

Estrutura trófica

ANGELO ANTÔNIO AGOSTINHO
NORMA SEGATTI HAHN
LUIZ CARLOS GOMES
LUIS MAURÍCIO BINI

1. INTRODUÇÃO

O alimento tomado pelos peixes de uma comunidade permite reconhecer nela grupos tróficos distintos e inferir acerca de sua estrutura, grau de importância dos diferentes níveis tróficos e inter-relações entre seus componentes.

Uma das classificações mais antigas no que se refere à diversidade de itens ingeridos pelos peixes foi proposta por Nikolsky (1963), ao estabelecer três categorias de peixes, ou seja: (a) *monofágicos*, que consomem somente um tipo de alimento, (b) *estenofágicos*, mantidos a partir de um sortimento limitado de tipos de alimento, e (c) *eurifágicos*, que possuem dieta mista. Já Marlier (1967), estudando a comunidade de peixes do lago Redondo - AM, levou em conta também os tipos de fontes alimentares explorados pelos peixes.

Em corpos de águas tropicais, apesar de existirem grupos tróficos especializados e muitas espécies possuem considerável

Vazzoler, A.E.A.M.; Agostinho, A.A. & Hahn, N.S. *A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos* © Editora da Universidade Estadual de Maringá, 1997.

adaptação anatômica do trato alimentar, a maioria delas mostra grande plasticidade em suas dietas (Welcomme, 1979; Lowe-McConnell, 1987). Essa plasticidade pode ser evidenciada pelas variações espaciais, sazonais e ontogenéticas na composição da dieta, relacionadas à qualidade e quantidade do alimento disponível e/ou a mudanças morfométricas e comportamentais da própria espécie.

A despeito da ampla variação observada na dieta da maioria das espécies de peixes na planície de inundação do alto rio Paraná, a presença de itens predominantes em seus conteúdos gástricos permite, com uma aproximação razoável, identificar os nichos tróficos ocupados por elas (vide Cap. II.5).

Neste capítulo, a comunidade de peixes dessa região é analisada quanto à sua estrutura trófica, com ênfase nas variações entre os distintos ambientes e em suas relações com o regime de cheias.

2. CARACTERIZAÇÃO DOS GRUPOS TRÓFICOS

Os peixes são agrupados em oito categorias tróficas distintas, conforme o tipo de alimento predominante. Os critérios considerados no agrupamento das espécies, conforme as categorias tróficas, são apresentados na tabela 1. A origem dos recursos alimentares pode ser classificada como (a) essencialmente aquática - planctófagas, bentófagas e piscívoras; (b) essencialmente terrestre ou ecotonal - herbívoras; e (c) terrestre e aquática - insetívoras, iliófagas, detritívoras e onívoras. Em regiões com amplas áreas alagáveis, como a aqui analisada, essa última categoria tem uma relação mais direta com os recursos alimentares terrestres que com os aquáticos, embora o grau dessa relação apresente elevada sazonalidade.

2.1. COMPOSIÇÃO EM NÚMERO DE ESPÉCIES

São analisadas 90 espécies de peixes, cuja distribuição por grupo trófico, tipo de ambiente e período considerado é apresentada na tabela 2. Do total de espécies registradas durante todo o período e em toda a planície de inundação, as piscívoras constituem-se no grupo mais diverso, contribuindo com 26,7%, sendo seguidas pelas insetívoras (18,9%), detritívoras e onívoras, ambas representando 8,9%.

Tabela 1. Categorias tróficas consideradas para o agrupamento das espécies de peixes da planície de inundação do alto rio Paraná.

| CATEGORIA | CÓDIGO | DESCRIÇÃO |
|--------------|--------|--|
| Herbívoras | HERB | peixes que se alimentam essencialmente de vegetais superiores, como folhas, sementes e frutos de plantas aquáticas e terrestres, além de algas filamentosas. |
| Planctófagas | PLAN | peixes que consomem essencialmente fito e zooplâncton, por filtração. |
| Insetívoras | INSE | peixes que se alimentam de insetos aquáticos e terrestres em diferentes fases de desenvolvimento. |
| Iliófagas | ILIO | peixes que exploram o fundo ou o perífiton, ingerindo grandes quantidades de sedimento finamente particulado, juntamente com microorganismos e algas unicelulares. |
| Detritívoras | DETR | peixes que exploram o fundo, ingerindo detrito pouco part+iculado, associado a restos e excrementos de invertebrados. |
| Bentófagas | BENT | peixes que exploram o fundo, selecionando os organismos da fauna bentônica. |
| Piscívoras | PISC | peixes que se alimentam predominantemente de outros peixes incluindo espécies forrageiras e formas jovens de outras espécies. |
| Onívoras | ONIV | peixes que consomem indistintamente itens de origem vegetal e animal, desde invertebrados até peixes. |

Obs. :Algumas espécies não tiveram seu hábito alimentar definido, em vista do pequeno número de estômagos com alimento disponíveis para esta análise, ficando, portanto, na categoria **Não Identificadas (NIND)**.

A dinâmica desse ambiente, evidenciada pela diversidade estrutural do seu componente abiótico e pelas complexas inter-relações bióticas, que têm como função de força principal o ciclo hidrológico, está, por certo, relacionada à diversidade de espécies nessas categorias tróficas.

Piscívoras e insetívoras constituem os grupos mais diversificados, em todos os tipos de ambientes considerados (Tab.2). Todos os grupos mostraram, por outro lado, maior riqueza de espécies em ambientes lóticos (rios) em relação aos lênticos (lagoas), constituindo

exceção as bentófagas, com um número de espécies levemente maior nas lagoas, e planctófaga, com apenas uma espécie.

