentos de origem animal apresentaram tratos digestivos mais curtos (*Scobinancistrus* spp. e *Hypancistrus zebra*), enquanto que as espécies consideradas onívoras e parte das herbívoras exibiram valores intermediários.

Microlepidogaster sp. apresentou os menores valores para a relação estudada (média de 1,1), e consumiu exclusivamente algas. Casatti & Castro (1998) também citam valores relativamente baixos para uma outra espécie do gênero (2,5) e hábitos alimentares algívoros. A exceção evidente representada pela combinação de herbivoria e tubo digestivo relativamente curto provavelmente reflete um forte componente filogenético, ou seja apenas uma consequência do pequeno tamanho adulto nessa espécie. Além disso, pelo menos uma espécie do gênero *Microlepidogaster* é citada como miniatura (Weitzman & Vari 1988), e o encurtamento do tubo digestivo nesse gênero talvez faça parte de uma síndrome de características morfológicas pedomórficas.

Entretanto, como citado anteriormente (Knoppel 1970), não é possível relacionar tipos de dietas e valores-limite para o comprimento relativo do tubo digestivo. Valores

considerados por mim como baixos e relacionados à uma dieta basicamente carnívora são equivalentes aos descritos por Casatti & Castro (1998) para loricariídeos algívoros de corredeiras do rio São Francisco, sendo os maiores daquela comunidade de peixes. Desta forma, acredito que as dimensões relativas do tubo digestivo sejam informativas em estudos de ecologia trófica de peixes, mas deveriam ser acompanhadas de uma análise do alimento consumido pelas espécies.

Dentição

Características da dentição têm sido utilizadas como caráter taxonômico entre os loricariídeos há muito tempo, como no caso de *Cochliodon* Heckel, 1854 (*apud* Muller & Weber 1992). Estudos recentes têm utilizado a forma e número dos dentes como caracteres taxonômico (e.g., Rapp Py-Daniel 1989; Isbrucker & Nijssen 1989, 1991). Entretanto, a forma e tamanho relativo dos dentes poucas vezes foram descritas em detalhe, e quase nunca relacionados a uma possível (e provável) relação com o tipo de dieta. As poucas informações sobre dieta referem-se normalmente a animais mantidos em aquário, versando sobre possíveis preferências por alimentos de origem vegetal ou animal (e.g. Seidel 1996 para *Hypancistrus zebra*).

Variações na morfologia e número dos dentes de um conjunto de espécies de loricariídeos foram discutidas em detalhe apenas por Muller & Weber (1992). Esses autores registraram também a ocorrência de um incremento no número de dentes de algumas espécies ao longo do desenvolvimento ontogenético, bem como alometrias de crescimento nos tamanhos relativos da coroa e haste. Entretanto, os autores citados discutem apenas o valor taxonômico das características morfológicas dos dentes, sem citar as possíveis relações entre a diversidade morfológica registrada e suas conseqüências ecológicas.

A dentição notavelmente diferenciada, apresentada por *Scobinancistrus aureatus*, motivou a suposição de uma dieta baseada em moluscos, abundantes no rio Xingu (Stawikowski 1989a, in Burgess 1994). Da mesma forma, a dentição forte e truncada das espécies de *Panaque* e observações em aquário foram utilizadas na construção da hipótese

de que fragmentos de madeira seriam um componente importante na dieta desses loricariídeos. Apesar do valor dessas observações, não há confirmação empírica, pois a dieta de exemplares coletados no ambiente natural continua sendo pouco estudada, restrita a trabalhos envolvendo poucas espécies, e concentrados em alguns ambientes e áreas geográficas (e.g., Power 1983; 1984 a,b,c; 1990; Costa 1987; Goulding et al. 1988; Buck & Sazima 1995).

A existência de uma relação direta entre características da dentição e hábitos alimentares em conjuntos de espécies aparentadas têm sido descrita em detalhe para alguns grupos de peixes, incluindo espécies marinhas (e.g., Jones 1968; Motta 1985; Kotrschal 1989) e de água doce (e.g., Fryer & Iles 1972; Yamaoka 1982, 1983). Em um estudo com peixes-borboleta do oceano Pacífico (Chaetodontidae), Motta (1985) demonstrou a existência de variações morfológicas e funcionais do aparelho bucal em seis espécies correlacionadas com especializações dietárias, e postulou que a radiação morfológica observada seria o resultado de mudanças simples de poucos elementos estruturais. Todavia, nem sempre as especializações observadas na morfologia do aparelho bucal têm correspondência direta com o espectro de itens alimentares observados no conteúdo estomacal (Kotrschal 1989).

No presente estudo reuni evidências sobre a existência de especializações na dieta de várias espécies de loricariídeos das corredeiras do rio Xingu. A presença no conteúdo estomacal de algumas espécies de alimentos supostamente ingeridos após seleção individual no ambiente (e.g., bivalves em *Scobinancistrus aureatus* e *Oligancistrus punctatissimus*) constitui uma evidência de uso preciso e especializado da dentição durante o forrageamento sobre a superfície irregular das pedras submersas. A hipótese de existência de táticas alimentares diferenciadas e especializadas nesse grupo de peixes é apoiada pela extrema mobilidade dos componentes do aparelho bucal em Loricariidae, que provavelmente permitem um maior refinamento e plasticidade no controle motor dessa estrutura (Schaefer & Lauder 1986).

Capítulo 5

Peixes e corredeiras

Neste capítulo, apresento uma síntese dos principais fatores relacionados ao uso dos ambientes de corredeiras por peixes, discutindo as relações entre morfologia e características físicas do ambiente, e a eficiência da metodologia ecomorfológica no estudo dessas relações; as possíveis vantagens adaptativas, representadas pela ocupação de um ambiente com características extremas de velocidade da correnteza e turbulência; e as principais ameaças ao equilíbrio ecológico desses biótopos.

Especializações morfológicas e comportamentais

A ocupação de ambientes de corredeiras implica na necessidade de adaptações para manutenção da posição em locais de fluxo intenso e turbulento, que incluem especializações morfológicas e comportamentais (Hora 1930; Odum 1971). Características consideradas essenciais para evitar o arrastamento pela correnteza incluem a forma geral do corpo, postura corporal, comportamentos de batimento das nadadeiras e de agarramento ao substrato (Webb 1989). Outras características morfológicas relacionadas à reofilia incluem o aumento da densidade relativa do corpo, e a diminuição do volume da bexiga natatória, em espécies de hábitos bentônicos (Macdonnell & Blake 1990; mas veja Webb 1990). Diferentes combinações dessas características podem ser apresentadas pelas espécies de peixes, de acordo com a forma de uso das áreas de corredeiras, representando um compromisso entre a necessidade de manutenção da posição espacial e a eficiência no uso dos recursos alimentares.

Através dos estudos ecomorfológicos, identifiquei um conjunto de características morfológicas, importantes e comuns aos três grupos taxonômicos estudados (*Teleocichla* spp., Cichlidae; Anostomidae; Loricariidae). Tais características incluíram: achatamento dorso-ventral do corpo; nadadeiras peitorais e pélvicas posicionadas horizontalmente;

espessamento dos raios anteriores das nadadeiras pélvicas e anal; boca em posição subterminal a inferior. Essas características puderam ser relacionadas aos tipos de micro-habitats ocupados e às formas de utilização dos recursos. Atributos ligados à capacidade de natação ativa contra a correnteza (área e forma das nadadeiras; forma do pedúnculo caudal), foram especialmente importantes entre os anostomídeos. O aumento da capacidade natatória representa uma resposta relativamente simples à ação da forte correnteza, envolvendo alterações no tamanho das nadadeiras e proporções corporais.

Para as espécies de *Teleocichla*, as especializações mais importantes concentraram-se na forma geral do corpo e dimensões da boca, relacionadas, respectivamente, ao modo de deslocamento no ambiente e aos tipos de alimentos consumidos. Entretanto, as diferenças morfológicas foram mais sutis, refletindo uma partilha refinada dos recursos, através do uso diferencial de micro-habitats. O uso especializado das nadadeiras pélvicas para a ancoragem no substrato parece constituir um modo eficiente de ocupação de áreas turbulentas nas corredeiras. A utilização de nadadeiras pares como órgãos acessórios na manutenção da posição espacial foi registrada para várias espécies que habitam as corredeiras, de diferentes grupos taxonômicos (Hora 1930; Lundberg & Marsh 1976; Arnold et al. 1991).

Entre os loricariídeos, apesar da pouca eficiência da abordagem ecomorfológica, a forma geral do corpo, representada pelo grau de achatamento dorso-ventral, foi a característica mais marcante. Isso ficou evidente nos resultados de preferência por tipos de abrigos diurnos, onde pude relacionar a forma do corpo com as características físicas dos abrigos. Além disso, o estudo da dieta dos loricariídeos indica que características da dentição são especialmente importantes, contribuindo para a partilha de recursos alimentares. A caracterização de duas espécies como catadores incipientes de invertebrados (*Scobinancistrus* spp.), e a possibilidade de uma outra espécie utilizar a filtração como tática alimentar, representam novidades entre os loricariídeos, e demonstram a diversidade de hábitos e estratégias alimentares nesse grupo de Siluriformes de corredeiras.

O tamanho relativo da cabeça constitui um atributo ecomorfológico relacionado ao tamanho dos itens alimentares consumidos (Watson & Balon 1984). Esse caráter foi importante em *Teleocichla* spp. e Anostomidae, diferenciando espécies que consomem

alimentos maiores (*Teleocichla* sp. "PR"), ou partes de organismos grandes (*Leporinus* sp. "PA"). O maior tamanho relativo da cabeça, nesses casos, também poderia ser interpretado como o resultado de uma hipertrofia de alguns ossos e músculos, relacionado ao processamento de alimentos de consistência dura (durofagia, cf. Turingan 1994).

