

UNIVERSIDADE FEDERAL DE JUIZ DE FORA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA  
DISSERTAÇÃO DE MESTRADO 2011

Víctor de Carvalho Alves

**Variações do Conteúdo Energético de Loricariídeos ao  
Longo do Ciclo Reprodutivo na Bacia do Rio Macaé,  
Rio de Janeiro, RJ**

**Juiz de Fora  
Minas Gerais-Brasil  
Junho/2011**

Víctor de Carvalho Alves

**Variações do Conteúdo Energético de Loricariídeos ao Longo do Ciclo Reprodutivo na Bacia do Rio Macaé, Rio de Janeiro, RJ**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, da Universidade Federal de Juiz de Fora como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia

Orientador: Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup> Míriam Pilz Albrecht

**Juiz de Fora  
Minas Gerais-Brasil  
Junho/2011**

Víctor de Carvalho Alves

**Variações do Conteúdo Energético de Loricariídeos ao Longo do Ciclo Reprodutivo na Bacia do Rio Macaé, Rio de Janeiro, RJ**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, da Universidade Federal de Juiz de Fora como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia

**BANCA EXAMINADORA**

Prof<sup>a</sup> Dra. Míriam Pilz Albrecht (Orientadora)  
Universidade Federal do Rio de Janeiro

Prof<sup>a</sup> Dra. Evanilde Benedito  
Universidade Estadual de Maringá

Prof<sup>a</sup> Dra. Rosana Mazzoni  
Universidade Estadual do Rio de Janeiro

Prof. Dr. Fábio Rolland  
Universidade Federal de Juiz de Fora

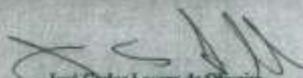


ATA DE DEFESA DE DISSERTAÇÃO

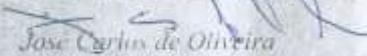
ATA DA BANCA EXAMINADORA DA DEFESA DE DISSERTAÇÃO DE MESTRADO EM ECOLOGIA APLICADA AO MANEJO E CONSERVAÇÃO DE RECURSOS NATURAIS, DE **VICTOR DE CARVALHO ALVES**, REALIZADA EM DEZESSETE DE JUNHO DE DOIS MIL E ONZE, ÀS QUATORZE HORAS, NAS DEPENDÊNCIAS DO MESTRADO EM ECOLOGIA DO INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS DA UNIVERSIDADE FEDERAL DE JUIZ DE FORA. ÀS quatorze horas do dia dezessete de junho, do ano de dois mil e onze, nas dependências do Mestrado em Ecologia do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Juiz de Fora, sob a presidência da Prof. Dr<sup>a</sup>. Miriam Pilz Albrecht, reuniu-se em sessão pública, a Banca Examinadora da Defesa de Dissertação de Mestrado do aluno Victor de Carvalho Alves, do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, visando à obtenção do título de Mestre em Ecologia, área de concentração Ecologia Aplicada ao Manejo e Conservação de Recursos Naturais. A banca constituída pelos Professores; Dr<sup>a</sup>. Miriam Pilz Albrecht (Presidente - UFRJ), Dr<sup>a</sup>. Evanilde Benedito (Membro Externo - UEM) e a Dr<sup>a</sup>. Rosana Mazzoni (Membro Externo - ) foi indicada pelo Colegiado de Curso do Programa de Pós-Graduação em Ecologia. Iniciados os trabalhos, a presidência deu conhecimento aos membros da Banca e ao candidato das normas que regem a defesa de dissertação. A seguir o mestrando passou a defesa de sua dissertação intitulada **VARIAÇÕES DO CONTEÚDO ENERGÉTICO DE LORICARÍDEOS AO LONGO DO CICLO REPRODUTIVO NA BACIA DO RIO MACAÉ (RJ)**. Encerrada a defesa, procedeu-se ao julgamento, cujo resultado foi o seguinte:

(Aprovado) Miriam Pilz Albrecht   
(Aprovado) Evanilde Benedito   
(APROVADO) Rosana Mazzoni 

Apuradas as avaliações verificou-se que o candidato foi "aprovado", fazendo jus, assim, ao título de "Mestre em Ecologia". A celebração final de conclusão da dissertação defendida só será efetivada quando da entrega do exemplar corrigido em um prazo de até 30 (trinta) dias a contar desta data. Nada mais havendo a tratar, lavrou-se a presente ata, que vai assinada pelos membros da Banca Examinadora e por mim, José Carlos Loures de Oliveira, em 17 de junho de 2011.

  
José Carlos Loures de Oliveira  
Secretário do Programa de Pós-Graduação em Ecologia

CONFERE COM O ORIGINAL  
Em 07/10/2013

  
José Carlos de Oliveira  
Assistente de Administração  
Matr. 1147667

## FICHA CATALOGRÁFICA

Alves, Vítor de Carvalho.

Variações do Conteúdo Energético de Loricariídeos ao Longo do Ciclo Reprodutivo na Bacia do Rio Macaé, Rio de Janeiro, RJ / Vítor de Carvalho Alves. – 2012.

74 f. : il.

Dissertação (Mestrado em Ecologia)—Universidade Federal de Juiz de Fora, Juiz de Fora, 2012.

1. Ecologia. 2. Calorimetria. 3. Reprodução I. Título.

CDU574

## AGRADECIMENTOS

À Deus, por todo caminho seguido até aqui.

Agradeço ao programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal de Juiz de Fora pela infra-estrutura e suporte concedidos.

A Fundação de Amparo a pesquisa do Estado do Rio de Janeiro, FAPERJ/ PQ E-26110-910-2009, pelo auxílio financeiro.

À minha orientadora Míriam Pilz Albrecht, pela orientação, por sua atenção, amizade e pela confiança no projeto.

À Dr. Érica Pellegrini Caramaschi, mais uma vez, por ter me aceitado de braços abertos na Ecologia de Peixes da UFRJ, por todo incentivo e suporte concedidos.

Ao Dr. Ricardo Iglesias Rios, por todo o incentivo no início do projeto e pela minha participação no Projeto de Monitoramento da Ictiofauna de Serra da mesa, Goiás.

A todos os membros do Laboratório de Ecologia de Peixes da UFRJ, em especial aos amigos que comigo enfrentaram as coletas de campo: Rafael Azevedo, Rafael Chuva, Xaxim, Gisa, Daniel, Juju, Sequela, Natália, Rafaela, Bianca e Matheus. E também a Clarissa, pela leitura prévia da dissertação.

Ao grande amigo fanfarrão Tiago Mattos, por ter participado de uma das minhas coletas, embora tenha comido muito e pouco tenha se molhado.

Ao programa de Pós Graduação em Ecologia de Universidade Estadual do Rio de Janeiro, pela concessão ao uso da bomba calorimétrica e suporte nas análises laboratoriais. Agradecimento especial para a Dr. Rosana Mazzoni, aos secretários Henrique e Soninha, a doutoranda e amiga Maíra Moraes, ao mestrando Felipe e a técnica Carlota.

A todos os compaheiros do PGECOL, foi um grande prazer.

Aos técnicos da Labcontrol, em especial ao Roberto Mufarrej por todo suporte a atenção necessários nos momentos em tivemos problemas com o funcionamento da bomba calorimétrica.

Ao sempre solícito secretário do PGECOL, José Carlos.

Aos meus pais José Roberto e Abigail por toda cumplicidade, incentivo e generosidade.

Aos meus irmãos Camila e Igor, sempre solicitados na digitação de planilhas.

## RESUMO

A densidade calórica é uma das unidades de energia mais indicadas para estudos bioenergéticos, sendo recentemente aplicada à quantificações do fluxo de energia em ecossistemas aquáticos. Neste estudo foram investigadas as variações de densidade calórica em quatro espécies de peixes da família Loricariidae (Siluriformes). Estas espécies podem ser classificadas dentro de dois grupos com diferenciados padrões reprodutivos: (i) *Hypostomus punctatus* e *Neoplecostomus microps* se reproduzem no período de maior precipitação; (ii) *Rineloricaria* sp.1 e *Rineloricaria* sp.2 apresentam atividade reprodutiva durante todo o ano. Coletas realizadas de março/2009 a novembro/2010 em sete pontos distribuídos nos trechos alto, médio e baixo do Rio Macaé (RJ), resultaram na amostragem de 279 indivíduos. Amostras de músculos tiveram seu conteúdo calórico determinado em bomba calorimétrica (IKA-C200), e os resultados foram relacionados a estágio de maturação, sexo, localidade e fase ontogenética, dentro da mesma espécie, e em relação a variáveis abióticas (temperatura da água, condutividade e fluxo) e índices biológicos (índice gonadossomático e fator de condição). A densidade calórica diferiu significativamente entre estádios reprodutivos de machos de *N. microps* e para ambos os sexos de *R. sp.2*. Não foram detectadas diferenças para ambos os sexos de *R. sp.1*. Padrões de variação energética ao longo do ciclo reprodutivo puderam ser constatados: fêmeas apresentaram maiores valores no estágio maturação e acentuada recuperação energética em seus músculos nos estádios semi-desovado (*R. sp.1* e *R. sp.2*) e desovado (*N. microps*), enquanto os machos tiveram baixos valores de densidade calórica nos estádios semi-esgotado e esgotado (*N. microps* e *R. sp.2*). Juvenis de *N. microps* apresentaram valores médios significativamente menores e juvenis de *H. punctatus* demonstraram a mesma tendência. Diferenças significativas de densidade calórica relacionadas ao sexo foram verificadas apenas para *R. sp.2*, embora, para todas as espécies, machos tenham exibido médias inferiores. Variações energéticas entre as localidades podem ser atribuídas a plasticidade trófica (*N. microps*), a amostragens desiguais de estádios reprodutivos nas localidades analisadas (*R. sp.1*) e variações na dieta (*R. sp.2*). A densidade calórica de *R. sp.1* apresentou correlação positiva significativa com a temperatura e negativa com a condutividade em ambas localidades, ao passo que para *R. sp.2*, o oposto foi observado mas apenas em uma localidade. O fator de condição foi significativamente correlacionado com a densidade calórica apenas para *N. microps* em uma localidade. A comparação interespecífica revelou que as espécies de *Rineloricaria* diferiram entre si e que *R. sp.1* diferiu de *N. microps*, indicando que espécies de loricarídeos podem diferir energeticamente dentro de um mesmo grupo trófico e dentro de um grupo que exibe o mesmo padrão reprodutivo. Os resultados revelam que ocorrem variações energéticas intraespecíficas em loricarídeos relacionadas ao sexo, fase ontogenética, estágio de maturação e posição trófica. As variações de densidade calórica dos loricarídeos estudados demonstram que este padrão é dinâmico mesmo para espécies que ocupam um mesmo nível trófico e também dentro da mesma espécie, de modo que essas variações devem ser consideradas em modelos bioenergéticos para ecossistemas lóticos tropicais.

**Palavras chave:** Calorimetria, Cascudos, Reprodução, Bacia do Rio Macaé.

## ABSTRACT

The caloric density is one of the most appropriate energy units for bioenergetic studies, and has recently been applied to measurements of energy flow in aquatic ecosystems. The present study investigated changes in caloric density of four fish species of the family Loricariidae (order Siluriformes). These species can be classified into two different groups regarding reproductive patterns: (i) *Hypostomus punctatus* and *Neoplecostomus microps* breed in the rainy season; (ii) *Rineloricaria* sp.1 and *Rineloricaria* sp.2 exhibit reproductive activity during most the year. Samples taken from March/2009 to November/2010 in seven sites distributed in the upper, middle and lower stretches of the Macaé River (RJ), captured a total of 279 individuals. Caloric density in the muscles were determined in a calorimetric bomb (IKA-C200) and the values obtained were related to reproductive stage, sex, sampling site and ontogenetic stage within the same species and in relation to abiotic variables (water temperature, conductivity and flow) and biological indices (gonadosomatic index and condition factor). The caloric density differed significantly among reproductive stages of *N. microps* males and in both sexes of *R. sp.2*. but not of *R. sp.1*. Patterns of energy variation along the reproductive cycle could be detected: females had higher values in maturation stage, low values when mature and showed a substantial recovery during the semi-spawned (*R. sp.1* and *R. sp.2*) and spawned stages (*N. microps*), whereas males had low values of caloric density in semi-spent and spent stages (*N. microps* and *R. sp.2*). Juveniles showed lower caloric density than adults. Differences in caloric density related to sex were significant only for *R. sp.2*, although, for all species, males exhibited lower means. Energy variations among localities can be attributed to trophic plasticity (*N. microps*), unequal sampling of reproductive stages among the sampling sites (*R. sp.1*) and variations in diet (*R. sp.2*). The caloric density of *R. sp.1* showed significant positive correlation with temperature and negative correlation with conductivity in both sampling sites, whereas for *R. sp.2* the opposite pattern was observed, but only in one site. The condition factor was significantly correlated with caloric density only for *N. microps* in one of the sampling sites. The interspecific comparison revealed that the *Rineloricaria* species differ between each other, and *R. sp.1* differs from *N. microps*, indicating that loricariid species may show different caloric densities within a same trophic level and even within a group that exhibits a same reproductive pattern. Intraespecific energetic variations in loricariids were shown to be related to sex, ontogenetic stage, reproductive stage and subtle differences in trophic position. The variations in the caloric density of loricariids herein studied demonstrate that this parameter is dynamic even in species occupying the same trophic level and also within the same species, hence such variations should be considered in bioenergetic models in tropical lotic ecosystems.

**Keywords:** calorimetry, catfishes, reproduction, Macaé River Basin.

## SUMÁRIO

<b>1. Introdução</b> .....	1
<b>2. Material e Métodos</b> .....	8
2.1. Área de Estudo.....	8
2.2. Localidades amostradas.....	10
2.3. Espécies estudadas.....	13
2.4. Amostragens.....	15
2.5. Análises laboratoriais e dados biométricos.....	15
2.5.1. Índices Biológicos.....	16
2.5.2. Densidade calórica.....	17
2.6. Tratamento estatístico.....	17
<b>3. Resultados</b> .....	19
3.1. Variações intraespecíficas de densidade calórica e índices biológicos por sexo e estágio de maturação gonadal.....	20
3.1.1. <i>Neoplecostomus microps</i> .....	20
3.1.2. <i>Rineloricaria</i> sp.1.....	24
3.1.3. <i>Rineloricaria</i> sp.2.....	28
3.1.4. <i>Hypostomus punctatus</i> .....	32
3.2. Variações energéticas por localidades amostradas.....	32
3.2.1. <i>Neoplecostomus microps</i> .....	32
3.2.2. <i>Rineloricaria</i> sp.1.....	34
3.2.2. <i>Rineloricaria</i> sp.2.....	35
3.3. Relações entre a densidade calórica e variáveis bióticas e abióticas.....	36
3.3.1. <i>Neoplecostomus microps</i> .....	36
3.3.2. <i>Rineloricaria</i> sp.1.....	37
3.3.3. <i>Rineloricaria</i> sp.2.....	38
3.4. Comparação interespecífica.....	39
<b>4. Discussão</b> .....	41
4.1. Conclusões.....	56

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Mapa destacando a bacia do Rio Macaé.....	9
<b>Figura 2.</b> Sítios amostrados ao longo do Rio Macaé.....	12
<b>Figura 3.</b> Exemplos das espécies estudadas.....	14
<b>Figura 4.</b> Bomba calorimétrica IKA modelo C-200 utilizada no estudo, à direita registro de densidade calórica visualizado no monitor do aparelho.....	17
<b>Figura 5.</b> Valores médios e desvio padrão de densidade calórica, Índice gonadossomático e fator de condição nos estádios reprodutivos amostrados de machos de <i>Neoplecostomus microps</i> .....	21
<b>Figura 6.</b> Valores médios e desvio padrão de densidade calórica, Índice gonadossomático e Fator de condição nos estádios reprodutivos amostrados de fêmeas de <i>Neoplecostomus microps</i> .....	22
<b>Figura 7.</b> Valores médios e desvio padrão da densidade calórica (estádio repouso para machos e fêmeas) e fator de condição de machos, fêmeas e juvenis de <i>Neoplecostomus microps</i> .....	23
<b>Figura 8.</b> Valores médios e desvio padrão de densidade calórica, índice gonadossomático e fator de condição nos estádios reprodutivos de Machos de <i>Rineloricaria</i> sp1.....	25
<b>Figura 9.</b> Valores médios e desvio padrão de densidade calórica, Índice gonadossomático e fator de condição nos estádios reprodutivos amostrados para fêmeas de <i>Rineloricaria</i> sp.1.....	26
<b>Figura 10.</b> Valores médios e desvio padrão da densidade calórica e fator de condição de machos, fêmeas e juvenis de <i>Rineloricaria</i> sp.1.....	27
<b>Figura 11.</b> Valores médios e desvio padrão de densidade calórica, índice gonadossomático e fator de condição nos estádios reprodutivos amostrados de <i>Rineloricaria</i> sp.2.....	29
<b>Figura 12.</b> Valores médios e desvio padrão de densidade calórica, Índice gonadossomático e fator de condição nos estádios reprodutivos amostrados d fêmeas de <i>Rineloricaria</i> sp2.....	30
<b>Figura 13.</b> Valores médios e desvio padrão da densidade calórica (estádio repouso e maturação para machos e fêmeas) e fator de condição de machos, fêmeas de <i>Rineloricaria</i> sp.2.....	31
<b>Figura 14.</b> Valores médios e desvio padrão da densidade calórica machos, fêmeas e juvenis de <i>Hypostomus punctatus</i> .....	32
<b>Figura 15.</b> Média e desvio padrão de densidade calórica de N.microps de ambos os sexos e mesmo estágio reprodutivo (repouso) nos pontos amostrados no Rio Macaé.....	33
<b>Figura 16.</b> Média e desvio padrão de densidade calórica de <i>Rineloricaria</i> sp.1 de ambos os sexos nos pontos amostrados no Rio Macaé .....	34
<b>Figura 17.</b> Média e desvio padrão de densidade calórica de <i>Rineloricaria</i> sp.2 de ambos os sexos e mesmos estádios reprodutivos(repouso e maturação) nos pontos amostrados no Rio Macaé.....	35
<b>Figura 18.</b> Valores médios e desvio padrão de densidade calórica para a totalidade de indivíduos amostrados de <i>Hypostomus punctatus</i> , <i>Neoplecostomus microps</i> , <i>Rineloricaria</i> sp.1 e <i>Rineloricaria</i> sp.2. ....	40
<b>Figura 19.</b> Modelo esquemático da variação de densidade calórica e índice gonadossomático nos estádios reprodutivos maturação, maduro e semi-desovado de fêmeas das espécies de loricarídeos estudadas.....	44

## Lista de Tabelas

<b>Tabela 1.</b> Média, desvio padrão (entre parêntesis) e valores mínimo e máximo das variáveis ambientais mensuradas ao longo do período amostral nos sítios: RM3, RM4, RM5, RM7, RM- ST e RM-FZ.....	11
<b>Tabela 2.</b> Descrição macroscópica das fases de desenvolvimento gonadal.....	16
<b>Tabela 3.</b> Distribuição de machos, fêmeas e juvenis agrupados por espécie e localidades amostradas nos trechos alto, médio e baixo no rio Macaé.....	19
<b>Tabela 4.</b> Distribuição de estádios reprodutivos de exemplares adultos de <i>N. microps</i> por sexo e localidade amostrada nos trechos alto e médio da bacia do Rio Macaé.....	33
<b>Tabela 5.</b> Distribuição de estádios reprodutivos de exemplares de <i>Rineloricaria</i> sp.1 por sexo e localidade amostrada no trecho médio do Rio Macaé.....	34
<b>Tabela 6.</b> Distribuição de estádios reprodutivos de exemplares de <i>Rineloricaria</i> sp.2 distribuídos por sexo e localidade amostrada.....	35
<b>Tabela 7.</b> Valores do coeficiente de correlação de Kendall-Tau, entre a densidade calórica (cal/g) de <i>N. microps</i> e variáveis biológicas e abióticas por local amostrado no Rio Macaé.....	36
<b>Tabela 8.</b> Valores do coeficiente de correlação de Kendall-tau, entre a densidade calórica de <i>Rineloricaria</i> sp.1 e variáveis biológicas e abióticas por local amostrado no Rio Macaé.....	37
<b>Tabela 9.</b> Valores do coeficiente de correlação de Kendall-tau, entre a densidade calórica de machos e fêmeas de <i>Rineloricaria</i> sp.2 e variáveis biológicas e abióticas por local amostrado no Rio Macaé.....	38
<b>Tabela 10.</b> Número de indivíduos, média, desvio padrão (entre parênteses) e amplitude de dados biométricos e índices biológicos IGS e K para cada espécie amostrada no estudo.....	39

## 1. Introdução

As transformações de energia envolvidas nas inter-relações entre os seres vivos e o meio ambiente pertencem ao ramo da ecologia energética, este ocupando-se fundamentalmente da forma como a energia é transferida no interior do sistema. Os organismos, ecossistemas e toda a biosfera possuem a capacidade de transformação e manutenção de energia num certo grau de ordem interna, através de uma contínua e eficiente troca de matéria e energia (Odum, 1985). A maneira como cada organismo distribui a energia obtida do alimento consumido nas distintas demandas vitais, é de interesse fundamental, dado que esta distribuição muitas vezes pode representar um ponto de conflito para o organismo em diferentes etapas de sua vida (Pianka, 1982).

Quantificações energéticas do fluxo de energia nos ecossistemas ainda são incipientes, sendo obtidas, muitas vezes, mediante estimativas teóricas dos conteúdos calóricos de alguns componentes da cadeia trófica (Vismara *et al.*, 2004). Dados publicados sobre a variabilidade energética em peixes são escassos e limitam generalizações. Apesar de a densidade calórica dos integrantes das cadeias alimentares influenciar significativamente os cálculos do modelo de consumo, produção e eficiência de conversão, alguns trabalhos têm assumido os valores de energia como equivalentes e constantes para os grupos tróficos (Perdersen & Hislop, 2001). Guildas ou grupos tróficos são formalmente definidos como grupos de espécies que exploram o mesmo tipo de recurso, independente de suas relações filogenéticas (Blondel, 2003). Assim, poderia ser esperada certa equivalência energética dentro de determinado grupo trófico. Por outro lado, variações nos valores calóricos refletem a incorporação de diferentes materiais nos tecidos e as mudanças fisiológicas durante a vida dos peixes, portanto, tais variações podem invalidar o uso de valores de energia fixos para modelos bioenergéticos (Meakins, 1976). Erros nas estimativas calóricas podem ser evitados considerando as variações sazonais inerentes ao desenvolvimento gonadal e condição fisiológica, considerando que estes processos

exercem influências significativas sobre os referidos valores. Portanto, na formação de teias de fluxo de energia é importante considerar as variabilidades energéticas associadas a cada compartimento, pois são fundamentais ao entendimento do fluxo de energia ao longo da cadeia trófica (Dourado & Benedito-Cecílio 2005). Nesse cenário, as variações do conteúdo energético e alocação de energia em peixes podem atuar como ferramentas extremamente importantes para o entendimento da dinâmica energética de ecossistemas aquáticos.