Tabela 2. Número de espécies de peixes por categoria trófica, tipo de ambiente e período de amostragem considerados (L = lagoas; C = canais; R = rios).

| CATEGORIAS | LAGOAS | | | | CANAIS | | | | RIOS | | | | TOTAL | | |
|--------------|--------|-------|-------|-------|--------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|----|----|
| | 86/87 | 87/88 | 92/93 | 93/94 | 86/87 | 87/88 | 92/93 | 93/94 | 86/87 | 87/88 | 92/93 | 93/94 | L | C | R |
| HERBÍVORAS | 6 | 5 | 4 | 5 | 7 | 6 | 4 | 6 | 4 | 7 | 7 | 5 | 6 | 7 | 7 |
| PLANCTÓFAGA | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| INSETÍVORAS | 11 | 9 | 7 | 9 | 9 | 13 | 8 | 10 | 11 | 10 | 12 | 9 | 13 | 16 | 17 |
| ILIÓFAGAS | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 5 | 4 | 4 | 5 | 4 | 5 | 5 | 4 | 5 | 5 |
| DETRITÍVORAS | 3 | 5 | 3 | 2 | 5 | 5 | 5 | 5 | 7 | 5 | 6 | 6 | 5 | 5 | 8 |
| BENTÓFAGAS | 6 | 6 | 8 | 6 | 5 | 4 | 6 | 5 | 5 | 6 | 6 | 5 | 9 | 7 | 7 |
| PISCÍVORAS | 15 | 12 | 16 | 12 | 14 | 16 | 14 | 12 | 18 | 18 | 22 | 18 | 18 | 16 | 24 |
| ONÍVORAS | 5 | 5 | 4 | 6 | 5 | 6 | 5 | 5 | 7 | 7 | 6 | 6 | 6 | 6 | 8 |
| NÃO IDENTIF. | 2 | 5 | 4 | 3 | 4 | 2 | 1 | 1 | 5 | 4 | 7 | 7 | 8 | 5 | 11 |
| TOTAL | 53 | 52 | 51 | 48 | 54 | 58 | 48 | 49 | 63 | 62 | 72 | 62 | 70 | 68 | 88 |

Entre as diferentes categorias, algumas espécies são comuns a todos os ambientes, durante todos os anos, embora com diferenças marcantes nas densidades (ver adiante). Essa ocorrência é particularmente evidente entre as onívoras (71% das espécies) e piscívoras (50%). A flexibilidade na dieta das onívoras e a estratificação espacial entre os jovens e adultos dos grandes piscívoros devem contribuir para a extensiva ocorrência desses grupos tróficos.

O número de espécies em cada categoria trófica não apresenta um padrão de variação anual claro, embora o regime de cheias do rio Paraná tenha sido amplamente distinto entre os anos considerados. Isso se deve ao significado limitado que esse número representa em razão dos processos de substituição de espécies dentro de cada categoria.

2.2. COMPOSIÇÃO EM ESPÉCIES

A composição em espécies das diferentes categorias tróficas é apresentada nas tabelas 3 - 10, onde constam, também, informações específicas de comprimento padrão máximo registrado para as espécies da planície, habitat predominante, item predominante no conteúdo gástrico, características morfológicas₂ mais relevantes e captura por unidade de esforço (n_0 e kg por 1.000m² de rede/24 h).

Entre as **herbívoras**, destacam-se, pela maior densidade relativa, as piavas *Schizodon borelli* e *S. altoparanae* (Tab.3). Exceto a primeira, abundante nos diferentes ambientes, as demais espécies mostram maiores capturas naqueles com características lóticis. São, em geral, espécies de médio porte com especializações marcantes na dentição. Das espécies registradas, o pacu *Piaractus mesopotamicus* é a que alcança maior porte.

Tabela 3. Principais características das espécies HERBÍVORAS da planície de inundação do alto rio Paraná e abundância específica.

| ESPÉCIE | LS _{max} (cm) | Habitat principal | Item predominante | Característica morfológica | CPUE (no.) | CPUE (kg) |
|-----------------------|---------------------------|----------------------|--------------------------------------|--|---------------|--------------|
| <i>A. schubarti</i> | 9,1 | rios | vegetais sup., algas filamentosas | dentess incisiviformes cuspidadoss | 0,33 | 0 |
| <i>L. lacustris</i> | 19,8 | lagoas | vegetais superiores | dentess incisiviformes | 3,38 | 0,25 |
| <i>M. levis</i> | 24,2 | canais, rios | vegetais superiores | dentess molariformes | 0,05 | 0,02 |
| <i>S. altoparanae</i> | 25,4 | lagoas, rios | vegetais sup., algas filament. | dentess incisiviformes cuspidadoss | 5,01 | 0,40 |
| <i>S. borelli</i> | 27,9 | lagoas | vegetais superiores | dentess incisiviformes cuspidadoss | 20,78 | 3,48 |
| <i>S. nasutus</i> | 25,5 | canais | vegetais superiores | dentess incisiviformes cuspidadoss | 0,12 | 0,01 |

A categoria **planctófaga** é constituída apenas pela sardela *Hypophthalmus edentatus* (Tab.4), embora outros peixes também utilizem organismos do plâncton como recurso alimentar acessório na fase adulta e, principalmente, nas fases iniciais do desenvolvimento. A sardela é um siluriforme de médio porte, e é registrada principalmente em lagoas e canais onde o desenvolvimento do zooplâncton é maior. Pode ser considerada uma das espécies mais especializadas nesses ambientes, utilizando-se de seu aparelho branquial dotado de longos e numerosos rastros para a retenção dos microorganismos.

Essa espécie, antes confinada aos segmentos do rio Paraná a jusante de Sete Quedas, proliferou de maneira fantástica no reservatório

de Itaipu e dispersou-se para os trechos a montante após a formação desse reservatório (Agostinho *et al.*, 1994). Na planície de inundação do alto rio Paraná ela é ainda pouco expressiva nas capturas. Em ambientes desse tipo, a importância do fitoplâncton é relativamente baixa, dando lugar a uma alta produção de macrófitas (Bonetto *et al.*, 1969; Bayley, 1980).

Tabela 4. Principais características da espécie PLANCTÓFAGA da planície de inundação do alto rio Paraná e abundância específica.

| ESPÉCIE | $L_{s_{max}}$ (cm) | Habitat principal | Item predominante | Característica morfológica | CPUE | CPUE (kg) |
|--------------------|-----------------------|----------------------|----------------------|--|------|--------------|
| <i>H.edentatus</i> | 43,0 | lagoas, canais | Cladocera | rastrros branquiais longos e numerosos | 1,93 | 0,50 |

Em geral, as **insetívoras** compreendem indivíduos de pequeno porte e com grande relevância como forrageiras para a maioria das piscívoras (Tab.5). Dentre estas, a surumanha *Auchenipterus nuchalis* constitui-se na principal espécie, sendo abundante em todos os ambientes considerados, mas principalmente nas lagoas. Essa espécie tem nos efemerópteros adultos, que toma na superfície, seu principal recurso alimentar.