Entre as estratégias comportamentais relacionadas à ocupação das corredeiras, o uso de remansos formados a jusante de blocos rochosos, parece ser a que demanda menores especializações. O uso desses remansos por espécies de anostomídeos, de forma ocasional e oportunista, apoia a idéia de um comportamento pouco especializado. O uso dos espaços entre as pedras do fundo, também parece ser uma forma relativamente simples de evitar a ação direta da correnteza (cf. Casatti & Castro 1998). Diversas espécies utilizaram esses espaços como abrigos (diurnos ou noturnos) durante o período de repouso, enquanto outras valeram-se da menor correnteza nesses locais durante as atividades de forrageamento (e.g., *Teleocichla* sp. "PR" e *Leporinus* sp.). A ausência de especializações morfológicas evidentes nessas espécies reforça o papel do comportamento como determinante na ocupação das áreas de corredeiras.

A eficiência da metodologia ecomorfológica

De modo geral, a abordagem ecomorfológica mostrou-se útil e eficiente no estudo das relações entre as características morfológicas dos peixes, e os micro-habitats ocupados nas corredeiras. Vários aspectos puderam ser claramente relacionados, como o pronunciado achatamento dorso-ventral do corpo e a exposição direta à forte correnteza; a relação entre a área relativa das nadadeiras e a forma do pedúnculo caudal, para espécies que nadam ativamente contra a correnteza; e as dimensões relativas da cabeça e boca em relação ao tamanho e consistência (dureza) dos alimentos consumidos.

Entretanto, acredito que o estudo ecomorfológico isoladamente, sem a incorporação das informações obtidas através da observação direta no ambiente, perde em eficiência e em capacidade de resolução, como sugerido por Motta (1985). A partilha refinada do espaço, observada entre as espécies de *Teleocichla*, dificilmente seria inferida apenas com o estudo das características ecomorfológicas. Da mesma forma, a estratégia de utilização de

pequenos remansos nas corredeiras por espécies de anostomídeos não teria sido registrada, dificultando as análises das relações entre forma do corpo e grau de reofilia. Entre os loricariídeos, a relação entre o pronunciado achatamento dorso-ventral de algumas espécies e a utilização de fendas estreitas nas rochas como abrigo poderia passar despercebida.

A eficiência da metodologia ecomorfológica também não foi uniforme, para os três grupos taxonômicos estudados. Conforme mencionado no Capítulo 4, os resultados do estudo das espécies de Loricariidae foram pouco elucidativos. À parte a separação óbvia das espécies com pronunciado achatamento dorso-ventral (*Ancistrus ranunculus*, *Pseudancistrus cf. barbatus* e *Hopliancistrus tricornis*) e alguns casos mais divergentes (por exemplo, *Hypancistrus zebra*), as análises resultaram em pouca informação ecomorfológica relevante.

Vários fatores podem ter contribuído para essa baixa eficiência da metodologia. Loricariídeos podem ser considerados como conservativos quanto à configuração geral do corpo, embora apresentem diversas especializações tróficas (Pinna 1988; presente estudo). Por outro lado, é possível que os índices utilizados (atributos ecomorfológicos), simplesmente sejam inadequados para medir características ecomorfológicas relevantes entre espécies de loricariídeos (Hespenheide 1973; Motta & Kotrschal 1992). A maior parte dos atributos examinados está relacionada à capacidade de natação ativa e manutenção da posição espacial nas corredeiras, características pouco informativas num grupo com hábitos bentônicos e criptobióticos. Da mesma forma, outros atributos referem-se ao tamanho e dimensões relativas da cabeça e boca, de difícil interpretação nesse grupo de peixes. Loricariídeos alimentam-se de itens pequenos, na maioria dos casos de dimensões microscópicas, o que torna esses atributos pouco informativos. Além disso, o uso generalizado da boca como órgão de sucção, provavelmente produziu algumas limitações nas possibilidades de alterações estruturais, de forma a minimizar os possíveis conflitos funcionais entre capacidade de sucção e eficiência de forrageamento (Schaefer & Lauder 1986). Como visto anteriormente (Capítulo 4), especializações morfológicas importantes e elucidativas aparentemente concentraram-se nas características da dentição das espécies, atributos não incluídos nas análises ecomorfológicas.

Uma terceira possibilidade refere-se à capacidade de resolução da metodologia utilizada. Análises ecomorfológicas têm sido freqüentemente empregadas em estudos

ictiológicos (e.g., Keast & Webb 1966; Gorman & Karr 1978; Gatz 1979; Motta 1988; Winemiller 1991; Motta et al. 1995, e referências incluídas). Entretanto, a abordagem ecomorfológica parece ser especialmente eficiente quando utilizada em uma escala mais ampla, envolvendo grupos distantemente relacionados (Uieda 1995; mas veja Motta & Kotrschal 1992); ou quando as análises focalizam diferenças em um único complexo estrutural de espécies de uma família (Kotrschal 1989; Douglas & Matthews 1992). No caso dos loricariídeos, a fragilidade dos resultados pode ter sido uma consequência da análise de um conjunto heterogêneo e inadequado de atributos, envolvendo um grupo de espécies próximas filogeneticamente, e habitantes de um mesmo tipo de ambiente.

A ocupação dos ambientes de corredeiras: possíveis vantagens

Algumas características dos ambientes de corredeiras provavelmente representam condições vantajosas para a colonização pela ictiofauna, quando comparadas a outros tipos de biótopos. Pelo menos três características básicas observadas durante os mergulhos merecem ser discutidas: abundância de alimento, grande disponibilidade de abrigos, e uma aparente baixa pressão de predação.

Abundância de alimento

As águas claras e rasas das corredeiras são ambientes com produtividade primária elevada, onde a exposição à luz solar intensa propicia o crescimento de uma abundante camada de algas perilíticas (Welch 1948, *apud* Casatti 1996). Uma rica fauna de insetos e outros invertebrados aquáticos pode ser encontrada associada ao periliton e sob as pedras nos trechos de corredeiras, servindo de alimento para os peixes (Angermeier & Karr, 1984; Casatti 1996). A importância do periliton como fonte de alimento para os peixes das corredeiras do Xingu transparece na proporção de espécies observadas forrageando sobre o substrato rochoso. Das 105 espécies de peixes registradas nas corredeiras, pelo menos 60% exploraram o periliton durante o forrageamento.

A existência de uma clara dependência do periliton, para um conjunto numeroso de espécies, indica uma abundância elevada de alimento no ambiente. Embora eu não tenha

quantificado a oferta de alimento nas corredeiras, evidências obtidas em outros locais apoiam a hipótese de abundância de alimento nesses ambientes. Casatti & Castro (1998) também registraram uma grande participação de alimentos de origem autóctone (algas e formas imaturas de insetos aquáticos), nas dietas dos peixes de uma corredeira do rio São Francisco, sudeste do Brasil. A utilização de insetos aquáticos imaturos como principal fonte de alimento pelas espécies de *Teleocichla*, bem como por várias espécies de anostomídeos e alguns loricariídeos, demonstra a importância desses invertebrados nas cadeias tróficas das corredeiras.

A utilização das corredeiras como área de forrageamento, por um grande número de espécies pertencentes a poucos grupos taxonômicos, pode ter sido facilitada pela exploração diferencial de micro-habitats, bem como pelo uso de táticas diferentes na exploração dos recursos alimentares. Anostomídeos empregaram variações da poda de algas e cata de invertebrados, procurando ativamente o alimento. As espécies de *Teleocichla* também empregaram a cata de partículas e invertebrados, mas utilizando a tática de espreita. *Retroculus xinguense*, uma espécie de ciclídeo fortemente reofílico e constante nas corredeiras, alimentou-se de insetos aquáticos capturados no leito de seixos, fossando o substrato. Os loricariídeos alimentaram-se basicamente de algas, pastejadas durante o período noturno, o que constitui uma forma adicional de partilha dos recursos, através da segregação temporal. *Tometes* sp., a espécie mais comum de serrasalmídeo nas corredeiras, consumiu quase exclusivamente plantas podostemáceas, podando folhas em locais de grande turbulência. A importância do comportamento na determinação da dieta de espécies filogeneticamente próximas e com morfologia semelhante, também foi sugerida por Motta (1989), em um estudo sobre peixes-borboleta (Chaetodontidae).

Grande disponibilidade de abrigos

Uma característica marcante das corredeiras é a grande disponibilidade de abrigos, formados pela justaposição de pedras e grandes blocos rochosos. Tais abrigos fornecem proteção a um grande número de espécies de peixes, possibilitando que permaneçam a maior parte do tempo nas corredeiras. Os pequenos espaços existentes sob pedras achatadas e a abundância de fendas estreitas nas rochas servem de abrigo diurno para indivíduos jovens de muitas espécies de loricariídeos. Indivíduos adultos de espécies com

pronunciado achatamento dorso-ventral, também fazem uso destes ambientes (e. g., *Ancistrus ranunculus*, *Pseudancistrus* aff. *barbatus*), muitas vezes compartilhados com pequenos anostomídeos. À noite, os mesmos ambientes são utilizados como local de repouso por anostomídeos (e.g., *Leporinus julii*, *Leporinus* sp., *Leporellus vittatus*) e ciclídeos (*Teleocichla* spp.).