Em relação às unidades de energia em estudos ecológicos a densidade calórica é apontada como uma das mais indicadas (e.g. Resende *et al.*, 2008). Os modelos de bioenergética estão em crescente popularidade em estudos ecológicos em ambientes aquáticos e têm chamado a atenção para a importância na determinação da densidade calórica de peixes (Bryan *et al.*, 1996).

Estudos de bioenergética efetuados sobre ictiofauna neotropical estão especialmente restritos a peixes marinhos, sendo raros em peixes de água doce (Doria & Adrian, 1997). No Brasil, as poucas investigações desse tipo são limitadas para as espécies da Bacia do Alto Rio Paraná (e.g. Doria & Adrian, 1997; Benedito-Cecilio & Morimoto, 2002; Vismara *et al.*, 2004), no Reservatório do Rio Manso, no Estado do Mato Grosso (e.g. Santos *et al.*, 2006, Monteiro *et al.*, 2007, Espínola *et al.*, 2008) e recentemente feitas em área de várzea amazônica (Santos *et al.*, 2008, 2010), sendo inexistente para riachos de Mata Atlântica. Diferenças significativas de densidade calórica, tanto intraespecíficas quanto interespecíficas, tem sido detectadas em peixes de ambientes temperados (Bryan *et al.*, 1996; Paul *et al.*, 1998; Pedersen & Hislop, 2001) e Neotropicais (Vismara *et al.*, 2004 ; Santos *et al.*, 2006).

Doria & Adrian (1997), em estudo pioneiro no Brasil sobre densidade calórica em peixes, ressaltam a importância do conhecimento de padrões na transferência e transformação de energia nas espécies como auxiliar ao entendimento da fisiologia e autoecologia das espécies. De acordo com essas autoras, os padrões na alocação de energia em peixes podem diferir com o grau de maturação individual e atividade

reprodutiva, implicadas na utilização de materiais obtidos da ingestão de alimentos e reservas de energia depositadas em diferentes partes do corpo. O estoque de energia ainda pode variar de acordo com o padrão de comportamento de uma determinada espécie de peixe. No caso de migradores, o estoque de energia está mais diretamente associado à dieta, pois o incremento calórico é de grande importância para a reprodução e para grandes períodos migratórios (Saldaña & Venables, 1983).

Estudos recentes realizados na bacia do alto rio Paraná e na região amazônica registram a ocorrência de diferenças significativas na densidade calórica de peixes pertencentes a diferenciados grupos tróficos. Vismara *et al.*, (2004) registraram para as espécies *Leporinus friderici*, *Parauchenipterus galeatus*, *Loricariichthys platymetopon* e *Serrasalmus marginatus* a ocorrência de variação energética significativa entre diferentes grupos tróficos, na planície de inundação do alto rio Paraná. Santana *et al.*, (2005) embora não tenham encontrado diferenças significativas entre os grupos tróficos, registraram valores calóricos decrescentes da espécie herbívora para a piscívora, no reservatório do rio Manso, Estado do Mato Grosso. Esses estudos, portanto, indicam que análises bioenergéticas podem ser utilizadas como uma medida indireta da posição trófica de uma determinada espécie de peixe.

Santos *et al.* (2010) investigando os padrões de alocação energética para a reprodução em 3 espécies de peixes amazônicos, detectaram diferentes padrões de alocação energética: *Acestrorhynchus falcistrostris* aloca energia das reservas de gordura cavitária para as gônadas, *Pygocentrus nattereri* utiliza energia dos músculos para este fim e *Hoplosternum littorale*, além da gordura cavitária, utiliza também energia acumulada nos músculos para a realização dos processos reprodutivos.

A densidade calórica em peixes pode ainda variar intra-especificamente: entre indivíduos, classes de idade e geograficamente entre populações (Bryan *et al.*, 1996). A maturação gonadal em peixes envolve a mobilização de quantidade relativamente grande de material nutritivo, com acúmulo e armazenamento de gorduras antes da

maturação das gônadas (Vazzoler, 1983). Algumas espécies acumulam gordura nos músculos (dentro das fibras e entre elas), enquanto em outras o acúmulo ocorre no fígado. Dessa maneira, há uma variação, durante o ciclo reprodutivo, na quantidade de material nutritivo acumulado no organismo e nas gônadas, que se reflete na relação entre o peso do peixe e o seu comprimento (fator de condição). Numa dada espécie de peixe, padrões de alocação de energia podem variar de acordo com as condições do hábitat, provocando modificações no seu estado fisiológico. Tais modificações podem ser identificadas por meio de indicativos, como o fator de condição e a relação gonadossomática (Encina & Granado-Lorencio, 1997) e também por medidas diretas, como densidade calórica.

A determinação de padrões nas variações energéticas em tecidos corporais ao longo do ciclo reprodutivo dos peixes constitui uma ferramenta essencial para o conhecimento do fluxo de energia nos ecossistemas aquáticos, contribuindo com subsídios para estratégias de manejo e conservação da ictiofauna neotropical. As respostas que os peixes apresentam em relação às pressões seletivas impostas pelo seu ambiente são evidenciadas pelas estratégias exibidas nas diferentes funções vitais. Essas estratégias visam reduzir os custos energéticos com a manutenção do indivíduo, aumentar a eficiência na obtenção de energia e assim maximizar a eficiência reprodutiva (Nakatani *et al.*, 2001).

Winemiller (1989) interpreta diferentes modos de reprodução em peixes como uma estratégia adaptativa frente aos diferentes padrões de variação ambiental corpos de água neotropicais. Utilizando análise multivariada de 10 atributos da história de vida de peixes neotropicais, o autor identificou três diferentes estratégias reprodutivas: equilíbrio, oportunista e sazonal. Já Balon (1975), considerando as características comportamentais relacionadas aos distintos modos reprodutivos, categoriza um sistema hierárquico dentro de três seções etológicas seguindo tendência de menor proteção para maior proteção a prole: não guardadores, guardadores e carregadores.

O conceito de guildas reprodutivas cunhado pelo autor se baseia na premissa de que os parâmetros reprodutivos refletem a trajetória evolutiva das espécies.

Peixes da família Loricariidae são popularmente conhecidos como cascudos e representam um importante componente da ictiofauna de riachos (Buckup, 1999), sendo amplamente distribuídos na América do Sul (Suzuki *et al.*, 2000). Contrariamente a outros grupos de peixes, a irradiação da família ocorreu quase que exclusivamente no nível trófico primário, conferindo adaptações envolvendo morfologia, comportamento alimentar e processos digestivos para ingerir sedimentos e detritos, raspar madeiras, perífiton e perílton (Schaefer & Lauder, 1986; Delariva & Agostinho, 2001). Por serem espécies geralmente detritívoras, desempenham um importante papel ecológico, integrando a cadeia de detritos, principal rota do fluxo de energia e ciclagem de matéria nos ecossistemas (Bowen, 1983).

A família apresenta grande diversidade de estratégias de reprodução, que variam de ausência completa de cuidado parental, portadores de cuidado parental cujos machos transportam ovos adesivos e larvas na superfície ventral do corpo, e outros que guardam as ninhadas (Suzuki *et al.* 2000). O prolongado período reprodutivo, baixa fecundidade, grandes ovos, ocorrência de cuidado parental e desovas repetidas registradas para muitas espécies de peixes da família Loricariidae concordam com a estratégia de equilíbrio. Espécies de Loricariidae pertencentes aos gêneros *Ancistrus*, *Loricaria*, *Loricariichthys* e *Hypostomus* foram categorizadas por Winemiller (1989) como seguidoras da estratégia de equilíbrio, em riachos de 3º ordem na Venezuela.

Apesar da ampla distribuição e do importante papel ecológico dos integrantes da família, estudos bioenergéticos que contemplam os loricarídeos são praticamente inexistentes. Apenas recentemente estudos bioenergéticos foram publicados com um integrante da família, a espécie *Loricariichthys platymetopon*, na planície de inundação do alto rio Paraná (e.g. Vismara *et al.*, 2004; Garcia & Benedito, 2010). Nesses

estudos foram investigadas as variações de densidade energética em relação aos fatores tamanho, sexo, estágio de desenvolvimento gonadal, local e tipo de hábitat.

Em estudo realizado na Bacia do Rio Macaé sobre a atividade reprodutiva de peixes ao longo do gradiente longitudinal, Brito (2007) investigou a reprodução de sete espécies de Loricariidae: *Hisonotus notatus* (Eigenmann & Eigenmann, 1889), *Hypostomus punctatus* (Valenciennes, 1840), *Neoplecostomus microps* (Steindachner, 1877), *Parotocinclus maculicauda* (Steindachner, 1877), *Rineloricaria* sp.1, *Rineloricaria* sp.2 e *Schizolecis guntheri* (Miranda-Ribeiro, 1918). Nesse estudo, a atividade reprodutiva dos loricarídeos foi investigada por meio de análises bimestrais médias do índice gonadossomático (IGS), constatando-se a ocorrência de dois padrões reprodutivos: espécies que se reproduzem durante todo o ano (*Rineloricaria* sp.1, *Rineloricaria* sp.2., *Hisonotus notatus* e *Schizolecis guntheri*) e espécies que se reproduzem no período de maior precipitação pluviométrica (*Neoplecostomus microps*, *Parotocinclus maculicauda*, *Hypostomus punctatus*). Para o presente estudo foram selecionadas duas espécies pertencentes a cada grupo definido nesse estudo: *Rineloricaria* sp.1 e sp.2, para espécies que se reproduzem o ano todo, e *N. microps* e *H. punctatus*, para espécies que se reproduzem no período de maior precipitação.

Espera-se que existam variações energéticas teciduais, decorrentes de diferentes intensidades de gastos energéticos para produção de tecidos em peixes da família Loricariidae, refletindo os padrões da estratégia reprodutiva, sexo, estágio de maturação e fase ontogenética. Assim, a presente dissertação investiga as seguintes hipóteses específicas: (I) Intra-especificamente, juvenis apresentam menor densidade calórica que adultos; (II) Indivíduos com maior IGS, especialmente fêmeas, possuem menor densidade calórica; (III) Indivíduos com maiores valores de fator de condição apresentam maiores valores de densidade calórica; (IV) Diferenças interespecíficas na densidade calórica são relacionadas aos diferentes padrões reprodutivos.

Dentro de uma mesma espécie, são ainda investigadas, potenciais variações energéticas espaciais (pontos de amostragem ao longo do gradiente do rio) e correlações entre o conteúdo energético e variáveis ambientais (fluxo, temperatura e condutividade).

## **Objetivos**

### **Geral**

Investigar a ocorrência de variações na densidade calórica em tecido muscular de quatro espécies de loricarídeos no Rio Macaé (RJ), pertencente a grupos que apresentam diferenciados padrões reprodutivos: espécies que se reproduzem o ano todo e espécies que se reproduzem no período de maior precipitação.

### **Específicos**

I – Mensurar a densidade calórica muscular (cal/g), fator de condição (K) e índice gonadossomático (IGS) e comparar intraespecificamente entre sexos, juvenis e adultos e entre estádios de maturação gonadal.

II – Comparar a densidade calórica muscular entre as espécies que se reproduzem o ano todo e as que se reproduzem no período de maior precipitação.

III – Explorar a ocorrência de variações energéticas espaciais (localidades amostradas).

IV – Explorar a relação existente entre a densidade calórica muscular com os parâmetros bióticos (índice gonadossomático e fator de condição) e as variáveis ambientais (fluxo, temperatura e condutividade).

## 2. Material e Métodos

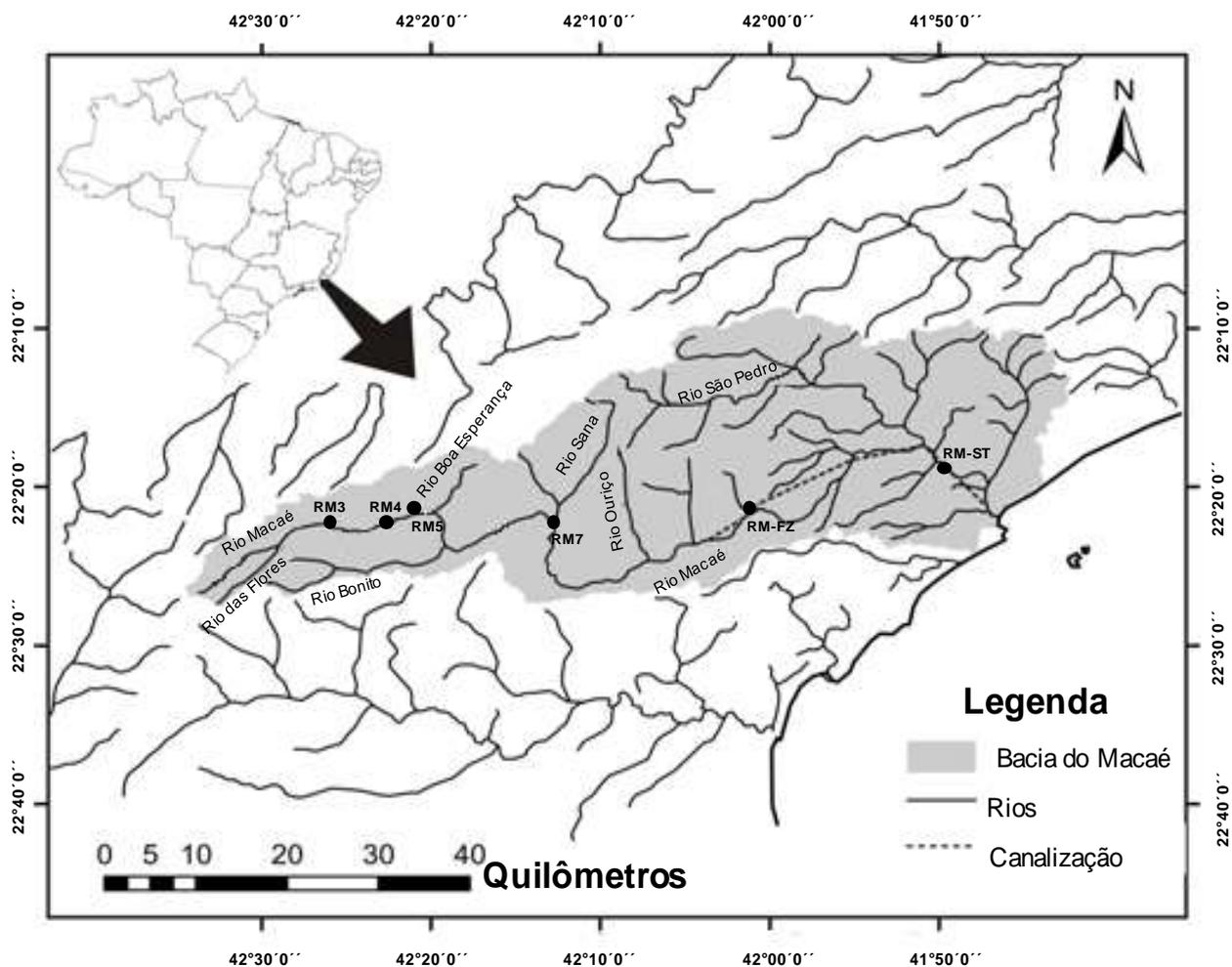
### 2.1. Área de estudo:

A área de estudo compreende a Bacia do Rio Macaé, situada no Estado do Rio de Janeiro, Brasil. O Rio Macaé é um rio de médio porte (7<sup>o</sup> ordem no estuário), localizado na encosta litorânea da Serra do Mar, localizada entre os paralelos 22°21', 22°28'S e os meridianos 42°27', 42°35'W. A Bacia do Rio Macaé possui uma densa rede de drenagem, inserida numa região tropical úmida, cercada por vegetação de Mata Atlântica, com estações secas e chuvosas bem marcadas. O regime fluvial acompanha o regime das chuvas local, no qual os meses de novembro a março são os mais chuvosos e, os meses de maio a agosto, os menos chuvosos. A nascente se localiza nas montanhas de Macaé, perto do pico do Tinguá, na cidade de Nova Friburgo.

Esta bacia encontra-se limitada ao norte pela bacia do rio Macabu, a leste pelo Oceano Atlântico, ao sul pela bacia do rio São João e a oeste pelas bacias dos rios Macacu e Paraíba do Sul. Possui uma área de drenagem de 1.765 Km<sup>2</sup>, abrangendo grande parte do município de Macaé (1448 Km<sup>2</sup>) e partes de Nova Friburgo (142 Km<sup>2</sup>), Casimiro de Abreu (83 Km<sup>2</sup>), Conceição de Macabu (70 Km<sup>2</sup>), Rio das Ostras (11 Km<sup>2</sup>) e Carapebus (11 Km<sup>2</sup>) (SEMADS, 1999). Seus principais tributários são os rios das Flores, Sana, São Pedro e Bonito. O curso superior e médio do rio Macaé e seus afluentes são dominados por corredeiras, cachoeiras e poços. O Rio Macaé, tanto na parte superior e média de seu curso, é tortuoso, com leito de pedras, cruzando terrenos rochosos e acidentados. As comunidades ribeirinhas encontradas nesta porção do rio correspondem a assentamentos rurais que sobrevivem basicamente da agricultura e uso do rio para abastecimento doméstico e irrigação de culturas. Desmatamentos para pastagens e construção de residências, o lançamento de efluentes domésticos oriundos de pequenas aglomerações urbanas, plantações de banana, inhame e arroz que frequentemente utilizam defensivos agrícolas (Lazzarotto

et al., 2007), as extrações de areia e a retificação de grande parte de seu baixo curso (Bizzeril & Primo, 2001) constituem as principais ações antrópicas já ocorridas. O uso do solo varia de acordo com o trecho da bacia podendo compreender grandes áreas de pastagens (como no baixo curso) ou até extensas áreas de Mata Atlântica bem preservadas (observadas nos trechos superiores) (Lazzarotto, 2006).

Variações nas características bióticas e abióticas podem ser observadas ao longo do seu percurso em direção ao Oceano Atlântico, passando de um rio estreito com leito pedregoso a um rio largo de fundo arenoso. Ao final da década de 60 e início de 70, o Departamento Nacional de Obras de Saneamento (DNOS), efetuou obras de drenagem, retificação e alargamento de vários cursos hídricos na região na do baixo Macaé, o que veio a alterar grande parte do seu trecho inferior.



**Figura 1.** Mapa destacando a bacia do Rio Macaé. Localidades amostradas: RM3, RM4, RM5, RM7, RM-FZ e RM-ST.

## 2.2. Localidades amostradas:

Os exemplares amostrados foram coletados em seis pontos pré-estabelecidos de acordo com a distribuição das espécies de loricarídeos selecionadas, nos trechos superior, médio e baixo do Rio Macaé, de acordo com os pontos definidos por Brito (2007).

Trecho superior – É representado apenas pela localidade RM3 (S 22°21', W 42°25') situada a 835 metros de altitude (Fig. 2 A). A localidade apresenta mata ciliar bem preservada, com vegetação ripária densa composta por árvores de grande porte, com habitats de corredeira, rápido e remanso bem definidos. O substrato é composto por pedras de médio a pequeno porte, cascalho e areia. Durante o período amostral amplitude de fluxo e profundidade variaram entre 0.02 - 1.2 m/s e 9 – 70 cm, respectivamente.

Trecho médio – Representado pelas localidades RM4 (S 22°21', W 42°21'), RM5 (S 22°21', W 42°19') e RM7 (S 22°22', W 42°12'), localizadas a 714, 596 e 189m de altitude, respectivamente (Fig.2 B, C e D). A mata ciliar observada é menos preservada e dossel mais aberto que as localidades superiores do rio, com algumas áreas de pastagens e casas próximas às margens do rio. O substrato de forma geral mantém as mesmas características dos trechos superiores, porém mais arenoso. Durante o período amostral as amplitudes de fluxo e profundidade variaram entre 0.1/1.77 m/s e 15/98 cm, respectivamente.