A segunda espécie numericamente mais abundante é o tambuí *Astyanax bimaculatus*, particularmente abundante nos remansos dos rios, nos dois últimos anos (92-94).

O dentado *Roeboides paranensis*, terceira espécie mais abundante nessa categoria, tem especializações para arrancar escamas de outras espécies (dentes exteriorizados), das quais se alimentam (Sazima & Machado, 1982). A frequência de exemplares dessa espécie com escamas no conteúdo gástrico, durante o período, é, no entanto, inferior à daqueles com insetos. A posição da boca, quando mais dorsal ou mais ventral, pode indicar utilização de insetos terrestres ou aquáticos na dieta, embora, nesse particular, não seja encontrado um padrão nítido entre as espécies estudadas.

As espécies **iliófagas** são representadas na planície de inundação principalmente por *Prochilodus lineatus*, espécie que atinge o maior comprimento nessa categoria. É registrada em todos os ambientes, porém os jovens são mais abundantes nas lagoas (Agostinho *et al.*, 1993; Gomes, 1994).

Tabela 5. Principais características das espécies INSETÍVORAS da planície de inundação do alto rio Paraná e abundância específica.

| ESPÉCIE | Ls _{max} (cm) | Habitat principal | Item predominante | Característica morfológica | CPUE (no.) | CPUE (kg) |
|-----------------------|---------------------------|----------------------|---|---|---------------|--------------|
| <i>A. bimaculatus</i> | 11,5 | lagoas | Chironomidae | boca ant., dentes incisiviformes cuspidados | 8,76 | 0,09 |
| <i>A. nuchalis</i> | 24,6 | lagoas | Ephemeroptera | boca anterior e ampla, placa dentífera estreita | 7,98 | 0,49 |
| <i>B. orbignyana</i> | 38,9 | rios | Coleoptera, Hemiptera | boca ampla anterior, dentes cônicos | 1,35 | 0,27 |
| <i>C. haroldoi</i> | 16,7 | canais, rios | * | boca ampla, mandíbula prognata, placa dentífera estreita, dente canino depressivo | 0,09 | - |
| <i>C. britiskii</i> | 14,3 | lagoas | * | boca ampla, mandíbula prognata, placa dentífera estreita, dente canino depressivo | 0,31 | 0,01 |
| <i>E. trilineata</i> | 20,1 | rios | Chironomidae | boca pequena anterior | 0,12 | - |
| <i>E. virescens</i> | 34,0 | lagoas, rios | Chironomidae | boca pequena anterior | 0,07 | - |
| <i>G. carapo</i> | 32,9 | lagoas | Hemiptera | boca ampla, mandíbula prognata com dentes | 1,49 | 0,19 |
| <i>L. elongatus</i> | 43,8 | rios | Chironomidae | boca subinferior, dentes incisiviformes desenvolvidos | 0,78 | 0,25 |
| <i>L. vittatus</i> | 20,6 | canais, rios | * | boca pequena anterior, dentes incisiviformes desenvolvidos | 0,13 | 0,01 |
| <i>M. intermedia</i> | 7,6 | lagoas | Cladocera, Ephemeroptera | boca pequena anterior, dentes cuspidados | 0,25 | - |
| <i>P. gracilis</i> | 13,7 | lagoas, canais | Chironomidae | boca ampla anterior, placas dentíferas | 0,11 | - |
| <i>R. paranensis</i> | 9,3 | todos | Cladocera, Copepoda, Chironomidae | mandíbula prognata, dentes internos e exteriorizados | 2,85 | 0,02 |
| <i>R. rostratus</i> | 87,3 | todos | Chironomidae | boca pequena anterior, formando um rostro | 0,97 | 0,31 |

* insuficiência de dados ou ausência de dominância

As espécies de peixes iliófagos o trato alimentar altamente adaptado ao tipo de dieta, evidenciado particularmente pela presença de moela e intestino longo e enovelado, requisito necessário a um melhor aproveitamento de alimentos de difícil digestão e baixo valor nutritivo. Gneri & Angelescu (1951) atribuem à ação dessa categoria trófica um importante papel na aceleração da reciclagem de nutrientes e no incremento da produtividade dos ambientes em que ocorrem, visto que atuam na fase de pré-mineralização da matéria orgânica e fornecem às bactérias um substrato mais facilmente decomponível.

Tabela 6. Principais características das espécies ILIÓFAGAS da planície de inundação do alto rio Paraná e abundância específica.

| ESPÉCIE | L _S _{max} (cm) | Habitat principal | Item predominante | Característica morfológica | CPUE (no.) | CPUE (kg) |
|---------------------|---------------------------------------|----------------------|------------------------------|--|---------------|--------------|
| <i>A. affinis</i> | 12,5 | rios | sedimento, detrito, algas | boca em forma de pá, moela, intest. Longo | 0,18 | - |
| <i>C. modesta</i> | 17,0 | lagoas | sedimento, algas, detrito | ausência de dentes, moela, intest. Longo | 3,99 | 0,15 |
| <i>C. nagelii</i> | 16,5 | lagoas, canais | sedimento, algas, detrito | ausência de dentes, moela, intest. Longo | 7,94 | 0,24 |
| <i>P. lineatus</i> | 45,50 | todos | sedimento, detrito | lábios protráteis, moela, intest. Longo | 62,70 | 12,12 |
| <i>S. insculpta</i> | 13,4 | todos | sedimento, algas, detrito | ausência de dentes, moela, intest. Longo | 13,71 | 0,22 |

Dentre as **detritívoras** (Tab. 7), *Loricariichthys platymetopon* é a espécie mais abundante, sendo registrada principalmente em ambientes lênticos e semilóticos. A morfologia de sua boca ventral, com lábios muito desenvolvidos e móveis (Fugi & Hahn, 1991), pressupõe alimentação por sucção, aspirando detrito recentemente depositado sobre o sedimento. Esse comportamento de sugar detrito formando um ducto membranoso com os lábios foi observado em aquário para essa espécie (K.O.Winemiller, com. pess.). Isso também é válido para os demais Loricariidae registrados na planície. Nessa subfamília, *Loricaria prolixa*, uma espécie rara e capturada principalmente em rios, atinge os maiores tamanhos. Com relação à morfologia trófica, essa categoria é composta por espécies que apresentam o intestino estreito, longo e enrolado, sendo que em *Megalancistrus aculeatus* e *Rhinelepis aspera* o comprimento do

intestino é muitas vezes superior ao comprimento do corpo. Assim como as iliófagas, o papel dessas espécies no ambiente é muito importante.

