

**UFRRJ**  
**INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL**

**DISSERTAÇÃO**

**VARIAÇÃO INTRAESPECÍFICA DE TRAÇOS FUNCIONAIS EM PEIXES DE  
ÁGUA DOCE DE SISTEMAS LÊNTICOS E LÓTICOS NO SUDESTE DO  
BRASIL**

**Geysa da Silva Camilo**

**2018**



**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL**

**VARIAÇÃO INTRAESPECÍFICA DE TRAÇOS FUNCIONAIS EM PEIXES DE  
ÁGUA DOCE DE SISTEMAS LÊNTICOS E LÓTICOS NO SUDESTE DO  
BRASIL**

**GEYSA DA SILVA CAMILO**

*Sob a Orientação do Professor*

**Francisco Gerson Araújo**

*Coorientação da Professora*

**Bianca de Freitas Terra**

Dissertação submetida à Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre em **Biologia Animal**, Área de Concentração: **Biodiversidade Animal**.

Seropédica, RJ

Agosto de 2018

Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro  
Biblioteca Central / Seção de Processamento Técnico

Ficha catalográfica elaborada  
com os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

C183v Camilo, Geysa da Silva, 1993-  
Variação intraespecífica de traços funcionais em  
peixes de água doce de sistemas lênticos e lóticos no  
Sudeste do Brasil / Geysa da Silva Camilo. - 2018.  
49 f.

Orientador: Francisco Gerson Araújo.  
Coorientadora: Bianca de Freitas Terra.  
Dissertação (Mestrado). -- Universidade Federal  
Rural do Rio de Janeiro, Programa de Pós- Graduação em  
Biologia Animal, 2018.

1. Características funcionais. 2. Reservatórios. 3.  
Rios. I. Araújo, Francisco Gerson , 1954-, orient.  
II. Terra, Bianca de Freitas, -, coorient. III  
Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro.  
Programa de Pós- Graduação em Biologia Animal. IV.  
Título.

"O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de  
Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de  
Financiamento 001"

UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

GEYSA DA SILVA CAMILO

DISSERTAÇÃO APROVADA EM: 31, 08, 2018

PRESIDENTE:

Francisco Gerson Araújo  
(Prof. Dr. Francisco Gerson Araújo – UFRRJ)

MEMBRO TITULAR:

Miriam Pilz Albrecht  
(Prof.<sup>a</sup>. Dr.<sup>a</sup>. Miriam Pilz Albrecht – UFRJ)

MEMBRO TITULAR:

Benjamin Carvalho Teixeira Pinto  
(Prof. Dr. Benjamin Carvalho Teixeira Pinto – UFRRJ)

MEMBRO TITULAR:

Jarbas Marçal Queiroz  
(Prof. Dr. Jarbas Marçal Queiroz – UFRRJ)

## AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador, Francisco Gerson Araújo, pela oportunidade de estágio concedida há oito anos atrás, pela dedicação e pela enorme contribuição à minha formação.

À minha coorientadora Bianca de Freitas Terra, que me aceitou como estagiária quando eu ainda estava no primeiro período e me contagiou com seu amor pela ecologia. Obrigada por toda a dedicação e por todo o tempo e esforço dedicados a este projeto! Obrigada por toda a insistência sempre pelo melhor e pelas chamadas quando era preciso.

Aos meus pais Luciene e Geraldo, por todo apoio durante esses anos. Obrigada por sempre me incentivarem na busca pelo conhecimento. Por estarem sempre ao meu lado. Obrigada por serem meu alicerce!

À minha família, em especial meu avô Inácio (*in memoriam*) e minha avó Teresinha. Obrigada por todo o incentivo. Por sempre ficarem felizes com minhas conquistas, mesmo algumas vezes não entendendo direito a importância delas. Amo vocês de todo o meu coração!

Às minhas queridas amigas, Elayne, Jennifer, Jéssica, Nicole e Rafaela. Durante esses anos, vocês foram mais do que amigas, vocês se tornaram irmãs! Obrigada por estarem ao meu lado, mesmo nos piores momentos. E à Emily, a primeira de uma nova geração de chatonildas, quem em tão pouco tempo e mesmo à distância alegria a dinda através das suas fotos que geram ótimos memes e do seu sorriso banguelo. Vocês são um dos maiores presentes que a Rural me deu!

À Igor, por me ouvir sempre, por aturar meus surtos, especialmente na reta final. Por me fazer sorrir com sua aleatoriedade e me ceder seu inestimável intranet para a busca de artigos. Obrigada por todo o apoio!

A todos os meus amigos. Por nunca desistirem de tentar me arrastar de casa para me distrair e sempre me aturarem falando sobre meus assuntos acadêmicos. Obrigada por me aturarem! Obrigada por me ouvirem, por me ajudarem a manter o foco e me darem apoio durante cada passo desse trajeto!

Aos meus queridos amigos e companheiros de trabalho do Laboratório de Ecologia de Peixes. Em especial aos meus companheiros de coleta de todo mês: Gustavo, Wagner, Diego e Tailan, que me fazem rir tanto durante as campanhas. Agradeço também à Diego

e Wagner, por me ajudarem a levantar e mover inúmeras bombonas pesadas, na busca por peixes.

À Lih e Maria Clara. Obrigada por toda ajuda concedida para a realização desse projeto. A ajuda de vocês tornou tudo mais fácil.

À CAPES pela bolsa de estudos concedida.

A todos aqueles que de alguma forma contribuíram para a realização deste trabalho!

À Deus. Porque Dele, por Ele e para Ele são todas as coisas.

## RESUMO

CAMILO, Geysa da Silva. **Variação intraespecífica de traços funcionais em peixes de água doce de sistemas lênticos e lóticos do Sudeste do Brasil.** 2018. 50p. Dissertação (Mestrado em Biologia Animal). Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde, Departamento de Biologia Animal, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2018.

A variação intraespecífica reflete diferenças entre características de organismos de uma mesma população, sendo um dos aspectos mais importantes das teorias evolutivas e ecológicas. O objetivo deste estudo foi investigar a magnitude e direção da variação intraespecífica de peixes entre diferentes tipos de ambientes de águas interiores (lênticos e lóticos) no Sudeste do Brasil. Para isso, 20 características funcionais foram medidas e analisadas em 10 indivíduos de seis espécies em cada ambiente (rios e reservatórios). A hipótese testada é de que a variação intraespecífica seria maior nos ambientes lóticos, uma vez que se espera maior variação nos traços de espécies em ambientes heterogêneos e com maior disponibilidade de habitats. De acordo com o coeficiente de variação intraespecífica calculado para cada espécie separadamente, a variação intraespecífica foi maior nos ambientes lênticos, contrariando nossa hipótese inicial. De acordo com a Análise de Covariância utilizada para testar o efeito dos ambientes lênticos e lóticos em cada espécie, removendo o efeito do tamanho, as características abertura da boca, altura do corpo, largura do corpo e comprimento do intestino foram as que com maior frequência diferiram significativamente entre os ambientes lênticos e lóticos, sendo frequentemente maiores nos ambientes lênticos. Tanto para os ambientes lóticos, como para os ambientes lênticos, as características abertura da boca, altura da nadadeira peitoral, comprimento do intestino, diâmetro do ovócito, número de ovócitos e índice gonadossomático tiveram maior variação à nível intraespecífico (Variação Intraespecífica Relativa > 60%), enquanto as características diâmetro do olho, comprimento da nadadeira pélvica e comprimento da nadadeira dorsal variaram mais à nível interespecífico (Variação Intraespecífica Relativa < 25%). Muitas características apresentaram baixa variação intraespecífica relativa em ambos os tipos de ambientes e por isso são melhores para ser associadas com as características ambientais.

**Palavras-chave:** características funcionais, reservatórios, rios.

## ABSTRACT

CAMILO, Geysa da Silva. **Intraspecific variation of functional traits in freshwater fish from lentic and lotic systems in Southeast Brazil**. 2018. 50p. Dissertation (Master Science in Animal Biology). Institute of Biological and Health Sciences, Department of Animal Biology. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2018.

The intraspecific variation reflects differences in characteristics of the organisms in a given population, and is one of the most important aspects of evolutionary and ecological theories. The aim of this study was to investigate the magnitude and direction of intraspecific variation in fish species between two different types of aquatic systems (lentic and lotic) in Southeast Brazil. Twenty functional characteristics were measured and analyzed in 10 individuals of six species in each system (reservoirs and rivers). The tested hypothesis is that intraspecific variation would be greater in lotic environments because we expect greater variation in species traits of individuals in heterogeneous systems with greater habitat availability. According to the intraspecific coefficient of variation for each trait in each species, intraspecific variation was higher in lentic systems, which is contrary to our initial hypothesis. According to the Analysis of Covariance to test the effect of the lentic and lotic systems in each species, removing the size effect, the traits oral gape, body depth, body width and gut length were those that most differed significantly between the lentic and lotic environments, being frequently greater in the lentic systems. For both lotic and lentic systems, the traits oral gape, pectoral fin height, gut length, oocyte diameter, oocyte number and gonadosomatic index had greater variation at the intraspecific level (Relative Intraespecific Variation > 60%), whereas the traits eye diameter, pelvic fin length and dorsal fin length varied more at the interspecific level (Relative Intraspecific Variation < 25%). The traits eye diameter, eye position, body width, pectoral fin length, pelvic fin height and length, caudal fin height and length, dorsal fin height and length, anal fin height, and gill raker length had low relative intraspecific variation in both systems and therefore are better to be associated with environmental characteristics.

**Keywords:** functional traits, reservoirs, rivers.



## LISTA DE TABELAS

<b>Tabela 1.</b> Coordenadas geográficas dos trechos de rio e reservatórios amostrados.	6
<b>Tabela 2.</b> Vinte traços mensurados em seis espécies de peixes de dois rios e três reservatórios localizados nas bacias dos rios Guandu e Paraíba do Sul, Sudeste do Brasil. .....	6
<b>Tabela 3.</b> Coeficiente de variação dos traços (CV) para ambientes lênticos e lóticos e valor de p do teste de Mann-Whitney para cada uma das características da espécie <i>Gymnotus carapo</i> . Valores significantes ao nível de confiança de 95% em negrito.	13
<b>Tabela 4.</b> Efeitos de ambientes lóticos e lênticos, tirando o efeito do comprimento, na variação intraespecífica em cada um dos traços funcionais estudados para a espécie <i>Gymnotus carapo</i> , revelados por modelos de ANCOVA. Direção do efeito entre parênteses para casos significantes: +, maior valor nas populações de ambientes lênticos; -, maior valor nas populações de ambientes lóticos.....	13
<b>Tabela 5.</b> Coeficiente de variação dos traços (CV) para ambientes lênticos e lóticos e valor de p do teste de Mann-Whitney para cada uma das características da espécie <i>Hoplias malabaricus</i> . Valores significantes ao nível de confiança de 95% em negrito. ....	15
<b>Tabela 6.</b> Efeitos de ambientes lóticos e lênticos, tirando o efeito do comprimento, na variação intraespecífica em cada um dos traços funcionais estudados para a espécie <i>Hoplias malabaricus</i> , revelados por modelos de ANCOVA. Direção do efeito entre parênteses para casos significantes: +, maior valor nas populações de ambientes lênticos; -, maior valor nas populações de ambientes lóticos.....	16
<b>Tabela 7.</b> Coeficiente de variação dos traços (CV) para ambientes lênticos e lóticos e valor de p do teste de Mann-Whitney para cada uma das características da espécie <i>Leporinus copelandii</i> . Valores significantes ao nível de confiança de 95% em negrito.	17
<b>Tabela 8.</b> Efeitos de ambientes lóticos e lênticos, tirando o efeito do comprimento, na variação intraespecífica em cada um dos traços funcionais estudados para a espécie <i>Leporinus copelandii</i> , revelados por modelos de ANCOVA. Direção do efeito entre parênteses para casos significantes: +, maior valor nas populações de ambientes lênticos; -, maior valor nas populações de ambientes lóticos.....	19
<b>Tabela 9.</b> Coeficiente de variação dos traços (CV) para ambientes lênticos e lóticos e valor de p do teste de Mann-Whitney para cada uma das características da espécie <i>Oligosarcus hepsetus</i> . Valores significantes ao nível de confiança de 95% em negrito.	21
<b>Tabela 10.</b> Efeitos de ambientes lóticos e lênticos, tirando o efeito do comprimento, na variação intraespecífica em cada um dos traços funcionais estudados para a espécie <i>Oligosarcus hepsetus</i> , revelados por modelos de ANCOVA. Direção do efeito entre parênteses para casos significantes: +, maior valor nas populações de ambientes lênticos; -, maior valor nas populações de ambientes lóticos.....	22
<b>Tabela 11.</b> Coeficiente de variação dos traços (CV) para ambientes lênticos e lóticos e valor de p do teste de Mann-Whitney para cada uma das características da espécie <i>Hoplosternum littorale</i> . Valores significantes ao nível de confiança de 95% em negrito. .....	24
<b>Tabela 12.</b> Efeitos de ambientes lóticos e lênticos, tirando o efeito do comprimento, na variação intraespecífica em cada um dos traços funcionais estudados para a espécie <i>Hoplosternum littorale</i> , revelados por modelos de ANCOVA. Direção do efeito entre	

parênteses para casos significativos: +, maior valor nas populações de ambientes lênticos; –, maior valor nas populações de ambientes lóticos..... 25

**Tabela 13.** Coeficiente de variação dos traços (CV) para ambientes lênticos e lóticos e valor de p do teste de Mann-Whitney para cada uma das características da espécie *Pimelodus maculatus*. Valores significantes ao nível de confiança de 95% em negrito.26

**Tabela 14.** Efeitos de ambientes lóticos e lênticos, tirando o efeito do comprimento, na variação intraespecífica em cada um dos traços funcionais estudados para a espécie *Pimelodus maculatus*, revelados por modelos de ANCOVA. Direção do efeito entre parênteses para casos significativos: +, maior valor nas populações de ambientes lênticos; –, maior valor nas populações de ambientes lóticos..... 28

**Tabela 15.** Variação intraespecífica relativa (VIR) para cada uma das características estudadas considerando todas as espécies. .... 29

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Área de estudo, bacias do rio Paraíba do Sul e do rio Guandu com indicação dos locais de coleta: (—) barragem dos reservatórios (ambientes lênticos); (●) pontos de rio (ambientes lóticos) .....	4
<b>Figura 2.</b> Medição dos traços funcionais da espécie <i>Oligosarcus hepsetus</i> com auxílio de um paquímetro digital MARBERG 200mm.....	8
<b>Figura 3.</b> Seis espécies utilizadas para investigar a magnitude da variação intraespecífica de ambientes lóticos e lênticos localizados em duas bacias hidrográficas do Sudeste do Brasil: A – <i>Gymnotus carapo</i> ; B – <i>Hoplias malabaricus</i> ; C – <i>Leporinus copelandii</i> ; D – <i>Oligosarcus hepsetus</i> ; E – <i>Hoplosternum littorale</i> e F – <i>Pimelodus maculatus</i> .....	11
<b>Figura 4.</b> Efeitos ambientais na variação intraespecífica das características de <i>G. carapo</i> , correspondendo aos modelos da Tabela 4 com os efeitos significativos dos ambientes lênticos e lóticos. ● (linhas sólidas), populações de ambientes lênticos; ● (linhas pontilhadas), populações de ambientes lóticos.....	144
<b>Figura 5.</b> Efeitos ambientais na variação intraespecífica das características de <i>H. malabaricus</i> , correspondendo aos modelos da Tabela 6 com os efeitos significativos dos ambientes lênticos e lóticos. ● (linhas sólidas), populações de ambientes lênticos; ● (linhas pontilhadas), populações de ambientes lóticos.....	17
<b>Figura 6.</b> Efeitos ambientais na variação intraespecífica das características de <i>L. copelandii</i> , correspondendo aos modelos da Tabela 8 com os efeitos significativos dos ambientes lênticos e lóticos. ● (linhas sólidas), populações de ambientes lênticos; ● (linhas pontilhadas), populações de ambientes lóticos.....	20
<b>Figura 7.</b> Efeitos ambientais na variação intraespecífica das características de <i>O. hepsetus</i> , correspondendo aos modelos da Tabela 10 com os efeitos significativos dos ambientes lênticos e lóticos. ● (linhas sólidas), populações de ambientes lênticos; ● (linhas pontilhadas), populações de ambientes lóticos.....	23
<b>Figura 8.</b> Efeitos ambientais na variação intraespecífica das características de <i>H. littorale</i> , correspondendo aos modelos da Tabela 12 com os efeitos significativos dos ambientes lênticos e lóticos. ● (linhas sólidas), populações de ambientes lênticos; ● (linhas pontilhadas), populações de ambientes lóticos.....	266
<b>Figura 9.</b> Efeitos ambientais na variação intraespecífica das características de <i>P. maculatus</i> , correspondendo aos modelos da Tabela 14 com os efeitos significativos dos ambientes lênticos e lóticos. ● (linhas sólidas), populações de ambientes lênticos; ● (linhas pontilhadas), populações de ambientes lóticos.....	28

## SUMÁRIO

<b>1. INTRODUÇÃO .....</b>	<b>1</b>
<b>2. MATERIAIS E MÉTODOS .....</b>	<b>3</b>
2.1. Área de Estudo .....	3
2.2. Delineamento amostral .....	4
2.3. Traços funcionais das espécies .....	6
2.4. Análises de dados.....	11
<b>3. RESULTADOS .....</b>	<b>12</b>
3.1. Variação intraespecífica.....	12
3.1.1. <i>Gymnotus carapo</i> .....	12
3.1.2. <i>Hoplias malabaricus</i> .....	15
3.1.3. <i>Leporinus copelandii</i> .....	17
3.1.4. <i>Oligosarcus hepsetus</i> .....	20
3.1.5. <i>Hoplosternum littorale</i> .....	23
3.1.6. <i>Pimelodus maculatus</i> .....	26
3.2. Variação intraespecífica vs variação interespecífica .....	29
<b>4. DISCUSSÃO .....</b>	<b>30</b>
<b>5. CONCLUSÕES.....</b>	<b>33</b>
<b>6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....</b>	<b>34</b>

## 1. INTRODUÇÃO

Uma das maiores descobertas de Charles Darwin foi o reconhecimento de que indivíduos pertencentes a mesma espécie diferem em muitos traços, como a forma, comportamento ou fisiologia (BOLNICK *et al.*, 2011). Esta variação das características das espécies fornece a matéria-prima para a seleção natural e, portanto, é um foco chave da teoria da evolução (BOLNICK *et al.*, 2011). O estudo da variação genética entre os indivíduos, espécies e populações, portanto, está no cerne da Síntese Evolutiva Moderna e a variação nos traços da história de vida está subjacente ao atual debate entre as teorias neutras e de nicho como explicações para os padrões da diversidade da comunidade (MESSIER *et al.*, 2010).