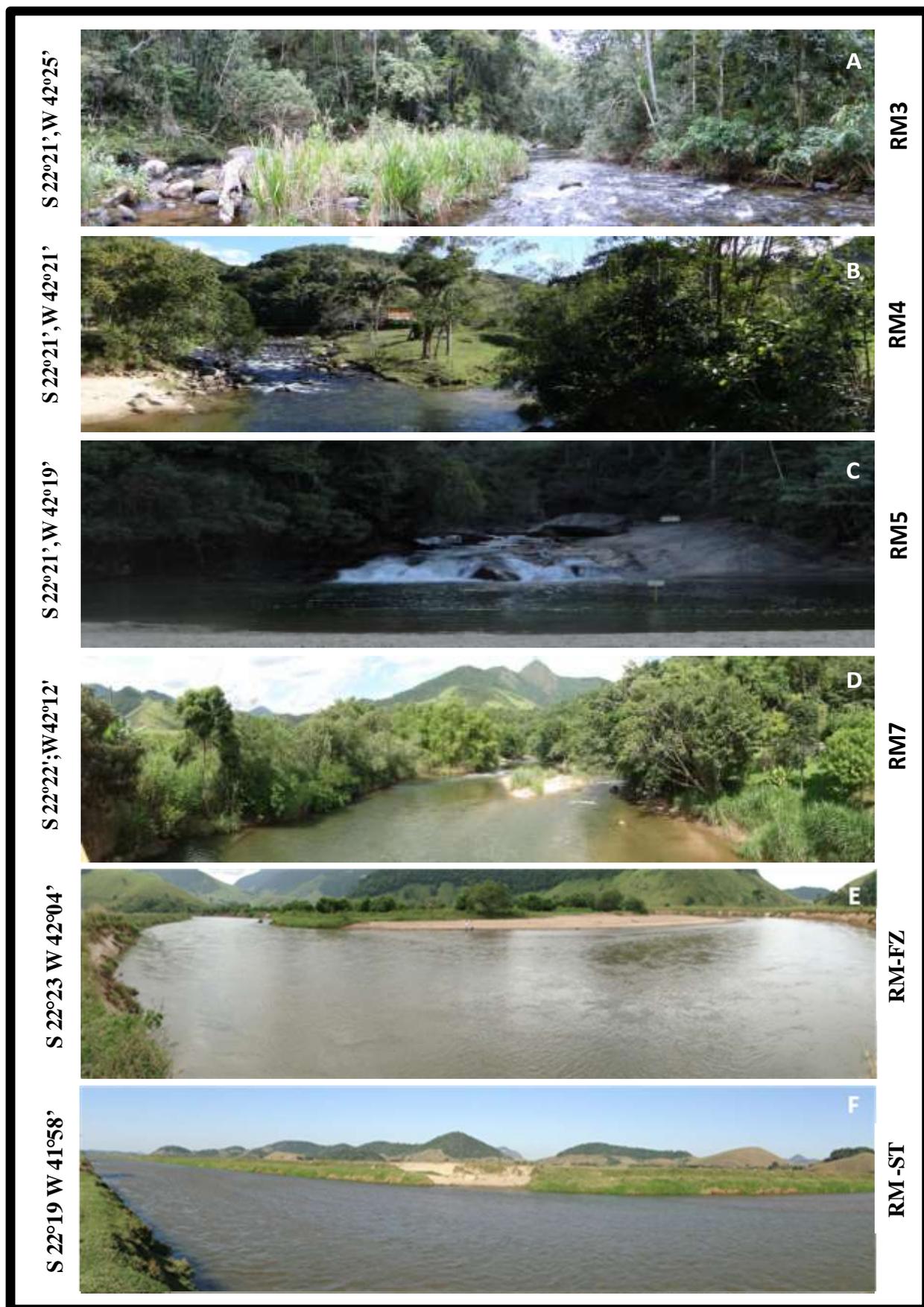
Trecho baixo – Possui características de rio de planície com pequeno declive, mata ciliar bastante reduzida, substituída por pastagens, ocupação humana e agricultura, bem como margens erodidas. Representado pelas localidades RM-FZ (S 22°23', W 42°04') e RM-ST (S 22°19', W 41°58'), localizadas a 76 e 24 metros de altitude, respectivamente (Fig.2 E e F). A presença de uma extensa área de rio canalizada constitui uma das principais características do trecho. O substrato é

predominantemente arenoso com vegetação marginal composta por gramíneas. As amplitudes de fluxo e profundidade variaram entre 0.1/ 1.1 m/s e 8/140 cm.

Uma caracterização resumida das variáveis ambientais registradas relativas a cada ponto amostrado é encontrado na tabela I.

**Tabela I.** Média, desvio padrão (entre parêntesis) e valores mínimo e máximo das variáveis ambientais mensuradas ao longo do período amostral nos sítios: RM3, RM4, RM5, RM7, RM- FZ e RMM-ST.

Variável	RM3	RM4	RM5	RM7	RM-FZ	RM-ST
<b>Largura (m)</b>	19.70	22.82	30.05	40.03	37.46	52.01
	(3.43)	(3.02)	(2.05)	(3.45)	(3.49)	-
	16.2 / 25.0	21.0 / 27.3	28.0 / 32.1	38.0 / 44.0	35.4 / 41.5	-
<b>Profundidade (cm)</b>	38.66	32.71	47.20	65.22	51.38	62.33
	(14.20)	(9.59)	(21.58)	(20.37)	(26.68)	(33.02)
	9 / 70	15 / 51	16 / 91	31 / 98	0 / 100	26 / 140
<b>Fluxo (m/seg)</b>	0.55	0.70	0.65	0.60	0.54	0.54
	(0.30)	(0.33)	(0.46)	(0.30)	(0.22)	(0.23)
	0.02 / 1.2	0.1 / 1.26	0.1 / 1.77	0.13 / 1.05	0.22 / 0.90	0.1 / 1.1
<b>Temperatura (°C)</b>	19.73	20.03	20.65	22.85	23.85	25.65
	(1.95)	(2.05)	(0.85)	(4.73)	(4.79)	(2.95)
	17.5 / 21.1	17.7 / 21.6	20.3 / 21.0	19.5 / 26.2	20.0 / 27.7	22.9 / 28.4
<b>Condutividade (µS)</b>	17.80	18.90	20.80	24.45	27.95	30.01
	(1.66)	(1.47)	(1.05)	(3.32)	(1.76)	(2.26)
	16.6 / 19.7	18.0 / 20.6	20.3 / 21.3	22.1 / 26.8	26.7 / 29.2	28.4 / 31.6



**Figura 2.** Sítios amostrados ao longo do Rio Macaé (A=RM3, B=RM4, C=RM5, D=RM7, E=RM-FZ, F=RM-ST).

### 2.3. Espécies estudadas:

*Neoplecostomus microps* (Steindachner, 1877) (Fig.3) – pertence à subfamília Neoplecostominae, sendo a espécie mais abundante no estudo, coletada nos trechos alto e médio do Rio Macaé. Pode ser considerada uma espécie de pequeno porte, alcançando menos de 15 cm de comprimento padrão e não possui valor comercial conhecido. A distribuição da espécie compreende o Rio Paraíba do Sul e seus tributários (Langeani, 1990; Bizerril, 1995) e rios costeiros adjacentes (Buckup, 2007). A partir da distribuição e processos reprodutivos de espécies de Loricariidae no Rio Macaé, Brito (2007) classifica a espécie como de ampla distribuição com reprodução e recrutamento associado ao período chuvoso.

*Rineloricaria* (Bleeker, 1862) sp.1 e sp.2 (Fig.3) – pertencem a subfamília Loricariinae, ambas as espécies co-ocorrem no trecho médio do Rio Macaé, são novas para a ciência e até o momento não foram descritas. De modo geral, espécies pertencentes ao gênero são de pequeno porte (comprimento padrão máximo de aproximadamente 15 cm no presente estudo) e exibem dimorfismo sexual na forma de odontódeos hipertrofiados nos lados da cabeça e nadadeiras peitorais dos machos (Rodríguez & Miquelarena, 2005). Segundo os critérios de classificação de Brito (2007) as espécies ocorrem no trecho médio com investimento reprodutivo ao longo de todo o ano.

*Hypostomus punctatus* (Valenciennes, 1840) (Fig.3) – pertence à subfamília Hypostominae, sendo a espécie menos abundante no estudo, coletada no trecho baixo do Rio Macaé. Dentre os integrantes da família Loricariidae as espécies de Hypostominae atingem os maiores tamanhos; *H.punctatus* pode atingir mais de 25 cm de comprimento padrão e se distribui por drenagens costeiras na América do Sul. Brito (2007) cita a preferência da espécie por habitats de fundo arenoso e águas rápidas e segundo os seus critérios de classificação a espécie apresenta ampla distribuição no rio com reprodução e recrutamento associado ao período chuvoso.

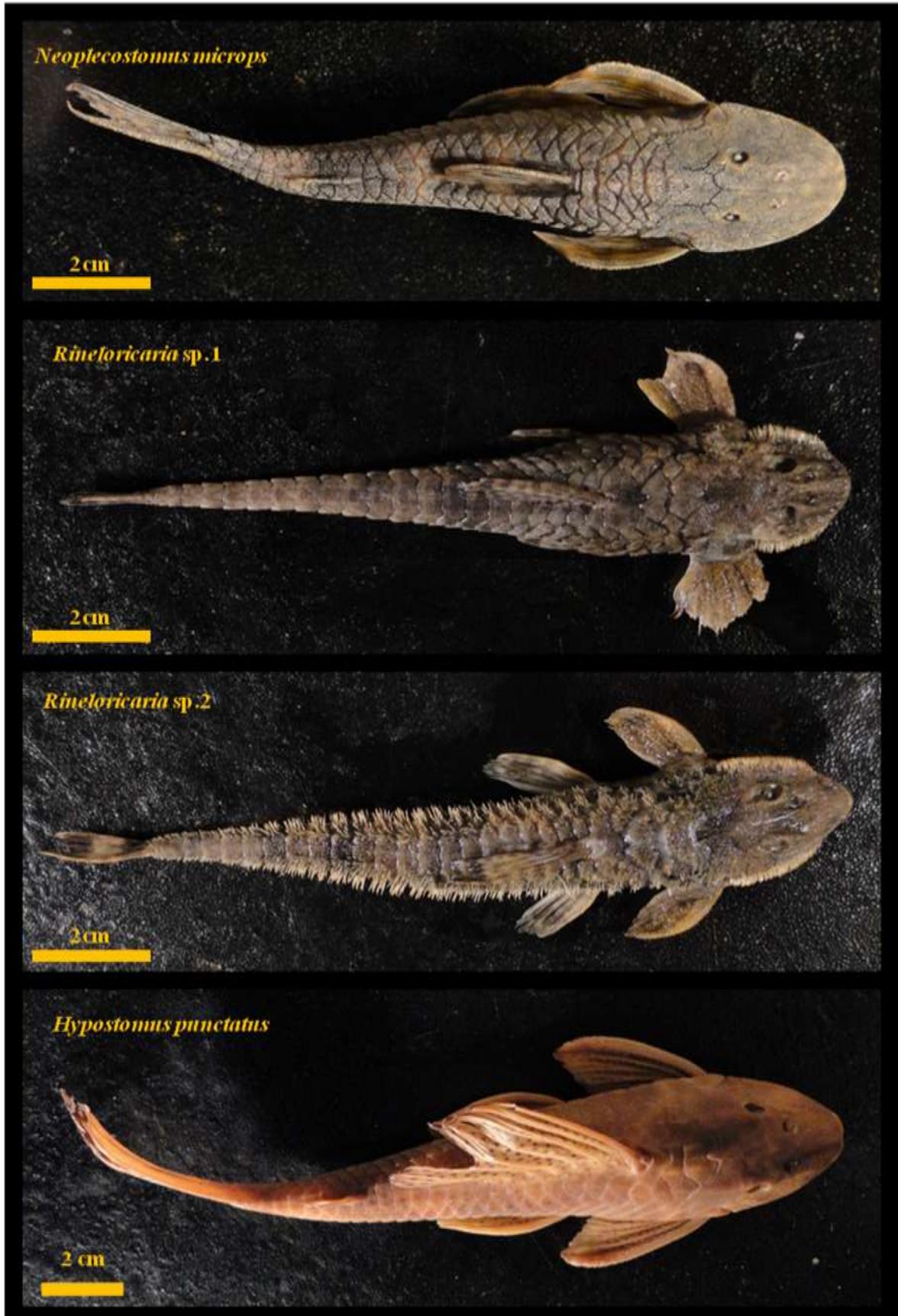


Figura 3. Exemplos das espécies estudadas.

#### **2.4. Amostragens:**

As amostragens foram realizadas no período de março de 2009 a novembro de 2010, em localidades pré-estabelecidas, distribuídas nos trechos alto, médio e baixo do rio, de acordo com os pontos definidos por Brito (2007). O emprego dos equipamentos de pesca foi realizado em função das características de cada ponto, eficiência de captura e distribuição das espécies. Foram utilizadas peneira comum (malha 5 mm) para a coleta de juvenis, redes de arrasto (malha 10 mm) para realização de *kicking* na calha do rio e tarrafas (malhas 20 e 30 mm). Redes de espera de diferentes malhas (20, 25, 30, 35 e 40 mm) foram armadas ao entardecer e retiradas ao amanhecer. A tomada de dados abióticos consistiu no registro de velocidade média do fluxo de água (m/seg) e profundidade (cm) com fluxômetro digital Global Flow Probe FP 101, temperatura (C°) e condutividade ( $\mu$ S) com aparelho medidor YSI 30.

#### **2.5. Análises laboratoriais e dados biométricos:**

Os exemplares coletados foram acondicionados em sacos plásticos, conservadas em gelo e transportadas para o Laboratório de Ecologia de Peixes da Universidade Federal do Rio de Janeiro, onde foram realizadas parte das técnicas laboratoriais. De cada exemplar coletado foram tomadas as seguintes medidas biométricas: comprimento padrão (Lp), peso total (Wt) e peso das gônadas (Wg). Os estádios reprodutivos de cada espécime foram determinados macroscopicamente, segundo critérios e classificação adaptados de Vazzoler (1996), considerando na classificação o padrão de coloração, a consistência, o tamanho e a vascularização das gônadas. Abaixo descrição macroscópica das fases de desenvolvimento gonadal para machos e fêmeas empregadas no estudo (Tab.2).

**Tabela 2.** Descrição macroscópica das fases de desenvolvimento gonadal segundo critérios e classificação adaptados de Vazzoler (1996).

<b>Estágios</b>	<b>Desenvolvimento dos testículos</b>	<b>Desenvolvimento dos Ovários</b>
<b>Repouso</b>	Forma filamentosas, muito transparente e fina, de difícil visualização. Ocupa menos de 5% da cavidade celomática.	Possuem tamanho reduzido ocupando pouco espaço da cavidade celomática. São translúcidos, com fraca vascularização, não sendo possíveis a observação de ovócitos a olho nu.
<b>Maturação inicial</b>	Forma filamentosas mais achatadas e mais aparentes. Ocupa entre 5 e 10% da cavidade celomática, cor branca, levemente irrigado e flácido.	Os ovários apresentam-se maiores com vascularização de moderada a intensa. Ocupa entre 20 e 25% da cavidade celomática, onde é possível a observação de alguns ovócitos a olho nu.
<b>Maduro</b>	Forma de fita achatada, ocupando de 10 a 15% da cavidade celomática. Cor branca, irrigação evidente e liberação de esperma sob leve pressão.	Os ovários apresentam-se túrgidos, ocupando grande parte da cavidade celomática (aproximadamente 70%), com um grande número de ovócitos grandes, opacos ou translúcidos.
<b>Semi Esgotado/Desovado</b>	Mantém a forma de fita, com leve redução de tamanho em relação aos maduros. Aspecto flácido e hemorrágico, irrigação bem evidente e cor esbranquiçada.	Redução de volume em relação aos maduros, ocupam de 30 a 40% da cavidade celomática. Ovócitos grandes visíveis a olho nu, porém em menores quantidades. Aspecto flácido hemorrágico com irrigação bem evidente.
<b>Esgotado/Desovado</b>	Apresentam forma irregular, fitácea e filamentosas em algumas regiões. Redução de tamanho, ocupando menos de 5% da cavidade celomática. Aspecto flácido e hemorrágico muito evidente com irrigação intensa.	Ocupam aproximadamente 30% da cavidade abdominal e apresentam aspecto translúcido. Ovócitos não desovados em possível processo de reabsorção podem ser observados. Aspecto flácido e hemorrágico com irrigação intensa.

### 2.5.1. Índices biológicos:

Para todos indivíduos de cada espécie e cada estágio reprodutivo foram calculados o índice gonadossomático ( $IGS = Wg \times 100 / Wt$ , onde  $Wg$  = peso da gônada e  $Wt$  = peso total), e o fator de condição ( $K = Wt / Lp^b$ , onde  $b$  representa o coeficiente alométrico da relação peso-comprimento).

### 2.5.2. Densidade calórica:

Para a determinação do conteúdo calórico, foram extraídos de cada indivíduo, amostras de músculos localizadas próximas a inserção da nadadeira dorsal. Posteriormente, as amostras foram secas em estufa a 60°C até peso constante e maceradas individualmente até a obtenção de um pó fino e homogêneo. O valor em cal/g de tecido muscular foi obtido por meio da combustão da matéria orgânica em bomba calorimétrica, IKA modelo C-200 (Fig.4), tendo o oxigênio como agente oxidante, medindo diretamente a quantidade de calor liberado no processo de combustão do material. As determinações do conteúdo energético das amostras foram realizadas em laboratório pertencente ao Programa de Pós Graduação em Ecologia e Evolução da Universidade do Estado do Rio de Janeiro – UERJ.



**Figura 4.** Bomba calorimétrica IKA modelo C-200 utilizada no estudo, à direita registro de densidade calórica visualizado no monitor do aparelho.

### 2.6. Tratamento Estatístico:

Na comparação entre os estádios reprodutivos para cada sexo foram considerados a densidade calórica, índice gonadossomático e fator de condição. Para *Neoplecostomus microps* e *Hypostomus punctatus* foram considerados o fator de

condição e a densidade calórica na comparação entre machos, fêmeas e juvenis. Para *Rineloricaria* sp.1 e *Rineloricaria* sp.2, devido a não captura de juvenis, foram considerados somente machos e fêmeas. Visando a eliminação de variações ocorrentes durante o processo de preparação das gônadas para a reprodução, nas comparações entre os sexos, localidades e correlações feitas foram considerados estádios reprodutivos equivalentes quando ocorreram diferenças significativas entre os estádios reprodutivos para uma determinada espécie. Para a identificação de possíveis diferenças significativas entre as médias obtidas, utilizou-se análises de variância não paramétrica Kruskal-Wallis no programa Bioestat 5.0, devido ao não cumprimento dos pré-requisitos de homocedasticidade e normalidade de variância dos dados, posteriormente, aplicou-se teste a posteriori de Dunn ( $p < 0.05$ ). O teste de correlação não paramétrico de Kendall-tau foi empregado entre os valores de densidade calórica para machos e fêmeas e as variáveis biológicas (índices gonadossomático, fator de condição e comprimento padrão) e abióticas mensuradas (fluxo, temperatura e condutividade) para verificar a existência de possíveis relações.

### 3. Resultados

Foram coletados 279 exemplares distribuídos em diferentes estádios de maturação gonadal nos trechos alto, médio e baixo do rio Macaé. Os resultados apresentados incluem 149 exemplares de *N. microps*, 60 exemplares de *R. sp.1*, 66 exemplares de *R. sp.2* e 9 exemplares de *H. punctatus* (tab.3). Dentre os as localidades amostradas RM4 corresponde a de maior número de exemplares, seguida de RM3, RM5, RM7, RM-ST e RM-FZ, respectivamente (Tab.3).

**Tabela 3.** Distribuição de machos, fêmeas e juvenis agrupados por espécie e localidades amostradas nos trechos alto, médio e baixo no rio Macaé (Machos: ♂, Fêmeas: ♀, Juvenis: \*).

Espécie	RM3	RM4	RM5	RM7	RM-ST	RM-FZ	Total
<i>Neoplecostomus microps</i>	26♂	21♂	05♂	05♂	-	-	57♂
	28♀	09♀	01♀	02♀	-	-	40♀
	10*	06*	19*	17*	-	-	52*
<i>Rineloricaria sp.1</i>	-	10♂	09♂	-	-	-	19♂
	-	36♀	05♀	-	-	-	41♀
	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rineloricaria sp.2</i>	-	19♂	11♂	-	-	-	30♂
	-	22♀	14♀	-	-	-	36♀
	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hypostomus punctatus</i>	-	-	-	-	02♂	-	02♂
	-	-	-	-	01♀	01♀	02♀
	-	-	-	-	04*	01*	04*
<b>Total</b>	64	119	64	24	06	02	(279)

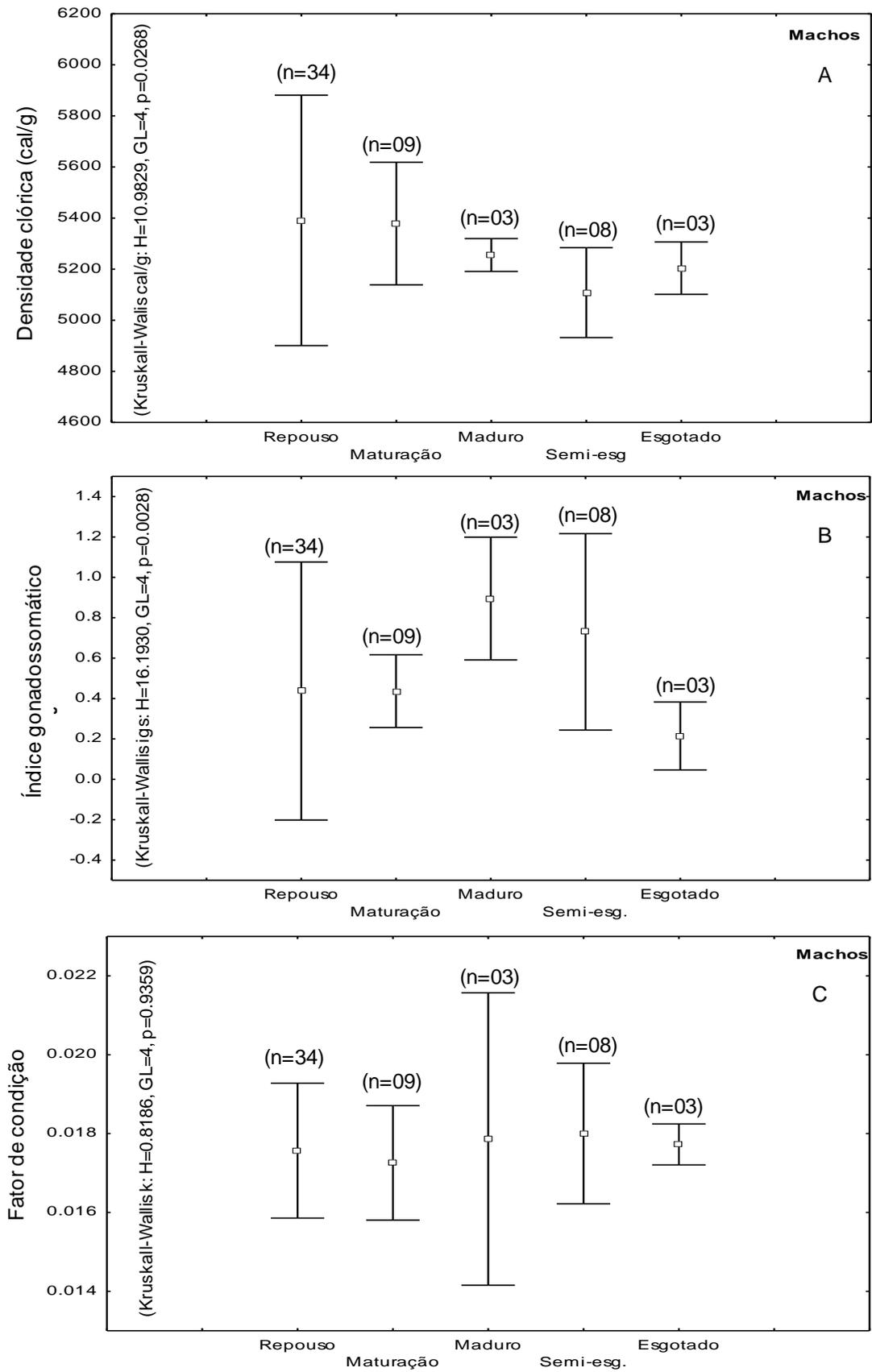
### 3.1. Variações intra-específicas de densidade calórica e índices biológicos por sexo e estágio de maturação gonadal:

#### 3.1.1. *Neoplecostomus microps*

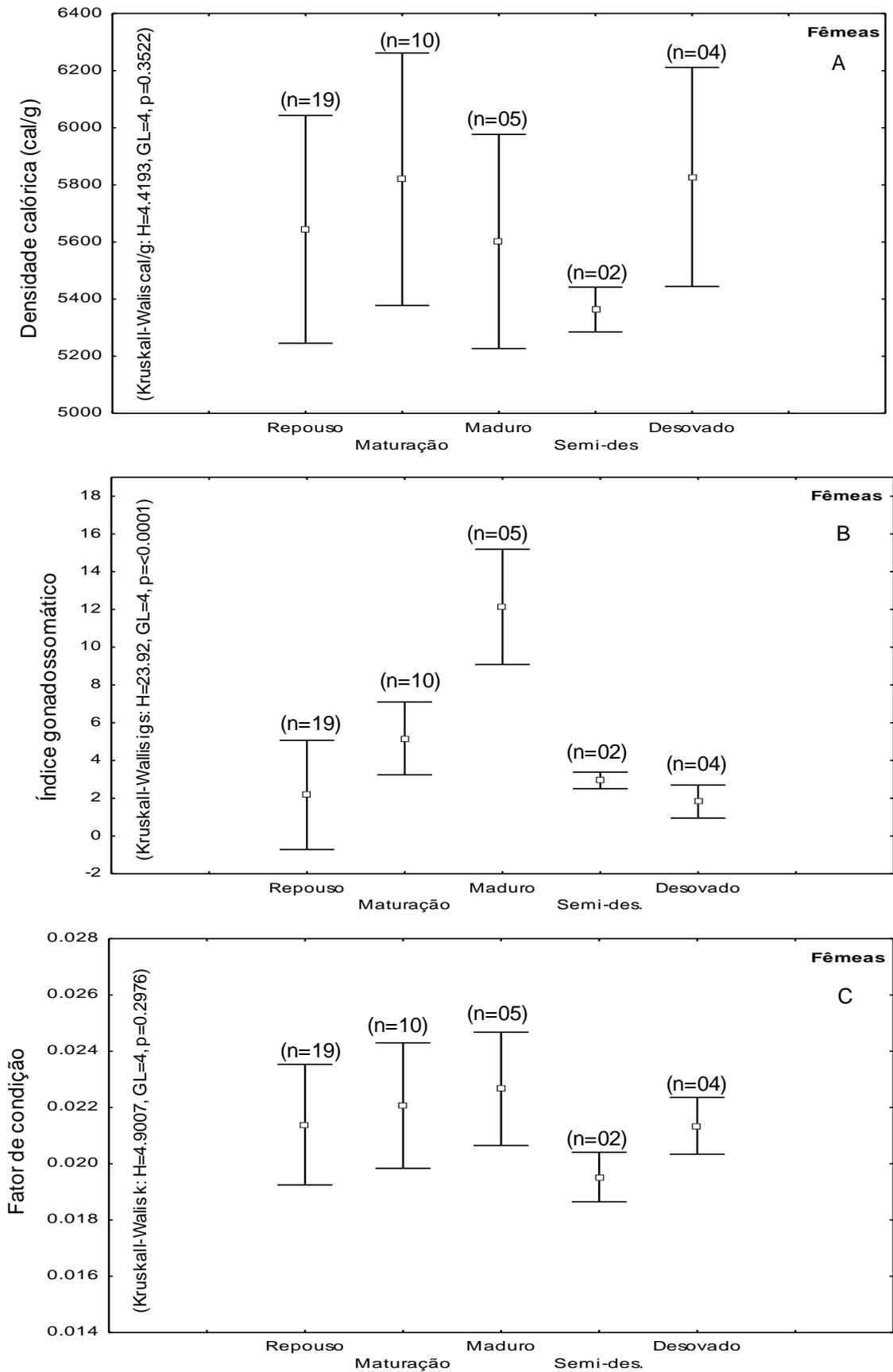
Os valores de densidade calórica de *N. microps* nos diferentes estádios reprodutivos foram significativamente diferentes para machos (Kruskall - Wallis cal/g:  $H=10.9829$ ,  $GL=4$ ,  $p=0.0268$ ) (Fig.5 a) e não diferiram para fêmeas (Kruskall - Wallis cal/g:  $H=4.4193$ ,  $GL=4$ ,  $p=0.3522$ ) (Fig.6 a). Para machos o estágio maturação ( $5378\pm 239$  cal/g) diferiu significativamente de maduro ( $5087\pm 109$  cal/g) (Dunn:  $p<0.05$ ). Observou-se que para machos as maiores valores registrados foram para o estágio repouso ( $5391\pm 490$  cal/g) e menores para o estágio semi-esg ( $5108\pm 176$  cal/g). Para fêmeas as maiores valores foram registrados para o estágio desovado ( $5828\pm 383$  cal/g) e menores para o estágio semi-des ( $5364\pm 78$  cal/g).

Os valores de IGS entre os estádios reprodutivos diferiram significativamente para machos (Kruskall-Wallis igs:  $H=16.1930$ ,  $GL=4$ ,  $p=0.0028$ ) (Fig. 5b) e fêmeas (Kruskall-Wallis igs:  $H=23.92$ ,  $GL=4$ ,  $p=<0.0001$ ) (Fig.6b). Para machos o estágio repouso ( $0.4374\pm 0.6389$ ) foi significativamente diferente de semi-esgotado ( $0.7303\pm 0.4865$ ) (Dunn:  $p<0.05$ ). Para fêmeas o estágio repouso ( $1.6570\pm 1.2781$ ) diferiu de maturação ( $5.1682\pm 1.9286$ ) e maduro ( $12.1367\pm 3.0534$ ), bem como desovado ( $1.8240\pm 0.8759$ ) diferiu de maduro ( $12.1367\pm 3.0534$ ) (Dunn:  $p<0.05$ ). Os maiores valores registrados para ambos os sexos foram verificados no estágio maduro e menores no estágio esgotado e desovado.

Para as análises do fator de condição entre os estádios reprodutivos os valores registrados não diferiram para machos (Kruskall-Wallis k:  $H=0.8186$ ,  $GL=4$ ,  $p=0.9359$ ) (Fig.5 c) e fêmeas (Kruskall-Wallis k:  $H=4.9007$ ,  $GL=4$ ,  $p=0.2976$ ) (Fig.6c).

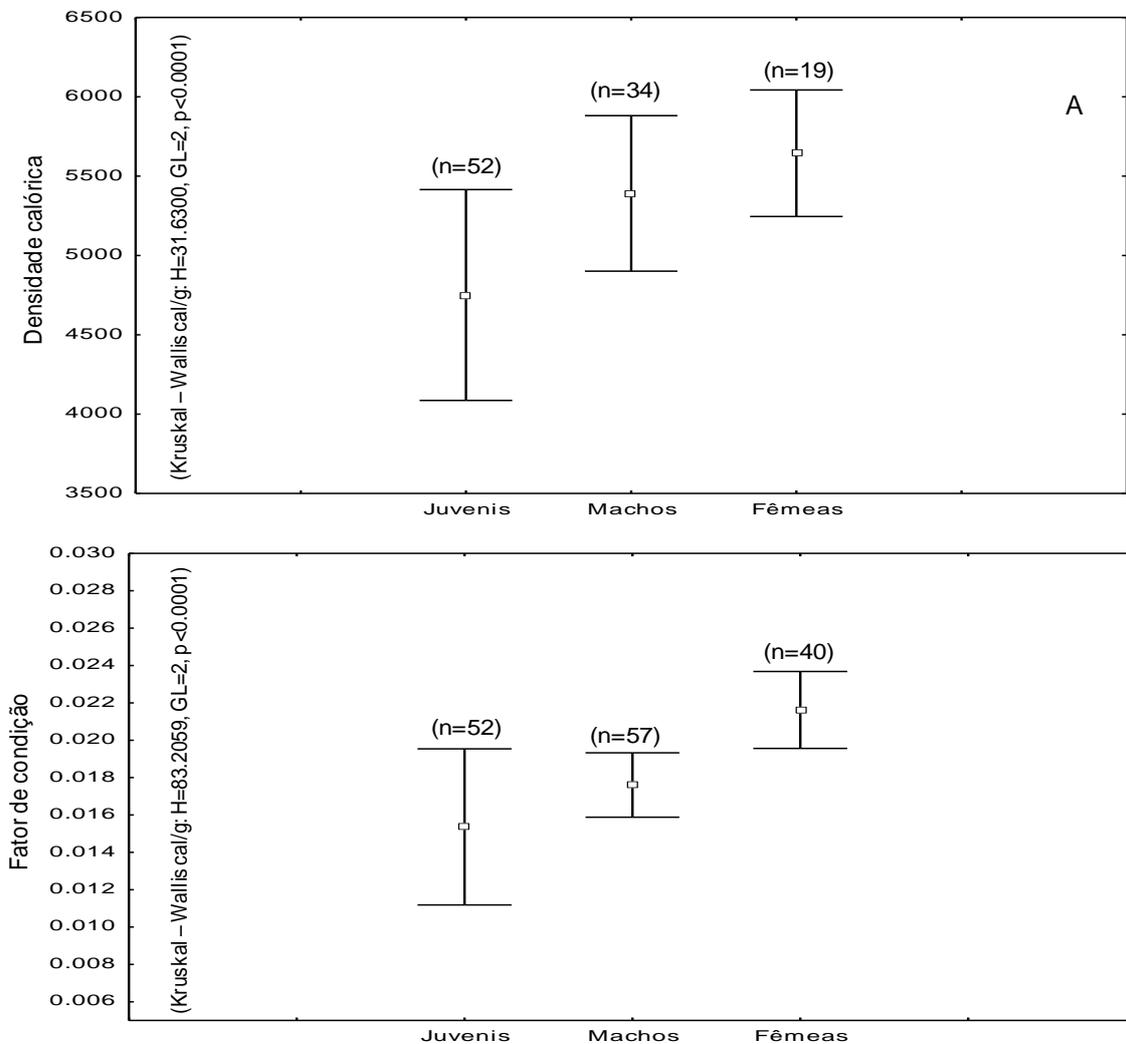


**Figura 5.** Valores médios e desvio padrão de densidade calórica (A), Índice gonadosossomático (B) e fator de condição (C) nos estádios reprodutivos amostrados de machos de *Neoplecostomus microps*.



**Figura 6.** Valores médios e desvio padrão de densidade calórica (A), Índice gonadosomático (B) e Fator de condição (C) nos estádios reprodutivos amostrados de fêmeas de *Neoplecostomus microps*.

Ocorreram diferenças significativas entre o adultos e juvenis (Kruskal-Wallis cal/g:  $H=31.6300$ ,  $GL=2$ ,  $p<0.0001$ ) (Fig.7 a). Para a espécie o estudo mostrou que os valores de densidade calórica não diferiram entre machos ( $5391\pm490$  cal/g) e fêmeas ( $5644\pm398$  cal/g), entretanto juvenis ( $4751\pm664$  cal/g) foram significativamente menores que ambos os sexos (Dunn:  $p<0.05$ ). Para o fator de condição foram verificadas diferenças significativas entre todas os valores (Kruskal – Wallis k:  $H=83.2059$ ,  $GL=2$ ,  $p<0.0001$ ) (Fig.7 b). Juvenis ( $0.0154\pm0.0042$ ) apresentaram valores significativamente menores que machos ( $0.0176\pm0.0017$ ) e fêmeas ( $0.0216\pm0.0020$ ), que também diferiram entre si (Dunn: $p<0.05$ ).



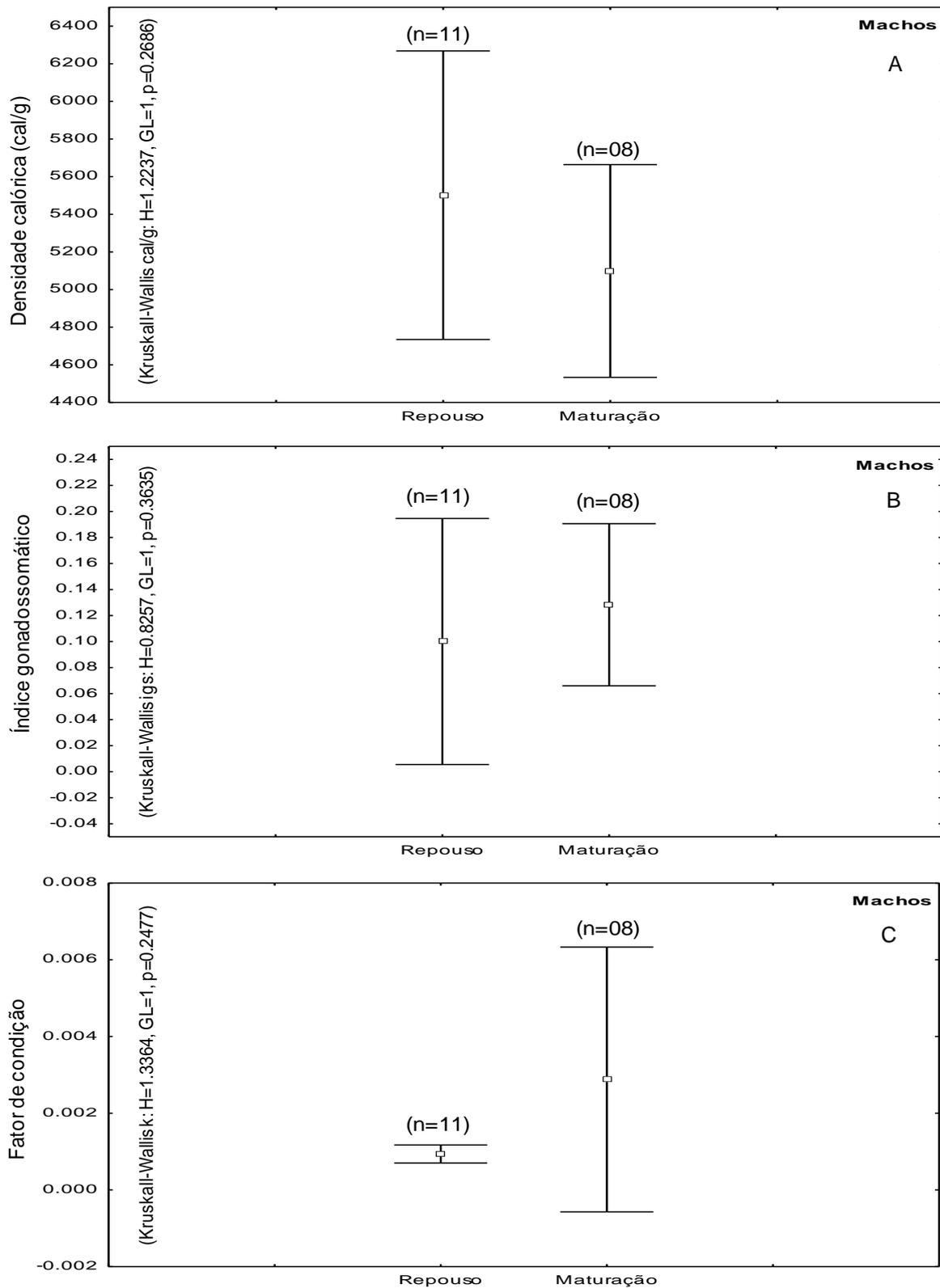
**Figura 7.** Valores médios e desvio padrão da densidade calórica (A) (estádio repouso para machos e fêmeas) e fator de condição (B) de machos, fêmeas e juvenis de *Neoplecostomus microps*.

### 3.1.2. *Rineloricaria* sp.1

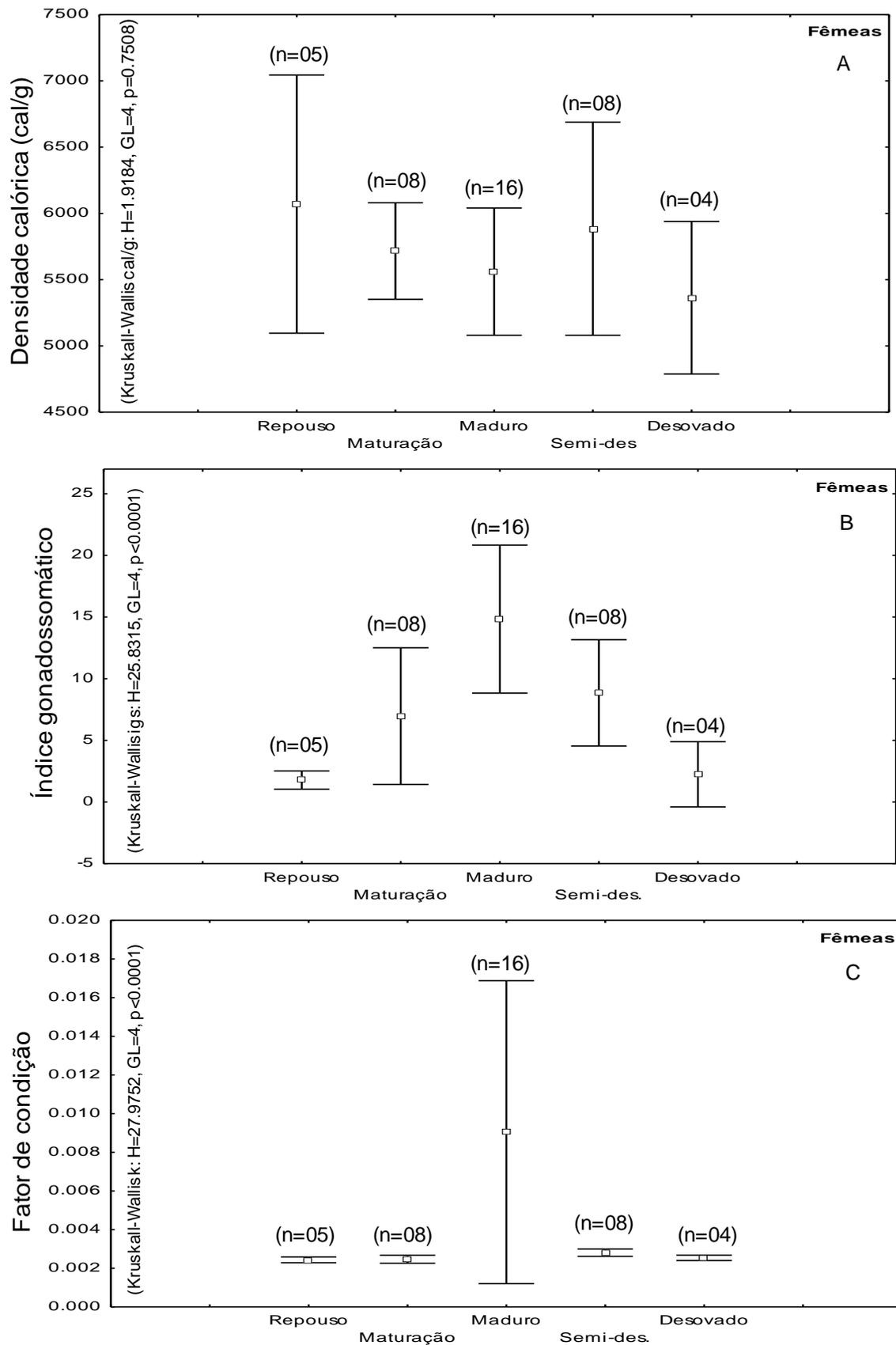
Para os valores de densidade calórica entre os estádios reprodutivos amostrados não ocorreram diferenças significativas para machos (Kruskal-Wallis cal/g:  $H=1.2237$ ,  $GL=1$ ,  $p=0.2686$ ) (Fig.8 a) e fêmeas (Kruskal-Wallis cal/g:  $H=1.9184$ ,  $GL=4$ ,  $p=0.7508$ ) (Fig. 9a).

Os valores de IGS entre os estádios reprodutivos não diferiram significativamente para machos (Kruskal-Wallis igs:  $H=0.8257$ ,  $GL=1$ ,  $p=0.3635$ ) (Fig. 8b). Para fêmeas a diferença entre os valores foram significativas (Kruskal-Wallis igs:  $H=25.8315$ ,  $GL=4$ ,  $p<0.0001$ ) (Fig. 9b), sendo o estágio maduro ( $14.8356\pm 6.0027$ ) significativamente diferente de repouso ( $1.7798\pm 0.7378$ ), maturação ( $6.9672\pm 5.5410$ ) e desovado ( $2.2466\pm 2.6460$ ) (Dunn:  $p<0.05$ ). Os maiores valores foram registrados para o estágio maduro e menores para o estágio repouso.

Para as análises do fator de condição entre os estádios reprodutivos não ocorreram diferenças para machos (Kruskal-Wallis k:  $H=1.3364$ ,  $GL=1$ ,  $p=0.2477$ ) (Fig. 8c). Para fêmeas a diferença entre os valores foi significativa (Kruskal-Wallis k:  $H=27.9752$ ,  $GL=4$ ,  $p<0.0001$ ) (Fig. 9c), sendo o estágio maduro ( $0.0090\pm 0.0078$ ) significativamente diferente de repouso ( $0.0024\pm 0.0001$ ), maturação ( $0.0025\pm 0.0002$ ) e desovado ( $0.0025\pm 0.0001$ ) (Dunn: $p<0.05$ ). O maior valor foi registrado para o estágio maduro e menor para o estágio repouso.