Tabela 7. Principais características das espécies DETRITÍVORAS da planície de inundação do alto rio Paraná e abundância específica.

| ESPÉCIE | L _{Smax} (cm) | Habitat principal | Item predominante | Característica morfológica | CPUE (no.) | CPUE (kg) |
|------------------------------|---------------------------|----------------------|---|---|---------------|--------------|
| <i>Hypostomus</i> sp | 31,5 | canais | detrito, sedimento | boca inferior sugadora, estômago definido, intestino longo | 6,42 | 0,48 |
| <i>Loricaria</i> sp | 43,0 | canais | detrito, sedimento | boca inferior sugadora, sem estôm. Definido, intest. Longo | 2,47 | 0,11 |
| <i>L. prolixa</i> | 46,5 | rios | detrito, sedimento | boca inferior sugadora, sem estôm. Definido, intest. Longo | 0,01 | 0,02 |
| <i>Loricariichthys</i> sp | 23,3 | lagoas | detrito, sedimento, larvas de insetos | boca inferior sugadora, sem estôm. Definido, intest. Longo | 0,16 | 0,01 |
| <i>L. platymetopon</i> | 33,6 | lagoas, canais | detrito, sedimento, larvas de insetos | boca inferior sugadora, sem estôm. Definido, intest. Longo | 74,49 | 5,21 |
| <i>M. aculeatus</i> | 46,5 | canais | detrito, sedimento | boca inferior sugadora, sem estôm. Definido, intest. Muito longo | 0,68 | 0,18 |
| <i>R. aspera</i> | 37,0 | rios | detrito, sedimento | boca inferior sugadora, sem estôm. Definido, intest. Muito longo | 0,32 | 0,27 |

Na categoria **bentófaga** (Tab.8) destacam-se o armadinho *Trachydoras paraguayensis*, o mandi-beiçudo *Iheringichthys labrosus* e o caboja *Hoplosternum littorale*. Apresentam, em geral, pequeno porte e possuem boca ventral com adaptações labiais para a captura do alimento.

As duas primeiras espécies apresentam olhos relativamente grandes, sugerindo uma detecção visual do alimento. O armadinho e o mandi são mais abundantes em ambientes semilóticos (canais) e lóticos, enquanto o caboja ocorre essencialmente nos lênticos.

Tabela 8. Principais características das espécies BENTÓFAGAS da planície de inundação do alto rio Paraná e abundância específica.

| ESPÉCIE | L _S _{max} (cm) | Habitat principal | Item predominante | Característica morfológica | CPUE (no.) | CPUE (kg) |
|------------------------|---------------------------------------|----------------------|---|---|---------------|--------------|
| <i>C.callichthys</i> | 19,3 | lagoas | Microcrustáceos, lavas de insetos, detrito | boca subinferior., lábios desenvolvidos, sem dentes | 0,21 | 0,03 |
| <i>H.littorale</i> | 19,4 | lagoas | Microcrustáceos, larvas de insetos, detrito | boca subinferior, lábios desenvolvidos, sem dentes | 14,44 | 1,14 |
| <i>I.labrosus</i> | 26,8 | todos | larvas de insetos, invertebrados aquáticos | lábios desenvolvidos, dentes faríngeos, placas dentíferas | 11,69 | 0,68 |
| <i>S.pappaterra</i> | 17,7 | todos | * | boca protrátil, lábios desenvolvidos, dentes pequenos | 1,23 | 0,10 |
| <i>T.paraguayensis</i> | 11,5 | canais, rios | microcrustáceos, invertebrados aquáticos, detrito | boca subinferior., lábios desenvolvidos., apenas dentes faríngeos | 16,01 | 0,32 |

* insuficiência de dados ou ausência de dominância

As **piscívoras** superam os demais grupos no tocante ao número de espécies, totalizando 24. Na tabela 9, entretanto, são apresentados dados de apenas 18 espécies. Dentre elas, encontram-se os maiores siluriformes (o pintado *Pseudoplatystoma corruscans*, o barbado *Pinirampus pirinampu*, a jurupoca *Hemisorubim platyrhynchos*) e caraciformes (o dourado *Salminus maxillosus*, o dourado-cachorro *Rhaphiodon vulpinus*), todos reofilicos, mas que se utilizam das lagoas e canais da planície de inundação para o desenvolvimento inicial ou nelas penetram, quando adultos, para se alimentar.

As espécies mais abundantes nas capturas foram, no entanto, as de menor porte, como a piranha *Serrasalmus marginatus* e o peixe-cachorro *Acestrorhynchus lacustris*. A primeira é abundante em todos os ambientes e a segunda particularmente nas lagoas.