Além da abundância, a diversidade de tipos de abrigos também parece ser importante para os peixes de corredeiras. Entre os loricariídeos, pelo menos sete espécies apresentaram diferenças estatisticamente significativas na ocupação dos diversos tipos de abrigos, indicando a existência de partilha do recurso. A correspondência entre a forma do corpo e características físicas dos abrigos indica que alguns aspectos da morfologia de loricariídeos podem representar especializações relacionadas à ocupação de abrigos. A existência de preferência por abrigos com características físicas definidas também foi demonstrada para espécies de peixes recifais (e.g., Clarke 1994).

Além dos loricariídeos, outras espécies com hábitos criptobióticos (e.g., *Myoglanis* sp., Pimelodidae) também utilizam as pedras apoiadas sobre o substrato como abrigos, especialmente nas áreas de correnteza forte. Por outro lado, algumas espécies parecem utilizar estes abrigos de forma oportunista (e.g., *Microglanis* sp., Pimelodidae; jovens de *Synbranchus* sp., Synbranchidae), talvez atraídos pelo acúmulo de partículas orgânicas e invertebrados sob as pedras. Essas observações indicam que a abundância de abrigos e a complexidade estrutural do substrato nas áreas de corredeiras constituem características importantes para a manutenção de uma elevada riqueza e diversidade de espécies de peixes, fato também assinalado por Casatti & Castro (1998), para uma corredeira do rio São Francisco.

Menor pressão de predação

A ocupação de áreas de corredeiras poderia ser considerada vantajosa, para muitas espécies de peixes, devido à baixa densidade de predadores observados no ambiente. A simples presença de predadores pode influenciar o comportamento individual, o padrão de uso dos recursos, e as interações interespecíficas de peixes (e.g., Mittelbach 1986). Os efeitos diretos e indiretos da predação têm sido considerados como alguns dos principais fatores estruturando comunidades de peixes (cf. Power et al. 1985; Rodriguez & Lewis

1997). Estudos em rios africanos tropicais demonstraram que a ação de piscívoros vorazes pode resultar na exclusão de espécies menores dos ambientes de águas abertas, forçando-as a ocuparem ambientes marginais rasos, ou com ampla cobertura vegetal (e.g., Winemiller & Winemiller 1994).

Acredito que a pressão de predação observada em águas abertas, especialmente em ambientes lênticos ou com correnteza fraca, possa ter sido um dos fatores que levaram à ocupação das áreas de corredeiras, ao menos para certos grupos de espécies. Esse poderia ser o caso dos Cichlidae, por exemplo, onde a maior parte das espécies apresenta hábitos associados a ambientes lênticos. A ocupação das corredeiras por *Teleocichla* provavelmente representa o resultado de uma radiação adaptativa, a partir de um ancestral de hábitos moderadamente reofílicos, como ocorre entre as espécies de *Crenicichla*.

Os principais peixes predadores identificados nas corredeiras do Xingu foram *Cichla* sp. e *Hoplias macrophthalmus*. Nestes locais, observei a atividade de *Cichla* sp. caçando suas presas, em áreas marginais das corredeiras, sob correnteza fraca a moderada. Utilizavam a tocaia e perseguições curtas como táticas, aparentemente fazendo uso de blocos de pedra como esconderijo. À noite, observei indivíduos de *Hoplias macrophthalmus* espreitando presas, junto a paredões rochosos, parcialmente ocultos ao lado de pedras grandes. Durante o dia, observei indivíduos inativos dessa espécie, abrigados sob blocos de pedra e troncos submersos, em áreas de correnteza fraca a moderada. Estas observações, somadas às informações disponíveis em literatura sobre táticas alimentares de *Cichla* e *Hoplias* (e.g., Sabino & Zuanon 1998), indicam que o uso das corredeiras como sítios de alimentação por estes dois tipos de predadores seja uma estratégia oportunista, pouco especializada, e restrita às áreas marginais.

O número reduzido de predadores nas áreas mais turbulentas das corredeiras, contrasta com a noção generalizada de abundância de predadores em comunidades de peixes neotropicais (Lowe McConnell 1987). Estudos em outros rios amazônicos, de águas claras e com muitos trechos de corredeiras (e.g., rio Trombetas, Ferreira 1995), demonstraram a predominância de espécies piscívoras nos resultados de pescarias experimentais, constituindo a maior parte da biomassa capturada. Embora tais resultados constituam em parte um reflexo do maior peso médio alcançado pelos piscívoros (ou uma maior vulnerabilidade ao tipo de aparelho de pesca utilizado), em diversas ocasiões e locais

os piscívoros foram dominantes numericamente (e.g., Ferreira et al. 1988; Ferreira 1995). Entretanto, tais estudos concentraram as amostragens em locais de correnteza fraca, em condições muito diferentes das observadas nas corredeiras do Xingu.

A baixa densidade de predadores em ambientes com características ecológicas extremas já havia sido notada em outras situações. Junk et al. (1987), estudando a ictiofauna de ambientes hipóxicos na Amazônia Central, encontraram uma baixa diversidade e densidade de predadores em um lago de várzea. Estes autores sugeriram que a reduzida pressão de predação poderia representar uma vantagem ligada à colonização de ambientes hipóxicos, especialmente para indivíduos jovens e espécies de pequeno porte.

Nas corredeiras, a pressão de predação seria limitada principalmente pela alta velocidade da correnteza e turbulência. Acredito que o conflito entre a necessidade de manutenção da posição espacial em meio à forte correnteza e a dinâmica de ataque típica empregada pelos predadores (ataque repentino, com aceleração rápida e interceptação da trajetória da presa) resulte em ineficiência deste tipo de tática alimentar nas corredeiras. O uso das corredeiras como sítio de alimentação por *Cichla* sp. e *Hoplias macrophthalmus* talvez tenha sido favorecido pelas estratégias predominantemente utilizadas por essas espécies. Tocaia e espreita são táticas caracterizadas pela dissimulação da presença do predador, permitindo que haja uma distância adequada em relação à presa no momento do ataque. Nas corredeiras, os blocos de pedra utilizados como esconderijo por esses predadores produzem pequenas áreas de remanso a jusante, favoráveis ao posicionamento adequado do predador antes do ataque, o que explicaria a aparente predominância destas táticas de predação.

Aves são consideradas predadores importantes de peixes em riachos, influenciando a distribuição espacial de indivíduos e espécies (Power 1984 a, b; Power et al. 1989). Não observei aves piscívoras forrageando nas áreas mais turbulentas das corredeiras. Embora várias espécies de aves explorem as áreas marginais e remansos como locais de forrageamento, a turbulência superficial da água nas corredeiras pode dificultar a localização de presas, contribuindo para a redução da pressão de predação. Além disso, aves que mergulham em busca da presa teriam suas atividades dificultadas (ou mesmo impedidas) pela ação da forte correnteza.

Outros predadores potenciais registrados no presente estudo foram jacarés e serpentes. Indivíduos de *Caiman crocodilus* foram freqüentes nos arredores das corredeiras, mas sempre associados às praias adjacentes, nunca tendo sido vistos em áreas correntosas. Durante um mergulho diurno, encontrei um indivíduo de *Paleosuchus trigonatus*, inativo, em uma área marginal de corredeira, totalmente submerso e apoiado no fundo, entre troncos e pedras. Em outra ocasião, observei um indivíduo de *Hydrodynastes bicinctus* (boipeva-açu, Colubridae), em um local de correnteza fraca, especulando em frestas e abrigos sob rochas submersas, aparentemente à procura de presas. Nesse local os loricariídeos eram abundantes, e talvez façam parte da dieta desta espécie de serpente. Em função do baixo número de registros, acredito que jacarés e serpentes não sejam predadores importantes nas corredeiras, como anteriormente sugerido por Casatti & Castro (1998).

A ictiofauna do rio Xingu: possíveis impactos

Os estudos realizados nas corredeiras do rio Xingu evidenciaram a existência de relações complexas e especializadas, entre as espécies de peixes e o ambiente. Tais especializações, associadas a um ambiente cuja descontinuidade geográfica é uma das suas principais características, resultam em uma grande vulnerabilidade a perturbações antrópicas, na forma de barragens, garimpo, assoreamento e sobrepesca.

A iminência de impactos ambientais generalizados, como os causados pelo represamento para geração de energia elétrica, certamente ocasionarão o desaparecimento local de muitas espécies de peixes, como observado em outras áreas da Amazônia (Santos et al. 1996). O planejamento de ações de barramento seqüencial das corredeiras, como previsto para o rio Xingu (e outros afluentes do rio Amazonas; Junk & Nunes de Mello 1987), poderá levar a perdas irreversíveis de um patrimônio genético único. Medidas preventivas e mitigadoras deveriam ser avaliadas, como forma de evitar perdas maciças da biodiversidade original da Amazônia, especialmente de porções importantes, mas pouco visíveis, da fauna nativa da região.

Um dos aspectos mais marcantes do uso de recursos naturais, na região de Altamira, é a intensa exploração do comércio de peixes ornamentais para o mercado de exportação.

A pesca de peixes ornamentais constitui uma das mais importantes atividades comerciais locais, envolvendo muitas famílias de ribeirinhos, bem como empresas sediadas na cidade. O número de pessoas envolvidas é desconhecido, mas estima-se que pelo menos mil dependam diretamente desta atividade na região (obs. pess.). Não é possível identificar ou quantificar o número de exemplares exportados desde o início da atividade, no início da década de 80. Tal situação é extremamente preocupante, pois sem uma avaliação preliminar dos estoques, é impossível fazer um acompanhamento adequado das atividades de pesca. A falta de um ordenamento pode levar a um colapso da pesca ornamental na região, com sérias conseqüências ambientais e sociais (Andrews 1992).

