



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA



Dissertação de Mestrado

Estratégias de história de vida de peixes neotropicais em diferentes tipos de habitat

Carina Vogel

Porto Alegre, abril de 2012

Estratégias de história de vida de peixes neotropicais em diferentes tipos de habitat

Carina Vogel

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Fernando Gertum Becker

Comissão Examinadora

Profa. Dra. Rosana Mazzoni (UERJ)

Prof. Dr. Marco Aurélio Azevedo (FZBRS)

Prof. Dr. Renato A. M. Silvano (UFRGS)

Porto Alegre, abril de 2012

Dedico

Ao meu pai, Enidio Vogel (*in memoriam*)

pelo exemplo de caráter e amor incondicional.

Agradecimentos

À CAPES pela concessão da Bolsa que tornou possível a realização do Mestrado.

Ao Professor Fernando Gertum Becker pela paciência, dedicação, disposição na orientação e contribuição na minha formação.

Aos membros da banca pela leitura, críticas e sugestões.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia pelo suporte e pelo auxílio financeiro nas saídas de campo.

Aos estagiários Ronaldo Paesi, Júlia Bortolini Moschetta e Stéphanie Machado Bueno pela ajuda em campo, na triagem dos peixes, separação das gônadas e contagem dos ovócitos, pois sem eles não seria possível a realização desse trabalho.

A todos que ajudaram nas inúmeras coletas de campo: Gilberto da Rosa, Lucas De Fries, Juliano Ferrer, Vinicius Lampert, Bruna Meneses, Luiz Artioli, José Ricardo Barradas, Federico Monte Domecq e Renato Bolson Dala Corte.

Ao Fernando Carvalho, Juliano e Lucas pelo auxílio na identificação dos peixes.

As colegas Renato Bolson pela foto de *Deuterodon stigmaturus* e Taís Guimarães pela foto de *Cyanocharax alburnus*.

Aos colegas Adriane Esquivel e Vanderlei Debastiani pela ajuda nas análises estatísticas no R.

Ao Renato pelo esclarecimento de dúvidas, pelas discussões e sugestões.

Ao motorista do PPG Ecologia por toda ajuda em campo.

Aos colegas de mestrado pela ajuda, amizade e pelos vários encontros no “Mestrado é no bar” proporcionando muita discussão e risadas.

Aos colegas do Laboratório de Ecologia de Paisagem (LEcoPai) pelas discussões, pelas risadas e cafés pós-RU, em especial ao Federico pelo apoio durante a finalização da dissertação.

Aos amigos de perto pela amizade, pelas festas e companheirismo e aos de longe, que mesmo à distância, se fizeram sempre presentes ao longo desses 2 anos.

Ao meu pai, mesmo não estando presente para compartilhar esse momento, ser um dos responsáveis pela minha caminhada até aqui e por todo o amor, suporte e ensinamentos.

À minha mãe pelo apoio, confiança e incentivo em todos os momentos e demais familiares pelo carinho.

A todos que de alguma forma contribuíram para finalização deste trabalho meus sinceros agradecimentos.

SUMÁRIO

Resumo	2
Abstract	4
Lista de Figuras	6
Lista de Tabelas	9
Introdução Geral	10
Capítulo 1 – Estratégias reprodutivas de cinco espécies de lambaris (Characiformes: Characidae) em um gradiente riacho-lagoa	13
Abstract	13
Resumo	13
Introdução	14
Material e métodos	16
Resultados	22
Discussão	40
Literatura Citada.....	43
Capítulo 2. Estratégias de história de vida de peixes neotropicais em diferentes habitats	48
Abstract.....	49
Resumo	50
Introdução	51
Material e Métodos	53
Resultados	56
Discussão	64
Referências.....	68
Considerações Finais	72
Referências Bibliográficas	74
Apêndice	75

RESUMO

A reprodução representa um dos aspectos mais importantes da biologia de uma espécie e a manutenção de populações viáveis dependem do seu sucesso. O sucesso alcançado pelos peixes em ambientes distintos deve-se à enorme gama de estratégias reprodutivas desenvolvidas pelo grupo. Nos ambientes aquáticos, a expressão da estratégia reprodutiva de uma espécie depende das interações entre fatores intrínsecos (fisiológicos, genéticos), e fatores extrínsecos como a qualidade do habitat, relações interespecíficas e também fatores físicos e regime de hidrológico. A teoria do “habitat template” propõe que a variabilidade temporal e espacial do habitat físico influencia na evolução da combinação do comportamento, fisiologia e características de história de vida das espécies. O habitat é o modelo contra o qual as pressões evolutivas dão forma à estratégia ecológica de uma espécie. Em contrapartida, as características históricas e filogenéticas limitariam algumas características específicas, independente do habitat. A teoria da história de vida lida com restrições entre variáveis demográficas e características associadas com reprodução e a maneira em que essas limitações, ou trade-offs, moldam as estratégias para lidar com diferentes tipos de ambiente. Sendo assim, o investimento em um atributo causaria a redução dos recursos disponíveis para investimento em outro. Trabalhos procurando vincular os atributos biológicos de peixes às características ambientais do habitat em peixes propõem a existência de um gradiente entre três estratégias de história de vida em peixes de água doce: a oportunista, a de equilíbrio e a periódica. Contudo, é observado que espécies intimamente aparentadas podem exibir estratégias de história de vida diferentes ao passo que espécies distantes filogeneticamente podem convergir independentemente para estratégias semelhantes. Dentro deste contexto, o objetivo dessa dissertação é a abordagem das relações das estratégias de história de vida em relação à diferentes tipos de habitat em algumas espécies de peixes neotropicais. O primeiro capítulo trata das estratégias reprodutivas de espécies de Characidae em escala local com diferentes distribuições dentro de uma sub-bacia. Seria esperado encontrar diferenças nas estratégias reprodutivas das espécies que habitam ambientes que contrastam na magnitude das flutuações, com espécies de estratégia oportunista presentes a montante na bacia e espécies com estratégia periódica a jusante na bacia. O segundo capítulo analisa, em maior escala, as relações entre as estratégias de história de vida de peixes neotropicais da América do Sul e quatro tipos de habitat e a influência da taxonomia baseada em atributos morfológicos e reprodutivos das espécies. Se as características funcionais (um conjunto de atributos) dos organismos são previsíveis a partir características ambientais então seria esperado encontrar uma convergência desses atributos em organismos habitando o mesmo ambiente. Esse

tipo de estudo é importante na busca de padrões de distribuição e na compreensão de quais características fisiológicas permitem as espécies permanecerem em um determinado ambiente ou que colonizem um novo. Esse conhecimento também é importante no manejo da pesca e na conservação dos estoques de peixes e espécies ameaçadas. A utilização de atributos funcionais permite a comparação entre áreas distantes geograficamente e entre espécies filogeneticamente distantes e auxilia na busca de padrões evolutivos. Os resultados sugerem a conservação de alguns atributos dentro de grupos taxonômicos menores, sendo possível observar uma maior afinidade de algumas famílias com alguma das estratégias de história de vida. Também é possível perceber que existe um continuum de espécies entre as estratégias, mostrando que alguns atributos são mais versáteis que outros e podem sofrer maior variação entre populações do que entre espécies. Quando se leva em consideração a diversidade de espécies de peixes neotropicais, ainda são poucos os estudos sobre informações básicas da biologia desses organismos, sendo que maior a representatividade dos estudos concentra-se em alguns grupos taxonômicos. As descrições parciais e a caracterização de forma imprecisa das características reprodutivas entre os trabalhos dificultam a sua utilização em futuros estudos.

Palavras-chave: reprodução, atributos, diversidade funcional, peixes de água doce, grupos taxonômicos, estratégias reprodutivas.

ABSTRACT

Reproduction represents one of the most important aspects of species biology, because the maintenance of viable populations depends on its success. The success achieved by fishes in different environments is partially related to the diverse reproductive strategies developed by this group. In aquatic environments, the expression of the reproductive strategy of a species depends upon the interactions between intrinsic factors (physiological) and extrinsic factors such as the habitat quality, interspecific relationships, physical factors and hydrological regime. The habitat template theory proposes that the temporal and spatial variability of the physical habitat influences evolution of the combination of behavior, physiology and life history characteristics of species. The habitat is the model against which the evolutionary pressures shape the ecological strategy of a species. In contrast, historical and phylogenetic traits limit some specific characteristics regardless of habitat type. Life-history theory deals with constraints among demographic variables and traits associated with reproduction and the way these constraints, or trade-offs, (i.e., investments in one trait leaving fewer resources available for investment in another), shape strategies for dealing with different kinds of environments. Studies seeking to link biological traits of fishes to environmental characteristics of habitat suggest the existence of a gradient between three primary strategies in freshwater fishes: opportunistic, equilibrium and periodic. However, it has been observed that closely related species exhibit different life-history strategies, while phylogenetically distant species converge independently to similar strategies. Within this context, the goal of this study is to address the relationship in life-history strategies of Neotropical freshwater fishes against different types of habitat. The first chapter deals with the reproductive strategies of Characidae species with different distributions within the basin at a local scale. The second chapter examines at a larger scale the relationships between life history strategies of neotropical fishes of South America and four habitat types and the influence of taxonomy based on morphological and reproductive traits of the species. If the functional characteristics (a set of traits) of organisms are predictable from environmental characteristics would be expected a convergence of these traits in organisms inhabiting the same environment. The second chapter analyses the relationships among life-history strategies of Neotropical fish at different types of habitat and the taxonomic influence using a trait-based approach across large spatial scale. This type of study is important in the search for patterns in distribution and understanding which characteristics allows species to remain in a particular environment or in the colonization of a new one. This knowledge is also important in fisheries management and stocks conservation and endangered species. The trait-based approach allows

comparison among geographically distant areas and phylogenetically distant species and support research in evolutionary patterns. The results suggest conservation of some attributes within lower taxonomic groups and it is possible to observe a greater affinity with some families and life-history strategies. It is possible to notice that there is a continuum of species among the strategies showing that some attributes are more versatile than others and may experience greater variation between populations than between species. Taking into account the diversity of neotropical fish species, there are few studies on basic information about the biology of these organisms and the representativeness of the studies focus on a few taxonomic groups. The partial descriptions and imprecisely characterization of reproductive characteristics among studies difficult their use in future studies.

Key-words: reproduction, traits, functional diversity, freshwater fishes, taxonomic groups, reproductive strategies.

LISTA DE FIGURAS

Introdução Geral

Figura 1. Modelo do contínuo de história de vida de peixes adaptado de Mims *et al.*, 2010.....11

Capítulo 1

- Figura 1.** Locais de coleta na sub-bacia do rio Maquiné, Rio Grande do Sul, região subtropical do Brasil. Círculos vermelhos mostram os pontos de coleta; (P1) rio da Encantada; (P2) rio do Ouro; (P3 e P4) rio Maquiné; (P5) foz do rio Maquiné 17
- Figura 2.** (a) Precipitação média (mm) e (b) temperatura média (°c) para o período de outubro/2010 à setembro/2011 (●) e série histórica (■) para a região de Maquiné..... 20
- Figura 3.** Vazão média (m³/s) do rio Maquiné para o período de outubro/2010 a setembro/2011 (●) e série histórica (■) para a região de Maquiné. 21
- Figura 4.** Distribuição das frequências de machos e fêmeas por classe de comprimento total (mm) das espécies *O. lethostigmus*, *D. stigmaturus*, *H. luetkenii*, *C. alburnus* e *C. itaimbe* capturados na sub-bacia do rio Maquiné entre outubro de 2010 e setembro de 2011..... 23
- Figura 5.** Frequência mensal de juvenis das espécies *O. lethostigmus*, *D. stigmaturus*, *H. luetkenii*, *C. alburnus* e *C. itaimbe* capturados na sub-bacia do rio Maquiné durante o período de outubro de 2010 a setembro de 2011. 24
- Figura 6.** Proporção de indivíduos das espécies *O. lethostigmus*, *D. stigmaturus*, *H. luetkenii*, *C. alburnus* e *C. itaimbe* capturados na sub-bacia do rio Maquiné durante o período de outubro de 2010 a setembro de 2011. P1 – rio da encantada; P2 – rio do Ouro; P3 e P4 – rio Maquiné; P5 – foz do rio Maquiné. 25
- Figura 7.** Proporção de indivíduos das espécies *O. lethostigmus*, *D. stigmaturus*, *H. luetkenii*, *C. alburnus* e *C. itaimbe* capturados em cada trecho rio, classificado conforme a ordem (Strahler, 1957), durante o período de outubro de 2010 a setembro de 2011. 26
- Figura 8.** Valores do índice gonadossomático (IGS) de fêmeas de *O. lethostigmus*, *D. stigmaturus*, *H. luetkenii*, *C. alburnus* e *C. itaimbe* capturadas durante o período de outubro de 2010 a setembro de 2011 na sub-bacia do rio Maquiné. Linha representa os valores médios mensais. 28
- Figura 9.** Variação mensal na frequência de distribuição dos estágios de maturação gonadal de *O. lethostigmus*, *D. stigmaturus*, *H. luetkenii*, *C. alburnus* e *C. itaimbe* capturadas durante o período de outubro de 2010 a setembro de 2011 na sub-bacia do rio Maquiné. Cores representam: (●) IMAT; (●) N-MAD; (●) MAD..... 29
- Figura 10.** Frequências relativas de fêmeas adultas de *O. lethostigmus*, *H. luetkenii*, *D. stigmaturus* e *C. itaimbe* por classe de comprimento total capturadas durante o período de outubro de 2010 a setembro de 2011 na sub-bacia do rio Maquiné. 30
- Figura 11.** Frequência relativa da distribuição do diâmetro de ovócitos (mm) de fêmeas maduras de *O. lethostigmus*, *D. stigmaturus*, *H. luetkenii*, *C. alburnus* e *C. itaimbe* capturadas durante o período de outubro de 2010 a setembro de 2011..... 32

Figura 12. Relação entre fecundidade e peso total e fecundidade e comprimento total de fêmeas maduras de <i>O. lethostigmus</i> , <i>D. stigmaturus</i> , <i>H. luetkenii</i> , <i>C. alburnus</i> e <i>C. itaimbe</i> capturadas durante o período de outubro de 2010 a setembro de 2011.	33
Figura 13. Relação entre a curva do índice gonadossomático (IGS) de fêmeas de <i>Odontostoechus lethostigmus</i> coletadas entre outubro de 2010 e setembro de 2011 e as variáveis de precipitação, temperatura e vazão para a região de Maquiné.	34
Figura 14. Relação entre a curva do índice gonadossomático (IGS) de fêmeas de <i>Deuterodon stigmaturus</i> coletadas entre outubro de 2010 e setembro de 2011 e as variáveis de precipitação, temperatura e vazão para a região de Maquiné.	35
Figura 15. Relação entre a curva do índice gonadossomático (IGS) de fêmeas de <i>Hypheosobrycon luetkenii</i> coletadas entre outubro de 2010 e setembro de 2011 e as variáveis de precipitação, temperatura e vazão para a região de Maquiné.	36
Figura 16. Relação entre a curva do índice gonadossomático (IGS) de fêmeas de <i>Cyanocharax alburnus</i> coletadas entre outubro de 2010 e setembro de 2011 e as variáveis de precipitação, temperatura e vazão para a região de Maquiné.	37
Figura 17. Relação entre a curva do índice gonadossomático (IGS) de fêmeas de <i>Cyanocharax itaimbe</i> coletadas entre outubro de 2010 e setembro de 2011 e as variáveis de precipitação, temperatura e vazão para a região de Maquiné.	38
Figura 18. Ordenação dos dois primeiros eixos da análise de coordenadas principais das 5 espécies em relação aos atributos de história de vida. Espécies: (●) <i>O. lethostigmus</i> ; (X) <i>D. stigmaturus</i> ; (○) <i>H. luetkenii</i> ; (△) <i>C. alburnus</i> ; (▲) <i>C. itaimbe</i> . Atributos: (Lt) comprimento total; IGS; (Fec) fecundidade total; (F _{rel}) fecundidade relativa; (L ₅₀) tamanho de primeira maturação; (Diam) diâmetro de ovócito.	39

Capítulo 2

Fig. 1. Porcentagem (%) de populações (n = 111) com cuidado parental (A) e comportamento migratório (B) nos habitats lagoa, reservatório, riacho e rio.	57
Fig. 2. Porcentagem (%) de populações (n = 110) que possuem cuidado parental entre as ordens Atheriniformes (A), Characiformes (C), Gymnotiformes (G), Perciformes (P) e Siluriformes (S).	57
Fig. 3. Ordenação dos dois primeiros eixos da análise de coordenadas principais das 111 populações em relação aos atributos de história de vida. Porcentagem de explicação do Eixo I: 28.29% e Eixo II: 24.20%.....	59
Fig. 4. Ordenação dos dois primeiros eixos da análise de coordenadas principais das sete variáveis de história de vida. Porcentagem de explicação do Eixo I: 28.26% e Eixo II: 24.12%.....	59
Fig. 5. Ordenação dos dois primeiros eixos da análise de coordenadas principais das 111 populações em relação aos atributos de história de vida separadas por tipo de habitat, identificados pelos símbolos (●) lagoa; (■) reservatório; (▲) riacho; (X) rio.	60
Fig. 6. Ordenação dos dois primeiros eixos da análise de coordenadas principais de 110 populações em relação aos atributos de história de vida separadas por <i>Ordem</i> , identificados pelos símbolos	

(●) Characiformes; (●) Siluriformes; (■) Atheriniformes; (▲) Gymnotiformes; (X) Perciformes. 61

Fig. 7. Ordenação dos dois primeiros eixos da análise de coordenadas principais de 97 populações em relação aos atributos de história de vida separados por *Família*, identificados pelos símbolos (●) Characidae; (●) Pimelodidae; (■) Atherinopsidae; (▲) Slemopygidae; (X) Cichlidae; (●) Anostomidae; (●) Loricariidae; (▲) Auchenipteridae; (+) Parodontidae; (□) Heptapteridae. 62

LISTA DE TABELAS

Capítulo 1

Tabela 1. Número de indivíduos analisados (n), comprimento total mínimo e tamanho máximo para as cinco espécies coletadas em Maquiné, entre outubro de 2010 e setembro de 2011	22
Tabela 2. Proporção sexual para as cinco espécies coletadas em Maquiné, entre outubro de 2010 e setembro de 2011.....	22
Tabela 3. Estimativa de comprimento de primeira maturação (L_{50}), comprimento em que todos estão aptos a reproduzir (L_{100}) para fêmeas das espécies estudadas.	27
Tabela 4. Valores de fecundidade média ($F_{média}$) e fecundidade relativa (F_{rel}), diâmetro médio e diâmetro máximo (em mm) das cinco espécies estudadas (\pm desvio padrão).	30
Tabela 5. Teste de correlações de Spearman entre os valores médios do índice gonadossomático (IGS) de fêmeas das cinco espécies estudadas e temperatura, precipitação e vazão para a região de Maquiné. * resultados significativos, $p < 0.05$	31

Capítulo 2

Tabela I. Famílias de peixes incluídas neste estudo. N = Número de espécies utilizadas em cada família. As famílias em destaque foram utilizadas na análise de variação entre famílias.	54
Tabela II. Tamanho e fecundidade máximos (Max), mínimos (Min) e medianas (Med) das espécies em diferentes tipos de habitat e ordem taxonômica.	58

APÊNDICE

Anexo 1. Valores das variáveis utilizadas na análise de coordenadas principais (PCoA) no capítulo 1.	75
Anexo 2. Lista de espécies utilizadas no capítulo 2.	75
Anexo 3. Lista das referências utilizadas no capítulo 2.	78
Anexo 4. Exemplares de: a) <i>Odontostoechus lethostigmus</i> (Ct = 74 mm); b) <i>Deuterodon stigmaturus</i> (Ct = 85,8 mm); c) <i>Hyphessobrycon luetkenii</i> (Ct = 55 mm); d) <i>Cyanocharax alburnus</i> (Ct= 54 mm); e) <i>Cyanocharax itaimbe</i> (Ct = 58 mm) coletados no rio Maquiné e afluentes durante o período de outubro de 2010 a setembro de 2011.	83
Anexo 5. Fotos: A) Ponto 1, lagoa dos Quadros; B) Ponto 2, rio Maquiné; C) Ponto 4, rio do Ouro.	84
Anexo 6. Fotos: A1) Ponto 3, rio Maquiné durante vazão baixa e A2) durante uma enxurrada. B1) Ponto 5, rio da Encantada durante vazão baixa e	85

Introdução Geral

Segundo Wootton (1984), o sucesso alcançado pelos peixes em ambientes distintos deve-se à enorme gama de estratégias reprodutivas desenvolvidas pelo grupo. Cerca de 24% do total de espécies de peixes ocorrem em águas doces neotropicais (Vari & Malabarba, 1998) e essa grande diversidade se reflete também na imensa diversidade de formas e comportamentos e na distribuição das espécies nos mais variados tipos de ambientes. A reprodução representa um dos aspectos mais importantes da biologia de uma espécie e a manutenção de populações viáveis dependem do seu sucesso (Suzuki & Agostinho, 1997). O sucesso reprodutivo depende de onde e quando a espécie se reproduz e dos recursos alocados para a reprodução (Wootton, 1990). A estratégia reprodutiva representa um padrão reprodutivo mostrado pelos indivíduos de uma espécie e é definida por um complexo de atributos reprodutivos, enquanto as táticas reprodutivas são aquelas variações no padrão típico em resposta a flutuações no ambiente (Wootton, 1984). Entre os aspectos que compõem a estratégia reprodutiva pode-se citar o tamanho dos ovócitos, fecundidade, período reprodutivo, tipo de desova e cuidado com a prole e a análise da variação desses parâmetros é importante para o estabelecimento dos principais padrões da história de vida de peixes. Esses atributos reprodutivos possuem efeitos tanto diretos quanto indiretos na reprodução e no *fitness* dos peixes (Winemiller, 2003).

Nos ambientes aquáticos, a expressão da estratégia reprodutiva de uma espécie depende das interações entre fatores intrínsecos (fisiológicos), e fatores extrínsecos como a qualidade do habitat, relações interespecíficas e também fatores físicos e regime hidrológico (Lowe-McConnel, 1987; Wootton, 1989). A teoria do “*habitat template*” propõe que a variabilidade temporal e espacial do habitat físico influencia na evolução da combinação do comportamento, fisiologia e características de história de vida das espécies (Southwood, 1977, 1988; Poff & Ward, 1990). O habitat é o modelo contra o qual as pressões evolutivas dão forma a estratégia ecológica de uma espécie (Southwood *et al.*, 1974). Em contrapartida, as características históricas e filogenéticas limitariam algumas características específicas, independente do habitat (Gould & Lewontin, 1979).

A teoria da história de vida lida com restrições entre variáveis demográficas e características associadas com reprodução e a maneira em que essas limitações, ou *trade-offs* (*i.e.*, o investimento em um atributo causaria a redução dos recursos disponíveis para investimento em outro), moldam as estratégias para lidar com diferentes tipos de ambiente (Winemiller, 1992). Muitos trabalhos foram feitos baseados na correlação desses atributos em um grande número de espécies, na tentativa

de identificar os principais eixos de variação das estratégias ecológicas adotadas pelas espécies (Winemiller, 1989; Olden *et al.*, 2006; Poff *et al.*, 2006; Blanck *et al.*, 2007). Winemiller (1989) e Winemiller & Rose (1992), baseados nas variações dos padrões de história de vida de peixes de água doce e marinhos, propuseram um modelo triangular para explicar as respostas adaptativas das espécies à variação ambiental em relação a previsibilidade e escala relativa ao tempo de geração. Esse modelo inclui as estratégias reprodutivas oportunista, equilíbrio e periódica, representadas na Figura 1.

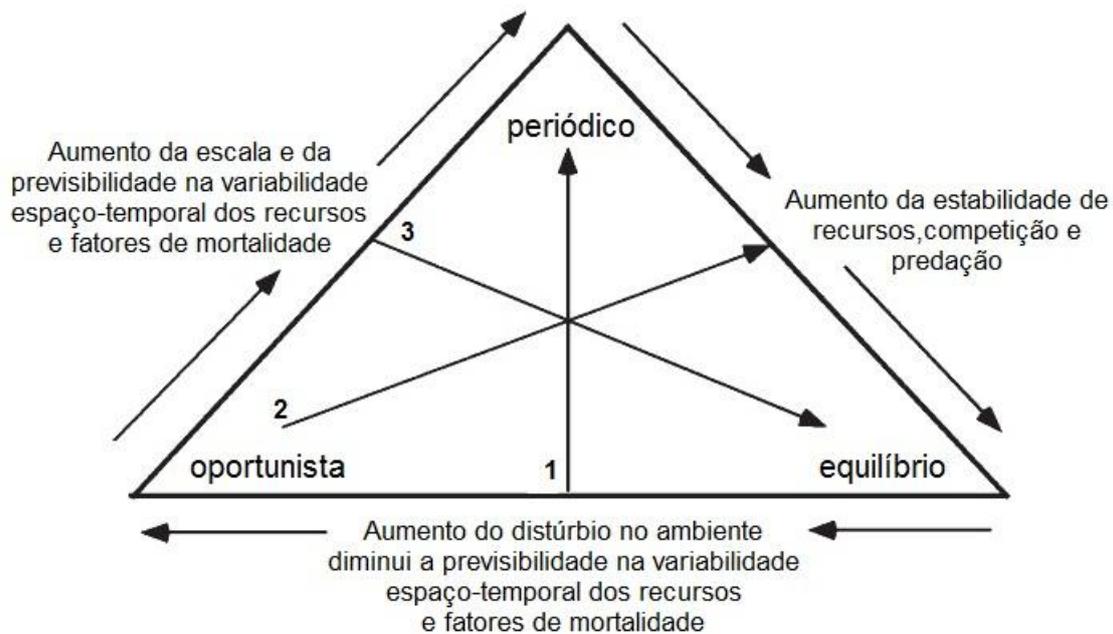


Figura 1. Modelo do contínuo de história de vida de peixes adaptado de Mims *et al.*, 2010. As flechas no centro da figura significam: (1) fecundidade; (2) tempo de geração; (3) sobrevivência dos juvenis.

As flechas dentro do triângulo representam os *trade-offs* fundamentais entre sobrevivência dos juvenis, tempo de geração e fecundidade que dão origem as três estratégias de história de vida. Em um dos vértices do contínuo triangular, a *estratégia oportunista* é caracterizada por espécies de tamanho pequeno e com amadurecimento rápido, que produzem um número relativamente pequeno de ovos e desova múltipla. Essas características aumentam a taxa intrínseca de aumento da população e seriam esperadas em espécies que possuem densas populações em habitats perturbados e/ou vivenciam alta mortalidade por predação no estágio adulto. No segundo vértice, a *estratégia periódica* define espécies de tamanhos intermediários a grandes, com alta fecundidade, tendem a ter curtas estações reprodutivas e rápida taxa de crescimento no primeiro ano. Possuem maturação tardia, o que permite o crescimento a um tamanho suficiente para aumentar a fecundidade e

sobrevivência do adulto em condições ambientais subótimas. Essa estratégia estaria associada à ambientes com variação sazonal e espacial das condições ambientais. No terceiro vértice, a *estratégia de equilíbrio* define as espécies que produzem coortes relativamente pequenas de ovos grandes e possuem cuidado parental. Por produzirem relativamente pouca prole, a sobrevivência dos estágios iniciais deve ser alta para que essas populações persistam. São espécies presentes em habitats denso-dependentes e com recursos limitados (Zeug & Winemiller, 2007).

A maioria dos riachos tropicais sofre flutuações nas condições físico-químicas e estrutura do habitat e essas características desempenham um papel importante na ecologia das populações de peixes residentes (Schlosser, 1987). Os tipos e magnitudes dessas flutuações ambientais variam espacialmente dentro de uma dada bacia de drenagem; as porções média e superior (cabeceiras) são as que geralmente possuem maior variação e flutuações hidrológicas (Hall, 1972; Ross *et al.*, 1985). As tempestades podem causar grandes enxurradas que percorrem o riacho, alterando a morfologia do canal, assim como as assembléias de peixes, invertebrados e algas (Schlosser, 1982; Fisher *et al.*, 1982; Power & Stewart, 1987; Chapman & Kramer, 1991). Os riachos situados nas encostas de serras podem ser descritos como um conjunto de remansos e corredeiras, com características próprias de profundidade e velocidade da água, que suportam distintas assembleias de peixes (Vadas & Orth, 1997; Taylor, 2000). Teoricamente, as flutuações intensas e imprevisíveis das condições abióticas dos riachos tendem a favorecer as espécies com estratégias de vida oportunista, porém os resultados disponíveis sobre as estratégias adotadas pelos peixes em riachos de mata atlântica não permitem uma abordagem conclusiva, dada a grande diversidade de condições ambientais que caracterizam os riachos dessa região (Mazzoni & Silva, 2006).

Existem padrões reprodutivos muito distintos dentro de uma assembléia de peixes que ocupa o mesmo ambiente (Winemiller, 1989). Ainda, espécies intimamente aparentadas podem exibir estratégias de história de vida diferentes ao passo que espécies distantes filogeneticamente podem convergir independentemente para estratégias semelhantes. Dentro deste contexto, o objetivo dessa dissertação é abordagem das relações das estratégias de história de vida em relação diferentes tipos de habitat em espécies de peixes neotropicais. O primeiro capítulo trata das estratégias reprodutivas de espécies de Characidae em escala local, com diferentes distribuições dentro da sub-bacia do rio Maquiné, no sul do Brasil. O segundo capítulo analisa, em maior escala, as relações entre as estratégias de história de vida de peixes neotropicais entre diferentes tipos de habitat e a influência da taxonomia.

Capítulo 1¹ – Estratégias reprodutivas de cinco espécies de lambaris (Characiformes: Characidae) em um gradiente riacho-lagoa

Abstract

The family Characidae is one of the most complexes within the order Characiformes and species have a variety of forms, occupy very different habitats and have very different reproductive strategies. The aim of this study was to investigate the reproductive strategies of five species of the family Characidae presents in a stream-lake gradient in a sub-basin of the Atlantic Forest in southern Brazil and their relationship to environmental characteristics. The reproductive period, length at maturity, fecundity and oocyte diameter determined for the species *Deuterodon stigmaturus*, *Odontostoechus lethostigmus*, *Hyphessobrycon luetkenii*, *Cyanocharax alburnus* and *Cyanocharax itaimbe*, captured during October of 2010 to September of 2011. The species total lengths varied from 88 to 126 and are distributed differently within the sub-basin of the river Maquiné. The reproductive period of female occurs in spring and summer. Despite differences in the distribution, species have similar reproductive strategies with similar levels of fertility, body size and small size of maturation. Despite differences in the distribution, species have similar reproductive strategies such as small body size, low fecundity and early maturation. Based on these characteristics, the five species of characins analyzed fit in the opportunistic life-history strategy. Factors such as the increase of temperature and decrease of flow can influence the reproduction of species.

Key-words: freshwater fishes, reproductive biology, life-history.