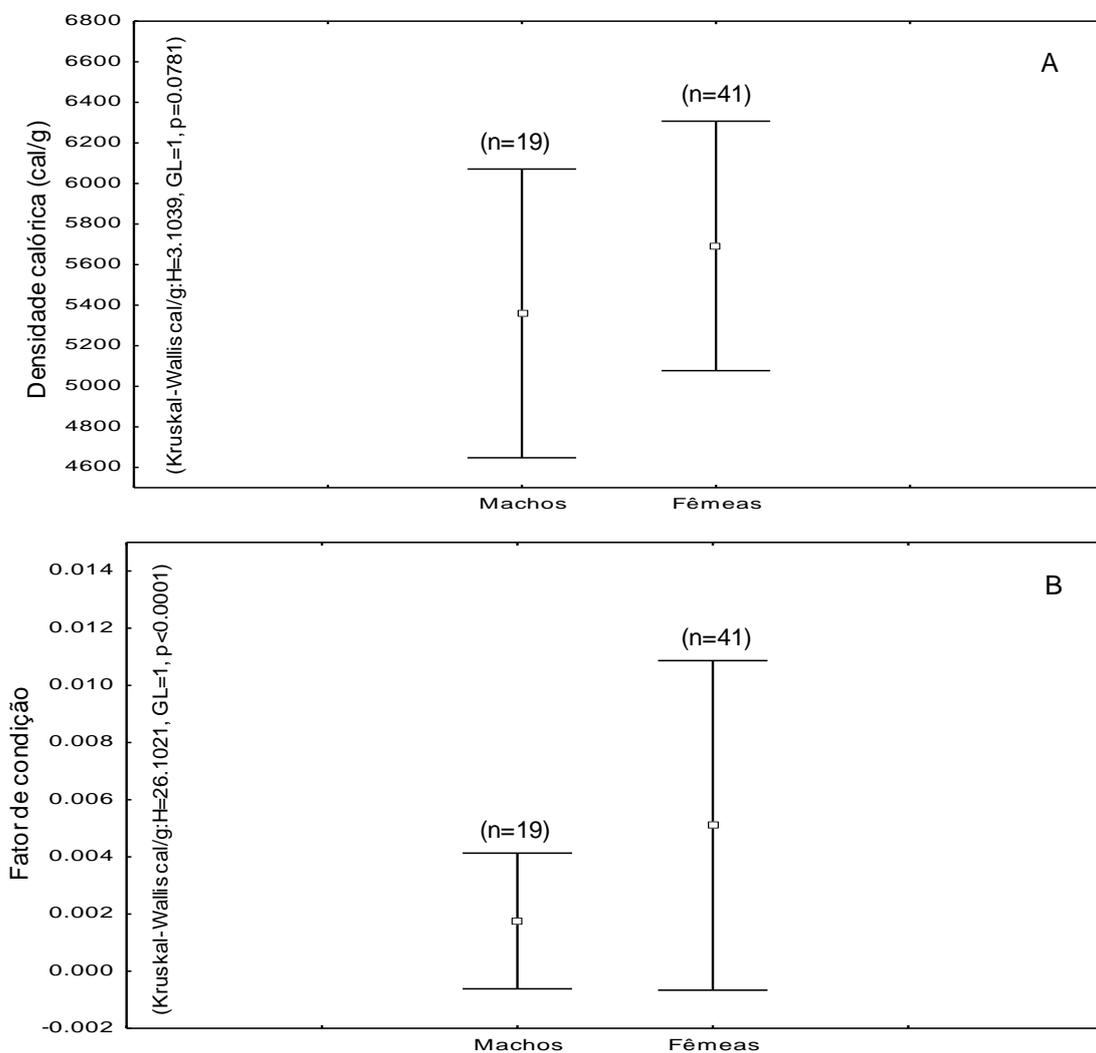
**Figura 8.** Valores médios e desvio padrão de densidade calórica (A), índice gonadosomático (B) e fator de condição (C) nos estádios reprodutivos de Machos de *Rineloricaria* sp1.



**Figura 9.** Valores médios e desvio padrão de densidade calórica (A), Índice gonadosossômico (B) e fator de condição (C) nos estádios reprodutivos amostrados para fêmeas de *Rineloricaria* sp.1.

Para os valores de densidade calórica entre os sexos, não ocorreram diferenças significativas entre machos ( $5359 \pm 711 \text{ cal/g}$ ) e fêmeas ( $5692 \pm 615 \text{ cal/g}$ ) (Kruskal-Wallis cal/g:  $H=3.1039$ ,  $GL=1$ ,  $p=0.0781$ ) (Fig. 10 a).

Os valores do fator de condição entre machos ( $0.0018 \pm 0.0024$ ) e fêmeas ( $0.0051 \pm 0.0058$ ) apresentaram diferença altamente significativa (Kruskal-Wallis k:  $H=26.1021$ ,  $GL=1$ ,  $p<0.0001$ ) (Fig. 10 b), com machos apresentando menores valores (Dunn:  $p<0.05$ ).



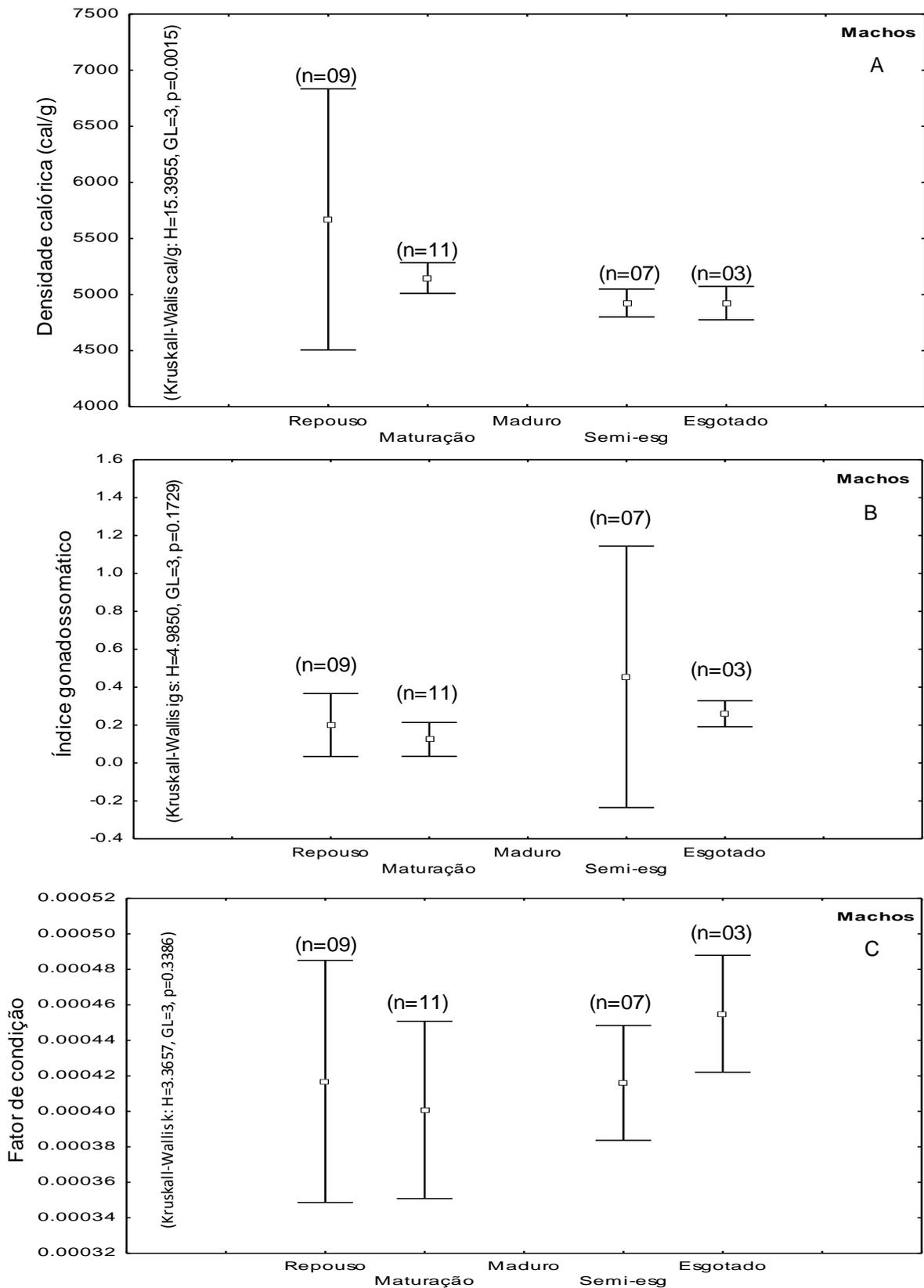
**Figura 10.** Valores médios e desvio padrão da densidade calórica (A) e fator de condição (B) de machos e fêmeas de *Rineloricaria* sp.1

### 3.1.3. *Rineloricaria* sp.2

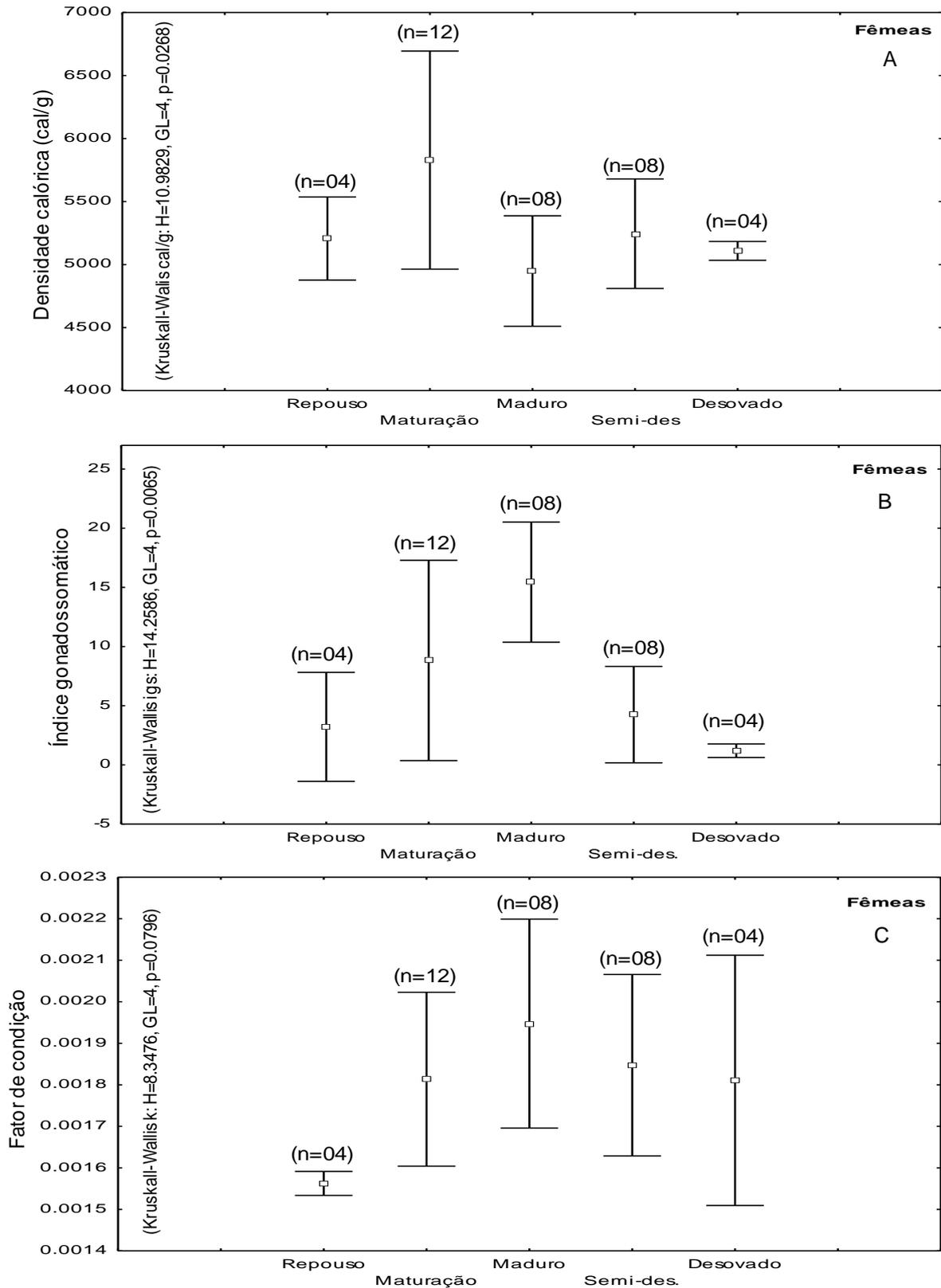
Nas análises dos valores de densidade calórica entre os estádios reprodutivos ocorreram diferenças significativas para machos (Kruskal-Wallis cal/g:  $H=15.3955$ ,  $GL=3$ ,  $p=0.0015$ ) (Fig.11 a) e fêmeas (Kruskal-Wallis cal/g:  $H=10.9829$ ,  $GL=4$ ,  $p=0.0268$ ) (Fig.12 a). Para machos o estágio repouso ( $5669 \pm 1163$  cal/g) diferiu de semi-esg. ( $4924 \pm 124$  cal/g) e esgotado ( $4924 \pm 148$  cal/g) (Dunn:  $p < 0.05$ ). Para fêmeas o estágio maturação ( $5829 \pm 865$  cal/g) diferiu significativamente de maduro ( $4948 \pm 438$  cal/g) (Dunn:  $p < 0.05$ ). Os maiores valores foram registrados no estágio repouso para machos e menor no estágio esgotado. Nas fêmeas o estágio maturação correspondeu aos maiores valores e maduro os menores valores registrados.

Os valores de IGS entre os estádios reprodutivos não diferiram significativamente para machos (Kruskal-Wallis igs:  $H=4.9850$ ,  $GL=3$ ,  $p=0.1729$ ) (Fig. 11b). Para fêmeas os valores diferiram (Kruskal-Wallis igs:  $H=14.2586$ ,  $GL=4$ ,  $p=0.0065$ ) (Fig. 12b), sendo o estágio maduro ( $15.4451 \pm 5.0790$ ) significativamente diferente dos estádios repouso ( $3.2142 \pm 4.6053$ ) e desovado ( $1.1967 \pm 0.5719$ ) (Dunn:  $p < 0.05$ ). O estágio maduro representou os maiores valores verificados e repouso os menores.

Para as análises dos valores do fator de condição entre os estádios reprodutivos não ocorreram diferenças significativas para machos (Kruskal-Wallis k:  $H=3.3657$ ,  $GL=3$ ,  $p=0.3386$ ) (Fig.11 c) e fêmeas (Kruskal-Wallis k:  $H=8.3476$ ,  $GL=4$ ,  $p=0.0796$ ) (Fig. 12 c).



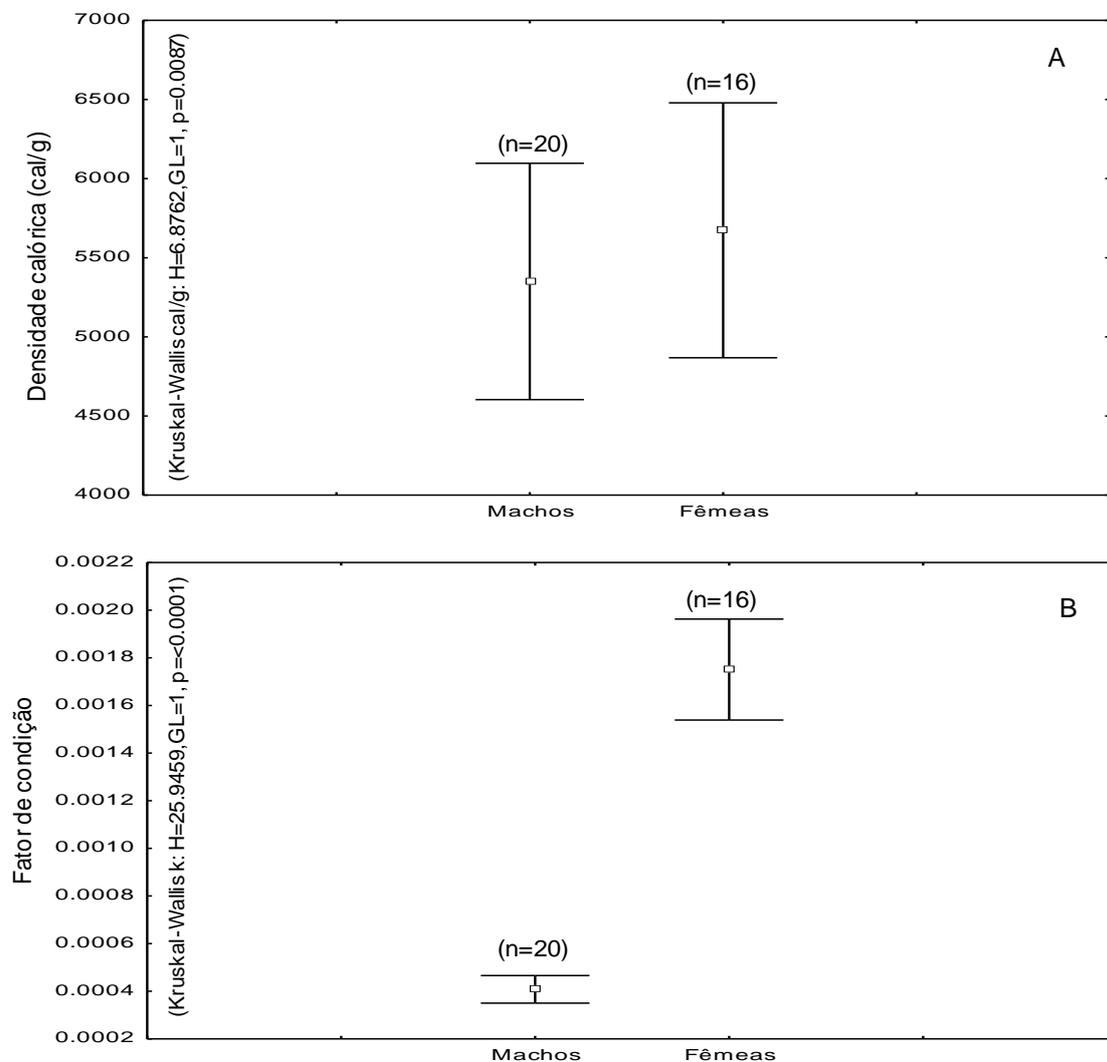
**Figura 11.** Valores médios e desvio padrão de densidade calórica (A), índice gonadosossomático (B) e fator de condição (C) nos estádios reprodutivos amostrados de *Rineloricaria* sp.2.



**Figura 12.** Valores médios e desvio padrão de densidade calórica (A), Índice gonadosossomático (B) e fator de condição (C) nos estádios reprodutivos amostrados de fêmeas de *Rineloricaria* sp2.

Para os valores analisados de densidade calórica entre machos ( $5350 \pm 746$  cal/g) e fêmeas ( $5673 \pm 805$  cal/g) ocorreram diferenças significativas (Kruskal-Wallis cal/g:  $H=6.8762$ ,  $GL=1$ ,  $p=0.0087$ ) (Fig. 13a), com machos apresentando menores valores (Dunn:  $p<0.05$ ).

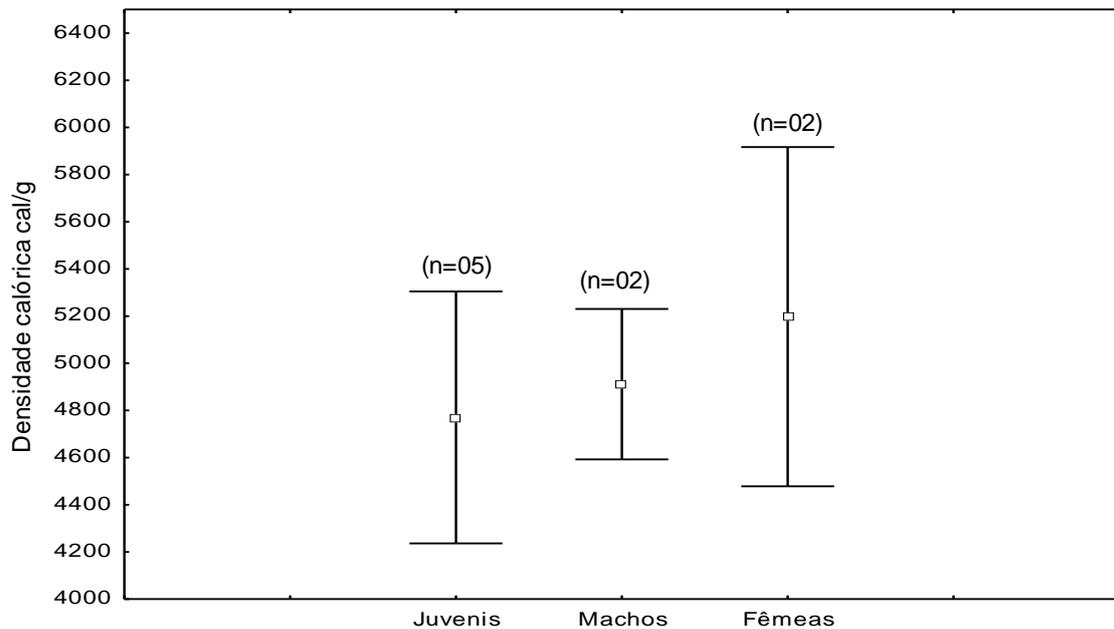
Os valores do fator de condição para machos ( $0.0004 \pm 0.0001$ ) e fêmeas ( $0.0018 \pm 0.0002$ ) apresentaram diferença altamente significativa (Kruskal-Wallis k:  $H=25.9453$ ,  $GL=1$ ,  $p<0.0001$ ) (Fig. 13b), com machos apresentando menores valores (Dunn:  $p<0.05$ ).



**Figura 13.** Valores médios e desvio padrão da densidade calórica (A) (estádio repouso e maturação para machos e fêmeas) e fator de condição (B) de machos e fêmeas de *Rineloricaria* sp.2.

### 3.1.4. *Hypostomus punctatus*

Por inspeção gráfica, observa-se, que a densidade calórica de juvenis ( $4770 \pm 534$  cal/g) foi menor em relação a machos ( $4911 \pm 318$  cal/g) e fêmeas ( $5197 \pm 719$  cal/g), com fêmeas apresentando maiores valores em relação aos machos (Fig.14).



**Figura 14.** Valores médios e desvio padrão da densidade calórica de machos, fêmeas e juvenis de *Hypostomus punctatus*.

