

Efeito da maturação gonadal sobre o conteúdo calórico e condição geral de peixes da planície de inundação do alto rio Paraná

Melina Rizzato Vismara*, Evanilde Benedito-Cecilio e Anna Christina Esper Amaro de Faria

Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aqüicultura, Departamento de Biologia, Universidade Estadual de Maringá, Av. Colombo, 5790, 87020-900, Maringá, Paraná, Brasil. *Autor para correspondência. e-mail: mel_rizza@yahoo.com.br

RESUMO. Com o intuito de investigar a alocação de energia e a correlação entre esta e o fator de condição (K) de peixes da planície de inundação do alto rio Paraná (22°43'S; 53°32'W), foram selecionadas as espécies *Serrasalmus marginatus* (piscívora), *Loricariichthys platymetopon* (detritívora), *Leporinus friderici* (onívora-herbívora) e *Parauchenipterus galeatus* (onívora-insetívora). As coletas foram realizadas em novembro/2002, março e setembro/2003. As amostras de músculos de indivíduos de ambos os sexos pertencentes a diferentes estádios de maturação gonadal tiveram seu conteúdo calórico determinado em bomba calorimétrica e os resultados comparados com o K. Diferenças significativas foram encontradas entre os sexos e estádios de maturação. A espécie detritívora posicionou-se entre as onívoras e apiscívora quanto ao conteúdo calórico e não foram identificadas diferenças entre as onívoras. A maturação gonadal exerceu efeito sobre a alocação de energia e o K, enquanto este último não se correlacionou com a energia armazenada nos músculos.

Palavras-chave: reprodução de peixes, calorimetria, fator de condição, grupos tróficos.

ABSTRACT. Effect of gonadal maturation on the caloric content and general condition of fish from the upper Paraná river floodplain. Aiming to investigate the energy allocation and the correlation between it and the condition factor (K) of fish from the Upper Paraná River floodplain (22°43'S; 53°2'W), the following species were selected: *Serrasalmus marginatus* (piscivorous), *Loricariichthys platymetopon* (detritivorous), *Leporinus friderici* (omnivorous-herbivorous) and *Parauchenipterus galeatus* (omnivorous-insectivorous). The collections were carried out in November/2002 and March and September/2003. The muscle samples of individuals from both sexes, belonging to different stages of gonadal maturation had their caloric content determined in a calorimetric pump and the results compared with K. Significant differences were found between the sexes and maturation stages. The detritivorous species was positioned between the omnivor and piscivor regarding the caloric content. Differences among the omnivorous were not identified. The gonadal maturation had an effect on the allocation of energy and K. It was not correlated with the energy stored in the muscles.

Key words: fish reproduction, calorimetry, condition factor, trophic groups.

Introdução

A alocação da energia assimilada do alimento tem profundas implicações na sobrevivência e sucesso reprodutivo das espécies. Os peixes, assim como outros organismos animais, utilizam os recursos alimentares ingeridos como combustível nos processos metabólicos (Calow, 1985). A maneira como cada organismo utiliza a energia obtida do alimento é de interesse fundamental, dado que sua distribuição, muitas vezes, pode representar um ponto de conflito para o organismo em determinadas etapas de seu ciclo de vida,

variando, inclusive, entre os sexos. Por outro lado, a energia armazenada corresponde ao resultado preciso das limitações e interações entre os custos e benefícios de uma determinada situação ecológica (Pianka, 1982).

Portanto, conhecimento de como a energia é distribuída aos diferentes processos a nível individual, populacional e de comunidades torna-se relevante, considerando que a quantificação desta energia nos níveis tróficos e fases de desenvolvimento permite a elaboração de modelos de fluxo de energia e auxilia no manejo de sistemas ecológicos (Winberg, 1970; Calow, 1985; Wootton, 1990).

Nos últimos anos, o uso de modelos bioenergéticos em ecologia tem se intensificado (Schreckenbach *et al.*, 2001). No entanto, quantificações energéticas do fluxo de energia nos ecossistemas brasileiros ainda são incipientes e estas são obtidas, muitas vezes, mediante estimativas teóricas dos conteúdos calóricos de alguns componentes da cadeia trófica. Apesar da densidade calórica dos integrantes das teias alimentares poder influenciar significativamente os cálculos do modelo de consumo, produção e eficiência de conversão, alguns trabalhos têm assumido os valores de energia como equivalentes e constantes para os grupos tróficos (Economidis *et al.*, 1981).

Diferenças no armazenamento e alocação de reservas de energia ao longo do ano têm sido constatadas para algumas espécies de peixes do alto rio Paraná e relacionadas com os processos reprodutivos e condições alimentares (Universidade Estadual de Maringá: Nupélia/Finep, 1989; Andrian e Barbieri, 1996; Hahn *et al.*, 1997a; Marques, 1993). A hipótese de que tanto a estrutura quanto o funcionamento do sistema da planície de inundação do alto rio Paraná são controlados, primariamente, pelas variações cíclicas do nível hidrológico tem sido confirmada em vários trabalhos (Gomes e Agostinho 1997; Vazzoler *et al.*, 1997; Veríssimo, 1999). O aumento do nível fluviométrico é responsável pela ampliação dos ambientes, tanto em área como em biótopos, com conseqüente reflexo na disponibilidade de abrigos e alimentos.