Resumo

A família Characidae é uma das mais complexas dentro da ordem Characiformes e as espécies apresentam uma variedade de formas, ocupam os mais diferentes habitats e apresentam estratégias reprodutivas bastante diversas. O objetivo desse estudo é investigar a estratégia reprodutiva de cinco espécies da família Characidae presentes em um gradiente riacho-lagoa em uma sub-bacia de Mata atlântica no sul do Brasil e sua relação com as características ambientais. Foi comparado o período reprodutivo, tamanho de primeira maturação, fecundidade e diâmetro de ovócito das espécies *Deuterodon stigmaturus*, *Odontostoechus lethostigmus*, *Hyphessobrycon luetkenii*, *Cyanocharax alburnus* e *Cyanocharax itaimbe* a partir de exemplares capturados durante o período de outubro de 2010 à setembro de 2011. As espécies possuem tamanho total entre 88 e 126 mm e distribuem-se diferentemente dentro da sub-bacia do rio Maquiné. O período reprodutivo das fêmeas compreende os meses de primavera e verão. Apesar de diferenças na distribuição, as espécies possuem estratégias reprodutivas semelhantes com valores semelhantes de fecundidade, tamanho corporal e pequeno tamanho de maturação. Baseadas nessas características, as cinco espécies de caracídeos analisadas se encaixam na estratégia de história de vida oportunista. Fatores como aumento da temperatura e diminuição da vazão podem influenciar a reprodução das espécies.

Palavras-chave: peixes de água doce, biologia reprodutiva, história de vida.

¹ Apresentado na forma de artigo segundo as normas exigidas pela revista *Neotropical Ichthyology* para o envio de manuscritos, exceto pelas figuras que estão inseridas no corpo do texto para facilitar a leitura.

Introdução

Segundo Wootton (1984), o sucesso alcançado pelos peixes em ambientes distintos deve-se à enorme gama de estratégias reprodutivas desenvolvidas pelo grupo, que pode possuir táticas extremas. O sucesso reprodutivo de uma espécie depende de onde e quando ela se reproduz e dos recursos alocados para sua reprodução (Wootton, 1990), sendo assim, a reprodução deveria ocorrer no período do ano em que a produção de descendentes seja maximizada.

Nos ambientes aquáticos, a expressão da estratégia reprodutiva de uma espécie depende das interações entre fatores intrínsecos, fisiológicos, e fatores extrínsecos como a qualidade do habitat reprodutivo, relações interespecíficas e também fatores físicos e regimes de cheias hidrológicas (Lowe-McConnel, 1987; Wootton, 1989).

A teoria da história de vida lida com restrições entre variáveis demográficas e características associadas com reprodução e a maneira em que essas limitações, ou *trade-offs*, moldam as estratégias para lidar com diferentes tipos de ambiente (Winemiller, 1992). Baseados nas variações dos padrões de história de vida de peixes de água doce e marinhos, Winemiller (1989) e Winemiller & Rose (1992), propuseram um modelo triangular para explicar as respostas adaptativas das espécies à variação ambiental em relação a previsibilidade e escala relativa ao tempo de geração. Esse modelo inclui as estratégias reprodutivas oportunista, equilíbrio e periódica.

Os atributos (fecundidade, sobrevivência juvenis, tempo de geração, etc.) reprodutivos possuem efeitos tanto diretos quanto indiretos na reprodução e no *fitness* dos peixes (Winemiller, 2003).

A maioria dos riachos tropicais sofre flutuações nas condições físico-químicas e na estrutura do habitat e essas flutuações desempenham um papel importante na ecologia das populações de peixes residentes (Schlosser, 1987). Os tipos e magnitudes das flutuações ambientais variam espacialmente dentro de uma dada bacia de drenagem; as porções superior (cabeceiras) e média são as que geralmente possuem maior variação e flutuações hidrológicas (Hall, 1972; Ross *et al.*, 1985). As tempestades podem causar grandes enxurradas que percorrem o riacho, alterando a morfologia do canal, assim como as assembleias de peixes, invertebrados e algas (Schlosser, 1982; Fisher *et al.*, 1982; Power & Stewart, 1987; Chapman & Kramer, 1991).

Os riachos situados nas encostas de serras podem ser descritos como um conjunto de remansos e corredeiras, com características próprias de profundidade e velocidade, que suportam distintas assembleias de peixes (Vadas & Orth, 1997; Taylor, 2000). A grande diversidade taxonômica e ecológica de peixes em riachos tropicais fornece amplo registro da evolução da diversificação biológica para estudos científicos (Winemiller, 2008).

A maioria das espécies de peixes neotropicais mostra um período reprodutivo cíclico (Vazzoler, 1996). A fauna de riachos da América do Sul é dominada por espécies das ordens Siluriformes e Characiformes que possuem um tamanho reduzido permitindo-lhes o melhor uso desses ambientes (Castro, 1999). Teoricamente, as flutuações intensas e imprevisíveis das condições abióticas dos riachos tendem a favorecer as espécies com estratégias de vida oportunista. Essa estratégia é caracterizada pelo pequeno tamanho, alta taxa de crescimento, maturação sexual precoce e longos períodos reprodutivos, e estão presentes em pequenos caracídeos (Winemiller, 2008).

A família Characidae é uma das mais complexas dentro da ordem Characiformes sendo que seus representantes apresentam uma variedade ampla de formas, ocupam os mais diferentes habitats e apresentam estratégias reprodutivas bastante diversas (Géry, 1977). Esta família possui 952 espécies válidas (Reis *et al.*, 2003), porém, na América do Sul, 90% dos processos reprodutivos de Characiformes ainda não foi estudado (Vazzoler & Menezes, 1992). Os caracídeos apresentam uma grande variação nos atributos biológicos, como comprimento, fecundidade (de poucos ovócitos a milhares), e comportamento (algumas espécies migram por longas distâncias enquanto outras são sedentárias e com cuidado parental). Os caracídeos de riachos apresentam uma época reprodutiva prolongada e associada ao período de chuvas, aumento da temperatura e fotoperíodo, possuem tamanho reduzido para indivíduos maduros e fecundidade baixa (Winemiller, 1989; Alkins-Koo, 2000; Silvano *et al.*, 2003; Gomiero & Braga, 2007; Azevedo, 2010; Rondineli & Braga, 2010; Oliveira *et al.*, 2011; Ferriz *et al.*, 2011)

O objetivo desse estudo é investigar a estratégia reprodutiva de cinco espécies da família Characidae distribuídas em um gradiente riacho-lagoa em uma sub-bacia na Mata Atlântica no sul do Brasil e sua relação com as variáveis ambientais de temperatura, vazão e precipitação. Foi comparado o período reprodutivo, tamanho de primeira maturação (L_{50}), fecundidade e diâmetro de ovócito das espécies *Deuterodon stigmaturus* (Gomes, 1947), *Odontostoechus lethostigmus* Gomes 1947, *Hyphessobrycon luetkenii* (Boulenger, 1887), *Cyanocharax alburnus* (Hensel, 1870) e *Cyanocharax itaimbe* Malabarba & Weitman, 2003 que possuem diferenças na distribuição dentro da bacia de drenagem. Seria esperado encontrar diferenças nas estratégias reprodutivas das espécies que habitam ambientes que contrastam na magnitude das flutuações, com espécies de estratégia oportunista presentes a montante na bacia e com predomínio de espécies com estratégia periódica a jusante na bacia.

Material e métodos

Local de Estudo

Este trabalho foi realizado na sub-bacia do rio Maquiné, situada no nordeste do Rio Grande do Sul, Brasil, aproximadamente entre 51°21'- 50°05'W e 29°20'-29°50'S. Com uma área de 550,5 km², a sub-bacia faz parte do sistema hidrográfico do rio Tramandaí, que deságua no Oceano Atlântico. O rio Maquiné tem suas cabeceiras situadas no Planalto Basáltico (altitude ca. 900 a 1000 m), e percorre a drenagem da encosta atlântica da Serra Geral até a lagoa dos Quadros, na planície costeira (<10 m de altitude) (Figura 1).

O clima regional é subtropical úmido (Cfa de Köppen; Moreno, 1961), com temperaturas médias acima de 22°C no mês mais quente, e entre 13 e 15°C no mais frio (julho) (Nimer, 1990). As espécies foram coletadas em um gradiente riacho-lagoa dentro da sub-bacia, distribuídos em cinco pontos. Os quatro pontos compreendem riachos encaixados (rio do Ouro, rio da Encantada e rio Maquiné) mais suscetíveis a enxurradas devido a fortes chuvas e que afetam a suas dinâmicas, tornando-se ambientes mais instáveis. O leito dos rios é composto por pedras soltas de diferentes tamanhos. O último ponto compreende o ambiente de lagoa e foz do rio Maquiné. Um sistema mais estável, susceptível ao aumento do seu nível devido a descargas do rio, apresentando maior profundidade, fundo de areia e abundância de macrófitas nas margens.

A descrição dos pontos de coleta é baseada no nível de vazão dos rios observado com maior frequência ao longo do período de coleta. O ponto 1 está situado mais a montante dentro da sub-bacia, no rio da Encantada, e é composto de corredeiras e remansos, leito com pedras de variados tamanhos e profundidade de 40 cm até 100 cm no remanso. O ponto 2 se localiza no rio do Ouro e é composto de corredeiras e remanso, leito de pedra, vegetação arbórea nas margens, profundidade máxima de 60 cm na corredeira e 120 cm no remanso. No terceiro ponto (P3) o fundo do rio Maquiné é composto de pedras de diversos tamanhos, profundidade de até 1 metro e largura aproximada de 25 m. O quarto ponto (P4) fica a jusante dos três primeiros, em uma área do rio Maquiné, com largura de aproximadamente 15 m (corredeira) e 50 m (remanso) em condições normais de vazão. O leito é composto de pedras e margens com areia grossa. O quinto ponto (P5) compreende a foz do rio Maquiné na lagoa dos Quadros, sendo o ponto mais a jusante no trecho estudado, com maior profundidade que os outros pontos, fundo de areia ou terra e matéria orgânica, abundância de macrófitas nas margens e o nível de água depende de descarga proveniente do rio.

Os pontos 1, 2, 3 e 4 estão sujeitos a aumentos drásticos e rápidos da vazão que podem provocar a mudança no leito do rio com o revolvimento de pedras. Segundo a classificação

hierárquica de ordens de rio proposto por Strahler (1957) os pontos 1 e 2 são classificados como rios de 3ª ordem. Os pontos 3 e 4 são classificados como de 4ª ordem e o ponto 5 como de 5ª ordem.

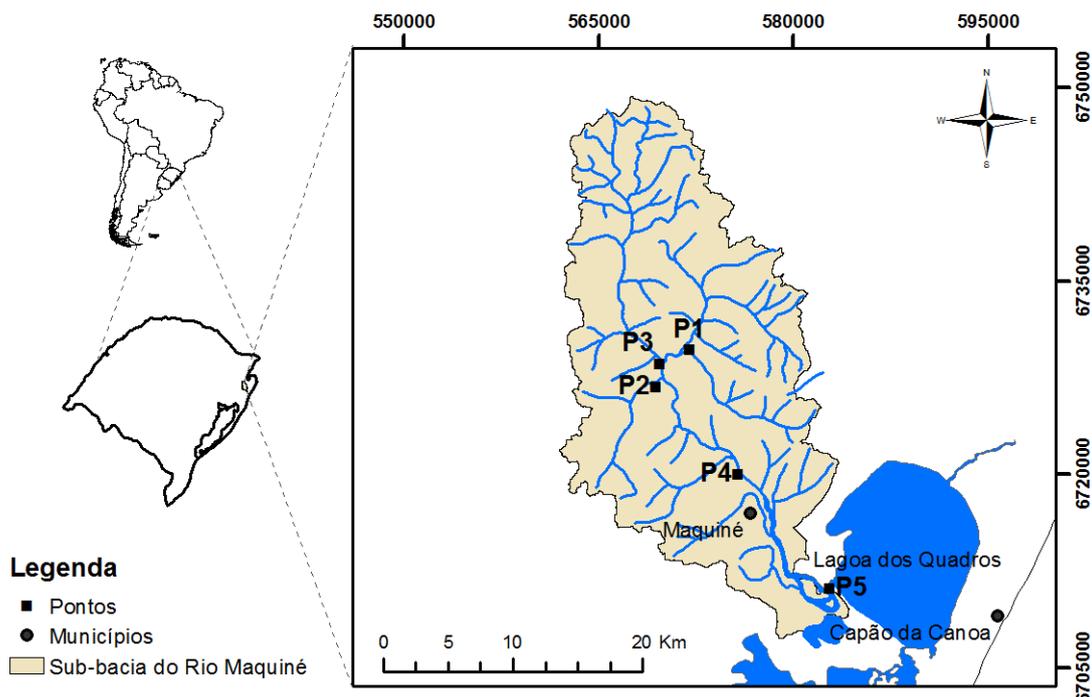


Figura. 1. Locais de coleta na sub-bacia do rio Maquiné, Rio Grande do Sul, região subtropical do Brasil. Círculos vermelhos mostram os pontos de coleta; (P1) rio da Encantada; (P2) rio do Ouro; (P3 e P4) rio Maquiné; (P5) foz do rio Maquiné .

Espécies estudadas

A escolha das espécies para este estudo deve-se ao maior número de exemplares coletados dessas espécies em amostragens preliminares. As espécies de caracídeos aqui estudadas são de pequeno porte (comprimento total entre 8 e 13 cm) e possuem distribuição geográfica restrita. As espécies estão presentes no nordeste do Rio Grande do Sul, nos rios que drenam a encosta da serra geral e sul de Santa Catarina (Reis *et al.*, 2003). As espécies *Deuterodon stigmaturus* (Gomes, 1947), *Odontostoechus lethostigmus* Gomes 1947, se distribuem nas bacias do rio Maquiné, rio Três forquilhas e rio Mampituba e *Cyanocharax itaimbe* Malabarba & Weitman, 2003, além dessas bacias, também ocorre na bacia do rio Araranguá. *Cyanocharax alburnus* (Hensel, 1870) se distribui na bacia da laguna dos Patos e lagunas costeiras adjacentes e *Hyphessobrycon luetkenii* (Boulenger, 1887), ocorre nas drenagens de rios costeiros. A espécie *O. lethostigmus* Gomes 1947 está inserida como vulnerável no Livro Vermelho de Fauna Ameaçada de Extinção no Rio Grande do Sul (Marques *et al.*, 2002).

Coleta de dados

Os exemplares das cinco espécies foram obtidos através de amostragens mensais realizadas entre outubro de 2010 e setembro de 2011 em cinco pontos na bacia do Rio Maquiné (Figura. 1). As metodologias de coletas foram adaptadas conforme o tipo de ambiente de cada ponto, otimizando a possibilidade de captura das espécies. No ponto 1 foi utilizado tarrafa (malha 1,5 cm), rede de espera (malha 12, 15 e 20 mm) e picaré. No ponto 2 foi utilizada pesca elétrica, picaré e rede de espera. No ponto 3 apenas picaré e tarrafa. Nos pontos 4 e 5 foram utilizadas a pesca elétrica, picaré, tarrafa e rede de espera.

Os espécimes coletados foram fixados em solução de formol 10% e armazenados em álcool 70%. Para cada exemplar foram medidos o comprimento total (TL) e padrão (SL) em milímetros e o peso (Wt, em gramas). Após, os peixes foram dissecados e foi determinado o sexo e o estágio de maturação gonadal (avaliação macroscópica, segundo escala proposta por Vazzoler, 1996).

A determinação do estágio de maturação foi baseada em características como coloração e volume das gônadas, grau de turgidez, transparência, irrigação sanguínea e presença, no caso dos ovários, de ovócitos visíveis a olho nu, com base em Vazzoler (1996). Devido às incertezas associadas à avaliação macroscópica dos estágios de maturação, para efeito de análise de dados, os estágios foram reagrupados nas seguintes categorias: reprodutivo e não-reprodutivo, sendo reprodutivos os indivíduos adultos cujas gônadas podem estar tanto nos estágios pré-desova (em maturação ou maduros, Vazzoler, 1996), quanto em estágios em pós-desova (semi-esgotado, esgotado, repouso, Vazzoler, 1996) e não-reprodutivos os indivíduos jovens, sem sinal evidente de início do processo de maturação gonadal.

Imaturo, Maduro e Não-Maduro, sendo *Imaturos* os indivíduos jovens, sem sinal evidente de início do processo de maturação gonadal, *Maduros* são indivíduos com gônadas prontas para desova e *Não-Maduros* são indivíduos adultos cujas gônadas podem estar tanto nos estágios pré-desova (em maturação, Vazzoler, 1996), quanto em estágios em pós-desova (semi-esgotado, esgotado, repouso, Vazzoler, 1996).

O período reprodutivo foi determinado examinando-se a variação mensal média do índice gonadossomático (IGS) dos exemplares adultos para cada sexo separadamente: $IGS = (Wg/Wt) * 100$, onde Wg: peso da gônada; Wt: peso total. Foi feita uma análise de variância (ANOVA) para determinar se houve diferença entre as médias mensais dos valores de IGS.

O tamanho de primeira maturação foi considerado como aquele no qual 50% dos indivíduos da população são adultos. (Vazzoler, 1996). Foram considerados juvenis os indivíduos sem sinal evidente de início do processo de maturação gonadal e adultos foram considerados todos os indivíduos cujas gônadas se encontrassem nos estádios reprodutivos, acima descritos.

A fecundidade absoluta foi estimada por meio da contagem de todos os ovócitos vitelinados de ovários maduros com maiores valores de IGS para cada espécie. A fecundidade relativa foi calculada com base no número de ovócitos por miligramas do peso total da fêmea. O diâmetro médio dos ovócitos foi obtido através de um microscópio estereoscópico com ocular micrométrica a partir de uma subamostra aleatória de 10% destes mesmos ovários, tendo sido medido o maior diâmetro de cada ovócito.

Em todas as análises os indivíduos coletados de cada espécie foram agrupados, independentemente das suas distribuições dentro da bacia, com o objetivo de aumentar o número amostral. A proporção sexual foi calculada com base na frequência total de indivíduos e a diferença na proporção de machos e fêmeas foi testada através do teste Qui-quadrado (χ^2). Foi feita uma regressão linear para testar se existe relação entre a fecundidade e o peso e comprimento para cada uma das espécies.

Para testar possíveis correlações entre os fatores ambientais e o período reprodutivo foi aplicada a correlação não-paramétrica de Spearman. Para cada espécie, foram testadas as correlações entre os valores médios mensais do IGS (de fêmeas) e as médias mensais de temperatura, precipitação e vazão. Os dados de precipitação e temperatura média foram fornecidos pela Fundação Estadual de Pesquisa Agropecuária (FEPAGRO) e vazão pela Agência Nacional de Águas (ANA) para a região de Maquiné (Figura 3 e FIGURA 2) para a elaboração das curvas históricas de precipitação e temperatura foram utilizados dados referentes ao período de 2001 a 2011 e para as curvas de vazão foram utilizados dados dos anos 1981 a 2011 para a região do município de Maquiné.

Para explorar as estratégias de história de vida foi realizada uma análise de coordenadas principais (PCoA) entre os indivíduos das cinco espécies estudadas e os seis atributos aqui analisados. A PCoA é uma metodologia estatística de exploração e visualização de similaridades/dissimilaridades em dados multivariados, otimizando a representação da variabilidade de uma matriz de dados multidimensionais (matriz de espécies por atributos) no espaço de ordenação com dimensionalidade reduzida. A matriz de similaridade das espécies foi calculada usando o coeficiente de similaridade de Gower, uma métrica capaz de acomodar dados mistos (Legendre & Legendre 1998). Os atributos selecionados foram comprimento total (mm), valor

médio máximo do IGS, diâmetro médio do ovócito (mm), tamanho de primeira maturação (L_{50}), fecundidade total e fecundidade relativa (Tabela com os valores utilizados estão em anexo 1).

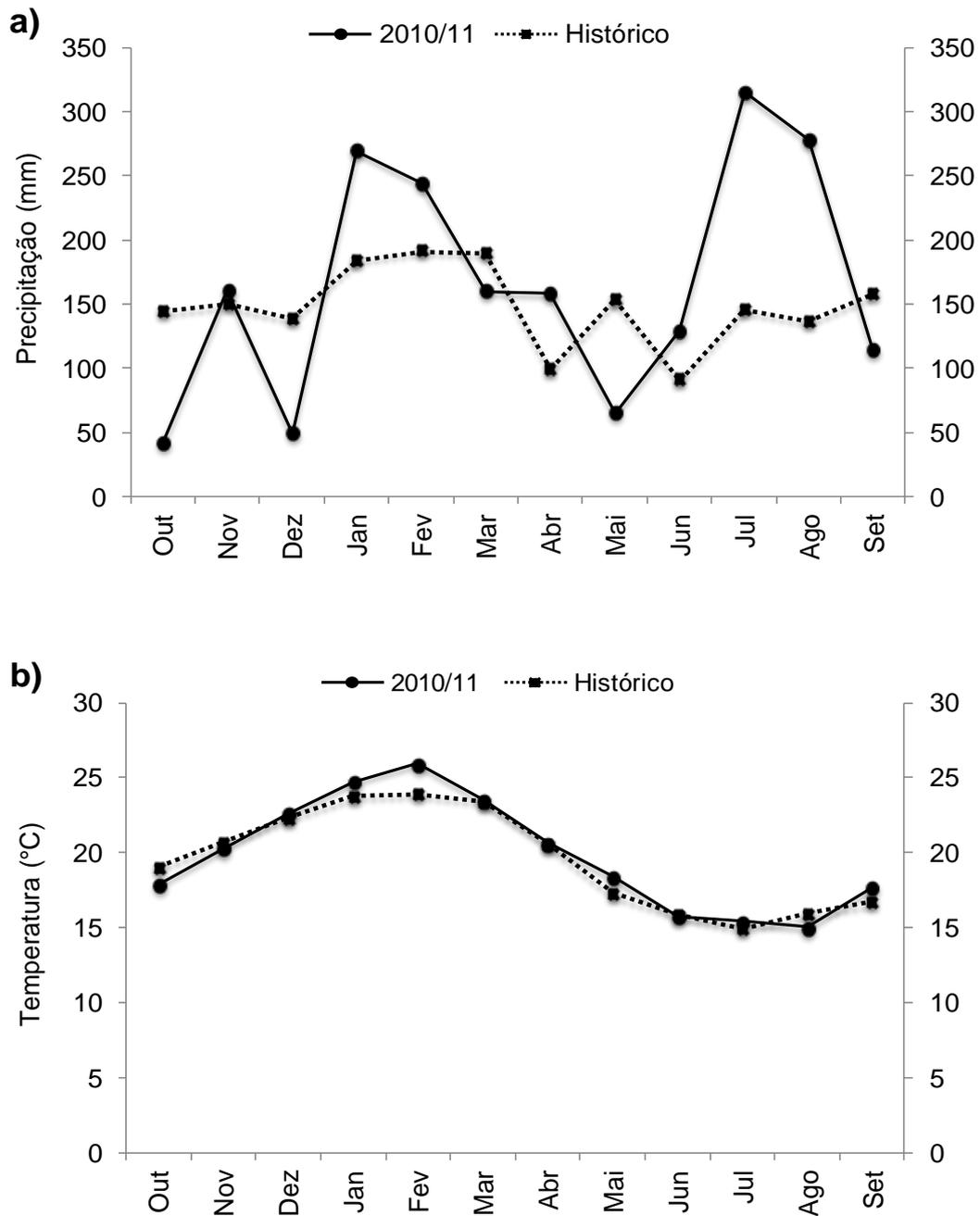


Figura 2. (a) Precipitação média (mm) e (b) temperatura média (°c) para o período de outubro/2010 à setembro/2011 (●) e série histórica (■) para a região de Maquiné.

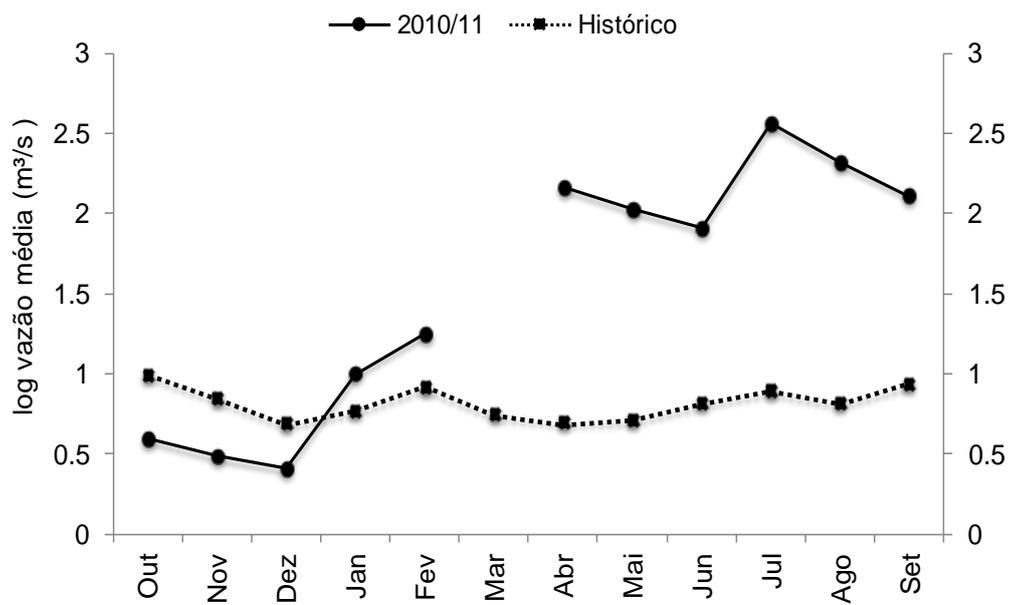


Figura 3. Vazão média (m^3/s) do rio Maquiné para o período de outubro/2010 a setembro/2011 (●) e série histórica (■) para a região de Maquiné.

Resultados

Estrutura da população

As espécies analisadas possuem variaram de 30 a 126 mm de comprimento total (Tabela 1). Considerando-se as frequências de distribuições por classes de comprimento total de machos e fêmeas das cinco espécies (

Figura 4) pode-se notar um predomínio das fêmeas nos tamanhos maiores em *H.luetkenii*, *C. alburnus* e *O. lethostigmus*. Para as espécies *D. stigmaturus* e *C. itaimbe* existe, porém, um predomínio de machos nas classes de tamanhos maiores. A proporção sexual apresentou diferença significativa somente nas espécies *D. stigmaturus*, *H.luetkenii* e *C. alburnus*, com o predomínio de fêmeas (Tabela 2).

Tabela 1. Número de indivíduos analisados (n), comprimento total mínimo e tamanho máximo para as cinco espécies coletadas na sub-bacia do rio Maquiné entre outubro de 2010 e setembro de 2011.

Espécie	n	Lt (mín - máx)
<i>O. lethostigmus</i>	191	30 - 88
<i>D. stigmaturus</i>	365	39 - 126
<i>H.luetkenii</i>	361	32 - 89
<i>C. alburnus</i>	165	33 - 91
<i>C. itaimbe</i>	346	37 - 82

Tabela 2. Proporção sexual para as cinco espécies coletadas na sub-bacia do rio Maquiné entre outubro de 2010 e setembro de 2011.

	<i>O. lethostigmus</i>	<i>D. stigmaturus</i>	<i>H.luetkenii</i>	<i>C. alburnus</i>	<i>C. itaimbe</i>
Fêmeas	101	199	281	105	170
Machos	86	161	79	23	175
Qui-quadrado (χ^2)	1,203	3,813	113,344	52,531	0,075
P	0,272	0,050	< 0,000	< 0,000	0,787

Os juvenis de todas as espécies possuem variação na sua abundância ao longo do ano, não possuindo um período de maior abundância dos juvenis (FIGURA 5).

As espécies possuem distribuições diferentes dentro da bacia (Figura 6 e 7). As espécies *H.luetkenii* e *C. alburnus* são mais comuns no trecho de 4ª e 5ª ordem, com maior predomínio de indivíduos nos pontos 4 e 5. Já *O. lethostigmus* e *D. stigmaturus* são mais abundantes nos trechos de 4ª ordem, com maior predomínio de captura dos pontos 3 e 4 e *C. itaimbe* predomina nos trechos de 3ª e 4ª ordem.

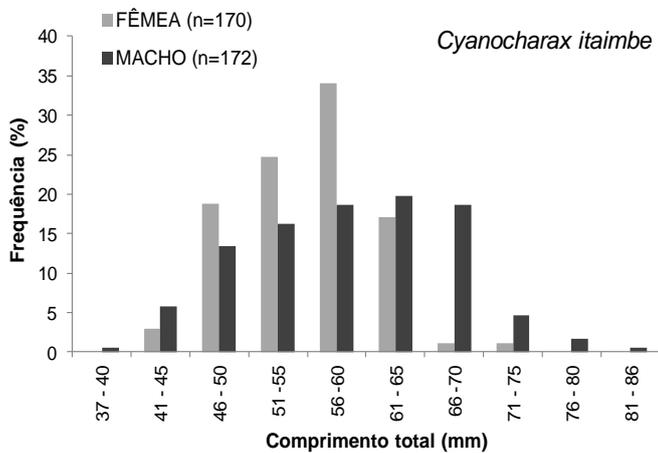
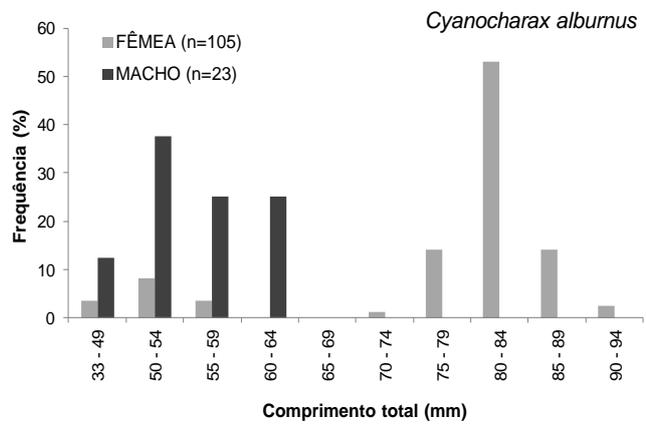
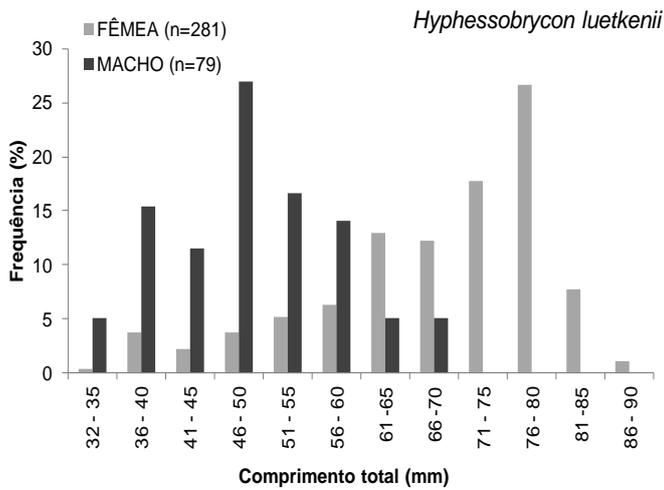
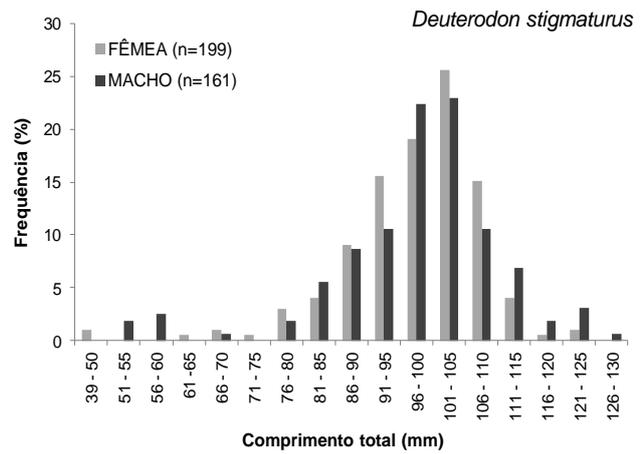
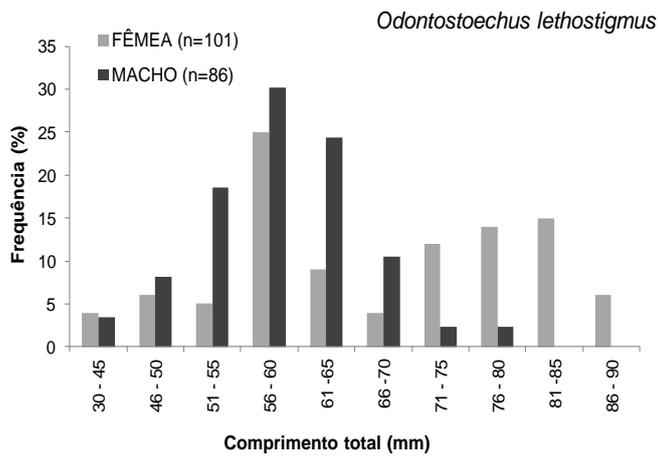


Figura 4. Distribuição das frequências de machos e fêmeas por classe de comprimento total (mm) das espécies *O. lethostigmus*, *D. stigmaturus*, *H. luetkenii*, *C. alburnus* e *C. itaimbe* capturados na sub-bacia do rio Maquiné entre outubro de 2010 e setembro de 2011.