A maioria das espécies comercializadas é composta por loricariídeos, e a principal espécie explorada é *Hypancistrus zebra*. O alto valor individual dos exemplares desta espécie dirige uma pesca seletiva, com exemplares de outras espécies sendo freqüentemente desprezados pelos pescadores. Há um desconhecimento quase completo sobre aspectos básicos da biologia e ecologia das espécies envolvidas. Observações pessoais baseadas no exame de exemplares preservados e informações publicadas sobre a reprodução de *H. zebra* em aquário (e.g., Seidel 1996) têm demonstrado que as desovas contêm cerca de uma dúzia de ovos, e há cuidado parental até a eclosão. Tais características a tornam especialmente vulnerável à sobrepesca, pois a capacidade de reposição dos estoques provavelmente seja limitada pelo baixo índice de recrutamento anual.

O método de pesca empregado localmente (coleta manual individual) provavelmente produz um impacto ambiental reduzido, e uma ordenação da pesca poderia garantir o uso sustentável do recurso representado pelos peixes ornamentais. Uma estratégia de controle da pesca, acompanhada de incentivos à piscicultura de espécies de interesse ornamental, poderia ser uma alternativa a longo prazo, evitando os impactos sociais sérios de uma proibição imediata e total da pesca. O alto valor individual desses peixes torna-se um ponto favorável à adoção desta estratégia, pois estimula a adoção de maiores cuidados com os peixes capturados, evitando perdas por doenças ou manuseio inadequado. Cursos de treinamento sobre técnicas de coleta e manuseio, também poderiam auxiliar na manutenção da atividade em condições ambientalmente aceitáveis.

Conclusões e considerações finais

Correnteza e substrato são considerados como alguns dos principais fatores influenciando a organização de comunidades de peixes de água doce (Gorman & Karr 1978). Nas corredeiras, a importância de tais elementos pode ser notada diretamente, através de observações subaquáticas. O grande número de espécies reofilicas observadas no Xingu evidencia o papel das corredeiras na composição e manutenção da diversidade da ictiofauna local. Várias espécies foram descritas para o Xingu nos últimos anos, grande parte delas oriundas das áreas de corredeiras (e.g., Kullander 1988; Isbrücker & Nijssen 1991; Jégu 1992; Burgess 1994; Muller et al., 1994). Diversas outras espécies, sabidamente novas, aguardam descrição formal, devido a dificuldades de resolução de problemas taxonômicos (obs. pess.).

O uso da observação direta durante mergulho mostrou-se útil e produtivo para estudos de ecologia de peixes em áreas de corredeiras. Além de causar pouco impacto ao ambiente, a metodologia empregada possibilitou a observação de diferenças comportamentais e na ocupação de micro-habitats pelas espécies, difíceis de serem percebidas com o uso de métodos tradicionais de coleta e estudo de peixes. A combinação de técnicas de mergulho livre e equipamentos de alpinismo (cf. Casatti & Castro 1998) permitiu o desenvolvimento dos trabalhos de forma segura e confortável nas corredeiras, mesmo nas áreas de correnteza mais forte. Por outro lado, a abordagem ecomorfológica mostrou uma eficiência variada, dependendo do grupo taxonômico estudado. No presente estudo, a ausência de correlações ecomorfológicas pode ser real ou um artefato metodológico (cf. Motta et al. 1995).

O estudo da história natural e ecologia de peixes de corredeiras mostrou-se estimulante e produtivo. Apesar do número restrito de trabalhos publicados sobre esse tipo de ambiente, algumas características o tornam especialmente interessante para estudo. De forma análoga às considerações de Sale (1991) sobre os estudos de ecologia de peixes recifais, as corredeiras representam ambientes razoavelmente complexos e habitados por uma rica ictiofauna. A distribuição em mosaico das áreas de corredeiras, e a presença de uma fauna de peixes peculiar, representam características especialmente adequadas para o

desenvolvimento de estudos de ecologia de comunidades. Entretanto, a possibilidade de ocorrência de impactos ambientais de larga escala nessas áreas torna urgente a realização de mais estudos, de forma a possibilitar um conhecimento adequado das relações entre os peixes e as corredeiras.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDREWS, C. (1992). The ornamental fish trade and fish conservation. **Infofish International**, 2: 25-29.
- ANGERMEIER, P. L. & J. R. KARR (1984). Fish communities along environmental gradients in a system of tropical streams. p.39-57. In: T. M. Zaret (ed.), **Evolutionary ecology of neotropical freshwater fishes**. Dr. Junk Publishers, The Hague.
- ARMBRUSTER, J. W. & L. M. PAGE (1996). Convergence of a cryptic saddle pattern in benthic freshwater fishes. **Env. Biol. Fishes**, 45: 249-257.
- ARNOLD, G. P.; P. W. WEBB & B. H. HOLFORD (1991). The role of pectoral fins in station-holding of Atlantic salmon parr (*Salmo salar* L.). **J. exp. Biol.**, 156: 625-629.
- AXELROD, H. R. (1993). **The most complete colored lexicon of cichlids – Every known cichlid illustrated in color**. TFH Publications, Inc., Neptune, NJ, USA. 864 p.
- BAKER, J. A. & S. T. ROSS (1981). Spatial and temporal resource utilization by Southeastern cyprinids. **Copeia**, 1: 178-189.
- BALON, E. K. (1974). Fishes from the edge of Victoria Falls, Africa: Demise of a physical barrier for downstream invasions. **Copeia**, 3: 643-660.
- BALON, E. K. & D. J. STEWART (1983). Fish assemblages in a river with unusual gradient (Luongo, Africa – Zaire system), reflections on river zonation, and description of another new species. **Env. Biol. Fishes**, 9(3/4): 225-252.
- BAREL, C. D. N. ; M. J. P. van OIJEN; F. WITTE & E. L. M. WITTE-MAAS (1977). An introduction to the taxonomy and morphology of the Haplochromine Cichlidae from Lake Victoria - A manual to Greenwood's revision papers. **Neth. J. Zool.**, 27(4): 333-389.
- BARNES, R. D. (1984). **Zoologia dos Invertebrados**. 1ª edição, Livraria Rocca Ltda., São Paulo. (Tradução da 4ª edição).
- BERRA, T. M. (1997). Some 20th century fish discoveries. **Env. Biol. Fishes**, 50: 1-12.

- BOHLKE, J. E. ; S. H. WEITZMAN & N. A. MENEZES (1978). Estado atual da sistemática de peixes de água doce da América do Sul. *Acta Amazonica*, 8(4): 657-677.
- BOWEN, S. H. (1984). Detritivory in neotropical fish communities. P. 59-66. In T. M. Zaret (ed.), **Evolutionary ecology of neotropical freshwater fishes**. Dr. W. Junk Publishers, The Hague.
- BRITSKI, H. A. & J. C. GARAVELLO (1993). Descrição de duas espécies novas de *Leporinus* da bacia do Tapajós (Pisces, Characiformes). **Comum. Mus. Ciênc. PUCRS, sér. zool.**, 6: 29-40.
- BUCK, S. M. C. & I. SAZIMA (1995). An assemblage of mailed catfishes (Loricariidae) in southeastern Brazil: distribution, activity, and feeding. **Ichthyol. Explor. Freshwaters**, 6: 325-332.
- BURGESS, W. E. (1989). **An atlas of freshwater and marine catfishes**. T.F.H. Publications, 784 p.
- BURGESS, W. E. (1994). *Scobinancistrus aureatus*, a new species of loricariid catfish from the rio Xingu (Loricariidae: Ancistrinae). **T. F. H. Magazine**, 43(9): 236-242.
- CASATTI, L. (1996). **Biologia e ecomorfologia dos peixes de um trecho de corredeiras no curso superior do rio São Francisco, São Roque de Minas, MG**. Dissertação de Mestrado, UNESP, Botucatu, SP. 90 p.
- CASATTI, L. & R. M. C. CASTRO (1998). A fish community of the São Francisco River headwaters riffles, southeastern Brazil. **Ichthyol. Explor. Freshwaters**, 9(3): 229-242.
- CATELLA, A. C. & M. PETRERE, Jr. (1996). Feeding patterns in a fish community of Baía da Onça, a floodplain lake of the Aquidauana River, Pantanal, Brazil. **Fisheries Management and Ecology**, 3: 229-237.
- CHERNOFF, B; A. MACHADO-ALLISON & W. G. SAUL (1991). Morphology, variation and biogeography of *Leporinus brunneus* (Pisces: Characiformes: Anostomidae). **Ichthyol. Explor. Freshwaters**, 1(4): 295-306.
- CHOAT, J. H. (1991). The biology of herbivorous fishes on coral reefs. p. 120-155. In SALE, P. F. (ed.). **The ecology of fishes on coral reefs**. Academic Press, USA. 754 pp.