Por outro lado, efeitos antrópicos sobre o nível de água na planície de inundação têm sido verificados nos últimos anos, motivados pela operação de hidrelétricas a montante, conduzindo a modificações sazonais nas características bióticas e abióticas a que está submetido o sistema. Essas alterações, aliadas às características do pulso de inundação, incorporam-se ao ciclo de vida das espécies de peixes, conduzindo a um sincronismo entre a sazonalidade dos processos vitais das espécies e as modificações do ambiente. O conteúdo calórico específico e as transferências energéticas de um nível trófico a outro também devem sofrer variações sazonais. Até o momento, contudo, ainda não foram quantificadas para muitos dos organismos animais e vegetais pertencentes à planície de inundação do alto rio Paraná (Pereira, 2001).

As condições alimentares recentes às quais os peixes estão submetidos podem ser avaliadas por meio do fator de condição (K) (Vazzoler, 1996). Este, além de indicar o bem estar do peixe, possibilita relações com condições ambientais (Filbert e Hawkins, 1995) e comportamentais, incluindo a reprodução (Vazzoler e Vazzoler, 1965). Relações interespecíficas, como parasitismo, predação e competição, também afetam o

fator de condição (Tavares-Dias *et al.*, 2000; Dannewitz e Petersson, 2001) e, possivelmente, a demanda energética necessária ao sucesso e manutenção da espécie no ambiente.

Neste contexto, com o intuito de identificar os padrões de alocação de energia e a existência de correlação entre o fator de condição e o conteúdo calórico presente nos músculos das espécies de peixes da planície de inundação do alto rio Paraná, foram selecionadas, dentre as mais abundantes, aquelas pertencentes aos diferentes níveis tróficos. Duas das espécies são consideradas onívoras: *Leporinus friderici* (Bloch, 1794) e *Parauchenipterus galeatus* (Linnaeus, 1766) (Hahn *et al.*, 1997b). A primeira, embora alimente-se de animais, apresenta 88% de sua dieta de origem vegetal (Peretti e Andrian, 2004). *Parauchenipterus galeatus*, ao contrário, tem predomínio em sua dieta de insetos, em cerca de 60% (Andrian e Barbieri, 1996). *Loricariichthys platymetopon* (Isbrucker e Nijssen, 1979) é considerada uma espécie detritívora, pois ingere, além de detrito e sedimento, insetos e algas (Hahn *et al.*, 1997b). Por apresentar preferência alimentar de 95,3% por nadadeiras e músculos de peixes, *Serrasalmus marginatus* (Valenciennes, 1847) é caracterizada como espécie piscívora (Peretti e Andrian, 2004).

Assim, supondo que, com base na dieta das espécies de peixes existam diferenças energéticas significativas intra e interespecíficas, correlacionadas com o fator de condição, o presente trabalho procurou responder às seguintes questões: 1) as variações intraespecíficas no conteúdo de energia muscular, relacionadas ao sexo e estágio de maturação gonadal, são significativamente diferentes? 2) as espécies onívoras com tendências alimentares distintas são diferentes quanto à quantidade de energia presente em seus músculos? 3) qual a posição trófica da espécie detritívora? 4) a energia armazenada nos músculos de peixes correlaciona-se com o bem estar geral do peixe?

Material e métodos

A área de estudo compreendeu a planície de inundação do alto rio Paraná, que se estende desde a foz do rio Paranapanema até o início do reservatório de Itaipu (Figura 1), sendo amostrados os rios Paraná (22°45'S; 53°15'W), Baía (22°43'S; 53°17'W) e Ivinheima (22°47'S; 53°32'W).

Dentre as espécies de peixes coletadas em novembro de 2002, março e setembro de 2003, foram selecionadas *Serrasalmus marginatus* – piscívora, *Loricariichthys platymetopon* – detritívora, *Leporinus friderici* – onívora com tendência à herbivoria e *Parauchenipterus galeatus* – onívora com tendência à insetivoria.