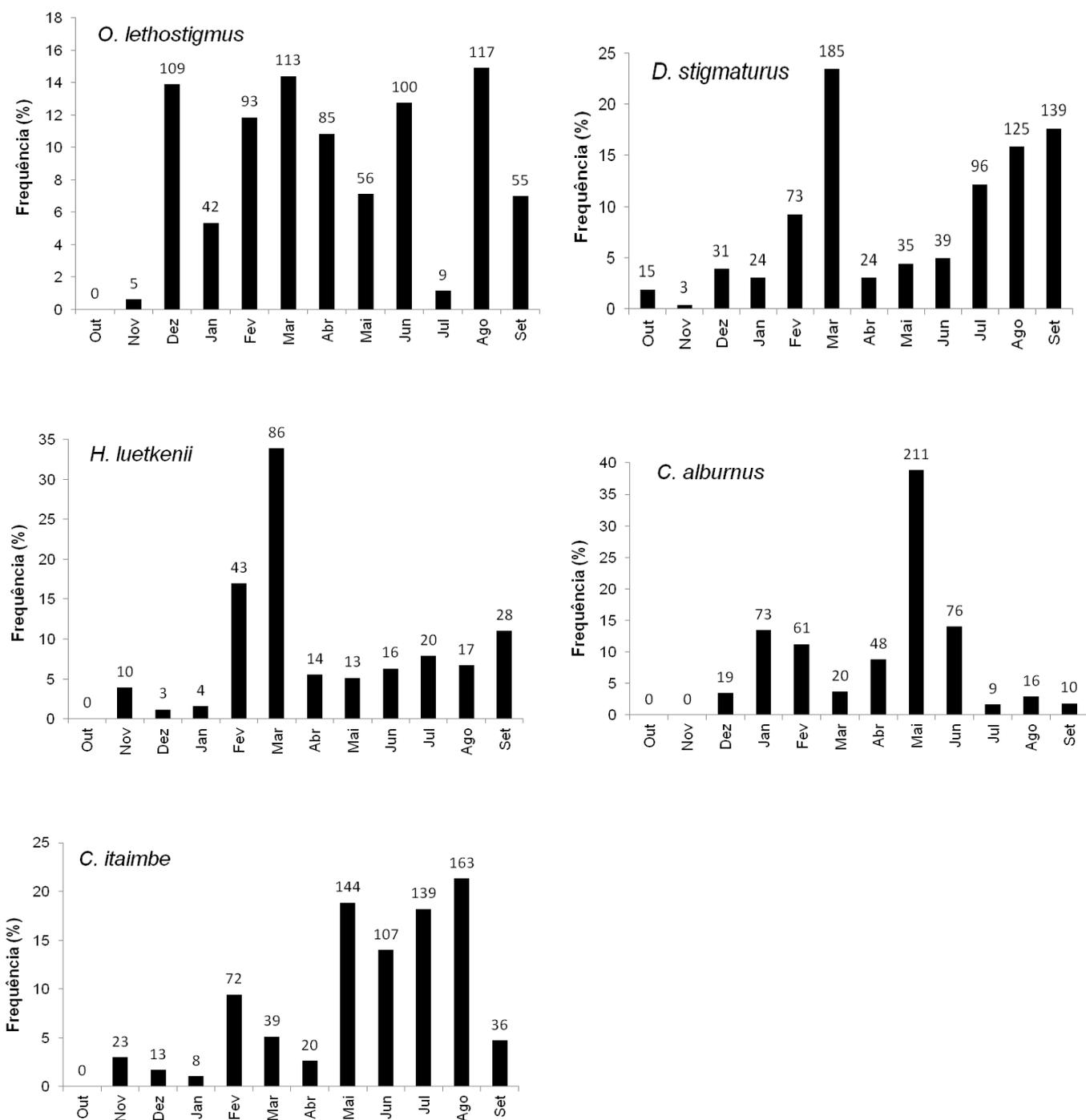


Figura 5. Frequência mensal de juvenis das espécies *O. lethostigmus*, *D. stigmaturus*, *H. luetkenii*, *C. alburnus* e *C. itaimbe* capturados na sub-bacia do rio Maquiné durante o período de outubro de 2010 a setembro de 2011.

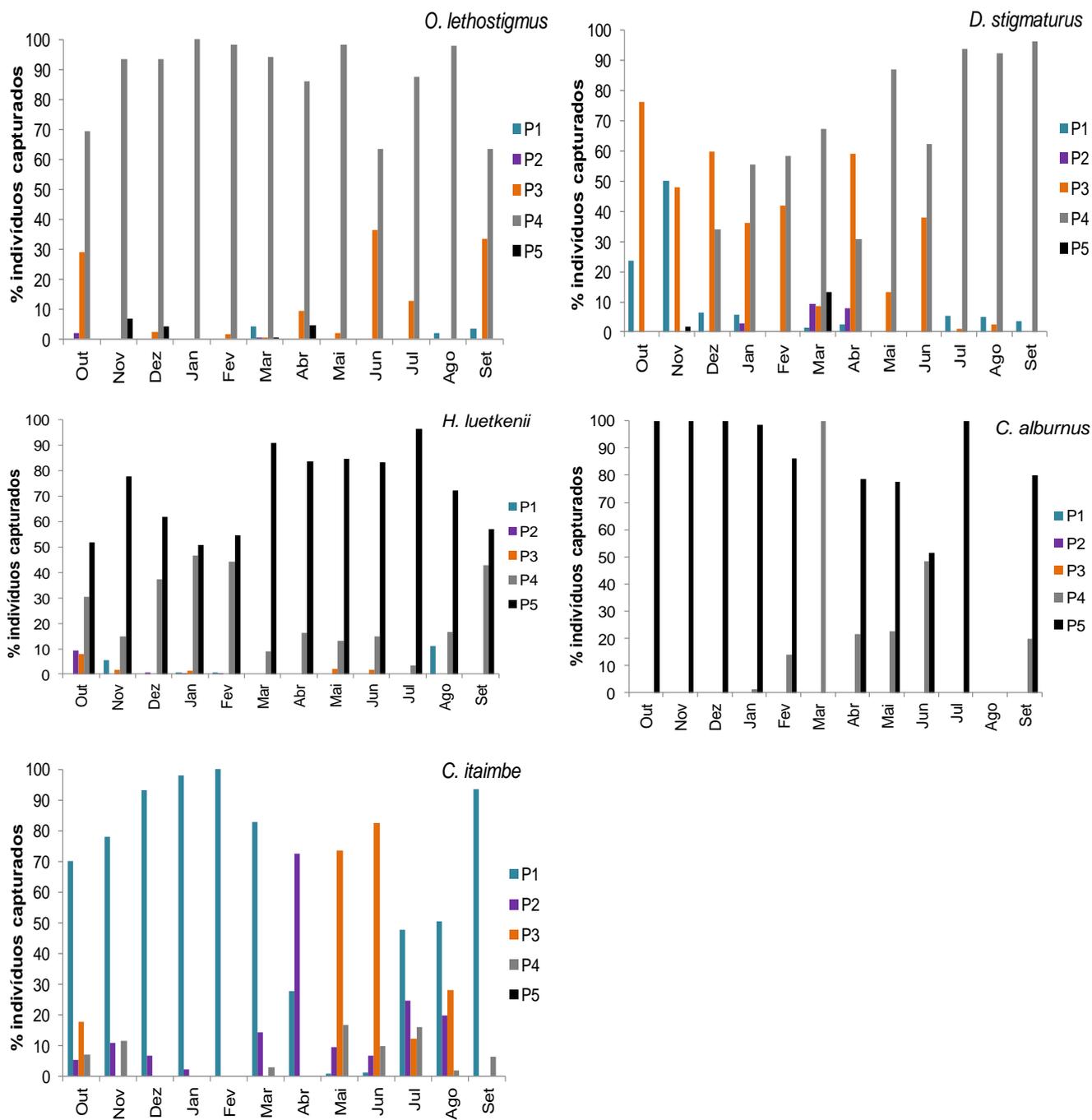


Figura 6. Proporção de indivíduos das espécies *O. lethostigmus*, *D. stigmaturus*, *H. luetkenii*, *C. alburnus* e *C. itaimbe* capturados na sub-bacia do rio Maquiné durante o período de outubro de 2010 a setembro de 2011. P1 – rio da encantada; P2 – rio do Ouro; P3 e P4 – rio Maquiné; P5 – foz do rio Maquiné.

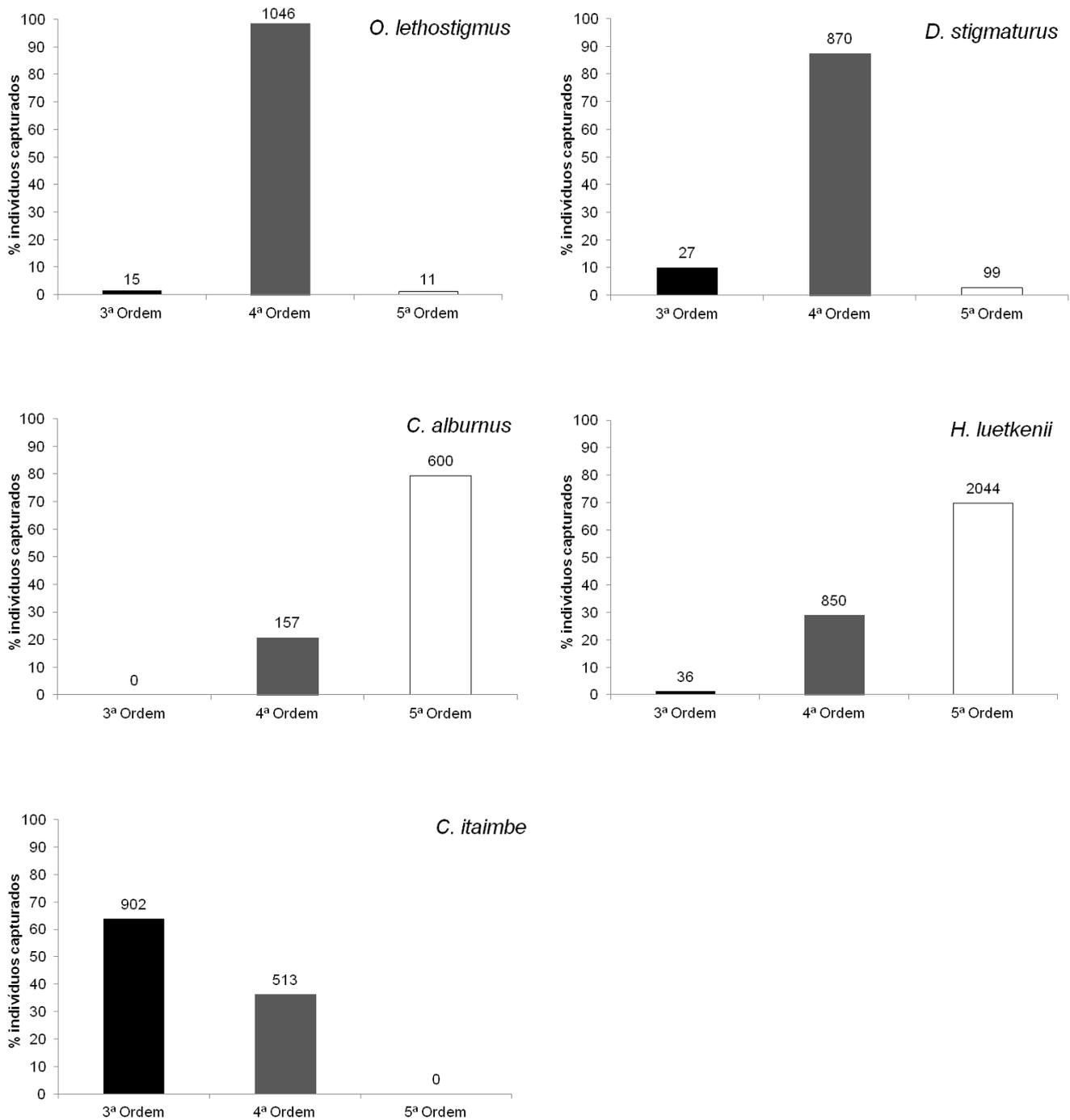


Figura 7. Proporção de indivíduos das espécies *O. lethostigmus*, *D. stigmaturus*, *H. luetkenii*, *C. alburnus* e *C. itaimbe* capturados em cada trecho rio, classificado conforme a ordem (Strahler, 1957), durante o período de outubro de 2010 a setembro de 2011.

Parâmetros reprodutivos

Análise de variância não-paramétrica (Kruskall-Wallis) demonstrou diferença significativa entre os valores mensais de IGS para todas as espécies: *O. lethostigmus* – (H (10)= 45,78096; $p < 0,0000$); *D. stigmaturus* – (H (10)= 62,80312; $p < 0,0000$); *H. luetkenii* – (H (10)= 114,6987; $p < 0,0000$); *C. alburnus* – (H (5)=23,89473; $p =0,0002$); *C. itaimbe* – (H =(10)=71,96913; $p < 0,0000$). Com base variação mensal dos valores de IGS (Figura 8) das fêmeas de cada uma das espécies o período reprodutivo ocorre na primavera e no verão. As duas espécies de *Cyanocharax* apresentam a curva do IGS muito similares, reproduzindo-se nos meses de primavera (outubro a dezembro). Nas outras três espécies o período reprodutivo é mais longo. Para *O. lethostigmus* observa-se um período reprodutivo de setembro a fevereiro e para *H. luetkenii* de outubro a abril. Na espécie *D. stigmaturus* o período reprodutivo se estende de outubro a março, e a desova ocorrendo nos meses de fevereiro e março. Para alguns meses não foi possível calcular o IGS devido à coleta somente de indivíduos jovens. A variação dos estágios gonadais de fêmeas e machos corroboram as curvas de IGS, mostrando o aumento de indivíduos juvenis em meados do outono e no inverno, após o período reprodutivo mais intenso (Fig. 9).

O tamanho de primeira maturação gonadal (L_{50}) foi entre 42 e 80 mm de tamanho total (Figura 10). Os valores referentes ao L_{50} e L_{100} para cada espécie estão na Tabela 3. Não foi possível o cálculo para *Cyanocharax alburnus* devido à escassez de indivíduos adultos. Para essa espécie, a menor fêmea não-madura capturada foi de 49 mm e a menor fêmea madura foi de 80 mm de comprimento total. As espécies (*O. lethostigmus*, *D. stigmaturus* e *C. itaimbe*) com distribuição mais a montante na bacia possuem as maiores relações entre o comprimento em que todos estão aptos a reproduzir (L_{100}) o comprimento máximo ($L_{máx}$) (Tabela 3).

Tabela 3. Estimativa de comprimento de primeira maturação (L_{50}), comprimento em que todos estão aptos a reproduzir (L_{100}) para fêmeas das espécies estudadas coletadas durante o período de outubro de 2010 a setembro de 2011 na sub-bacia do rio Maquiné.

Espécie	L_{50}	L_{100}	L_{50}/L_{100}	$L_{100}/L_{máx}$
<i>O. lethostigmus</i>	58	70	83%	79.5%
<i>D. stigmaturus</i>	80	95	84%	75.4%
<i>H. luetkenii</i>	42	60	70%	67.4%
<i>C. itaimbe</i>	44.9	60	75%	73%

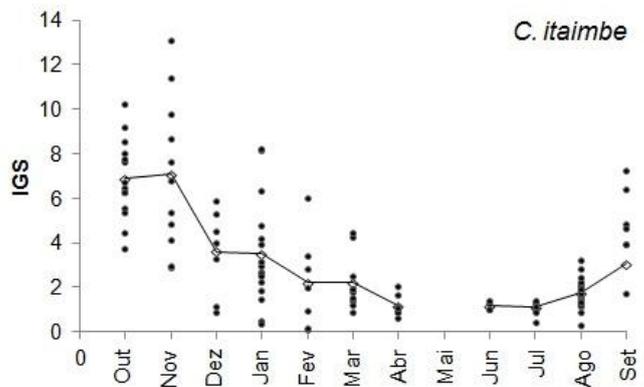
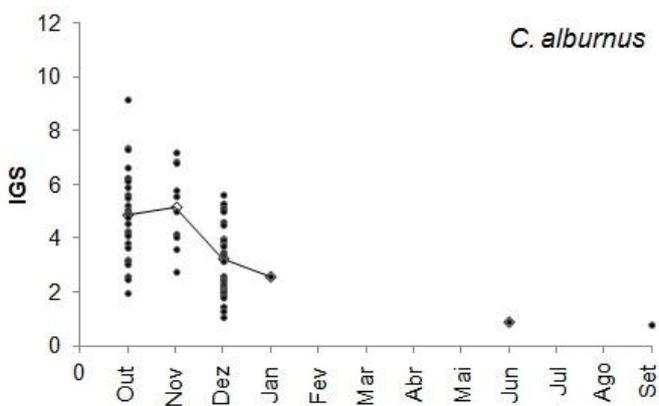
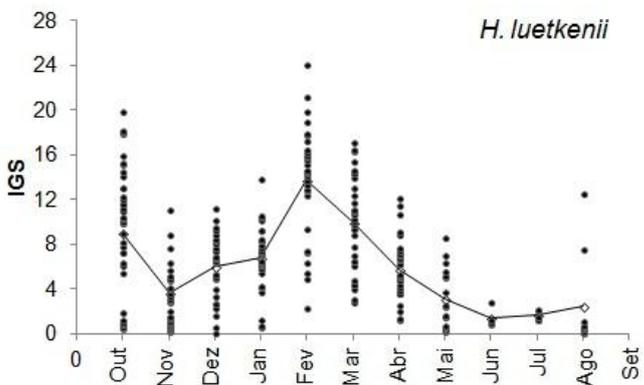
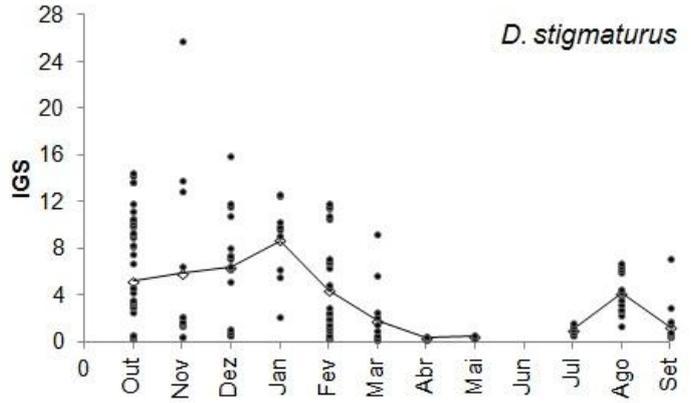
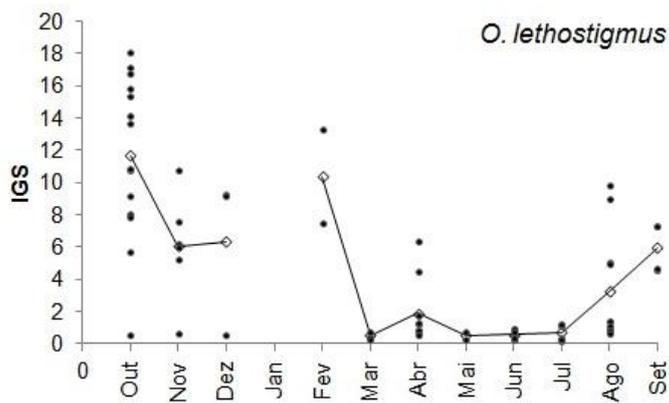


Figura 8. Valores do índice gonadossomático (IGS) de fêmeas de *O. lethostigmus*, *D. stigmaturus*, *H. luetkenii*, *C. alburnus* e *C. itaimbe* capturadas durante o período de outubro de 2010 a setembro de 2011 na sub-bacia do rio Maquiné. Linha representa os valores médios mensais.

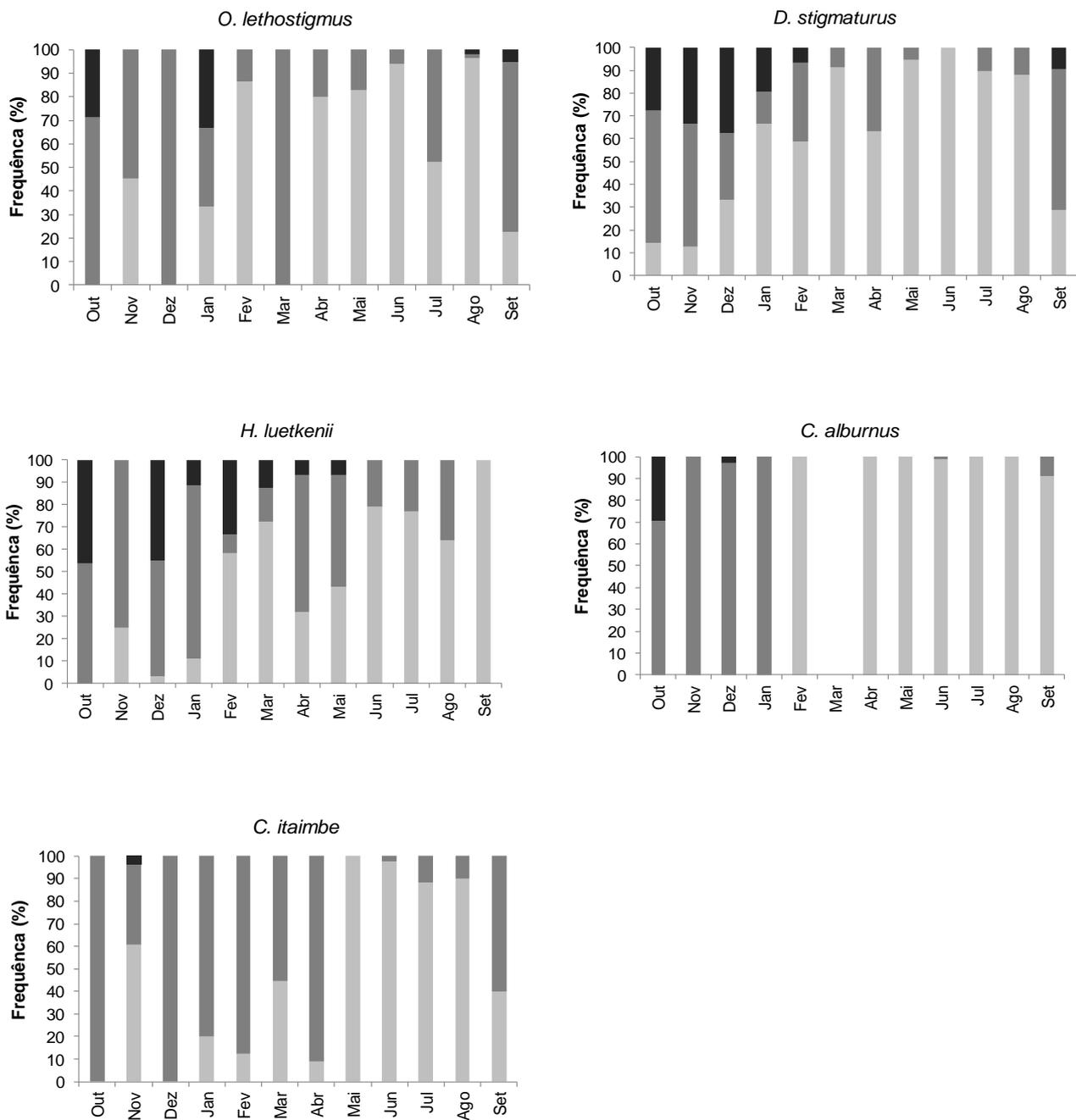


Figura 9. Variação mensal na frequência de distribuição dos estágios de maturação gonadal de *O. lethostigmus*, *D. stigmaturus*, *H. luetkenii*, *C. alburnus* e *C. itaimbe* capturadas durante o período de outubro de 2010 a setembro de 2011 na sub-bacia do rio Maquiné. Cores representam: (●) IMAT; (●) N-MAD; (●) MAD.

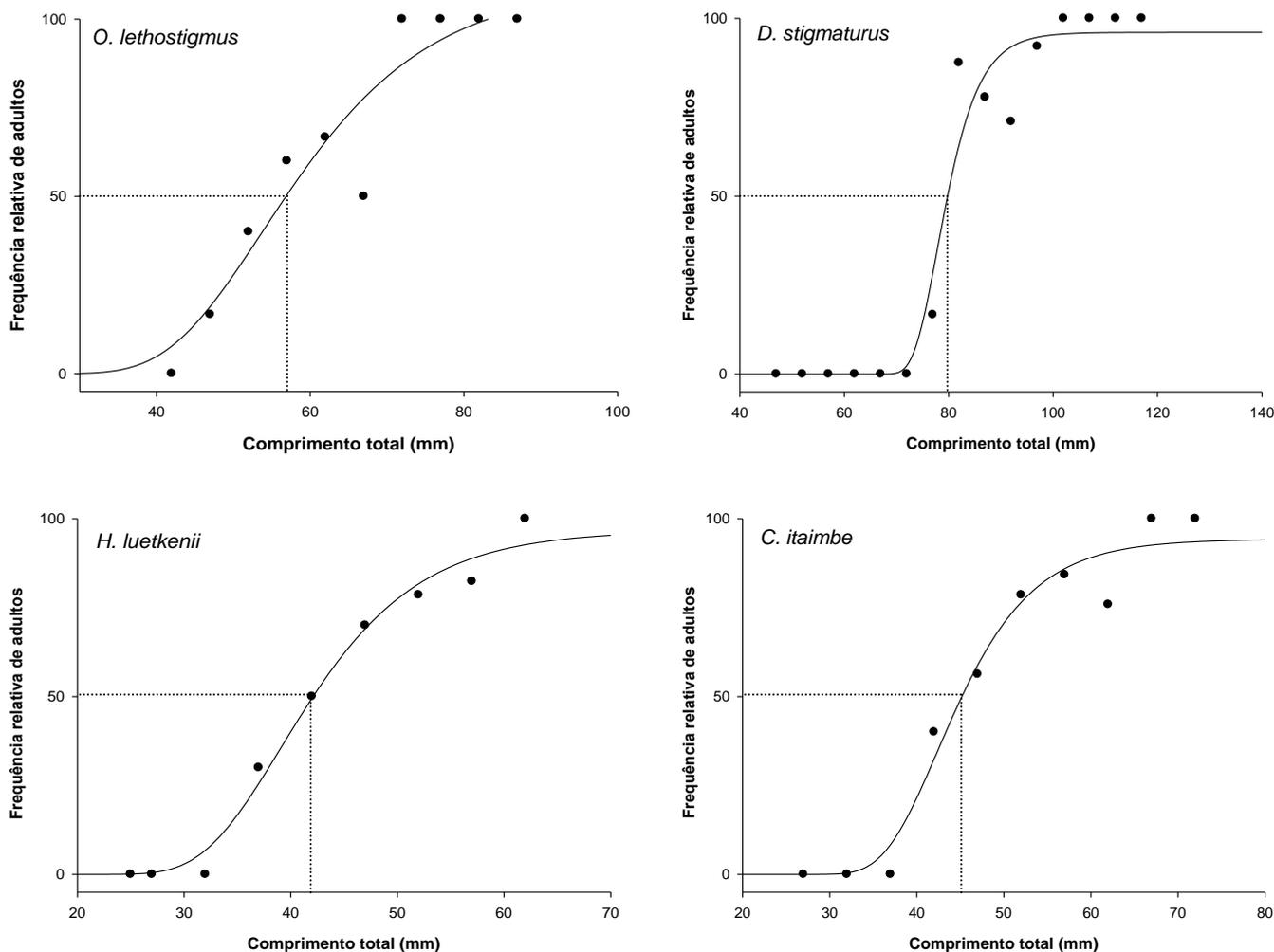


Figura 10. Frequências relativas de fêmeas adultas de *O. lethostigmus*, *H. luetkenii*, *D. stigmaturus* e *C. itaimbe* por classe de comprimento total capturadas durante o período de outubro de 2010 a setembro de 2011 na sub-bacia do rio Maquiné.

Tabela 4. Valores de fecundidade média ($F_{\text{média}}$) e fecundidade relativa (F_{rel}), diâmetro médio e diâmetro máximo (em mm) dos ovócitos de fêmeas das cinco espécies coletadas na sub-bacia do rio Maquiné. (n) = número de ovários analisados.

Espécie (n)	$F_{\text{média}}$	F_{rel}	Diâmetro _{médio}	Diâmetro _{máximo}
<i>O. lethostigmus</i> (8)	2330,1	0,38	1,164	1,746
<i>D. stigmaturus</i> (12)	4292,1	0,32	1,358	1,843
<i>H. luetkenii</i> (10)	4218,4	0,71	1,164	1,649
<i>C. alburnus</i> (4)	1771,0	0,34	0,97	1,358
<i>C. itaimbe</i> (10)	1367,0	0,62	0,97	1,358

As espécies de maior fecundidade média também são as que apresentam maior diâmetro de ovócitos, *D. stigmaturus* e *H. luetkenii* (

Figura 11). As duas espécies de *Cyanocharax* possuem fecundidade e diâmetro de ovócitos muito semelhantes. *Hyphessobrycon luetkenii* possui a maior fecundidade relativa entre as cinco espécies. A fecundidade possui uma relação significativa com o peso do corpo para as espécies *D. stigmaturus* ($R^2=0.46$, $p= 0.01$), *H. luetkenii* ($R^2=0.57$, $p= 0.01$) e *C. itaimbe* ($R^2=0.51$, $p= 0.01$). A fecundidade também possui uma relação significativa como comprimento do corpo para as espécies *D. stigmaturus* ($R^2=0.5$, $p= 0.009$) e *H. luetkenii* ($R^2=0.62$, $p= 0.006$). Para as outras espécies não foi observada nenhuma relação significativa entre peso e comprimento e fecundidade (Figura 12).