Se entende por traço (“*trait*”), uma definida e mensurável expressão morfológica, fisiológica, comportamental, ecológica, ou da história de vida de adaptações de um organismo individual com seu ambiente, que também pode ser considerado como uma propriedade do táxon ou população à qual o indivíduo pertence (FRIMPONG & ANGERMEIER, 2010). Traços são usados para descrever as funções de espécies e populações, bem como as compensações entre estas funções (PIANKA, 1970; STEARNS, 1989; BLANCK & LAMOUREUX, 2007). Estudos baseados em traços têm crescido continuamente nos últimos anos em diversos grupos de seres vivos (ver WHITMEE & ORME, 2013 (mamíferos); KECK *et al.*, 2014 (peixes); HERSHKOVITZ *et al.*, 2015 (insetos); PAKEMAN *et al.*, 2015 (plantas); PANGJANDA & PRAMUAL, 2016 (moscas)).

Muitos modelos ecológicos normalmente concentram-se apenas na média dos traços estudados e na densidade total da população, assumindo implicitamente que todos os indivíduos da mesma espécie são efetivamente intercambiáveis (BOLNICK *et al.*, 2011), negligenciando assim a variação intraespecífica que é a variação entre indivíduos de uma mesma espécie. Recentemente, tem ressurgido um grande interesse na variabilidade intraespecífica. Esse interesse se baseia na observação de que traços funcionais variam em nível individual, e esta variação influencia as interações entre os indivíduos, e entre os indivíduos e seu ambiente que, em última análise, conduzem à montagem e funcionamento das comunidades (BOLNICK *et al.*, 2003; VELLEND & GEBER, 2005; SIEFERT *et al.*, 2015). Além disso, negligenciar a variação intraespecífica também pode implicar na avaliação errônea da diversidade funcional (o tipo, alcance e abundância relativa de traços funcionais de uma dada comunidade (DIAZ

*et al.*, 2007)), resultando assim em uma má interpretação da dinâmica real e funcionamento das comunidades em estudos que utilizam esta ferramenta de diversidade (VIOLLE *et al.*, 2012).

Quando falamos sobre o grupo taxonômico peixes, apesar do grande número de estudos baseados em traços para estabelecer classificações de grupos funcionais (p.e. BELLWOOD *et al.*, 2002; DUMAY *et al.*, 2004; MIYAZONO *et al.*, 2010; REECHT *et al.*, 2013; BRIND'AMOUR *et al.*, 2016; CORDOVA-TAPIA & ZAMBRANO, 2016) e quantificar a diversidade funcional (p.e. HOEINGHAUS *et al.*, 2007; VILLÉGER *et al.*, 2010; PEASE *et al.*, 2012; TERESA & CASATTI, 2012; CHENG *et al.*, 2014; CARVALHO & TEJERINO-GARRO, 2015; CILLEROS *et al.*, 2016; CAMILO *et al.*, 2018), estudos que investiguem a variação intraespecífica dessas assembleias ainda são poucos (p.e. BLANCK & LAMOUREUX, 2007; MANNA *et al.*, 2018).

Ambientes lênticos e lóticos apresentam características físico-químicas e habitats diferentes. Quando o assunto são os reservatórios, ambientes lênticos artificiais, mudanças podem ocorrer na composição e estrutura das assembleias a partir dessas construções, uma vez que interrompem o ciclo das espécies migratórias e possibilitam o aumento de espécies generalistas e a introdução de espécies piscívoras (AGOSTINHO, 1992; ARAÚJO-LIMA *et al.*, 1995; HOLMQUIST *et al.*, 1998; GIDO & MATTHEWS, 2000; JOY & DEATH, 2001; POFF & HART, 2002; AGOSTINHO *et al.*, 2003; HERBERT & GELWICK, 2003; FUKUSHIMA *et al.*, 2007; AGOSTINHO *et al.*, 2008; PELICICE & AGOSTINHO, 2009; ROSCOE & HINCH, 2010). Quanto às características abióticas, os reservatórios provocam alterações no fluxo de água, turbidez, profundidade e concentração de oxigênio (WOYNAROVICH, 1991; GIDO & MATTHEWS, 2000; SCARABOTTI *et al.*, 2011). Além disso, outra consequência dos represamentos é a homogeneização e perda de habitats existentes antes das construções das barragens (MARTINEZ *et al.*, 1994).

Muitos autores descrevem a importância do habitat para a organização das comunidades biológicas. A diversidade do habitat é uma variável fundamental, que influencia a composição e estrutura das comunidades, bem como as características individuais das espécies. Ambientes heterogêneos, com maior disponibilidade de habitats, podem comportar mais espécies e suportar maior variação em suas características individuais, uma vez que maior disponibilidade de habitat implica em maior disponibilidade de nichos a serem preenchidos (MACARTHUR & MACARTHUR, 1961; BAZZAZ, 1975; WILLIS *et al.*, 2005). Essas alterações nas características bióticas

e abióticas que ocorrem a partir da implantação desses empreendimentos, portanto, podem afetar a disponibilidade de alimentos, reprodução e natação das espécies e isso pode refletir em suas características funcionais.

O objetivo do presente trabalho é investigar a magnitude da variação intraespecífica e a direção dos traços estudados em diferentes tipos de ambientes de água doce (lóticos ou lênticos) localizados na região sudeste do Brasil. Nossa hipótese é que a variação intraespecífica será maior em ambientes lóticos, uma vez que se espera maior variação nos traços de espécies em ambientes heterogêneos e com maior disponibilidade de habitat.

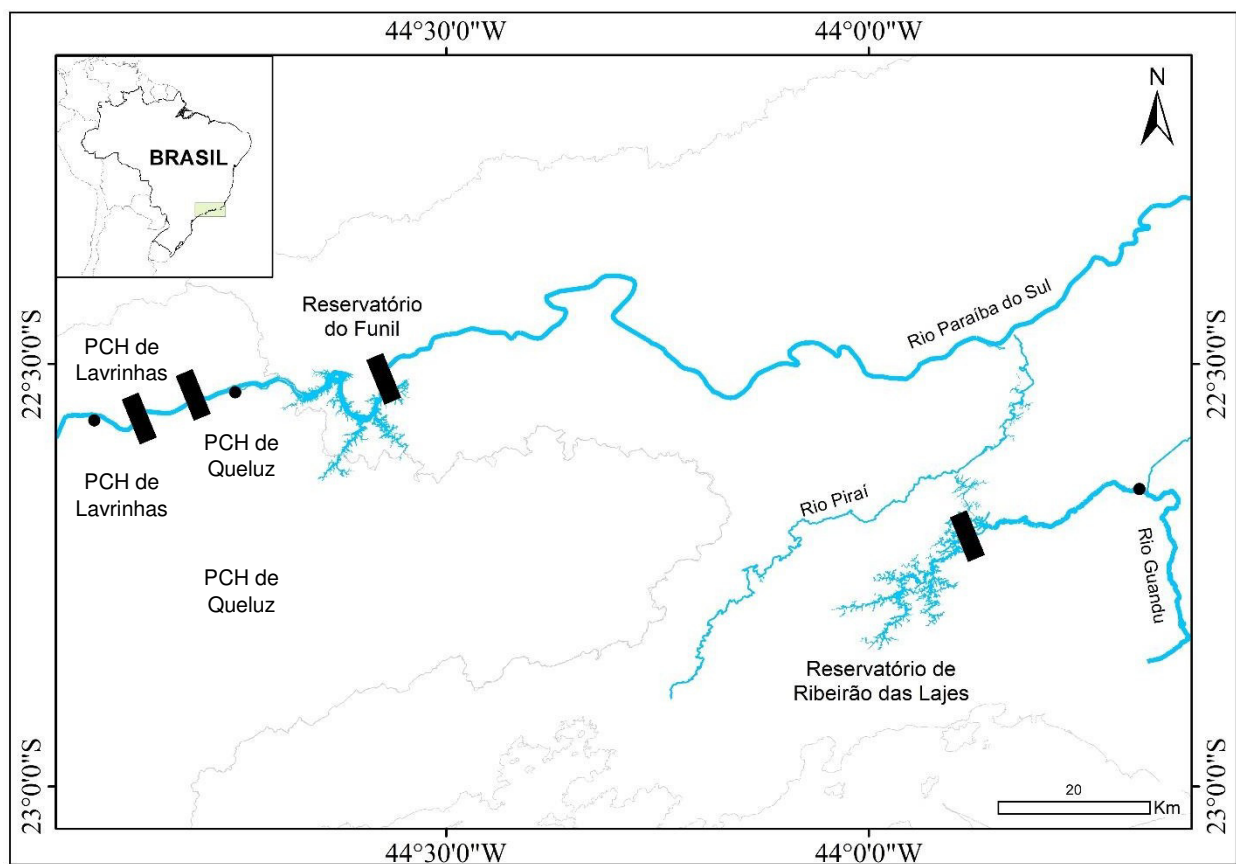
## **2. MATERIAL E MÉTODOS**

### **2.1. Área de estudo**

O presente trabalho foi realizado em locais pertencentes a duas bacias hidrográficas: a bacia do rio Paraíba do Sul e a bacia do rio Guandu. Essas bacias se localizam no sudeste do Brasil e são interligadas por conta de uma transposição do rio Paraíba do Sul feita na barragem de Santa Cecília, localizada no município de Barra do Piraí (RJ) (Figura 1), para o rio Guandu.

A bacia do rio Paraíba do Sul se estende por três estados do sudeste do Brasil (São Paulo, Rio de Janeiro e Minas Gerais) e tem uma área de aproximadamente 57.000 km<sup>2</sup>. A vegetação da bacia se constitui de poucos remanescentes de Mata Atlântica, intercalados com grandes áreas destinadas ao uso da agricultura e pastagens. O clima é do tipo mesotérmico Cwa, segundo a classificação de Köppen, com temperatura média anual de 20,5 ° C (18-24 ° C) e precipitação média anual de 1500 mm (CARVALHO & TORRES, 2002). A estação chuvosa (dezembro a março) tem precipitação acumulada entre 200 e 250 mm/mês, e a estação seca (maio a agosto) tem precipitação acumulada inferior à 50 mm/mês (MARENGO & ALVES, 2005). Os trechos de rio e os reservatórios amostrados neste estudo localizados nesta bacia, se situam no trecho médio-inferior do rio Paraíba do Sul. Neste trecho, o rio apresenta-se encaixado e com trechos encachoeirados, apresentando altitude de 200-400 m e declividade média de 1,0 m/km (MARENGO & ALVES, 2005).

Localizada no estado do Rio de Janeiro, a bacia do rio Guandu possui uma área de drenagem de 1.395 km<sup>2</sup>, com o rio que dá nome a bacia percorrendo uma extensa planície flúvio-marinha (SEMADS, 2001). Assim como a bacia do rio Paraíba do Sul, vegetação da bacia se constitui de remanescentes de Mata Atlântica, intercalados com áreas destinadas ao uso da agropecuária. O clima é do tipo megatérmico Aw, de acordo com a escala de Köppen, com temperatura média anual entre 20°C e 27°C e precipitação média anual de 1615 mm (SEMADS, 2001). A estação chuvosa vai de dezembro a março, com precipitação máxima de 300 mm/mês, enquanto o período de estação seca (junho a agosto) tem precipitação média de 50 mm/mês (SEMADS, 2001).



**Figura 1.** Área de estudo, bacias do rio Paraíba do Sul e do rio Guandu com indicação dos locais de coleta: (—) barragem dos reservatórios (ambientes lênticos); (●) pontos de rio (ambientes lóticos).

## 2.2. Delineamento amostral

Para investigar a magnitude da variação intraespecífica em dois tipos de ambientes (lênticos e lóticos), escolhemos como grupo modelo os peixes. Os peixes são um grupo taxonômico extremamente diverso em termos de número de espécies, formas corporais e



estratégias de vida, além de possuírem uma ampla distribuição e estarem presentes em quase todos os habitats aquáticos (RIBEIRO & MOREIRA, 2012), favorecendo assim estudos que investiguem a variação intraespecífica. Os peixes utilizados neste estudo são provenientes de diferentes trabalhos realizados pelo Laboratório de Ecologia de Peixes da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, realizados entre os anos de 2006 e 2017.

As coletas foram realizadas em três trechos de rio: um trecho localizado no rio Guandu e dois trechos localizados no rio Paraíba do Sul; e em três reservatórios: 1) o reservatório de Funil, 2) as Pequenas Centrais Hidrelétricas (PCHs) de Queluz e Lavrinhas, ambos localizados no eixo principal do rio Paraíba do Sul, e 3) o reservatório de Ribeirão das Lajes, que forma o Ribeirão das Lajes, que após se encontrar com o rio Santana, passa a se chamar de rio Guandu (Tabela 1) (Figura 1). Caracterizamos abaixo cada local amostrado:

**Rio Guandu** – Neste ponto o rio apresenta águas rápidas, tendo o leito formado por areia em sua maior parte, e vegetação ripariana constituída de árvores, arbustos e grama.

**Rio Paraíba do Sul (Trecho 1)** – Localizado acima da área de influência da PCH de Lavrinhas (Figura 1), neste ponto o rio apresenta trechos de corredeira e poucos remansos, tendo o leito formado por rochas submersas em quase toda a sua extensão.

**Rio Paraíba do Sul (Trecho 2)** – Localizado entre a PCH de Queluz e o reservatório do Funil (Figura 1), este trecho do rio apresenta segmentos com corredeiras e remansos.

**Pequenas Centrais Hidrelétricas de Queluz e Lavrinhas** – Usinas que operam a fio d'água e possuem pequeno tempo de residência de água. Tanto a PCH de Queluz, como a de Lavrinhas apresentam águas calmas, valores elevados de turbidez, baixa transparência e extensas áreas ocupadas por macrófitas.

Dada à proximidade e conectividade das PCHs de Queluz e Lavrinhas e que o trecho entre elas é praticamente lântico em sua maioria, consideramos as PCHs como um único sistema.

**Reservatório do Funil** – A amostragem foi realizada em duas zonas do reservatório. Na primeira zona, localizada na parte superior do reservatório, o substrato é caracterizado por pedras e formações de rochas, aumentando a complexidade do habitat e diminuindo o fluxo. Na segunda zona, localizada na parte inferior do reservatório, o substrato é arenoso e a água possui alta transparência.

**Reservatório de Ribeirão das Lajes** – Maior reservatório do Rio de Janeiro, é um reservatório do tipo *off-stream*. Apresenta zonas lânticas, de transição e lóticicas. Suas zonas lóticicas constituem-se em tributários naturais e em um trecho de vazão vertida que

recebe água do rio Piraí, através do túnel de Tocos. Possui longo tempo de residência da água em algumas áreas. Suas águas apresentam baixos valores de turbidez, alta transparência, e o substrato predominante é o barro.

Em cada localidade, foram distribuídas redes de espera (2,5 m × 25 m) com malha variando de 15 a 110 mm. As redes foram colocadas ao entardecer e retiradas ao amanhecer do dia seguinte, permanecendo em operação por aproximadamente 14 horas.

**Tabela 1.** Coordenadas geográficas e ano de coleta dos trechos de rio e reservatórios amostrados.

Local	Coordenadas	Ano de coleta
Rio Guandu	22°38'52"S 43°40'46"O	2010/2011
Rio Paraíba do Sul (Trecho 1)	22°34'03"S 44°55'10"O	2012/2013
Rio Paraíba do Sul (Trecho 2)	22°32'18"S 44°45'53"O	2012/2013
PCH de Queluz  PCH de Lavrinhas	22°32'36"S 44°47'43"O 22°34'04"S 44°51'48"O	2012/2013
Reservatório do Funil	22°31'45"S 44°34'04"O	2006/2007
Reservatório de Ribeirão das Lajes	22°42'09"S 43°52'50"O	2015/2017

### 2.3. Traços funcionais das espécies

Foram medidos 20 traços quantitativos (Tabela 2), relacionados à história de vida, uso do habitat, alimentação e locomoção, presentes em alguns estudos com abordagem baseada em traços (p.e. VILLÉGER *et al.*, 2010; PEASE *et al.*, 2012).

**Tabela 2.** Vinte traços mensurados em seis espécies de peixes de dois rios e três reservatórios localizados nas bacias dos rios Guandu e Paraíba do Sul, Sudeste do Brasil.

