

**UFRRJ**  
**INSTITUTO DE FLORESTAS**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS**  
**AMBIENTAIS E FLORESTAIS**

**DISSERTAÇÃO**

**Resposta morfológica de uma espécie de peixe tropical aos  
represamentos do Rio Paraíba do Sul, RJ**

**Alex Braz Iacone Santos**

**2012**



**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO  
INSTITUTO DE FLORESTAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS E  
FLORESTAIS**

**RESPOSTA MORFOLÓGICA DE UMA ESPÉCIE DE PEIXE  
TROPICAL AOS REPRESAMENTOS DO RIO PARAÍBA DO SUL, RJ**

**ALEX BRAZ IACONE SANTOS**

*Sob a Orientação do Professor*  
**Francisco Gerson Araújo**

Dissertação submetida como requisito parcial para obtenção do grau de **Mestre em Ciências**, no Programa de Pós-graduação em Ciências Ambientais e Florestais, Área de Concentração em Conservação da Natureza.

Seropédica, RJ  
Maio de 2012

597.1760981

53

Santos, Alex Braz Iacone, 1988-

S237r

T

Resposta morfológica de uma espécie de peixe tropical aos represamentos do Rio Paraíba do Sul, RJ / Alex Braz Iacone Santos - 2012.

29 f.

Orientador: Francisco Gerson Araújo.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Curso de Pós-Graduação em Ciências Ambientais e Florestais.

Bibliografia: f. 20-27.

1. Peixes - Morfologia - Paraíba do Sul, Rio, Bacia - Teses. 2. Peixes - Habitat - Paraíba do Sul, Rio, Bacia - Teses. 3. Ecologia dos reservatórios - Paraíba do Sul, Rio, Bacia - Teses. I. Araújo, Francisco Gerson, 1954- II. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. Curso de Pós-Graduação em Ciências Ambientais e Florestais. III. Título.

**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO  
INSTITUTO DE FLORESTAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS E  
FLORESTAIS**

**ALEX BRAZ IACONE SANTOS**

Dissertação submetida como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre em Ciências, no Programa de Pós-graduação em Ciências Ambientais e Florestais, Área de Concentração em Conservação da Natureza.

DISSERTAÇÃO APROVADA EM:     /     / 2012

---

Francisco Gerson Araújo. Ph.D. UFRRJ  
(Orientador)

---

Jorge Luiz Silva Nunes. Dr. UFMA

---

Marcelo Rodrigues Nogueira. Dr. UFRRJ

## DEDICATÓRIA

*Aos meus pais Guara e Gleison,  
À minha avó Deja e tia Arlete,  
Ao meu irmão Allan.*

## AGRADECIMENTOS

Agradeço a todos que contribuíram para a minha formação pessoal e profissional, conduzindo-me pelo caminho correto ou indicando, mesmo que despercebidamente, por onde não trilhar.

Obrigado aos meus pais Guara e Gleison pelo apoio incondicional e carinho desmesurado. *“Eu sei que vou te amar, por toda a minha vida eu vou te amar, em cada despedida eu vou te amar, desesperadamente eu sei que vou te amar”*.

Obrigado à minha avó Djanira pelo afeto, exemplo e companhia televisiva, seja assistindo novela, futebol ou MMA. *“Se todos fossem iguais a você, que maravilha viver”*.

Obrigado ao meu irmão Allan por estar sempre disposto a contribuir, ou melhor, socorrer-me ao longo de minha ontogenia. *“Viver e não ter a vergonha de ser feliz. Cantar e cantar e cantar a beleza de ser um eterno aprendiz”*.

Obrigado à minha tia Arlete pela presença, participação e preocupação com o meu desenvolvimento pessoal e progresso profissional. *“Tô com saudade de tu [minha tia]... do teu olhar carinhoso, do teu abraço gostoso...”*.

Obrigado à minha namorada Fernandinha pelo apoio, amor, companheirismo e incentivo, mesmo nos devaneios mais insanos possíveis (fica fácil torná-los reais se você estiver ao meu lado). *“Por onde for quero ser seu par”*.

Obrigado ao meu orientador Francisco Gerson Araújo pelos ensinamentos acadêmicos e confiança. *“Nunca vi fazer tanta exigência... [do jeito que você nos faz]”*.

Obrigado aos meus amigos Albieri, Luiz e Renan pela camaradagem e vivências, desejo poder contar com vocês *ad finem*. *“Quero chorar o seu choro, quero sorrir seu sorriso, valeu por você existir amigo”*.

Obrigado aos “co-orientadores virtuais” Travis Haas e Leandro Monteiro. A participação de vocês foi fundamental para o pleno desenvolvimento deste estudo.

Obrigado aos amigos do Laboratório de Ecologia de Peixes/UFRRJ por contribuírem para um cotidiano agradável, pelas aventuras em trabalhos de campo e pelos ensinamentos.

*“Caminhando e cantando e seguindo a canção, somos todos iguais braços dados ou não”.*

## RESUMO

SANTOS, Alex Braz Iacone. **Resposta morfológica de uma espécie de peixe tropical aos represamentos do Rio Paraíba do Sul, RJ.** 2012. 35p. Dissertação (Mestrado em Ciências Ambientais e Florestais) Instituto de Florestas, Laboratório de Ecologia de Peixes, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2012.

Os impactos de barragens artificiais na estrutura da comunidade de peixes são bem reconhecidos, no entanto os efeitos de represamentos nas espécies tropicais persistentes em reservatórios são praticamente inexplorados. Este estudo investigou se represamentos afetam a morfologia corpórea de *Astyanax bimaculatus*, um pequeno caracídeo amplamente distribuído na América do Sul. Foram analisados indivíduos de dois tipos de habitats (reservatório e rio) em três barramentos ao longo do Rio Paraíba do Sul. Estes represamentos variam em relação ao grau de conexão entre os habitats: a) sem conexão; b) com escada de peixes de funcionamento temporário; c) e com conexão permanente. A hipótese testada é de que represamentos promovem diferenças entre habitats podendo resultar em divergência morfológica nos peixes que os habitam. A morfometria geométrica foi a técnica utilizada para obter as variáveis de forma e análises multivariadas empregadas para analisar as diferenças de forma. A Análise de Função Discriminante classificou 70,3% (distância de Mahalanobis = 1,06;  $P = 0,0009$ ) dos indivíduos dentro do habitat correto, confirmando a divergência intraespecífica. Segundo a Análise Multivariada de Covariância, o habitat e o local (i.e. comparação entre os pares de reservatório–rio) explicaram 23,2% e 35,7% da variância da forma, respectivamente. Além disto, não foi encontrada interação significativa entre estes dois fatores. Os indivíduos capturados em habitat de rio apresentaram corpo mais hidrodinâmico (i.e. fusiforme), base das nadadeiras dorsal e anal encurtadas, boca relativamente voltada para cima e nadadeira peitoral situada mais anteroventralmente em comparação aos de reservatório. A menor diferença morfológica entre habitats foi constatada no barramento com conexão permanente entre reservatório e rio. Concluí-se que o represamento de ambientes lóticos é um fator atuante na diversificação de formas. Os padrões morfológicos observados são consistentes com os princípios da morfologia funcional, sugerindo a divergência adaptativa. Portanto, os impactos ambientais causados por barragens também devem ser avaliados dentro do contexto da divergência morfológica, objetivando a adoção de medidas apropriadas para o propósito de manejo e conservação.

**Palavras-chave:** divergência morfológica, fragmentação, reservatórios.

## ABSTRACT

SANTOS, Alex Braz Iacone. **Morphological responses of a tropical fish species to the impoundments of Paraíba do Sul River, RJ.** 2012. 35p. Dissertation (Master Science in Environment and Forest Science) Instituto de Florestas, Laboratório de Ecologia de Peixes, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2012.

It is widely known that dams alter the fish assemblage structure, but effects of river damming on tropical native species persisting in reservoirs are largely unexplored. In this study were examined whether impoundments affect the body shape of *Astyanax bimaculatus*, a widely distributed characin fish in the South America. Individuals from three pairs of reservoir and river habitats across the Paraíba do Sul River were analyzed. These impoundments vary in relation to the degree of connection between habitats: 1) without connection; 2) with temporary fishway; 3) and with permanent connection. The raised hypothesis is that differences between habitats would result in morphological divergence in fishes that inhabit them. Geometric morphometric methods were used to obtain shape variables and multivariate analyses were performed to analyze body shape differences. The Discriminant Function Analysis classified 70.3% (Mahalanobis distance = 1.06;  $p = 0.0009$ ) of individuals into the correct habitat, confirming the intraspecific divergence. According to the Multivariate Analysis of Covariance, habitat and location (i.e. comparison among reservoir–river pairs) explained 23.2% and 35.7% of partial variance in shape, respectively. Furthermore, interaction was not observed. Individuals inhabiting rivers were streamlined (i.e. fusiform), have a shorter dorsal and anal fin base, a relative upturned mouth and a more anteroventrally pectoral fin than individuals in reservoirs. The lowest difference was found in the dam with permanent connection between habitats. Therefore, the connectivity is an important factor driving shape diversification. The observed morphological patterns are consistent with functional morphological principles suggesting adaptive divergence. Thus the environmental impacts of dams should also be evaluated within the morphological divergence context in order to take the appropriated measures for management and conservation purposes.

**Key words:** morphological divergence, fragmentation, reservoirs.

## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO</b>	<b>1</b>
1.1 <i>Astyanax bimaculatus</i> – o organismo modelo	2
1.2 Situando o cenário	3
1.3 Morfometria geométrica – uma técnica refinada	5
1.4 Divergindo habitats, divergindo formas – a ação de represamentos	6
<b>2 MATERIAL E MÉTODOS</b>	<b>7</b>
2.1 Área de Estudo	7
2.2 Amostragem	9
2.3 Análise dos Dados	10
<b>3 RESULTADOS</b>	<b>12</b>
<b>4 DISCUSSÃO</b>	<b>14</b>
<b>5 CONCLUSÃO</b>	<b>19</b>
<b>6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>	<b>20</b>
<b>7 GLOSSÁRIO</b>	<b>28</b>
<b>ANEXO – FOTOGRAFIAS DA ÁREA DE ESTUDO</b>	<b>29</b>

## 1 INTRODUÇÃO

Neste estudo foram analisadas as possíveis implicações morfológicas causadas por represamentos de rios em peixes de ambiente tropical. A espécie *Astyanax bimaculatus* foi utilizada como modelo devido à ampla distribuição no rio em investigação, à elevada abundância e à tolerância aos impactos causados por barragens. Avaliou-se a influência de três represamentos situados no Rio Paraíba do Sul sobre a morfologia da espécie. Embora seja difícil encontrar réplicas fidedignas do tipo de barramento, dada as particularidades tanto das características naturais quanto da magnitude da intervenção antrópica em cada sistema, estudos neste plano devem ser promovidos a fim de discernir efeitos causais de represamentos e propor possíveis medidas mitigatórias. Além disto, peculiaridades à parte, barragens geralmente implicam consequências ambientais que podem ser consideradas congruentes, como a criação de habitats tipicamente distintos (reservatório × rio), com diferenças em padrões de fluxo, velocidade da água, profundidade e temperatura. Logo, um conjunto de pressões seletivas deve diferir entre estes ambientes e contribuir para a divergência morfológica.