O teste de Spearman não mostrou correlação entre valores médios de IGS de fêmeas de *O. lethostigmus* e de *C. alburnus* e os fatores abióticos de temperatura, vazão e precipitação (Tabela 5). Porém para *H. luetkenii*, houve uma correlação positiva e significativa entre os valores do IGS e temperatura anual, temperatura histórica e precipitação histórica. Para *D. stigmaturus* e *C. itaimbe* existe uma correlação negativa significativa entre o IGS e vazão anual. Porém, analisando-se visualmente as curvas de IGS e os fatores abióticos (Figura 13 a FIGURA 17), parece haver uma influência, para *D. stigmaturus* do aumento na IGS coincidindo com o aumento da temperatura enquanto que a diminuição da vazão pode ser um estímulo para a desova nessa espécie. Para *C. itaimbe* o aumento da temperatura na primavera pode ser um estímulo para o desenvolvimento das gônadas. A curva de IGS para *H. luetkenii* acompanha a curva de precipitação anual entre outubro de 2010 e junho de 2011.

Tabela 5. Testes de correlações de Spearman entre os valores médios do índice gonadossomático (IGS) de fêmeas das cinco espécies estudadas e temperatura, precipitação e vazão para a região de Maquiné. * resultados significativos, $p < 0.05$.

Espécie	Temperatura (out/2010 – set/2011)	Temperatura histórica (2001 - 2011)	Precipitação (out/2010 – set/2011)	Precipitação histórica (2001 - 2011)	Vazão (out/2010 – set/2011)	Vazão histórica (1981 - 2011)
<i>O. lethostigmus</i>	$r_s = 0.17$	$r_s = 0.33$	$r_s = -0.03$	$r_s = 0.05$	$r_s = -0.6$	$r_s = 0.45$
<i>D. stigmaturus</i>	$r_s = 0.39$	$r_s = 0.55$	$r_s = -0.3$	$r_s = 0.18$	$r_s = -0.77^*$	$r_s = 0.1$
<i>H. luetkenii</i>	$r_s = 0.81^*$	$r_s = 0.87^*$	$r_s = 0.05$	$r_s = 0.65^*$	$r_s = -0.58$	$r_s = 0.06$
<i>C. alburnus</i>	$r_s = 0.1$	$r_s = 0.1$	$r_s = -0.2$	$r_s = 0.4$	$r_s = -0.7$	$r_s = 0.5$
<i>C. itaimbe</i>	$r_s = 0.36$	$r_s = 0.48$	$r_s = -0.56$	$r_s = 0.33$	$r_s = -0.88^*$	$r_s = 0.19$

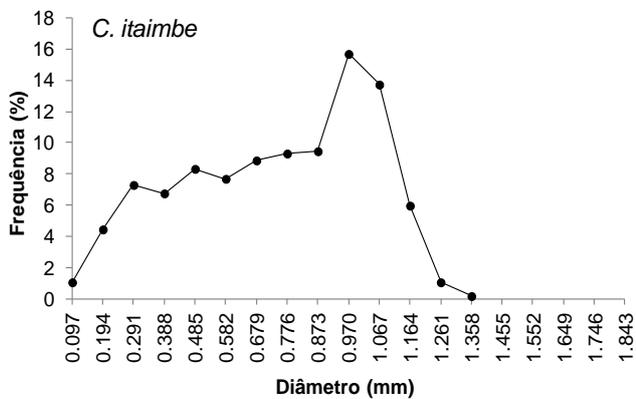
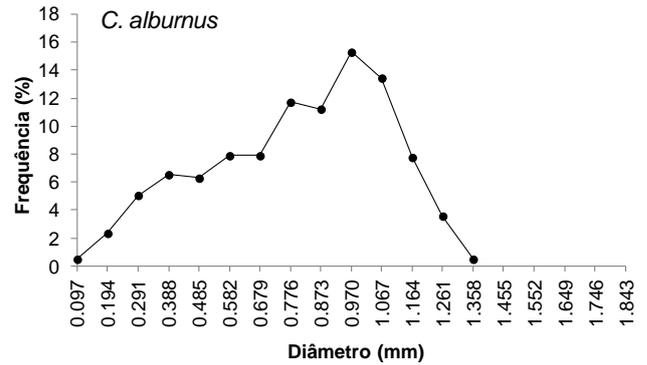
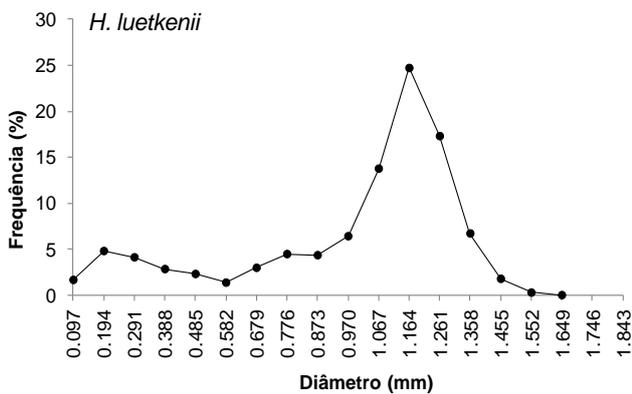
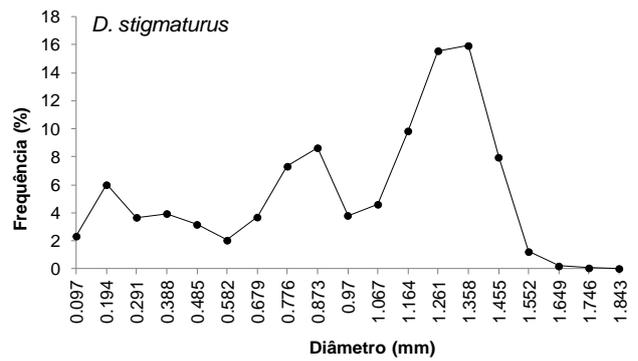
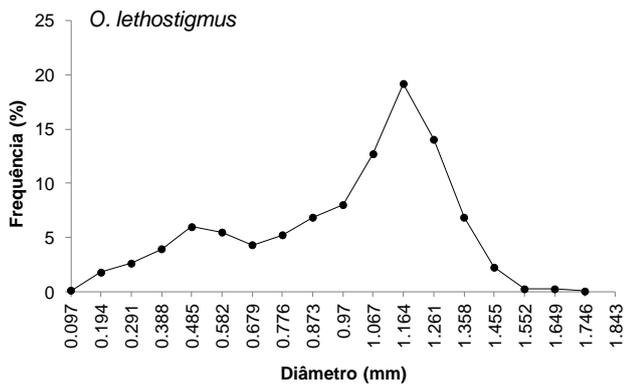


Figura 11. Frequência relativa da distribuição do diâmetro de ovócitos (mm) de fêmeas maduras de *O. lethostigmus*, *D. stigmaturus*, *H. luetkenii*, *C. alburnus* e *C. itaimbe* capturadas durante o período de outubro de 2010 a setembro de 2011.

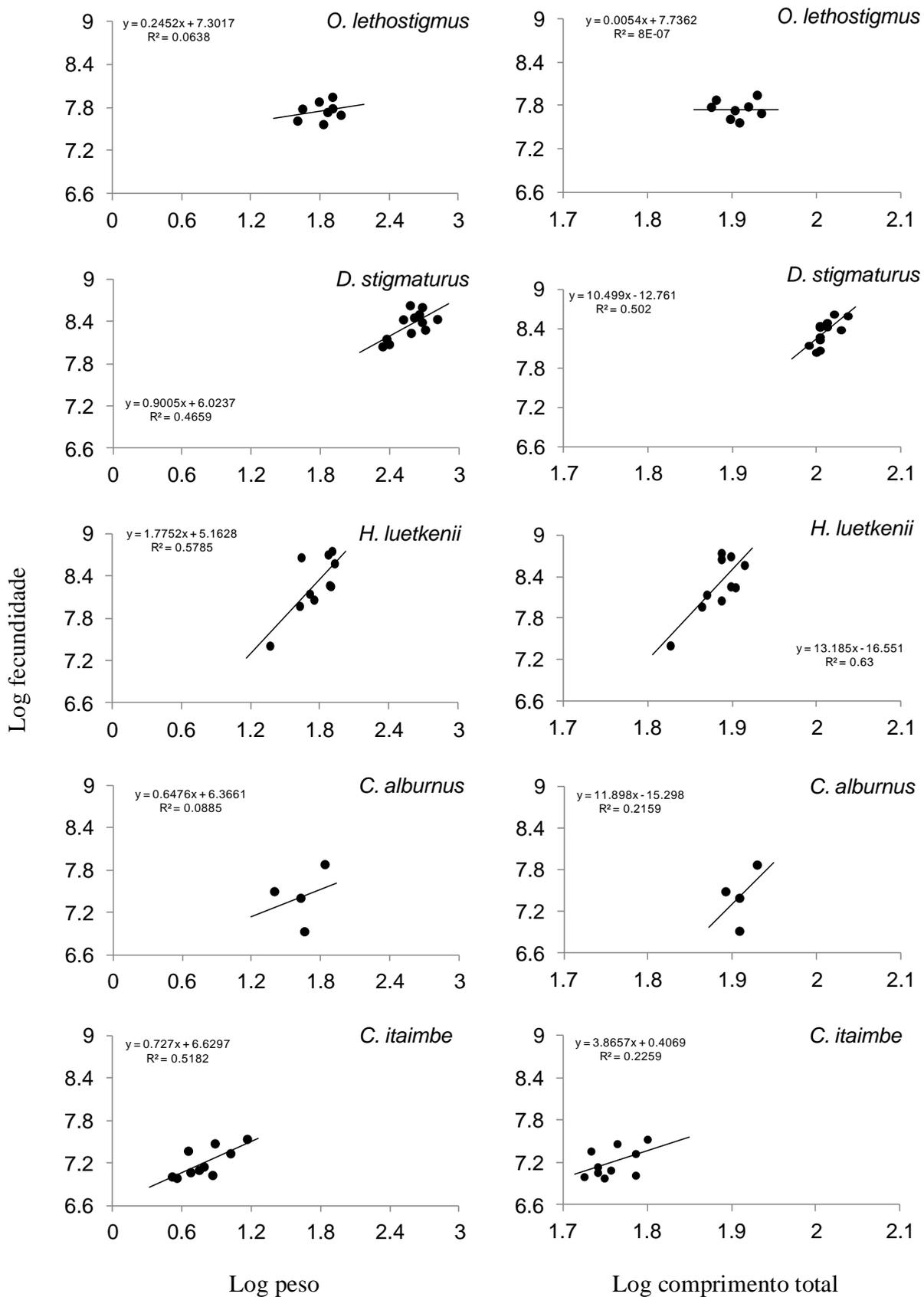


Figura 12. Relação entre fecundidade e peso total e fecundidade e comprimento total de fêmeas maduras de *O. lethostigmus*, *D. stigmaturus*, *H. luetkenii*, *C. alburnus* e *C. itaimbe* capturadas durante o período de outubro de 2010 a setembro de 2011.

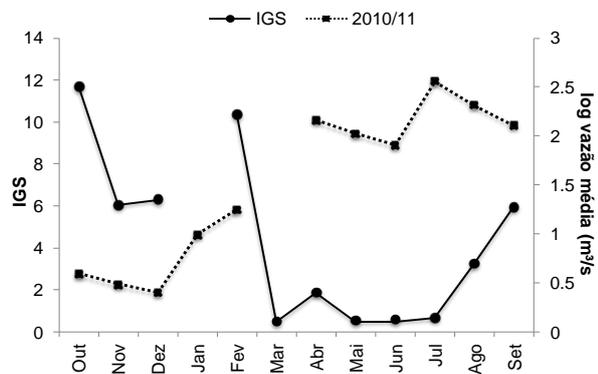
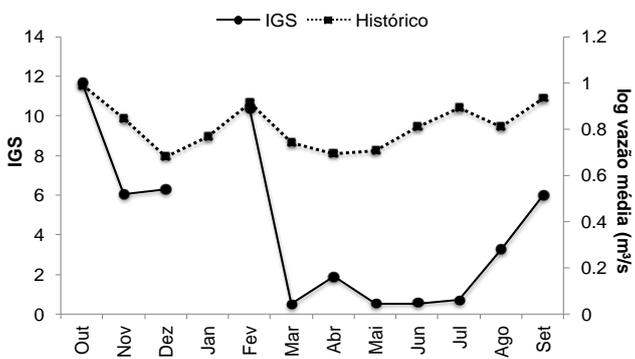
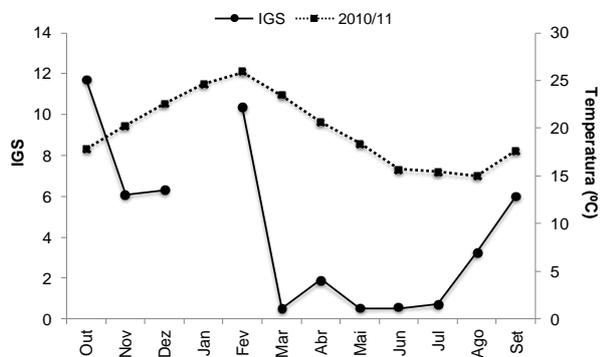
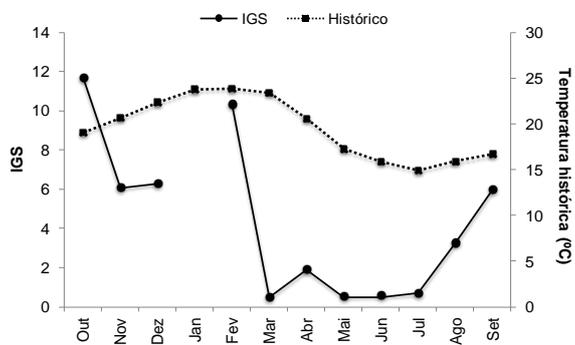
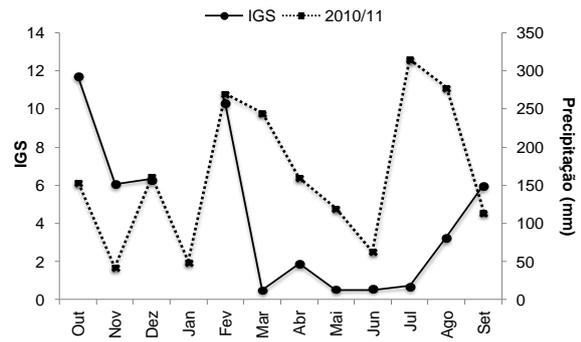
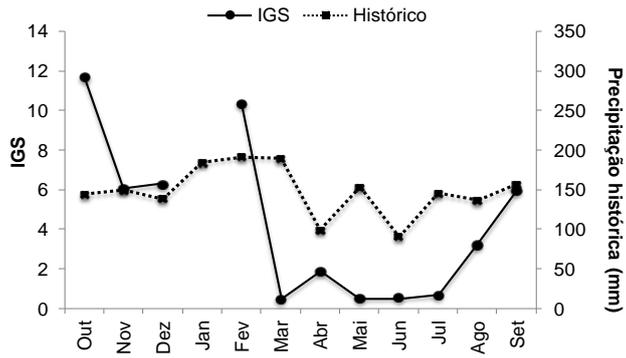


Figura 13. Relação entre a curva do índice gonadossomático (IGS) de fêmeas de *Odontostoechus lethostigmus* coletadas entre outubro de 2010 e setembro de 2011 e as variáveis de precipitação, temperatura e vazão para a região de Maquiné.

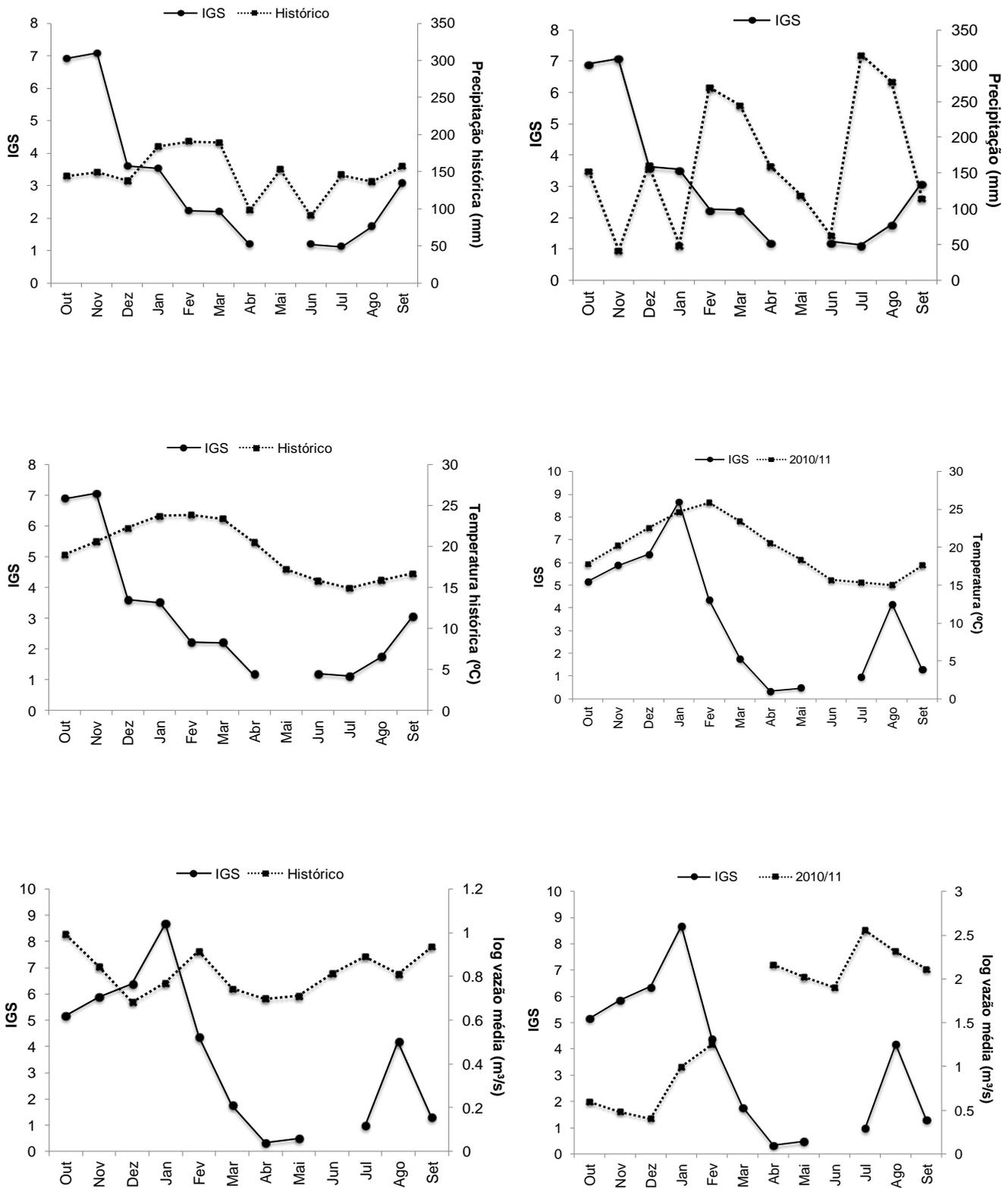


Figura 14. Relação entre a curva do índice gonadosomático (IGS) de fêmeas de *Deuterodon stigmaturus* coletadas entre outubro de 2010 e setembro de 2011 e as variáveis de precipitação, temperatura e vazão para a região de Maquiné.

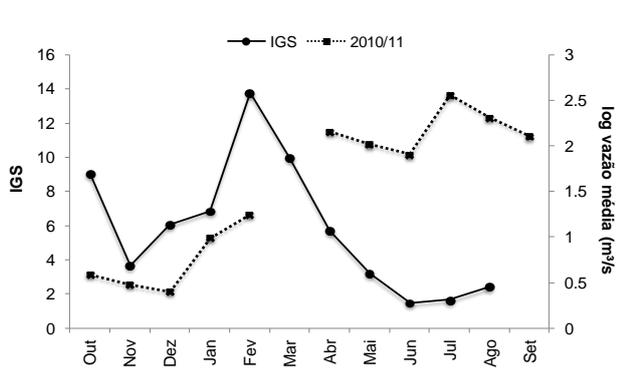
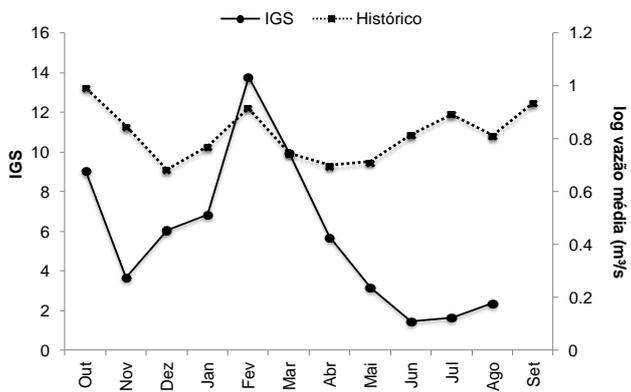
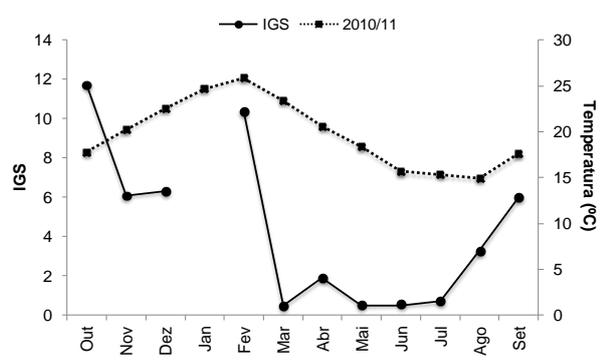
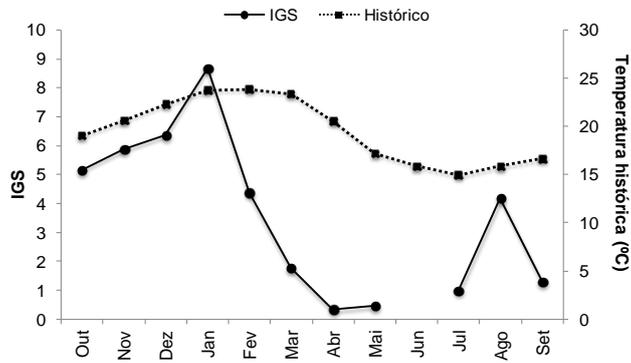
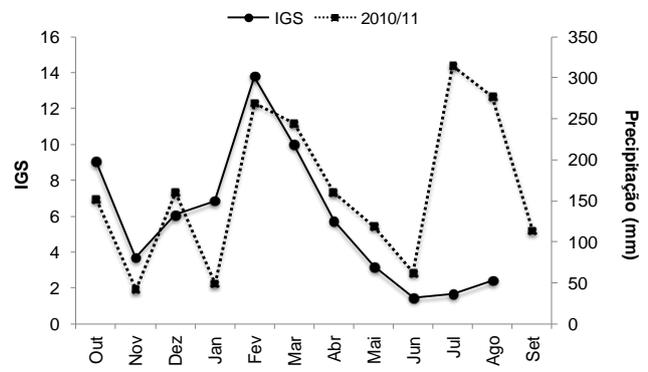
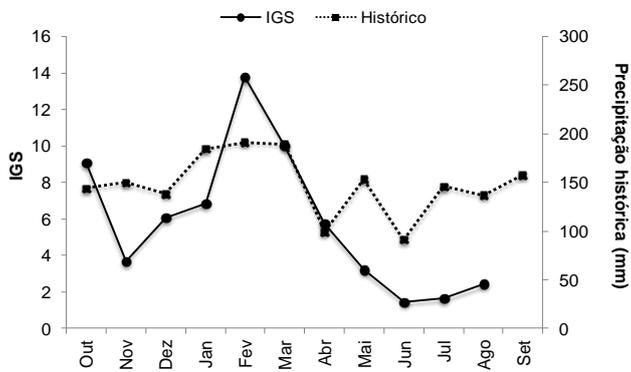


Figura 15. Relação entre a curva do índice gonadossomático (IGS) de fêmeas de *Hypessobrycon luetkenii* coletadas entre outubro de 2010 e setembro de 2011 e as variáveis de precipitação, temperatura e vazão para a região de Maquiné.

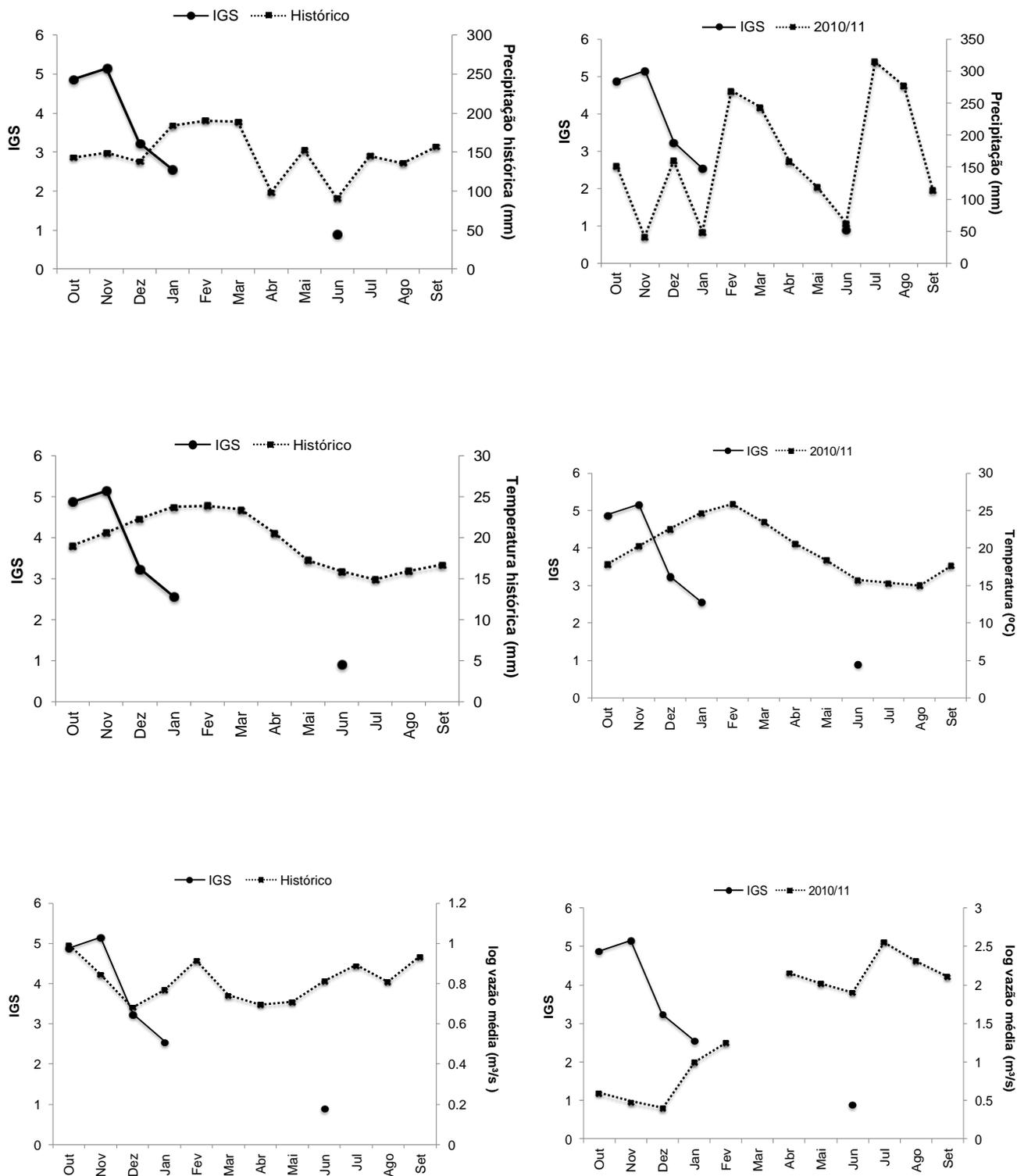


Figura 16. Relação entre a curva do índice gonadossomático (IGS) de fêmeas de *Cyanocharax alburnus* coletadas entre outubro de 2010 e setembro de 2011 e as variáveis de precipitação, temperatura e vazão para a região de Maquiné.