Traço	Definição do traço	Categoria Funcional
Abertura da boca	Distância vertical medida no interior da boca totalmente aberta no ponto mais alto	Alimentação
Altura do olho	Distância vertical entre o centro da pupila ao ventre	Uso do habitat

<b>Traço</b>	<b>Definição do traço</b>	<b>Categoria Funcional</b>
<b>Diâmetro do olho</b>	Distância horizontal da margem do olho a margem do olho	Alimentação
<b>Altura do corpo</b>	Distância vertical máxima do dorso ao ventre	Locomoção Uso do habitat
<b>Largura do corpo</b>	Distância horizontal máxima de lado a lado	Locomoção
<b>Comprimento da nadadeira peitoral</b>	Distância máxima da margem proximal a distal da nadadeira peitoral	Locomoção Uso do habitat
<b>Altura da nadadeira peitoral</b>	Distância vertical máxima ao longo da nadadeira peitoral	Locomoção Uso do habitat
<b>Comprimento da nadadeira pélvica</b>	Distância máxima da margem proximal a distal da nadadeira pélvica	Locomoção Uso do habitat
<b>Altura da nadadeira pélvica</b>	Distância vertical máxima ao longo da nadadeira pélvica	Locomoção Uso do habitat
<b>Comprimento da nadadeira caudal</b>	Distância máxima da margem proximal a distal da nadadeira caudal	Locomoção Uso do habitat
<b>Altura da nadadeira caudal</b>	Distância vertical máxima ao longo da nadadeira caudal totalmente espalhada	Locomoção Uso do habitat
<b>Comprimento da nadadeira dorsal</b>	Distância da margem proximal anterior à margem proximal posterior da nadadeira dorsal	Locomoção Uso do habitat
<b>Altura da nadadeira dorsal</b>	Distância máxima da margem proximal a distal da nadadeira dorsal	Locomoção Uso do habitat
<b>Comprimento da nadadeira anal</b>	Distância da margem proximal anterior à margem proximal posterior da nadadeira anal	Locomoção Uso do habitat
<b>Altura da nadadeira anal</b>	Distância máxima da margem proximal a distal da nadadeira anal	Locomoção Uso do habitat
<b>Comprimento do intestino</b>	Comprimento do intestino do início do esôfago até ao ânus (esticado, sem estiramento)	Alimentação
<b>Comprimento dos rastros branquiais</b>	Comprimento do rastro branquial mais longo	Alimentação
<b>Diâmetro do ovócito</b>	Diâmetro do ovócito maduro	História de vida
<b>Tamanho da ninhada</b>	Número de ovócitos maduros	História de vida

Traço	Definição do traço	Categoria Funcional
Índice gonadossomático	Peso das gônadas dividido pelo peso do organismo, multiplicado por cem	História de vida

Para cada espécie, os traços funcionais foram medidos em 10 indivíduos de cada local, (Figura 2). Para os trechos onde o total de indivíduos encontrados por espécie foi menor que 10 indivíduos, foram medidos todos os indivíduos encontrados. Só foram medidos indivíduos considerados adultos, ou seja, que já tiveram sua primeira maturação gonadal. Todas as medições foram feitas com um paquímetro digital MARBERG 200mm.

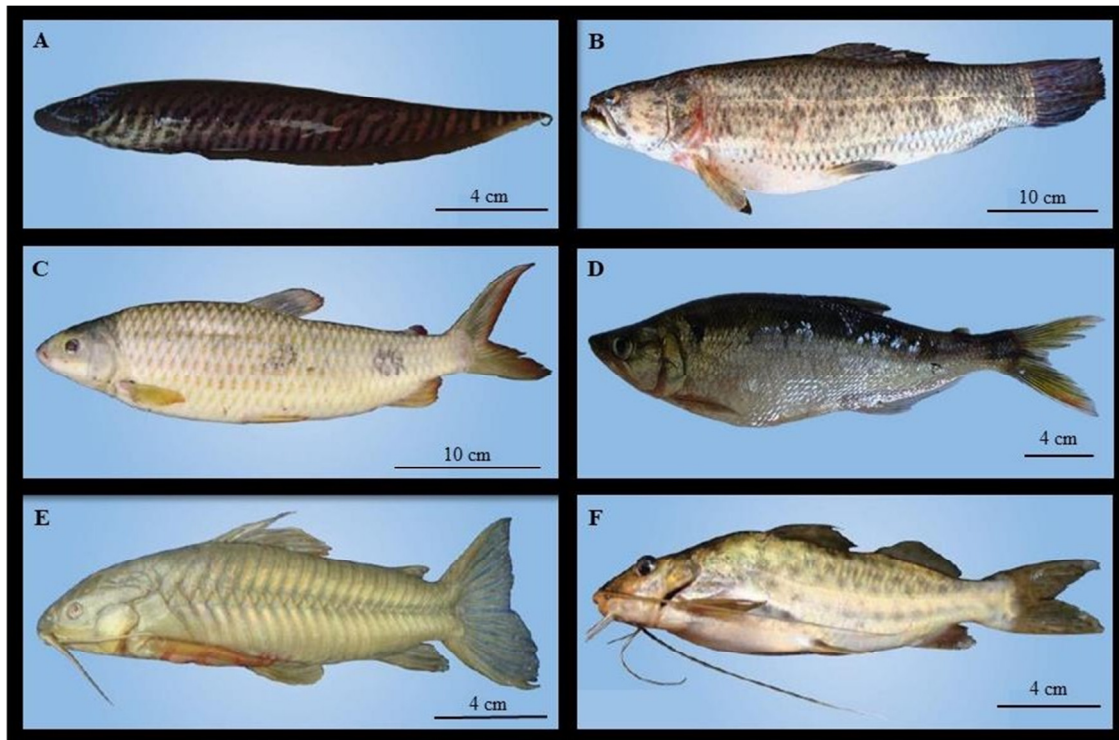


**Figura 2.** Medição dos traços funcionais da espécie *Oligosarcus hepsetus* com auxílio de um paquímetro digital MARBERG 200mm.

Para serem nossos modelos de estudo, seis espécies pertencentes à três ordens (Gymnotiformes, Characiformes e Siluriformes) e cinco famílias (Gymnotidae, Erythrinidae, Anostomidae, Characidae, Callichthyidae e Pimelodidae) de peixes neotropicais, as mais abundantes e comuns à maioria dos trechos estudados, foram escolhidas:

- *Gymnotus carapo* Linnaeus, 1758 – pertence à ordem Gymnotiformes e à família Gymnotidae. Possuem hábito bentopelágico e preferem ambientes lênticos, embora também possam ser encontrados em ambientes lóticos. Podem ser classificados como onívoros, uma vez que existem registros de alimentação de insetos aquáticos e terrestres, larvas, peixes e matéria vegetal para a espécie (MESCHIATTI, 1995; LUIZ *et al.*, 1998; RONDINELLI *et al.*, 2011). Apresentam desova parcelada (BARBIERI & BARBIERI, 1985; VAZZOLER, 1996; NAKATANI *et al.*, 2001) e cuidado parental, com os machos cuidando dos ovos (CRAMPTON & HOPKINS, 2005). Produzem atividade elétrica de baixa voltagem a partir de órgãos geradores especializados (WESTBY, 1975).
- *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) – pertence à ordem Characiformes e à família Erythrinidae. Possuem hábito bentopelágico e habitam de ambientes lóticos a lênticos. São predadores de espera (SABINO & ZUANON, 1998) e detêm hábito alimentar predominantemente piscívoro, embora também existam registros de alimentação de insetos aquáticos e terrestres e crustáceos em menor proporção para a espécie (BISTONI *et al.*, 1995; LOUREIRO & HAHN, 1996; POMPEU & GODINHO, 2001; CARVALHO *et al.*, 2002). Apresentam desova parcelada (CARAMASCHI *et al.*, 1982; BARBIERI, 1989) e cuidado parental, com os machos normalmente cuidando dos ovos que são depositados em ninhos construídos próximos à vegetação submersa (PRADO *et al.*, 2006).
- *Leporinus copelandii* Steindachner, 1875 – pertence à ordem Characiformes e à família Anostomidae. Possuem hábito bentopelágico. É uma espécie migradora, que habita rios e normalmente migra para o curso superior ou afluentes para desovar, como é comum para a família Anostomidae (NOMURA, 1970; TAVARES & GODINHO, 1994; LOPES *et al.*, 2000; ARAÚJO *et al.*, 2015). Podem ser considerados onívoros, uma vez que existem registros de alimentação de matéria vegetal, assim como de larvas de insetos, insetos e pequenos peixes para os indivíduos da espécie (NOMURA, 1970; PEREIRA *et al.*, 2007), o que demonstra a grande plasticidade alimentar, comum à família Anostomidae (DURÃES *et al.*, 2001; BALASSA *et al.*, 2004; MELO & ROPKE, 2004; PEREIRA *et al.*, 2007). É uma espécie reofílica que apresenta desova total (ARAÚJO *et al.*, 2015).

- *Oligosarcus hepsetus* (Curvier, 1829) – pertence à ordem Characiformes e à família Characidae. Possuem hábito bentopelágico e habitam ambientes lóticos a lênticos, tendo preferência por microhabitats superficiais densamente vegetados (ARAÚJO *et al.*, 2005). Possuem hábito alimentar carnívoro, consumindo principalmente insetos, crustáceos e pequenos peixes (ARAÚJO *et al.*, 2005; BOTELHO *et al.*, 2007). Recentemente VITULE *et al.* (2015) registraram a predação de pequenos roedores por *O. hepsetus*. Apresentam desova parcelada (SANTOS *et al.*, 2005; GOMIEIRO *et al.*, 2008) e não possuem cuidado parental com a prole (GOMIEIRO *et al.*, 2008).
- *Hoplosternum littorale* (Hancock, 1828) – pertence à ordem Siluriformes e à família Callichthyidae. Possuem hábito demersal e preferem ambientes lênticos, embora também possam ser encontrados em ambientes lóticos. Suportam condições de hipóxia e são respiradores aéreos facultativos que usam o intestino posterior como um órgão respiratório acessório (AFONSO, 2001). Forrageiam principalmente no fundo, ingerindo organismos bentônicos (como por exemplo, microcrustáceos, quironomídeos, nematoides e tecamebas), insetos aquáticos e terrestres e detritos orgânicos (WINEMILLER, 1987; HAHN *et al.*, 1997; XIMENES *et al.*, 2011). Apresentam desova total (SÁ-OLIVEIRA & CHELLAPPA, 2002) e seu comportamento reprodutivo inclui a construção e guarda de um ninho flutuante pelos machos (LIMA & LATINI, 2016).
- *Pimelodus maculatus* La Cèpede, 1803) – pertence à ordem Siluriformes e à família Pimelodidae. Possuem hábito bentopelágico e habitam de ambientes lóticos a lênticos. Podem ser classificados como onívoros, demonstrando uma grande plasticidade alimentar e comportamento oportunista, uma vez que existem registros de alimentação de matéria vegetal, assim como de larvas de insetos, insetos, crustáceos e outros invertebrados, peixes e escamas para os indivíduos da espécie (LOLIS & ANDRIAN, 1996; RESENDE, 2000; SILVA *et al.*, 2007). Apresentam desova parcelada (GODINHO *et al.*, 1977; HIRT *et al.*, 2005) e não possuem cuidado parental com a prole (AGOSTINHO *et al.*, 2003).



**Figura 3.** Seis espécies utilizadas para investigar a magnitude da variação intraespecífica de ambientes lóticos e lênticos localizados em duas bacias hidrográficas do Sudeste do Brasil: A – *Gymnotus carapo*; B – *Hoplias malabaricus*; C – *Leporinus copelandii*; D – *Oligosarcus hepsetus*; E – *Hoplosternum littorale* e F – *Pimelodus maculatus*.

#### 2.4. Análises de dados

A magnitude da variação intraespecífica foi quantificada para cada espécie e para cada traço através do coeficiente de variação de traço ( $CV = \text{desvio padrão dividido pela média, multiplicado por } 100$ ).

A normalidade da distribuição dos dados foi testada através do teste de Shapiro-Wilk (SHAPIRO & WILK, 1965). Uma vez que os dados não atenderam aos requisitos paramétricos e foram comparados apenas dois tratamentos (ambientes lênticos e ambientes lóticos), utilizamos o teste Mann-Whitney-Wilcoxon para testar a diferença de tratamentos na variação intraespecífica de cada traço para cada espécie separadamente.

As características altura da nadadeira pélvica, comprimento da nadadeira pélvica, altura da nadadeira dorsal, comprimento da nadadeira dorsal, altura da nadadeira caudal e comprimento da nadadeira caudal não foram analisadas para a espécie *Gymnotus carapo*, uma vez que a espécie não apresenta essas nadadeiras. Assim também, a espécie *G. carapo*, não entrou nas análises que investigavam a variação intraespecífica para estas características para todas as espécies juntas.

Uma Análise de Covariância (ANCOVA) para cada característica de cada espécie foi realizada com o tipo de habitat como um fator e o comprimento total como uma covariável, a fim de testar o efeito dos ambientes lênticos e lóticos em cada espécie, tirando o efeito do comprimento.

Uma análise de variância (PERMANOVA) para cada característica (todas as espécies agrupadas) para testar as diferenças significativas entre as espécies (variação interespecífica) foi realizada. Para estas PERMANOVA, espécie foi usada como um fator e o termo foi representado pela variação residual entre as espécies. Definimos a variação intraespecífica relativa (VIR) de um traço como a relação entre a variação dentro das espécies (variação intraespecífica) e a variância total do traço entre espécies (somas das variações inter e intraespecíficas). O VIR indica se traços variam mais entre populações ou entre as espécies.

Os testes de Shapiro-Wilk e de Mann-Whitney-Wilcoxon foram realizados utilizando a plataforma R 3.3.2 (R Development Team 2017). As ANCOVA foram realizadas através do software STATISTICA 8. As análises de PERMANOVA foram realizadas com auxílio do software PRIMER 6 (CLARKE & GORLEY, 2006).

### **3. RESULTADOS**

#### **3.1. Variação intraespecífica**

- ***Gymnotus carapo***

A maioria das características teve maior coeficiente de variação em ambientes lóticos (Tabela 3). As exceções foram as características abertura da boca, altura da nadadeira peitoral, comprimento do intestino, comprimento dos rastros branquiais e número de ovócitos. De acordo com o teste de Mann-Whitney apenas a característica altura da nadadeira peitoral se diferenciou significativamente entre ambientes lênticos e lóticos.



**Tabela 3.** Coeficiente de variação dos traços (CV), média, desvio padrão (DP) e valor de p do teste de Mann-Whitney para cada uma das características da espécie *Gymnotus carapo* para ambientes lênticos e lóticos. Valores significantes ao nível de confiança de 95% em negrito.

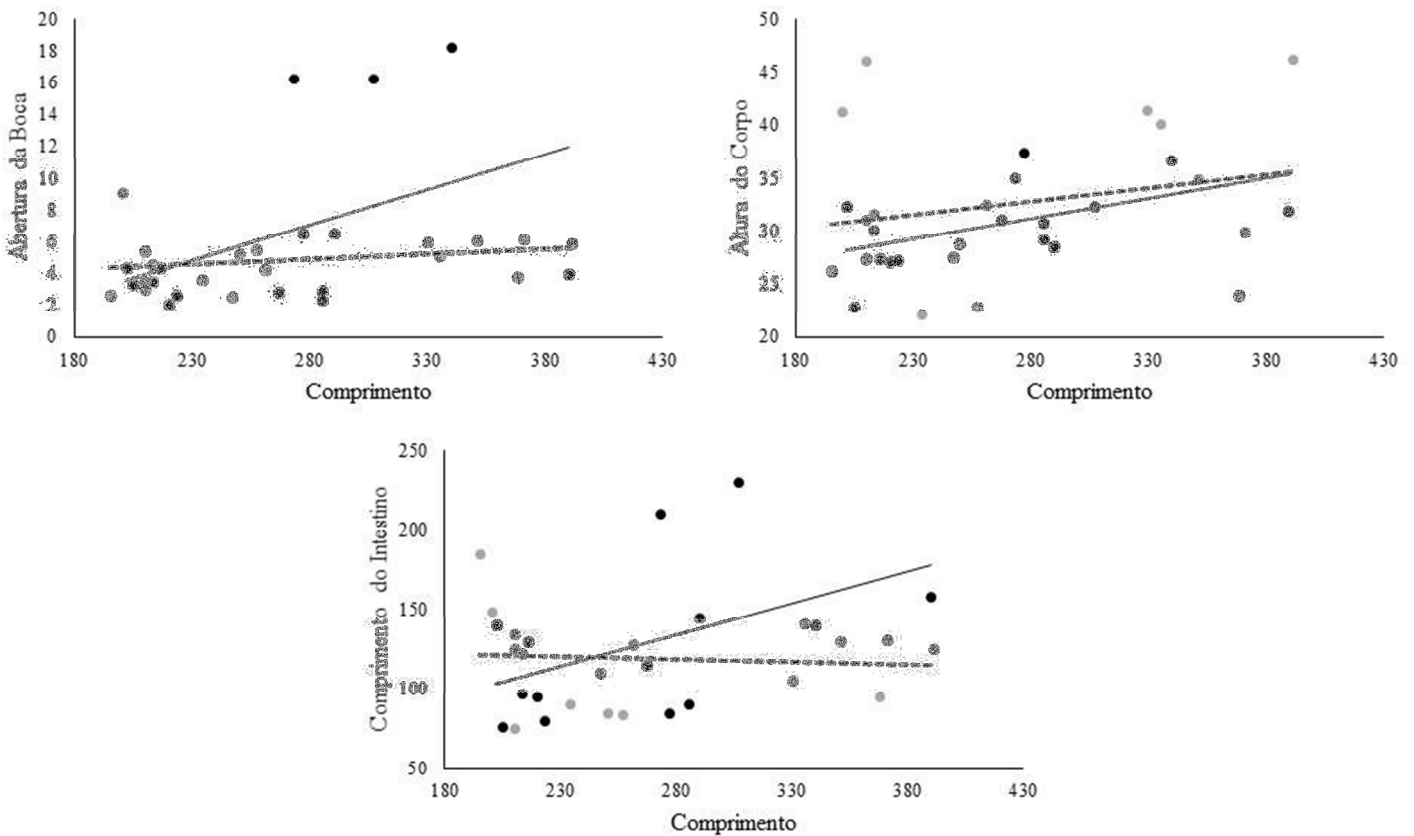
Características	CV		Média ± DP		Valor de p
	Lênticos	Lóticos	Lênticos	Lóticos	
Abertura da boca	87,3	33,9	6,4 ± 5,6	4,8 ± 1,6	0,68
Altura do olho	17,6	24,4	8,8 ± 1,5	9,2 ± 2,2	0,73
Diâmetro do olho	25,2	33,4	2,3 ± 0,6	2,3 ± 0,8	0,72
Altura do corpo	12,7	24,0	30,7 ± 3,9	32,6 ± 7,8	0,74
Largura do corpo	26,2	38,4	18,9 ± 5	20,1 ± 7,7	0,88
Altura da nadadeira peitoral	29,5	26,5	5,6 ± 1,7	7,5 ± 2	<b>0,01</b>
Comprimento da nadadeira peitoral	24,7	31,7	12,5 ± 3,1	11,9 ± 3,8	0,43
Altura da nadadeira anal	32,2	34,1	6,6 ± 2,1	6,4 ± 2,2	0,94
Comprimento da nadadeira anal	22,1	27,1	202,6 ± 44,7	215,2 ± 58,3	0,75
Comprimento do intestino	37,0	23,5	128 ± 47,3	118,5 ± 27,8	0,71
Comprimento dos rastros branquiais	42,1	28,6	1,02 ± 0,4	1,01 ± 0,29	1,00
Diâmetro do ovo	27,0	35,2	1,60 ± 0,4	1,27 ± 0,45	0,80
Número de ovócitos	42,1	16,3	2254 ± 949,5	1506 ± 246,1	0,80
Índice gonadossomático	60,4	90,1	3,3 ± 2	1,7 ± 1,5	0,40