- CLARKE, R. D. (1994). Habitat partitioning by Chaenopsid blennies in Belize and the Virgin Islands. *Copeia*, 2: 98-405.
- COSTA, W. J. E. M. (1987). Feeding habits of a fish community in a tropical coastal system, rio Mato Grosso, Brazil. *Stud. Neotrop. Fauna Envir.*, 22: 145-153.
- DOUGLAS, M. E. & W. J. MATTHEWS (1992). Does morphology predict ecology? Hypothesis testing within a freshwater stream fish assemblage. *Oikos*, 65: 213-224.
- FERRARIS JR., C. J. (1994). Catfishes and knifefishes. pp. 106-112. In Paxton, J. R. & W. N. Eschmeyer (eds.), *Encyclopedia of Fishes*, Academic Press, San Diego, CA, USA. 240 p.
- FERREIRA, E. J. G. (1995). Composição, distribuição e aspectos ecológicos da ictiofauna de um trecho do rio Trombetas, na área de influência da futura UHE Cachoeira Porteira, Estado do Pará, Brasil. *Acta Amazonica*, 23(1-4 ; supl.): 1-88. (referente ao ano de 1993).
- FERREIRA, E.; G. M. SANTOS & M. JÉGU (1988). Aspectos ecológicos da ictiofauna do rio Mucajá, na área da ilha Paredão, Roraima, Brasil. *Amazoniana*, 10(3): 339-352.
- FERREIRA, E.; J. ZUANON & G. M. SANTOS (1998). **Peixes comerciais do Médio Amazonas: região de Santarém, Pará**. Coleção Meio Ambiente, Série Estudos: Pesca, nº18, Edições IBAMA, Brasília, DF. 241 p.
- FLECKER, A. S. (1992). Fish trophic guilds and the structure of a tropical stream: weak direct vs. Strong indirect effects. *Ecology*, 73: 927-940.
- FREITAS, C. E. C. (1998). A colonização de substratos artificiais por macroinvertebrados bênticos em áreas de cachoeira da Amazônia Central, Brasil. *Rev. Brasil. Biol.*, 58(1): 115-120.
- FRYER, G. & T. D. ILES (1972). **The cichlid fishes of the Great lakes of Africa**. T.F.H. Publications, Neptune, USA.
- GALACATOS, K.; D. J. STEWART & M. IBARRA (1996). Fish community patterns of lagoons and associated tributaries in the Ecuadorian Amazon. *Copeia*, 4: 875-894.
- GARAVELLO, J. C. (1979). **Revisão taxonômica do gênero *Leporinus* Spix, 1829 (Ostariophysi, Anostomidae)**. Tese de Doutorado, USP, São Paulo, SP. 451 p.

- GARAVELLO, J. C. (1988). A new species of the genus *Leporinus* Spix from the Rio Meta, Colombia, South America (Pisces, Ostariophysi, Anostomidae). **Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia**, 140(2): 143-149.
- GARAVELLO, J. C. & H. A. BRITSKI (1988). *Leporinus macrocephalus* sp. n. da bacia do rio Paraguai (Ostariophysi, Anostomidae). **Naturalia, São Paulo**, 13: 67-74.
- GARAVELLO, J. C.; S. DOS REIS & R. E. STRAUSS (1992). Geographic variation in *Leporinus friderici* (Bloch) (Pisces: Ostariophysi: Anostomidae) from the Paraná-Paraguay and Amazon basins. **Zoologica Scripta**, 21(2): 197-200.
- GATZ, J. A. (1979). Community organization in fishes as indicated by morphological features. **Ecology**, 60: 711-718.
- GERKING, S. D. (1994). **Feeding ecology of fish**. Academic Press, San Diego, CA, USA. 415 p.
- GÉRY, J. (1977). **Characoids of the world**. TFH Publications, Inc., Neptune, NJ, USA. 672 p.
- GÉRY, J. (1978). Note sur un curieux Poisson mimétique de la famille des Anostomidés (Characoides): *Leporinus desmotes* Fowler. **Rev. fr. Aquariol.**, 2: 29-32.
- GIDO, K. B.; D. L. PROPST & M. C. MOLLES, JR. (1997). Spatial and temporal variation of fish communities in secondary channels of the San Juan River, New Mexico and Utah. **Env. Biol. Fishes**, 49: 417-434.
- GORMAN, O. T. & J. KARR (1978). Habitat structure and stream fish communities. **Ecology**, 59(3): 507-515.
- GOULDING, M. (1980). **The fishes and the forest – Explorations in Amazonian Natural History**. University of California Press, Los Angeles, CA, USA. 280 pp.
- GOULDING, M.; M. L. DE CARVALHO & E. G. FERREIRA (1988). **Rio Negro, rich life in poor water**. SPB Academic Publishing, The Hague, Netherlands, 200 pp.
- GREEN, R.H. (1979). **Sampling Design and Statistical Methods for Environmental Biologists**. John Wiley & Sons, New York. 257 p..
- GREENWOOD, P. H. & S. O. KULLANDER (1994). A taxonomic review and redescription of *Tilapia polyacanthus* and *T. stormsi* (Teleostei: Cichlidae), with descriptions of two new *Schwetzochromis* species from the Upper Zaire River drainage. **Ichthyol. Explor. Freshwaters**, 5(2): 161:180.

- HAWKINS, C.P.; J. L. KERSHNER; P. A. BISSON; M. D. BRYANT; L. M. DECKER; S. V. GREGORY; D. A. McCULLOUGH; C. K. OVERTON; G. H. REEVES; R. J. STEEDMAN & M. K. YOUNG. (1993). A hierarchical approach to classifying stream habitat features. **Fisheries**, 18(6): 3-12.
- HELFMAN, G. S. (1983). Underwater methods. pp. 349-369. In Nielsen, L. A. & D. L. Johnson (eds.), **Fisheries Techniques**, American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, USA. 467 p.
- HESPENHEIDE, H. A. (1973). Ecological inferences from morphological data. **Annu. Rev. Ecol. Syst.**, 4:213-229.
- HIXON, M. A. (1991). Predation as a process structuring coral reef fish communities. p. 475 – 508 In Sale, P. F. (ed.). **The ecology of fishes on coral reefs**. Academic Press, USA. 754 pp.
- HIXON, M. A. & J. P. BEETS (1989). Shelter characteristics and Caribbean fish assemblages: Experiments with artificial reefs. **Bull. Mar. Sci.**, 44: 666-680.
- HOBSON, E. S. (1991). Trophic relationships of fishes specialized to feed on zooplankters above coral reefs. p. 69-95 In Sale, P. F. (ed.). **The ecology of fishes on coral reefs**. Academic Press, USA. 754 pp.
- HOOGERHOUD, R. J. C. (1987). The adverse effects of shell ingestion for molluscivorous cichlids, a constructional morphological approach. **Neth. J. Zool.**, 37(3-4): 277-300.
- HORA, S. L. (1930). Ecology, bionomics and evolution of the torrential fauna, with special reference to the organs of attachment. **Philos. Trans. Royal Soc. London, Series B**, 218: 171-282 + 4 pl.
- HORI, M. (1983). Feeding ecology of thirteen species of *Lamprologus* (Teleostei; Cichlidae) coexisting at a rocky shore of Lake Tanganyika. **Physiol. Ecol. Japan**, 20: 129-149.
- HORN, M. H. (1989). Biology of marine herbivorous fishes. **Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.**, 27: 167-272.
- HUMANN, P. (1997). **Reef fish identification: Florida, Caribbean, Bahamas**. 2nd edition, 3rd printing. Vaughan Press, Orlando.
- HYNES, H. B. N. (1950). The food of fresh-water sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*), with a review of methods used in studies of the food of fishes. **J. Anim. Ecol.**, 19:36-58.

- IBARRA, M. & D. J. STEWART (1989). Longitudinal zonation of sandy beach fishes in the Napo River basin, eastern Ecuador. **Copeia**, 2: 364-381.
- ISBRÜCKER, I. J. H. (1980). Classification and catalogue of the mailed Loricariidae (Pisces, Siluriformes). **Verslagen en Technische Gegevens**, Instituut voor Taxonomische Zoologie, Zoologische Museum, Universiteit van Amsterdam, 22: 1-181.
- ISBRÜCKER, I. J. H. & H. NIJSSEN (1989). Diagnose dreier neuer Harnischwelsgattungen mit fünf neuen Arten aus Brasilien (Pisces, Siluriformes, Loricariidae). **Die Aquarien- und Terrarien-Zeitschrift**, 42: 541-547.
- ISBRÜCKER, I. J. H. & H. NIJSSEN (1991). *Hypancistrus zebra*, a new genus and species of uniquely pigmented ancistrinae loricariid fish from the Rio Xingu, Brazil (Pisces: Siluriformes: Loricariidae). **Ichthyol. Explor. Freshwaters**, 1(4): 345-350.
- JÉGU, M. (1992). *Ossubtus xinguensis*, Nouveaux genre et espèce du Rio Xingu, Amazonie, Brésil (Teleostei:Serrasalminidae). **Ichthyol. Explor. Freshwaters**, 3(3): 235-252.
- JÉGU, M. & G. M. SANTOS (1988). Une nouvelle espèce du genre *Mylesinus* (Pisces, Serrasalminidae), *Mylesinus paucisquamatus*, décrite du bassin du rio Tocantins (Amazonie, Brésil). **Cybium**, 12(4): 331-341.
- JÉGU, M.; G. M. SANTOS & E. FERREIRA (1989). Une nouvelle espèce du genre *Mylesinus* (Pisces, Serrasalminidae), *M. paraschomburgkii*, décrite des bassins du Trombetas et du Uatumã (Brésil, Amazonie). **Rev. Hydrobiol. trop.**, 22(1): 49-62.
- JÉGU, M.; E. BELMONT-JÉGU & J. ZUANON. (1992). Sur la présence de *Mylesinus paraschomburgkii* Jégu et al., 1989 (Characiformes, Serrasalminidae) dans le bassin du rio Jari (Brésil, Amapá). **Cybium**, 16(1): 13-19.
- JEPSEN, D. B. (1997). Fish species diversity in sand bank habitats of a neotropical river. **Env. Biol. Fishes**, 49: 449-460.
- JONES, R. S. (1968). Ecological relationships in Hawaiian and Johnston Island Acanthuridae (Surgeonfishes). **Micronesica**, 4: 309-361.
- JUNK, W. J. (1975). Aquatic wildlife and fisheries. pp 109-125. In **Papers and Proceedings of the Symposium "The use of ecological guidelines for development in the American humid tropics"**. Caracas, Venezuela.