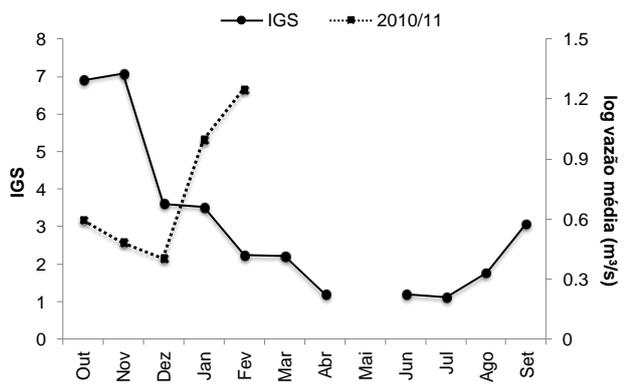
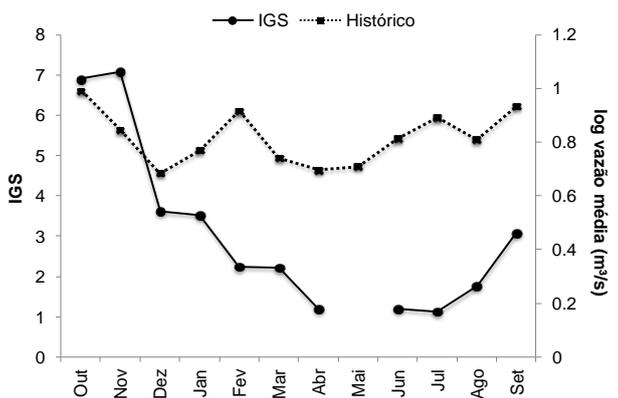
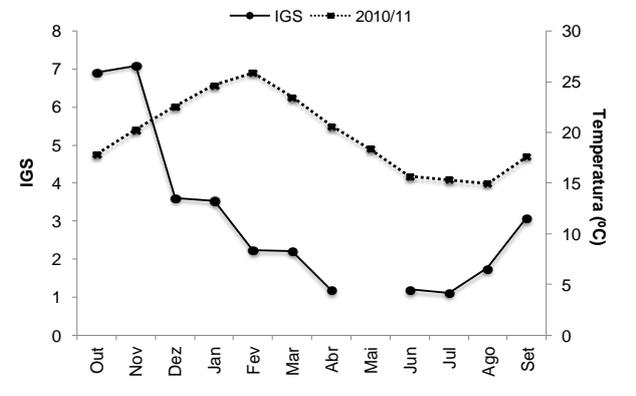
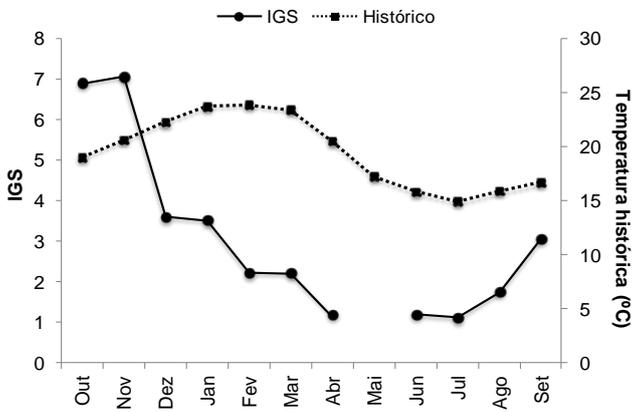
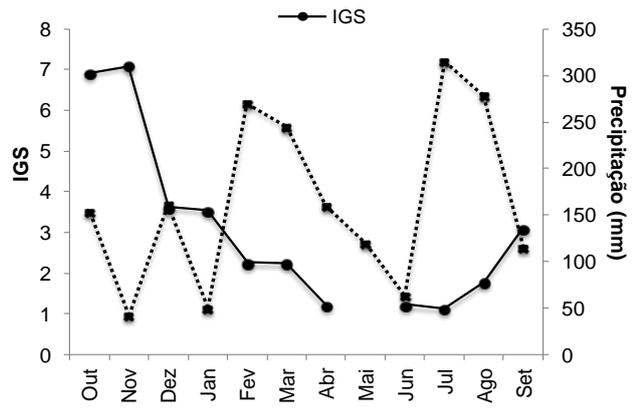
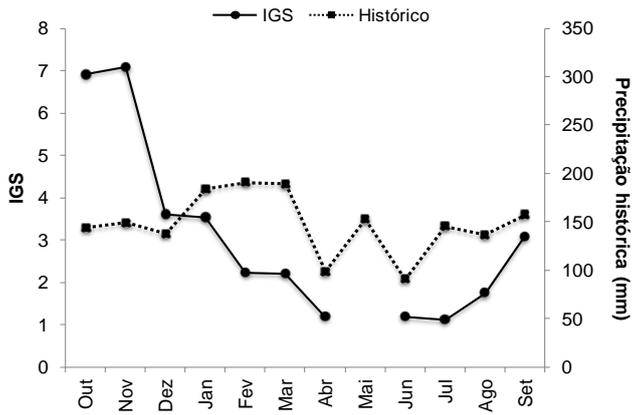


Figura 17. Relação entre a curva do índice gonadossomático (IGS) de fêmeas de *Cyanocharax itaimbe* coletadas entre outubro de 2010 e setembro de 2011 e as variáveis de precipitação, temperatura e vazão para a região de Maquiné.

A ordenação das espécies, baseada nos seus atributos de história de vida, obteve 74.1% de explicação da variação nos dois primeiros eixos da PCoA. O primeiro eixo mostra espécies com maior comprimento total, maior tamanho de primeira maturação, maior fecundidade e maior diâmetro de ovócito nos escores positivos. E no segundo eixo pode-se observar o aumento do IGS e fecundidade relativa associada a escores negativos (**Erro! Fonte de referência não encontrada.**).

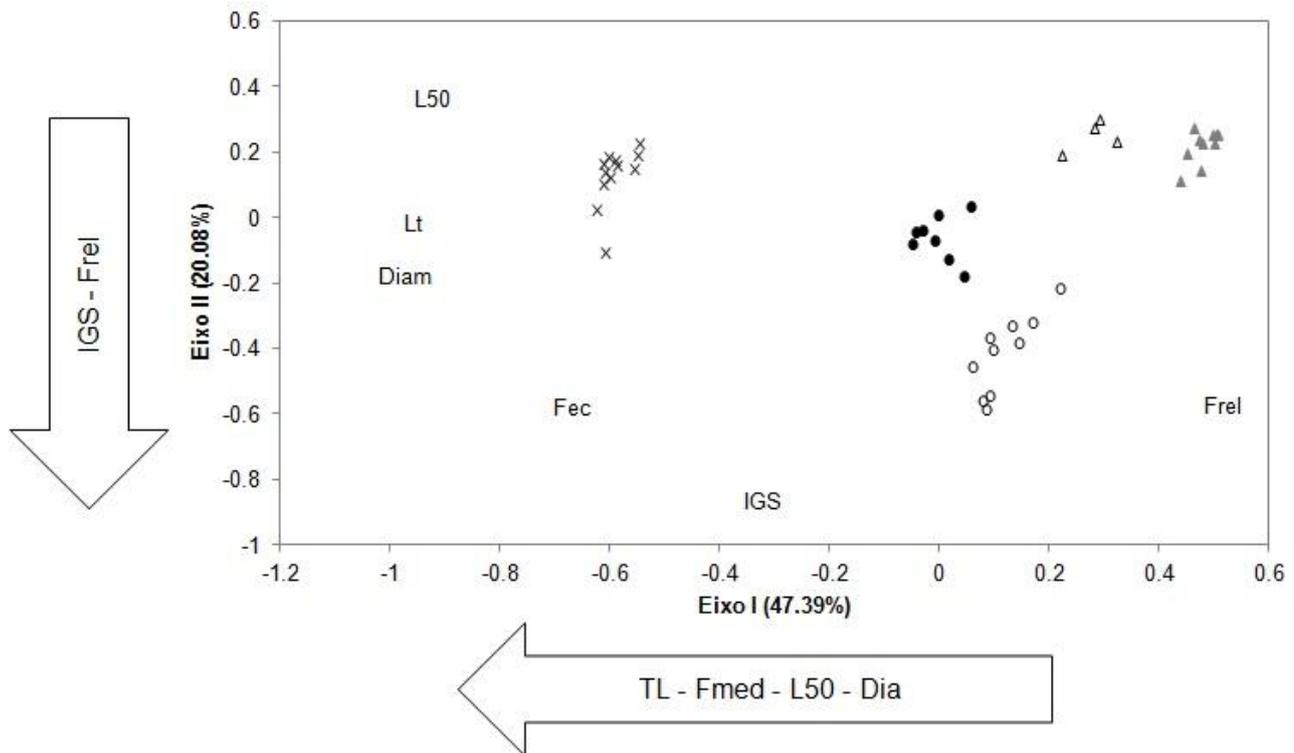


Figura 18. Ordenação dos dois primeiros eixos da análise de coordenadas principais das 5 espécies em relação aos atributos de história de vida. Espécies: (●) *O. lethostigmus*; (X) *D. stigmaturus*; (○) *H. luetkenii*; (△) *C. alburnus*; (▲) *C. itaimbe*. Atributos: (Lt) comprimento total; IGS; (Fec) fecundidade total; (F_{rel}) fecundidade relativa; (L₅₀) tamanho de primeira maturação; (Diam) diâmetro de ovócito.

Discussão

A maioria das espécies de peixes neotropicais mostra uma periodicidade nos seus processos reprodutivos, começando seu desenvolvimento gonadal em um período antes da reprodução e completando sua maturação quando as condições ambientais são ótimas para a fecundação (Vazzoller, 1996). O principal período reprodutivo das duas espécies de *Cyanocharax* é muito similar apesar da grande diferença nas suas distribuições dentro da bacia e se dá principalmente na primavera enquanto a reprodução das outras espécies estudadas se estendem ao longo da primavera e verão. Essa sazonalidade do período reprodutivo também é observada para outros caracídeos da região sul como *Bryconamericus iheringii* (Lampert *et al.*, 2004), *Diapoma speculiferum* Cope, 1894 (Azevedo *et al.*, 2000), *Serrapinus calliurus* (Gelain *et al.*, 1999) e *Cheirodon ibicuihensis* (Oliveira *et al.*, 2002) e para outras regiões (Vazzoller & Menezes, 1992). A primavera e o verão possuem as condições ambientais mais favoráveis para a sobrevivência da prole, por exemplo, no aumento da disponibilidade de alimento (Gonçalves *et al.*, 2005). O tamanho ótimo para a primeira reprodução depende de muitos fatores que inclui a alocação de energia entre o crescimento somático e gonadal (Mann *et al.*, 1984). As espécies de tamanho pequeno atingem a maturidade sexual mais rapidamente (Castro, 1999). Neste trabalho não foi considerado o fator tempo, mas o tamanho de primeira maturação (L_{50}), e nesse sentido as quatro espécies atingem a maturidade sexual com tamanho pequeno. Isso seria uma característica de história de vida favorável ao sucesso das espécies que habitam locais onde as populações foram reduzidas ou eliminadas pela instabilidade hidrológica, como em riachos (Mazzoni *et al.*, 2005). Porém, mesmo em outros tipos de ambientes, como o ponto da foz do rio Maquiné, a redução no tamanho pode ser favorável, pois peixes pequenos podem ocupar nichos que não estão disponíveis para peixes grandes (Azevedo, 2010). A fecundidade e o diâmetro de ovócito são similares as registradas para outras espécies de pequenos caracídeos (Azevedo, 2004; 2010)

A maioria dos dimorfismos sexuais em Characiformes se dá com um maior tamanho das fêmeas, possivelmente relacionado à estratégia ligada a reprodução, pois a fecundidade aumenta com o aumento do comprimento (Agostinho & Julio Jr., 1999). Isso pode ser aplicado para as espécies *D. stigmaturus* e *H. luetkenii*, mas para as outras não parece haver um padrão em relação a fecundidade. Espécies que apresentam valores de fecundidade reduzidos oferecem de alguma forma, maior garantia de fecundação e de sobrevivência de ovos e larvas (Vazzoller e Menezes, 1992; Lampert *et al.*, 2004, 2007; Azevedo *et al.*, 2000). Já valores elevados de fecundidade são, na maioria das vezes, exibidos por peixes de grande porte que realizam migrações e desovam todos os ovócitos em um único evento reprodutivo (Agostinho *et al.*, 2003; Gomiero & Braga, 2007). Outras espécies de caracídeos, *Astyanax bimaculatus* e *A. fasciatus* (Barbieri & Barbieri, 1988) e

Cyanocharax alburnus (Fontoura *et al.*, 1993), com tamanhos de corpo semelhantes possuem fecundidades similares às encontradas neste trabalho. Mas a utilização do cálculo de fecundidade relativa permite uma melhor comparação da fecundidade entre as espécies, independente do seu tamanho, estimando o investimento energético proporcional de cada espécie ou população na produção de ovócitos (Adebisi, 1987; Azevedo *et al.*, 2000, 2010; Gonçalves *et al.*, 2005). As espécies *O. lethostigmus*, *D. stigmaturus* e *C. alburnus* apresentaram valores pequenos de fecundidade relativa (respectivamente: 0,38; 0,32; 0,34 ovócitos mg⁻¹), o que pode sugerir um baixo investimento energético na produção de ovócitos. Esses valores são inferiores aos encontrados para outras espécies de caracídeos com fecundação externa *Aphyocharax anisitsi* – 0,68 (Gonçalves *et al.*, 2005); *Odontostilbe pequirá* – 0,8 (Oliveira *et al.*, 2010); *Serrapinus calliurus* – 0,61 (Gelain *et al.*, 1999), porém semelhantes aos das espécies com inseminação como *Mimagoniates rheocharis* – 0,36 (Azevedo, 2000) e *Pseudocorynopoma doriae* – 0,34 (Melo, 1997).

O fato de *C. alburnus* e *C. itaimbe* possuírem o período reprodutivo, a fecundidade e tamanho de ovócito muito similares sugere que a estratégia de história de vida das duas espécies pode ter sido herdada de uma população ancestral e não ser uma adaptação ao ambiente atual, já que elas se distribuem em habitats diferentes dentro da bacia.

Nos trópicos, o nível da água e a chuva são os principais agentes que induzem a reprodução (Rizzo *et al.*, 1996). Apesar da falta de relação entre alguns valores de IGS e os fatores abióticos, as espécies parecem ser influenciadas pelo aumento da temperatura para o início da maturação gonadal. A precipitação não parece exercer grande influência no período reprodutivo das espécies com distribuição mais a montante na bacia. Porém, essas espécies intensificam o seu período reprodutivo no período em que ocorre a diminuição da vazão. A concentração do esforço reprodutivo no período onde a descarga é menor também é observado em peixes de riachos da Austrália e poderia ser uma característica adaptativa de modo que a produção de juvenis coincida com um período mais estável de menor vazão (Pusey, 2001). Segundo Poff *et al.* (1997), a vazão seria uma variável importante na determinação de padrões e processo em rios. Extensos períodos com alta descarga em riachos durante o período de desova frequentemente reduzem o sucesso reprodutivo em peixes de riachos de cabeceira (Starret, 1951). Somente *H.luetkenii* apresentou uma relação direta entre a sua reprodução e a precipitação. Na região sul do Brasil, o fotoperíodo parece exercer bastante influência no período reprodutivo dos peixes, já que não existem períodos de alta ou baixa precipitação bem demarcados (Oliveira *et al.*, 2010). Porém neste trabalho essa variável não foi testada.

A distribuição de peixes na escala de bacia pode ser, em parte, explicada pela combinação entre a estratégia de história de vida e a sazonalidade no gradiente das condições hidrológicas (Tedesco *et al.*, 2008). Seria esperado que em ambientes mais instáveis, a reprodução seja precoce e com alto investimento reprodutivo (Winemiller, 1989; Winemiller, 2005). No geral, a estratégia reprodutiva das espécies estudadas sugere alta energia alocada para a reprodução, em razão de compensar as condições hidrológicas imprevisíveis, assim como encontrado em outras espécies de riachos (Mazzoni, 2005). Quando as espécies são ordenadas segundo os seus atributos reprodutivos, apresentam um gradiente entre estratégias oportunista e periódica, recorrente na ordem Characiformes (Winemiller, 1989; Azevedo, 2010). Em resposta adaptativa à dinâmica de variação ambiental (previsibilidade, frequência e magnitude), os resultados mostram respostas contrárias aos padrões propostos de estratégias de história de vida de peixes. As espécies com estratégia tendendo a oportunista (*O. lethostigmus*, *C. alburnus* e *C. itaimbe*), de fecundidade baixa, tamanho pequeno, menor diâmetro de ovócito se distribuem ao longo do gradiente riacho-foz do rio. A espécie *D. stigmaturus*, que tende à estratégia periódica, está presente em ambiente de maior imprevisibilidade (a montante), enquanto *H. luetkenii* possui maior esforço reprodutivo (fecundidade total e relativa elevada, maior diâmetro de ovócitos) que as outras espécies e se distribui em ambientes mais estáveis e previsíveis.

Diante dessas conclusões, pode-se perceber que diferentes estratégias podem ser selecionadas para o mesmo habitat. Existe um gradiente entre as estratégias de história de vida e estratégias intermediárias podem ser encontrados em espécies que ocupam diferentes tipos de habitat. Apesar das espécies terem uma distribuição diferente dentro da sub-bacia, ocupando o gradiente de riachos até a foz do rio Maquiné, na lagoa dos Quadros, elas possuem táticas reprodutivas semelhantes como tamanho corporal pequeno, baixa fecundidade, maturação precoce. Baseadas nessas características, as cinco espécies de caracídeos analisadas se encaixam na estratégia reprodutiva oportunista do modelo geral proposto por Winemiller (1989) para as espécies de peixes, o que seria esperado para espécies que estão presentes em ambientes instáveis. Porém, quando analisadas conjuntamente, a espécie *H. luetkenii*, com distribuição em habitat mais estável, apresenta maior esforço reprodutivo do que as outras espécies. Ao passo que *D. stigmaturus* apresenta característica de estratégia periódica em um ambiente mais instável, mostrando que diferentes estratégias podem ser selecionadas para o mesmo habitat.

Literatura Citada

- Adebisi, A. A. 1987. The relationships between fecundities, gonadosomatic indices and egg sizes of some fishes of Ogun River, Nigéria. *Archiv fuer Hydrobiologia* 111:151-156.
- Agostinho, A. A.; Gomes, L. C.; Suzuki, H. I. & Júlio-Júnior, H. F. 2003. Migratory fishes of the Upper Paraná River Basin, Brazil. In: Carolsfeld, J.; Harvey, B.; Ross, C. & A. Baer (Eds). *Migratory fishes of South America: biology, fisheries and conservation status*. Canada, World Fisheries Trust, World Bank. p.19-99.
- Agostinho, A. A. & Júlio-JR. H. F., 1999. Peixes da bacia do alto rio Paraná. Pp. 374-400. In: *Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais*. Lowe-McConnell (Ed), São Paulo, R. H. Editora da Universidade de São Paulo, 536p.
- Alkins-Koo, M. 2000. Reproductive timing of fishes in a tropical intermittent stream. *Environmental Biology of Fishes*, 57 (1): 49-66.
- Allan J.D. & Johnson L.B. 1997. Catchment-scale analysis of aquatic ecosystems. *Freshwater Biology*, 37: 107-111.
- Azevedo, M. A. 2000. Biologia reprodutiva de dois glandulocaudíneos com inseminação, *Mimagoniates microlepis* e *Mimagoniates rheocharis* (Teleostei: Characidae), e características de seus ambientes. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 84p.
- Azevedo, M. A. 2004. Análise comparada de caracteres reprodutivos em três linhagens de Characidae (Teleostei: Ostariophysi) com inseminação. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 238p.
- Azevedo, M. A. 2010. Reproductive characteristics of characid fish species (Teleostei, Characiformes) and their relationship with body size and phylogeny. *Iheringia. Série Zoologia*, 100(4): 469-482
- Azevedo, M. A., L. R. Malabarba & C. B. Fialho. 2000. Reproductive biology of the inseminated Glandulocaudine *Diapoma speculiferum* Cope (Actinopterygii: Characidae). *Copeia*, 4: 983-989.
- Barbieri, G. & Barbieri, M. C. 1988. Curva de maturação, tamanho de primeira maturação gonadal e fecundidade de *Astyanax bimaculatus* e *Astyanax fasciatus*, da represa do Lobo, estado de São Paulo (Osteichthyes, Characidae). *Revista Ceres*, 35(197): 64-77
- Castro, R. M. C. 1999. Evolução da ictiofauna de riachos sul-americanos: padrões gerais e possíveis processos causais. Pp. 139-155. In: Caramaschi, E. P.; R. Mazzoni & P R. Peres-Neto (Eds). *Ecologia de peixes de riachos*. Rio de Janeiro, Série Oecologia Brasiliensis. Vol. 6, 260 p.
- Chapman, L.J. & D.L. Kramer. 1991. Limnological observations of an intermittent tropical dry forest stream. *Hydrobiologia*, 226: 153-166.

- Eigenmann, C. H. 1918. The American Characidae. Memoirs of the Museum of Comparative Zoology, 43: 103-208.
- Ferriz, R. A., C. A. Bentos, E. M. Fernández & G. R. López. 2011. Reproducción y dinámica poblacional de *Cheirodon interruptus* (Ostariophysi: Characidae) en el arroyo El Portugués, alta cuenca del río Samborombón, Argentina. Latin American Journal of Aquatic Research, 39 (1): 138–150.
- Fisher, S.G., L. J. Grey, N. B. Grimm & D. E. Busch. 1982. Temporal succession in a desert stream ecosystem following flash flooding. Ecological Monographs, 43: 421–439.
- Fontoura, N. F., C. R. Weck, M. X. T. Lutz, & W. R. Koch. 1993. Dinâmica populacional da ictiofauna da Lagoa Fortaleza, Cidreira Rio Grande do Sul. I. *Astyanax alburnus* (Hensel, 1870) (Teleostei, Characiformes, Characidae). Biociências, 1: 77–94.
- Gelain D., C. B. Fialho & L. R. Malabarba. 1999. Biología reproductiva de *Serrapinus calliurus* (Characidae, Cheirodontinae) do arroio Ribeiro, Barra do Ribeiro, Rio Grande do Sul, Brasil. Comunicações do Museu Ciências e Tecnologia PUCRS, Serie Zoologia, 12: 71-82.
- Géry, J. 1977. Characoids of the world. Neptune City. T. F H Publications, Inc. 672p.
- Gomiero, LM. & F. M.S. Braga. 2007. Reproduction of a fish assemblage in the state of São Paulo, southeastern Brazil. Brazilian Journal of Biology, 67(2): 283-292.
- Gonçalves Taís K., M. A. Azevedo, L. R. Malabarba & C. B. Fialho. 2005. Reproductive biology and development of sexually dimorphic structures in *Aphyocharax anisitsi* (Ostariophysi: Characidae). Neotropical Ichthyology, 3(3): 433-438.
- Hall, C.A. 1972. Migration and metabolism in a temperate stream ecosystem. Ecology, 53: 585–604.
- Kinnison, M. T., M. J. Unwin, A. P. Hendry & T. P. Quinn. 2001. Migratory costs and the evolution of egg size and number in introduced and indigenous Salmon populations. Evolution, 55(8): 1656-1667.
- Lampert, V. R., Azevedo, M. A. & Fialho, C. B. 2004. Reproductive biology of *Bryconamericus iheringii* (Ostariophysi: Characidae) from rio Vacacaí, RS, Brazil. Neotropical Ichthyology, 2(4): 209-215.
- Lampert, V. R., Azevedo, M. A. & Fialho, C. B. 2007. Reproductive Biology of *Bryconamericus stramineus* Eigenmann, 1908 (Ostariophysi: Characidae) from the Rio Ibicuí, RS, Brazil, Brazilian Archives of Biology and Technology, 50(6): 995-1004.
- Legendre, P. & L. Legendre. 1998. Numerical ecology, 2nd edition. Elsevier Scientific, Amsterdam.

- Lowe-McConnell, R. H. Ecological studies in tropical fish communities. London: Cambridge University Press, 1987. 382p.
- Lucena, Z. M. S. de & de Lucena, C. A. S. 1992. Revisão das espécies do gênero *Deuterodon* Eigenmann, 1907 dos sistemas costeiros do sul do Brasil com a descrição de quatro espécies novas (Ostariophysi, Characiformes, Characidae). *Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS*, 5: 123-168.
- Malabarba, L. R. & S. H. Weitzman. 2003 Description of a new genus with six new species from southern Brazil, Uruguay and Argentina, with a discussion of a putative characid clade (Teleostei: Characiformes: Characidae). *Comunicações do Museu Ciências e Tecnologia PUCRS, Serie Zoologia*, 16(1): 67-151.
- Mann, R. H. K., C. A. Mills, D. T. Crisp. 1984. Geographical variation in the lifehistory tactics of some species of freshwater fish. Pp.172-185. In: Potts, G.W. & M. N. Wotton (Eds.). *Fish Reproduction: strategies and tactics*. London: Academic Press. 410p.
- Marques, A. A. B. *et al.* 2002. Lista de Referência da Fauna Ameaçada de Extinção no Rio Grande do Sul. Decreto nº 41.672, de 11 junho de 2002. Porto Alegre: FZB/MCT–PUCRS/PANGEA, 52p. (Publicações Avulsas FZB, 11).
- Mazzoni, R., R. S. Mendonca, & E. P. Caramaschi. 2005. Reproductive biology of *Astyanax janeiroensis* (Osteichthyes, Characidae) from the Ubatiba River, Maricá, RJ, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 65(4): 643-649.
- Moreno, J.A. 1961. *Clima do Rio Grande do Sul*. Porto Alegre, Secretaria da Agricultura. 42p.
- Nimer, E. *Clima região sul*. 1990. Pp. 151-187. In: *Geografia do Brasil*, v. 2. IBGE- Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro.
- Oliveira, C. L. C, C. B. Fialho & L. R. Malabarba. 2002. Período reprodutivo, desova e fecundidade de *Cheirodon ibicuhiensis* Eigenmann, 1915 (Ostariophysi: Characidae) do arroio Ribeiro, Rio Grande do Sul, Brasil. *Comunicações do Museu Ciências e Tecnologia PUCRS, Serie Zoologia*, 15(1): 3-14.
- Oliveira, C. L. C, C. B. Fialho & L. R. Malabarba. 2010. Reproductive period, fecundity and histology of gonads of two cheirodontines (Ostariophysi: Characidae) with different reproductive strategies - insemination and external fertilization. *Neotropical Ichthyology*, 8(2): 351-360.
- Poff, N. L., D. Allan, M. B. Bain, J. R. Karr, K. L. Prestegard, B. D. Richter, R. E. Sparks, & J. C. Stromberg. 1997. The natural flow regime: A paradigm for river conservation and restoration. *BioScience*, 47: 769–784.

- Power, M. E. & A. J. Stewart. 1987. Disturbance and recovery of an algal assemblage following flooding in an Oklahoma stream. *American Midland Naturalist*, 117(2): 333–345.
- Pusey, B. J., A. H. Arthington, J. R. Bird & P. G. 2001. Close Reproduction in three species of rainbowfish (Melanotaeniidae) from rainforest streams in northern Queensland. *Australia. Ecology of Freshwater Fish*, 10(2): 75–87.
- Reis, R. E., S. O. Kullander & C. J. Ferraris Jr. 2003. Check list of freshwater fishes of South and Central America. Porto Alegre, EDIPUCRS, 742p.
- Rizzo E., Y. Sato, R. M. A. Ferreira, H. Chiarini-Garcia & N. Bazzoli. 1996. Reproduction of *Leporinus reinhardti* Lütken, 1874 (Pisces: Anostomidae) from Três Marias Reservoir, São Francisco River, MG, Brazil. *Ciência e Cultura*, 48 (3): 189-192.
- Rondineli, G. R. & F. M. S. Braga. 2010. Reproduction of the fish community of Passa Cinco Stream, Corumbataí River sub-basin, São Paulo State, Southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 70(1): 181-188
- Ross, S.T., W.J. Matthews & A. A. Echelle. 1985. Persistence of stream fish assemblages: effects of environmental change. *The American Naturalist*, 126: 24–40.
- Schlosser, I. J. 1987. A conceptual framework for fish communities in small warmwater streams. Pp. 17-24. *In: W.J. Matthews & D.C. Heins (Eds.) Assemblage and evolutionary ecology of North American stream fishes*, University of Oklahoma Press, Norman.
- Schlosser, I.J. 1982. Fish community framework for fish communities in small warmwater streams. Pp. 17–24. *In: W.J. Matthews & D.C. Heins (Eds.) Community and Evolutionary Ecology of North American Stream Fishes*, University of Oklahoma Press, Norman.
- Silvano, J., C. L. C. Oliveira, C. B. Fialho & H. C. B. Gurgel. 2003. Reproductive period and fecundity of *Serrapinnus piaba*. *Neotropical Ichthyology*, 1(1): 61-66.
- Spranza, J.J. 1998. Spatial and temporal differences in assemblages, condition factors, and growth rates of warmwater stream fishes in Northeastern Oklahoma. Masters Thesis, Oklahoma State University, Stillwater. 68 p.
- Stanley, E.H., S.G. Fisher, and N.B. Grimm. 1997. Ecosystem expansion and contraction in streams. *BioScience*, 47: 427-436.
- Starret, W. C. 1951. Some factors affecting the abundance of minnows in the Des Moines River, Iowa. *Ecology*, 32(1): 13-27.
- Strahler, A. N. 1957. Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Transactions of the American Geophysical Union*, 8(6): 913–920.

- Taylor, C. M. 2000. A large-scale comparative analysis of riffle and pool fish communities in an upland stream system. *Environmental Biology of Fishes*, 58(1): 89-95.
- Tedesco, P., B. Hugueny, T. Oberdorff, H. H. Durr, S. Merigoux, & B. de Merona. 2008. River hydrological seasonality influences life history strategies of tropical riverine fishes. *Oecologia*, 156: 691–702.
- Vadas, R. L. Jr., D. J. Orth. 1997. Species Associations and Habitat Use of Stream Fishes: the Effects of Unaggregated-Data Analysis. *Journal of Freshwater Ecology*, 12: 27-72
- Vazzoler, A. E. A. M. & N. A. MENEZES. Síntese de conhecimento sobre o comportamento reprodutivo dos Characiformes da América do Sul (Teleostei, Ostariophysi). *Revista Brasileira de Biologia = Brazilian Journal of Biology*,. 52(4): 627-640, 1992.
- Vazzoler, A. E. A. M. 1996. *Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática*. Maringá: Eduem, 169p.
- Winemiller, K. O. 1989. Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia* 81: 225–241.
- Winemiller, K. O. 2005. Life history strategies, population regulation, and implications for fisheries management. *Canadian Journal of Fishery and Aquatic Sciences* 62: 872–885.
- Winemiller, K. O., A. A. Agostinho, E. P. Caramaschi. 2008. Fish ecology in tropical streams. Pp.107-146. In: Dudgeon, David (Ed.). *Tropical stream ecology*. San Diego, Academic Press.
- Winemiller, K. O., and K. A. Rose. 1992. Patterns of life-history diversification in North American fishes: implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49: 2196–2218.
- Winemiller, K.O. 2003. Life history strategies of fishes. Pp. 106-107. In: G.C. Ray and G. Ray-McCormick, *Coastal Realm Conservation: Science and Policy*. Blackwell Scientific, Oxford.
- Wootton, R. J. 1990. *Ecology of teleost fishes*. London: Chapman & Hall. 404p.
- Wootton, R. J., 1984, Introduction: tactics and strategies in fish reproduction. Pp. 1-12. In: G. W. Potts & R. J. Wootton (Eds.). *Fish Reproduction: strategies and tactics*. Academic Press, London.

Capítulo 2². Influência do habitat e taxonomia em estratégias de história de vida de peixes neotropicais de água doce

² Apresentado na forma de artigo segundo as normas exigidas pela revista *Journal of Fish Biology* para o envio de manuscritos, exceto pelas figuras que estão inseridas no corpo do texto para facilitar a leitura.

Abstract

The life-history strategy of each organism is defined by a set of attributes determined by temporal and spatial variability of the habitat and genetic constraints. The aim of this study is to investigate the relationship of life-history strategies of Neotropical freshwater fishes and different habitat types and the influence of taxonomy in these relations. If functional characteristics (a set of traits) of organisms are predictable from environmental characteristics then in organisms inhabiting the same environment would be expected to find a convergence of these traits. For this purpose published data seven on fish population's traits and habitat of occurrence was obtained by reviewing the scientific literature. Multivariate analyzes, ordination and permutation tests were used to classify life-history strategies of fish relative to habitat and taxonomic influence. To make the data matrix 98 species (111 fish populations) were used and they belong to six orders and 21 families, distributed in four habitat types: lakes (n = 15), reservoir (40), stream (15) and river (41). The seven traits of life history used are directly or indirectly related to growth and reproduction: total length, length at maturation, total fecundity, egg size, Gonadosomatic Index, parental care and migration. Analyzes included only five orders: Atheriniformes (n = 4), Characiformes (54), Gymnotiformes (4), Perciformes (12) and Siluriformes (36) and families with three or more populations. Multivariate ordination of fish species according to their attributes supports the trilateral continuum model of life-history strategies defined by opportunistic strategies (small size, rapid maturation), periodic (large size, high fecundity) and equilibrium (parental care, low fecundity). Trait composition and diversity varied greatly between and within habitats and taxonomic orders but not vary significantly within families. Fishes that inhabit rivers have greater variation in length and fecundity while species inhabit streams show less variation. Characiformes and Siluriformes species present a greater divergence in life-history strategies however at the family level the associations with some of strategies are perceived suggesting a conservation of some attributes within lower taxonomic groups.