Diferenças significativas nas características de abertura da boca, altura do corpo, comprimento do intestino e número de ovócitos foram encontradas entre os dois tipos de ambiente, de acordo com a ANCOVA, que comparou estas estruturas sem o efeito do tamanho (Tabela 4, Figura 4). A espécie apresentou maior abertura da boca, altura do corpo, comprimento do intestino e número de ovócitos nos ambientes lênticos (Tabela 4, Figura 4).

**Tabela 4.** Efeitos de ambientes lóticos e lênticos, tirando o efeito do comprimento, na variação intraespecífica em cada um dos traços funcionais estudados para a espécie *Gymnotus carapo*, revelados por modelos de ANCOVA. Direção do efeito entre parênteses para casos significativos: +, maior valor nas populações de ambientes lênticos; -, maior valor nas populações de ambientes lóticos.

Características	P (Ambiente)	R <sup>2</sup>
Abertura da boca	<b>0,005 (+)</b>	0,32
Altura do olho	0,05	0,58
Diâmetro do olho	0,94	0,62

Características	P (Ambiente)	R <sup>2</sup>
Altura do corpo	<b>0,007 (+)</b>	0,77
Largura do corpo	0,09	0,88
Altura da nadadeira peitoral	0,05	0,38
Comprimento da nadadeira peitoral	0,70	0,72
Altura da nadadeira anal	0,21	0,61
Comprimento da nadadeira anal	0,62	0,97
Comprimento do intestino	<b>0,045 (+)</b>	0,23
Comprimento dos rastros branquiais	0,23	0,02
Diâmetro do ovo	0,65	0,83
Número de ovócitos	<b>0,03 (+)</b>	0,76
Índice gonadossomático	0,28	0,52



**Figura 4.** Efeitos ambientais na variação intraespecífica das características de *G. carapo*, correspondendo aos modelos da Tabela 4 com os efeitos significativos dos ambientes lênticos e lóticos. ● (linhas sólidas), populações de ambientes lênticos; ● (linhas pontilhadas), populações de ambientes lóticos.

- ***Hoplias malabaricus***

A maioria das características teve maior coeficiente de variação em ambientes lênticos (Tabela 5). As exceções foram as características abertura da boca, altura e largura do corpo, altura da nadadeira dorsal, altura da nadadeira anal, número de ovócitos e índice gonadossomático. De acordo com o teste de Mann-Whitney nenhuma das características analisadas se diferenciou significativamente entre ambientes lênticos e lóticos.

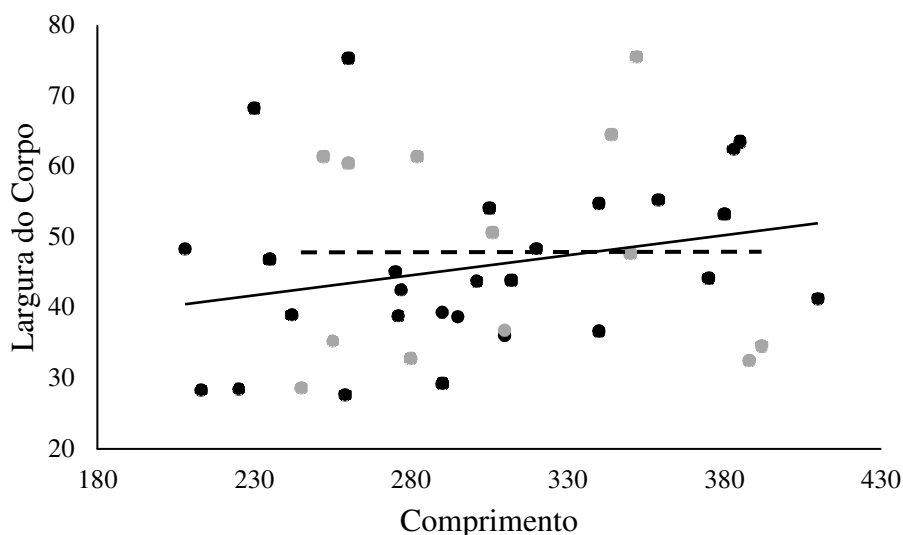
**Tabela 5.** Coeficiente de variação dos traços (CV), média, desvio padrão (DP) e valor de p do teste de Mann-Whitney para cada uma das características da espécie *Hoplias malabaricus* para ambientes lênticos e lóticos. Valores significantes ao nível de confiança de 95% em negrito.

Características	CV		Média ± DP		Valor de p
	Lênticos	Lóticos	Lênticos	Lóticos	
Abertura da boca	39,6	57,9	11,4 ± 4,5	11,1 ± 6,4	0,45
Altura do olho	22,3	20,4	23,8 ± 5,3	24,6 ± 5	0,65
Diâmetro do olho	16,3	12,5	10,3 ± 1,7	11,2 ± 1,4	0,06
Altura do corpo	22,1	23,2	59,4 ± 13,1	59 ± 13,7	0,86
Largura do corpo	26,8	32,2	45,8 ± 12,3	47,9 ± 15,5	0,86
Altura da nadadeira peitoral	36,3	35,5	15,3 ± 5,6	16 ± 5,7	0,75
Comprimento da nadadeira peitoral	20,8	16,0	40,1 ± 8,4	41,4 ± 6,6	0,67
Altura da nadadeira pélvica	47,2	29,9	13,9 ± 6,6	12,5 ± 3,8	0,72
Comprimento da nadadeira pélvica	20,5	16,3	41,9 ± 8,6	43,4 ± 7,1	0,57
Altura da nadadeira caudal	22,3	22,1	36,5 ± 8,1	36,4 ± 8,1	0,80
Comprimento da nadadeira caudal	19,5	16,6	47 ± 9,2	46,3 ± 7,7	0,93
Altura da nadadeira dorsal	20,6	29,8	37,7 ± 7,8	37,8 ± 11,3	0,95
Comprimento da nadadeira dorsal	21,6	16,0	44,7 ± 9,6	43,1 ± 6,9	0,75
Altura da nadadeira anal	22,9	28,4	30,7 ± 7	34,5 ± 9,8	0,13
Comprimento da nadadeira anal	24,5	17,2	21,9 ± 5,4	21,6 ± 3,7	0,66
Comprimento do intestino	30,9	28,2	144,1 ± 44,5	148,9 ± 41,9	0,70
Comprimento dos rastros branquiais	32,6	28,5	3,63 ± 1,2	3,84 ± 1,1	0,61
Diâmetro do ovo	29,2	15,5	1,14 ± 0,3	0,15 ± 0,2	0,67
Número de ovócitos	60,0	95,2	13148 ± 7890	14472 ± 13772	1,00
Índice gonadossomático	130,5	139,7	1,60 ± 2,1	1,09 ± 1,5	0,82

De acordo com a ANCOVA a espécie teve apenas a característica largura do corpo afetada pelo tipo de ambiente, tendo sido significativamente maior no ambiente lântico (Tabela 6, Figura 5).

**Tabela 6.** Efeitos de ambientes lóticos e lânticos, tirando o efeito do comprimento, na variação intraespecífica em cada um dos traços funcionais estudados para a espécie *Hoplias malabaricus*, revelados por modelos de ANCOVA. Direção do efeito entre parênteses para casos significativos: +, maior valor nas populações de ambientes lânticos; -, maior valor nas populações de ambientes lóticos.

Características	P (Ambiente)	R <sup>2</sup>
Abertura da boca	0,79	0,002
Altura do olho	0,28	0,68
Diâmetro do olho	0,57	0,51
Altura do corpo	0,19	0,80
Largura do corpo	<b>0,01 (+)</b>	0,78
Altura da nadadeira peitoral	0,20	0,69
Comprimento da nadadeira peitoral	0,86	0,75
Altura da nadadeira pélvica	0,26	0,19
Comprimento da nadadeira pélvica	0,66	0,78
Altura da nadadeira caudal	0,32	0,57
Comprimento da nadadeira caudal	0,51	0,81
Altura da nadadeira dorsal	0,11	0,16
Comprimento da nadadeira dorsal	0,99	0,62
Altura da nadadeira anal	0,17	0,35
Comprimento da nadadeira anal	0,56	0,31
Comprimento do intestino	0,66	0,42
Comprimento dos rastros branquiais	0,77	0,16
Diâmetro do ovo	0,91	0,37
Número de ovócitos	0,29	0,17
Índice gonadossomático	0,50	0,06



**Figura 5.** Efeitos ambientais na variação intraespecífica das características de *H. malabaricus*, correspondendo aos modelos da Tabela 6 com os efeitos significativos dos ambientes lânticos e lóticos. ● (linhas sólidas), populações de ambientes lânticos; ● (linhas pontilhadas), populações de ambientes lóticos.

- ***Leporinus copelandii***

A maioria das características teve maior coeficiente de variação em ambientes lânticos (Tabela 7). As exceções foram as características abertura da boca, altura do olho e largura do corpo. De acordo com o teste de Mann-Whitney apenas a característica abertura da boca se diferenciou significativamente entre ambientes lânticos e lóticos.

**Tabela 7.** Coeficiente de variação dos traços (CV), média, desvio padrão (DP) e valor de p do teste de Mann-Whitney para cada uma das características da espécie *Leporinus copelandii* para ambientes lânticos e lóticos. Valores significantes ao nível de confiança de 95% em negrito.

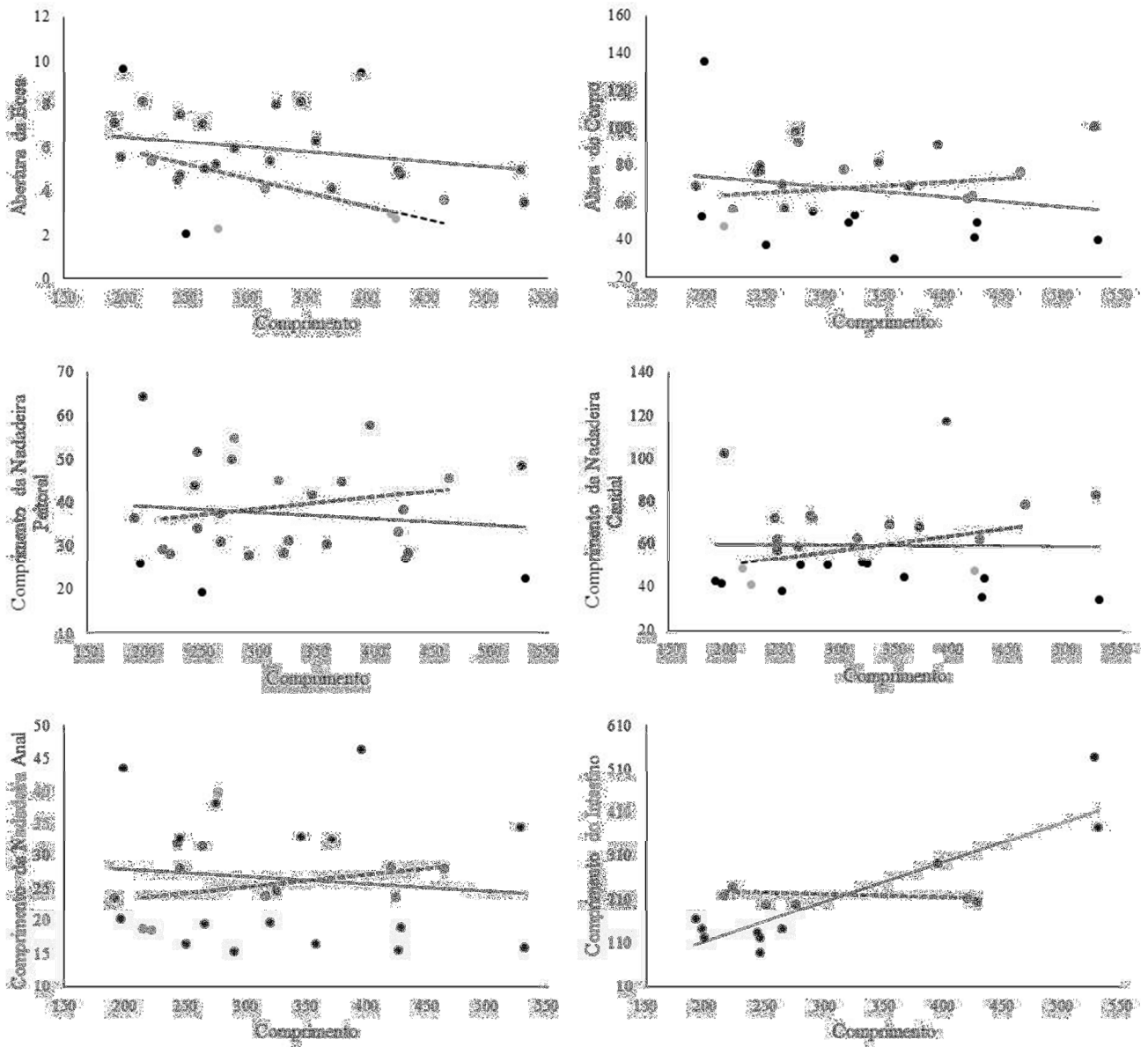
Características	CV		Média ± DP		Valor de p
	Lânticos	Lóticos	Lânticos	Lóticos	
Abertura da boca	32,3	47,8	6 ± 1,9	4,2 ± 2	<b>0,04</b>
Altura do olho	29,2	34,2	23 ± 6,7	24,6 ± 8,4	0,68
Diâmetro do olho	21,4	21,2	9,6 ± 2,1	10 ± 2,1	0,73
Altura do corpo	37,6	21,8	67,6 ± 25,5	68,3 ± 14,9	0,80
Largura do corpo	36,9	37,4	44 ± 16,2	47 ± 17,6	0,72
Altura da nadadeira peitoral	44,7	38,9	15,9 ± 7,1	15,6 ± 6,1	0,88
Comprimento da nadadeira peitoral	32,4	25,0	37,5 ± 12,2	39,4 ± 9,9	0,53

Características	CV		Média ± DP		Valor de p
	Lênticos	Lóticos	Lênticos	Lóticos	
Altura da nadadeira pélvica	56,2	34,3	14,1 ± 8	10,7 ± 3,7	0,43
Comprimento da nadadeira pélvica	29,2	27,7	35,4 ± 10,4	37,7 ± 10,4	0,57
Altura da nadadeira caudal	32,7	20,5	35,1 ± 11,5	36,4 ± 7,5	0,57
Comprimento da nadadeira caudal	36,2	23,2	59,6 ± 21,6	59,1 ± 13,7	0,80
Altura da nadadeira dorsal	35,6	30,7	38,7 ± 13,8	36 ± 11	0,96
Comprimento da nadadeira dorsal	35,6	32,9	31,2 ± 11,1	32,8 ± 10,8	0,72
Altura da nadadeira anal	34,7	23,2	28,2 ± 9,8	31,7 ± 7,4	0,24
Comprimento da nadadeira anal	35,6	27,8	26,7 ± 9,5	26 ± 7,2	1,00
Comprimento do intestino	59,5	5,9	211,4 ± 125,8	225 ± 13,2	0,18
Comprimento dos rastros branquiais	47,3	26,8	1,94 ± 0,89	2,29 ± 0,6	0,08
Diâmetro do ovo	29,7	1,5	0,97 ± 0,3	1,45 ± 0,02	0,07
Número de ovócitos	106,7	14,9	20608 ± 21987	12850 ± 1909	0,86
Índice gonadossomático	68,5	42,9	1,72 ± 1,2	3,04 ± 1,3	0,40

De acordo com a ANCOVA a espécie teve as características abertura da boca, altura do corpo, comprimento da nadadeira peitoral, comprimento da nadadeira caudal, comprimento da nadadeira anal e comprimento do intestino afetadas pelo tipo de ambiente (Tabela 8, Figura 6). A espécie apresentou maior abertura da boca e comprimento do intestino nos ambientes lênticos, enquanto altura do corpo e comprimento das nadadeiras peitoral, caudal e anal foram maiores nos ambientes lóticos (Tabela 8, Figura 6).