Crescentes demandas por fontes energéticas, controle de cheias e suprimento de água figuram entre as principais razões para a expansão do represamento de rios. Estima-se a existência de 700 grandes reservatórios (AGOSTINHO et al., 2007) e a construção de 71 novos empreendimentos até o ano de 2017 no Brasil (EPE, 2009). Apesar de importante para o desenvolvimento econômico e tecnológico, os represamentos também promovem alterações graves e irreversíveis no regime hidrológico dos rios, na qualidade dos habitats e na dinâmica da biota. Impactos ambientais são inerentes a qualquer represamento e amplamente discutidos na literatura científica (e.g. POFF et al., 1997; ROSENBERG et al., 2000; NILSSON et al., 2005; AGOSTINHO et al., 2007).

Prever as consequências da fragmentação em sistemas ecológicos é o maior desafio para os biólogos da conservação (TILMAN et al., 1994). Dentre as principais causas deletérias em relação à ictiofauna estão: mudanças na comunidade de peixes (POFF & HART, 2002; AGOSTINHO et al., 2008); aumento na abundância de espécies nativas generalistas (GIDO & MATTHEWS, 2000; HERBERT & GELWICK, 2003); aumento na densidade de piscívoros introduzidos (HOLMQUIST et al., 1998; PELICICE & AGOSTINHO, 2009); obstrução de rotas migratórias (JOY & DEATH, 2001; FUKUSHIMA et al., 2007; ROSCOE & HINCH, 2010); e flutuações das condições ambientais (GIDO & MATTHEWS, 2000; SCARABOTTI et al., 2011).

Segundo Cumming (2004), habitats lineares, como rios, são facilmente fragmentados e potencialmente mais vulneráveis em virtude da maneira como eles atravessam uma variedade de habitats distintos. As espécies que remanescem neste ambiente, tanto acima quanto abaixo da barragem, geralmente possuem adaptações (alimentares, reprodutivas, comportamentais, etc.) que viabilizam a colonização frente às novas condições ambientais. Além disto, o contraste espacial proporcionado pelo barramento é determinante na estruturação da comunidade. Ou seja, a maioria das espécies apresenta predileção e/ou restrição a um dos habitats. Portanto, espécies capazes de colonizar um espectro amplo de habitats (generalistas), como *Astyanax bimaculatus*, fornecem a oportunidade de investigar possíveis ajustes às diferentes pressões ambientais causadas por represamentos.

### 1.1 *Astyanax bimaculatus* – o organismo modelo

O gênero *Astyanax* Baird & Girard, 1854 inclui peixes de pequeno porte popularmente conhecidos como lambaris ou piabas, distribuídos desde o sul dos Estados Unidos até o norte da Argentina (BERTACO & LUCENA, 2006). Trata-se de um gênero *incertae sedis*, importante representante da família Characidae que habita águas continentais e possui aproximadamente 86 espécies (REIS et al., 2003).

*Astyanax bimaculatus* (Figura 1) é considerado um complexo de espécies, caracterizado por uma mancha umeral negra horizontalmente ovalada, duas barras verticais marrons na região umeral e uma mancha preta que se estende do pedúnculo caudal até a extremidade dos raios caudais medianos (GARUTTI & BRITSKI, 2000). As espécies com este padrão de coloração pertencem ao complexo de espécies denominado “*Astyanax* grupo *bimaculatus*”, constituído por diversas espécies similares e provavelmente muito próximas filogeneticamente (GARUTTI & LANGEANI, 2009). Os espécimes selecionados para o estudo exibiram caracterização morfológica e de dentição bem definida, tratando-se, portanto, de apenas uma espécie, doravante denominada *Astyanax bimaculatus*.

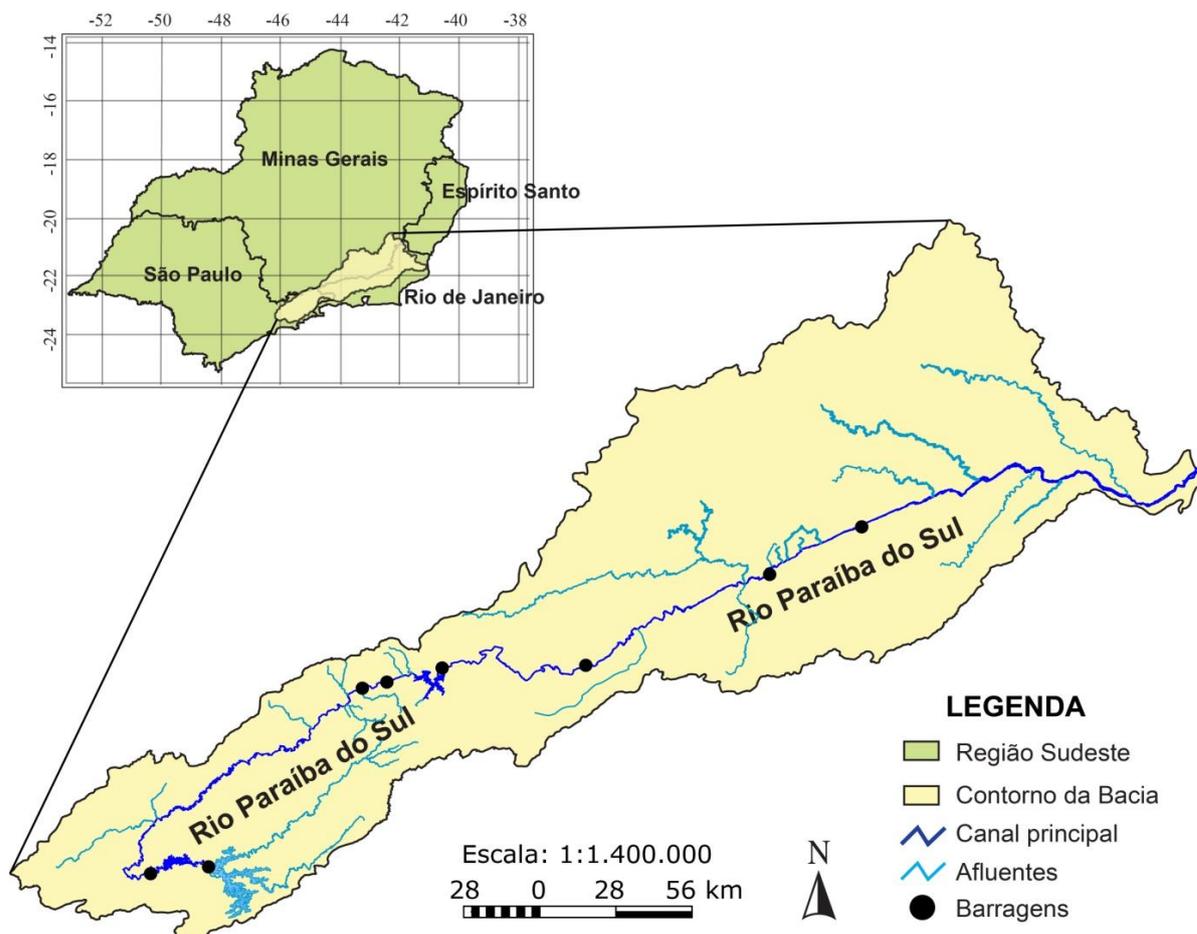


**Figura 1.** Fotografia da morfologia externa de *Astyanax bimaculatus*.

As espécies do gênero *Astyanax* estão entre os peixes mais resistentes aos efeitos negativos de represamentos, pois exibem um amplo espectro alimentar, ovos pequenos com rápido desenvolvimento e capacidade de prosperar em diferentes ambientes (DIAS et al., 2005). São onívoros dotados de plasticidade trófica, podendo se alimentar de material vegetal (algas, sementes, frutos, folhas), invertebrados, detritos e escamas (ANDRIAN et al., 2001). Habitam desde pequenos riachos até grandes reservatórios artificiais. Muitos autores reportam que são adaptados às condições impostas pelos represamentos, colonizando-os com sucesso após a formação do reservatório (BENEDITO-CECÍLIO et al., 1997; DIAS et al., 2005; AGOSTINHO et al., 2007; SANTOS et al., 2010).

## 1.2 Situando o cenário

O Rio Paraíba do Sul (Figura 2) é um dos sistemas lóticos brasileiros mais utilizados, pois atravessa a principal região econômica do país. Após percorrer 1.080 km drenando os estados de São Paulo (13.500 km<sup>2</sup>), Rio de Janeiro (22.600 km<sup>2</sup>), Minas Gerais (20.900 km<sup>2</sup>) deságua no Oceano Atlântico.



**Figura 2.** Mapa da Bacia do Rio Paraíba do Sul. A identificação das barragens respeita a ordem disposta na Tabela 1 e o sentido do fluxo do rio (de Oeste para Leste).

As águas do Rio Paraíba do Sul são amplamente utilizadas com propósitos domésticos e industriais. De acordo com Araújo & Nunan (2005), o processo de degradação da bacia iniciou com o ciclo da cana de açúcar (séc. XVII) e se intensificou com a ascensão da economia cafeeira (séc. XVIII e XIX). As consequências deste período agrícola foram a supressão da cobertura vegetal, aumento dos processos erosivos, assoreamento e perda da fertilidade do solo. Originalmente, a região da Bacia do Rio Paraíba do Sul possuía solos férteis e floresta atlântica exuberante (FIGUEIREDO, 1999). Porém, agora o rio é caracterizado por águas de baixa qualidade, vegetação ripária inexpressiva e habitats degradados (PINTO et al., 2006). Não obstante, a partir da década de 90 sucessivos represamentos foram realizados no canal principal deste rio, compartimentando e descaracterizando o ambiente lótico.

Atualmente, existem sete represamentos localizados na calha do Rio Paraíba do Sul (Tabela 1), sendo quatro Usinas Hidrelétricas, duas Pequenas Centrais Hidrelétricas<sup>1</sup> e uma Estação Elevatória, que realiza a transposição das águas para um Complexo Hidrelétrico. Ademais, há uma barragem em fase de construção localizada na divisa entre os estados do Rio de Janeiro e Minas Gerais, que proporcionará o desvio de aproximadamente 2/3 da vazão original do rio por uma extensão de aproximadamente 25 km.

**Tabela 1.** Represamentos localizados no canal principal do Rio Paraíba do Sul.

Identificação	Local	Coordenadas	Empresa	Início de operação	Capacidade (MW)
Paraibuna	Paraibuna, SP	23°22'07.5"S; 45°39'15.5"W	CESP	1978	86
Santa Branca	Jacareí, SP; Santa Branca, SP	23°22'29.4"S; 45°52'00.6"W	Light	1960	57
Lavrinhas	Lavrinhas, SP	23°34'00.2"S; 45°51'50.8"W	Usina Paulista Lavrinhas de Energia	2011	30
Queluz	Queluz, SP	23°32'39.5"S; 44°47'50.2"W	Usina Paulista Queluz de Energia	2011	30
Funil	Itatiaia, RJ; Resende, RJ	22°31'43.5"S; 43°34'05.7"W	Furnas	1969	216
Santa Cecília	Barra do Pirafá, RJ	22°28'52.6"S; 43°50'20.2"W	Light	1952	-
Anta	Sapucaia, RJ; Chiador, MG	22°01'55.5"S; 43°00'12.7"W	Furnas	-	333,7
Ilha dos Pombos	Carmo, RJ; Além Paraíba, MG	21°51'11.6"S; 42°36'24.6"W	Light	1924	164

Os represamentos avaliados se localizam no trecho médio inferior do Rio Paraíba do Sul: Funil, Santa Cecília e Ilha dos Pombos. Além de favorecer a logística, a regionalização

<sup>1</sup> PCHs são usinas de pequeno porte, com potência instalada de até 30 MW.

da área de estudo também contribui para a redução da influência do gradiente ambiental natural do rio, que pode interferir diferentemente nas pressões seletivas (e.g. predação, habitats, recurso alimentar, etc.) exercidas sobre os espécimes de locais distintos. Neste trecho o rio varia de 5ª a 8ª ordem, drenando 31.580 km<sup>2</sup> e possui declive de 1 m km<sup>-1</sup> (ARAÚJO et al., 2009). O substrato se diversifica em não consolidado e semiconsolidado composto por areia, silte, argila e cascalho, com afloramentos basálticos, e a paisagem exhibe morros pequenos, solo pobre em nutrientes, pastagens e fragmentos de floresta atlântica semidecídua.