Tabela 9. Principais características das espécies PISCÍVORAS da planície de inundação do alto rio Paraná e abundância específica.

| ESPÉCIE | Ls _{max} (cm) | Habitat principal | Item predominante | Característica morfológica | CPUE (n ^o .) | CPUE (kg) |
|-------------------------|---------------------------|------------------------|---|---|----------------------------|--------------|
| <i>A.brevifilis</i> | 44,8 | rios | * | boca ampla, placas dentíferas | 0,10 | 0,06 |
| <i>A.lacustris</i> | 22,8 | lagoas | <i>A.bimaculatus</i> , <i>M.intermedia</i> , <i>S.</i> <i>insculpta</i> | boca ampla, dentes caninos desenvolvidos | 20,39 | 0,83 |
| <i>A.ucayalensis</i> | 30,5 | lagoas, rios | <i>Astyanax</i> sp, crustáceo decapoda | boca ampla, placas dentíferas | 1,25 | 0,12 |
| <i>A.valenciennesi</i> | 33,2 | rios | <i>Astyanax</i> sp, crustáceo decapoda | boca ampla, placas dentíferas | 0,25 | 0,06 |
| <i>C.jeninskyi</i> | 23,4 | todos | * | boca assimétrica ampla | 0,25 | 0,04 |
| <i>G.knerii</i> | 21,0 | rios | <i>Astyanax</i> sp, <i>R.vulpinus</i> | boca ampla, dentes caninos desenv. | 0,28 | 0,02 |
| <i>H.malabaricus</i> | 30,8 | todos | <i>H.malabaricus</i> , <i>P.</i> <i>lineatus</i> | boca ampla, dentes desenvolvidos | 14,88 | 3,77 |
| <i>H.platyrrhynchus</i> | 51,4 | todos | <i>S. insculpta</i> | boca ampla, placas dentíferas | 4,21 | 1,14 |
| <i>M.platanus</i> | 40,0 | rios | * | boca ampla, placas dentíferas | 0,06 | 0,02 |
| <i>P.corruscans</i> | 136,0 | todos | <i>G.carapo</i> , <i>H.litoralle</i> | boca ampla, placas dentíferas | 2,97 | 3,64 |
| <i>P.pirinampu</i> | 67,7 | semilêntico, lótico | Anostomidae | boca ampla, placas dentíferas | 0,83 | 1,08 |
| <i>P.squamosissimus</i> | 45,0 | todos | <i>P. gracilis</i> , <i>P.</i> <i>lineatus</i> | boca prostrátil, dentes desenvolvidos | 7,18 | 2,28 |
| <i>R.vulpinus</i> | 65,7 | todos | <i>P. lineatus</i> | caninos muito desenv. e preenseis, boca ampla | 10,50 | 3,95 |
| <i>Rhamdia sp</i> | 34,1 | lagoas, canais | * | boca ampla, placas dentíferas | 0,18 | 0,02 |
| <i>S.lima</i> | 46,4 | todos | <i>A.bimaculatus</i> , <i>S.</i> <i>altoparanae</i> , <i>P.</i> <i>gracilis</i> , crustáceo decapoda | boca ampla, placas dentíferas | 0,90 | 0,29 |
| <i>S.marginatus</i> | 21,2 | todos | nadadeiras e musc. de peixes | dentes cortantes, tricuspidados | 47,22 | 2,11 |
| <i>S.maxillosus</i> | 75,5 | canais, rios | <i>M.intermedia</i> , <i>P.</i> <i>lineatus</i> , <i>S.</i> <i>altoparanae</i> , <i>I.</i> <i>platymetopon</i> , | boca ampla, dentes desenvolvidos | 1,99 | 1,53 |
| <i>S.spilopleura</i> | 25,7 | lagoas, canais | nadadeiras e musc. de peixes | dentes cortantes tricuspidados | 25,24 | 3,65 |

*insuficiência de dados ou ausência de informação

A ampla fenda bucal e os dentes (caraciformes e perciformes) ou placas dentígeras desenvolvidas (siluriformes) são características marcantes de peixes piscívoros.

Entre as **onívoras**, o mandi *Pimelodus maculatus* é a espécie mais abundante, ocorrendo em todo o sistema, mas principalmente nos lânticos (Tab.10).

Tabela 10. Principais características das espécies ONÍVORAS da planície de inundação do alto rio Paraná e abundância específica.

| ESPÉCIE | L _{S_{max}} (cm) | Habitat principal | Item predominante | Característica morfológica | CPUE (no.) | CPUE (kg) |
|-----------------------------|--------------------------------------|----------------------|--|--|---------------|--------------|
| <i>L.friderici</i> | 30,6 | rios | veg. superiores, insetos, peixes | dentes incisiviformes desenvolvidos | 6,53 | 0,86 |
| <i>L.obtusidens</i> | 39,4 | lagoas, rios | veg. superiores, insetos | dentes incisiviformes desenvolvidos | 9,56 | 1,01 |
| <i>L.octofasciatus</i> | 18,6 | rios(rara) | invert. aquáticos, veg. superiores | dentes incisiviformes desenvolvidos | 0,10 | - |
| <i>P.galeatus</i> | 18,0 | lagoas, rios | insetos terrestres, veg. superiores | boca prognata | 14,75 | 1,25 |
| <i>P.granulosus</i> | 54,30 | rios | veg. superiores, moluscos | boca ampla subinf., intest.relativa/e longo | 1,67 | 1,12 |
| <i>P.maculatus</i> | 28,2 | lagoas, canais | peixes, invert. aquáticos, veg. superior | boca ampla ant., placas dentígeras | 14,66 | 1,60 |
| <i>P. mesopotamicus</i> | 41,2 | lagoas | veg. superiores, insetos | boca anterior, dentes molariformes | 0,66 | 0,37 |
| <i>P.ornatus</i> | 27,5 | todos (rara) | invert. aquáticos | boca ampla ant., placas dentígeras | 0,07 | 0,02 |

A esta espécie seguem-se os anostomídeos *Leporinus obtusidens* e *L. friderici*; a primeira ocorre em todos os ambientes, porém é mais abundante nas lagoas e rios, e a segunda nos rios. São, de modo geral, peixes de médio a grande porte, sendo que o armado *Pterodoras granulosus*, uma espécie que dispersou em direção ao alto rio Paraná a partir do reservatório de Itaipu, atinge os maiores comprimentos. *Parauchenipterus galeatus*, um auchenipterídeo de pequeno porte, que

foi uma espécie rara nos dois primeiros anos de estudos, atingiu valores elevados de captura nos demais períodos. Com relação às características morfológicas ligadas ao hábito alimentar, são pouco especializadas, encontrando-se entre elas os mais variados padrões.