**Tabela 8.** Efeitos de ambientes lóticos e lênticos, tirando o efeito do comprimento, na variação intraespecífica em cada um dos traços funcionais estudados para a espécie *Leporinus copelandii*, revelados por modelos de ANCOVA. Direção do efeito entre parênteses para casos significativos: +, maior valor nas populações de ambientes lênticos; –, maior valor nas populações de ambientes lóticos.

Características	P (Ambiente)	R <sup>2</sup>
Abertura da boca	<b>0,004 (+)</b>	0,20
Altura do olho	0,08	0,90
Diâmetro do olho	0,57	0,65
Altura do corpo	<b>0,03 (-)</b>	0,83
Largura do corpo	0,52	0,91
Altura da nadadeira peitoral	0,61	0,78
Comprimento da nadadeira peitoral	<b>0,048 (-)</b>	0,95
Altura da nadadeira pélvica	0,12	0,63
Comprimento da nadadeira pélvica	0,95	0,92
Altura da nadadeira caudal	0,12	0,77
Comprimento da nadadeira caudal	<b>0,009 (-)</b>	0,87
Altura da nadadeira dorsal	0,57	0,62
Comprimento da nadadeira dorsal	0,56	0,94
Altura da nadadeira anal	0,42	0,77
Comprimento da nadadeira anal	<b>0,02 (-)</b>	0,85
Comprimento do intestino	<b>0,03 (+)</b>	0,65
Comprimento dos rastros branquiais	0,40	0,36
Diâmetro do ovo	0,82	0,65
Número de ovócitos	0,40	0,90
Índice gonadossomático	0,30	0,50



**Figura 6.** Efeitos ambientais na variação intraespecífica das características de *L. copelandii*, correspondendo aos modelos da Tabela 8 com os efeitos significativos dos ambientes lânticos e lóticos. ● (linhas sólidas), populações de ambientes lânticos; ● (linhas pontilhadas), populações de ambientes lóticos.

- ***Oligosarcus hepsetus***

Metade das características teve maior coeficiente de variação em ambientes lânticos enquanto a outra metade teve maior coeficiente de variação em ambientes lóticos (Tabela 9). Tiveram maior coeficiente de variação em ambientes lânticos: abertura da boca, altura do olho, diâmetro do olho, altura da nadadeira peitoral, altura da nadadeira pélvica, comprimento da nadadeira caudal, comprimento da nadadeira anal, diâmetro do



ovo, número de ovócitos e índice gonadossomático. Enquanto nos ambientes lóticos as características que tiveram maior variação foram: altura e largura do corpo, comprimento da nadadeira peitoral, comprimento da nadadeira pélvica, altura da nadadeira caudal, altura e comprimento da nadadeira dorsal, altura da nadadeira anal, comprimento do intestino e comprimento dos rastros branquiais. De acordo com o teste de Mann-Whitney as características diâmetro do olho, largura do corpo, comprimento da nadadeira pélvica e comprimento dos rastros se diferenciaram significativamente entre ambientes lênticos e lóticos.

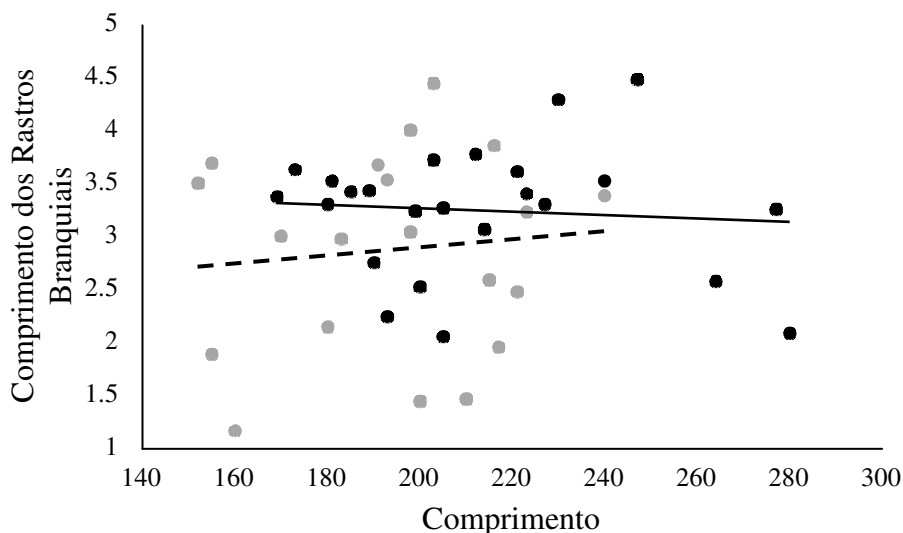
**Tabela 9.** Coeficiente de variação dos traços (CV), média, desvio padrão (DP) e valor de p do teste de Mann-Whitney para cada uma das características da espécie *Oligosarcus hepsetus* para ambientes lênticos e lóticos. Valores significantes ao nível de confiança de 95% em negrito.

Características	CV		Média ± DP		Valor de p
	Lênticos	Lóticos	Lênticos	Lóticos	
Abertura da boca	56,8	41,1	9 ± 5,1	10,3 ± 4,2	0,30
Altura do olho	19,9	16,4	17,3 ± 3,4	15,5 ± 2,5	0,07
Diâmetro do olho	14,1	11,5	10,7 ± 1,5	9,6 ± 1,1	<b>0,007</b>
Altura do corpo	18,5	18,8	45,6 ± 8,5	40,6 ± 7,6	0,06
Largura do corpo	21,9	23,2	21,9 ± 4,8	18,4 ± 4,3	<b>0,02</b>
Altura da nadadeira peitoral	48,1	20,8	9,1 ± 4,4	8,6 ± 1,8	0,43
Comprimento da nadadeira peitoral	15,6	18,2	30,8 ± 4,8	28,3 ± 5,2	0,22
Altura da nadadeira pélvica	61,1	35,9	5,5 ± 3,3	5,4 ± 1,9	0,61
Comprimento da nadadeira pélvica	13,1	20,6	23,5 ± 3,1	20,5 ± 4,2	<b>0,02</b>
Altura da nadadeira caudal	24,3	25,1	25,3 ± 6,2	23,6 ± 5,9	0,45
Comprimento da nadadeira caudal	15,2	14,4	37,2 ± 5,7	35,3 ± 5,1	0,47
Altura da nadadeira dorsal	16,3	23,0	30,6 ± 5	27,1 ± 6,2	0,08
Comprimento da nadadeira dorsal	18,7	19,3	18,5 ± 3,5	17,8 ± 3,4	0,47
Altura da nadadeira anal	23,8	25,3	20,7 ± 4,9	19,1 ± 4,8	0,30
Comprimento da nadadeira anal	18,9	15,7	44,8 ± 8,5	40,5 ± 6,4	0,10
Comprimento do intestino	20,1	22,9	102 ± 20,5	87,5 ± 20	<b>0,04</b>
Comprimento dos rastros branquiais	18,9	32,7	3,25 ± 0,6	2,88 ± 0,9	0,23
Diâmetro do ovo	31,4	28,2	0,89 ± 0,3	0,81 ± 0,2	0,66
Número de ovócitos	156,2	86,1	16519 ± 25804	5426 ± 4669	0,75
Índice gonadossomático	112,9	77,5	3,7 ± 4,1	2,1 ± 1,7	0,60

De acordo com a ANCOVA, a espécie teve apenas a característica comprimento dos rastros branquiais afetada pelo tipo de ambiente, tendo sido significativamente maior no ambiente lótico (Tabela 10, Figura 7).

**Tabela 10.** Efeitos de ambientes lóticos e lênticos, tirando o efeito do comprimento, na variação intraespecífica em cada um dos traços funcionais estudados para a espécie *Oligosarcus hepsetus*, revelados por modelos de ANCOVA. Direção do efeito entre parênteses para casos significativos: +, maior valor nas populações de ambientes lênticos; -, maior valor nas populações de ambientes lóticos.

Características	P (Ambiente)	R <sup>2</sup>
Abertura da boca	0,41	0,02
Altura do olho	0,36	0,51
Diâmetro do olho	0,83	0,61
Altura do corpo	0,71	0,75
Largura do corpo	0,99	0,75
Altura da nadadeira peitoral	0,06	0,18
Comprimento da nadadeira peitoral	0,35	0,78
Altura da nadadeira pélvica	0,20	0,06
Comprimento da nadadeira pélvica	0,24	0,63
Altura da nadadeira caudal	0,74	0,53
Comprimento da nadadeira caudal	0,06	0,45
Altura da nadadeira dorsal	0,44	0,39
Comprimento da nadadeira dorsal	0,31	0,57
Altura da nadadeira anal	0,90	0,31
Comprimento da nadadeira anal	0,15	0,71
Comprimento do intestino	0,11	0,35
Comprimento dos rastros branquiais	<b>0,03 (-)</b>	0,33
Diâmetro do ovo	0,14	0,03
Número de ovócitos	0,17	0,36
Índice gonadossomático	0,76	0,15



**Figura 7.** Efeitos ambientais na variação intraespecífica das características de *O. hepsetus*, correspondendo aos modelos da Tabela 10 com os efeitos significativos dos ambientes lânticos e lóticos. ● (linhas sólidas), populações de ambientes lânticos; ● (linhas pontilhadas), populações de ambientes lóticos.

- ***Hoplosternum littorale***

A maioria das características teve maior coeficiente de variação em ambientes lânticos (Tabela 11). As exceções foram as características abertura da boca, altura do olho, diâmetro do olho, altura da nadadeira peitoral, comprimento da nadadeira pélvica, comprimento da nadadeira caudal e comprimento do intestino. De acordo com o teste de Mann-Whitney as características abertura da boca, altura do olho, diâmetro do olho, altura do corpo, altura e comprimento da nadadeira peitoral, comprimento da nadadeira pélvica, comprimento da nadadeira dorsal, comprimento do intestino, diâmetro do ovo e índice gonadossomático se diferenciaram significativamente entre ambientes lânticos e lóticos.

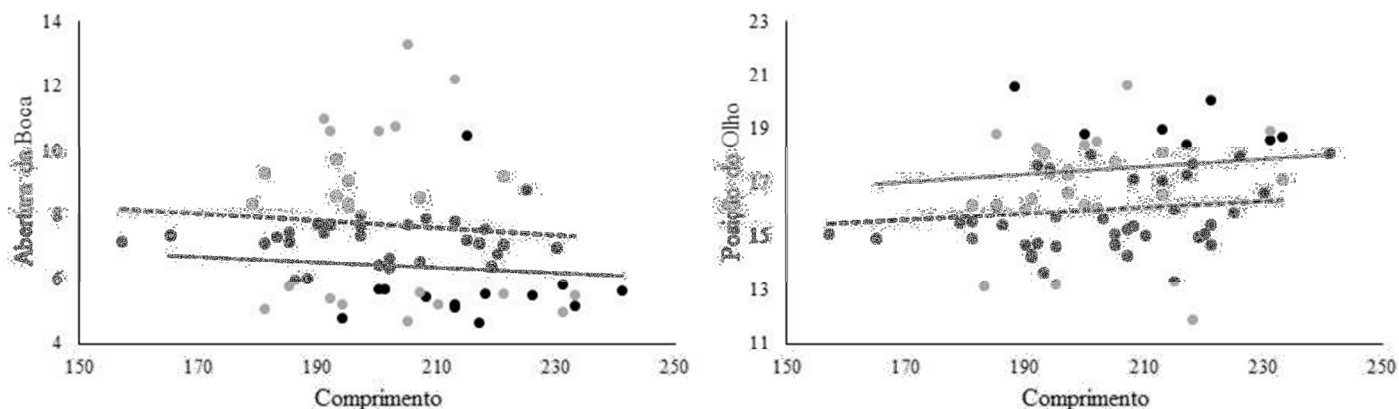
**Tabela 11.** Coeficiente de variação dos traços (CV), média, desvio padrão (DP) e valor de p do teste de Mann-Whitney para cada uma das características da espécie *Hoplosternum littorale* para ambientes lênticos e lóticos. Valores significantes ao nível de confiança de 95% em negrito.

Características	CV		Média ± DP		Valor de p
	Lênticos	Lóticos	Lênticos	Lóticos	
Abertura da boca	22,0	25,2	6,4 ± 1,4	7,7 ± 1,9	<b>0,002</b>
Altura do olho	8,4	11,2	17,6 ± 1,5	15,9 ± 1,8	<b>0,0004</b>
Diâmetro do olho	10,5	12,9	5,3 ± 0,6	4,9 ± 0,6	<b>0,01</b>
Altura do corpo	10,8	9,3	49,4 ± 5,3	45,7 ± 4,2	<b>0,01</b>
Largura do corpo	13,4	10,4	41,5 ± 5,5	39,3 ± 4,1	0,24
Altura da nadadeira peitoral	19,9	22,6	15,6 ± 3,1	14 ± 3,2	<b>0,02</b>
Comprimento da nadadeira peitoral	21,6	19,0	42,2 ± 9,1	36,8 ± 7	<b>0,02</b>
Altura da nadadeira pélvica	23,0	18,4	11,6 ± 2,7	11,4 ± 2,1	0,77
Comprimento da nadadeira pélvica	12,6	12,9	34,8 ± 4,4	31,1 ± 4	<b>0,02</b>
Altura da nadadeira caudal	12,3	9,7	32,6 ± 4	33 ± 3,2	0,91
Comprimento da nadadeira caudal	9,3	9,6	43,6 ± 4,1	41,7 ± 4	0,07
Altura da nadadeira dorsal	22,3	19,1	29,5 ± 6,6	30,7 ± 5,9	0,61
Comprimento da nadadeira dorsal	13,1	11,3	30,9 ± 4	28,9 ± 3,3	<b>0,04</b>
Altura da nadadeira anal	24,4	13,4	27,7 ± 6,8	29,6 ± 4	0,4
Comprimento da nadadeira anal	14,7	10,0	17,3 ± 2,5	17 ± 1,7	0,29
Comprimento do intestino	25,8	26,2	129,9 ± 33,5	150,3 ± 39,4	<b>0,004</b>
Comprimento dos rastros branquiais	27,9	23,2	2 ± 0,6	1,75 ± 0,4	0,07
Diâmetro do ovo	25,6	21,3	0,94 ± 0,2	1,32 ± 0,3	<b>0,02</b>
Número de ovócitos	138,4	70,8	26531 ± 36726	13041 ± 9238	0,85
Índice gonadossomático	188,7	79,0	2,7 ± 5,2	6,7 ± 5,3	<b>0,001</b>

De acordo com a ANCOVA, quanto retirado o efeito do comprimento, a espécie teve as características abertura da boca e altura do olho afetadas pelo tipo de ambiente (Tabela 12, Figura 8). A espécie apresentou maior abertura da boca nos ambientes lóticos, enquanto altura do olho foi maior nos ambientes lênticos (Tabela 12, Figura 8).

**Tabela 12.** Efeitos de ambientes lóticos e lênticos, tirando o efeito do comprimento, na variação intraespecífica em cada um dos traços funcionais estudados para a espécie *Hoplosternum littorale*, revelados por modelos de ANCOVA. Direção do efeito entre parênteses para casos significativos: +, maior valor nas populações de ambientes lênticos; –, maior valor nas populações de ambientes lóticos.

<b>Características</b>	<b>P (Ambiente)</b>	<b>R<sup>2</sup></b>
Abertura da boca	<b>0,04 (-)</b>	0,12
Altura do olho	<b>0,03 (+)</b>	0,63
Diâmetro do olho	0,13	0,11
Altura do corpo	0,55	0,77
Largura do corpo	0,88	0,64
Altura da nadadeira peitoral	0,69	0,33
Comprimento da nadadeira peitoral	0,98	0,53
Altura da nadadeira pélvica	0,30	0,28
Comprimento da nadadeira pélvica	0,99	0,72
Altura da nadadeira caudal	0,34	0,31
Comprimento da nadadeira caudal	0,80	0,48
Altura da nadadeira dorsal	0,71	0,15
Comprimento da nadadeira dorsal	0,65	0,52
Altura da nadadeira anal	0,14	0,29
Comprimento da nadadeira anal	0,29	0,47
Comprimento do intestino	0,96	0,17
Comprimento dos rastros branquiais	0,13	0,12
Diâmetro do ovo	0,44	0,22
Número de ovócitos	0,53	0,13
Índice gonadossomático	0,73	0,38



**Figura 8.** Efeitos ambientais na variação intraespecífica das características de *H. littorale*, correspondendo aos modelos da Tabela 12 com os efeitos significativos dos ambientes lânticos e lóticos. ● (linhas sólidas), populações de ambientes lânticos; ● (linhas pontilhadas), populações de ambientes lóticos.