### 1.3 Morfometria geométrica – uma técnica refinada

A técnica empregada para atingir os propósitos do trabalho foi a morfometria geométrica, uma abordagem relativamente recente, concebida no final dos anos 80. O histórico da análise geométrica da forma é extenso e explorado por pesquisadores renomados (*vide* BOOKSTEIN, 1993; MONTEIRO & REIS, 1999), podendo seus relatos serem assim sintetizados:

a) A formalização do tema variação e mudança da forma biológica como objeto de discussão biométrico aconteceu na obra de D' Arcy W. Thompson (*On Growth and Form*, de 1917). Contudo, este autor não teve sucesso na elaboração de um método estatístico que pudesse mostrar seus conceitos de transformações morfológicas;

b) Ao longo do século XX este campo teve avanços grandiosos, obtidos por duas escolas, a biométrica e a geométrica. A primeira progrediu em questões estritamente morfométricas (servindo de alicerce e consolidando as análises estatísticas multivariadas), enquanto a segunda desenvolveu métodos capazes de extrair informações sobre a geometria dos organismos, contudo, sem viabilizar o estudo estatístico da forma.

c) Interessantemente, estas limitações foram superadas contemporaneamente em diversos centros de pesquisas com a elaboração dos espaços de forma descritos por Bookstein, Goodall e Kendall.

d) A popularização do método ocorreu ao longo da década de 90, com a realização de *workshops*, publicação de obras vanguardistas utilizadas como referências ainda nos dias de hoje e o desenvolvimento de *softwares* específicos distribuídos livremente na página de morfometria de Stony Brook (<http://life.bio.sunysb.edu/morph/>).

A morfometria geométrica retém a informação sobre a covariância espacial entre os marcos anatômicos (ROHLF & MARCUS, 1993). Este conjunto de técnicas se diferencia da morfometria tradicional, que utiliza apenas distâncias unidimensionais sem levar em consideração onde uma determinada medida é tomada em relação à outra. Além desta vantagem, o desenvolvimento do método permitiu separar a variável de tamanho das variáveis

de forma (ZELDITCH et al., 2004). Por último, o advento da técnica possibilitou preservar a informação sobre a geometria do organismo ou estrutura em estudo, dificilmente recuperado a partir dos registros obtidos por aferições lineares (distâncias, ângulos e proporções). Sendo assim, a análise geométrica das coordenadas de marcos anatômicos preenche lacunas deixadas pela morfometria tradicional. Contudo, algumas limitações ainda são notadas, como a análise de estruturas curvas com pouco ou nenhum marco anatômico, ilustração e obtenção de dados tridimensionais (aparelhos para digitalização têm valor monetário expressivo).

#### **1.4 Divergindo habitats, divergindo formas – a ação de represamentos**

O contraste entre habitats tem sido cotado como um importante fator causal de diferenças morfológicas por diversos autores, principalmente em relação aos ambientes lênticos (lagoas) e lóticos (rios e riachos) naturais (*vide* referências na seção DISCUSSÃO). Entretanto, nos últimos anos, começou-se a investigar as implicações de alterações promovidas por represamentos na forma biológica.

Os poucos estudos realizados em rios regulados revelam que alterações causadas por represamentos promovem divergências morfológicas entre peixes residentes em habitat de rio e de reservatório. AnvariFar et al. (2011) encontraram divergências morfológicas entre populações de *Capoeta capoeta gracilis* (Keyserling, 1861) capturadas acima e abaixo de uma barragem localizada no Rio Tajan, Irã. Neste caso, os autores aplicaram como metodologia para aferição da forma a rede de treliça (*truss network system*, descrita por STRAUSS & BOOKSTEIN, 1982), uma técnica que permite cobrir de maneira mais adequada a forma de uma determinada estrutura e recuperar informações sobre a sua geometria, ao contrário de outros métodos tradicionais.

Semelhantemente ao caso supracitado, Esguícero & Arcifa (2010) também realizaram o estudo considerando o efeito de apenas um represamento, situado na Bacia do Rio Paraná, Brasil. O trabalho investigou a estrutura populacional, reprodutiva e aspectos morfométricos de *Salminus hilarii* Valenciennes, 1850 (“dourado branco”), uma espécie reofílica afetada pela obstrução de rotas migratórias. Embora não tenha como enfoque principal a análise morfológica, o estudo merece destaque por ser o primeiro, em nível nacional, a empregar a morfometria geométrica para avaliar possíveis impactos de barragens.

Hass et al. (2010) investigaram a morfologia corpórea de *Cyprinella venusta* Girard, 1856 capturados em oito pares de rio e reservatório ao longo da Bacia do Rio Mobile, EUA. Foram encontradas distinções morfológicas em relação ao habitat, com a direção da divergência sendo consistente entre os diferentes pares. Além disto, os peixes capturados em habitat lêntico apresentaram correlação com o tamanho do reservatório, evidenciando a

possibilidade de características hidrológicas atuarem na adaptação morfológica. Resultados similares (i.e., diferenças morfológicas e consistência na divergência entre habitats) foram obtidos por Franssen (2011), analisando a morfologia da espécie congênica *Cyprinella lutrensis* (Baird & Girard, 1853) em habitats de reservatório e rio, em sete locais no estado de Oklahoma, EUA. A este último cabe notoriedade por ser o pioneiro em fornecer evidências do efeito de represamentos com base em divergência genética.

A importância da realização de estudos nesta temática se justifica não apenas pelo caráter inovador, mas principalmente por se tratar de um setor em plena expansão e cujas consequências ainda são pouco compreendidas. Elucidar as modificações promovidas por represamentos pode auxiliar na elaboração dos futuros empreendimentos e contribuir para elaboração de medidas mitigatórias.

Os espécimes utilizados foram capturados em trechos imediatamente acima e abaixo de cada barragem. Deste modo, comparou-se a morfologia no ambiente de reservatório e rio através de ocorrências replicadas de habitats pareados de reservatório–rio. O objetivo geral deste estudo foi verificar se represamentos de rios interferem na morfologia corpórea de peixes neotropicais. Especificamente, foi discriminada a contribuição do local (represamento) e do habitat (reservatório × rio) na alteração da forma, bem como avaliado o efeito de modelos de barragens distintos. A hipótese testada é de que represamentos promovem diferenças entre habitats e podem resultar em divergência morfológica nos peixes que os habitam.

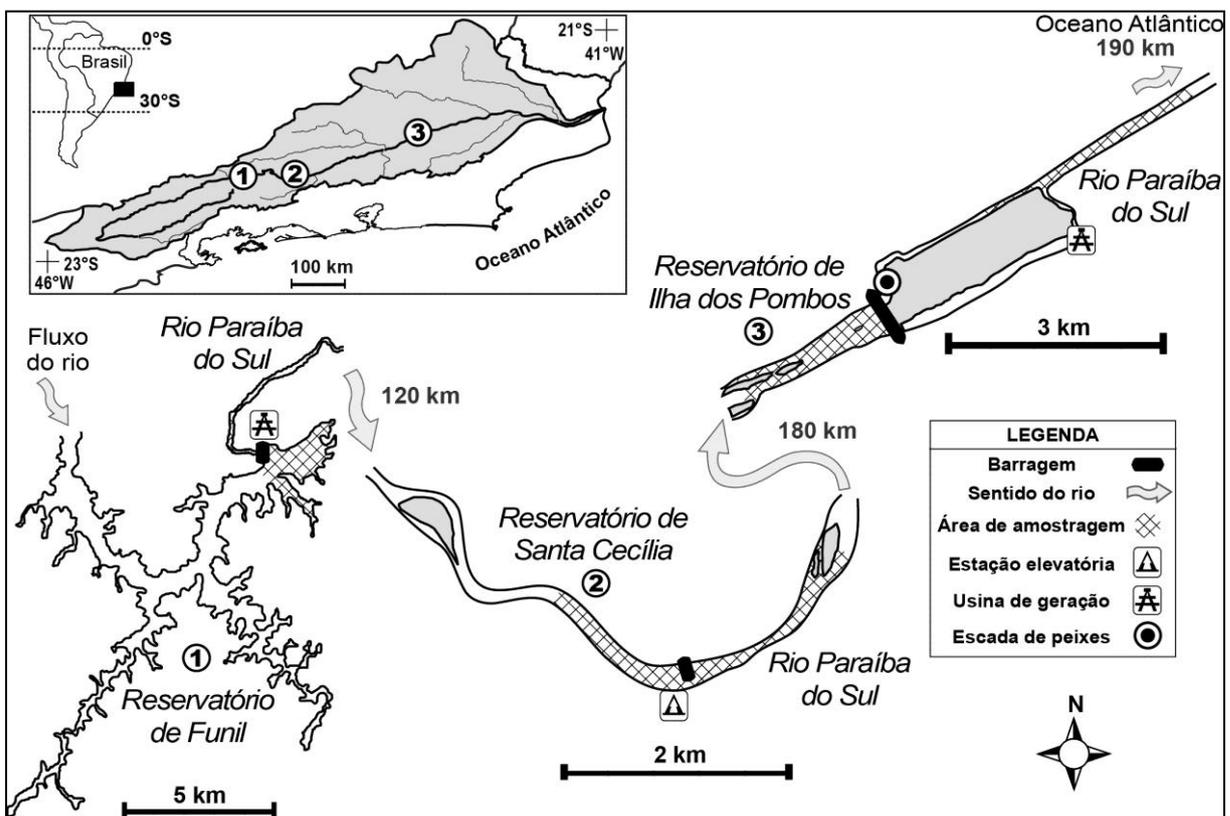
## 2 MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1 Área de Estudo

O Rio Paraíba do Sul possui 1080 km de extensão e uma bacia hidrográfica de 57.000 km<sup>2</sup>, drenando uma das regiões industriais mais importantes do Brasil. Para uma descrição detalhada deste sistema, *vide* Araújo et al. (2009) e Pinto et al. (2009). O canal principal deste rio é fragmentado por barragens com múltiplos propósitos (e.g. geração de energia, controle de cheias e suprimento de água). Dentre estas, três estão situadas no estado do Rio de Janeiro: Usina Hidrelétrica (UHE) de Funil; Usina Elevatória de Santa Cecília e UHE de Ilha dos Pombos (Figura 3, Tabela 2). Os indivíduos de *Astyanax bimaculatus* utilizados neste estudo foram coletados em três pares de locais situados no canal principal do rio. Em cada par, foi amostrada uma área dentro do reservatório e outra no trecho lótico de rio imediatamente abaixo da barragem.