3. BIOMASSA DAS CATEGORIAS TRÓFICAS

As variações na densidade relativa das diferentes categorias tróficas conforme a fase do ciclo hidrológico, tipo de ambiente e entre os períodos de 1986-87, 1987-88, 1992-93 e 1993-94, que apresentaram regimes hidrológicos distintos (Tab. 11), são avaliadas pela biomassa (kg 1.000m² de rede/24h).

As análises, de modo geral, evidenciam um predomínio de peixes piscívoros e iliófagos na área de estudo, embora verifiquem-se alterações na proporção dessas e das demais categorias de acordo com o tipo de ambiente e ano considerado (Fig.1).

A elevada participação dos peixes piscívoros na ictiofauna dessa região é um fato esperado, visto que a área se constitui em importante criadouro natural, apresentando, portanto, alta densidade de formas jovens de várias espécies que lhes servem de alimento (vide Cap.II.9). Além disso, as planícies alagadas apresentam elevada disponibilidade de alimento e abrigo para pequenos peixes (espécies forrageiras) de outros grupos tróficos, especialmente detritívoras e bentófagas (Fig.1).

Já a expressiva participação das iliófagas se deve ao fato de essa região estar sujeita a oscilações sazonais do nível de água, incorporando ao ambiente aquático amplas áreas vegetadas que fornecem substrato para o desenvolvimento de um rico perifiton, aumentando o teor orgânico do fundo e favorecendo o desenvolvimento da microflórula pela liberação de nutrientes, resultando elevada disponibilidade de alimento. Bowen (1983) relata também a alta biomassa de peixes dessa categoria, pertencentes principalmente às famílias Prochilodontidae e Curimatidae, nos maiores sistemas de rios da América do Sul, atribuindo o fato à alta disponibilidade alimentar. Goulding *et al.* (1988), estudando as comunidades de peixes do baixo rio Negro, registraram igualmente uma participação elevada de iliófagas, principalmente de duas espécies da família Prochilodontidae.

A contribuição dos peixes iliófagos e piscívoros é uma característica fundamental na diferenciação das comunidades de peixes

de águas tropicais e temperadas. Lowe-McConnell (1987) e Welcomme (1979) relatam que os piscívoros, em águas tropicais, além de sua elevada densidade, apresentam também grande diversidade específica.

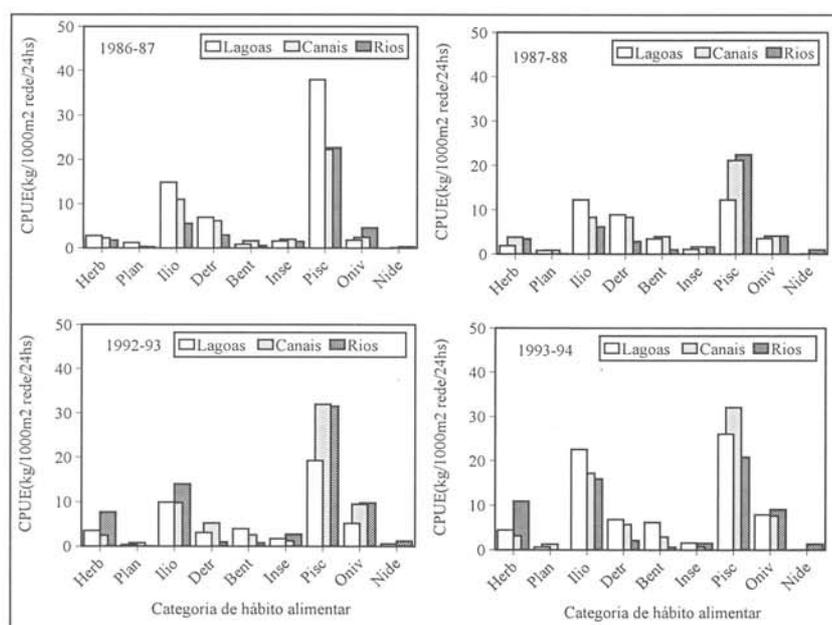


Figura 1. Proporção entre as diferentes categorias tróficas nas assembléias de peixes dos principais tipos de ambientes da planície do alto rio Paraná.

O Índice Hidrométrico (Ihi), utilizado nas análises da variação temporal nas capturas, é considerado como a área abaixo do hidrográfico anual (períodos de outubro a setembro), dado em milímetros quadrados, considerando-se uma escala padronizada (Valderrama Barco & Petre Jr., 1994) e levando-se em conta apenas os níveis acima do limiar crítico de cheias (transbordamento do rio na ilha de Porto Rico) (Veríssimo, 1994) (Tab. 11).

As piscívoras apresentam tendência de maior biomassa em todos os ambientes e períodos anuais considerados, sendo esse fato mais acentuado no ano de ausência de cheia (1986-87), nas lagoas. A participação das piscívoras na biomassa total capturada nas lagoas supera aquelas dos demais ambientes, apenas nesse ano. No entanto, no ano subsequente, a participação dessa categoria apresentou uma queda

acentuada (38,0 para 12,3kg/1000m² rede/24h). Agostinho & Zalewski (1995) atribuem essa queda à maior eficiência da pesca de grandes predadores nas confluências de lagoas e canais em anos de seca. Welcomme (1979) comenta que a abundância relativa de predadores piscívoros tende a aumentar na estação seca em razão da alta taxa de forragem. Lowe-McConnell (1964) e Bonetto *et al.* (1969) também notaram a abundância de piscívoros e a ausência de pequenos peixes em planícies alagáveis dos rios Rupununi (Guianas) e Paraná, respectivamente. Por outro lado, Kushlan, citado por Welcomme (1979), relata que cheias prolongadas e estáveis nos charcos de Everglade também produziram um aumento de espécies piscívoras, devido à migração de predadores de grande porte que não toleram condições extremas de alagamento. Ressalta-se, também, que a elevada representatividade na biomassa de predadores no primeiro ano, nas lagoas, deve-se, em grande parte, à alta frequência da piranha *Serrasalmus spilopleura*, espécie de médio porte que teve seu estoque bastante reduzido no ano de cheias normais, sugerindo redução no sucesso reprodutivo em anos de ausência de cheia. A redução nas capturas dessa espécie, entretanto, continuou nos demais anos analisados, ao contrário de sua congênere de porte menor *S.marginatus*, que se dispersou na região após a formação do reservatório de Itaipu (vide Cap. II.4). Nos ambientes lóticos, o pintado *P. corruscans* e o dourado *S. maxillosus*, espécies caracteristicamente reofilicas, são responsáveis pela elevada contribuição na biomassa dessa categoria trófica.