- ***Pimelodus maculatus***

A maioria das características teve maior coeficiente de variação em ambientes lóticos (Tabela 13). As exceções foram as características abertura da boca e índice gonadossomático. De acordo com o teste de Mann-Whitney apenas as características diâmetro do olho; altura das nadadeiras caudal, dorsal e anal; e diâmetro do ovo se diferenciaram significativamente entre ambientes lânticos e lóticos.

**Tabela 13.** Coeficiente de variação dos traços (CV), média, desvio padrão (DP) e valor de p do teste de Mann-Whitney para cada uma das características da espécie *Pimelodus maculatus* para ambientes lânticos e lóticos. Valores significantes ao nível de confiança de 95% em negrito.

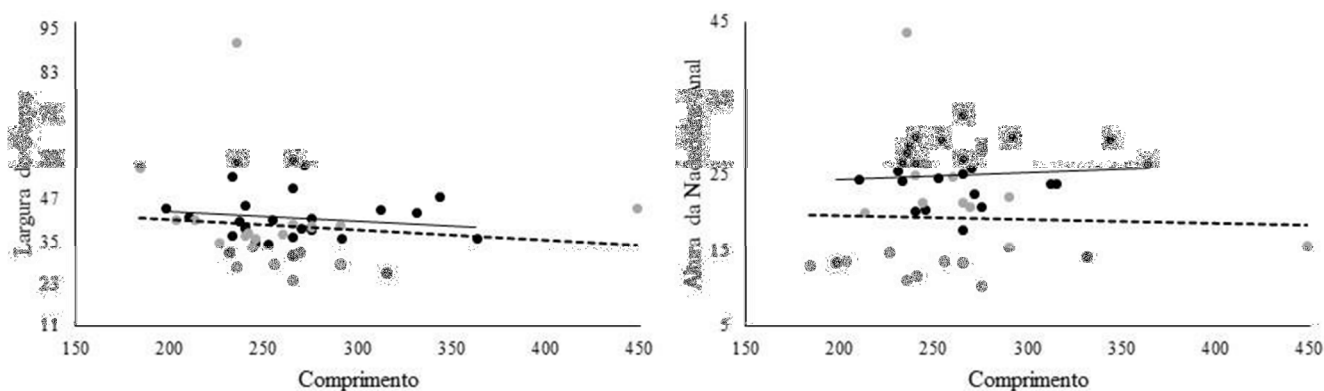
Características	CV		Média ± DP		Valor de p
	Lânticos	Lóticos	Lânticos	Lóticos	
Abertura da boca	29,7	26,1	10,4 ± 3,1	12,2 ± 3,2	0,07
Altura do olho	17,2	23,4	22,6 ± 3,9	23,7 ± 5,5	0,77
Diâmetro do olho	9,8	16,9	10,7 ± 1	9,9 ± 1,7	<b>0,02</b>
Altura do corpo	21,5	30,8	58,6 ± 12,6	55,6 ± 17,1	0,32
Largura do corpo	19,7	35,5	41,7 ± 8,2	39,5 ± 14	0,11
Altura da nadadeira peitoral	24,6	36,4	13 ± 3,2	13,4 ± 4,9	0,82
Comprimento da nadadeira peitoral	15,6	22,7	37,7 ± 5,9	35,5 ± 8	0,09
Altura da nadadeira pélvica	23,8	29,9	14,2 ± 3,4	16,3 ± 4,9	0,15

Características	CV		Média ± DP		Valor de p
	Lênticos	Lóticos	Lênticos	Lóticos	
Comprimento da nadadeira pélvica	16,3	19,3	32,9 ± 5,4	31,8 ± 6,1	0,62
Altura da nadadeira caudal	23,9	30,2	36,2 ± 8,7	31,5 ± 9,5	<b>0,004</b>
Comprimento da nadadeira caudal	14,2	20,9	47,9 ± 6,8	46,6 ± 9,7	0,49
Altura da nadadeira dorsal	19,3	36,4	40,7 ± 7,9	34,2 ± 12,4	<b>0,003</b>
Comprimento da nadadeira dorsal	14,0	24,0	31,2 ± 4,4	32,2 ± 7,7	0,97
Altura da nadadeira anal	19,2	41,1	24,9 ± 4,8	19,4 ± 7,9	<b>0,002</b>
Comprimento da nadadeira anal	19,3	22,8	20,5 ± 3,9	21,8 ± 5	0,44
Comprimento do intestino	22,3	41,1	135,7 ± 30,2	135,4 ± 55,7	0,88
Comprimento dos rastros branquiais	29,1	31,4	4,25 ± 1,2	3,64 ± 1,1	0,10
Diâmetro do ovo	37,9	50,5	0,72 ± 0,3	0,44 ± 0,2	<b>0,05</b>
Número de ovócitos	105,1	107,1	70318 ± 73922	65275 ± 69880	1,00
Índice gonadossomático	87,3	63,1	3 ± 2,6	4,1 ± 2,6	0,32

De acordo com a ANCOVA a espécie teve as características largura do corpo e comprimento da nadadeira anal afetadas pelo tipo de ambiente, tendo valores significativamente maiores nos ambientes lênticos (Tabela 14, Figura 9).

**Tabela 14.** Efeitos de ambientes lóticos e lênticos, tirando o efeito do comprimento, na variação intraespecífica em cada um dos traços funcionais estudados para a espécie *Pimelodus maculatus*, revelados por modelos de ANCOVA. Direção do efeito entre parênteses para casos significativos: +, maior valor nas populações de ambientes lênticos; -, maior valor nas populações de ambientes lóticos.

Características	P (Ambiente)	R <sup>2</sup>
Abertura da boca	0,76	0,08
Altura do olho	0,94	0,52
Diâmetro do olho	0,36	0,53
Altura do corpo	0,40	0,82
Largura do corpo	<b>0,04 (+)</b>	0,81
Altura da nadadeira peitoral	0,54	0,32
Comprimento da nadadeira peitoral	0,19	0,74
Altura da nadadeira pélvica	0,84	0,53
Comprimento da nadadeira pélvica	0,74	0,79
Altura da nadadeira caudal	0,72	0,62
Comprimento da nadadeira caudal	0,21	0,65
Altura da nadadeira dorsal	0,09	0,58
Comprimento da nadadeira dorsal	0,92	0,59
Altura da nadadeira anal	<b>0,04 (+)</b>	0,37
Comprimento da nadadeira anal	0,89	0,59
Comprimento do intestino	0,59	0,31
Comprimento dos rastros branquiais	0,12	0,13
Diâmetro do ovo	0,76	0,28
Número de ovócitos	0,43	0,52
Índice gonadossomático	0,98	0,04



**Figura 9.** Efeitos ambientais na variação intraespecífica das características de *P. maculatus*, correspondendo aos modelos da Tabela 14 com os efeitos significativos dos ambientes lênticos e lóticos. ● (linhas sólidas), populações de ambientes lênticos; ○ (linhas pontilhadas), populações de ambientes lóticos.



### 3.2. Variação intraespecífica vs variação interespecífica

Para ambientes lênticos as características abertura da boca, altura do corpo, altura da nadadeira peitoral, comprimento do intestino, diâmetro do ovócito, número de ovócitos e índice gonadossomático a maior variação ocorreu à nível intraespecífico (VIR > 50%) (Tabela 15). As características diâmetro do olho, comprimento da nadadeira pélvica, e comprimento da dorsal variaram mais à nível interespecífico (VIR < 25%) (Tabela 15).

Para ambientes lóticos as características abertura da boca, altura da nadadeira peitoral, comprimento da nadadeira anal, comprimento do intestino, diâmetro do ovócito, número de ovócitos e índice gonadossomático a maior variação ocorreu à nível intraespecífico (VIR > 60%) (Tabela 15). As características diâmetro do olho, comprimento e altura da nadadeira pélvica, comprimento e altura da nadadeira caudal e comprimento da nadadeira dorsal variaram mais à nível interespecífico (VIR < 25%) (Tabela 15).

**Tabela 15.** Variação intraespecífica relativa (VIR) para cada uma das características estudadas considerando todas as espécies.

Características	VIR	
	Lênticos	Lóticos
Abertura da boca	75,2	61,0
Altura do olho	44,7	34,6
Diâmetro do olho	17,8	11,7
Altura do corpo	60,8	52,5
Largura do corpo	46,1	43,3
Altura da nadadeira peitoral	62,9	90,8
Comprimento da nadadeira peitoral	44,3	34,8
Altura da nadadeira pélvica	48,8	23,9
Comprimento da nadadeira pélvica	21,6	14,0
Altura da nadadeira caudal	30,8	19,4
Comprimento da nadadeira caudal	28,1	13,7
Altura da nadadeira dorsal	30,3	31,8
Comprimento da nadadeira dorsal	21,3	14,7
Altura da nadadeira anal	44,5	29,3
Comprimento da nadadeira anal	48,0	62,7
Comprimento do intestino	92,9	75,3

Características	VIR	
	Lênticos	Lóticos
Comprimento dos rastros branquiais	41,2	36,9
Diâmetro do ovo	96,2	89,5
Número de ovócitos	85,0	90,8
Índice gonadossomático	92,4	83,7

#### 4. DISCUSSÃO

De acordo com o teste de Mann-Whitney para a maioria das características não houve diferenciação significativa entre os ambientes lóticos e lênticos. Para a maioria das características que tiveram essa diferenciação significativa, o coeficiente de variação intraespecífica foi maior nos ambientes lóticos. Mas quando levamos em consideração apenas o coeficiente de variação de traços, observamos que três (*H. littorale*, *H. malabaricus* e *L. copelandii*) e duas (*G. carapo* e *P. maculatus*) das espécies estudadas, tiveram maior variação das suas características em ambientes lênticos e lóticos, respectivamente. A espécie *O. hepsetus* teve metade das características medidas variando mais nos ambientes lóticos, enquanto a outra metade variou mais nos ambientes lênticos. Este resultado contraria nossa hipótese inicial de que as características das espécies teriam maior variação em ambientes lóticos. Uma das explicações para o fato é que as espécies ainda possam estar tendo suas características selecionadas e direcionadas pelos efeitos dos barramentos. Muitos estudos (MCGUIGAN *et al.*, 2005; LANGERHANS, 2008; HAAS *et al.*, 2010; FRANSSEN, 2011; AGUIRRE *et al.*, 2013; CURETON & BROUGHTON, 2014) demonstram diferenciação nas características das espécies que persistem após a construção de uma represa. Isso porque, com a modificação do habitat um novo conjunto de pressões seletivas contribuem para a diferenciação fenotípica das espécies (FRANSSEN, 2011), uma vez que ocorrem mudanças tanto nas características abióticas (como o regime do fluxo, profundidade e turbidez) (GIDO & MATTHEWS, 2000; SCARABOTTI *et al.*, 2011) quanto nas características bióticas (introdução de espécies piscívoras, aumento de espécies generalistas e possível perdas de espécies migratórias) (HOLMQUIST *et al.*, 1998; GIDO & MATTHEWS, 2000; JOY & DEATH, 2001; POFF & HART, 2002; HERBERT & GELWICK, 2003; FUKUSHIMA *et al.*, 2007; AGOSTINHO *et al.*, 2008; PELICICE & AGOSTINHO, 2009; ROSCOE &

HINCH, 2010). Apesar de os reservatórios de Lajes e Funil possuírem mais de cem anos e 37 anos de operação, respectivamente, quando ocorreram as coletas, as Pequenas Centrais Hidrelétricas de Queluz e Lavrinhas tinham apenas 3 anos de operação.

Além disso, o isolamento e a área dos reservatórios estudados também devem ser levados em consideração. De acordo com JACQUET *et al.* (2017) que aplicaram a Teoria da Biogeografia de Ilhas (MACARTHUR & WILSON, 1963) para as características funcionais de espécies de peixes de recifes de corais, a área e o isolamento das “manchas de habitat” tem influência nas características funcionais das espécies. Ou autores compararam a distribuição do tamanho corporal de peixes piscívoros e herbívoros encontrados em recifes tropicais em todo o mundo e descobriram que os recifes pequenos e isolados têm uma proporção maior de espécies de grande porte do que os recifes grandes e conectados (JACQUET *et al.*, 2017).

Uma outra hipótese que pode explicar esses resultados é a variação constante no nível hidrológico dos ambientes lênticos, que controlados artificialmente podem ter mudanças abruptas. Ora o nível da represa está alto e as espécies possuem abrigos nas margens, e ora o nível abaixa e já não há a mesma disponibilidade. De acordo com JUNK *et al.* (1989) adaptações fisiológicas e morfológicas podem ocorrer nos organismos em resposta a características mecânicas, energéticas e tróficas dos rios que experimentam mudanças cíclicas no nível da água. Isso pode ter influência nas características das espécies, especialmente as reprodutivas (BARBIERI *et al.*, 2000), que tiveram coeficiente de variação mais alto com frequência nos ambientes lênticos. Uma boa parte das espécies de peixes de água doce estabelecem seus períodos reprodutivos durante o período de cheia, quando há maior disponibilidade de abrigos nas margens. Em um ambiente natural, os períodos de seca e cheia costumam ser bem demarcados. Nos reservatórios, no entanto, o nível hidrológico é controlado artificialmente e não necessariamente obedece ao ciclo natural. Esse fato compromete a sazonalidade dos períodos de seca e cheia, comprometendo o “gatilho” para a reprodução de algumas espécies de peixes (VAZZOLER, 1996; NASCIMENTO & NAKATANI, 2006).

De acordo com as Análises de Covariância realizadas para tirar o efeito do comprimento, as características abertura da boca, altura do corpo, largura do corpo e comprimento do intestino foram as características mais frequentemente diferenciadas significativamente entre os ambientes lênticos e lóticos. As características morfológicas de um determinado grupo de organismos estão diretamente ligadas à sua adaptação e às condições ambientais em que estes se encontram (FERREIRA FILHO *et al.*, 2014). As

características abertura da boca e comprimento do intestino tem suas interpretações ecológicas ligadas às táticas alimentares (WOOTTON, 1990; VILLÉGER *et al.*, 2010; PEASE *et al.*, 2012) e ambas foram frequentemente maiores nos ambientes lânticos. O fato de essas características serem afetadas pelo tipo de ambiente pode ser reflexo de mudanças na alimentação que podem ocorrer com a alteração de ambientes lóticos em lânticos. De acordo com BAXTER (1977) as mudanças sofridas na transformação de um ambiente para outro são tão grandes que equivalem a criação de um novo ecossistema. Os recursos alimentares também são afetados por estas alterações. Inúmeros táxons sofrem alterações em suas abundâncias (p.e., algas, vegetais superiores, zooplâncton, zoobentos e os próprios peixes) e conseqüentemente a disponibilidade para seus consumidores também é afetada (HAHN & FUGI, 2007). Muitos estudos demonstram que a alimentação das espécies é afetada por essas mudanças (DURÃES *et al.*, 2001; CASSEMIRO *et al.*, 2002; BALASSA *et al.*, 2004; LUZ-AGOSTINHO *et al.*, 2006; HAHN & FUGI, 2007; NOVAKOWSKI *et al.*, 2007; DELARIVA *et al.*, 2013; PEREIRA *et al.*, 2016). De acordo com ZAVALA-CAMIN (1996), MAGNHAGEN & HEIBO (2001) e FERREIRA FILHO *et al.* (2014), o tamanho do item alimentar e a abertura da boca do consumidor tem relação direta e são eles que determinam se um peixe com abertura de boca limitada pode ingerir determinado recurso. A disponibilidade de recursos pode, portanto, selecionar organismos com um determinado padrão de características ligadas à sua aquisição e digestão, como por exemplo abertura da boca e comprimento do intestino. As características altura e largura do corpo tem sua interpretação ecológica ligadas à locomoção e uso do habitat (VILLÉGER *et al.*, 2010; PEASE *et al.*, 2012) e foram frequentemente maiores nos ambientes lânticos. Esses achados corroboram estudos que associaram as características morfológicas dos peixes com o ambiente e encontraram peixes com o corpo mais alto em ambientes lânticos (GATZ, 1979a; HAAS *et al.*, 2010; FRANSSEN, 2011; SANTOS & ARAÚJO, 2015). De acordo com GATZ (1979b, apud SANTOS, 2012), a altura do corpo pode ser interpretada como um atributo inversamente relacionado com ambientes de hidrodinamismo elevado e diretamente associado com a capacidade de desenvolver deslocamentos verticais. Largura do corpo maior nos ambientes lânticos, no entanto, contraria o estudo de WATSON & BALON (1984) que relaciona peixes com o corpo comprimido lateralmente a esses ambientes.

Tanto para os ambientes lóticos, como para os ambientes lânticos, as características abertura da boca, altura da nadadeira peitoral, comprimento do intestino, diâmetro do

ovócito, número de ovócitos e índice gonadossomático tiveram maior variação à nível intraespecífico, enquanto as características diâmetro do olho, comprimento da nadadeira pélvica e comprimento da nadadeira dorsal variaram mais à nível interespecífico. A variabilidade interespecífica das características pode refletir adaptações das espécies a diferentes condições ecológicas e/ou diferentes vias filogenéticas (BLANCK & LAMOUREUX, 2007). As características que variaram mais à nível intraespecífico tem suas interpretações ecológicas ligadas principalmente à alimentação e história de vida das espécies, e por isso a explicação para essa variação pode estar ligada mais às condições ambientais do que às variações genótípicas (BLANCK & LAMOUREUX, 2007).