**Tabela 2.** Características principais dos represamentos amostrados.

Características/Reservatórios	Funil	Santa Cecília	Ilha dos Pombos
Início de operação	1969	1952	1924
Capacidade (MW)	216	-	164
Altura máxima da barragem (m)	85	-	12
Volume útil (hm <sup>3</sup> )	6200	2,17	6,77
Comprimento da barragem (m)	385	176	514
Área (km <sup>2</sup> )	40	2,70	4,26
Volume (10 <sup>6</sup> m <sup>3</sup> )	890	4,35	7,87
Altitude (a.s.l.)	440	353	108
Tempo de retenção (dias)	10–55	<1	<1



**Figura 3.** Mapa esquemático dos represamentos estudados ao longo do Rio Paraíba do Sul.

O reservatório da UHE de Funil possui uma profundidade máxima de 70 m (média de 20 m) e um período de retenção de 10–55 dias, com oscilação anual no nível da água, contribuindo para a erosão marginal e sedimentação (SANTOS et al., 2010). O nível operacional do reservatório varia de 444 a 465,5 m. A vegetação circundante é praticamente ausente, caracterizando uma área marginal extensa e desprotegida. Em contraste, o rio a jusante possui um ambiente mais heterogêneo, com alta complexidade de habitats devido a presença de substrato composto de rochas, areia, lama, fluxo estável e forte corrente de água (TERRA et al., 2010).

O represamento de Santa Cecília integra uma estação elevatória composta por quatro unidades de bombeamento, cada uma com potência de 9.500 HP (ARAÚJO & NUNAN, 2005). A transposição é feita por um túnel aberto em rocha de 3.311 m de comprimento, ligado a um canal de 2.500 m, que conecta o túnel ao antigo leito do Rio Pirai (ELETROBRÁS, 1995 *apud* ARAÚJO & NUNAN, 2005). Este empreendimento tem como objetivo transpor as águas do Rio Paraíba do Sul para o Complexo Hidrelétrico da LIGHT ELETRICIDADE S.A. que também serve para o abastecimento hídrico da região Metropolitana do município do Rio de Janeiro. Oito comportas do tipo “setor” compõem este represamento, que possui uma conexão lateral permanente entre rio e reservatório com o propósito de manter um fluxo mínimo definido por lei<sup>2</sup> de  $90 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ . Embora exista conexão entre os trechos, acredita-se que o aumento da velocidade da água (c.a.  $5 \text{ m sec}^{-1}$ ), devido ao afunilamento do rio no canal lateral, inviabilize o movimento de peixes em direção ao reservatório. Ambos os habitats se assemelham em relação à vegetação marginal, tipo de substrato, largura do canal e abrigos disponíveis.

A UHE de Ilha dos Pombos é a mais antiga dos empreendimentos, construída em 1924 e localizada a aproximadamente 190 km do Oceano Atlântico. O reservatório possui uma área de  $4,3 \text{ km}^2$  e profundidade média de 32 m (AGUIAR, 2008). Embora possua um mecanismo de transposição de peixes efetivo (escada de peixes), restrições operacionais inviabilizam o seu funcionamento permanente. A escada de peixes opera apenas durante os períodos de cheias, coincidentes com a estação de verão. Outra característica peculiar deste sistema é a variação diária do nível de água em função da liberação pelas comportas da usina (MENEZES, 1994), observada principalmente no rio a jusante. A área amostrada no rio teve largura máxima de 110 m, profundidade média de 7 m e se caracteriza por corredeiras, substrato consolidado e afloramentos rochosos.

## **2.2 Amostragem**

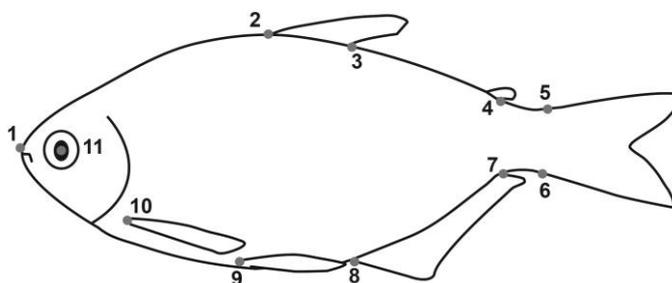
Os indivíduos utilizados neste estudo foram obtidos a partir de material testemunho provenientes de um programa amostral realizado entre 2010 e 2011, e disponível no Laboratório de Ecologia de Peixes da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. Como a espécie não possui dimorfismo sexual, os sexos não foram analisados separadamente. Em cada habitat (reservatório e rio), as amostragens foram realizadas com redes de espera distribuídas aleatoriamente ao longo de um trecho de aproximadamente 2 km de distância da barragem. Os indivíduos foram fixados em formol 10% por 48 horas e posteriormente

---

<sup>2</sup> Decreto nº 81.436, de 9 de março de 1978

conservados em etanol 70%. Um total de 182 indivíduos adultos foram selecionados ( $9,3 \pm 0,9$  cm, comprimento padrão), ou seja, pelo menos 30 espécimes de cada um dos seis locais.

Fotografias do lado esquerdo de cada indivíduo com uma escala de referência foram registradas utilizando uma câmera digital (Canon PowerShot-G9) montada em um tripé, e analisadas com o programa tps (disponível em <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>). Todas as imagens foram salvas e concatenadas em um único arquivo utilizando o tpsUtil (ROHLF, 2004a). Posteriormente, 11 marcos anatômicos homólogos (Figura 4) foram digitalizados e salvos com o auxílio do tpsDig (ROHLF, 2004b). Objetivando remover possíveis deformações devido ao processo de preservação (e.g. arqueamento, efeito *post-mortem* comum em peixes), quatro marcos anatômicos temporários foram digitalizados ao longo da linha média de cada indivíduo e a função “Unbend specimens” implementada usando o tpsUtil. A remoção das variáveis indesejáveis (tamanho, posição e orientação) para as análises estatísticas de forma, realizada através da sobreposição generalizada de Procrustes, assim como a obtenção das variáveis de forma (deformações parciais e componentes uniformes) e do tamanho do centróide foram calculadas com o programa tpsRelw (ROHLF, 2004c).

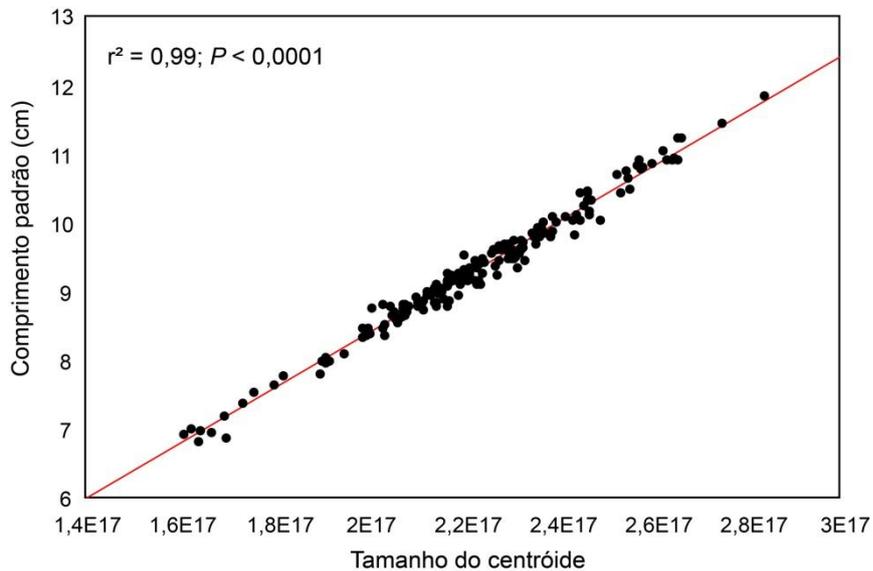


**Figura 4.** Marcos anatômicos registrados nas fotografias de *Astyanax bimaculatus*: (1) ponta do focinho, (2) inserção anterior da nadadeira dorsal, (3) inserção posterior da nadadeira dorsal, (4) inserção posterior da nadadeira adiposa, (5) inserção do último raio dorsal da nadadeira caudal, (6) inserção do último raio ventral da nadadeira caudal, (7) inserção posterior da nadadeira anal, (8) inserção anterior da nadadeira anal, (9) inserção da nadadeira pélvica, (10) inserção da nadadeira peitoral, e (11) centro do olho.

### 2.3 Análise dos Dados

O tamanho do centróide é utilizado como uma estimativa do tamanho global do indivíduo (ou da estrutura analisada). Esta medida é um escalar que corresponde a raiz quadrada do somatório dos quadrados das distâncias de todos os marcos anatômicos ao centróide da forma, que corresponde ao ponto médio da configuração (BOOKSTEIN, 1991). O tamanho do centróide foi fortemente correlacionado ao comprimento padrão (Figura 5), logo, esta medida foi utilizada como variável de tamanho do corpo nas análises estatísticas. Realizou-se uma análise de variância (ANOVA) para testar eventuais diferenças no tamanho do corpo entre os indivíduos de diferentes habitats. Porém, o interesse principal é a diferença

morfológica, e como o tamanho não diferiu entre os habitats ( $F = 2,64$ ;  $P = 0,1060$ ), este estudo enfocou nas análises da forma independente do tamanho.



**Figura 5.** Correlação entre o comprimento padrão e o tamanho do centróide

Análises multivariadas foram realizadas para examinar diferenças morfológicas. Em todas as análises, as deformações parciais e os componentes uniformes ( $n = 18$ ) serviram como variáveis dependentes representativas da forma do corpo. As deformações parciais descrevem mudanças localizadas de forma, enquanto os componentes uniformes descrevem as mudanças de forma devido a compressão, dilatação e torção na forma como um todo (ZELDITCH et al., 2004). Primeiramente foi realizada uma Análise de Função Discriminante (DFA) para testar os efeitos do habitat na forma. Este procedimento predetermina o habitat original de cada indivíduo, com a hipótese nula de que 50% são classificados corretamente ao acaso.

Em seguida, utilizou-se a Análise Multivariada de Covariância (MANCOVA) para testar a hipótese de que mudanças significativas na forma do corpo são associadas com o represamento. O habitat (reservatório  $\times$  rio), a localização no canal principal do rio (comparação entre os diferentes represamentos, i.e., pares de reservatório–rio) e a interação entre o habitat e local dentro do canal principal serviram como fatores fixos, enquanto o tamanho do centróide foi utilizado como covariável para controlar a variação de forma devido ao tamanho do corpo (i.e., alometria multivariada). Análise de Variável Canônica (CVA) também foi empregada para testar as diferenças de forma entre zonas e locais, bem como para a ilustração gráfica dos resultados provenientes da MANCOVA.

A teoria prediz que o aumento da distância entre populações reflete na diminuição do nível de mistura populacional (*population mixing*) e deve resultar no aumento da divergência

fenotípica (HENDRY et al., 2001; LANGERHANS et al. 2003). Sendo assim, para avaliar a influência da conectividade entre os habitats na divergência morfológica, a média dos escores canônicos de cada represamento foi plotada ao longo de um eixo representativo dos represamentos. Caso o grau de conectividade entre os habitats limite a divergência, deveremos observar um menor distanciamento morfológico quanto maior for a conectividade entre reservatório e rio.

Foram utilizados os programas SPSS 17.0 para a realização da MANCOVA e MorphoJ (KLINGENBERG, 2008) para as demais análises estatísticas.