## 3.2. Variações energéticas por localidades amostradas

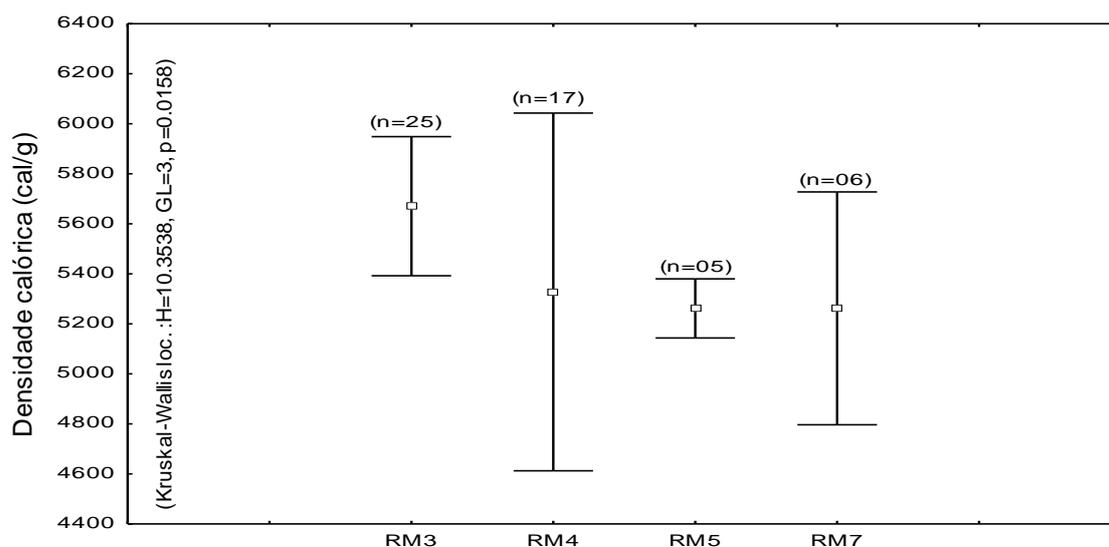
### 3.2.1. *Neoplecostomus microps*

A análise de densidade calórica de adultos *N.microps* verificada para as localidades amostradas (Tab.4) no presente estudo, revelaram a ocorrência de variação espacial significativa (Kruskal-Wallis localidades:  $H=10.3538$ ,  $GL=3$ ,  $p=0.0158$ ) (Fig.15).

**Tabela 4.** Distribuição de estádios reprodutivos de exemplares adultos de *N.microps* por sexo e localidade amostrada nos trechos alto e médio da bacia do Rio Macaé. Machos: ♂, Fêmeas: ♀.

		RM3		RM4		RM5		RM7		Total
Estádios		♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	
<i>N. microps</i>	Repouso	12	13	14	03	04	01	04	02	53
	Maturação	05	05	02	05	01	-	01	-	19
	Maduro	01	04	02	01	-	-	-	-	08
	Semi-Esgotado / Desovado	06	02	02	-	-	-	-	-	10
	Esgotado / Desovado	02	04	01	-	-	-	-	-	07
<b>Total</b>		28	26	21	08	05	01	05	02	(97)

A análise de variação espacial revelou que os valores de densidade calórica encontrados para a localidade RM3 ( $5670 \pm 278$  cal/g), inserida no trecho alto do Rio Macaé, foram superiores e significativamente diferentes da localidade RM5 ( $5261 \pm 118$  cal/g) (Dunn:  $p < 0.05$ ). A inspeção gráfica dos valores obtidos mostram que as médias de densidade calórica registrados para as localidades RM4 ( $5327 \pm 715$  cal/g), RM5 ( $5261 \pm 118$  cal/g) e RM7 ( $5262 \pm 465$  cal/g), pertencentes ao trecho médio do Rio Macaé, foram de modo geral, semelhantes.



**Figura 15.** Média e desvio padrão de densidade calórica de *N.microps* de ambos os sexos e mesmo estádio reprodutivo (repouso) nos pontos amostrados no Rio Macaé.

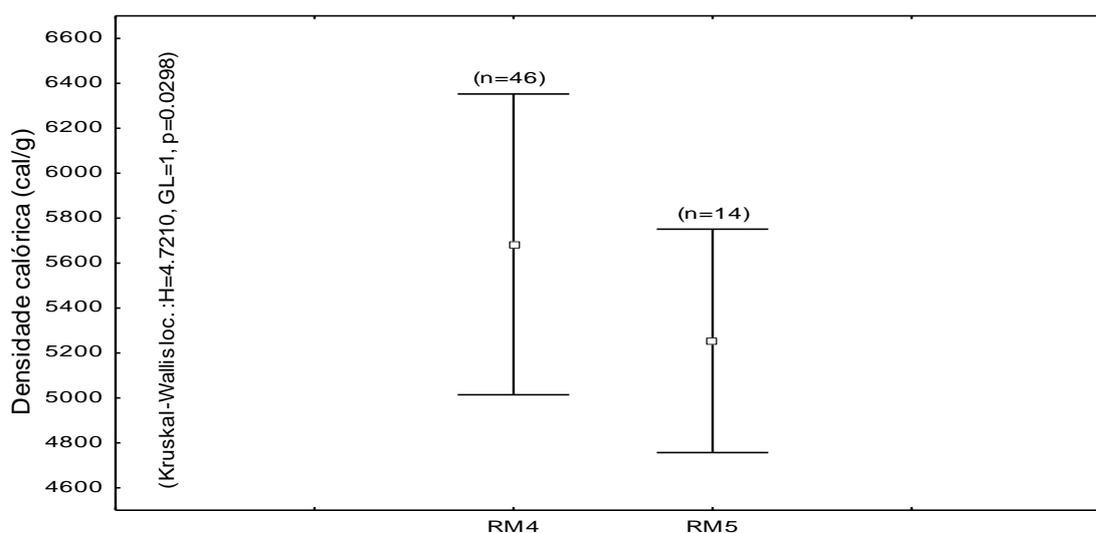
### 3.2.2. *Rineloricaria* sp.1

Para análise de densidade calórica de *Rineloricaria* sp.1 verificada para as localidades RM4 e RM5, ambas inseridas no trecho médio do Rio Macaé (Tab.5) foi verificada a ocorrência de variação espacial significativa (Kruskal-Wallis localidades:  $H=4.7210$ ,  $GL=1$ ,  $p=0.0298$ ) (Fig.16).

**Tabela 5.** Distribuição de estádios reprodutivos de exemplares de *Rineloricaria* sp.1 por sexo e localidade amostrada no trecho médio do Rio Macaé. Machos: ♂, Fêmeas: ♀.

	Estádios	RM4		RM5		Total
		♂	♀	♂	♀	
<b><i>Rineloricaria</i> sp.1</b>	<b>Repouso</b>	07	05	04	-	16
	<b>Maturação</b>	03	08	05	-	16
	<b>Maduro</b>	-	14	-	02	16
	<b>Semi-Esgotado / Desovado</b>	-	08	-	-	08
	<b>Esgotado / Desovado</b>	-	01	-	03	04
<b>Total</b>		10	36	09	05	(60)

Os valores registrados para a localidade RM4 ( $5683 \pm 669$ ) foram superiores a RM5 ( $5222 \pm 449$  cal/g) (Dunn:  $p < 0.05$ ).



**Figura 16.** Média e desvio padrão de densidade calórica de *Rineloricaria* sp.1 de ambos os sexos nos pontos amostrados no Rio Macaé.

### 3.2.3. *Rineloricaria* sp.2

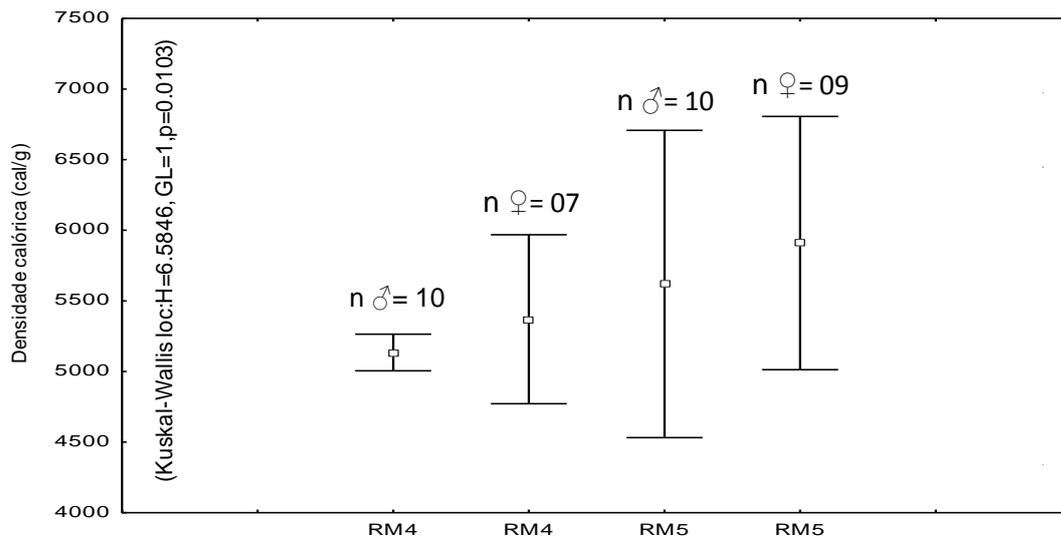
A análise de densidade calórica de *Rineloricaria* sp.2 verificada para as localidades RM4 e RM5 (Tab.6), considerou cada sexo separadamente foi verificada a ocorrência de variação espacial significativa (Kruskal-Wallis localidades:  $H=6.5846$ ,  $GL=1$ ,  $p=0.0103$ ) (Fig.17).

**Tabela 6.** Distribuição de estádios reprodutivos de exemplares de *Rineloricaria* sp.2 distribuídos por sexo e localidade amostrada. Machos: ♂, Fêmeas: ♀.

	Estádios	RM4		RM5		Total
		♂	♀	♂	♀	
<b><i>Rineloricaria</i> sp.2</b>	<b>Repouso</b>	04	02	05	02	13
	<b>Maturação</b>	06	05	05	07	23
	<b>Maduro</b>	-	07	-	01	08
	<b>Semi-Esgotado / Desovado</b>	06	05	01	03	15
	<b>Esgotado / Desovado</b>	03	03	-	01	07
<b>Total</b>		19	22	11	14	(66)

A média verificada para a localidade RM5 ( $5773 \pm 970$  cal/g) foi superior a RM4 ( $5231 \pm 397$ ).

Dentro de um mesmo sexo, os valores calóricos em RM5 foram superiores (Dunn:  $p < 0.05$ ).



**Figura 17.** Média e desvio padrão de densidade calórica de *Rineloricaria* sp.2 de ambos os sexos e mesmos estádios reprodutivos (repouso e maturação) nos pontos amostrados no Rio Macaé.

### 3.3. Relação entre a densidade calórica e variáveis bióticas e abióticas:

#### 3.3.1. *Neoplecostomus microps*

Os resultados referentes à análise de correlação de Kendall-Tau entre a densidade calórica e as variáveis biológicas e abióticas feita para *N.microps* revelaram a ocorrência de correlações fracas ( $0.00 \geq r \leq 0.19$ ) a moderadas ( $0.40 \geq r \leq 0.69$ ) (Tab.7). Entre as variáveis biológicas analisadas apenas o fator de condição apresentou correlação significativa na localidade (RM3). Para as demais localidades, embora a correlação não tenha sido significativa a forma da correlação foi sempre positiva. O índice gonadossomático não apresentou correlação significativa com a densidade calórica em nenhuma localidade e apresentou forma de correlação negativa apenas na localidade RM7. Não ocorreram correlações significativas entre a densidade calórica e as variáveis temperatura, condutividade e fluxo, nas quais as formas de correlação foram ora positivas ora negativas variando entre as localidades amostradas.

**Tabela 7.** Valores do coeficiente de correlação de Kendall-Tau, entre a densidade calórica (cal/g) de *N.microps* e variáveis biológicas e abióticas por local amostrado no Rio Macaé. IGS = Índice gonadossomático, K = Fator de condição, (\*) =  $p \leq 0.05$ .

Variáveis	Localidades			
	RM3	RM4	RM5	RM7
Cal/g vs IGS	0.08	0.09	0.40	-0.33
Cal/g vs K	0.35*	0.03	0.01	0.60
Cal/g vs Temperatura (°C)	0.07	-0.03	0.01	-0.57
Cal/g vs Condutividade (µs)	-0.14	0.16	0.01	-0.58
Cal/g vs Fluxo (m/seg)	-0.09	-0.29	0.01	0.57

### 3.3.2. *Rineloricaria* sp.1

Os resultados referentes à análise de correlação de Kendall-Tau entre a densidade calórica e as variáveis biológicas e abióticas feita para *R. sp.1* também revelaram a ocorrência de correlações bem fracas a moderadas (Tab.8) . As análises de correlação de Kendall-Tau para *Rineloricaria* sp.1 não revelaram a ocorrência de correlação significativa entre a densidade calórica e as variáveis biológicas índice gonadossomático e fator de condição. Para ambas variáveis a forma da correlação foi negativa para a localidade RM4 e positiva para a localidade RM5. Em relação às localidades RM4 e RM5 foi observada correlação significativa, basicamente, com as mesmas variáveis (temperatura, condutividade e fluxo). Sendo a forma da correlação positiva para a temperatura e fluxo em ambas as localidades. Destaca-se a ocorrência de correlação altamente significativa ( $p \leq 0.001$ ) para e temperatura na localidade RM4. A forma da correlação para a condutividade foi negativa em ambas as localidades.

**Tabela 8.** Valores do coeficiente de correlação de Kendall-tau, entre a densidade calórica de *Rineloricaria* sp.1 e variáveis biológicas e abióticas por local amostrado no Rio Macaé. IGS = Índice gonadossomático, K = Fator de condição, (\*) =  $p \leq 0.05$ , (\*\*) =  $p \leq 0.001$ .

Variáveis	Localidades	
	RM4	RM5
Cal/g vs IGS	-0.04	0.42
Cal/g vs K	-0.24	0.42
Cal/g vs Temperatura (°C)	0.44**	0.44*
Cal/g vs Condutividade (µs)	-0.45*	-0.44*
Cal/g vs Fluxo (m/seg)	0.32*	0.45*

### 3.3.3. *Rineloricaria* sp.2

Para *R. sp.2*, assim como *N. microps* e *R. sp.1*, as correlações verificadas foram de fracas a moderadas. Não ocorreu correlação significativa entre a densidade calórica e a variável biológica índice gonadossomático e fator de condição, para ambos os sexos, em ambas as localidades (RM4 e RM5). Em ambas localidades, a forma da correlação para o IGS foi positiva para machos e negativa para fêmeas, já o fator de condição teve correlação negativa para machos e positiva para fêmeas.

As variáveis temperatura e condutividade apresentaram correlação significativa com a densidade calórica para fêmeas na localidade RM4, sendo a forma de correlação negativa para temperatura e positiva para a condutividade. A correlação entre a variável fluxo não foi significativa para os sexos nas duas localidades, sendo a forma da correlação negativa para fêmeas e positiva para machos na localidade RM4. Na localidade RM5 a correlação foi positiva para ambos os sexos.

**Tabela 9.** Valores do coeficiente de correlação de Kendall-tau, entre a densidade calórica de machos e fêmeas de *Rineloricaria* sp.2 e variáveis biológicas e abióticas por local amostrado no Rio Macaé. IGS = Índice gonadossomático, K = Fator de condição, ♂=machos, ♀=fêmeas (\*) =  $p \leq 0.05$ .

Variáveis	Sexo	Localidades	
		RM4	RM5
Cal/g vs IGS	♂	0.02	0.14
	♀	-0.18	0.44
Cal/g vs K	♂	-0.42	-0.50
	♀	0.48	0.33
Cal/g vs Temperatura (°C)	♂	-0.21	0.51
	♀	-0.75*	0.26
Cal/g vs Condutividade (µs)	♂	0.21	-0.50
	♀	0.75*	-0.26
Cal/g vs Fluxo (m/seg)	♂	-0.22	0.22
	♀	0.48	0.27

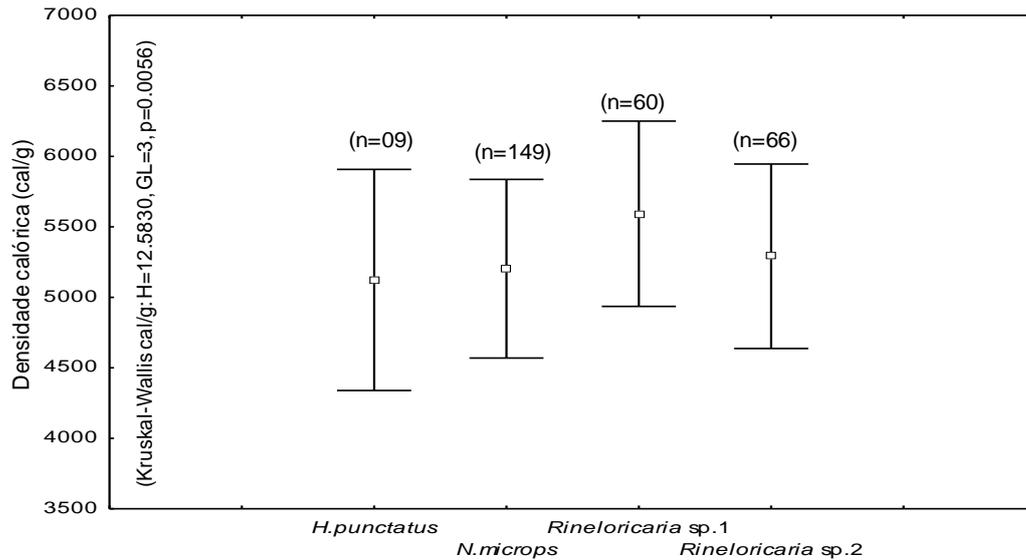
### 3.4. Comparação interespecífica

Em relação à comparação interespecífica para a totalidade de exemplares coletados de *H. punctatus*, *N. microps*, *R. sp.1* e *R. sp.2*. (Tab.10), pôde-se inferir graficamente que todas as espécies apresentaram variabilidades semelhantes em relação às médias de densidade calórica.

**Tabela. 10.** Número de indivíduos, média, desvio padrão (entre parênteses) e amplitude de dados biométricos e índices biológicos IGS e K para cada espécie amostrada no estudo. LP=comprimento padrão, WT=peso corporal, Cal/g=unidade de densidade calórica, IGS=índice gonadossomático, K= fator de condição.

	(n)	(LP cm)	(WT g)	(Cal/g)	(IGS)	(K)
<i>Hypostomus punctatus</i>	09	11.01	75.43	5123	-	-
		(±9.01)	(±102.74)	(±784)	-	-
		2.7 /24.2	0.32/ 244.36	4316/6811	-	-
<i>Neoplecostomus microps</i>	149	7.13	7.52	5203	1.58	0.019
		(±1.29)	(±4.08)	(±631)	(±2.16)	(±0.002)
		3.7/9.9	0.93/19.03	3718/ 6658	0.02/12.05	0.016/ 0.023
<i>Rineloricaria sp.1</i>	60	10.17	11.05	5592	5.50	0.002
		(±1.81)	(±4.35)	(±657)	(±6.11)	(±<0.001)
		6.10/14.5	3.34/23.40	4622/7440	0.01/19.45	0.001/0.004
<i>Rineloricaria sp.2</i>	66	11.45	14.71	5291	3.024	0.0012
		(±1.76)	(±8.55)	(±654)	(±4.71)	(±0.0001)
		7.40/15.01	2.41/39.11	4058/8293	0.01/24.77	0.0003/0.0022

Para a análise dos valores de densidade calórica (cal/g) entre as quatro espécies de Loricariídeos estudadas ocorreram diferenças significativas (Kruskal-Wallis cal/g:  $H=12.5830$ ,  $GL=3$ ,  $p=0.0056$ ) (Fig.18), sendo os valores verificados para a espécie *Rineloricaria* sp.1 significativamente diferentes de *Rineloricaria* sp.2 e *N.microps* (Dunn: $p<0.05$ ).



**Figura 18.** Valores médios e desvio padrão de densidade calórica para a totalidade de indivíduos amostrados de *Hypostomus punctatus*, *Neoplecostomus microps*, *Rineloricaria* sp.1 e *Rineloricaria* sp.2.

#### 4. Discussão

Conforme hipotetizado, variações energéticas intra-específicas significativas na densidade calórica de tecido muscular e índices biológicos relacionadas a sexo e/ou estágio de maturação foram detectadas entre as espécies de loricarídeos estudados.

Para machos de *Neoplecostomus microps* e para ambos os sexos de *Rineloricaria* sp.2 houve diferenças entre estádios reprodutivos, ao passo que para *Rineloricaria* sp.1, não foram detectadas diferenças em ambos os sexos. Brito (2007) observou um sítio de desova de *R.* sp.1 no rio Macaé, onde registrou um macho com odontódeos hipertrofiados dispensando cuidado aos ovos. É reconhecido há bastante tempo na literatura que nesse período as espécies que realizam cuidado parental tendem a se tornarem territorialistas, defendendo a prole no ninho contra outros peixes e predadores (Nikolsky, 1963), e portanto, necessitam de energia armazenada para garantir a proteção e sobrevivência da prole. Embora a amostragem de estádios reprodutivos de machos não tenha permitido inferir sobre uma alocação energética diferenciada ao longo do ciclo reprodutivo de *R.* sp.1, é provável que ocorram diferenças em função da demanda energética relacionada a ocorrência de cuidado parental.

Vismara *et al.* (2004) registraram para machos do loricarídeo *Loricariichthys platymetopon* acentuada perda energética após o período de reprodução, investigando o efeito da maturação gonadal sobre o conteúdo calórico e condição geral de peixes, na planície de inundação do alto rio Paraná, fato que as autoras relacionaram ao gasto energético no cuidado parental dos machos dessas espécies. Para machos de *N. microps* e *R.* sp.2 os resultados apontam para um padrão semelhante. Para a primeira espécie, ocorreu acentuada perda energética após o estágio maduro e a densidade calórica permaneceu relativamente baixa nos estádios semi-esgotado e esgotado. Para a segunda, embora o estágio maduro não

tenha sido amostrado, valores relativamente baixos de densidade calórica também ocorreram nos estádios semi-esgotado e esgotado. O cuidado parental para loricarídeos é bem conhecido na literatura (e.g. Breder & Rosen, 1966; Taylor, 1983; Agostinho *et al.*, 1991; Schmidt, 2001). De acordo com Suzuki *et al.* (2000), os loricarídeos podem ser classificados em três grupos: (i) os que não realizam cuidado parental; (ii) os portadores externos, no qual os machos transportam a massa de ovos; (iii) os guardadores, no qual os machos cuidam do ovos e das larvas em algum tipo de cavidade ou ninho. Em revisão sobre a evolução do cuidado parental em peixes, Gross & Sargent (1985) apontam que em 61% das espécies de loricarídeos os machos realizam o cuidado parental. Os autores concluem que o predomínio de machos realizando cuidado parental em peixes teleósteos poderia ser explicado por um menor custo energético futuro pago pelos machos em relação às fêmeas.