Tabela 11. Valores dos Índices Hidrométricos (I_{hi}), calculados a partir do nível crítico de inundação (Veríssimo, 1994) - Dados fluviométricos cedidos pelo DNAEE para a Estação Hidrométrica de Porto São José.

| PERÍODO | ÍNDICE HIDROMÉTRICO | TIPO DE CHEIA |
|---------|------------------------|---------------|
| 1º. ano | 0 | ausente |
| 2º. ano | 199 | moderada |
| 3º. ano | 408 | intensa |
| 4º. ano | 592 | muito intensa |

As iliófagas, sem variações importantes na biomassa capturada nos dois primeiros anos (seca e cheia moderada), apresentam maior biomassa em anos de cheias intensas (rios) ou muito intensas (todos os

ambientes). O enriquecimento dos depósitos de fundo e a maior superfície perifítica disponível nas cheias, já mencionados, devem favorecer esses peixes. O curimba *P. lineatus* e três espécies de curimatídeo constituem a base desse grupo. Ressalta-se a notável queda nas capturas de juvenis da primeira em razão de falha no recrutamento como decorrência da ausência de cheia do primeiro ano (Gomes, 1994). Essa queda foi, no entanto, compensada em grande parte pelas espécies de curimatídeos (*Steindachnerina inculpta* e *Cyphocharax nagelli*, nas lagoas e *S. inculpta*, nos rios).

Bentófagas e onívoras, ao contrário das detritívoras, apresentam incremento na biomassa capturada em direção aos anos de maiores cheias, sendo que para as primeiras essa tendência é mais acentuada nos ambientes lênticos (lagoas) e para as onívoras nos lóticos (rios). Os aumentos registrados para o caboja *H. littorale* e o mandi *I. labrosus* (bentófagas) e os pias (*L. friderici* e *L. obtusidens*) e o cangati *P. galeatus*, onívoras, explicam essas tendências. Incrementos na biomassa são também registrados em relação às herbívoras, especialmente, em ambientes lênticos e lóticos. Esse incremento é baseado essencialmente no da piava *S. borelli*, que compensa amplamente a redução nas capturas do corró *Leporinus lacustris*, que reduziu sua biomassa em anos de cheias intensas. Embora as insetívoras apresentem pequenas flutuações na biomassa, mostraram amplas variações dentro do grupo. As espécies que se alimentam predominantemente de chironomídeos e insetos terrestres tiveram sua biomassa aumentada nos anos de cheias, enquanto aquelas com dieta composta por ninfas de efemerópteros reduziram. Nesse último fato, em que se destaca a surumanha *A. nuchalis*, a redução é acompanhada da queda na densidade do seu principal alimento (vide Cap. II.5).

Uma análise de variância multivariada bifatorial (MANOVA) é empregada com o objetivo de testar a influência do regime hidrológico (ausência de cheias, cheias moderadas, intensas e muito intensas) e dos tipos de ambientes (lagoas, canais e rios) nos valores de biomassa ($\log+1$ transformados) das diferentes categorias tróficas.

O critério de Pillai é utilizado para avaliar a significância dos efeitos (regime hidrológico e tipo de ambiente) nas alterações espaço-temporais da biomassa das categorias tróficas. Esse critério apresenta maior robustez à violação do pressuposto de homogeneidade das matrizes de variância/covariância (Scheiner, 1993). De acordo com essa

estatística, o regime hidrológico exerce forte influência sobre a variabilidade temporal da biomassa das categorias tróficas (Pillai = 1,701; g.l.=21; 48; P=0.001), como demonstrado na figura 2 e já mencionado na análise da figura 1.

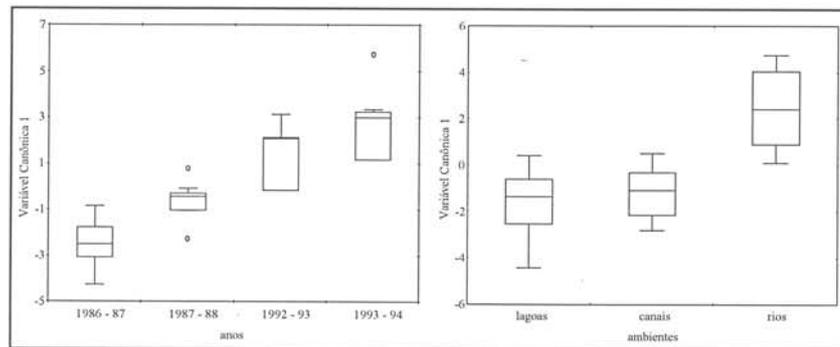


Figura 2. Escores canônicos dos tipos de ambiente e anos de coleta com diferentes regimes de cheias. Os escores do efeito temporal foram obtidos com a primeira variável canônica derivada da fonte de variação ANOS (1986-87=seca, 1987-88=cheias moderadas, 1992-93=cheias intensas e 1993-94=cheias muito intensas). Os escores do efeito espacial foram obtidos com a primeira variável canônica derivada da fonte de variação AMBIENTES (lagoas, canais e rios).

As categorias tróficas que mais contribuem para a diferenciação dos centróides são as onívoras ($F = 7,39$; g.l. = 3; 20; $P = 0,002$; coeficiente de estrutura, $r = 0,435$) e as herbívoras ($F = 6,102$; g.l. = 3; 20; $P = 0,004$; $r = 0,405$). Em geral, ambas apresentam maiores valores de biomassa em anos de cheias extraordinárias (1992-1993 e 1993-94; Tab.11). Esses resultados corroboram os comentários de Goulding (1980) sobre a alimentação de peixes da Amazônia; para ele, as espécies mais influenciadas pelo regime de seca e cheia são as herbívoras e as onívoras.