### 3 RESULTADOS

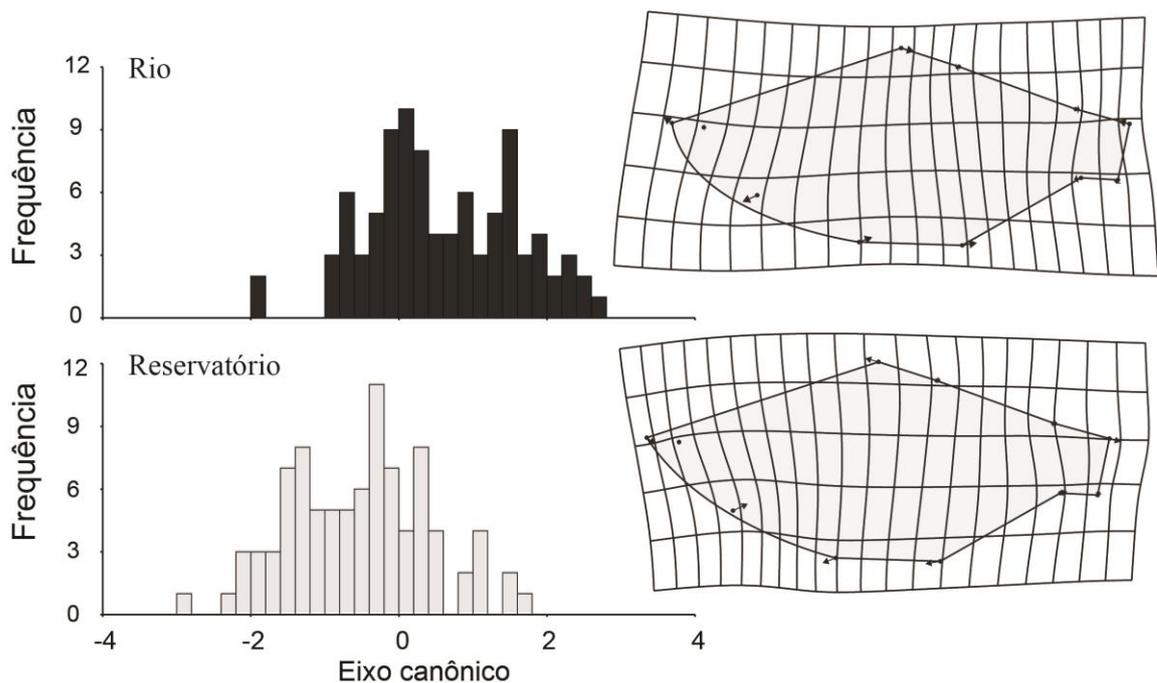
A Análise de Função Discriminante indicou diferenças morfológicas significativas entre os espécimes de rio e reservatório (distância de Mahalanobis = 1,06;  $T$ -quadrado = 51,27;  $P = 0,0009$ ), classificando 70,3% dos indivíduos no habitat correto. MANCOVA revelou divergência morfológica, independente do tamanho, entre habitats e local do represamento (Tabela 3). Após controlar a alometria multivariada, 35,7% da variância parcial foi atribuída ao local do represamento e 23,2% ao habitat. A interação entre habitat e local não foi significativa, embora tenha explicado 13% da variação na forma.

**Tabela 3.** Teste de MANCOVA para os efeitos do habitat, local e sua interação na morfologia corpórea (i.e. 18 variáveis de forma) de *Astyanax bimaculatus*.

Efeito	F	Graus de liberdade	P	Variância parcial explicada (%)
Tamanho do centróide (alometria)	4,863	18, 158	< 0,001	35,7
Habitat (H)	2,646	18, 158	0,001	23,2
Local (L)	4,868	36, 316	< 0,001	35,7
H × L	1,317	36, 316	0,130	13

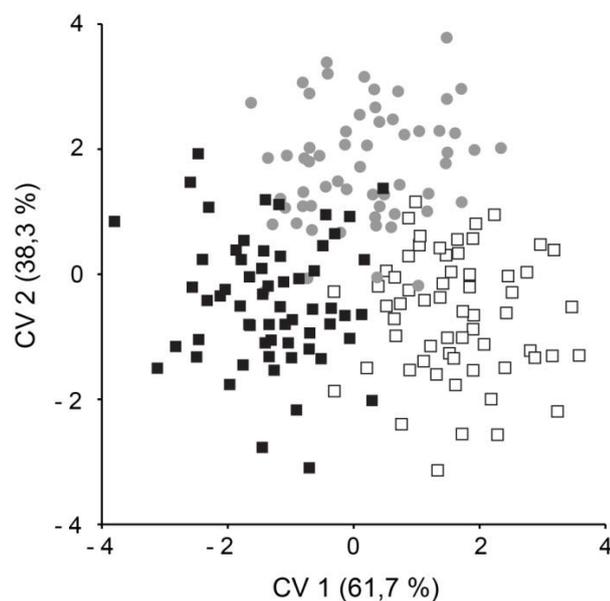
Os valores de F foram aproximados usando o estatístico Wilks's  $\lambda$ . A variância parcial explicada por cada efeito foi estimada usando o Wilks's partial  $\eta^2$ .

O diagrama de ordenação da análise de variável canônica corroborou os resultados da MANCOVA, no qual as diferenças morfológicas foram encontradas entre os diferentes locais e habitats. Como não houve interação entre habitat e local, cada fator foi analisado separadamente. Em relação ao habitat, o eixo canônico evidenciou valores positivos para os espécimes capturados em rios e negativos para os de reservatório (Figura 6). A interpretação morfológica indicou que os peixes oriundos do habitat de rio possuem corpo mais comprimido anteroposterior- e dorsoventralmente, base das nadadeiras dorsal e anal relativamente menor, nadadeira peitoral situada anteroventralmente e boca em posição superior quando comparados aos espécimes de reservatório.



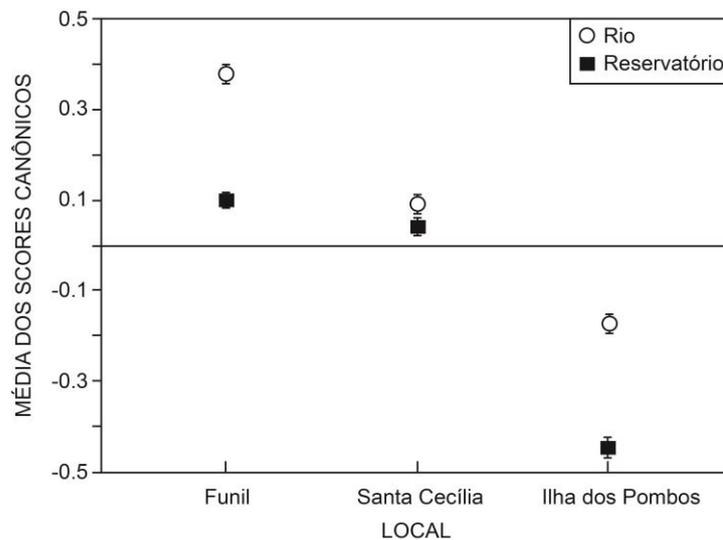
**Figura 6.** Histograma de ordenação da Análise de Variáveis Canônicas (CVA) para o fator habitat. Deformações *thin plate spline* para os valores extremos do eixo estão representadas (ampliadas  $\times 3$ ); estas são deformações previstas quando a forma média da configuração de todos os espécimes é deformada em um espécime hipotético posicionado nos pontos extremos do eixo da ordenação.

Os diferentes locais também foram segregados no diagrama de ordenação da CVA, onde os represamentos de Santa Cecília e Ilha dos Pombos foram discriminados ao longo do primeiro eixo canônico, enquanto Funil diferiu por apresentar valores positivos para o segundo componente canônico (Figura 7).



**Figura 7.** Diagrama de ordenação da Análise de Variáveis Canônicas (CVA) para o fator local: preto = Santa Cecília; branco = Ilha dos Pombos; cinza = Funil.

O resultado da dispersão do valor médio canônico revelou que a magnitude da divergência depende do grau de conectividade entre os habitats (Figura 8). A diversificação morfológica foi menor no represamento com maior comunicação hidrológica entre os habitats (i.e., Santa Cecília). Consequentemente, observou-se maior divergência morfológica nos pares de habitats onde a mistura entre as populações de reservatório e de rio é menos provável. Além da magnitude da divergência, os valores canônicos revelam que a natureza da divergência se mantém entre os diferentes represamentos, onde o valor canônico para cada população de rio foi maior do que o do reservatório correspondente.



**Figura 8.** Relações da divergência morfológica entre os pares de habitat reservatório-rio e o local (i.e., tipo de barramento). O gráfico representa a média dos valores das variáveis canônicas ( $\pm 1$  erro padrão).

#### 4 DISCUSSÃO

A transformação antropogênica de rios em reservatórios possui causas drásticas para os organismos aquáticos, em especial para a ictiofauna. Embora algumas destas consequências sejam amplamente reconhecidas, manifestou-se recentemente o interesse pela compreensão do efeito de barragens sobre a morfologia de organismos aquáticos. Este estudo fornece evidências de que represamentos efetivamente atuam na forma corpórea de peixes neotropicais, além de contribuir para a consolidação da teoria acerca desta temática.

Divergência morfológica associada ao habitat é muito difundida em peixes, incluindo as diferenças intraespecíficas referentes aos ambientes lênticos e lóticos, sejam eles naturais (SWAIN & HOLTBY, 1989; LAVIN & MCPHAIL, 1993; ROBINSON & WILSON, 1994; HENRY et al., 2002; SMITH & SKÚLASON, 1996; TAYLOR, 1999; JONSSON & JONSSON, 2001; BRINSMEAD & FOX, 2002; LANGERHANS et al., 2003; MCGUIGAN

et al., 2003) ou propiciados por barramentos (ESGUÍCERO & ARCIFA, 2010; HAAS et al. 2010; AVANRIFAR et al., 2011; FRANSSSEN, 2011). Neste estudo, foram identificadas diferenças morfológicas significativas entre os espécimes de reservatório e de rio. Observou-se distinções relativas principalmente ao comprimento da base das nadadeiras medianas (dorsal e anal) e à altura do corpo. Os peixes oriundos dos habitats de rio exibiram um perfil corporal mais hidrodinâmico (fusiforme) e posição da boca relativamente superior em comparação aos de reservatório. Os padrões morfológicos encontrados reproduzem diferenças observadas em populações de outras espécies que ocupam ambientes com fluxo contrastante (MCLAUGHLIN & GRANT, 1994; LANGERHANS et al., 2003; MCGUIGAN et al., 2005).

A conversão de sistemas fluviais em reservatórios acarreta múltiplas alterações ambientais bióticas e abióticas (e.g. turbidez, fluxo, temperatura, comunidades bióticas), que tornam difícil isolar um fator independentemente sem experimentação. No entanto, a variação fenotípica de *A. bimaculatus* correspondeu de maneira previsível às modificações adaptativas reconhecidas em relação às condições de represamento (e.g. HAAS et al. 2010; FRANSSSEN 2011), sugerindo que barragens podem exercer forças evolutivas e ecológicas direcionando a morfologia das espécies residentes. A forma encontrada no habitat de rio coaduna com a teoria hidrodinâmica que postula o seguinte; “um corpo mais fusiforme reduz o arrasto e, conseqüentemente, diminui o gasto energético despendido para manter a posição em águas correntes” (LANGERHANS & REZNICK, 2009). Sendo assim, conclui-se que para muitas espécies de peixes o corpo fusiforme fornece uma solução geral para lidar com águas correntosas.