Recentes estudos de ecologia energética na bacia do rio Paraná, têm destacado que maior concentração calórica nos músculos parece refletir iminente demanda energética do organismo (Vismara *et al.*, 2004; Dourado e Benedito-Cecílio, 2005; Dourado *et al.*, 2005). Para várias espécies de invertebrados e vertebrados, Prus (1970) registrou que os altos valores calóricos são geralmente registrados no período precedente a escassez do alimento, quando há diminuição da entrada de energia no hábitat ou ainda antes do período reprodutivo. Para as fêmeas de *N. microps* e *Rineloricaria* spp, as maiores concentrações energéticas foram registradas para o estágio maturação, sendo maiores que as dos machos, e acentuados decréscimos energéticos ocorreram deste estágio para o maduro. Assim, a maior necessidade energética parece ocorrer no período do ciclo que antecede a reprodução.

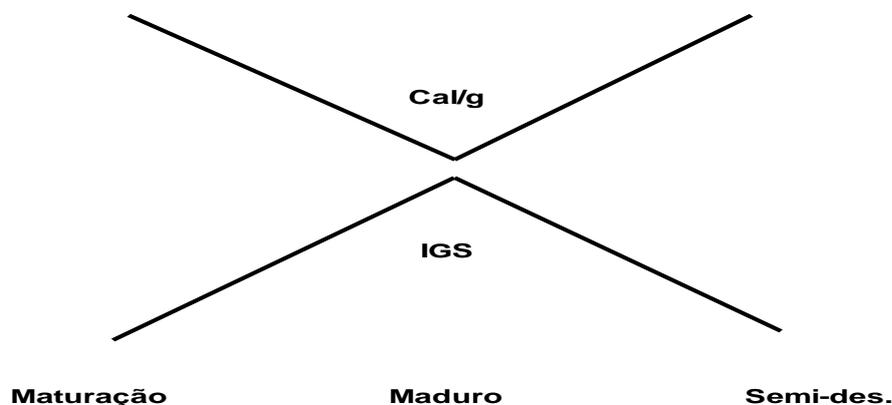
Outro padrão encontrado em relação às fêmeas foi a ocorrência de uma acentuada recuperação energética nos músculos após o estágio maduro, porém em distintas fases do ciclo reprodutivo: no estágio desovado para *N. microps* e no semi-desovado para ambas as espécies de *Rineloricaria*. Embora não tenham ocorrido

diferenças significativas entre as médias, exceto para *R. sp2*, a inspeção gráfica permitiu observar essa tendência. Esses resultados permitem constatar a tendência de que as fêmeas de *Rineloricaria* imediatamente após a desova já iniciam um processo de recuperação e armazenamento de energia nos músculos, o que ocorre em estágio mais tardio para *N. microps*. Uma hipótese para esses resultados seria a existência de diferentes estratégias de alocação de energia entre os grupos reprodutivos, que viria de encontro às diferenças nas características reprodutivas dessas espécies: enquanto *N. microps* se reproduz em novembro, no início da estação chuvosa (Carvalho-Alves, *et al.*, em preparação), as espécies de *Rineloricaria* se reproduzem ao longo de todo o ano (Brito, 2007). A recuperação energética nos músculos das fêmeas de *Rineloricaria* spp. logo no estágio semi-desovado, pode ser entendida como uma estratégia adotada pelas espécies em função do menor intervalo entre uma desova e outra, de modo que a energia armazenada logo se torne disponível para posterior investimento reprodutivo.

Para as fêmeas de *N. microps*, onde o intervalo entre as desovas é maior uma recuperação energética mais efetiva ocorre no estágio desovado. Esse mesmo estágio corresponde a uma etapa do ciclo reprodutivo que caracteriza o início de um novo ciclo de desova (Núñez & Duponchelle, 2009). De acordo com os critérios de classificação de Vazzoler (1996), ovócitos remanescentes da desova e folículos atresícos são absorvidos nessa fase, indicando a ocorrência de processos que levarão a uma nova reorganização dos ovários e ao estágio de repouso, antes do início de um novo ciclo reprodutivo. Portanto, é provável que para essas fêmeas a absorção de cistos de ovogônias para reiniciar um novo período de maturação gonadal nos estágio desovado, acarrete num processo de recuperação de energia.

Valores de densidade calórica decrescentes do estágio maturação para o estágio maduro e valores de IGS crescentes, indicam a utilização de reservas energéticas para o processo de maturação gonadal, enquanto valores crescentes de densidade calórica do estágio maduro para semi-esgotado e decrescentes de IGS

indicam uma recuperação energética após a desova. Uma representação esquemática dessas relações é demonstrada na Figura 19.



**Figura 19.** Modelo esquemático da variação de densidade calórica e índice gonadosomático nos estádios reprodutivos maturação, maduro e semi-desovado de fêmeas das espécies de loricarídeos estudadas.

O índice gonadosomático (IGS) expressa a porcentagem que as gônadas representam do peso total dos indivíduos, sendo um indicador eficiente do estado funcional das gônadas (Vazzoler, 1996). O índice diferiu para machos e fêmeas de *N. microps* e para fêmeas de *Rineloricaria* spp, tendo suas variações sido mais pronunciadas entre os estádios reprodutivos das fêmeas, menos pronunciadas para machos de *N.microps* e sutis para os machos das espécies de *Rineloricaria*, para os quais, não foram constatadas diferenças significativas.

A fecundidade na família Loricariidae é caracterizada pela ocorrência de desova com pequeno número de grandes ovócitos, como registrado para *Hypostomus luetkeni* (Mazzoni & Caramaschi, 1997), *Loricaria* sp. (Suzuki *et al.*, 2000), *Loricaria cataphracta* (Shmidt, 2001) e *Pareiorhina rudolphi* (Braga *et al.*, 2009), o que pode ser um indicativo de cuidado parental (Mazzoni & Caramaschi, 1995). Machos da família, de modo geral, apresentam baixo desenvolvimento testicular, não sendo necessária a produção de grande quantidade de esperma para a fertilização de uma pequena quantidade de ovos. É provável que o acúmulo de vitelo na fase de maturação e a

desova de grandes ovócitos maduros gere um maior efeito na mobilização de energia e maior incremento de peso nos ovários em relação aos testículos. Isto esteve de acordo com os resultados relativos à IGS registrados no presente estudo, conforme o esperado. A ocorrência de prolongado período reprodutivo, baixa fecundidade, ocorrência de grandes ovos, cuidado parental e repetidas desovas registrada para muitas espécies de loricarídeos, sugerem a adoção de uma estratégia reprodutiva que maximiza o *fitness* parental. Esses atributos indicam um estrategista de equilíbrio (*sensu* Winemiller, 1989) e podem resultar na intensificação da sobrevivência de juvenis e redução de flutuações na densidade populacional local.

Em estudos ecológicos, o fator de condição tem sido amplamente utilizado para indicar modificações no bem estar dos peixes, pois reflete a condição fisiológica, a disponibilidade alimentar e pode fornecer informações sobre a resposta dos peixes a flutuações sazonais (Barbieri & Verani, 1997; Chellapa *et al.*, 1995) ou a alterações ambientais antrópicas (Albrecht *et al.*, 2009). Le Cren (1951) define o fator de condição como um termo genérico para os índices calculados a partir da razão entre o peso observado e aquele esperado para um determinado comprimento. Dentre as espécies analisadas neste estudo, o fator de condição diferiu apenas entre os estádios reprodutivos de fêmeas de *R. sp.1*, onde foi verificada elevada média para o estágio maduro em relação aos demais estádios reprodutivos. Devido à ocorrência de elevado índice gonadossomático nesse mesmo estágio para as fêmeas, o caso indica que a acentuada elevação do fator de condição parece refletir o aumento do peso das gônadas durante o processo de maturação.

O fato de *N. microps* e *R. sp.2* não terem apresentado variações significativas do fator de condição nos diferentes estádios de maturação gonadal permite supor que a atividade alimentar das espécies é relativamente constante em todos os estádios de maturação amostrados e possivelmente ao longo de todo período amostral. Para *N. microps*, Braga (2008) encontrou um padrão de constância da atividade alimentar apresentada pela espécie, em riacho na serra da Mantiqueira, SP.

Apesar da grande diversidade e ampla distribuição do gênero *Rineloricaria* (Ferraris, 2003; Rodríguez & Miquelarena, 2005), são escassos os estudos sobre a ecologia das espécies e a literatura ainda carece de estudos sobre a alimentação da espécie. Recentemente Fádel & Albrecht (2009 a, b) investigaram a alimentação, fontes de carbono, posição trófica e aspectos ecomorfológicos das espécies *R. sp.1* e *R. sp.2*, do rio Macaé.

Juvenis de *N. microps* tiveram valores significativamente menores de densidade calórica e fator de condição (K) em relação aos adultos reprodutivos de ambos os sexos. Em relação à densidade calórica, a mesma tendência foi observada por inspeção gráfica, para *Hypostomus punctatus*, embora o número amostral tenha sido insuficiente para comparações estatísticas. Bryan (1996) detectou diferenças entre indivíduos imaturos e adultos para três espécies de peixes predadores, no lago Oahe, Dakota do Sul, EUA. Peixes maduros tipicamente apresentam um valor calórico mais alto do que peixes imaturos devido ao tamanho do corpo, composição e desenvolvimento das gônadas, pois, à medida que os peixes crescem, decrescem os gastos metabólicos e aumentam os custos associados com a reprodução (Meakins, 1976). Outra importante questão a se considerar nesse caso, diz respeito ao padrão de distribuição desses loricarídeos nos habitats entre as distintas fases ontogenéticas. Brito (2007) relata a vegetação marginal como sítio preferencial de ocupação das formas larvais e juvenis dos loricarídeos estudados no Rio Macaé. Esse padrão esteve de acordo ao observado nas coletas de campo no presente estudo, no qual a grande maioria de juvenis de *N. microps* e todos de *H. punctatus* foram coletados através de peneiradas sempre na vegetação marginal. O ambiente marginal parece proporcionar proteção e alimento nas fases em que os indivíduos são mais vulneráveis a predação (Holland, 1986; Sheaffer & Nickum, 1986). Além disso, o ambiente lêntico característico das margens parece minimizar os gastos energéticos com a natação. A velocidade da correnteza ocasiona um maior gasto de energia pelo peixe na

manutenção de sua posição na água, ou mesmo para seu deslocamento contra a correnteza (Wooton, 1990).

A distribuição das espécies amostradas esteve de acordo com o padrão registrado por Brito (2007) para o Rio Macaé. A região ocupada por *N. microps* foram as porções alta e média da bacia, sempre em trechos correntosos. As espécies de *Rineloricaria* foram amostradas na porção média da bacia, porém em trechos de pouca correnteza e leito arenoso. *H. punctatus*, assim como *N. microps*, esteve associado à ambientes de água rápida, porém em trechos de maior profundidade, na porção baixa da bacia. A amostragem de indivíduos de *H. punctatus* foi baixa, assim como registrado no estudo de Brito (2007), sendo pouco representativa entre os loricarídeos amostrados. Menezes e Caramaschi (1994) obtiveram amostragens relativamente baixas de indivíduos reprodutivos de *H. punctatus* em coletas mensais no Rio Ubatiba, um rio costeiro de pequeno porte, tendo atribuído o fato as características crípticas de *Hypostomus* adultos. No presente estudo, acredita-se que baixa amostragem de *H. punctatus* tenha sido devida a característica críptica da espécie e/ou ao fato da espécie ser, de fato menos abundante nos trechos amostrados.

Diferenças entre os sexos na densidade calórica e fator de condição foram verificadas para *R. sp.2* (nos estádios repouso e maturação), na qual as fêmeas obtiveram as maiores médias. Para *N. microps* e *R. sp.1* diferenças significativas foram constatadas somente para o fator de condição. Ainda que a densidade calórica não tenha apresentado diferença significativa, para ambas as espécies os valores médios registrados para as fêmeas foi superior. Os gametas maiores das fêmeas requerem um armazenamento de maior quantidade de energia para o processo de maturação gonadal (Wooton, 1990), ao contrário dos machos, que tendem a armazenar menos energia em função da menor demanda para o desenvolvimento testicular. Outro ponto a se considerar é de que os machos analisados neste estudo, após o período reprodutivo, possivelmente alocam uma considerável parcela de energia em seus músculos para o período de cuidado parental. Os baixos valores

médios de densidade calórica nos estádios semi-esgotado e esgotado registrados para machos de *N. microps* e *R. sp.2* neste estudo, reforçam essa idéia. O custo energético para a reprodução é dependente dos produtos sexuais primários (gametas), produtos sexuais secundários (coloração, dimorfismo sexual) e do comportamento reprodutivo (Wootton, 1990). Portanto, soma-se aos custos energéticos inerentes ao comportamento de cuidado parental, custos referentes ao dimorfismo sexual. Segundo Rodríguez & Miquelarena (2005), em geral as espécies pertencentes ao gênero *Rineloricaria* exibem dimorfismo sexual na forma de odontódeos hipertrofiados desenvolvidos nos lados da cabeça e nas nadadeiras peitorais de machos. Embora Brito (2007) tenha observado machos apenas de *R. sp.1* guardando uma desova, possivelmente o mesmo ocorre para *R. sp.2*.

Para *N. microps* não ocorreram diferenças significativas de densidade calórica entre os sexos, entretanto a mesma tendência de machos apresentando valores inferiores se repetiu. Brito (2007) detectou dimorfismo sexual para *N. microps*, sendo marcante a presença de uma expansão epidérmica junto ao espinho das nadadeiras pélvicas nos machos. O autor atribui à estrutura uma possível função na redução do gasto energético dos machos para se manterem na corrente de água, considerando que o cuidado parental levaria os machos a uma maior exposição contra a corrente nesse período. Embora não tenham sido observados machos de *N. microps* cuidando da desova, características populacionais e reprodutivas da espécie (Carvalho-Alves *et al.*, *em preparação*), o dimorfismo sexual detectado e os baixos valores de densidade calórica nos estádios semi-esgotado e esgotado verificados neste estudo, apontam nessa direção.

Variações energéticas significativas em função das localidades foram encontradas para *N. microps* e as espécies de *Rineloricaria*. Para a primeira, o valor médio registrado para a localidade RM3, localizada no trecho superior do rio, foi superior às demais localidades amostradas no trecho médio (RM4, RM5) e médio inferior (RM7). Estudos recentes sobre a variação de densidade calórica em peixes de

regiões temperadas têm demonstrado que a disponibilidade do alimento, o conteúdo energético da presa e competição intra-específica são fatores que, isolados ou em conjunto, podem explicar a variabilidade no conteúdo energético das espécies de peixes (e.g. Hondorp, *et al.*, 2005; Pathoven *et al.*, 2006). Pereira (2010) em seu estudo sobre as conexões tróficas da ictiofauna no curso longitudinal do Rio Macaé, verificou plasticidade trófica para *N. microps* ao longo dos trechos onde a espécie ocorre. Embora formas imaturas de invertebrados aquáticos e invertebrados terrestres tenham predominado na dieta da ictiofauna nos trechos superiores do Rio Macaé, *N. microps* é classificada como herbívora na localidade RM3, como detritívora nas localidades RM4 e RM5 e invertívora na localidade RM7. À medida que se degrada a quantidade de energia, eleva-se a qualidade dos componentes da cadeia trófica (Odum, 1988), de modo que a densidade calórica tende a apresentar uma relação inversa à posição trófica ocupada pelas espécies. A maior média de densidade calórica na localidade RM3 possivelmente reflete a posição trófica mais basal de *N. microps* em relação às outras localidades. Vismara *et al.* (2004), analisando as variações energéticas de quatro espécies pertencentes a diferentes grupos tróficos (*Leporinus friderici*: onívora-herbívora; *Parauchenipterus galeatus*: onívora-insetívora; *Loricariichthys platymetopon*: detritívora; *Serrasalmus marginatus*: piscívora) na planície de inundação do alto rio Paraná, obtiveram valores decrescentes de densidade calórica da espécie herbívora para a espécie piscívora.

Para *R. sp.1* a análise de variação espacial mostrou ser significativa, sendo o valor médio de densidade na localidade RM4 superior. Fádel & Albrecht (2009 a) verificaram que sedimento, material vegetal e matéria orgânica foram os principais itens registrados na dieta para ambas as espécies de *Rineloricaria*, nas localidades do trecho médio do Rio Macaé (RM4 e RM5). Nesse mesmo estudo, os valores de posição trófica, tanto calculados com base em conteúdo intestinal como obtidos através de isótopos de nitrogênio, indicam que ambas são consumidoras primárias. Porém, os valores obtidos por análise isotópica, a princípio mais acurada, pois

determina o que é realmente assimilado pelos organismos, foram distintos entre as duas localidades. Em RM4, *R. sp1* apresentou maior valor de posição trófica em relação a RM5, onde poderia ser esperada a presença de indivíduos com maiores valores de densidade calórica, em função da posição trófica mais basal. Neste sentido, os resultados registrados no presente estudo não estiveram de acordo com o esperado, já que a maior média foi registrada para a localidade RM4. Os resultados encontrados aparentemente não refletem diferenças energéticas relacionadas a dieta e assimilação de itens alimentares ingeridos nas localidades onde *R. sp.1* ocorre. No entanto, os indivíduos analisados para isótopos e densidade calórica não foram os mesmos, e nem foram coletados no mesmo momento, o que não permite uma comparação direta e nem o estabelecimento de conclusões a respeito. Gimenes & Benedito (2005) citam que a definição de padrões para o conteúdo calórico dos músculos em relação à variação espacial é difícil, tendo em conta que trabalhos publicados sobre a variabilidade espacial na densidade calórica de peixes ainda são escassos. É provável que a maior amostragem de fêmeas na localidade RM4, onde todos os estádios reprodutivos foram amostrados, tenha contribuído para a maior média encontrada. Deve-se destacar que fêmeas foram representadas na localidade RM5 apenas pelos estádios maduro e desovado.

Para *R. sp.2*, a análise feita para estádios reprodutivos equivalentes em ambos os sexos (repouso e maturação), revelou que a espécie tende a armazenar mais energia em seus músculos na localidade RM5, mais inferior no gradiente longitudinal do rio. Ao contrário de *R. sp1* os resultados encontrados concordam com as análises isotópicas de posição trófica registrados para *R. sp2* por Fádel & Albrecht (2009a). Maiores valores médios de densidade calórica na localidade RM5 possivelmente corroborariam um valor de posição trófica mais basal em relação a RM4.

O padrão de variações energéticas em diferentes pontos do rio encontrado no presente estudo, sugere que essa variação pode, em alguns casos,

estar relacionada à ocorrência de plasticidade trófica (*N. microps*), a amostragens desiguais de estádios reprodutivos nas localidades analisadas (*R. sp.1*) e variações na dieta e assimilação de itens alimentares (*R. sp.2*). Futuros estudos no Rio Macaé que contemplem análises de densidade calórica em peixes aliadas a análises de dieta e maior esforço de amostragem contribuiriam para um melhor entendimento de padrões relacionados à variação espacial de energia nesse compartimento biótico.

As relações entre variáveis bióticas e abióticas com a densidade calórica não demonstraram um padrão claro em nenhuma das localidades onde as espécies foram amostradas. Esperava-se o registro de alguma correlação significativa com os índices IGS e K nas localidades amostradas, assumindo que a maturação gonadal e condição fisiológica exercem efeito no armazenamento de energia, como verificado no estudo de (Vismara *et al.*, 2004). Apenas *N. microps* apresentou correlação significativa com o fator de condição na localidade RM3, onde a espécie exibiu maior média de densidade calórica. É provável que a correlação registrada esteja relacionada às condições alimentares recentes da espécie na localidade RM3. Para *N. microps* nenhuma variável ambiental (temperatura da água, condutividade e fluxo) apresentou correlação significativa com a densidade calórica e, para essas mesmas variáveis, a intensidade e o sentido da correlação variaram de acordo com as localidades amostradas, indicando que uma mesma variável ambiental pode exercer distintos efeitos em relação ao armazenamento de energia em diferentes localidades.

Para o loricarídeo *Loricariichthys platymetopon* Garcia *et al.* (2010), verificaram a mesma tendência; na qual a intensidade e o sentido das correlações feitas (temperatura, oxigênio dissolvido, matéria orgânica, CPUE, índice gonadossomático e comprimento padrão) variaram de acordo com as localidades amostradas na planície alagável do Alto Rio Paraná. Os autores atribuíram esses resultados a maior complexidade na estrutura e funcionamento de ecossistemas tropicais em relação aos temperados, onde, por exemplo, padrões sazonais relacionados à temperatura são mais aparentes (e.g. Hondorp *et al.*, 2005;

Bruchheister *et al.*, 2006). Nos trópicos, onde a variação anual do fotoperíodo e temperatura é pequena, a influência desses fatores é considerada mínima ou inexistente (Vazzoler, 1983; Lowe-McConell, 1987).

Entretanto, para as espécies de *Rineloricaria*, o presente estudo revelou correlações significativas para as variáveis ambientais; para *R. sp.1*, em ambas as localidades em que foi coletada (RM4 e RM5) e para *R. sp.2* a correlação entre a temperatura e condutividade para fêmeas foi significativa apenas na localidade RM4. Os resultados para *R. sp.1* sugerem que a espécie tende a armazenar mais energia em seus músculos durante períodos em que valores de temperatura e fluxo são maiores. As espécies de *Rineloricaria* no Rio Macaé se reproduzem o ano todo e que apresentam incremento de atividade reprodutiva no período que coincide com a estação chuvosa (Brito, 2007). Além disso, a entrada de nutrientes no rio nesse período possivelmente confere uma maior oferta alimentar para as espécies, o que conseqüentemente pode se refletir em maior quantidade de energia armazenada nos músculos, que se torna disponível para utilização durante o processo reprodutivo. Fêmeas de *R. sp.2* também exibiram correlação significativa para temperatura e condutividade, entretanto apenas na localidade RM4. A forma contrastante dessas correlações em relação às encontradas para *R. sp.1*, sendo negativa para a temperatura e positiva para a condutividade, não permite o estabelecimento de um padrão, já que se esperaria que ambas as espécies respondessem de forma semelhante.