- JUNK, W. J. & J. A. S. NUNES DE MELLO (1987). Impactos ecológicos das represas hidrelétricas na bacia Amazônica Brasileira. **Tübinger Geographische Studien**, 95: 367-385.
- JUNK, W. J.; M. G. M. SOARES & F. M. CARVALHO (1987). Distribution of fish species in a lake of the Amazon river floodplain near Manaus (Lago Camaleão), with special reference to extreme oxygen conditions. **Amazoniana** 7(4): 397-431.
- KEENLEYSIDE, M. H. A. (1962). Skin-diving observations of Atlantic salmon and brook trout in the Miramichi River, New Brunswick. **J. Fish. Res. Bd. Canada**, 19(4): 625-634.
- KEENLEYSIDE, M. H. A. (1979). **Diversity and adaptation in fish behaviour**. Springer-Verlag, Berlin. 208 p.
- KEENLEYSIDE, M. H. A. (1991). Parental care. pp. 191-208. In Keenleyside, M. H. A. (ed.), **Cichlid fishes – Behaviour, ecology and evolution**. Chapman & Hall, London, UK. 378 p.
- KLAUSEWITZ, W. (1964). A new case of fish mimicry? **Tropical Fish Hobbyist Magazine**, 12(12): 28-32.
- KNOPPEL, H. A. (1970). Food of Central Amazonian fishes: contribution to the nutrient-ecology of Amazonian rain forest streams. **Amazoniana**, 2: 257-352.
- KONINGS, A. (1989). **Malawi cichlids in their natural habitat**. Verduijn Cichlids & Lake Fish Movies, Pijnacker, Holland. 302 p.
- KOTRSCHAL, K. (1989). Trophic ecomorphology in eastern Pacific blennioid fishes: character transformation of oral jaws and associated change of their biological roles. **Env. Biol. Fishes**, 24(3): 199-218.
- KULLANDER, S. O. (1988). *Teleocichla*, a new genus of South American rheophilic cichlid fishes with six new species (Teleostei:Cichlidae). **Copeia**, 1: 196-230.
- KULLANDER, S. O. (1991 a). *Crenicichla phaiospilus* and *C. percna*, two new species of pike cichlids (Teleostei: Cichlidae) from the rio Xingu, Brazil. **Ichthyol. Explor. Freshwaters**, 1(4): 351-360
- KULLANDER, S. O. (1991 b). *Geophagus argyrostictus*, a new species of cichlid fish from the Rio Xingu, Brazil. **Cybium**, 15: 129-138

- LEHNER, P. N. (1979). **Handbook of Ethological Methods**. Garland STPM Press, New York. 403 p..
- LEIBEL, W. S. (1995). What's new and hot: two rapids cichlids from South America. **Tropical Fish Hobbyist Magazine**, 43(12): 128-132.
- LEVINS, R. (1968). **Evolution in changing environments – Some theoretical explorations**. Monographs in Population Biology, 2, Princeton Univ. Press, Princeton, NJ, USA. 120 pp.
- LIEM, K. F. (1974). Evolutionary strategies and morphological innovations: cichlid pharyngeal jaws. **Syst. Zool.**, 22: 425-441.
- LIEM, K. F. (1979). Modulatory multiplicity in the feeding mechanism in cichlid fishes, as exemplified by the invertebrate pickers of Lake Tanganyika. **J. Zool, Lond.**, 189: 93-125.
- LIEM, K. F. (1991). Functional morphology. pp. 129-150. In Keenleyside, M. H. A. (ed.), **Cichlid fishes – Behaviour, ecology and evolution**. Chapman & Hall, London, UK. 378 p.
- LIEM, K. F. (1994). Introducing fishes. pp. 14-19. In Paxton, J. R. & W. N. Eschmeyer (eds.), **Encyclopedia of Fishes**, Academic Press, San Diego, CA, USA. 240 p.
- LOWE-McCONNELL, R. H. (1964). The fishes of the Rupununi savanna district of British Guiana, South America. Part 1. Ecological groupings of fish species and effects of the seasonal cycle on the fish. **J. Linn. Soc., London (Zool.)**, 45(304): 103-144.
- LOWE-McCONNELL, R. H. (1975). **Ecology of fishes in tropical freshwaters: their distribution, ecology and evolution**. Longman Inc., London, UK. 337 pp.
- LOWE-McCONNELL, R. H. (1987). **Ecological studies in tropical fish communities**. Cambridge University Press, Cambridge, U.K., 382 p.
- LOWE-McCONNELL, R. H. (1991). Ecology of cichlids in South American and African waters, excluding the African Great Lakes. pp. 60-85. In Keenleyside, M. H. A. (ed.), **Cichlid fishes – Behaviour, ecology and evolution**. Chapman & Hall, London, UK. 378 p.
- LUCKHURST, B. E. & K. LUCKHURST (1978). Diurnal space utilization in coral reef fish communities. **Mar. Biol.**, 49: 325-332.

- LUDWIG, J. A. & J. F. REYNOLDS (1988). **Statistical ecology – A primer on methods and computing**. John Wiley & Sons, New York, USA. 338 pp.
- LUNDBERG, J. G. & E. MARSH (1976). Evolution and functional anatomy of the pectoral fin rays in Cyprinoid fishes, with emphasis on the suckers (Family Catostomidae). **Amer. Midl. Nat.**, 96(2): 332-349.
- MACDONNELL, A. J. & R. W. BLAKE (1990). Rheotaxis in *Otocinclus* sp. (Teleostei: Loricariidae). **Can. J. Zool.**, 68: 599-601.
- MAHNERT, V.; J. GÉRY & S. MULLER (1997). *Leporinus falcipinnis* n. sp., a new species from the lower rio Tapajós basin, Para, Brazil (Pisces, Characiformes, Anostomidae). **Revue suisse de Zoologie**, 104(4): 837-844.
- MANLY, B. F. J. (1994). **Multivariate Statistical Methods**. 2nd. Ed.. Chapman & Hall, London. 215 p.
- MARLIER, G. (1967). Ecological studies on some lakes of the Amazon valley. **Amazoniana**, 1(2): 91-115.
- MARLIER, G. (1968). Étude sur les lacs de l'Amazonie Centrale. II. Le plancton. III. Les poissons du lac Redondo et leur régime alimentaire; les câines trophiques du lac Redondo; les poissons du rio Preto da Eva. **Cadernos da Amazônia**, 11: 1-52.
- MARTIN, F. D. (1984). Diets of four sympatric species of *Etheostoma* (Pisces: Percidae) from southern Indiana: interspecific and intraspecific multiple comparisons. **Env. Biol. Fishes**, 11(2): 113-120.
- MATTHEWS, W. J. (1985). Critical current speeds and microhabitats of the benthic fishes *Percina roanoka* and *Etheostoma flabelare*. **Env. Biol. Fishes**, 12(4): 303-308.
- McCORMICK, F. H. & N. ASPINWALL (1983). Habitat selection in three species of darters. **Env. Biol. Fishes**, 8(3/4): 279-282.
- McFARLAND, W. N. (1991). The visual world of coral reef fishes. p. 16-38. In SALE, P. F. (ed.). **The ecology of fishes on coral reefs**. Academic Press, USA. 754 pp.
- MENEZES, N. A. (1996). Methods for assessing freshwater fish diversity. Capítulo 19, pp. 289-295. In C. E. de M. Bicudo & N. A. Menezes (eds.), **Biodiversity in Brazil – A first approach**. CNPq, Brasília. 326 p.

- MENEZES, N. A.; H.-J. WAGNER & M. A. ALI (1981). Retinal adaptations in fishes from a floodplain environment in the Central Amazon Basin. **Rev. Can. Biol.**, 40(1): 111-132.
- MENEZES, R. S. (1949). Alimentação de carí chicote, "*Loricaria typus*" Bleeker, da bacia do rio Parnaíba, Piauí (Actinopterygii, Loricariidae, Loricariinae). **Rev. Bras. Biol.**, 9(4): 479-484.
- MERONA, B. de (1990). Amazon fisheries: general characteristics based on two case-studies. **Interciencia**, 15(6): 461-468.
- MITTELBACH, G. (1986). Predator-mediated habitat use: some consequences for species interactions. **Env. Biol. Fishes**, 16(1-3): 159-169.
- MOTTA, P. J. (1985). Functional morphology of the head of Hawaiian and Mid-Pacific butterfly-fishes (Perciformes, Chaetodontidae). **Env. Biol. Fishes**, 13(4): 253-276.
- MOTTA, P. J. (1989). Dentition patterns among Pacific and Western Atlantic butterflyfishes (Perciformes, Chaetodontidae): relationship to feeding ecology and evolutionary history. **Env. Biol. Fishes**, 25(1-3): 159-170.
- MOTTA, P. J. & K. M. KOTRSCHAL (1992). Correlative, experimental, and comparative evolutionary approaches in ecomorphology. **Neth. J. Zool.**, 42(2-3): 400-415.
- MOTTA, P. J.; S. F. NORTON & J. J. LUCZKOVICH (1995). Perspectives on the ecomorphology of bony fishes. **Env. Biol. Fishes**, 44: 11-20.
- MULLER, S. & C. WEBER (1992). Les dents des sous-familles Hypostominae et Ancistrinae (Pisces, Siluriformes, Loricariidae) et leur valeur taxonomique. **Revue suisse Zool.** 99(4): 747-754.
- MULLER, S.; L. H. RAPP PY-DANIEL & J. ZUANON.(1994). Description of a new loricariid fish (Siluriformes: Loricariidae) from the Xingu and Tocantins Rivers, Brazil. **Ichthyol. Explor. Freshwaters**,5(4): 289-296.
- MYERS, G. S. & A. L. de CARVALHO (1959). A remarkable new genus of anostomin characid fishes from upper rio Xingú in central Brazil. **Copeia**, 2: 148-152.
- NELISSEN, M. H. J. (1991). Communication. pp. 225-240. In Keenleyside, M. H. A. (ed.), **Cichlid fishes – Behaviour, ecology and evolution**. Chapman & Hall, London, UK. 378 p.