O estabelecimento da ictiofauna frente ao ambiente lântico, originado pelo barramento, exige ajustes a fim de assegurar a sua permanência. Segundo Cunico & Agostinho (2006), as espécies de peixes habitantes de reservatórios são aquelas que possuem morfologia que permite plasticidade comportamental, ou aquelas adaptadas para enfrentar as novas condições de represamento. Os indivíduos capturados no habitat de reservatório exibiram um corpo mais alto e com a base das nadadeiras dorsal e anal mais dilatada. De acordo com os pressupostos ecomorfológicos, a altura relativa pode ser interpretada como um atributo inversamente relacionado com ambientes de hidrodinamismo elevado e diretamente associado com a capacidade de desenvolver deslocamentos verticais (GATZ, 1979). Por sua vez, as nadadeiras dorsal e anal são estruturas importantes para a manobrabilidade e natação, no caso de ambientes lânticos, principalmente a natação instável (*unsteady swimming*) (LAUDER & DRUCKER, 2002). Segundo Langerhans (2008), a ausência de uma forte pressão seletiva para a locomoção constante (*steady swimming*), permite que a seleção

favoreça atividades locomotoras alternativas (e.g. arrancadas rápidas, manobras complexas) e conduzam as respostas fenotípicas. Logo, a divergência fenotípica encontrada entre os indivíduos de habitats distintos reflete soluções morfológicas perante aos desafios específicos de cada ambiente.

Diversificações tróficas intraespecíficas também são bem reconhecidas em peixes (ROBINSON & WILSON, 1994; 1996; SMITH & SKÚLASON, 1996; RUZZANTE et al., 1998; MITTELBAACH et al., 1999; WHITELEY, 2007). Ainda que este trabalho não tenha investigado os padrões espaciais da dieta da espécie, a diferença observada em relação à posição da boca entre os habitats possivelmente exprimem diferenças tróficas, como o modo de forrageamento, orientação ou composição do recurso alimentar. *Astyanax bimaculatus* são encontrados ocupando a região litoral de reservatórios e rios (ESTEVES et al., 1996; ARCIFA et al., 1991). Geralmente possuem hábito alimentar onívoro, podendo explorar recursos alimentares desde a superfície até detritos (CASSEMIRO et al., 2002). Tendo em vista o oportunismo e a plasticidade trófica da espécie, presume-se que a posição da boca também seja um atributo susceptível a corresponder às alterações ambientais promovidas por represamentos. Contudo, a análise do recurso alimentar utilizado pela espécie nos ambientes investigados deve ser realizada para afirmar se de fato há correspondência morfofuncional no atributo observado.

Similarmente a outros estudos realizados em ambientes com padrões de fluxo contrastante (LANGERHANS et al., 2003; MCGUIGAN et al., 2003; HAAS et al. 2010; FRANSSEN, 2011), foi observada consistência na direção da divergência morfológica entre os pares de reservatório–rio. Considerando principalmente os dois últimos trabalhos citados (também realizados em rios regulados), estes resultados sugerem que a alteração do habitat por represamentos conduz variações fenotípicas previsíveis em diversas espécies, ou seja, populações distintas geograficamente e taxonomicamente exibem respostas similares aos ambientes recentemente criados por barragens.

O polimorfismo intraespecífico tem origem nas pressões seletivas divergentes entre os ambientes alternativos (ROBINSON & WILSON, 1994; ORR & SMITH, 1998). Em alguns casos as mudanças morfológicas são induzidas pelo ambiente, enquanto em outros as variações fenotípicas refletem diferenças genéticas. Em relação aos efeitos dos represamentos, na diferenciação genotípica a barragem atua afetando o movimento de peixes, que por sua vez pode restringir o fluxo gênico e gerar diferenças populacionais (MELDGAARD et al., 2003; YAMAMOTO et al., 2004; COLLIN & FUMAGALLI, 2011), enquanto na plasticidade fenotípica um mesmo genótipo é capaz de produzir formas alternativas em resposta às

condições ambientais. Até o momento, é desconhecido se os padrões morfológicos encontrados em represamentos são produzidos através de diferenças genotípicas ou plasticidade fenotípica. Além disto, frequentemente, estas fontes de diversificação interagem na variação fenotípica (DAY et al., 1994; ROBINSON & WILSON, 1996; NOSIL & CRESPI, 2004; CRISPO, 2008), inviabilizando a determinação de uma regra geral que explique a influência da fragmentação sobre a morfologia da ictiofauna. Entretanto, ambas as fontes são capazes de encaminhar mudanças microevolutivas intraespecíficas e conduzir a especiação (WEST-EBERHARD, 1989; RICE & HOSTERT, 1993; LOSOS et al., 2000; AGRAWAL, 2001; KANEKO, 2002), logo, exigem consideração quanto aos impactos da fragmentação antrópica.

Barragens variam em tamanho (altura e largura) e, conseqüentemente, no volume do reservatório, fatores que possuem importância nos impactos ambientais diretos e indiretos (POOF & HART, 2002). Contudo, no tocante à ictiofauna, o atributo preponderante é a manutenção da conectividade entre os gradientes espaciais do rio. O principal meio de recuperar a conexão hidrológica é o estabelecimento de mecanismos de transposição de peixes. A menor divergência morfológica encontrada no represamento onde ocorre conectividade permanente entre os habitats (i.e., Santa Cecília) é, provavelmente, resultado da movimentação de indivíduos entre os trechos. Contudo, experimentos investigando o deslocamento da espécie e respectivas características genéticas são necessários para determinar os possíveis fatores que restringem a diversificação fenotípica: a) fluxo gênico unidirecional – neste caso, os peixes estariam impedidos pelo aumento da velocidade da água (no canal lateral) de realizar migrações para montante, de modo que, apenas movimentos descendentes seriam viáveis; b) mistura populacional – os movimentos da ictiofauna ocorreriam em ambos os sentidos. Segundo Langerhans (2003), a mistura populacional é o mecanismo potencial mais efetivo na redução da magnitude de diversificação fenotípica, independentemente da fonte de divergência (genética ou plasticidade). Por sua vez, o fluxo gênico pode atuar tanto restringindo a divergência adaptativa das populações através da redução da independência do seu *pool* gênico (RÄSÄNEN & HENDRY, 2008), quanto promovê-la. De acordo com alguns autores (SULTAN & SPENCER, 2002; HOLLANDER, 2008), o aumento do fluxo gênico contribui para a plasticidade em um conjunto de populações caso elas habitem ambientes distintos.

Por outro lado, os demais sistemas exibiram uma grande diferença morfológica entre os habitats. Este padrão era esperado para o represamento do Funil, onde a inibição da diversificação morfológica (mistura populacional e/ou fluxo gênico) é dificultada pela

ausência de conectividade. Contudo, devido ao funcionamento irregular da escada de peixes, podemos considerar o resultado encontrado em Ilha dos Pombos um infortúnio anunciado. A presença de um mecanismo de transposição por si só não garante que os organismos sejam capazes de transpor a barreira física, para isto a escada de peixes deveria operar regularmente e sem interferir nos padrões naturais de fluxo da ictiofauna. Geralmente, os mecanismos de transposição são criticados pela baixa eficácia em facilitar movimentos bidirecionais, alta seletividade e ineficiência em permitir o retorno de adultos, ovos e larvas para o rio (AGOSTINHO et al., 2007; GODINHO & KYNARD, 2009). Segundo Roscoe & Hinch (2010), para que um mecanismo de transposição seja funcional, ele deve permitir a entrada e passagem de peixes para montante ou jusante sem causar dispêndio energético, estresse, doenças, injúria ou outros custos associados ao desempenho.

Embora reservatórios criem novas condições ambientais, eles são relativamente recentes na escala de tempo evolutiva. No entanto, alguns estudos revelam que quando populações são isoladas e a seleção natural divergente é forte, a evolução dos caracteres pode ocorrer numa escala de tempo relativamente curta (e.g., REZNICK et al., 1997; STOCKWELL & WEEKS, 1999; HENDRY et al., 2000). Como as barragens causam mudanças drásticas no gradiente ambiental e nos movimentos dos peixes, urge que o monitoramento dos impactos inerentes leve em consideração as potenciais alterações morfológicas e genéticas nas espécies residentes. Geralmente, as medidas de monitoramento da ictiofauna se concentram na estrutura da comunidade, ocultando os virtuais impactos de represamentos sobre o fenótipo e genótipo específico. Sendo assim, a distribuição regular de uma espécie acima e abaixo da barragem não assegura que a mesma esteja realmente isenta da influência negativa da barragem. Logo, a investigação morfológica pode ser considerada uma ferramenta complementar importante para o monitoramento de rios antropicamente modificados.

A realização de novos trabalhos é indispensável para fortalecer a compreensão da divergência morfológica em represamentos. Notavelmente, os estudos desenvolvidos até o momento apresentaram resultados semelhantes, ainda que tenham sido realizados em locais geograficamente distantes (e.g. HAAS et al., 2010; AVANRIFAR et al., 2011; FRANSSSEN, 2011). Entretanto, ainda há um longo caminho a ser trilhado na determinação das fontes desta congruência. Para os próximos passos, aconselha-se a realização de experimentos de permutação entre habitats (e.g. translocação), de avaliação da efetividade de mecanismos de transposição, intensificar as análises com base genética e discernir os efeitos de diferentes modelos de barramentos.

## 5 CONCLUSÃO

Concluí-se que fragmentação de ecossistemas lóticos por barragens é uma fonte efetiva de divergência morfológica, que por sua vez se relaciona diretamente com mudanças adaptativas ao habitat. As diferenças morfológicas entre os peixes dos habitats de reservatório e de rio foram similares às aquelas encontradas em ambientes naturais com fluxo de água contrastante, sendo assim admissível utilizar as diferenças reconhecidas *a priori* (e.g. rio/riachos × lagos) para predeterminar eventuais mudanças proporcionadas pelo barramento artificial. Embora os trabalhos sobre a influência de represamentos na forma dos peixes sejam recentes e globalmente dispersos, os resultados encontrados, exibem padrões convergentes (e.g. natureza e direção da divergência morfológica). Logo, espécies distintas possivelmente apresentam respostas similares às pressões seletivas impostas pela regulação de rios. Contudo, como barragens variam em objetivo e *design*, espera-se que exista variação no grau de diversificação morfológica dos peixes de acordo com as características do represamento. Neste mérito, a conectividade entre os habitats é o principal fator capaz de restringir a diversificação morfológica. Portanto, o restabelecimento desta por meio de mecanismos de transposição é uma alternativa adequada ao propósito, obviamente, se este operar de acordo com as demandas naturais de cada espécie. Por último, a questão morfológica deve ser incorporada nas investigações ao nível de monitoramento da ictiofauna, visto que atualmente este se restringe aos atributos da comunidade de peixes, conseqüentemente, insuficientes para determinar impactos sobre a forma específica.