Key-words: functional diversity, reproduction, ichthyofauna, taxonomic constraint.

Resumo

A estratégia de história de vida de cada organismo é definida por um conjunto de atributos determinados através de restrições genéticas e pela variabilidade de temporal e espacial do habitat. O objetivo deste trabalho é investigar a relação das estratégias de história de vida de peixes de água doce neotropicais com diferentes tipos de habitats e também analisar a influência taxonômica nessas relações. Se as características funcionais (um conjunto de atributos) dos organismos são previsíveis a partir de características ambientais então seria esperado encontrar uma convergência desses atributos em organismos habitando o mesmo ambiente. Para isso, foram utilizados dados sobre sete atributos das populações de peixes e habitat de ocorrência obtidos por revisão da literatura científica. Foram utilizadas análises multivariadas de ordenação e testes de permutação para classificar as estratégias de história de vida dos peixes e a relação com o habitat e influência taxonômica. Para compor a matriz de dados foram utilizadas 98 espécies (111 populações de peixes), pertencentes a seis ordens e 21 famílias, distribuídos em quatro tipos de habitat: lagoa (n=15), reservatório (40), riacho (15) e rio (41). Os sete atributos de história de vida utilizados nas análises possuem relação direta ou indireta com o crescimento e reprodução: comprimento total, tamanho de primeira maturação, fecundidade média, diâmetro do ovócito, índice gonadossomático, cuidado parental e migração. Nas análises foram incluídas somente cinco ordens Atheriniformes (n=4), Characiformes (54), Gymnotiformes (4), Perciformes (12) e Siluriformes (36) e dentro destas, as famílias com três ou mais populações. A análise multivariada dos atributos das espécies sustenta o modelo trilateral de contínuo de estratégias de história de vida definido pelas estratégias oportunista (tamanho pequeno, rápida maturação), periódica (tamanho grande, alta fecundidade) e equilíbrio (cuidado parental, baixa fecundidade). A composição de atributos das populações varia significativamente dentro e entre habitats e ordens taxonômicas, mas não varia significativamente dentro de famílias. Os peixes que habitam os rios possuem maior variação no comprimento e fecundidade enquanto espécies de riachos mostram uma menor variação nesses atributos. As espécies de Characiformes e Siluriformes apresentam a maior divergência nas estratégias de história de vida, mas ao nível de família percebe-se o predomínio de alguma das estratégias, sugerindo uma conservação de alguns atributos dentro de grupos taxonômicos em níveis menores.

Palavras-chave: diversidade funcional, reprodução, ictiofauna, limitação taxonômica.

Introdução

Existe uma quantidade limitada de energia disponível para os organismos durante sua vida. Essa energia deve ser alocada entre vários atributos do seu ciclo de vida, visando à maximização do fitness do organismo (Korfiatis & Stamou, 1999). A estratégia adaptativa de cada organismo é determinada por restrições genéticas e ambientais, resultando no *trade-off* entre as características de história de vida (Korfiatis & Stamou, 1999). As táticas de história de vida são respostas dos atributos de história de vida que co-evoluem devido a problemas ecológicos particulares (Stearns, 1992).

Vários modelos de variação dos padrões de história de vida foram propostos para plantas e animais (Pianka, 1970; Grimme, 1977; Kawasaki, 1980; Southwood, 1977; 1988; Greenslade, 1983), havendo uma discussão na literatura sobre a relação entre certos padrões e as características dos habitats. A teoria do “*habitat template*” propõe que as estratégias de história de vida resumem como a evolução tem moldado as espécies para lidar com a variabilidade temporal e espacial do seu habitat físico (Southwood, 1977, 1988; Poff & Ward, 1990). O habitat é o modelo contra o qual as pressões evolutivas dão forma à estratégia ecológica de uma espécie (Southwood *et al.*, 1974). Isto significa que a estratégia de história de vida resulta da seleção de atributos mais favoráveis para lidar com os problemas ecológicos.

Pelo fato de estarem distribuídos nos mais diversos tipos de habitat (rios, lagoas, planícies inundáveis, riachos, poças temporárias), os peixes de água doce estão entre os vertebrados que apresentam a maior variedade de estratégias de vida. A grande diversidade morfológica, fisiológica e atributos biológicos (Lowe-McConnell, 1987), aliada a grande diversidade de espécies de peixes tropicais, são um excelente sistema para a avaliação dos padrões de história de vida. Baseado em atributos de peixes, um modelo triangular de evolução de história de vida foi proposto para peixes de água doce da América do Sul (Winemiller, 1989) e peixes da América do Norte (Winemiller & Rose, 1992).

Em um dos vértices do triângulo, a estratégia periódica define espécies de tamanhos intermediários a grandes, que produzem um grande número de pequenos ovos, tendem a ter curtas estações reprodutivas e rápida taxa de crescimento no primeiro ano. Os recursos para os indivíduos em estágios iniciais de desenvolvimento e crescimento são em manchas no tempo e no espaço (Winemiller & Rose, 1993). Possuem maturação tardia, o que permite o crescimento a um tamanho suficiente para aumentar a fecundidade e sobrevivência do adulto em condições ambientais

subótimas. Essa estratégia estaria associada à ambientes com variação sazonal e espacial das condições ambientais, influenciando a evolução do *timing* da reprodução e do esforço reprodutivo.

Em outro vértice do contínuo triangular, a estratégia oportunista é caracterizada por espécies de tamanho pequeno e com amadurecimento rápido, que produzem um número relativamente pequeno de ovos em cada desova, têm longos períodos de reprodução e desova múltipla. Essas características aumentam a taxa intrínseca de aumento da população e devem aumentar o fitness dos indivíduos nas populações que colonizam habitats em pequenas escalas espaciais, após um distúrbio, também chamadas de espécies *r* estrategistas (Pianka, 1970). São espécies que possuem densas populações em habitats perturbados e/ou vivenciam alta mortalidade por predação no estágio adulto.

No terceiro vértice, a estratégia de equilíbrio define as espécies que produzem coortes relativamente pequenas de ovos grandes ou indivíduos já formados, muitas vezes em associação com uma longa temporada de reprodução, e possuem cuidado parental. Por produzirem relativamente pouca prole, a sobrevivência dos estágios iniciais deve ser alta para que essas populações persistam. São espécies presentes em habitats denso-dependentes e com recursos limitados (Zeug & Winemiller, 2007).

A estratégia de um organismo é determinada pela previsibilidade e favorecimento do habitat (Greenslade, 1983). Os peixes utilizam diferentes habitat e, portanto, sofrem variadas pressões seletivas sobre seus atributos fisiológicos, morfológicos e reprodutivos. Quando submetidas a regimes hidrológicos semelhantes, poderia ser esperada a persistência daquelas espécies que possuem atributos similares. A vazão tem sido considerada uma variável importante na determinação de padrões e processos em rios, limitando a distribuição e a abundância das espécies e regulando a integridade ecológica (Poff *et al.*, 1997; Olden & Kennard, 2010). A variação temporal e espacial das condições ambientais e da disponibilidade de alimento para juvenis e adultos também são importantes na determinação da estratégia reprodutiva de peixes (Kramer, 1978; Winemiller, 2005).

Porém, o efeito ambiental não é exclusivo, pois o efeito filogenético também afeta os atributos de história de vida (Blanck & Lamouroux, 2007), de forma que alguns atributos podem representar a herança de uma população ou táxon ancestral (Coddington, 1988), sendo produto de pressões seletivas do passado. As variáveis de história de vida mostram um efeito da filogenia e a um nível taxonômico menor pode existir uma maior restrição na gama de estratégias de história de vida (Winemiller & Rose, 1992; Rochet, 1998; Vila-Gispert *et al.*, 2002).

Análises baseadas em atributos morfológicos e reprodutivos vêm sendo muito utilizadas nos últimos anos e permitem a comparação entre áreas geográficas distintas, com diferenças na composição das comunidades de organismos e a relação dos atributos com o ambiente. Vários estudos mostram que as espécies de peixes desenvolvem diferentes táticas reprodutivas em diferentes latitudes e ambientes (Winemiller, 1989; Lamouroux *et al.*, 2002; Tedesco & Hugueny, 2006; Blanck & Lamouroux, 2007; Merona *et al.*, 2009). Sendo assim, o foco dos estudos tem sido identificar e definir forças no ambiente ou características do habitat (fatores bióticos e abióticos) que influenciam o *fitness* dos organismos e prever qual combinação de atributos e *trade-offs* vai evoluir sob essas forças (Stearns 1992; McGill, 2006; Noordwijk, *et al.*, 2012). Estes estudos são importantes no manejo da pesca e na conservação dos estoques de peixes, já que alguns atributos reprodutivos, como comportamento migratório, baixa taxa de crescimento e maturação tardia, tornam essas espécies mais vulneráveis ao risco de extinção (Jennings *et al.*, 1998; Dulvy *et al.*, 2003, Jager *et al.*, 2008). Quando as atividades humanas aumentam a mortalidade de adultos em espécies com esse tipo de tática reprodutiva, essas espécies não conseguem responder rapidamente aumentando suas frequências de desova.

De modo geral, portanto, poderia se esperar que um certo padrão de história de vida seja favorecido conforme o tipo de habitat. Entretanto, em peixes pode-se observar empiricamente que em cada tipo de habitat (p.ex, riachos ou lagos) ocorrem espécies representativas de praticamente todo o contínuo triangular de padrões de história de vida, como observado por Winemiller (1989). Os objetivos desse trabalho são verificar se as espécies de peixes Neotropicais da America do Sul corroboram o modelo do contínuo de história de vida proposto por Winemiller (1989) e Winemiller & Rose (1992) e analisar se existe relação entre quatro tipos de habitat e as estratégias de história de vida, testando a existência de influência taxonômica nessa relação.

Material e Métodos

Atributos das espécies

Neste estudo foram utilizados atributos relacionados à estratégia de história de vida de peixes de água doce neotropicais. Os atributos de 111 populações, representando 98 espécies, (Tabela I) foram obtidos através da revisão em artigos publicados, dissertações e teses de diversas regiões da América do Sul. Foram utilizados somente os estudos que possuíssem a descrição de cinco ou mais dos atributos aqui analisados. Quando os dados dos atributos foram relatados separadamente para os sexos, foram utilizadas as estimativas para o sexo feminino.

Tabela VI. Famílias de peixes incluídas neste estudo. N = Número de espécies utilizadas em cada família. As famílias em destaque foram utilizadas na análise de variação entre famílias.

Ordem	Família	N
Atheriniformes	Atherinopsidae	4
Characiformes	Acestrorhynchidae	2
	Anostomidae	4
	Characidae	36
	Curimatidae	1
	Cynodontidae	1
	Erythrinidae	2
	Parodontidae	6
	Prochilodontidae	1
Cyprinodontiformes	Anablepidae	1
Gymnotiformes	Gymnotidae	1
	Sternopygidae	3
Perciformes	Cichlidae	10
	Sciaenidae	2
Siluriformes	Auchenipteridae	3
	Callichthyidae	2
	Doradidae	2
	Heptapteridae	3
	Hypophthalmidae	1
	Loricariidae	20
	Pimelodidae	6

Foram considerados sete atributos de história de vida relacionados direta ou indiretamente a crescimento e reprodução: comprimento total, tamanho de primeira maturação (L_{50}), fecundidade média (número de ovócitos vitelinados), diâmetro do ovócito (tamanho médio, mm), índice gonadosomático (IGS, relação entre o peso da gônada e o peso total do indivíduo), cuidado parental e migração. O cuidado parental foi classificado como presente (quando há registro de construção de ninhos, cuidado de larvas, ovos ou inseminação) ou ausente. Foram consideradas

como espécies migradoras aquelas assim definidas na literatura (migração por longas distâncias), sendo os demais casos considerados como espécies não-migradoras.

Para algumas espécies foram utilizados dados de mais de uma população, sendo o tipo de habitat determinado para cada uma delas de acordo com a informação disponibilizada na literatura fonte. Várias são as classificações usadas nos estudos quanto ao tipo de habitat, porém neste trabalho os habitats foram agrupados em quatro tipos – lagoa, reservatório, riacho e rio. O habitat *lagoa* abrangeu lagoas marginais e, na maioria, lagoas costeiras. Os *reservatórios* representam qualquer ambiente lântico construído (*i.e.*, de origem antrópica), sendo a maioria deles associados a barragens hidrelétricas.

Devido a falta de estudos com valores para todos os atributos utilizados, foram consideradas, para algumas espécies, dados para mais de uma população pertencentes a habitats diferentes, aumento assim o número de unidades amostrais. Do mesmo modo, quando alguma população não possuía todos os atributos descritos no mesmo estudo, utilizou-se valores de outros estudos para a mesma espécie, desde que pertencentes ao mesmo habitat. Somente foram inseridas na análise as espécies (e populações) que possuíssem dados para todos os sete atributos de história de vida. Todas as análises foram baseadas nas populações, podendo haver mais de uma população da mesma espécie dentro de cada grupo.

Análise de dados

Para explorar os padrões de associação entre os atributos de história de vida das espécies foi feita uma análise de coordenadas principais (PCoA) a partir de uma matriz de 111 populações (98 espécies) e sete atributos de história de vida. A PCoA é um método estatístico de exploração e visualização de similaridades/dissimilaridades em dados multivariados, otimizando a representação da variabilidade de uma matriz de dados multidimensionais (matriz de espécies por atributos) no espaço de ordenação com dimensionalidade reduzida. Todas as variáveis foram transformadas ($\log x + 1$), exceto cuidado parental e migração que são variáveis binárias. A matriz de similaridade das espécies foi calculada usando o coeficiente de similaridade de Gower, uma métrica capaz de acomodar dados mistos (Legendre & Legendre, 1998), como variáveis contínuas (comprimento total) ou binárias (cuidado de prole).

A diferença na composição de atributos de história de vida entre os diferentes tipos de habitats foi testada a partir de uma análise multivariada baseada em distâncias (DISTLM) para um modelo linear, que pode ser realizado com qualquer matriz de distância simétrica, no qual a

significância estatística é testada por permutação (McArdle & Anderson, 2001). O mesmo foi feito para verificar a diferença entre as cinco ordens (Atheriniformes, Characiformes, Gymnotiformes, Perciformes, Siluriformes). Para análise entre famílias, foram consideradas apenas as que possuíam três ou mais espécies (10 famílias).

Para testar a diferença nos tipos de habitat em relação à variação dos atributos multivariados dentro de grupos foi utilizado o PERMDISP2, um teste permutacional de homogeneidade de dispersão multivariada (Anderson, 2006). Esse método é análogo ao teste univariado de Levene e é flexível porque pode ser baseado em qualquer medida de dissimilaridade relevante ecologicamente. Esse teste computa uma estatística F para comparar a distância média do escore de uma amostra individual (espécie) ao centróide de um grupo (ex: habitat), definido pelo espaço de uma coordenada principal (PC) de uma medida de dissimilaridade escolhida (neste caso, dissimilaridade de Gower), fazendo uma permutação dos resíduos (*least squares*) para estimar a significância estatística. A mesma análise também foi feita para a variação dos atributos dentro de ordens e dentro de famílias.

Resultados

Existe uma grande variação nos valores dos atributos entre as espécies de peixes neotropicais estudadas (Tabela II). As espécies maiores (Siluriformes: *Pseudoplatystoma corruscans*) e as menores (Characiformes: *Macropsobrycon uruguayanae*) foram encontradas em rios, assim como a espécie mais fecunda (Characiformes: *Salminus maxillosus*). A espécie de menor fecundidade (*Jenynsia multidentata*) está presente em lagoas. Das 111 populações (representando 98 espécies) analisadas, 34% apresentam cuidado parental e 18% possuem comportamento migratório. Entre as que possuem cuidado parental, a maioria é encontrada habitando reservatórios enquanto o comportamento migratório só esteve presente em espécies que habitam rios e reservatórios (Fig. 1). Do total de espécies de Characiformes analisadas 3,7% apresentaram cuidado parental e esse número aumenta para as espécies de Siluriformes (58,3%) e Perciformes (83,3%) (Fig. 2).

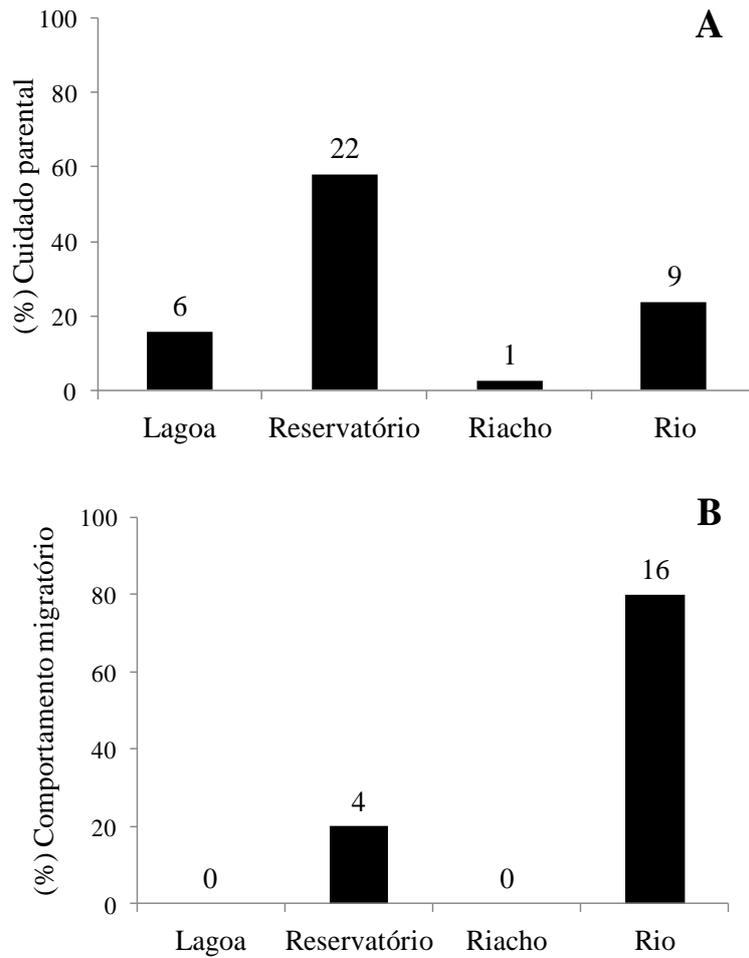


Fig. 1. Porcentagem (%) de populações (n = 111) com cuidado parental (A) e comportamento migratório (B) nos habitats lagoa, reservatório, riacho e rio.

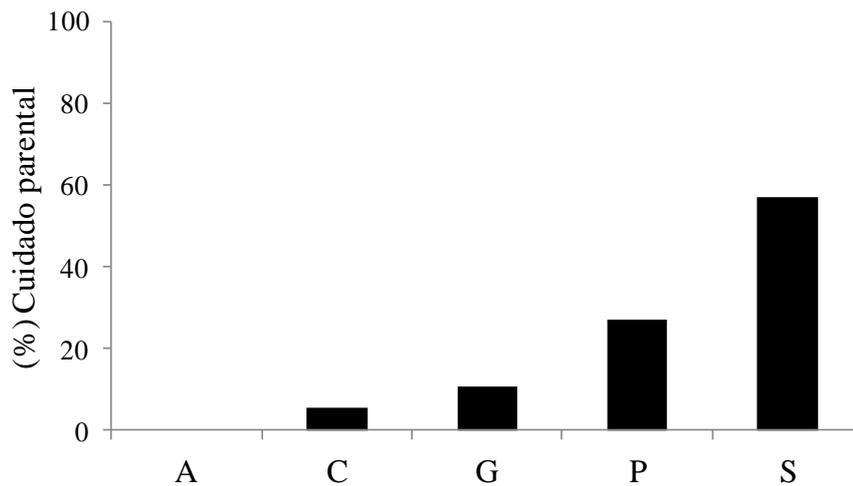


Fig. 2. Porcentagem (%) de populações (n = 110) que possuem cuidado parental entre as ordens Atheriniformes (A), Characiformes (C), Gymnotiformes (G), Perciformes (P) e Siluriformes (S).

Tabela VII. Comprimento total (cm) e fecundidade máximas (Max) e mínimas (Min) das populações em diferentes tipos de habitat e ordem taxonômica.

	Com_{Min}	Com_{Max}	Fec_{Min}	Fec_{Max}
Habitat				
Lagoa (15)	50,1	375	40	74920
Reservatório (40)	47	537	216,2	413794
Riacho (15)	44,6	155	49	38750
Rio (41)	34	1360	104,4	2600000
Ordem				
Atheriniformes (4)	195	375	707	10014
Characiformes (53)	34,04	779	191,08	2600000
Gymnotiformes (4)	150	375	1196,1	3000
Perciformes (12)	150	537	131	39313
Siluriformes (37)	50	1360	49	413794

De modo geral, as espécies analisadas parecem se distribuir de forma consistente com o modelo de continuo triangular de estratégias de história de vida proposto por Winemiller (1989) e Winemiller & Rose (1992). A ordenação das espécies, baseada nos seus atributos de história de vida, obteve 52.5 % de explicação da variação nos dois primeiros eixos da PCoA e mostra a separação das espécies em três grandes grupos (Fig 3). O primeiro eixo mostra um gradiente entre espécies com presença de cuidado parental e maior diâmetro do ovócito nos escores negativos (estratégia equilíbrio) e espécies sem cuidado parental e com menor diâmetro de ovócitos nos escores positivos. No segundo eixo pode-se observar espécies de maior comprimento total, maior tamanho de primeira maturação, fecundidade elevada e que apresentam comportamento migratório associado aos escores positivos e espécies de tamanho corporal menor, menor tamanho de primeira maturação, baixa fecundidade e não migradoras, associadas aos escores negativos (Fig. 4).

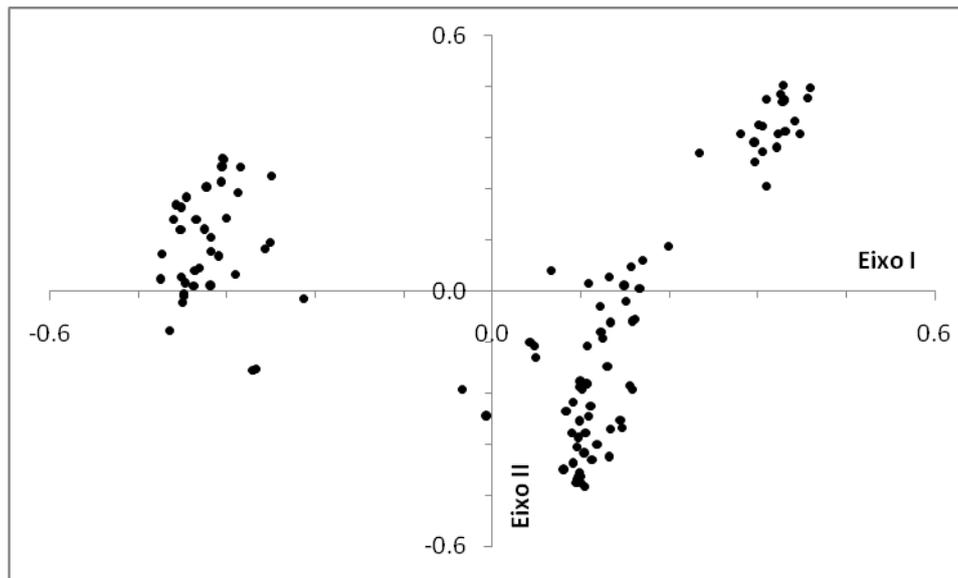


Fig. 3. Ordenação dos dois primeiros eixos da análise de coordenadas principais das 111 populações em relação aos atributos de história de vida. Porcentagem de explicação do Eixo I: 28.29% e Eixo II: 24.20%.

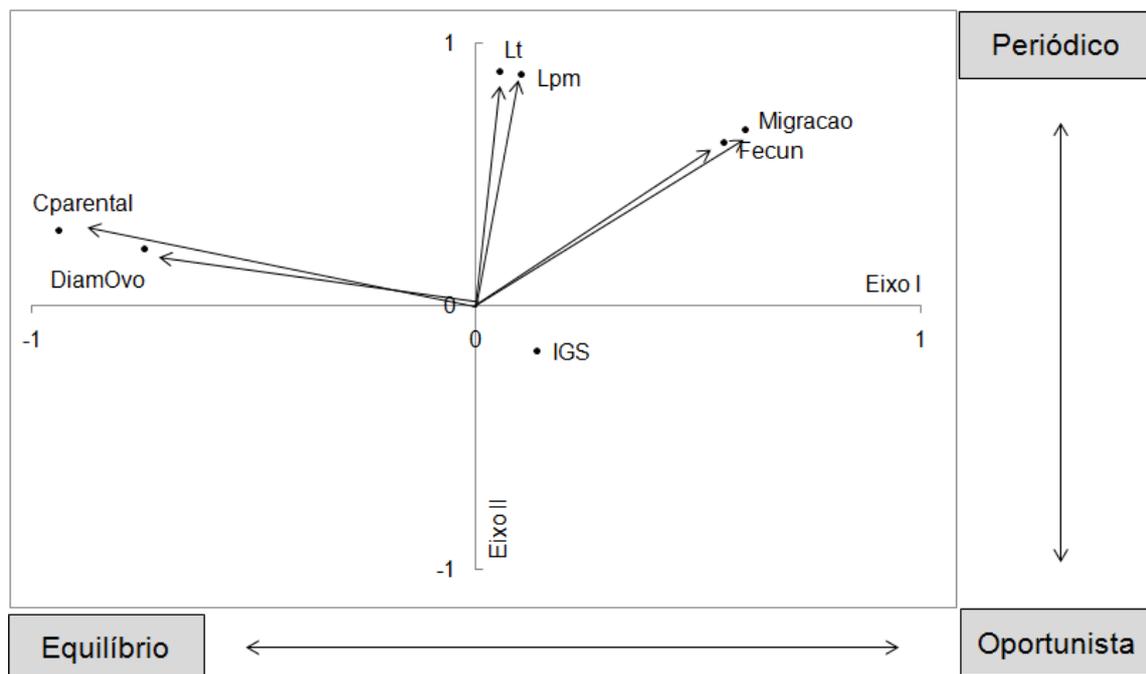


Fig. 4. Ordenação dos dois primeiros eixos da análise de coordenadas principais das sete variáveis de história de vida. Porcentagem de explicação do Eixo I: 28.26% e Eixo II: 24.12%.

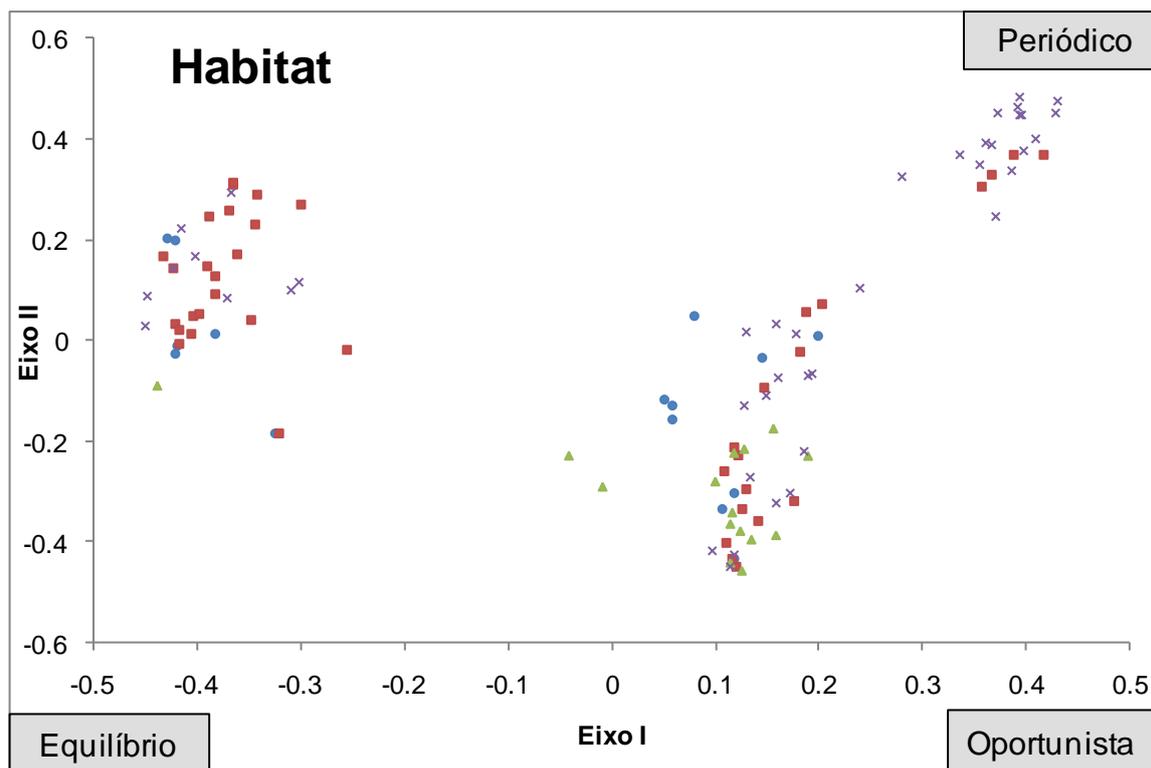


Fig. 5. Ordenação dos dois primeiros eixos da análise de coordenadas principais das 111 populações em relação aos atributos de história de vida separadas por tipo de habitat, identificados pelos símbolos (●) lagoa; (■) reservatório; (▲) riacho; (X) rio.

Existe diferença na composição de atributos reprodutivos entre os diferentes habitats (Fig. 5). A dispersão entre grupos no espaço multivariado foi estatisticamente significativa (DISTLM, $F = 5,95$; $P < 0,001$). Embora se observe que representantes de espécies de todos os habitats ocorram ao longo de todo o gradiente de ordenação, pode-se claramente observar que espécies de *Riacho* e de *lagoas* possuem tendência a características particulares. As espécies de *riacho* exibiram valores negativos no eixo I e II, em associação com menor tamanho do corpo e menor fecundidade. Por outro lado, as de *lagoas* possuem escores negativos e positivos no eixo I, influenciado pelo gradiente de presença (ou ausência) de cuidado parental e diâmetro de ovócito. A diferença dentro de grupos também foi significativa (betadisper, $F = 7,30$; $P = 0,002$), ou seja, as espécies de *reservatório* e *rio* possuem maior dispersão na composição de atributos. Nesses habitats não há tendência para que uma estratégia de história de vida em particular se destaque. Porém *riacho* e *lagoa* exibem uma menor variação desses atributos. O ambiente de riacho possui um predomínio de espécies consideradas de estratégia oportunista (menor tamanho, fecundidade baixa, rápido amadurecimento), enquanto em ambiente de *lagoa* existem espécies que tendem à estratégia

equilíbrio ou à oportunista. A maior variação no tamanho e na fecundidade das espécies foi encontrada entre aquelas que habitam rios. A menor variação no tamanho foi encontrada entre as espécies de riacho enquanto que a menor variação na fecundidade foi encontrada em lagoas (Fig. 5).