As características diâmetro do olho, altura do olho, largura do corpo, comprimento da nadadeira peitoral, altura e comprimento da nadadeira pélvica, altura e comprimento da nadadeira caudal, altura e comprimento da nadadeira dorsal, altura da nadadeira anal e comprimento dos rastros branquiais apresentaram baixa variação intraespecífica relativa (VIR) (Tabela 15) e por isso são melhores para ser associados com as características ambientais (BLANCK & LAMOUREUX, 2007). Traços que tem uma maior variação intraespecífica, no entanto, podem ser interessantes para estudos de nível populacional (BLANCK & LAMOUREUX, 2007), mas devem ser escolhidos e analisados com cuidado em estudos que visem relacionar as características ambientais com as características funcionais das espécies ou que tenham como objetivo final a quantificação da diversidade funcional, uma vez que podem implicar em uma interpretação errônea dos resultados caso não sejam levados em consideração cuidadosamente (BOLNICK *et al.*, 2003; VELLEND & GEBER, 2005; DIAZ *et al.*, 2007; SIEFERT *et al.*, 2015).

## 5. CONCLUSÕES

Quando consideramos cada espécie separadamente, observamos que três (*H. littorale*, *H. malabaricus* e *L. copelandii*) e duas (*G. carapo* e *P. maculatus*) das espécies estudadas, tiveram maior variação das suas características em ambientes lênticos e lóticos, respectivamente. A espécie *O. hepsetus* teve metade das características medidas variando mais nos ambientes lóticos, enquanto a outra metade variou mais nos ambientes lênticos. Esse resultado contraria nossa hipótese inicial de que as características das espécies teriam maior variação sempre nos ambientes lóticos.

De acordo com as Análises de Covariância realizadas para tirar o efeito do comprimento, as características abertura da boca, altura do corpo, largura do corpo e comprimento do intestino foram as características que com maior frequência foram diferenciadas significativamente entre os ambientes lênticos e lóticos, sendo frequentemente maiores nos ambientes lênticos. O fato de essas características serem afetadas pelo tipo de ambiente pode ser reflexo de mudanças na alimentação, locomoção e uso do habitat provocadas pela modificação de ambientes lóticos em lênticos.

Tanto para os ambientes lóticos, como para os ambientes lênticos, as características abertura da boca, altura da nadadeira peitoral, comprimento do intestino, diâmetro do ovócito, número de ovócitos e índice gonadosomático tiveram maior variação à nível intraespecífico; enquanto as características diâmetro do olho, comprimento da nadadeira pélvica e comprimento da nadadeira dorsal variaram mais à nível interespecífico.

As características, diâmetro do olho, altura do olho, largura do corpo, comprimento da nadadeira peitoral, altura e comprimento da nadadeira pélvica, altura e comprimento da nadadeira caudal, altura e comprimento da nadadeira dorsal, altura da nadadeira anal e comprimento dos rastros branquiais apresentaram baixa variação intraespecífica relativa em ambos os tipos de ambientes e por isso são melhores para ser associados com as características ambientais.

## 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AFONSO, E.G. Respiratory characteristics of *Hoplosternum littorale* (Siluriformes, Callichthyidae). **Acta Amazonica**, v. 31, n. 2, p. 249–262. 2001.

AGOSTINHO, A.A. Manejo de recursos pesqueiros em reservatórios. In: AGOSTINHO, A.A.; BENEDITO-CECÍLIO, E. (Eds.). **Situação Atual e Perspectivas da Ictiologia no Brasil** (IX Encontro Brasileiro de Ictiologia). Maringá: EDUEM, 1992. 127p.

AGOSTINHO, A.A.; GOMES, L.C.; SUZUKI, H.I.; JÚLIO Jr., H.F. Migratory fishes of the upper Paraná river basin, Brazil. In: CAROLSFELD, J.; HARVEY, B.; BAER, A.; ROSS, C. (Eds.) **Migratory fishes of South America: Biology, social importance and**

**conservation status.** World Fisheries Trust. p. 19–99. 2003.

AGOSTINHO, A.A.; PELICICE F.M.; GOMES, L.C. Dams and the fish fauna of the Neotropical region: impacts and management related to diversity and fisheries. **Brazilian Journal of Biology**, v. 68, p. 1119–1132. 2008.

AGUIRRE, W.E.; SHERVETTE, V.R.; NAVARRETE, R.; CALLE, P.; AGORASTOS, S. Morphological and genetic divergence of *Hoplias microlepis* (Characiformes: Erythrinidae) in rivers and artificial impoundments of Western Ecuador. **Copeia**, v. 2013, n. 2, p. 312–323. 2013.

ARAÚJO, F.G.; ANDRADE, C.C.; SANTOS, R.N.; SANTOS, A.F.G.N; SANTOS, L.N. Spatial and seasonal changes in the diet of *Oligosarcus hepsetus* (Characiformes, Characidae) in a Brazilian Reservoir. **Brazilian Journal of Biology**, v. 65, n. 1, p. 1–8. 2005.

ARAÚJO, F.G.; GOMES, I.D.; NASCIMENTO, A.A.; SALES, A. Gonadal development of the Piau *Leporinus copelandii* (Characiformes, Anostomidae) in a tropical river in South-eastern Brazil. **Anatomia, Histologia, Embryologia**, v. 44, n. 4, p. 269–74. 2015.

ARAÚJO-LIMA, C.A.R.M.; AGOSTINHO, A.A.; FABRÉ, N.N. Trophic aspects of fish communities in brazilian rivers and reservoirs. *In*: TUNDISI, J.G.; BICUDO, C.E.M; MATSUMURA-TUNDISI, T. (Eds.). **Limnology in Brazil**. Rio de Janeiro: ABC/SBL, 1995. p. 105–136.

BALASSA, C.C.; FUGI, R.; HAHN, N.S.; GALINA, A.B. Dieta de espécies de Anostomidae (Teleostei, Characiformes) na área de influência do reservatório de Manso, Mato Grosso, Brasil. **Iheringia Série Zoologia**, v. 94, n. 1, p.77–82. 2004.

BARBIERI, M.C.; BARBIERI, G. Reprodução de *Gymnotus carapo* (Linnaeus, 1758), na Represa do Lobo (SP). Morfologia e histologia de ovário. Variação sazonal. (Teleostei, Gymnotidae). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 45, p. 3–12. 1985.

BARBIERI, G. Dinâmica da reprodução e crescimento de *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) (Osteichthyes, Erythrinidae) da Represa do Monjolinho, São Carlos/SP. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 6, n. 2, p. 225–233. 1989.

BARBIERI, G.; SALLES, F.A.; CESTAROLLI, M.A. Influência de fatores abióticos na reprodução do dourado, *Salminus maxillosus* e do curimatá, *Prochilodus lineatus* dorio Mogi Guaçu (Cachoeira de Emas, Pirassununga/SP). **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 12, p. 85–91. 2000.

BAXTER, R.M. Environmental Effects of Dams and Impoundments. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 8, p. 255–283. 1977.

BAZZAZ, F.A. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. **Ecology**, v. 56, n. 2, p. 48–488. 1975.

BELLWOOD, D.R.; WAINWRIGHT, P.C.; FULTON, C.J.; HOEY, A. Assembly rules and functional groups at global biogeographical scales. **Functional Ecology**, v. 16, n. 5, p. 557–562. 2002.

BISTONI, M.A.; HARO, J.G.; GUTIÉRREZ, M. Feeding of *Hoplias malabaricus* in the wetlands of Dulce river (Cordoba, Argentina). **Hydrobiologia**, v. 316, p. 103–107. 1995.

BLANCK, A.; LAMOUREUX, N. Large-scale intraspecific variation in life-history traits of European freshwater fish. **Journal of Biogeography**, v. 34, p. 862–875. 2007.

BOLNICK, D.I.; SVANBÄCK, R.; FORDYCE, J.A.; YANG, L.H.; DAVIS, J.M.; HULSEY, C.D.; FORISTER, M.L. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. **The American Naturalist**, v. 161, p. 1–28. 2003.

BOLNICK, D.I.; AMARASEKARE, P.; ARAÚJO, M.S.; BÜRGER, R.; LEVINE, J.M.; NOVAK, M.; RUDOLF, V.H.W.; SCHREIBER, S.J.; URBAN, M.C.; VASSEUR, D.A. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 26, n. 4, p. 183–192. 2011.



BOTELHO, M.L.L.A.; GOMIERO, L.M.; BRAGA, F.M.S. Feeding of *Oligosarcus hepsetus* (Cuvier, 1829) (Characiformes) in the Serra do Mar State Park - Santa Virgínia Unit, São Paulo, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 67, n. 4, p. 741–748. 2007.

BRIND'AMOUR, A.; ROCHET, M.; ORDINES, F.; HOSACK, G.R.; BERTHELÉ, O.; MÉRIGOT, B.; CARBONARA, P.; FOLLESA, M.C.; JADAUD, A.; LEFKADITOU, E.; MAIORANO, P.; PERISTERAKI, P.; MANNINI, A.; RABILLER, M.; SPEDICATO, M.T.; TSERPES, G.; TRENKEL, V.M. Environmental drivers explain regional variation of changes in fish and invertebrate functional groups across the Mediterranean Sea from 1994 to 2012. **Marine Ecology Progress Series**, v. 562, n. 19, p. 19–35. 2016.

CAMILO, G.S.; TERRA, B.F.; ARAÚJO, F.G. Using the relationship between taxonomic and functional diversity to assess functional redundancy in streams of an altered tropical watershed. **Environmental Biology of Fishes**, v. Jul 2018, p. 1–11. 2018.

CARAMASCHI, E.P.; GODINHO H.M.; FORESTI, F. Reprodução de *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) (Teleostei, Erythrinidae) na Represa do rio Pardo (Botucatu, SP). I. Histologia e escala de maturação do ovário. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 42, n. 3, p. 635–640. 1982.

CARVALHO, C.E.V.; TORRES, J.P.M. The ecohydrology of the Paraíba do Sul river, Southeast Brazil. In: MCCLAIN, M.E. (Ed.) **The ecohydrology of South American rivers and wetlands**. Venice, Italy, pp 179–191. 2002.

CARVALHO, L.N.; FERNANDES, C.H.V.; MOREIRA, V.S.S. Alimentação de *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) (Osteichthyes, Erythrinidae) no rio Vermelho, Pantanal Sul Mato-Grossense. **Revista Brasileira de Zociências**, v. 4, n. 2, p. 227–236. 2002.

CARVALHO, R. A.; TEJERINO-GARRO, F. L. Relationships between taxonomic and functional components of diversity: implications for conservation of tropical freshwater fishes. **Freshwater Biology**, v. 60, p. 1854–1862. 2015.

CASSEMIRO, F.A.S.; HAHN, N.S.; FUGI, R. Avaliação da dieta de *Astyanax altiparanae* Garutti & Britski, 2000 (Osteichthyes, Tetragonopterinae) antes e após a formação do reservatório de Salto Caxias, Estado do Paraná, Brasil. **Acta Scientiarum**, v. 24, n. 2, p. 419–425. 2002.

CHENG, L.; BLANCHET, S.; LOOT, G.; VILLÉGER, S.; ZHANG, T.; LEK, S.; LEK-ANG, S.; LI, Z. Temporal changes in the taxonomic and functional diversity of fish communities in shallow Chinese lakes: the effects of river–lake connections and aquaculture. **Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems**, v. 24, p. 23–34, 2014.

CILLEROS, K.; ALLARD, L.; GRENOUILLET, G.; BROSSE, S. Taxonomic and functional diversity patterns reveal different processes shaping European and Amazonian stream fish assemblages. **Journal of Biogeography**, v. 43, n. 9, p. 1832–1843. 2016.

CLARKE, K. R.; GORLEY, R. N. 2006. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMERE, Plymouth.

CORDOVA-TAPIA, F.; ZAMBRANO, L. Fish functional groups in a tropical wetland of the Yucatan Peninsula, Mexico. **Neotropical Ichthyology**, v. 14, n. 2, e150162. 2016.

CRAMPTON, W.G.R.; HOPKINS, C.D. Nesting and paternal care in the weakly electric fish, *Gymnotus* (Gymnotiformes: Gymnotidae) with descriptions of larval and adult electric organ discharges of two species. **Copeia**, v. 2005, n. 1, p. 48–60. 2005.

CURETON II, J.C., BROUGHTON, R.E. Rapid morphological divergence of a stream fish in response to changes in water flow. **Biology Letters**, v. 10, p. 1–4. 2014.

DELARIVA, R.S.; HAHN, N.S.; KASHIWAQUI, E.A.L. Diet and trophic structure of the fish fauna in a subtropical ecosystem: impoundment effects. **Neotropical Ichthyology**, v. 11, n. 4, p. 891–904. 2013.

DIAZ, S.; LAVOREL, S.; CHAPINIII, F.S.; TECCO, P.A.; GURVICH, D.E.; GRIGULIS, K. (2007) Functional diversity – at the crossroads between ecosystem

functioning and environmental filters. *In: Terrestrial Ecosystems in a Changing World* (CANADELL, J. *et al.*, Eds.), p. 81–91, The IGBP Series, Springer-Verlag.

DUMAY, O.; TARI P.S.; TOMASINI, J.A.; MOUILLOT, D. Functional groups of lagoon fish species in Languedoc Roussillon, southern France. **Journal of Fish Biology**, v. 64, n. 4, p. 970–983.

DURÃES, R.; POMPEU, P.S.; GODINHO, A.L. Alimentação de quatro espécies de *Leporinus* (Characiformes, Anostomidae) durante a formação de um reservatório no Sudeste do Brasil. **Iheringia Série Zoologia**, v. 90, p. 183–191. 2001.

FERREIRA FILHO, V.P.; GUERRA, T.P.; LIMA, M.C.S.; TEIXEIRA, D.F.; COSTA, R.R.; ARAÚJO, I.M.S.; EL-DEIR, A.C.A.; MOURA, G.J. Ecomorphological patterns with diet of *Plagioscion squamosissimus* (Perciformes, Scianidae) in permanent reservoir in northeastern Brazil. **Iheringia Série Zoologia**, v. 104, n. 2, p. 134–142. 2014.

FRANSSSEN, N.R. Anthropogenic habitat alteration induces rapid morphological divergence in a native stream fish. **Evolutionary Applications**, v. 4, p. 791–804. 2011.

FRIMPONG, E.A.; ANGERMEIER, P.L. Trait-based approaches in the analysis of stream fish communities. **American Fisheries Society Symposium**, v. 73, p. 109–136. 2010.

FUKUSHIMA, M.; KAMEYAMA, S.; KANEKO, M.; NAKAO, K.; STEEL, E.A. Modelling the effects of dams on freshwater fish distributions in Hokkaido, Japan. **Freshwater Biology**, v. 52, p. 1511–1524. 2007.

GATZ Jr, A.J. Community organization in fishes as indicated by morphological features. **Ecology**, v. 60, n. 4, p. 711–718. 1979a.

GATZ Jr, A.J. Ecological morphology of freshwater stream fishes. **Tulane Studies in Zoology and Botany**, v. 21, p. 91–124. 1979b.

GIDO, K.B.; MATTHEWS, W.J. Dynamics of the offshore fish assemblage in a southwestern reservoir (Lake Texoma, Oklahoma-Texas). **Copeia**, v. 2000, p. 917–930. 2000.

GODINHO, H.M.; BASILE-MARTINS, M.A.; FENERICH, N.A.; NARAHARA, M. Y. Fecundidade e tipo de desova do mandí, *Pimelodus maculatus* Lacépède, 1803 (Pisces, Siluroidei). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 37, p. 737–744. 1977.

GOMIERO, L.M.; GARUANA, L.; BRAGA, F.M.S. Reproduction of *Oligosarcus hepsetus* (Cuvier, 1829) (Characiformes) in the Serra do Mar State Park, São Paulo, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 68, n. 1, p. 187–192. 2008.

HAAS, T.C.; BLUM, M.J.; HEINS, D.C. Morphological responses of a stream fish to water impoundment. **Biology Letters**, v. 6, p. 803–806. 2010.

HAHN, N.S.; ALMEIDA, V.L.L.; LUZ, K.D.G. Alimentação e ciclo alimentar diário de *Hoplosternum littorale* (Hancock) (Siluriformes, Callichthyidae) nas lagoas Guaraná e Patos da Planície do Alto Rio Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 14, n. 1, p. 57–64. 1997.

HAHN, N.S.; FUGI, R. A alimentação de peixes em reservatórios brasileiros: alterações e consequências nos estágios iniciais do represamento. *Oecologia Brasiliensis*, v. 11, n. 4, p. 469–480. 2007.

HERBERT, M.E.; GELWICK, F.P. Spatial variation of headwater fish assemblages explained by hydrologic variability and upstream effects of impoundment. **Copeia**, v. 2003, p. 273–284. 2003.

HIRT, L.M.; FLORES, S.A.; ARAYA, P.R. Reproduction and growth of *Pimelodus clarias maculatus* (Lac.1803) Pimelodidae, Pisces, in the Upper Paraná River, Argentina: Reservoir effect. **Acta Limnologica Brasiliensis**, v. 17, n. 3, p. 301–315. 2005.

HOEINGHAUS, D.J.; WINEMILLER, K.O.; BIRNBAUM, J.S. (2007) Local and regional determinants of stream fish assemblage structure: inferences based on taxonomic vs. functional groups. **Journal of Biogeography**, v. 34, n. 2, p. 324–338. 2007.

HOLMQUIST, J.G; SCHMIDT-GENGENBACH, J.M.; YOSHIOKA, B.B. High dams and marine-freshwater linkages: effects on native and introduced fauna in the Caribbean. **Conservation Biology**, v. 12, p. 621–630. 1998.