## 6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGOSTINHO, A.A.; GOMES, L.C.; PELICICE F.M. **Ecologia e manejo de recursos pesqueiros em reservatórios do Brasil**. Maringá: EDUEM, 2007. 501p.
- 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.
- AGRAWAL, A.A. Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. **Science**, V.294, p.321–326, 2001.
- AGUIAR, K.D. 2008. Influência de uma barragem sobre atributos ecológicos da comunidade e biologia reprodutiva de peixes do rio Paraíba do Sul, UHE Ilha dos Pombos, Rio de Janeiro, Brasil. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação, Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 120p.
- ANDRIAN, F.I.; RODRIGUES, H.B.; PERETTI, D. Dieta de *Astyanax bimaculatus* (Linnaeus, 1758) (Characiformes, Characidae), da área de influência do reservatório de Corumbá, Estado de Goiás, Brasil. **Acta Scientiarum**, V.23, p.435–440, 2001.
- ARAÚJO, F.G.; PINTO, B.C.T.; TEIXEIRA, T.P. Longitudinal patterns of fish assemblages in a large tropical river in southeastern Brazil: evaluating environmental influences and some concepts in river ecology. **Hydrobiologia**, V.619, p.89–107, 2009.
- ARAÚJO, J.R.S.; NUNAN, G.W. 2005. **Ictiofauna do rio Paraíba do Sul: danos ambientais e sociais causados por barragens, hidrelétricas e poluição no trecho fluminense**. Rio de Janeiro: CPDMA-ALERJ, 2005. 59p.
- ARCIFA, M.S.; NORTHCOTE, T.G.; FROEHLICH, O. Interactive ecology of two cohabiting characin fishes (*Astyanax fasciatus* and *Astyanax bimaculatus*) in an eutrophic Brazilian reservoir. **Journal of Tropical Ecology**, V.7, p.257-268, 1991.
- AVANRIFAR, H.; KHYABANI, A.; FARAHMAND, H.; VATANDOUST, S.; AVANRIFAR, H.; JAHAGEERDAR, S. Detection of morphometric differentiation between isolated up- and downstream populations of Siah Mahi (*Capoeta capoeta gracilis*) (Pisces: Cyprinidae) in the Tajan River (Iran). **Hydrobiologia**, V.673, p.41–52, 2011.
- BENEDITO-CECÍLIO, E.; AGOSTINHO, A.A.; JULIO JR, H.F.; PAVANELLI, C.S. Colonização ictiofaunística do reservatório de Itaipu e áreas adjacentes. **Revista Brasileira de Zoologia**, V.14, p.1–14, 1997.

- BERTACO, V.A.; LUCENA, C.A.S. Two new species of *Astyanax* (Ostariophysi: Characiformes: Characidae) from eastern Brazil, with a synopsis of the *Astyanax scabripinnis* species complex. **Neotropical Ichthyology**, V.4, p.53–60, 2006.
- BOOKSTEIN, F.L. **Morphometric tools for landmark data**. New York: Cambridge University Press, 1991. 456p.
- BOOKSTEIN, F.L. A brief history of the morphometric synthesis. In: MARCUS, L.F.; BELLO, E.; GARCÍA-VALDECASAS, A. (Eds.). **Contributions to morphometrics**. Madrid: Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), 1993. p. 15–40.
- BRINSMEAD, J.; FOX, M.G. Morphological variation between lake- and stream-dwelling rock bass and pumpkinseed populations. **Journal of Fish Biology**, V.61, p.1619–1638, 2002.
- 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, p.419–425, 2002.
- COLLIN, H; FUMAGALLI, L. Evidence for morphological and adaptive genetic divergence between lake and stream habitats in European minnows (*Phoxinus phoxinus*, Cyprinidae). **Molecular Ecology**, V.20, p.4490–4502, 2011.
- CRISPO, E. Modifying effects of phenotypic plasticity on interactions among natural selection, adaptation and gene flow. **Journal of Evolutionary Biology**, V.21, p.1460–1469, 2008.
- CUMMING, G.S. The impact of low-head dams on fish species richness in Wisconsin, USA. **Ecological Applications**, V.14, p.1495–1506, 2004.
- CUNICO, M.A.; AGOSTINHO, A.A. Morphological patterns of fish and their relationships with reservoir hydrodynamics. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, V.49, p.125–134. 2006.
- DAY, T; PRITCHARD, J; SCHLUTER, D. A comparison of two sticklebacks. **Evolution**, V.48, p.1723–1734, 1994.
- DIAS, R.M.; BAILLY, R.R.A; SUZUKI, H.I.; AGOSTINHO, A.A. Colonization of the Corumbá Reservoir (Corumbá River, Paraná River Basin, Goiás State, Brazil) by the "lambari" *Astyanax altiparanae* (Tetragonopterinae; Characidae). **Brazilian Archives of Biology and Technology**, V.48, p.467–476, 2005.
- EPE. **Plano Decenal de Expansão de Energia 2008-2017**. Rio de Janeiro: Ministério de Minas e Energia. 2009. 435p.
- ESGUÍCERO, A.L.H; ARCIFA, M.S. Fragmentation of a Neotropical migratory fish population by a century-old dam. **Hydrobiologia**, V.638, p.41–53, 2010.

- ESTEVEES, K. E. Feeding ecology of three *Astyanax* species (Characidae, Tetragonopterinae) from a floodplain lake of Mogi-Guaçu River, Paraná River Basin, Brazil. **Environmental Biology of Fishes**, V.46, p.83–101, 1996.
- FIGUEIREDO, R.O. (1999) Transporte de carbono e nitrogênio no baixo Paraíba do Sul: fluxos e processos. Tese de Doutorado, Programa de Pós-graduação de Biociências e Biotecnologia, Universidade Estadual do Norte Fluminense, Horto, Campos dos Goytacazes, RJ, Brazil, 177p.
- FRANSSEN, N.R. Anthropogenic habitat alteration induces rapid morphological divergence in a native stream fish. **Evolutionary Applications**, V.4, p.791–804, 2011.
- 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.
- GARUTTI, V.; BRITSKI, H.A. Descrição de uma espécie nova de *Astyanax* (Teleostei, Characidae) da bacia do alto Paraná e considerações sobre as demais espécies do gênero na bacia. **Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS (Séries Zoologia)**, V.13, p.65–88, 2000.
- GARUTTI, V.; LANGEANI, F. Redescription of *Astyanax goyacensis* Eigenmann, 1908 (Ostariophysi: Characiformes: Characidae). **Neotropical Ichthyology**, V.7, p.371–376, 2009.
- GATZ JR, A.J. Ecological morphology of freshwater stream fishes. **Tulane Studies in Zoology and Botany**, V.21, p.91–124, 1979.
- 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, A.L.; KYNARD, B. Migratory fishes of Brazil: life history and fish passage needs. **River Research and Applications**, V.25, p.702–712, 2009.
- HAAS, T.C.; BLUM, N.J.; HEINS, D.C. Morphological response of a stream fish to water impoundment. **Biology letters**, V.6, p.803–806, 2010.
- HENDRY, A.P.; DAY, T.; TAYLOR, E.B. Population mixing and the adaptive divergence of quantitative traits in discrete populations: a theoretical framework for empirical tests. **Evolution**, V.55, p.459–466, 2001.
- HENDRY, A.P.; TAYLOR, E.B.; MCPHAIL, J.D. Adaptive divergence and the balance between selection and gene flow: lake and stream stickleback in the misty system. **Evolution**, V.56, p.1199–1216, 2002.

- HENDRY, A.P.; WENBURG, J.K.; BENTZEN, P; VOLK, E.C.; QUINN, T.P. Rapid evolution of reproductive isolation in the wild: evidence from introduced salmon. **Science**, V.290, p.516–518, 2000.
- 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.
- HOLLANDER, J. Testing the grain-size model for the evolution of phenotypic plasticity. **Evolution**, V.62, p.1381–1389, 2008.
- 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.
- JONSSON, B; JONSSON, N. Polymorphism and speciation in Arctic charr. **Journal of Fish Biology**, V. 58, p.605–638, 2001.
- 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.
- KANEKO, K. Symbiotic sympatric speciation: consequence of interaction-driven phenotype differentiation through developmental plasticity. **Population Ecology**, V.44, p.71–85, 2002.
- KLINGENBERG, C.P. 2008. MorphoJ. Faculty of Life Sciences, University of Manchester, UK. Disponível em: <[http://www.flywings.org.uk/MorphoJ\\_page.htm](http://www.flywings.org.uk/MorphoJ_page.htm)> Acesso em: 27 abr. 2012.
- LANGERHANS, R.B. Predictability of phenotypic differentiation across flow regimes in fishes. **Integrative and Comparative Biology**, V.48, p.750–768, 2008.
- LANGERHANS, R.B.; LAYMAN, C.A.; LANGERHANS, A.K.; DEWITT, T.J. Habitat-associated morphological divergence in two Neotropical fish species. **Biological Journal of the Linnean Society**, V.80, p.689–698, 2003.
- LANGERHANS, R.B.; REZNICK, D.N. Ecology and evolution of swimming performance in fishes: predicting evolution with biomechanics. In: Domenici, P; KAPOOR, B.G. (Eds.). **Fish Locomotion: An Etho-ecological Perspective**. Enfield: Science Publishers, 2009. p. 200–248.
- LAUDER, G.V.; DRUCKER, E.G. Forces, fishes, and fluids: hydrodynamic mechanisms of aquatic locomotion. **News in Physiological Science**, V.17, p.235–40, 2002.
- LAVIN, P.A.; MCPHAIL, J.D. Parapatric lake and stream sticklebacks on northern Vancouver Island: disjunct distribution or parallel evolution? **Canadian Journal of Zoology**, V.71, p.11–17, 1993.

- LOSOS, J.B.; CREER, D.A.; GLOSSIP, D.; GOELLNER, R.; HAMPTON, A.; ROBERTS, G.; HASKELL, N.; TAYLOR, P.; ETTLING, J. Evolutionary implications of phenotypic plasticity in the hindlimb of the lizard *Anolis sagrei*. **Evolution**, V.54, p.301–305, 2000.
- MCGUIGAN, K.; CHENOWETH, S.F.; BLOWS, M.W. Phenotypic divergence along lines of genetic variance. **American Naturalist**, V.165, p.32–43, 2005.
- MCGUIGAN, K.; FRANKLIN, C.E.; MORITZ, C.; BLOWS, M.W. Adaptation of rainbow fish to lake and stream habitats. **Evolution**, V.57, p.104–118, 2003.
- MCLAUGHLIN, R.L.; GRANT, J.W.A. Morphological and behavioural differences among recently-emerged brook charr, *Salvelinus fontinalis*, foraging in slow- vs. fast-running water. **Environmental Biology of Fishes**, V.39, p.289–300, 1994.
- MELDGAARD, T.; NIELSEN, E.E.; LOESCHCKE, V. Fragmentation by weirs in a riverine system: a study of genetic variation in time and space among populations of European grayling (*Thymallus thymallus*) in a Danish River system. **Conservation Genetics**, V.4, p.735–747, 2003.
- MENEZES, M. S. 1994. Estrutura populacional e reprodução de *Cyphocharax gilberti* (Quoy & Gaimard, 1824) (Osteichthyes, Curimatidae) no trecho inferior do rio Paraíba do Sul (RJ, MG) e principais afluentes. Dissertação de Mestrado em Zoologia, Curitiba, Universidade Federal do Paraná, 111p.
- MITTELBAACH, G.C.; OSENBURG, C.W.; WAINWRIGHT, P.C. Variation in feeding morphology between pumpkinseed populations: phenotypic plasticity or evolution? **Evolutionary Ecology Research**, V.1, p.111–128, 1999.
- MONTEIRO, L.R.; REIS S.F. **Princípios de morfometria geométrica**. Ribeirão Preto: Holos Editora, 1999. 198p.
- NILSSON, C.; REIDY, C.A.; DYNESIUS, M.; REVENGA, C. Fragmentation and flow regulation on the world's large river systems. **Science**, V.308, p.405–408, 2005.
- NOSIL, P.; CRESPI, B.J. Does gene flow constrain adaptative divergence or vice versa? A test using ecomorphology and sexual isolation in *Timema cristinae* walking-sticks. **Evolution**, V.58, p.102–112, 2004.
- ORR, M.R.; SMITH, T.B. Ecology and speciation. **Trends in Ecology and Evolution**, V.13, p.502–506, 1998.
- 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.