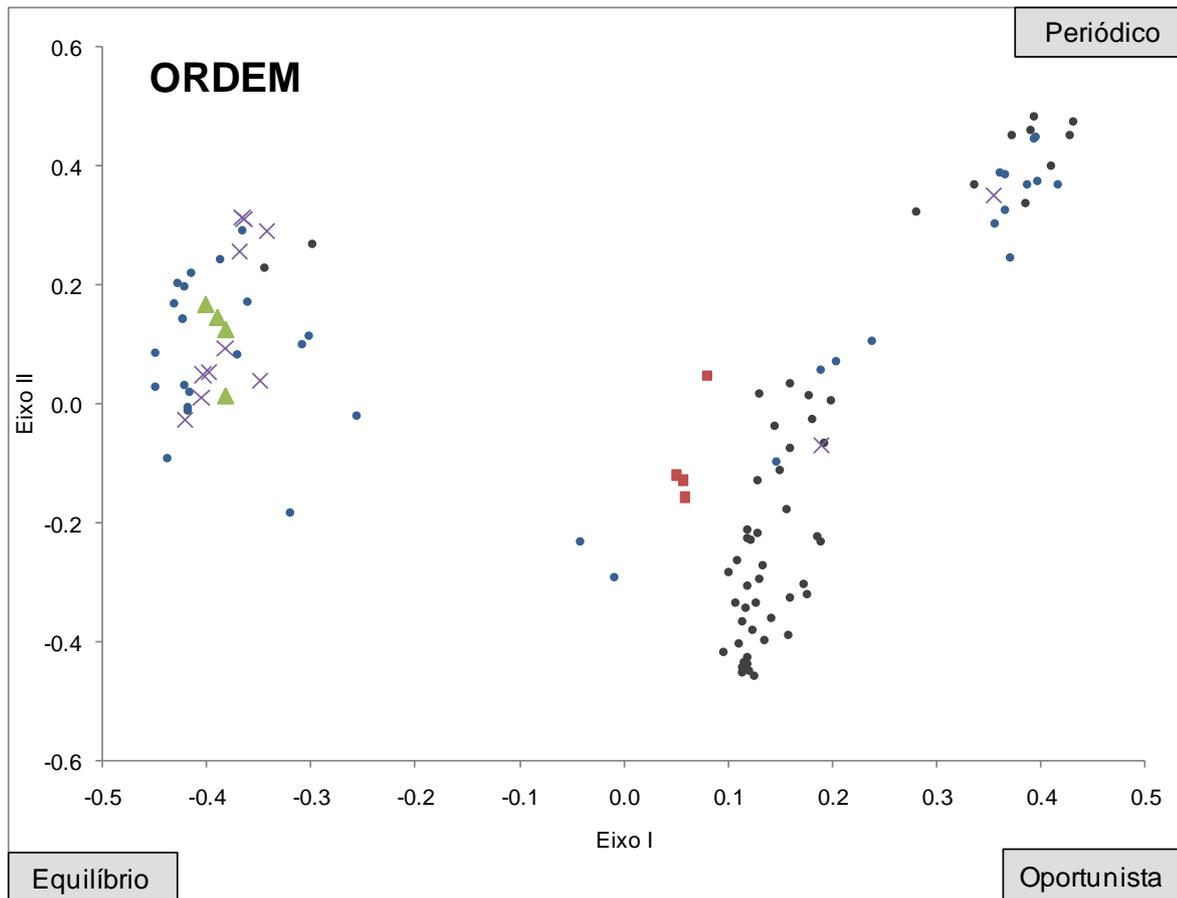


Fig. 6. Ordenação dos dois primeiros eixos da análise de coordenadas principais de 110 populações em relação aos atributos de história de vida separadas por *ordem*, identificados pelos símbolos (●) Characiformes; (●) Siluriformes; (■) Atheriniformes; (▲) Gymnotiformes; (X) Perciformes.

A diferença entre as ordens na composição dos atributos também foi significativa (DISTLM, $F = 6,26$; $P < 0,001$). A ordem Characiformes exhibe os maiores escores no eixo I e no eixo II, associado à variação na fecundidade e no comprimento do corpo. Em contraste, Perciformes possuem alguns dos mais baixos escores no eixo I, influenciado pelo cuidado parental (**Erro! Fonte de referência não encontrada.**).

Houve também variação significativa dentro de grupos (betadisper, $F = 5,79$; $P = 0,001$). As ordens Gymnotiformes e Atheriniformes possuem menor dispersão nos atributos de história de vida, enquanto Siluriformes mostram uma maior diversidade na composição de atributos, com uma

tendência a estratégias de equilíbrio ou à periódica. Existe um visível agrupamento dos Gymnotiformes próximo à porção da ordenação representativa da estratégia de equilíbrio. Em contraste, Characiformes ocupam a posição ao longo do eixo que conecta as extremidades oportunista e periódica.

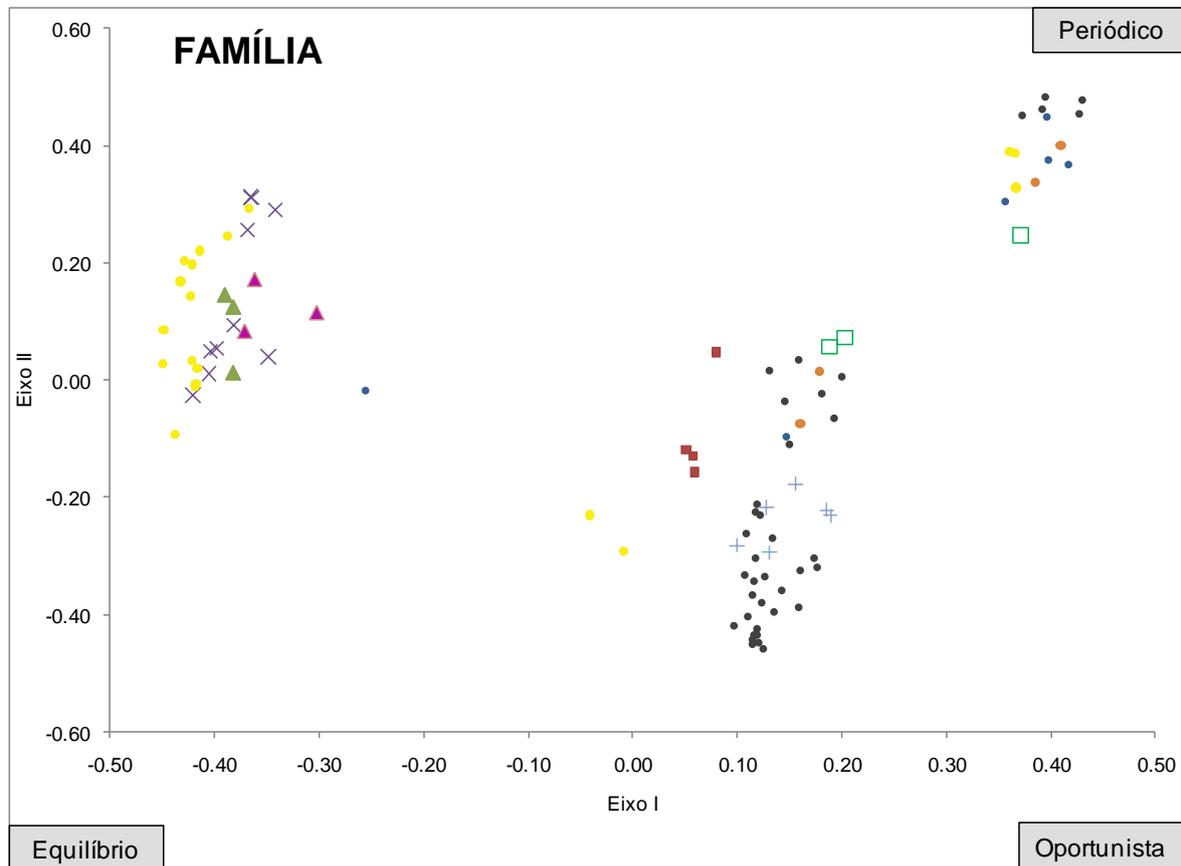


Fig. 7. Ordenação dos dois primeiros eixos da análise de coordenadas principais de 97 populações em relação aos atributos de história de vida separados por *família*, identificados pelos símbolos (●) Characidae; (●) Pimelodidae; (■) Atherinopsidae; (▲) Slemopygidae; (X) Cichlidae; (●) Anostomidae; (●) Loricariidae; (▲) Auchenipteridae; (+) Parodontidae; (□) Heptapteridae.

Entre famílias existem diferenças entre grupos na composição de atributos (DISTLM, $F = 8.19$; $P < 0.001$). A família Characidae possui maior variação ao longo do eixo II, de escores negativos a positivos (correlacionado com comprimento do corpo, fecundidade, tamanho de primeira maturação e migração), em um gradiente dos extremos de estratégia de história de vida oportunista e periódica. A família Parodontidae possui uma limitada dispersão no espaço multivariado, prevalecendo a estratégia oportunista. As famílias Cichlidae, Loricariidae, Auchenipteridae e Slemopygidae possuem valores negativos no eixo I (associadas com a presença

de cuidado parental e maior diâmetro de ovócitos) e estão mais próximas dos padrões de atributos que indicam estratégia de equilíbrio (Fig. 7).

Entretanto a variação dentro de grupos (famílias) não foi significativa (betadisper, $F = 1,40$, $P = 0,19$) indicando que as famílias parecem diferir pouco quanto à dispersão de suas histórias de vida e que essa dispersão tende a ser pequena.

Discussão

É possível visualizar a separação das espécies de peixes em três grandes grupos e apesar de haver a tendência de alguns padrões de estratégia de história de vida em alguns habitats, o componente taxonômico parece ser mais forte na estruturação dos atributos de história de vida. Como já verificado em outros estudos sobre a ictiofauna de diferentes continentes, essa variação dos atributos segue o modelo de contínuo de três estratégias de história de vida proposto por Winemiller & Rose (1992), onde o *trade-off* entre os atributos reprodutivos definem as estratégias oportunista, periódica e equilíbrio (Mims *et al.*, 2010; Olden *et al.*, 2006; Vila-Gispert & Moreno-Amich, 2002; Vila-Gispert *et al.*, 2002). O primeiro eixo contrasta espécies que possuem cuidado parental e maior diâmetro de ovócitos e espécies com ovócitos menores e sem cuidado parental. Já o segundo eixo está relacionado ao gradiente em relação ao tamanho do corpo, tamanho de primeira maturação, fecundidade e comportamento migratório. O uso de atributos biológicos permite a comparação da composição de espécies, que possuem diferentes distribuições, sob uma perspectiva funcional para investigar a relação entre as comunidades biológicas e o ambiente (Olden & Kennard, 2010; Blanck & Lamouroux, 2007; Bremner *et al.*, 2006).

Diversas histórias de vida podem ser encontradas entre as espécies que habitam um único habitat, pois elas podem perceber e responder a variação dos componentes ambientais de maneiras diferentes (Winemiller, 1989; Winemiller 2005). Em *reservatório* foi encontrada uma maior variedade de estratégias reprodutivas. Isso pode ser atribuído ao fato de que a fauna original que compõe cada reservatório é muito variada, proveniente de espécies pré-existentes na bacia. Seria esperado que o sucesso na colonização desses ambientes favorecesse aquelas espécies com adaptações para a vida em ambientes lacustres (Fernando & Holčík, 1991), porém alguns reservatórios parecem permanecer em um estado de imaturidade por um longo período (Merona *et al.*, 2009). Em estudos das estratégias reprodutivas de peixes em reservatórios neotropicais, espécies que produzem maior número de ovócitos parecem ser mais bem sucedidas na colonização desse ambiente (Suzuki *et al.*, 2005; Merona *et al.*, 2009), ainda assim, aqui percebe-se uma grande variação da fecundidade entre as espécies presentes em *reservatório*. Mesmo uma grande amplitude de estratégias entre as espécies que compõem essas assembleias, a maioria possui a estratégia equilíbrio e o aumento dessa estratégia pode estar associado à estabilidade hidrológica nos reservatórios (Tedesco *et al.*, 2008).

Apenas nos habitats *rio* e *reservatório* foram encontradas espécies ocupando o ponto extremo da estratégia periódica. A ausência ou menor ocorrência em *riachos* e em *lagoas* de

espécies de maior porte, fecundidade elevada e com comportamento migratório pode ser devido a escassez de dados para esses ambientes ou, de alguma forma, esses atributos podem ter sofrido pressão de seleção nesses habitats. Em *lagoas* é evidente a existência de dois grupos de peixes que adotam ou a estratégia oportunista ou a de equilíbrio. Em rios, a dinâmica de vazão e a heterogeneidade de habitat são importantes para a reprodução de peixes (Zeug & Winemiller, 2007). Um único rio pode fornecer habitats efêmeros, sazonais e perenes durante períodos de anos e as espécies podem evitar ou explorar a vazão de forma variada (Poff *et al.*, 1997), o que pode explicar a grande variação no tamanho e na fecundidade das espécies em relação às espécies que habitam os outros habitats.

As espécies de menor tamanho, baixa fecundidade e rápida maturação, denominadas oportunistas, foram encontradas nos quatro tipos analisados de habitats sendo, porém, mais dominantes em *riachos*. O predomínio de espécies de menor tamanho corporal nesse tipo de ambiente parece ser uma característica recorrente nesses habitats (Castro, 1999; Vila-Gispert *et al.*, 2002; Couto *et al.*, 2011). As características da estratégia oportunista permitem o aumento na taxa intrínseca de aumento da população que seriam mais eficientes nesses ambientes mais instáveis. No entanto, essa estratégia esteve presente em todos os habitats, o que sugere que essas espécies parecem ser hábeis em se reproduzir com sucesso em uma variedade de habitats e sob uma vasta gama de condições ambientais (Winemiller, 1989; Spranza & Stanley, 2000; Zeug & Winemiller, 2007).

Espécies intimamente relacionadas, ao nível de família, exibem estratégias de história de vida similares sugerindo que o componente taxonômico seja um importante fator na estruturação dos atributos de história de vida. A *Ordem* taxonômica parece explicar a divergência evolutiva nos padrões de história de vida (Vila-Gispert *et al.*, 2002), sendo que algumas ordens apresentam maior variação nos atributos reprodutivos do que outras. Muitas vezes, grupos filogeneticamente distantes apresentam convergências nos caracteres de história de vida. Por outro lado, algumas espécies da mesma ordem exibem grandes divergências ecológicas e morfológicas como, por exemplo, em Characiformes (Gery, 1977). Essa ordem apresentou uma grande variação no eixo II, em relação ao tamanho e a fecundidade, algumas espécies apresentam comportamento migratório e outras apresentam cuidado parental. Os Characiformes são bastante variáveis na composição funcional, ocupando toda a posição na ordenação que liga a estratégia oportunista à periódica e estão distribuídos no mais diferentes habitats.

A posição das espécies da ordem Siluriformes no contínuo de histórias de vida foi influenciada pela presença de cuidado parental e fecundidade baixa, atributos mais comuns entre os Siluriformes do que entre os Characiformes (Winemiller, 1989; Miyamoto, 1990; Vazzoler & Menezes, 1992; Vazzoler, 1996). Characiformes e Siluriformes são as ordens que possuem maior amplitude de variação nos atributos analisados, também observado por Bazzoli (2003), o que em parte está associado à enorme riqueza de espécies nessas ordens. Entretanto, mesmo com essa grande variação, dentre as espécies de Siluriformes há um predomínio da estratégia equilíbrio, assim como também para as espécies de Perciformes. Porém, em estudos no hemisfério norte (Vila-Gispert *et al.*, 2002; Vila-Gispert & Moreno-Amich, 2002; Mims *et al.*, 2010) a ordem Perciformes possui maior abundância de espécies que possuem a estratégia oportunista/periódica. Em contrapartida, as ordens Atheriniformes e Gymnotiformes são as que possuem a menor variação nos atributos de história de vida. As espécies de Gymnotiformes estão associadas somente à estratégia de equilíbrio, já que todas as espécies possuem cuidado parental, ovócitos grandes e baixa fecundidade.

De acordo com os resultados da diferença na variação dos atributos dentro de grupos, existe uma maior diversificação de atributos dentro dos grupos de habitat do que ao nível de família. Algumas famílias possuem forte associação com algum dos extremos de estratégia de história de vida. Aqui se destacam a família Parodontidae, dominada por espécies de estratégia oportunista (rápida maturação, fecundidade baixa e tamanho pequeno) e as famílias Sternopygidae, Cichlidae e Auchenipteridae que estão mais associadas a estratégia de equilíbrio (presença de cuidado parental e grande diâmetro de ovócitos). No entanto, a variação nos atributos é contínua (Winemiller & Rose, 1992), podendo ocorrer estratégias intermediárias, como é o caso das espécies das famílias Heptapteridae, Atherinopsidae, e Anostomidae que possuem uma variação entre as estratégias oportunista e periódica. A família Characidae incorpora espécies que se distribuem da extremidade da estratégia periódica à oportunista, mostrando uma grande diversificação de atributos, da mesma maneira como foi observado em outro estudo de peixes de água doce da América do Sul (Winemiller, 1989). Os bagres (Pimelodidae) e os cascudos (Loricariidae) abrangem todas as estratégias de história de vida. Ainda assim, Loricariidae abrange mais espécies da estratégia equilíbrio (principalmente presença de cuidado parental) e Pimelodidae mais espécies de estratégia periódica (principalmente por comportamento migratório).

Vila-Gispert *et al.* (2002) sugerem que a estratégia oportunista seria mais comum em peixes de água doce tropicais mas essas generalizações devem ser feitas com cautela. Os dados utilizados

no seu trabalho são oriundos de Winemiller (1989), onde as espécies utilizadas são provenientes de um único habitat (riacho de áreas úmidas e riacho de 3ª ordem) e são submetidas a condições ambientais extremas (secas e cheias). Com base nos resultados deste trabalho e de outros autores (Lowe-McConnell, 1987; Vazzoler & Menezes, 1992; Bazzoli, 2003) é evidente a grande diversidade de formas de história de vida é encontrada entre os peixes de água doce neotropicais.

Em um mesmo ambiente podemos encontrar padrões reprodutivos muito distintos entre as espécies que compõem a comunidade de peixes. Espécies intimamente aparentadas exibem estratégias reprodutivas diferentes, mas igualmente se observa espécies filogeneticamente distantes convergindo independentemente para o mesmo tipo de estratégia (Azevedo, 2004, 2010). Isso reforça que a possibilidade de *trade-offs* entre os atributos é limitada e que similaridades podem ocorrer mesmo entre espécies distantes geograficamente e filogeneticamente (Vila-Gispert & Moreno-Amich, 2002). O modelo de habitat (Southwood, 1977) prediz que o ambiente favorece um conjunto de atributos específicos que permitem as espécies transpor alguns filtros ambientais. Entender a ligação entre os fatores causais (*drivers*) ambientais e a distribuição dos peixes pode fornecer base para prever impactos existentes e futuros e as consequências ecológicas na alteração do regime de vazões, o uso da terra, espécies invasoras (Lamouroux, *et al.*, 2006; Olden & Kennard, 2010) e espécies ameaçadas.

A ordenação dos atributos de história de vida de peixes foi semelhante aos padrões propostos pelo modelo de Winemiller & Rose (1992). No entanto, ao contrário do que é esperado na literatura, o componente taxonômico (família) parece ser mais forte na estruturação das estratégias de história de vida das espécies estudadas. Ainda existem muitas lacunas a serem preenchidas no conhecimento da biologia de muitas espécies na América do Sul e mais estudos sobre reprodução são necessários para algumas famílias de peixes, além da uniformização nos estudos de um padrão na apresentação dos atributos reprodutivos. Essas medidas colaborariam para melhorar a visualização dos padrões de história de vida e possíveis relações destas com o tipo de ambiente onde as espécies se distribuem. As classificações taxonômicas mais abrangentes, como ao nível de ordem, possuem maior variação nas estratégias de história de vida do que dentro de família, sugerindo uma conservação de alguns atributos dentro de grupos taxonômicos menores, sendo possível observar uma maior afinidade de algumas famílias com alguma das três estratégias de história de vida. Ainda assim, existe um contínuo de espécies entre as estratégias, mostrando que alguns atributos são mais versáteis que outros e podem sofrer maior variação entre populações do que entre espécies (Blanck & Lamouroux, 2007).

Referências

- Anderson, M.J. (2006). Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics* **62**, 245–253.
- Azevedo, M. A. 2004. Análise comparada de caracteres reprodutivos em três linhagens de Characidae (Teleostei: Ostariophysi) com inseminação. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 238p.
- Bazzoli, N. (2003). Parâmetros reprodutivos de peixes de interesse comercial do rio São Francisco, região de Pirapora, MG. In: Águas, peixes e pescadores do São Francisco das Minas Gerais (Godinho, H. P. & Godinho, A.L., eds), pp. 286-300. Belo Horizonte, MG: CNPq/PADCT, Editora PUC Minas.
- Blanck, A., & Lamouroux, N. (2007). Large-scale intraspecific variation in life-history traits of European freshwater fish. *Journal of Biogeography* **34**, 862–875.
- Bremner, J., Rogers, S.I., Frid, C.L.J., 2006. Methods for describing ecological functioning of marine benthic assemblages using biological traits analysis (BTA). *Ecol. Indic.* **6**, 609–622.
- Castro, R. M. C. 1999. Evolução da ictiofauna de riachos sul-americanos: padrões gerais e possíveis processos causais. Pp. 139- 155. In: Caramaschi, E. P., R. Mazzoni & P. R. Peres-Neto (Eds.). *Ecologia de peixes de riachos. Série Oecologica Brasilensis*, vol. VI. Rio de Janeiro, Brasil, PPGE-UFRJ, 260p.
- Coddington, J.A. (1988) Cladistic tests of adaptational hypotheses. *Cladistics* **4**, 3–22.
- Couto, T. B. d'Araújo and Aquino, Pedro De Podestà Uchôa de. 2011. Structure and integrity of fish assemblages in streams associated to conservation units in Central Brazil. *Neotropical Ichthyology* **9**(2), 445-454.
- Dulvy, N. K., Y. Sadovy & J. D. Reynolds, 2003. Extinction vulnerability in marine populations. *Fish and Fisheries* **4**, 25–64.
- Fernando, C. H. and J. Holčík. (1991). Fish in reservoirs. *Intern. rev. ges. hydrob* **76**(2), 149-167.
- Grimme, J. P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat* **111**, 1169-1194.
- Jager, Henriette I., Rose, K. Rose, Vila-Gispert, Anna. 2008. Life history correlates and extinction risk of capital-breeding fishes. *Jager Hydrobiologia*, Vol. 602 Issue 1, p15-25
- Jennings, S., J.D. Reynolds, & Mills S.C. (1998). Life history correlates of responses to fisheries exploitation. *Proceedings of the Royal Society of London B* **265**(1393), 333-339

- Kawasaki, T. (1980) Fundamental relations among the selections of life history in the marine teleosts. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish* **46**, 289–293.
- Korfiatis, K.J. & Stamou, G.P. (1999) Habitat templates and the changing worldview of ecology. *Biology and Philosophy* **14**, 375–393.
- Kramer, D. L. (1978). Reproductive seasonality in the fishes of a tropical stream. *Ecology* **59**, 976–985
- Lamouroux, N., Poff, N. L. & Angermeier, P. L. (2002). Intercontinental convergence of stream fish community traits along geomorphic and hydraulic gradients. *Ecology* **83**, 1792–1807.
- Legendre, P., & L. Legendre. 1998. *Numerical ecology*, 2nd edition. Elsevier Scientific, Amsterdam.
- Lowe-McConnell, R. H. (1987). *Ecological studies in tropical fish communities*. London: Cambridge University Press.
- McArdle, B. H. & Anderson, M. J. (2001). Fitting multivariate models to community data: a comment on distance-based redundancy analysis. *Ecology* **82**, 290–297.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* **21**, 178–185.
- Mérona, B., Mol, J., Vigouroux, R., Chaves, P. T. (2009). Phenotypic plasticity in fish life-history traits in two neotropical reservoirs: Petit-Saut Reservoir in French Guiana and Brokopondo Reservoir in Suriname. *Neotropical Ichthyology* **7(4)**, 683–692.
- Mims, M. C., Olden, J. D., Shattuck, Z. R. & Poff, N. L. 2010. Life history trait diversity of native freshwater fishes in North America. *Ecology of Freshwater Fish* **19**, 390–400.
- Miyamoto, C. T. (1990). Aspectos reprodutivos de espécies de teleósteos da bacia do rio Paraná: uma revisão. Maringá: Departamento de Biologia/Núcleo de Pesquisa em Limnologia, Ictiologia e Aqüicultura, FUEM, 108p. (Monografia, Especialização em Ecologia de Água Doce).
- Noordwijk, C. G. E., Boer, P., Mabelis, A. A., Verberk, W. C .E. P., Siepel, H. (2012). Life-history strategies as a tool to identify conservation constraints: A case-study on ants in chalk grasslands. *Ecological Indicators* **13(1)**, 303-313
- Olden, J. D., N. L. Poff, and K. R. Bestgen. (2006). Lifehistory strategies predict fish invasions and extirpations in the Colorado River basin. *Ecological Monographs* **76**, 25–40.
- Olden, J.D. & Kennard, M. J. (2010). Intercontinental comparison of fish life-history strategies along a gradient of hydrologic variability. *American Fisheries Society Symposium* **73**, 83-107.
- Pianka, E. R. 1970. On r- and K-selection. *American Naturalist* **104**, 592–597.

- Pianka, E. R. 1970. On r- and K-selection. *American Naturalist* **104**, 592–597.
- Poff, N. L. & Ward, J. V. (1990). The physical habitat template of lotic systems: recovery in the context of historical pattern of spatio-temporal heterogeneity. *Environmental Management* **14**, 629–646.
- Poff, N. L., D. Allan, D., Bain, M. B., Karr, J. R., Prestegard, K. L., Richter, B. D., Sparks, R. E. & Stromberg, J. C. (1997). The natural flow regime: a paradigm for river conservation and restoration. *Bioscience* **47**, 769–784.
- Rochet, M. J. 1998. Short-term effects of fishing on life history traits of fishes. *Journal of Marine Science* **55**, 371–391.
- Southwood, T. R. E. (1977). Habitat, the templet for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology* **46**, 337–365.
- Southwood, T. R. E., May, R. M., Hassel, M. P. & Conway, G. R. (1974). Ecological strategies and population parameters. *The American Naturalist* **108**, 791–804.
- Southwood, T.R.E. (1988). Tactics, Strategies, and Templets. *Oikos* **52**, 3–18.
- Spranza, J. J. & Stanley, E. H. (2000). Condition, growth, and reproductive styles of fishes exposed to different environmental regimes in a prairie drainage. *Environmental Biology of Fishes* **59**, 99–109.
- Stearns, S. C. (1992). *The evolution of life histories*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Suzuki, H. I., Bulla, C. K., Agostinho, A. A. & Gomes, L. C. (2005). Estratégias reprodutivas de assembleias de peixes de reservatórios. In *Biocenose em reservatórios: padrões espaciais e temporais* (Rodrigues, L., Thomaz, S. M., Agostinho, A. A. & Gomes, L. C., eds), pp. 169–184, São Carlos, SP: Rima Editora.
- Tedesco, P. & Hugueny, B. (2006). Life history strategies affect climate based spatial synchrony in population dynamics of West African freshwater fishes. *Oikos* **115**, 117–127.
- Tedesco, P., Hugueny, B., Oberdorff, T., Durr, H. H., Merigoux, S. & Merona, B. (2008). River hydrological seasonality influences life history strategies of tropical riverine fishes. *Oecologia* **156**, 691–702.
- Vazzoler, A. E. A. de M. & Menezes, N. A. (1992). Síntese de conhecimentos sobre o comportamento reprodutivo dos Characiformes da América do Sul (Teleostei, Ostariophysi). *Revista Brasileira de Biologia*, **52(4)**, 627–640.
- Vazzoler, A. E. A. de M. (1996). *Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática*. Maringá: Editora da Universidade de Maringá.

- Vila-Gispert, A., & Moreno-Amich, R. (2002). Lifehistory patterns of 25 species from European freshwater fish communities. *Environmental Biology of Fishes* **65**, 387–400.
- Vila-Gispert, A., Moreno-Amich, R. & García-Berthou, E. (2002). Gradients of life-history variation: an intercontinental comparison of fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **12**, 417–427.
- Winemiller, K. O. & Rose, K. A. (1992). Patterns of life-history diversification in North American fishes: implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **49**, 2196–2218.
- Winemiller, K. O. & Rose, K. A. (1993). Why do most fish produce so many tiny offspring? *American Naturalist* **142**, 585-603.
- Winemiller, K. O. (1989). Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia* **81**, 225–241.
- Winemiller, K. O. (2005). Life history strategies, population regulation, and implications for fisheries management. *Canadian Journal of Fishery and Aquatic Sciences* **62**, 872–885.
- Zeug, S.C. & Winemiller, K.O. (2007). Ecological correlates of fish reproductive activity in floodplain rivers: a life history-based approach. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **64**, 1291-1301.

Considerações Finais

O estudo sobre as estratégias reprodutivas das espécies e as possíveis relações com as características de habitat são importantes na busca de padrões de distribuição e na compreensão de quais características permitem as espécies permanecerem em um determinado ambiente ou na colonização de um novo. Esse conhecimento também é importante no manejo da pesca e na conservação dos estoques de peixes e espécies ameaçadas.

O modelo do contínuo triangular das estratégias de história de vida parece se repetir entre diferentes continentes, latitudes e entre as diversas ordens de peixes. A utilização de atributos permite a comparação entre áreas distantes geograficamente e espécies filogeneticamente distantes e auxilia na busca de padrões evolutivos. A base de dados dos atributos reprodutivos de peixes utilizados no presente trabalho é proveniente da revisão de estudos publicados em diversas regiões da América do Sul. Mais de 300 trabalhos foram revisados, mas apenas um terço da informação disponível foi possível de ser utilizada devido à fragmentação da informação. Comparado com a diversidade de espécies neotropicais, ainda são poucos os estudos sobre informações básicas da biologia desses organismos. Ainda, para a melhor compreensão dos padrões de história de vida entre as espécies neotropicais, são necessários ainda muitos estudos sobre a biologia reprodutiva em alguns grupos, sendo que a representatividade dos estudos concentrarem-se em alguns grupos taxonômicos (Becker *et al.*, 2010). Foi possível perceber que os trabalhos apresentam descrições parciais da história de vida, representando apenas alguns aspectos da reprodução, o que torna muitas vezes difícil a comparação entre as espécies. Além disso, certos atributos são caracterizados de forma imprecisa ou determinados com metodologias diversas entre os estudos, impedindo a sua utilização ou a inclusão de várias espécies na matriz de dados (p.ex., duração do período reprodutivo, tipo de desova, fecundidade). Na tentativa de contornar esse problema a solução encontrada foi a fusão dos valores de dois ou mais estudos.