HERSHKOVITZ, Y.; DAHM, V.; LORENZ, A. W.; HERING, D. A multi-trait approach for the identification and protection of European freshwater species that are potentially vulnerable to the impacts of climate change. **Ecological Indicators**, v. 50, p. 150–160. 2015.

JACQUET, C.; MOUILLOT, D.; KULBICKI, M.; GRAVEL, D. Extensions of Island Biogeography Theory predict the scaling of functional trait composition with habitat area and isolation. **Ecology Letters**, v. 20, p. 135–146. 2017.

JOY, M.K.; DEATH, R.G. Control of freshwater fish and crayfish community structure in Taranaki, New Zealand: dams, diadromy or habitat structure? **Freshwater Biology**, v. 46, p. 417–429. 2001.

JUNK, W.J.; BAYLEY, P.B.; SPARKS, R.E. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *In*: DODGE, D.P. (Ed.). Proceedings of the International Large Rivers Symposium (LARS). **Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 106, p. 110–127. 1989.

KECK, B.P.; MARION, Z.H.; MARTIN, D.J.; KAUFMAN, J.C.; HARDEN, C.P.; SCHWARTZ, J.S.; STRANGE, R.J. Fish functional traits correlated with environmental variables in a temperate biodiversity hotspot. **PLoS ONE**, v. 9, n. 3, e93237. 2014.

LANGERHANS, R.B. Predictability of phenotypic differentiation across flow regimes in fishes. **Integrative and Comparative Biology**, v. 48, p. 750–768. 2008.

LIMA Jr., D.P.L.; LATINI, A.O. Facilitation underpinning the success of the nonnative

catfish *Hoplosternum littorale* (Callichthyidae) in lakes of the Middle Doce River Basin, southeastern Brazil. **International Journal of Biodiversity**, v. 12, n. 1, p. 27–38. 2016.

LOLIS, A.A.; ANDRIAN, I.F. Alimentação de *Pimelodus maculatus* Lacépède 1803 (Siluriformes, Pimelodidae), na planície de inundação do alto Rio Paraná, Brasil. **Boletim do Instituto de Pesca**, v. 23, p. 187–202. 1996.

LOPES, C.A.; BENEDITO-CECILIO, E.; AGOSTINHO, A.A. A estratégia reprodutiva de *Leporinus friderici* (Characiformes, Anostomidae) no rio Paraná. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 60, p. 255–266. 2000.

LOUREIRO, V.E.; HAHN, N.S. Dieta e atividade alimentar da traíra, *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) (Osteichthyes, Erythrinidae), nos primeiros anos de formação do Reservatório de Segredo – PR. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 8, p. 195–205. 1996.

LUIZ, E.A.; AGOSTINHO, A.A.; GOMES, L.C.; HAHN, N.S. Ecologia trófica de peixes em dois riachos da bacia do Rio Paraná. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 58, n. 2, p. 273–285. 1998.

LUZ-AGOSTINHO, K.D.G.; BINI, L.M.; FUGI, R.; AGOSTINHO, A.A.; JÚLIO Jr., H.F. Food spectrum and trophic structure of the ichthyofauna of Corumbá reservoir, Paraná river Basin, Brazil. **Neotropical Ichthyology**, v. 4, n.1, p. 61–68. 2006.

MACARTHUR, R.H.; MACARTHUR, J.W. On bird species diversity. **Ecology**, v. 42, n. 3, p. 594–598. 1961.

MACARTHUR, R.H.; WILSON, E.O. An Equilibrium Theory of Insular Zoogeography. **Evolution**, v. 17, p. 373–387. 1963.

MAGNHAGEN, C.; HEIBO, E. Gape size allometry in pike reflects variation between lakes in prey availability and relative body depth. **Functional Ecology**, v. 15, p. 754–762. 2001.

- MANNA, L.R.; VILLÉGER, S.; REZENDE, C.F.; MAZZONI, R. High intraspecific variability in morphology and diet in tropical stream fish communities. *Ecology of Freshwater Fish*, v. 2018, p. 1–12. 2018.
- MARENCO, J.A.; ALVES, L.M. Tendências hidrológicas da bacia do Rio Paraíba do Sul. **Revista Brasileira de Meteorologia**, v. 20, n. 2, p. 215–226. 2005.
- MARTINEZ, P.J.; CHART, T.E.; TRAMMELL, M.A.; WULLSCHLEGEL, J.G.; BERGERSEN, E.P. Fish species composition before and after construction of a main stem reservoir on the White River, Colorado. **Environmental Biology of Fishes**, 40: 227–239. 1994.
- MCGUIGAN, K.; FRANKLIN, C.E.; MORITZ, C.; BLOWS, M.W. Adaptation of rainbow fish to lake and stream habitats. **Evolution**, v. 57, n. 1, p. 104–118. 2005.
- MELO, C.R.; ROPKE, C.P. Alimentação e distribuição de piaus (Pisces, Anostomidae) na Planície do Bananal, Mato Grosso, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 21, n. 1, p. 51–56. 2004.
- MESCHIATTI, A.J. Alimentação das comunidades de peixes de uma lagoa marginal do Rio Mogi-Guaçu, SP. **Acta Limnologica Brasiliensis**, v. 3, p. 115–137. 1995.
- MESSIER, J.; MCGILL, B.J.; LECHOWICZ, M.J. How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. **Ecology Letters**, v. 13, p. 838–848. 2010.
- MIYAZONO, S.; AYCOCK, J.N.; MIRANDA, L.E.; TIETJEN, T.E. Assemblage patterns of fish functional groups relative to habitat connectivity and conditions in floodplain lakes. **Ecology of Freshwater Fish**, v. 19, n. 4, p. 578–585. 2010.
- 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**. Maringá: EDUEM. 2001. 349p.

NASCIMENTO, F.L.; NAKATANI, K. Relações entre fatores ambientais e a distribuição de ovos e larvas de peixes na sub-bacia do rio Ivinhema, Estado de Mato Grosso Sul, Brasil. **Acta Scientiarum Biological Sciences**, v. 28, n. 2, p. 117–122. 2006.

NOMURA, H. **Biologia da piava, *Leporinus copelandii* Steindachner, 1875, do Rio Mogi Guacu, Estado de São Paulo**. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) - Universidade Estadual de Campinas, São Paulo. 1970. 80 p.

NOVAKOWSKI, G.C.; HAHN, N.S.; FUGI, R. Alimentação de peixes piscívoros antes e após a formação do reservatório de Salto Caxias, Paraná, Brasil. **Biota Neotropica**, v. 7, n. 2, p. 149–154. 2007.

PAKEMAN, R.J.; KARLEY, A.J.; NEWTON, A.C.; MORCILLO, L.; BROOKER, R.W.; SCHÖB, C. A trait-based approach to crop–weed interactions. **European Journal Agronomy**, v. 70, p. 22–32. 2015.

PANGJANDA, S.; PRAMUAL, P. Trait-based and phylogenetic community ecology of black flies (Diptera: Simuliidae) in tropical streams of Thailand. **Hydrobiologia**, v. 763, p. 345–356. 2016.

PEASE, A.A.; GONZÁLEZ-DÍAZ, A.A.; RODILES-HERNÁNDEZ, R.; WINEMILLER, K.O. Functional diversity and trait–environment relationships of stream fish assemblages in a large tropical catchment. **Freshwater Biology**, v. 57, p. 1060–1075. 2012.

PELICICE, F.M.; AGOSTINHO, A.A. Fish fauna destruction after the introduction of a non-native predator (*Cichla kelberi*) in a Neotropical reservoir. **Biological Invasions**, v. 11, p. 1789–1801. 2009.

PEREIRA, M.C.; ANDRADE, D.R.; COSTA, A.P.R.; VIDAL Jr., M.V.; YASUI, G.S. Índices de alimentação e ciclo reprodutivo em machos de piau-vermelho *Leporinus copelandii* (Steindachner, 1875) na bacia do baixo rio Paraíba do Sul. **Ciência Animal Brasileira**, v. 8, n. 4, p. 599–607. 2007.



PEREIRA, L.C.; AGOSTINHO, A.A.; DELARIVA, R.L. Effects of river damming in Neotropical piscivorous and omnivorous fish: feeding, body condition and abundances. **Neotropical Ichthyology**, v. 14, n. 1, e150044. 2016.

PIANKA, E.R. On 'r' and 'K' selection. **The American Naturalist**, v. 104, p. 592–597. 1970.

POMPEU, P.S.; GODINHO, A.L. Mudança na dieta da traíra *Hoplias malabaricus* (Bloch) (Erythrinidae, Characiformes) em lagoas da bacia do rio Doce devido à introdução de peixes piscívoros. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 18, n. 4, p. 1219–1225. 2001.

PRADO, C.P.A.; GOMIERO, L.M.; FROEHLICH, O. Spawning and parental care in *Hoplias malabaricus* (Teleostei, Characiformes, Erythrinidae) in the Southern Pantanal, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 66, n. 2, p. 697–702. 2006.

REECHT, Y.; ROCHET, M.J.; TRENKEL, V.M.; JENNINGS, S.; PINNEGAR, J.K. Use of morphological characteristics to define functional groups of predatory fishes in the Celtic Sea. **Journal of Fish Biology**, v. 83, n. 2, p. 355–377.

RESENDE, E.K. Trophic structure of fish assemblages in the lower Miranda river, Pantanal, Mato Grosso do Sul State, Brazil. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 60, p. 389–403. 2000.

RIBEIRO, A.S.; MOREIRA, R.G. Fatores ambientais e reprodução dos peixes. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 8, p. 58–61. 2012.

RONDINELLI, G.; GOMIERO, L.M.; CARMASSI, A.L.; BRAGA, F.M.S. Diet of fishes in Passa Cinco stream, Corumbataí River sub-basin, São Paulo state, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 71, n. 1, p. 157–167. 2011.

ROSCOE, D.W.; HINCH, S.G. Effectiveness monitoring of fish passage facilities: historical trends, geographic patterns and future directions. **Fish and Fisheries**, v. 11, p. 12–33. 2010.

SABINO, J.; ZUANON, J. A stream fish assemblage in central Amazonia: distribution, activity patterns and feeding behavior. **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, v. 8, n. 3, p. 201–210. 1998.

SANTOS, A.B.I. **Resposta morfológica de uma espécie de peixe tropical aos represamentos do Rio Paraíba do Sul, RJ**. Dissertação (Mestrado em Ciências Ambientais e Florestais) – Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. 2012. 36 p.

SANTOS, A.B.I.; ARAÚJO, F.G. Evidence of morphological differences between *Astyanax bimaculatus* (Actinopterygii: Characidae) from reaches above and below dams on a tropical river. **Environmental Biology of Fishes**, v. 98, p. 183–191. 2015.

SÁ-OLIVEIRA, J.C.; CHELLAPPA, S. Fecundidade e tipo de desova do tamuatá, *Hoplosternum littorale* Hancock (Osteichthyes, Siluriformes) no Rio Curiaú, Macapá, Amapá. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 19, n. 4, p. 1053–1056. 2002.

SANTOS, R.N.; ANDRADE, C.C.; SANTOS, A.F.G.N.; SANTOS, L.N.; ARAÚJO, F.G. Hystological analysis of ovarian development of the Characiform *Oligosarcus hepsetus* (Cuvier, 1829) in a brazilian reservoir. **Brazilian Journal of Biology**, v. 65, n. 1, p. 169–177. 2005.

SCARABOTTI, P.A.; LÓPEZ, J.A.; POUILLY, M. Flood pulse and the dynamics of fish assemblage structure from neotropical floodplain lakes. **Ecology of Freshwater Fish**, v. 20, p. 605–618. 2011.

SEMADS (Secretaria de Estado de Meio Ambiente e Desenvolvimento Sustentável). **Bacias Hidrográficas e Recursos Hídricos da Macrorregião Ambiental 2: Bacia da Baía de Sepetiba**. Rio de Janeiro, Brasil: SEMADS. 2001. 79 p.

SIDES, C.B.; ENQUIST, B.J.; EBERSOLE, J.J.; SMITH, M.N.; HENDERSON, A.N.; SLOAT, L.L. Revisiting Darwin's hypothesis: does greater intraspecific variability

increase species' ecological breadth? **American Journal of Botany**, v. 101, n. 1, p. 56–62. 2014.

SIEFERT, A.; VIOLLE, C.; CHALMANDRIER, L.; ALBERT, C.H.; TAUDIERE, A.; FAJARDO, A.; AARSSSEN, L.W.; BARALOTO, C.; CARLUCCI, M.B.; CIANCIARUSO, M.V.; DANTAS, V.L.; BELLO, F.; DUARTE, L.D.S.; FONSECA, C. R.; FRESCHET, G.T.; GAUCHERAND, S.; GROSS, N.; HIKOSAKA, K.; JACKSON, B.; JUNG, V.; KAMIYAMA, C.; KATABUCHI, M.; KEMBEL, S.W.; KICHENIN, E.; KRAFT, N.J.B.; LAGERSTRÖM, A.; BAGOUSSE-PINGUET, Y.; LI, Y.; MASON, N.; MESSIER, J.; NAKASHIZUKA, T.; OVERTON, J.; PELTZER, D.A.; PÉREZ-RAMOS, I.M.; PILLAR, V.D.; PRENTICE, H.C.; RICHARDSON, S.; SASAKI, T.; SCHAMP, B.S.; SCHÖB, C.; SHIPLEY, B.; SUNDQVIST, M.; SYKES, M.T.; VANDEWALLE, M.; WARDLE, D.A. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. **Ecology Letters**, v. 18, p. 1406–1419. 2015.

SILVA, E.L.; FUGI, R.; HAHN, N.S. Variações temporais e ontogenéticas na dieta de um peixe onívoro em ambiente impactado (reservatório) e em ambiente natural (baía) da bacia do rio Cuiabá. **Acta Scientiarum - Biological Science**, v. 29, n. 4, p. 387–394. 2007.

STEARNS, S.C. Trade-offs in life-history evolution. **Functional Ecology**, v. 3, p. 259–268. 1989.

TAVARES, E.F.; GODINHO H.P. Ciclo reprodutivo do piau-gordura (*Leporinus piau* Fowler, 1941) da represa de Três Marias, no Rio São Francisco. **Revista Ceres**, v. 41, p. 28–35. 1994.

TERESA, F.B.; CASATTI, L. Influence of forest cover and mesohabitat types on functional and taxonomic diversity of fish communities in Neotropical lowland streams. **Ecology of Freshwater Fish**, v. 21, p. 433–442. 2012.

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

VELLEND, M.; GEBER, M.A. Connections between species diversity and genetic diversity. **Ecology Letters**, v. 8, p. 767–781. 2005.

VILLÉGER, S.; MIRANDA, J.R.; HERNÁNDEZ, D.F.; MOUILLOT, D. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. **Ecological Applications**, v. 20, p. 1512–1522. 2010.

VIOLLE, C.; ENQUIST, B.J.; MCGILL, B.J.; JIANG, L.; ALBERT, C.H.; HULSHOF, C.; JUNG, V.; MESSIER, J. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 27, p. 244–252. 2012.

VITULE, J.R.S.; FREITAS, M.O.; RIBEIRO, V.M.; BORNATOWSKI, H. First records of Sigmodontinae (Mammalia) predation by *Oligosarcus hepsetus* (Cuvier, 1829) (Characiformes, Characidae) in Atlantic Rain Forest rivers of southern Brazil. **Pan-American Journal of Aquatic Sciences**, v. 10, n. 4, p. 328–331. 2015.

WARD, J.V.; STANFORD, J.A. The serial discontinuity concept of lotic ecosystems. *In*: Fontaine, T.D.; Bartell, S.M. (Eds.). **Dynamics of lotic ecosystems**. Ann Arbor, Michigan: Ann Arbor Science Publishers, p. 29–42. 1983.

WATSON, D.J.; BALON, E.K. 1984. Ecomorphological analysis of fish taxocenes in rainforest streams of northern Borneo. **Journal of Fish Biology**, v. 25, p. 371–384. 1984.

WESTBY, G.W.M. Comparative studies of the aggressive behaviour of two gymnotid electric fish (*Gymnotus carapo* and *Hypopomus artedi*). *Animal Behaviour*, v. 23, n. 1, p. 192–213. 1975.

WHITMEE, S.; ORME, D.L. Predicting dispersal distance in mammals: a trait-based approach. **Journal of Animal Ecology**, v. 82, p. 211–221. 2013.

WILLIS, S.C.; WINEMILLER, K.O.; LOPES-FERNANDEZ, H. Habitat structural complexity and morphological diversity of fish assemblages in a neotropical floodplain river. **Oecologia**, v. 142, n. 1, p. 284–295. 2005.

WINEMILLER, K.O. Feeding and reproductive biology of the currito, *Hoplosternum littorale*, in the Venezuelan llanos with comments on the possible function of the enlarged male pectoral spines. **Environmental Biology of Fishes**, v. 20, n. 3, p. 219–227. 1987.

WOOTTON, R.J. **Ecology of teleost fishes**. London, Chapman & Hall. 440p. 1990.

WOYNAROVICH, E. The hydroelectric power plants and the fish fauna. **Verhandlungen International Verein Limnology**, v. 24, p. 2531–2536. 1991.

XIMENES, L.Q.L.; MATEUS, L.A.F.; PENHA, J.M.F. Variação temporal e espacial na composição de guildas alimentares da ictiofauna em lagoas marginais do Rio Cuiabá, Pantanal Norte. **Biota Neotropica**, v. 11, n. 1, p. 205–215. 2011.

ZAVALA-CAMIN, L.A. **Introdução aos estudos sobre alimentação natural em peixes**. Maringá, Nupelia EDUEM. 129p. 1996.