O estudo revelou a ocorrência de variações interespecíficas significativas entre os loricarídeos estudados. As diferenças significativas nas médias de densidade calórica verificadas entre as espécies de *Rineloricaria* e entre *R. sp1* e *N. microps*, indicam que loricarídeos supostamente pertencentes a um mesmo nível trófico podem apresentar diferenças energéticas entre espécies que apresentam diferenciados padrões reprodutivos (*N. microps* e *R. sp.1*) e ainda um mesmo padrão reprodutivo (*Rineloricaria* spp.) A diferença nas médias de densidade calórica registrada entre as

espécies de *Rineloricaria* possivelmente se deve ao consumo de diferentes itens alimentares nas localidades onde co-ocorrem. Espécies simpátricas com poucas diferenças anatômicas apresentam forte potencial competitivo (Wootton, 1990) e geralmente exibem diferenciações de uso de hábitat e/ou dieta. Fádel & Albrecht (2009a) verificaram que material de origem vegetal foi mais consumido por *R. sp.1* nas localidades RM4 e RM5. A maior média registrada para *R. sp.1* possivelmente está relacionado a um maior consumo de itens vegetais pela espécie, conduzindo a maior quantidade de energia nos músculos em relação a *R. sp.2*. Essas variações na dieta de espécies detritívoras podem ser explicadas pelo processo de seleção e consumo de detritos, considerando que peixes detritívoros são muito conhecidos por sua habilidade em separar partículas orgânicas presentes no sedimento (Yossa & Araújo-Lima, 1998). A presença de variações nas características ecomorfológicas entre as espécies de *Rineloricaria* é um fato que merece atenção. No estudo de Fádel & Albrecht (2009b) a ordenação de doze atributos ecomorfológicos relacionados à alimentação e uso de hábitat em uma análise de componentes principais, revelou completa segregação entre as espécies. Os resultados sugerem que *R. sp.2* apresenta forma do corpo mais ajustada a ambientes correntosos, com corpo mais achatado e nadadeira peitoral mais larga. Portanto, as características ecomorfológicas e as análises energéticas feitas neste estudo indicam que a espécie ocupa preferencialmente um meso-hábitat onde o gasto energético é maior em relação a *R. sp.1*, embora ambas tenham sido coletadas num mesmo tipo de hábitat.

Em relação à diferença significativa detectada entre *N. microps* e *R. sp.1* duas hipóteses complementares podem ser geradas. A primeira, mais uma vez, diz respeito aos meso-hábitats ocupados pelas espécies. A ocupação de *N. microps* em trechos correntosos possivelmente acarreta considerável gasto energético para a espécie. Conclusão semelhante foi obtida por Garcia & Benedito-Cecílio (2010) para *Loricariichthys platymetopon* analisados em diferentes pontos de amostragem na bacia do Rio Paraná (planície alagável, reservatório de Rosana e Ribeirão Diamante). Os

exemplares desse loricarídeo apresentaram maiores valores energéticos no reservatório, o que foi atribuído como um reflexo do menor fluxo de água comparado a outras localidades.

A segunda hipótese diz respeito ao diferenciado padrão reprodutivo exibido pelas espécies no Rio Macaé, que faz parte das hipóteses iniciais do presente estudo. Os resultados revelaram que as espécies de *Rineloricaria* apresentam valores calóricos maiores em relação a *N.microps*, indicando que tendem a armazenar maior quantidade de energia em seus músculos. Ambas espécies ocupam ambientes com características mais lênticas, em áreas de pouca correnteza e fundo arenoso. Godinho *et al.* (2010) citam que em contraste a peixes residentes de ambientes lóticos, os residentes de ambientes lênticos tendem a ser mais generalistas pois são menos sujeitos a severas restrições ambientais impostas à reprodução e sobrevivência dos primeiros estágios de vida. Neste trabalho, através de uma meta-análise de nove características reprodutivas de 67 espécies, os autores concluíram que a desova usualmente não é restrita a estação chuvosa por que as condições para a sobrevivência da prole são adequadas durante a maior parte do ano. Entretanto, deve-se considerar que embora as duas espécies de *Rineloricaria*, sejam características de um meso-hábitat mais lêntico, estão sujeitas as intempéries imprevisíveis causadas por chuvas orogênicas características da Serra do Mar. A ocorrência de repetidas desovas ao longo do ano pelas espécies de *Rineloricaria*, possivelmente exige das espécies frequente gasto energético associado a cada evento reprodutivo. Uma tendência a maior armazenamento de energia nos músculos dessas espécies poderia ser entendida como uma estratégia reprodutiva adotada no sentido de contrabalançar os gastos reprodutivos.

As variações de densidade de calórica em tecido muscular registradas para as espécies de loricarídeos amostradas no Rio Macaé, reforça a idéia de que a mesma pode não ser um parâmetro invariável, mesmo para espécies pertencentes a um mesmo nível trófico. Portanto, na construção de modelos bioenergéticos em

ecossistemas lóticos, devem ser consideradas as variabilidades energéticas associadas à ecologia das espécies de peixe. Os resultados revelam que ocorrem variações energéticas intraespecíficas nesses loricarídeos, relacionadas ao sexo, fase ontogenética, estágio de maturação e posição trófica. Comparações interespecíficas revelaram diferenças relacionadas a padrões reprodutivos diferenciados e possíveis diferenças nas estratégias de alocação energética no ciclo reprodutivo. Embora a amostragem tenha sido limitada em alguns aspectos, o estudo gerou dados empíricos relevantes relacionados à variação energética de loricarídeos em riacho de Mata Atlântica, onde não havia estudos realizados. Investigações bioenergéticas em ecossistemas de riachos que contemplem simultaneamente as características alimentares e reprodutivas das espécies, além de uma amostragem em mais longo prazo, contribuirão para compilações sobre os padrões energéticos e identificação dos fatores que os determinam.

#### 4.1. Conclusões:

- Juvenis apresentam valores de densidade calórica inferiores aos adultos, tanto machos quanto fêmeas, corroborando a hipótese I.

- Machos ao contrário das fêmeas, apresentam baixos valores de densidade calórica (cal/g) nos estádios semi-esgotado e esgotado (menor IGS), refutando a hipótese II. Esse padrão pode ser explicado pelo cuidado parental exercido por esses machos.

- Não ocorre correlação entre a densidade calórica e o fator de condição, refutando a hipótese III.

- Variações energéticas interespecíficas foram identificadas entre espécies com diferentes padrões reprodutivos (*Rineloricaria* sp.1 e *N. microps*) e dentro de um mesmo padrão reprodutivo (*Rineloricaria* sp.1 e *Rineloricaria* sp.2), corroborando parcialmente a hipótese IV.

- Variações energéticas intraespecíficas entre as localidades amostradas podem ser atribuídas a distintos fatores, dependendo da espécie: plasticidade trófica (*N. microps*), amostragens desiguais de estádios reprodutivos nas localidades analisadas (*Rineloricaria* sp.1) e variações na dieta e assimilação de itens alimentares (*Rineloricaria* sp.2).

## 5. Referências

- AGOSTINHO, A. A.; HAHN, N. S. & AGOSTINHO, C. "Ciclo reprodutivo e primeira maturação gonadal de fêmeas de *Hypostomus commersonii* (Valenciennes, 1840) (Siluriformes, Loricariidae) no reservatório Capivari-Cachoeira, PR". Revista Brasileira de Biologia 51(1): pp.31-37,1991.
- ALBRECHT, M. P., CARAMASCHI, E. P., HORN, M. H. "Population responses of two omnivorous fish species to impoundment of a Brazilian tropical river". Hydrobiologia (The Hague), v. 627, pp. 181-193, 2009.
- BALON, E.K. "Reproductive guilds of fishes: a proposal and definition". Journal of the fisheries Research Board of Canada. 32(6): pp. 821-864, 1975.
- BARBIERI, G.; VERANI, J. R. O fator de condição como indicador do período de desova de *Hypostomus aff. plecostomus* (Linnaeus, 1758) (Osteichthyes, Loricariidae) na represa de Monjolinho. São Carlos, SP. Ciência e Cultura 39(7): pp.655-58, 1987.
- BENEDITO-CECILIO, E. & MORIMOTO, M. "Effect of preservatives on caloric density in the muscles of *Hoplias aff. malabaricus* (Bloch,1794) (Osteichthyes, Erythrinidae)". Acta Scientiarum Biological Science 2: pp. 489-492, 2002.
- BIZERRIL, C. R. S. F. & PRIMO, P. B. 2001. Peixes de Águas Interiores do Estado do Rio de Janeiro. FEMAR-SEMADS 417p.
- BIZERRIL, C. R. S. F. "Descrição de uma nova espécie de *Neoplecostomus* (Loricariidae, Neoplecostominae), com uma sinópse da composição taxonômica dos Loricariidae no leste brasileiro". Brazilian Archives of Biology and Technology 38(3): pp.693-704, 1995.
- BLONDEL, J. "Guilds or functional groups: does it matter?" Oikos Vol.100: pp.223-231, 2003.
- BOWEN, S. H. "Detritivory in neotropical fish communities". Environmental Biology of Fishes 9: pp.137-144, 1983.
- 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 (SP)". Acta Scientiarum Biological Science. 30(4): pp.455-463, 2008.
- BRAGA, F.M.S., GOMIERO, L.M. & SOUZA, U.P. "Biologia populacional de *Pareiorhina rudolphi* (Loricariidae, Hypostominae) na microbacia do Ribeirão Grande, serra da Mantiqueira oriental, estado de São Paulo". Acta Scientiarum Biological Science 31(1): pp.79-88, 2009.
- BREDER, C. M. & ROSEN, D. E., 1966, Modes of Reproduction in Fishes. Natural History Press, Garden City. 941 p.
- BRITO, M. F. G. 2007. Atividade reprodutiva dos peixes do Rio Macaé (RJ) em função do gradiente longitudinal. Tese de Doutorado PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro.

BRYAN, S. D., SOUPIR, W. G. & FREIBURGER, C. E. "Caloric densities of three predatory fishes and their prey in Lake Oahe, South Dakota". Journal of Freshwater Ecology 11: pp. 153-161, 1996.

BUCHHEISTER, A., WILSON, M. T., FOY, R. J. & BEAUCHAMP, D. A. "Seasonal and geographic variation in condition of juvenile walleye pollock in the western Gulf of Alaska". Transactions of the American Fisheries Society 135:pp. 897-907, 2006.

BUCKUP, P.A. 2007. Família Loricariidae: Neoplecostominae. Pp. 82. In: BUCKUP, P.A.; MENEZES, N.A. & GHAZZI, M.S. (Eds.). Catálogo das espécies de peixes de água doce do Brasil. Série Livros, 23. Rio de Janeiro, Museu Nacional. 195 p.

BUCKUP, P. A.1999. Sistemática e biogeografia de peixes de riachos. Ecologia de peixes de riachos, vol.6, Série Oecologia Brasiliensis PPGE-UFRJ, pp.91-138.

CARVALHO-ALVES, V. BRITO, M.F.G. & CARAMASCHI, E. "Reproductive biology of the armored catfish *Neoplecostomus microps* (Steindachner, 1877) in a coastal Atlantic Forest stream, Rio de Janeiro State, Brazil." Em preparação 2010.

CHELLAPA, S.; HUNTINGFORD, A.; STRANGS, R. H. C.; THOMSON, R. Y. "Condition factor and hepatossomatic index as estimates of energy status in male three-spined stickleback". Journal of Fish Biology 47: pp.775-787, 1995.

DELARIVA, R.L. & AGOSTINHO, A.A. "Relationship between morphology and diets of six Neotropical loricariids". Journal of Fish Biology 58: pp.832-847, 2001.

DORIA, C.R. & ADRIAN, I.F. "Variation in energy content of somatic and reproductive tissues related to the reproductive cycle and feeding of female *Pimelodus maculatus* Lacépède, 1803 (Siluriformes, Pimelodidae) and *Schizodon borelli* (Boulenger, 1985) (Characiformes, Anastomidae)". Revista Unimar, 19(2): pp.421-437, 1997.

DOURADO, E. C. dos S. & BENEDITO-CECILIO, E. (2005), Ecologia energética de peixes: influência de fatores abióticos e bióticos. EDUEM, Maringá.

DOURADO, E. C. S. O grau de trofia do ambiente influencia a quantidade de energia dos peixes?. In: RODRIGUES (Org.). Produtividade em reservatórios e bioindicadores. São Carlos: RIMA , pp. 211-222, 2005.

DOURADO, E. C. dos S., BENEDITO-CECILIO, E. & LATINI, J. D. O grau de trofia do ambiente influencia a quantidade de energia dos peixes? In: L. Rodrigues, S. M. Thomaz, A. A. Agostinho, L. C. Gomes (orgs.), Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais, 321 p., RIMA, São Carlos. pp. 211-222, 2005.

ENCINA, L. & GRANADO-LORENCIO, C. "Seasonal variations in condition and energy content of somatic and reproductive tissues of *Chondrostoma polylepis willkommii*". Folia Zoologica 46: pp.123-132, 1997.

ESPÍNOLA, L.A., DOMINGUES, W.M & BENEDITO-CECÍLIO, E. "Variaciones en el contenido de energia em músculos de *Salminus brasilienses* en diferentes estados de desenvolvimento gonadal en el área de influencia del reservatório de Manso, Mato Grosso, Brasil." Iheringia, Serie Zool, Porto Alegre, 98 (1): pp.143-147, 2008.

R. FÁDEL & M. P. ALBRECHT (a). “Fontes de carbono e posição trófica de duas espécies novas de *Rineloricaria* (Siluriformes:Loricariidae) em um rio de Mata Atlântica (Sudeste), Brasil”. Actualidades Biológicas Vol.31 (1) :pp.106. Colômbia, 2009.

R. FÁDEL & M. P. ALBRECHT (b). “Diferenças ecomorfológicas associadas à ocupação de hábitat e alimentação de duas espécies congêneras (Siluriformes: Loricariidae), em um rio de Mata Atlântica (Sudeste), Brasil”. Actualidades Biológicas Vol.31 (1): pp.107. Colômbia, 2009.

GARCIA, D. A. & BENEDITO-CECILIO, E. “Variation in energy density of *Loricariichthys platymetopon* (Siluriformes: Loricariidae) in the upper Paraná River basin”. Neotropical Ichthyology 8 (2):pp.321-327, 2010.

GIMENES, M. F. & BENEDITO-CECÍLIO, E., 2005. UEM. Nupélia/PELD/CNPq. A planície alagável do alto rio Paraná: Bioenergética de Peixes. Relatório técnico. Maringá, pp. 162-170.

GODINHO, A. L., LAMAS, I. R. & GODINHO, H. P. “Reproductive ecology of Brazilian freshwater fishes”. Environmental Biology of Fishes 87: pp.143–162, 2010.

GROSS, M. R. & R. C. SARGENT. “The evolution of male and female parental care in fishes”. American Zoologist 25:pp.807-822, 1985.

HOLLAND, L.E. “Distribution of early life history stages of fishes in selected pools of the Upper Mississippi River”. Hydrobiologia, 136: pp.121-130, 1986.

LANGANI, F. “Revisão do gênero *Neoplecostomus* Eigenmann & Eigenmann, 1888, com a descrição de quatro novas espécies do sudeste brasileiro (Ostariophysi, Siluriformes, Loricariidae)”. Comum. Mus. Ciênc. PUCRS, sér. zool., 3(1): pp. 3-31, 1990.

LAZZAROTTO, H. A. 2006. Introdução da truta arco-íris *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) no Rio Macaé, Nova Friburgo (RJ): histórico, estrutura populacional, reprodução e dieta. Dissertação de Mestrado PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro.

LAZZAROTTO, H. L.; BRITO, M. F. G. & CARAMASCHI, E. P. “Threatened fishes of the world: *Pareiorhaphis garbei* (Ihering, 1911) (Ostariophysi: Loricariidae)”. Environmental Biology of Fishes, 78: pp.91-92, 2007.

LE CREN, E. D. “The length-weight relationship and seasonal cycle in gonadal weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*)”. Journal of Animal Ecology, 20 (2): pp.201-219, 1951.

LOWE-McCONNELL, R.H. 1987. Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge: University Academic Press. 382 p.

MAZZONI, R. & CARAMASCHI, E.P. “Size structure, sex ratio, and onset of sexual maturity of two species of *Hypostomus*”. Journal of Fish Biology. 47: pp.841 – 849, 1995.

MAZZONI, R. & CARAMASCHI, E.P. "Observations on the reproductive biology of female *Hypostomus luetkeni* Lacépède, 1803". Ecology of Freshwater Fish 6: pp.53-56, 1997.

MEAKINS, R. H. "Variations in the energy content of freshwater fish." Journal of Fish Biology. 8: pp.221-224, 1976.

MENEZES, M.S. & CARAMASCHI, E.P. "Características reprodutivas de *Hypostomus* grupo *H. punctatus* no rio Ubatiba, Marica, RJ (Osteichthyes, Siluriformes)". Revista Brasileira de Biologia 54: pp.503-513, 1994.

MONTEIRO, V., BENEDITO-CECÍLIO, E. & DOMINGUES, W. M. "Efeito da estratégia de vida sobre as variações no conteúdo de energia de duas espécies de peixes (*Brycon hilarii* e *Hypophtalmus edentatus*), durante o ciclo reprodutivo". Acta Scientiarum Biological Science, 29: pp.151-159, 2007.

NAKATANI, K., AGOSTINHO, A. A.; BAUMGARTNER, G.; BIALETZKI, A.; SANCHES, P. V.; MAKRAKIS, M. C. & PAVANELLI, C. S. 2001. Ovos e larvas de peixes de água doce: desenvolvimento e manual de identificação. 1º Ed., EDUEM, Maringá. 378 p., 2001.

NIKOLSKY, G.V. The ecology of fishes. Academic Press, New York, 352p., 1963

NUÑEZ, K. & DUPONCHELLE, F. "Towards a universal scale to assess sexual maturation and related life history traits in oviparous teleost fishes". Fish Physiology and Biochemistry 35: pp.167–180, 2009.

ODUM, E. P. Ecologia. Editora Guanabara, Rio de Janeiro, 434 p., 1988.

ODUM, E.P. Ecologia. Interamericana, Rio de Janeiro, p: 55-110, 1985.

PAUL, A. J., PAUL, J. M. & BROWN, E. D. "Fall and spring somatic energy content for Alaskan Pacific herring (*Clupea pallasii* Valenciennes 1847) relative to age, size and sex". Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 223: pp.133-142, 1998.

PEDERSEN, J. & HISLOP, J. R. G. "Seasonal variation in the energy density of fishes in the North Sea". Journal of Fish Biology 59: pp.380-389, 2001.

PEREIRA, J. R. 2010. Caracterização das conexões tróficas da ictiofauna no curso longitudinal do rio Macaé, RJ. Dissertação de Mestrado. PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro.

PIANKA, E. R. Ecologia Evolutiva. Omega, Barcelona, 363p. 1982.

POTHOVEN, S. A., NALEPA, T. F., MADENJIAN, C.P., REDISKE, R.R., SCHNEEBERGER, P.J., He, J.X. "Energy density of lake whitefish *Coregonus clupeaformis* in Lakes Huron and Michigan". Environmental Biology of Fishes 76:pp.151–158, 2006.

PRUS, T. "Caloric value of animals an element of bioenergetical investigations". Polskie Archiwum Hydrobiologii, Lomianki, v.17, n.30, pp.183-199, 1970.

- REZENDE, C.F., CARAMASCHI, E.P. & MAZZONI, R. "Fluxo de energia em comunidades aquáticas, com ênfase em ecossistemas lóticos". Oecologia Brasiliensis 12 (4): pp. 626-639, 2008.
- RODRIGUEZ, M. S. & MIQUELARENA, A. M. "A new species of *Rineloricaria* (Siluriformes: Loricariidae) from the Paraná and Uruguay River basins, Misiones, Argentina". Zootaxa. 945:1-15, 2005.
- SALDAÑA, J. & VENABLES, B. "Energy compartmentalization in a migratory fish, *Prochilodus marie* (Prochilodontidae), of the Orinoco river". Copeia 3: pp.617-623, 1983.
- SANTANA, A. R. A., BENEDITO-CECILIO, E. & DOMINGUES, W.M. "Conteúdo energético de peixes do reservatório do rio Manso: variações espaciais e por grupo trófico". Acta Scientiarum Biological Science 27: pp. 391-395, 2005.
- SANTOS, M. H. "Efeito da maturação gonadal sobre a energia dos músculos de duas espécies de piranhas do reservatório do Rio Manso, MT". Acta Scientiarum Biological Science 28:pp. 227-236, 2006.
- SANTOS, R.N., AMADIO, S. & FERREIRA, E.J.G. "Patterns of energy allocation to reproduction in three Amazonian fish species". Neotropical Ichthyology 8 (1): pp.155-162, 2010.
- SANTOS, R.N., FERREIRA, E.J.G. & AMADIO, S.A. "Effect of seasonality and trophic group on energy acquisition in Amazonian fish species". Ecology of Freshwater Fish 17: pp.340-348, 2008.
- SCHEAFER, S.A. & LAUDER, G.V. "Historical transformation of functional design: evolutionary of feeding mechanisms in loricariid catfishes". Systematic Zoology 35:pp.489-508, 1986.
- SCHMIDT, R. E. "*Loricaria cataphracta*: parental care and description of early larvae". Ichthyological Exploration of Freshwaters 12: pp. 235-240, 2001.
- SEMADS. Subsídios para gestão dos recursos hídricos das bacias hidrográficas dos rios Macacu, São João, Macaé e Macabu. Projeto PLANAGUA SEMADS/GTZ. 281 p., 1999.
- SHEAFFER, W.A. & NICKUM, J.G. "Backwaters areas as nursery habitats for fishes in Pool 13 of the Upper Mississippi River". Hydrobiologia, 136: pp.131-140, 1986.
- SIMBERLOFF, D. & DAYAN, T. "The guild concept and the structure of ecological communities". Annual Review of Ecology, Evolution and Systematic 22: pp.115-143, 1991.
- 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 57: pp.791-807, 2000.
- TAYLOR, J. N. 1983. "Field observation on the reproductive ecology of three species of armoured catfishes (Loricariidae: Loricariinae) in Paraguay". Copeia, (1): pp. 257-269, 1983.

VAZZOLER, A. E. 1996. *Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática*. Nupelia-Eduem, Maringá, 169p., 1996.

VAZZOLER, A. E. A. M. Comportamento Reprodutivo em peixes de água doce. In: Encontro Paulista de Etologia, Funep, pp.195-207, Jaboticabal. Anais. São Paulo, 1983.

VISMARA, M. R.; BENEDITO-CECILIO, E. & FARIA, A. C. E. A. D. “Efeito da maturação gonadal sobre o conteúdo calórico e condição geral de peixes da planície de inundação do alto rio Paraná”. Acta Scientiarum Biological Science 26(2): pp.189-199, 2004.

WINEMILLER, K.O. 1989. “Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments”. Oecologia 81: pp.225-241, 1989.

WOOTTON, R. J. Ecology of teleost fishes. Chapman and Hall, London 404p., 1990.

YOSSA, M.I.; ARAÚJO-LIMA, A.R.M. “Detritivory in two amazonian fish species”. Journal of Fish Biology 52:pp.1141-1153, 1998.