- PINTO, B.C.T.; ARAÚJO, F.G.; RODRIGUES, V.D.; HUGHES, R.M. Local and ecoregion effects on fish assemblage structure in tributaries of Rio Paraíba do Sul, Brazil. **Freshwater biology**, V.54, p.2600-2615, 2009.
- PINTO, B.C.T.; PEIXOTO, M.G.; ARAÚJO, F.G. Effects of the proximity from an industrial plant on fish assemblages in the rio Paraíba do Sul, southeastern Brazil. **Neotropical Ichthyology**, V.4, p.269–278, 2006.
- POFF, N.L.; ALLAN, J.D.; BAIN, M.B.; KARR, J.R.; PRESTEGAARD, K.L.; RICHTER, B.D.; SPARKS, R.E.; STROMBERG, J.C. The natural flow regime. **BioScience**, V.47, p.769–784, 1997.
- POFF, N. L.; HART, D.D. How dams vary and why it matters for the emerging science of dam removal. **BioScience**, V.52, p.659–668, 2002.
- RÄSÄNEN, K.; HENDRY, A.P. Disentangling interactions between adaptive divergence and gene flow when ecology drives diversification. **Ecological Letters**, V.11, p.624–636, 2008.
- REIS, R.E.; KULLANDER, S.O.; FERRARIS-Jr., C.J. **Check list f the freshwater fishes of South and Central America**. Porto Alegre: EDIPUCRS, 2003. 729 p.
- REZNICK, D.N.; SHAW, F.H.; RODD, F.H.; SHAW, R.G. Evaluation of the rate of evolution in natural populations of guppies (*Poecilia reticula*). **Science**, V.275, p.1934–1937, 1997.
- RICE, W.R.; HOSTERT, E.E. Laboratory experiments on speciation: what have we learned in 40 years? **Evolution**, V.47, p.1637–1653, 1993.
- ROBINSON, B.W.; WILSON, D.S. Character release and displacement in fishes: a neglected literature. **American Naturalist**, V.144, p.596–627, 1994.
- ROBINSON, B.W.; WILSON, D.S. Genetic variation and phenotypic plasticity in a trophically polymorphic population of pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*). **Evolutionary Ecology**, V.10, p.631–652, 1996.
- ROHLF, F. 2004a. tpsUtil. Version 1.45 [programa de computador]. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook. <http://life.bio.sunysb.edu/morph/> (Acessado em 27 abr. 2012).
- ROHLF, F. 2004b. tpsDig. Version 2.1 [programa de computador]. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook. <http://life.bio.sunysb.edu/morph/> (Acessado em 27 abr. 2012).
- ROHLF, F. 2004c. tpsRelw. Version 1.46 [programa de computador]. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook. <http://life.bio.sunysb.edu/morph/> (Acessado em 27 abr. 2012).

- ROHLF, F.J.; MARCUS, L.F. A revolution in morphometrics. **Trends in Ecology & Evolution**, V.8, p.129–132, 1993.
- 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.
- ROSENBERG, D.M.; MCCULLY, P.; PRINGLE, C.M. Global-scale environmental effects of hydrological alterations: Introduction. **BioScience**, V.50, p.746–751, 2000.
- RUZZANTE, D.E.; WALDE, S.J.; CUSSAC, V.E.; MACCHI, P.J.; ALONSO, M.F. Trophic polymorphism, habitat and diet segregation in *Percichthys trucha* (Pisces: Percichthyidae) in the Andes. **Biological Journal of the Linnean Society**, V.65, p.191–214, 1998.
- SANTOS, A.B.I.; TERRA B.F.; ARAÚJO F.G. Fish assemblage in a dammed tropical river an analysis along the longitudinal and temporal gradients from river to reservoir. **Zoologia**, V.27, p.732–740, 2010.
- 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.
- SMITH, T.B.; SKÚLASON, S. Evolutionary significance of resource polymorphisms in fishes, amphibians, and birds. **Annual Review of Ecology and Systematics**, V.27, p.111–133, 1996.
- STOCKWELL, C.A.; WEEKS, S.C. Translocations and rapid evolutionary responses in recently established populations of western mosquitofish (*Gambusia affinis*). **Animal Conservation**, V.2, p.103–110, 1999.
- STRAUSS, R.E.; BOOKSTEIN, F.L. The truss: body form reconstructions in morphometrics. **Systematic Zoology**, V.31, p.113–135, 1982.
- SULTAN, S.E.; SPENCER, H.G. Metapopulation structure favors plasticity over local adaptation. **The American Naturalist**, V.160, p.271–283, 2002.
- SWAIN, D.P.; HOLTBY, L.B. Differences in morphology and behavior between juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) rearing in a lake and in its tributary stream. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, V.46, p.1406–1414, 1989.
- TAYLOR, E.B. Species pairs of north temperate freshwater fishes: evolution, taxonomy, and conservation. **Reviews in Fish Biology and Fisheries**, V.9, p.299–324, 1999.
- TERRA, B.F.; SANTOS, A.B.I.; ARAÚJO, F.G. Fish assemblage in a dammed tropical river: an analysis along the longitudinal and temporal gradients from river to reservoir. **Neotropical Ichthyology**, V.8, p.599–606, 2010.
- TILMAN, D.; MAY, R.M.; LEHMAN, C.L.; NOWAK, M.A. Habitat destruction and the extinction debt. **Nature**, V.371, p.65–66, 1994.

- WEST-EBERHARD, M.J. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, V.20, p.249–278, 1989.
- WHITELEY, A.R. Trophic polymorphism in a riverine fish: morphological, dietary, and genetic analysis of mountain whitefish. **Biological Journal of the Linnean Society**, V.92, p.253–267, 2007.
- YAMAMOTO, S.; MORITA, K.; KOIZUMI, I; MAEKAWA, K. Genetic differentiation of white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) populations after habitat fragmentation: spatial-temporal changes in gene frequencies. **Conservation Genetics**, V.5, p.529–538, 2004.
- ZELDITCH, M.L.; SWIDERSKI, D.L.; SHEETS, D.H.; FINK, W.L. 2004. **Geometric morphometrics for biologists**. San Diego: Elsevier Academic Press, 2004. 443p.

## 7 GLOSSÁRIO

Componentes uniformes (*uniform components*) – Componente que descreve a deformação uniforme (ou globais). Em configurações bidimensionais, a deformação uniforme é descrita por dois componentes: compressão/dilatação e cisalhamento.

Deformações parciais (*partial warps*) – Componentes que descrevem a deformação não-uniforme (ou localizada).

Distância de Mahalanobis (D, *Mahalanobis distance*) – É uma distância estatística generalizada, ajustada para as correlações entre variáveis. Pode ser interpretada como a métrica (distância entre configurações) no espaço canônico.

Forma (*shape*) – Na morfometria geométrica, é considerada todas as propriedades de uma configuração de pontos que não se alteram por efeitos de tamanho, posição e orientação.

Homologia operacional – Correspondência biológica da posição dos marcos anatômicos de forma para forma. Difere do conceito evolutivo ou táxico (similaridade devida à ancestralidade comum).

*Incertae sedis* (“com posição incerta”) – Trata-se de uma expressão utilizada na taxonomia para indicar a incapacidade de estabelecer a posição exata de um táxon dentro da classificação.

Marco anatômico (*landmark*) – Biologicamente, marcos anatômicos são locais anatômicos discretos e homólogos; matematicamente, são pontos de correspondência coincidentes dentro e entre populações.

Sobreposição generalizada de Procrustes (GLS, *generalized least squares Procrustes superimposition*) – Superposição generalizada minimizando a distância parcial de Procrustes de todas as formas na amostra, de modo que a soma dos quadrados das distâncias entre os pontos correspondentes em ambas as configurações seja a menor possível.

Tamanho do centróide (*centroid size*) – É a medida de tamanho usada na morfometria geométrica. Corresponde a raiz quadrada do somatório dos quadrados das distâncias de todos os marcos anatômicos ao centróide da forma

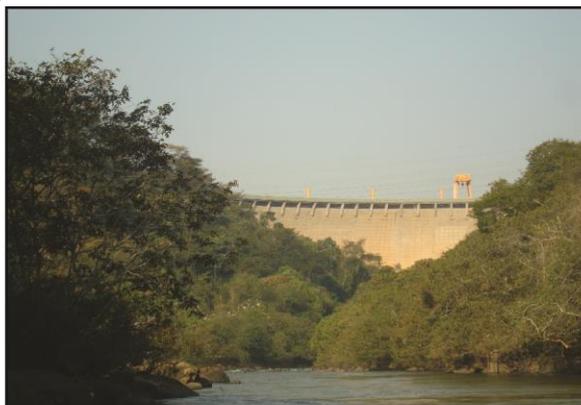
*Thin plate splines* – É uma função interpolante utilizada para prever a diferença em forma entre a configuração de referência em outra configuração ao longo de todos os pontos da forma, não apenas os marcos anatômicos.

Variáveis indesejáveis – São variáveis não relacionadas com a configuração de um determinado objeto: tamanho, posição e orientação.

**ANEXO – Fotografias da área de estudo**



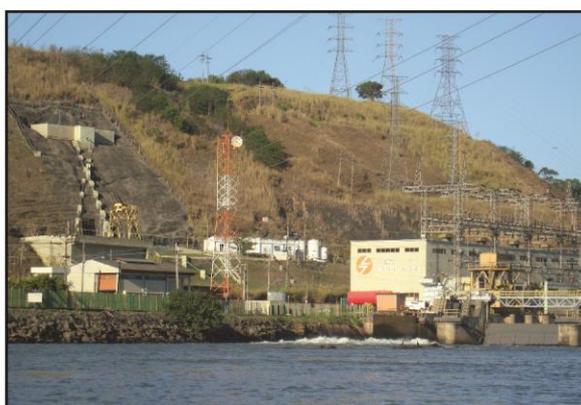
**Funil (Montante)**



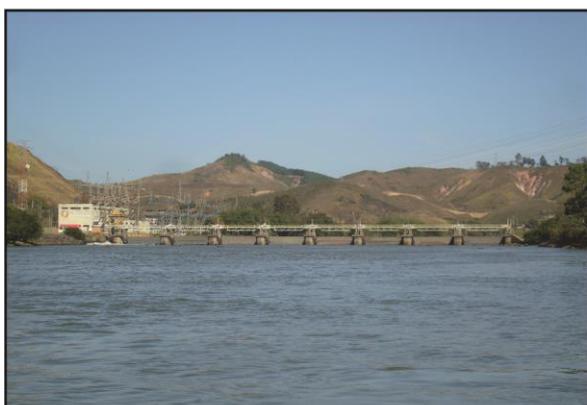
**Funil (Jusante)**



**Santa Cecília (Montante)**



**Santa Cecília (Canal lateral)**



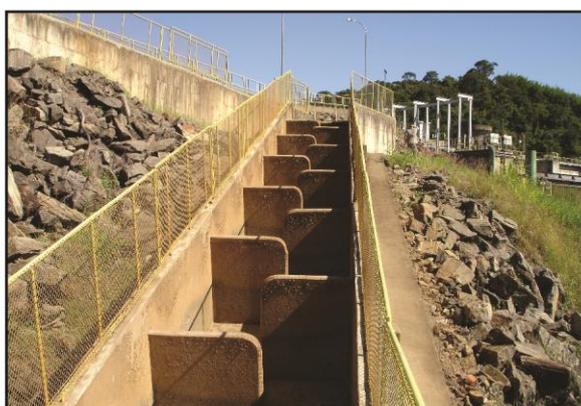
**Santa Cecília (Jusante)**



**Ilha dos Pombos (Montante)**



**Ilha dos Pombos (Jusante)**



**Ilha dos Pombos (Escada de Peixes)**