- NOAKES, D. L. G. (1991). Ontogeny of behaviour in cichlids. pp. 209-224. In Keenleyside, M. H. A. (ed.), **Cichlid fishes – Behaviour, ecology and evolution**. Chapman & Hall, London, UK. 378 p.
- ODUM, E. P. (1971). **Fundamentals of Ecology**. 3rd. Ed., W. B. Saunders Company, Philadelphia, PA, USA. 574 p.
- PAGE, L. M. & D. L. SWOFFORD (1984). Morphological correlates of ecological specialization in darters. **Env. Biol. Fishes**, 11(2): 139-159.
- PEAKE, S.; R. S. MCKINLEY & D. A. SCRUTON (1997). Swimming performance of various freshwater Newfoundland salmonids relative to habitat selection and fishway design. **J. Fish Biol.**, 51:710-723.
- PETRERE Jr., M. (1978). Pesca e esforço de pesca no Estado do Amazonas. II – Locais, aparelhos de captura e estatísticas de desembarque. **Acta Amazonica**, 8(3), supl. 2, 54 pp.
- PINNA, M. C. C. de (1992). A new subfamily of Trichomycteridae (Teleostei, Siluriformes), lower loricarioid relationships and a discussion on the impact of additional taxa for phylogenetic analysis. **Zool. J. Linn. Soc.**, 106: 175-229.
- PINNA, M. C. C. de (1998). Phylogenetic relationships of Neotropical Siluriformes: a historical overview and synthesis of hypotheses. In Malabarba, L. R.; R. E. Reis; R. P. Vari; Z. M. Lucena & C. A. S. Lucena (eds.), **Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes**. Edipucrs, Porto Alegre, 603 p.
- PITCHER, T. J. (1986). Functions of shoaling behaviour in teleosts. pp. 294-337 In T. J. Pitcher (ed.), **The Behavior of Teleost Fishes**. Johns Hopkins Univ. Press, Baltimore, Maryland, USA.
- PLANQUETTE, P.; P. KEITH & P.-Y. LE BAIL (1996). **Atlas des poissons d'eau douce de Guyane (tome 1)**. Collection du Patrimoine Naturel, vol. 22. IEGB – M.N.H. N., INRA, CSP, Min. Env., Paris, 429 pp.
- PLOEG, A.; M. JÉGU & E. FERREIRA (1991). *Crenicichla tigrina*, une nouvelle espèce de Cichlidae (Pisces, Perciformes) du rio Trombetas, Pará, Brésil. **Bull. Zoologisch Mus.**, 13(1): 1-12.
- PLOEG, A. (1991). **Revision of the South American cichlid genus *Crenicichla* Heckel, 1840, with descriptions of fifteen new species and considerations on species**

- groups, phylogeny and biogeography.** Academisch Proefschrift, Universiteit van Amsterdam, 153 pp.
- PONTON, D. & G. H. COPP (1997). Early dry-season community structure and habitat use of young fish in tributaries of the River Sinnamary (French Guiana, South America) before and after hydrodam operation. **Env. Biol. Fishes**, 50: 235-256.
- POWER, M. E. (1983). Grazing responses of tropical freshwater fishes to different scales of variation in their food. **Env. Biol. Fishes**, 9:103-115.
- POWER, M. E. (1984 a)..Habitat quality and the distribution of algae-grazing catfish in a Panamanian stream. **J. Anim. Ecol.**, 53: 357-374.
- POWER, M. E. (1984 b). Depth distributions of armoured catfish: predator-induced resource avoidance? **Ecology**, 65(2): 523-528.
- POWER, M. E. (1984 c). The importance of sediment in the grazing ecology and size class interactions of na armored catfish, *Ancistrus spinosus*. **Env. Biol. Fishes**, 10(3): 173-181.
- POWER, M. E. (1990). Resource enhancement by indirect effects of grazers: armored catfish, algae, and sediment. **Ecology**, 71: 897-904.
- POWER, M. E.; T. L. DUDLEY & S. D. COOPER (1989). Grazing catfish, fishing birds, and attached algae in a Panamanian stream. **Env. Biol. Fishes**, 26: 285-294.
- POWER, M. E.; W. J. MATTHEWS & A. J. STEWART (1985). Grazing minnows, piscivorous bass, and stream algae: dynamics of a strong interaction. **Ecology**, 66(5): 1448-1456.
- RAPP PY-DANIEL, L. H. (1989). Redescription of *Parancistrus aurantiacus* (Castelnau, 1855) and preliminary establishment of two new genera: *Baryancistrus* and *Oligancistrus* (Siluriformes, Loricariidae). **Cybium**, 13(3): 235-246.
- RENNO, J. F.; P. BERREBI; T. BOUJARD & R. GUYOMARD. (1990). Intraspecific genetic differentiation of *Leporinus friderici* (Anostomidae, Pisces) in French Guiana and Brazil: a genetic approach to the refuge theory. **J. Fish Biol.**, 36: 85-95.
- ROBERTS, T. R. (1972). Ecology of fishes in the Amazon and Congo Basins. **Bull. Mus. Comp. Zool.**, 143(2): 117-147.

- ROBERTS, T. R. (1982). *Gobiocichla ethelwynnae*, a new species of goby-like cichlid fish from rapids in the Cross River, Cameroon. **Proc. K. Nederl. Akad. Wiss. C** 85 (4): 575-587.
- ROBERTS, T. R. & D. J. STEWART (1976). An ecological and systematic survey of fishes in the rapids of the Lower Zaire or Congo River. **Bull. Mus. Comp. Zool.**, 147(6): 239-317.
- ROBERTSON, D. R. & J. M. SHELDON (1979). Competitive interactions and the availability of sleeping sites for a diurnal coral reef fish. **J. exp. Mar. Biol. Ecol.**, 40: 285-298.
- RODRIGUEZ, M. A. & W. M. L, Jr. (1997). Structure of fish assemblages along environmental gradients in floodplain lakes of the Orinoco River. **Ecological Monographs**, 67(1): 109-128.
- SABINO, J. & R. M. C. CASTRO. (1990). Alimentação, período de atividade e uso de espaço dos peixes de um riacho da Floresta Atlântica (sudeste do Brasil). **Revta. Bras. Biol.**, 50: 23-36.
- SABINO, J. & J. ZUANON (1998). A stream fish assemblage in Central Amazonia: distribution, activity patterns and feeding behavior. **Ichthyol. Explor. Freshwaters**, 8(3): 201-210.
- SALE, P. F. (1991). Introduction. pp. 3-15. In P. F. Sale (ed.), **The ecology of fishes on coral reefs**. Academic Press, USA. 754 pp.
- SANDERSON, S. L.; M. E. MORT & J. J. CECH, JR. (1998). Particle retention by non-suspension-feeding cyprinid fishes. **Can. J. Fish. Aquat. Sci.**, 55: 861-868.
- SANDERSON, S. L. & R. WASSERSUG (1990). Suspension-feeding vertebrates. **Sci. Amer.**, (March): 68-73.
- SANTOS, G. M. (1982). Caracterização, hábitos alimentares e reprodutivos de quatro espécies de "aracus" e considerações ecológicas sobre o grupo no lago Janauacá, AM (Osteichthyes, Characoidei, Anostomidae). **Acta Amazonica**, 12(4): 713-739.
- SANTOS, G. M. (1987). Composição do pescado e situação da pesca no Estado de Rondônia. **Acta Amazonica**, 16/17(único), supl.: 43-84.