Para melhor demonstrar a existência de tendências geográficas e latitudinais nas estratégias de história de vida, dados demográficos e reprodutivos são necessários para mais espécies de lagos e rios tropicais (Vila-Gispert *et al.*, 2002) e também para riachos, dada a baixa representatividade desse tipo de habitat na base de dados. Outro problema presente nos trabalhos revisados é a falta de uma descrição adequada sobre o tipo de habitat onde estes foram feitos, tornando difícil o estabelecimento de tipos de habitats mais específicos nas análises.

Para análises futuras na relação entre as estratégias reprodutivas e os tipos de habitat, seria interessante a caracterização mais específica quanto ao tipo de ambiente onde as espécies estão

inseridas e a inserção de variáveis de habitat mais específicas. Do mesmo modo, a inserção de uma matriz filogenética na intenção de ser ter um valor mais aproximado de parentesco entre as espécies e controle do efeito filogenético sobre as estratégias de história de vida e a melhor percepção de padrões gerais nas estratégias de história de vida de peixes.

Referências Bibliográficas

- Becker, F. G. 2010. Pp 40-44 . Pesquisa sobre reprodução de populações naturais de peixes no Brasil (2001-2010): um breve panorama sobre tendências e lacunas In: Boletim Sociedade Brasileira de Ictiologia. Nº 100, Pp 74.
- Gould, S. J. & R. C. Lewontin. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 205: 581-598.
- Mazzoni, R. & A. P. F. Silva. 2006. Aspectos da história de vida de *Bryconamericus microcephalus* (Miranda Ribeiro) (Characiformes, Characidae) de um riacho costeiro de Mata Atlântica, Ilha Grande, Rio de Janeiro, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, vol. 23, no. 1, p. 228-233.
- Suzuki, H. & A.A. Agostinho. 1997. Reprodução de Peixes do Reservatório de segredo, p. 163-181. In: A.A. Agostinho & L.C. Gomes (Eds). Reservatório de segredo bases ecológicas para o manejo. EDUEM, Maringá, 387p.
- Vari, R.P. & L.R. Malabarba. 1998. Neotropical Ichthyology: na overview. pp. 1-11. In: L.R. Malabarba, R.E. Reis, R.P. Vari, Z M.S. Lucena & C.A.S. Lucena (eds.). Phylogeny and classification of Neotropical fishes. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.

APÊNDICE

Anexo 1. Valores das variáveis utilizadas na análise de coordenadas principais (PCoA) no capítulo 1.

Espécie	TL_{max}	IGS_{máx}	Fec_{rel}	Fec_{med}	L₅₀	Diam
<i>C. alburnus</i>	91	5,15	0,34	1771,0	50	0,97
<i>C. itaimbe</i>	82	6,9	0,62	1367,0	44,9	0,97
<i>D. stigmaturus</i>	126	8,67	0,32	4292,1	80	1,358
<i>H. luetkenii</i>	89	9,98	0,71	4218,4	42	1,164
<i>O. lethostigmus</i>	88	11,69	0,38	2330,1	58	1,164

Anexo 2. Lista de espécies utilizadas no capítulo 2.

Ordem	Família	Espécie	Habitat	Referência
Atheriniformes	Atherinopsidae	<i>Atherinella brasiliensis</i>	lagoa	53
		<i>Odontesthes bicudo</i>	lagoa	14
		<i>Odontesthes ledae</i>	lagoa	14
		<i>Odontesthes piquava</i>	lagoa	14
Characiformes	Acestrorhynchidae	<i>Acestrorhynchus pantaneiro</i>	rio	40-15-64
		<i>Acestrorhynchus lacustris</i>	rio	63
Characiformes	Anostomidae	<i>Leporellus vittatus</i>	rio	63
		<i>Leporinus friderici</i>	rio	63-24
		<i>Leporinus obtusidens</i>	rio	64-24
		<i>Schizodon nasutus</i>	rio	63
	Characidae	<i>Astyanax bimaculatus</i>	rio	63
		<i>Astyanax fasciatus</i> 1	rio	63
		<i>Astyanax fasciatus</i> 2	rio	63
		<i>Astyanax</i> sp. B	reservatório	39
		<i>Astyanax</i> sp. C	reservatório	39
		<i>Astyanax</i> sp. F	reservatório	39
		<i>Brycon opalinus</i>	rio	33
		<i>Brycon orbignyianus</i>	rio	63-24-64
		<i>Bryconamericus iheringii</i>	riacho	44
<i>Bryconamericus</i> sp. A	reservatório	39		
<i>Bryconamericus stramineus</i>	rio	45		
<i>Cheirodon ibicuihensis</i> 1	lagoa	20		
<i>Cheirodon ibicuihensis</i> 2	riacho	55		
<i>Cheirodon interruptus</i>	riacho	29		
<i>Cyanocharax alburnus</i> 1	riacho	3		
<i>Cyanocharax alburnus</i> 2	lagoa	23		
<i>Cyanocharax itaimbe</i>	riacho	23		
<i>Deuterodon stigmaturus</i>	riacho	23		

		<i>Diapoma terofali</i>	rio	5
		<i>Galeocharax knerii</i>	rio	63
		<i>Hemigrammus marginatus</i>	reservatório	4-13-52
		<i>Hyphessobrycon luetkenii</i>	lagoa	23
		<i>Macropsobrycon uruguayanae</i>	rio	6
		<i>Moenkhausia intermedia</i>	reservatório	63-25-42
		<i>Odontostoechus lethostigmus</i>	riacho	23
		<i>Oligosarcus hepsetus</i>	rio	32
		<i>Oligosarcus jenynsii</i> 1	lagoa	38
		<i>Oligosarcus jenynsii</i> 2	rio	60
		<i>Oligosarcus longirostris</i>	reservatório	39
		<i>Piaractus mesopotamicus</i> 1	rio	26-24
		<i>Piaractus mesopotamicus</i> 2	rio	26-24
		<i>Psalidodon gymnodontus</i>	reservatório	39
		<i>Psalidodon</i> sp.	reservatório	39
		<i>Roeboides paranensis</i>	reservatório	58
		<i>Salminus brasiliensis</i>	rio	22-64
		<i>Salminus maxillosus</i>	rio	63-24
	Crenuchidae	<i>Characidium</i> sp.	riacho	51
	Curimatidae	<i>Cyphocharax voga</i>	lagoa	37
	Erythrinidae	<i>Hoplias</i> aff. <i>malabaricus</i> 2	reservatório	9
		<i>Hoplias</i> aff. <i>malabaricus</i> 3	reservatório	39
	Parodontidae	<i>Apareiodon affinis</i> 1	riacho	11
		<i>Apareiodon affinis</i> 2	riacho	63
		<i>Apareiodon ibitiensis</i>	riacho	11
		<i>Apareiodon vittatus</i>	reservatório	39
		<i>Parodon tortuosus</i> 1	riacho	11
		<i>Parodon tortuosus</i> 2	rio	63
	Prochilodontidae	<i>Prochilodus lineatus</i>	rio	63-10-64
Cyprinodontiformes	Anablepidae	<i>Jenynsia multidentata</i>	lagoa	35-46
Gymnotiformes	Gymnotidae	<i>Gymnotus</i> aff. <i>carapo</i>	rio	63
	Sternopygidae	<i>Eigenmannia trilineata</i>	lagoa	58
		<i>Eigenmannia virescens</i>	reservatório	5
		<i>Sternopygus macrurus</i>	reservatório	58
Perciformes	Cichlidae	<i>Cichla</i> cf. <i>ocellaris</i>	reservatório	34
		<i>Cichla kelberi</i>	reservatório	61
		<i>Cichla monoculus</i>	reservatório	34
		<i>Cichla</i> sp.	reservatório	58
		<i>Crenicichla niederleini</i>	reservatório	58
		<i>Geophagus brasiliensis</i> 1	reservatório	57
		<i>Geophagus brasiliensis</i> 2	reservatório	7
		<i>Geophagus brasiliensis</i> 3	reservatório	39
		<i>Gymnogeophagus lacustris</i>	lagoa	36
		<i>Satanoperca pappaterra</i>	reservatório	58

Sciaenidae	<i>Pachyurus bonariensis</i>	rio	43	
	<i>Plagioscion squamosissimus</i>	rio	63-17-24	
Siluriformes	Auchenipteridae	<i>Auchenipterus nuchalis</i>	rio	63
		<i>Glanidium ribeiroi</i>	reservatório	39
		<i>Parauchenipterus galeatus</i>	rio	63
Callichthyidae	<i>Corydoras cf. paleatus</i>	reservatório	39	
	<i>Hoplosternum littorale</i>	rio	63-50-59	
Doradidae	<i>Pterodoras granulosus</i> 1	reservatório	58-24	
	<i>Pterodoras granulosus</i> 2	rio	63-24	
Heptapteridae	<i>Rhamdia branneri</i>	reservatório	39	
	<i>Rhamdia quelen</i>	rio	2-16-54-64	
	<i>Rhamdia voulezi</i>	reservatório	39	
Hypophthalmidae	<i>Hypophthalmus edentatus</i>	rio	63	
Loricariidae	<i>Ancistrus brevipinnis</i>	riacho	56	
	<i>Hemiancistrus fuliginosus</i>	rio	30	
	<i>Hypostomus ancistroides</i>	reservatório	58	
	<i>Hypostomus commersonii</i>	reservatório	1	
	<i>Hypostomus derbyi</i>	reservatório	39	
	<i>Hypostomus isbrueckerii</i>	rio	30	
	<i>Hypostomus strigaticeps</i>	reservatório	58	
	<i>Hypostomus ternetzi</i>	rio	62	
	<i>Loricaria</i> sp.	rio	62	
	<i>Loricariichthys anus</i>	lagoa	21-49-50	
	<i>Loricariichthys platymetopon</i>	lagoa	21-49-50	
	<i>Loricariichthys rostratus</i>	reservatório	58	
	<i>Megalancistrus aculeatus</i>	rio	62	
	<i>Megalancistrus parananus</i>	reservatório	58	
	<i>Neoplecostomus microps</i>	riacho	19	
	<i>Rhinelepis aspera</i> 1	rio	63-24	
	<i>Rhinelepis aspera</i> 2	rio	62-24	
	<i>Rhinelepis aspera</i> 3	reservatório	58-24	
	<i>Rineloricaria latirostris</i>	riacho	8	
<i>Rineloricaria strigilata</i>	lagoa	48		
Pimelodidae	<i>Pimelodella gracilis</i>	reservatório	58	
	<i>Pimelodus maculatus</i> 1	reservatório	27-12-24-41-47	
	<i>Pimelodus maculatus</i> 2	rio	28-18-24-31-64	
	<i>Pimelodus ortmanni</i>	reservatório	39	
	<i>Pimelodus</i> sp.	reservatório	39-24	
	<i>Pseudoplatystoma corruscans</i>	rio	63-24-64	

Anexo 3. Lista das referências utilizadas no capítulo 2.

1. AGOSTINHO, A. A. *Reprodução das fêmeas de Plecostomus commersonii (Valenciennes, 1840) (Osteichthyes, Loricariidae) e suas relações com fatores abióticos*. 1979. 76p. Dissertação (Mestrado em Zoologia) – Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Curitiba. 1979.
2. AGOSTINHO, K. D. G. da L. *et al.* *A ictiofauna do rio das Antas: distribuição e bionomia das espécies*. Maringá: CLICHETEC. 2010. 115 p.
3. AGUZZOLI, T. V. *Análise Comparada de Parâmetros Reprodutivos na História de Vida de Cyanocharax alburnus e Bryconamericus iheringii (Ostariophysi, Characidae) em Trechos Superiores do Rio dos Sinos, Rio Grande do Sul, Brasil*. 2009. Dissertação (Mestrado em Biologia Animal) – Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. 2009.
4. ANDRADE, V. X. L. de. *Ictiofauna da Represa Municipal de São José do Rio Preto, SP, rio Preto, afluente do rio Turvo, drenagem do rio Grande: Diversidade e Reprodução*. 2003. 53 f. Dissertação (Mestrado em Aqüicultura) – Centro de Aqüicultura, Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal. 2003.
5. AZEVEDO, M. A.; MALABARBA, L. R.; FIALHO, C. B.; SCHAEFER, S. A. Reproductive Biology of the Inseminating Glandulocaudine *Diapoma speculiferum* Cope (Teleostei: Characidae). *Copeia*, v. 2000, n. 4, p. 983-989, 2000.
6. AZEVEDO, M. A.; MALABARBA, L. R.; BURNS, J. R. Reproductive biology and development of gill glands in the inseminating characid, *Macropsobrycon uruguayanae* Eigenmann, 1915 (Cheirodontinae: Compsurini). *Neotropical Ichthyology*, v. 8, n. 1, p. 87-96, 2010.
7. Barbieri, M. C. *Alguns aspectos da reprodução de Geophagus brasiliensis (Quoy & Gaimard, 1824) na represa do Lobo, estado de São Paulo*. 1978. 97 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais: Ictiologia) – Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos. 1978.
8. BARBIERI, G. Dinâmica da reprodução do cascudo, *Rineloricaria latirostris* Boulenger (Siluriformes, Loricariidae) do rio Passa Cinco, Ipeúna, São Paulo. *Revista Brasileira de Zoologia*, Curitiba, v. 11, n. 4, p. 605-615, 1994.
9. BARBIERI, G. Dinâmica da reprodução e crescimento de *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) (Osteichthyes, Erythrinidae) da Represa do Monjolinho, São Carlos/SP. *Revista Brasileira de Zoologia*, Curitiba, v. 6, n. 2, p. 225-233, 1989.
10. BARBIERI, G.; SALLES, F. A.; CESTAROLLI, M. A.; TEIXEIRA-FILHO, A. R. Estratégias reprodutivas do dourado, *Salminus maxillosus* e do curimatá, *Prochilodus lineatus* no Rio Mogi Guaçu, Estado de São Paulo, com ênfase nos parâmetros matemáticos da dinâmica populacional. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, v. 26, n. 2, p.169-174, 2004.
11. BARBIERI, G.; VERANI, J.R.; BARBIERI, M.C. Análise do comportamento reprodutivo das espécies *Apareiodon affinis* (Steindachner, 1879), *Apareiodon ibitiensis* Campos, 1944 e *Parodon tortuosus* Eigenmann e Norris, 1900 do rio Passa Cinco, Ipeúna, SP. (Pisces, Parodontidae). In: SEMINÁRIO REGIONAL DE ECOLOGIA, 3., 1983, São Carlos. Anais... São Carlos: UFSCar, 1983. p. 189-199.
12. BARBOSA, J. M.; MORAES, M. N.; CAMPOS, E. C. Aspectos da estrutura populacional da madíuva *Pimelodus maculatus* Lacepédè, 1803 (Osteichthyes, Pimelodidae) na represa de Bariri, rio Tietê, Estado de São Paulo. *Bol. Inst. Pesca*, v. 15, p. 123-133, 1988.

13. BAZZOLI, N.; SATO, Y.; SANTOS, J.E. dos; CRUZ, A.M.G.; CANGUSSU, L.C.V.; PIMENTA, R.S.; RIBEIRO, V.M.A. 1997. Biologia reprodutiva de peixes forrageiros da represa de Três Marias, MG. *Resumos do XII Encontro Brasileiro de Ictiologia*. São Paulo. p.344.
14. BECKER, F. G., *Dinâmica de reprodução, alimentação e crescimento de três espécies de peixe-rei (Odontesthes), em lagoas costeiras do litoral norte do Rio Grande do Sul (Pisces, Atheriniformes)*. 1995. 149 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia) – Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. 1995.
15. BERVIAN, P. V. *Aspectos do Gerenciamento Flexível de Estoques Pesqueiros do Delta do Jacuí*. 2010. Dissertação (Mestrado em Biologia: Diversidade e Manejo de Vida Silvestre), Universidade do Vale do Rio dos Sinos, São Leopoldo. 2010.
16. BOSSEMEYER, I. Determinação da época da desova e Maturação do *Jundiá Rhamdia sapo*, baseado no IGS e em estudo morfocitológico das gônadas. *Ciência e Natura*, v. 2, p. 133-151, 1980.
17. BRAGA, F. M. DE S. Biologia Reprodutiva de *Plagioscion squamosissimus* (Teleostei, Sciaenidae) na Represa de Barra Bonita, rio Piracicaba (SP). *Rev. Unimar, Maringa*, v. 19, n. 2, p. 447-460, 1997.
18. BRAGA, F. M. S. Biologia e pesca de *Pimelodus maculatus* (Siluriformes, Pimelodidae) no reservatório de Volta Grande, rio Grande (MG-SP). *Acta Limnol. Bras.*, v.12, p.1-14, 2000.
19. BRAGA, F. M. S.; GOMIERO, L. M.; SOUZA, U. P. Aspectos da reprodução e alimentação de *Neoplecostomus microps* (Loricariidae, Neoplecostominae) na microbacia do Ribeirão Grande, serra da Mantiqueira oriental (Estado de São Paulo). *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, v. 30, n. 4, p. 455-463, 2008.
20. BRAUN, A. S.; LEWIS D. DOS S.; FONTOURA, N. F. Biologia reprodutiva de *Cheirodon ibicuihensis* (Eigenmann, 1915) na lagoa Fortaleza, Cidreira, Rio Grande do Sul, Brasil (Teleostei: Characidae: Cheirodontinae). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS. Sér. Zool.*, v. 13, n. 2, p. 159-166, 2000.
21. BRUSCHI JR, W.; PERET, A.C.; VERANI, J.R. & FIALHO, C.B. 1997. Reprodução de *Loricariichthys anus* (VALENCIENNES, 1840) da lagoa Emboaba, Osório, RS, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 57, n. 4, p. 677-685, 1997.
22. CAMPONOGARA, E. M.; SANTOS, A. B.; QUEROL, E. C. Descrição do ciclo reprodutivo do Dourado, *Salminus maxillosus* (Valenciennes 1949, Pisces, Characidae) na região do rio Uruguai Médio. *Hífen*, v. 17, p. 81 - 89, 1992.
23. Capítulo 1.
24. CAROLSFELD J, HARVEY B, ROSS C, BAER A. *Migratory fishes of South America*. Victoria, BC, Canada: World Fisheries Trust. 2003. 372 p.
25. CASIMIRO, A. C. R.; GARCIA, D. A. Z.; ALMEIDA, F. S. DE; ORSI, M. L. Reproductive Aspects of *Moenkhausia intermedia* Eigenmann, 1908 (Pisces, Characidae) in the Upper Paraná River Basin, Brazil. *Zoology*, v. 2011, p. 1-8, 2011.
26. COSTA, R. M. R.; MATEUS, L. A. F. Reproductive biology of pacu *Piaractus mesopotamicus* (Holmberg, 1887) (Teleostei: Characidae) in the Cuiabá River Basin, Mato Grosso, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, Porto Alegre, v. 7, n. 3, p. 447-458, 2009.
27. DEI TOS, C., BARBIERI, G.; AGOSTINHO, A. A.; GOMES, L. C.; SUZUKI, H. I. Ecology of *Pimelodus maculatus* (Siluriformes) in the Corumbá reservoir, Brazil. *Cybium*, v. 26, n. 4, p. 275–282, 2002.

28. FENERICH, N. A.; NARAHARA, M. Y.; GODINHO, H. M. Curva de crescimento e primeira maturação sexual do mandi, *Pimelodus maculatus* Lac., 1803 (Pisces, Siluroidei). *B. Inst. Pesca*, v. 4, p. 15-28, 1975.
29. FERRIZ, R. A.; BENTOS, C. A.; FERNANDEZ, E. M.; LOPEZ, G.R. Reproducción y dinámica poblacional de *Cheirodon interruptus* (Ostariophysi: Characidae) en el arroyo El Portugués, alta cuenca del río Samborombón, Argentina. *Latin American Journal of Aquatic Research*, v. 39, n.1, p. 151-160, 2011.
30. FRIES, L. de. *et al.* Em preparação.
31. GODINHO, H.M.; FERRI, S.; MEDEIROS, L.O.; BARKER, J.M.B. Morphological changes in the ovary of *Pimelodus maculatus* Lacépède, 1803 (Pisces, Siluroidei) related to the reproductive cycle. *Revista Brasileira de Biologia*, v. 34, p. 581-588, 1974..
32. GOMIERO, L. M.; GARUANA, L.; BRAGA, F. M. S. Reproduction of *Oligosarcus hepsetus* (Cuvier, 1829) (Characiformes) in the Serra do Mar State Park, São Paulo, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, v. 68, n. 1, p. 187-192, 2008.
33. GOMIERO, L. M.; BRAGA, F. M. S. Reproduction of Pirapitinga do Sul (*Brycon opalinus* Cuvier, 1819) in the Parque Estadual da Serra do Mar-Núcleo Santa Virgínia, São Paulo, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, v. 67, n. 3, p. 541-549, 2007.
34. GOMIERO, L. M.; BRAGA, F. M. S. Reproduction of species of the genus *Cichla* in a reservoir in southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, v. 64, n. 3B, p. 613-5624, 2004.
35. GOYENOLA, G.; IGLESIAS, C.; MAZZEO, N.; JEPPESEN, E. Analysis of the reproductive strategy of *Jenynsia multidentata* (Cyprinodontiformes, Anablepidae) with focus on sexual differences in growth, size, and abundance. *Hydrobiologia*, v. 673, p. 245-257, 2011.
36. HARTZ, S. M.; BRUSCHI JUNIOR, W.; FORMEHL, M. V. Idade e crescimento de *Gymnogeophagus lacustris* Reis & Malabarba, um Cichlidae endêmico da bacia hidrográfica do Rio Tramandaí, Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 15, n. 3, pp. 605-613, 1998.
37. HARTZ, S. M.; MARTINS, A. G.; PERET, A. C. Fecundidade de *Cyphocharax voga* (Hensel, 1869) na lagoa Emboaba, Rio Grande do Sul, Brasil. (Characiformes, Curimatidae). *Iheringia Serie Zoologia*, v. 76, p. 161-165, 1994.
38. HARTZ, S. M.; VILELLA, F. S; BARBIERI, G. Reproduction dynamics of *Oligosarcus jenynsii* (Characiformes, Characidae) in lake Caconde, Rio Grande do Sul, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, Curitiba, v. 57, n. 2, p. 295-303, 1997.
39. HARUMI, S. I. *Estratégias reprodutivas de peixes relacionadas ao sucesso na colonização em dois reservatórios do rio Iguçu, Pr, Brasil.* 1999. 97 f. Tese (Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais) – Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos. 1999.
40. HIRT, L. M.; FLORES, S.A. Desarrollo ovocitario y tipo de desove de *Acestrorhynchus pantaneiro* (Cypriniformes, Characidae), en un tramo del río Alto Paraná, Argentina. *Revista de Ictiología*, v. 7, n. especial, p. 67-74, 1999.
41. HIRT, L.M.; FLORES, S.A. & ARAYA, P.R. Reproduction and growth of *Pimelodus clarias maculatus* (Lac.1803) Pimelodidae, Pisces, in the Upper Paraná River, Argentina: Reservoir effect. *Acta Limnol. Bras.*, v. 17, n. 3, p. 301-315, 2005.
42. HOJO, R. E. S.; SANTOS, G. B.; BAZZOLI, N. Reproductive biology of *Moenkhausia intermedia* (Eigenmann) (Pisces, Characiformes) in Itumbiara Reservoir, Goiás, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 21, n. 3, p. 519–524, 2004.

43. LAGEMANN, Giovana I. *Biologia alimentar e reprodutiva de Pachyurus bonariensis Steindachner, 1879 (Perciformes, Sciaenidae) na fase pré-represamento do arroio Taquarembó, sul do Brasil*. 2009. 94 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Animal) – Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. 2009.
44. LAMPERT, V. R.; AZEVEDO, M. A.; FIALHO, B. Reproductive biology of *Bryconamericus iheringii* (Ostariophysi: Characidae) from rio Vacacaí, RS, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, v. 2, n. 4, 209-215, 2004.
45. LAMPERT, V. R.; AZEVEDO, M. A.; FIALHO, C. B. Reproductive biology of *Bryconamericus stramineus* Eigenmann, 1908 (Ostariophysi: Characidae) from the Rio Ibicuí, RS, Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, v. 50, n. 6, p. 995-1004, 2007.
46. MAI, A. C. G.; GARCIA, A. M.; VIEIRA, J. P.; MAI, MÔNICA, G.; Reproductive aspects of the one-sided livebearer *Jenynsia multidentata* (Jenyns, 1842) (Cyprinodontiformes) in the Patos Lagoon estuary, Brazil. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, v. 2, n. 1, p. 40-46, 2007.
47. MAIA, B. P. *et al.* Reproductive activity and recruitment of the yellow-mandi *Pimelodus maculatus* (Teleostei: Pimelodidae) in the Igarapava Reservoir, Grande River, Southeast Brazil. *Neotrop. ichthyol.*, v. 5, n. 2, p. 147-152, 2007.
48. MALABARBA, L. R.; BECKER, F. G.; PEREIRA, E. H. L.; SILVA, J. P. da. *Aspectos reprodutivos de Astyanax alburnus e Rineloricaria strigilata no rio Guaíba (RS)*. Relatório Técnico. RIOCELL S.A. Guaíba, 1996.
49. MARQUES, C. da S. *Estimativa de Período Reprodutivo e Tamanho de Primeira Maturação de Espécies Dominantes da Ictiofauna da Laguna dos Patos Através do Uso Exclusivo do Índice Gonadossomático*. 2007. 77 f. Dissertação (Mestrado em Zoologia) – Faculdade de Biociências, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. 2007.
50. MARQUES, C. da S.; BRAUN, A. S.; FONTOURA, N. F. Estimates of the size at first maturity from Gonadossomatic Index (IGS) data: *Oligosarcus jenynsii*, *Oligosarcus robustus*, *Hoplias malabaricus*, *Cyphocharax voga*, *Astyanax fasciatus* (Characiformes), *Parapimelodus nigribarbis*, *Pimelodus maculatus*, *Trachelyopterus lucenai*, *Hoplosternum littorale*, *Loricariichthys anus* (Siluriformes) and *Pachyurus bonariensis* (Perciformes) in Lago Guaíba and Laguna dos Patos, RS, Brazil. *Biociências*, v. 15, n. 2, p. 230 - 256, 2007.
51. MAZZONI, R.; CARAMASCHI, E.P.; FENERICH-VERANI, N. Reproductive biology of Characidiinae (Psteichthyes, Characidae) from the Ubatiba river, Maricá-RJ. *Brazilian Journal of Biology*, v. 62, n. 3, p. 487-494, 2002.
52. MELO, R. M. C.; FERREIRA, C. M.; LUZ, R. K.; SATO, Y.; RIZZO, E.; BAZZOL, N. Comparative oocyte morphology and fecundity of five characid species from São Francisco River basin, Brazil. *J. Appl. Ichthyol*, v. 27, n. 6, p. 1332–1336, 2011.
53. MORESCO, A.; BEMVENUTI, M de A. Biologia reprodutiva do peixe-rei *Odontesthes argentinensis* (Valenciennes) (Atherinopsidae) da região marinha costeira do sul do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 23, n. 4, p. 1168–1174, 2006.
54. NAKATANI, K.; AGOSTINHO, A.A.; BAUMGARTNER, G.; BIALETZKI, A.; SANCHES, P.V.; MAKRAKIS, M.C.; PAVANELLI, C.S. *Ovos e larvas de peixes de água doce: desenvolvimento e manual de identificação*. Maringá: EDUEM. 2001. 378p.
55. OLIVEIRA, C. L. C.; FIALHO, C. B.; MALABARBA, L. R. Período reprodutivo, desova e fecundidade de *Cheirodon ibicuihensis* Eigenmann, 1915 (Ostariophysi: Characidae) do arroio Ribeiro, Rio Grande do Sul, Brasil. *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia PUCRS, Série Zoologia*, Porto Alegre, v.15, n. 1, p. 3-14, 2002.

56. ROSA, G. DA; FRIES, L. DE; BECKER, F. G. Biologia populacional de *Ancistrus brevipinnis* (Loricariidae) em um rio serrano de Mata Atlântica. In: XVII CONGRESSO BRASILEIRO DE ZOOLOGIA, 2008, Curitiba. *Resumos do XVII Congresso Brasileiro de Zoologia*, 2008.
57. SANTOS, G. O.; FONTOURA, N. F. Dinâmica reprodutiva de *Geophagus brasiliensis* (Quoy e Gaimard, 1824) (Teleostei-Cichlidae), no açude de Águas Belas, Viamão, Rio Grande do Sul. *Pesquisa Agropecuária Gaúcha*, v. 6, n. 1, p. 131-144, 2000.
58. SANTOS, L. N.; GARCÍA-BERTHOU, E.; AGOSTINHO, A. A.; LATINI, J. D. Fish colonization of artificial reefs in a large Neotropical reservoir: material type and successional changes. *Ecological Applications*, v. 21, n. 1, p. 251–262, 2011.
59. SÁ-OLIVEIRA, J. C.; CHELLAPA, S. Fecundidade e tipo de desova do Tamuatá, *Hoplosternum littorale* Hancock (Osteichthyes, Siluriformes) no rio Curiaú, Macapá, Amapá. *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 19, n. 4, p.1053-1056, 2002.
60. SILVA, S. H.; MEURER, S.; FILHO, E. Z. Biologia alimentar e reprodutiva do peixe-cachorro (*Oligosarcus Jenynsii* Günther, 1864) na região do alto rio Uruguai, Brasil. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, v. 26, n. 2, p. 175-179, 2004.
61. SOUZA, J. E. de *et al.* Population structure and reproductive biology of *Cichla kelberi* (Perciformes, Cichlidae) in Lobo Reservoir, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, v. 6, n. 2, p. 201-210, 2008.
62. SUZUKI, H. I.; AGOSTINHO, A. A.; WINEMILLER, K. O. Relationship between oocyte morphology and reproductive strategy in loricariid catfishes of the Paraná River, Brazil. *Journal of Fish Biology*, v. 57, n. 3, p. 791-807, 2000.
63. VAZZOLER, A. E. A. *Biologia da reprodução de peixes Teleósteos: teoria e prática*. Maringá: Editora da Universidade Estadual de Maringá, 1996. 169 pp.
64. ZANIBONI FILHO, E. *et al.* *Catálogo ilustrado de peixes do alto rio Uruguai*. Florianópolis: Ed. Da UFSC: Trecel Energia, 2004. 128 p.



Anexo 4. Exemplos de: a) *Odontostoechus lethostigmus* (Ct = 74 mm); b) *Deuterodon stigmaturus* (Ct = 85,8 mm); c) *Hyphessobrycon luetkenii* (Ct = 55 mm); d) *Cyanocharax alburnus* (Ct= 54 mm); e) *Cyanocharax itaimbe* (Ct = 58 mm) coletados no rio Maquiné e afluentes durante o período de outubro de 2010 a setembro de 2011.



Anexo 5. Fotos: A) Ponto 1, lagoa dos Quadros; B) Ponto 2, rio Maquiné; C) Ponto 4, rio do Ouro.

A1



A2



B1



B2



Anexo 6. Fotos: A1) Ponto 3, rio Maquiné durante vazão baixa e A2) durante uma enxurrada. B1) Ponto 5, rio da Encantada durante vazão baixa e B2) durante uma enxurrada.