Os resultados da MANOVA também evidenciam a influência do tipo de ambiente na estrutura trófica da ictiofauna (Pillai = 1.101; g.l.=14, 30; $P=0,013$). Para esse efeito, as principais categorias que diferenciam os centróides são as bentófagas ($F = 11,92$; g.l. = 2; 20; $P = 0,000$; $r = -0,493$) e detritívoras ($F = 14,26$; g.l. = 2; 20; $P = 0,000$; $r = -0,538$). As lagoas e canais apresentam maiores valores de biomassa para essas categorias tróficas (Fig. 2), independentemente do regime de cheias

considerado, como indicado pela ausência de interação significativa (Pillai = 1,907; ns).

As categorias ou guildas tróficas, aqui abordadas, não representam esquemas fixos de classificação. Elas podem ser alteradas em razão da alta adaptabilidade trófica exibida pela maioria das espécies em face das condições intrínsecas e/ou impostas pelo ambiente.

De acordo com Gerking (1994), o comportamento alimentar de um peixe deve ser visto sob variadas condições, inclusive no suprimento alimentar, porquanto um especialista pode se tornar um generalista se uma fonte de alimento específica declinar.

Ressalva-se, no entanto, que, para algumas categorias, as adaptações morfológicas tornam as espécies altamente especializadas e podem representar uma barreira, impondo limites a mudanças de dieta, como é o caso das iliófagas.

4. BIBLIOGRAFIA

- AGOSTINHO, A.A.; VAZZOLER, A.E.A. DE M.; GOMES, L.C.; OKADA, E.K. 1993. Estratificación espacial y comportamiento de *Prochilodus scrofa* en distintas fases del ciclo de vida, en la planicie de inundación del alto río Paraná y embalse de Itaipu, Paraná, Brasil. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, v.26, n.1, p.79-90.
- AGOSTINHO, A.A.; JULIO JR., H.F.; PETRERE JR., M. 1994. Itaipu reservoir (Brazil): impacts of the impoundment on the fish fauna and fisheries. In: COWX, I.G. (Ed.). *Rehabilitation of Freshwater Fisheries*. Osney Mead, Oxford : Fishing News Books. p.171-184.
- AGOSTINHO, A.A.; ZALEWSKI, M. 1995. The dependence of fish community structure and dynamics on floodplain and riparian ecotone zone in Paraná river, Brazil. *Hydrobiologia*, v.303, p.141-148.
- BAYLEY, P.B. 1980. The limits of limnological theory and approaches as applied to river-floodplain systems and their fish production. In: FURTADO, J.I. (Ed.). *Tropical Ecology and Development*. Proceedings of the Vth International symposium of Tropical Ecology. Kuala Lumpur : International Society of Tropical Ecology. p.739-746.
- BONETTO, A.A.; CORDIVIOLA DE YUAN, E.; PIGNALBERI, C.; OLIVEROS, O. 1969. Ciclos hidrológicos del río Paraná y las poblaciones de peces

- contenidas en las cuencas temporarias de su valle de inundación. *Physis*, v.29, n.78, p.213-223.
- BOWEN, S.H. 1983. Detritivory in neotropical fish communities. *Environ. Biol. Fishes*, v.9, n.2, p.137-144.
- FUGI, R.; HAHN, N.S. 1991. Espectro alimentar e relações morfológicas com o aparelho digestivo de três espécies de peixes comedores de fundo do rio Paraná, Brasil. *Rev. Bras. Biol.* v.51, n.4, p.873-879.
- GERKING, S.D. 1994. *Feeding ecology of fish*. San Diego : Academic Press. 416 p.
- GNERI, F.S.; ANGELESCU, V. 1951. La nutrición de los peces iliófagos en relación con el metabolismo general del ambiente acuático. *Revista del Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales*, v.2, n.1, p.1-44.
- GOMES, L.C. 1994. *A influência do regime de cheias sobre o estado nutricional e recrutamento de jovens de Prochilodus scrofa STEINDACHNER, 1881, na planície do alto rio Paraná, Brasil*. Maringá : UEM. 23p. Dissertação (Mestrado) - Universidade Estadual de Maringá.
- GOULDING, M. 1980. *The fishes and the forest: explorations in Amazonian natural history*. Berkeley : University of California Press. 280p.
- GOULDING, M.; CARVALHO, M.L.; FERREIRA, E.G. 1988. *Rio Negro, rich life in poor water: Amazonian diversity and foodchain ecology as seen through fish communities*. The Hague: SPB Academic. 200p.
- LOWE-MCCONNELL, R.H. 1964. The fishes of the Rupununi Savanna district of British Guiana, Pt1. Groupings of fish species and effects of the seasonal cycles on the fish. *J. Linn. Societ. Lond.Zool.*, v.45, p.103-144.
- LOWE-MCCONNELL, R.H. 1987. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge : Cambridge University Press. 382p.
- MARLIER, G. 1967. Ecological studies on some lakes of the Amazon Valley. *Amazoniana*, v.1, n.2, p.91-115.
- NIKOLSKY, G.V. 1963. *The ecology of fishes*. London : Academic Press. 352p.
- SAZIMA, I.; MACHADO, F.A. 1982. Hábitos e comportamento de *Roeboides prognathus*, um peixe lepidófago (Osteichthyes, Characoidei). *Bol. Zool. USP*, n.7, p.37-56.

- SHEINER, M.S. 1993. Manova: Multiple response variables and multispecies interactions. In: SHEINER, S.M.; GEIREVITCH, J. (Eds). *Design and Analysis of Ecological Experiments*. New York : Chapman & Hall.
- VALDERRAMA BARCO, M.; PETRERE JR., M. 1994. Crecimiento del bocachico *Prochilodus magdalenae* STEINDACHNER 1878 (Prochilodontidae), y su relación con el régimen hidrológico en la parte baja de la cuenca del río Magdalena (Colombia). *Boletín Científico INPA*, v. 2, n.136-152.
- VERÍSSIMO, S. 1994. *Variações na composição da ictiofauna em três lagoas sazonalmente isoladas, na planície de inundação do alto rio Paraná, ilha Porto Rico, PR, Brasil*. São Carlos : UFSCar. 77p. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais) - Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Federal de São Carlos.
- WELCOMME, R.L. 1979. *Fisheries ecology of floodplain rivers*. London : Longman. 317p.