- SANTOS, G. M. & M. JÉGU (1987). Novas ocorrências de *Gnathodolus bidens*, *Synaptolaemus cingulatus* e descrição de duas espécies novas de *Sartor* (Characiformes, Anostomidae). **Amazoniana**, 10(2): 181-196.
- SANTOS, G. M. & M. JÉGU (1989). Inventário taxonômico e redescricao das espécies de anostomídeos (Characiformes, Anostomidae) do baixo rio Tocantins, PA, Brasil. **Acta Amazonica**, 19: 159-213.
- SANTOS, G. M. & M. JÉGU (1996). Inventário taxonômico dos anostomídeos (Pisces, Anostomidae) da bacia do rio Uatumã - AM, Brasil, com descrição de duas espécies novas. **Acta Amazonica**, 26(3): 151-184.
- SANTOS, G. M.; E. FERREIRA & J. A. S. ZUANON (1991). Ecologia de peixes da Amazônia. pp. 263-280. In Val, A. L.; R. Figliuolo & E. Feldberg (eds.), **Bases científicas para estratégias de preservação e desenvolvimento da Amazônia: fatos e perspectivas**. Vol. I. INPA/UFAM, Imprensa Universitária, Manaus, AM. 440 pp.
- SANTOS, G. M.; M. JÉGU & B. de MERONA (1984). **Catálogo de peixes comerciais do baixo rio Tocantins**. Eletronorte/CNPq/INPA, Manaus, AM. 83 p.
- SANTOS, G. M.; M. JÉGU. & A. C. LIMA (1996). Novas ocorrências de *Leporinus pachycheilus* Britski, 1976 e descrição de uma espécie nova do mesmo grupo na Amazônia brasileira (Osteichthyes, Anostomidae). **Acta Amazonica**, 26(4): 265-280.
- SANTOS, G. M.; S. S. PINTO & M. JÉGU (1997). Alimentação do pacu-cana, *Mylesinus paraschomburgkii* (teleostei, Serrasalminidae) em rios da Amazônia brasileira. **Rev. Bras. Biol.**, 57(2): 311-315.
- SANTOS, G. M. & P. S. ROSA (1998). Alimentação de *Anostomus ternetzi* e *Synaptolaemus cingulatus*, duas espécies de peixes amazônicos com boca superior. **Rev. Bras. Biol.**, 58(2): 255-262.
- SAZIMA, I. (1980). Behavior of two brazilian species of parodontid fishes, *Apareiodon piracicabae* and *A. ibitiensis*. **Copeia**, 1: 166-169.
- SAZIMA, I. (1986). Similarities in feeding behaviour between some marine and freshwater fishes in two tropical communities. **J Fish Biol.**, 29: 53-65.
- SCHAEFER, S. A. & G. LAUDER (1986). Historical transformation of functional design: evolutionary morphology of feeding mechanisms in loricarioid catfishes. **Syst. Zool.**, 35: 489-508.

- SCHWASSMANN, H. O. & M. L. CARVALHO (1985). *Archolaemus blax* Korringa (Pisces, Gymnotiformes, Sternopygidae); a redescription with notes on ecology. **Spixiana** 8(3): 231-240.
- SEALE, D. B. & R. J. WASSERSUG (1979). Suspension feeding dynamics of anuran larvae related to their functional morphology. **Oecologia (Berl.)**, 39: 259-272.
- SEIDEL, I. (1996). New information on the Zebra Pleco, *Hypancistrus zebra*. **Tropical Fish Hobbyist**, 44(5): 10 – 28.
- SHULMAN, M. J. (1985). Coral reef fish assemblages: intra- and interspecific competition for shelter sites. **Env. Biol. Fishes**, 13(2): 81-92.
- SIOLI, H. (1984). **The Amazon: Limnology and landscape of a mighty river and its basin**. Monogr. Biol. 56, Dr W. Junk Publisher, Dordrecht.
- SMITH, C. L. & J. C. TYLER (1973 b). Population ecology of a Bahamian suprabenthic shore fish assemblage. **Am. Mus. Novit.**, 2528, 38 p.
- SNEATH, P. H. A. & R. R. SOKAL (1973). **Numerical Taxonomy – The principles and practice of numerical classification**. W. H. Freeman & Co., San Francisco, CA, USA. 573 p.
- SOARES, M. G. M. (1979). Aspectos ecológicos (alimentação e reprodução) dos peixes do igarapé do Porto, Aripuanã, MT. **Acta Amazonica**, 9(2): 325-352.
- STIASSNY, M. L. J. (1991). Phylogenetic intrarelationships of the family Cichlidae: an overview. pp. 1-35. In Keenleyside, M. H. A. (ed.), **Cichlid fishes – Behaviour, ecology and evolution**. Chapman & Hall, London, UK. 378 p.
- TAVARES, M. C. M. & C. VOLKMER RIBEIRO (1997). Redescricao das esponjas de água doce *Oncosclera navicella* (Carter, 1881) (Potamolepidae) e *Spongilla spoliata* Volkmer Ribeiro & Maciel, 1983 (Spongilidae). **Biociências**, 5(1): 97-111.
- TEJERINA-GARRO, F. L.; R. FORTIN & M. A. RODRIGUEZ (1998). Fish community structure in relation to environmental variation in floodplain lakes of the Araguaia River, Amazon Basin. **Env. Biol. Fishes**, 51: 399-410.
- TURINGAN, R. G. (1994). Ecomorphological relationships among Caribbean tetraodontiform fishes. **J. Zool, Lond.**, 233: 493-521.

- UIEDA, V. S. (1995). **Comunidade de peixes de um riacho litorâneo: composição, habitat e hábitos**. Tese de Doutorado, UNICAMP, Instituto de Biologia, Campinas, SP. 231 p.
- UIEDA, V. S.; P. BUZZATO & R. M. KIKUCHI (1997). Partilha de recursos alimentares em peixes em um riacho de serra do sudeste do Brasil. **An. Acad. Bras. Ci.**, 69(2): 243-252.
- UIEDA, V. S. & I. C. S. M. GAJARDO (1996). Macroinvertebrados perifíticos encontrados em poções e corredeiras de um riacho. **Naturalia**, São Paulo, 21: 31-47.
- VANDEWALLE, P.; P. BRUNIN & M. CHARDON. (1986). Functional approach to the morphology of the buccal region of *Cteniloricaria platystoma* (Gunther) (Pisces, Ostariophysi, Loricariidae) with respect to a peculiar respiration. **Zool. Anz.** 217(5/6): 363-373.
- VOLKMER RIBEIRO, C. & K. M. GROSSER (1981). Gut contents of *Leporinus obtusidens* "sensu" von Ihering (Pisces, Characoidei) used in a survey for freshwater sponges. **Rev. Bras. Biol.**, 41(1): 175-183.
- WASSERSUG, R. J. & K. HOFF (1979). A comparative study of the buccal pumping mechanism of tadpoles. **Biol. J. Linn. Soc.**, 12: 225-259.
- WATSON, D. J. & E. K. BALON (1984). Ecomorphological analysis of fish taxocenes in rainforest streams of northern Borneo. **J. Fish Biol.**, 25: 371-384.
- WEBB, P. W. (1989). Station-holding by three species of benthic fishes. **J. exp. Biol.**, 145: 303-320.
- WEBB, P. W. (1990). How does benthic living affect body volume, tissue composition, and density of fishes? **Can. J. Zool.**, 68: 1250-1255.
- WEBB, P. W.; C. L. GERSTNER & S. T. MINTON (1996). Station-holding by the mottled sculpin, *Cottus bairdi* (Teleostei: Cottidae), and other fishes. **Copeia**, 2: 488-493.
- WEITZMAN, S. H. & R. P. VARI (1988). Miniaturization in South American freshwater fishes; na overview and discussion. **Proc. Biol. Soc. Wash.** 101(2): 444-465.
- WELCH, P. S. (1948). **Limnological Methods**. Blakiston, Second Ed., Philadelphia, USA. 379 p.
- WHITFIELD, A. K. & S. J. M. BLABER. (1978). Resource segregation among iliophagous fish in Lake St. Lucia, Zululand. **Env. Biol. Fishes**, 3(3): 293-296.

- WIGGINS, G. B. (1996). Trichoptera families. pp. 309-349. In Merrit, R. W. & K. W. Cummins (eds.), **An introduction to the aquatic insects of North America**. 3rd edition, Kendall/Hunt Publishing Co., Dubuque, Iowa, USA. 862 pp.
- WINEMILLER, K. O. (1992). Ecomorphology of Freshwater Fishes. **National Geographic Research & Exploration**, 8(3): 308-327.
- WINEMILLER, K. O. & L. C. K. WINEMILLER (1994). Comparative ecology of the African pike, *Hepsetus odoe*, and tigerfish, *Hydrocynus forskahlii*, in the Zambezi River floodplain. **J. Fish Biol.**, 45: 211-225.
- WINTERBOTTOM, R. (1980). Systematics, osteology and phylogenetic relationships of fishes of the Ostariophysan subfamily Anostominae (Characoidei, Anostomidae). **Life Sciences Contribution of the Royal Ontario Museum**, 123: 112 p.
- YAMAOKA, K. (1982). Morphology and feeding behaviour of five species of genus *Petrochromis* (Teleostei, Cichlidae). **Physiol. Ecol. Japan**, 19: 57-75.
- YAMAOKA, K. (1983). Feeding behaviour and dental morphology of algae scraping cichlids (Pisces: Teleostei) in Lake Tanganyika. **African Study Monographs**, 4: 77-89.
- YAMAOKA, K. (1997). Trophic ecomorphology of Tanganyikan cichlids. P. 27-56. In Kawanabe, H.; M. Hori & M. Nagoshi (eds.), **Fish communities in Lake Tanganyika**. Kyoto University Press, Kyoto, Japan. 298 p.
- YAMAOKA, K.; M. HORI & S. KURATANI (1986). Ecomorphology of feeding in "goby-like" cichlid fishes in Lake Tanganyika. **Physiol. Ecol. Japan**, 23: 17-29.
- YOSSA, M. I. & C. A. R. M. ARAUJO-LIMA (1998). Detritivory in two Amazonian fish species. **J. Fish Biol.**, 52: 1141-1153.
- ZAR, J. H. (1984). **Biostatistical analysis**. Prentice Hall International Editions, Second edition, New Jersey, USA. 718 p.
- ZARET, T. M. & A. S. RAND (1971). Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. **Ecology**, 52(2): 336-342.
- ZIESLER, R. & G. D. ARDIZZONE (1979). Las aguas continentales de America Latina. **COPESCAL Documentos Tecnicos**, 1, FAO, Rome. 172 p.
- ZIHLER, F. (1982). Gross morphology and configuration of digestive tracts of Cichlidae (Teleostei, Perciformes): phylogenetic and functional significance. **Neth. J. Zool.**, 32(4): 544-571.