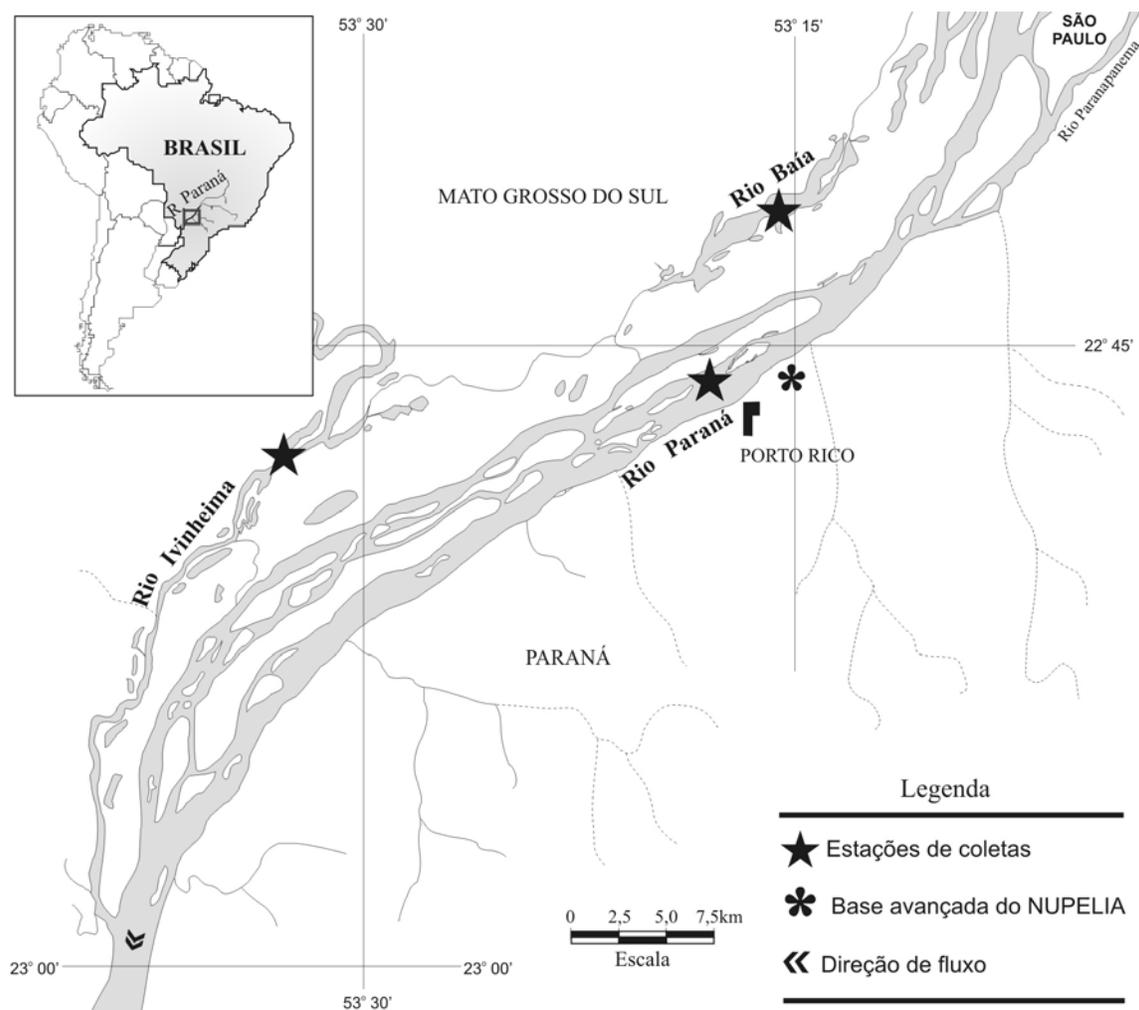


Figura 1. Localização das estações de amostragem nos rios Paraná, Baía e Ivinheima.

Nas capturas, foram utilizadas redes de espera de diferentes malhagens, expostas por 24 horas com revistas a cada 8 horas. O número de amostras variou de 2 a 15 indivíduos por estágio de maturação gonadal. De cada exemplar amostrado, foram tomados os seguintes dados: comprimento padrão (C_p , em centímetros), peso total (P_t , em gramas), sexo e estágio de maturação gonadal (REP = repouso; MAT = maturação; MAD = maduro; ESG = esgotado). Os dois últimos foram identificados por intermédio de inspeção visual das gônadas, considerando a classificação e os critérios estabelecidos por Vazzoler (1996).

As amostras de músculo, extraídas de cada indivíduo, foram secas em estufa a 60°C até peso constante e maceradas até a obtenção de um pó fino e homogêneo. A caloria por grama de peso seco foi determinada em bomba calorimétrica (modelo Parr

1261), a fim de estabelecer o conteúdo energético das amostras, também denominado densidade calórica.

O estado fisiológico do peixe foi avaliado por meio dos valores médios do fator de condição (K), obtido pela fórmula $K = P_t / C_p^b$, sendo b o coeficiente angular da regressão linear entre P_t e C_p .

As variações na densidade calórica e no fator de condição foram avaliadas graficamente para cada sexo e espécie analisada, considerando os valores médios e o desvio padrão. Por não atingirem os pressupostos da análise de variância, os dados das espécies foram verificados através do programa EcoSim.

Para identificar uma possível relação entre o conteúdo calórico e o fator de condição dos indivíduos amostrados, além da inspeção gráfica, os dados foram analisados estatisticamente pelo Teste “ t ” de Student para amostras pareadas.

Resultados

Foram amostrados indivíduos pertencentes a ambos os sexos de todas as espécies analisadas. Entretanto, nem todos os estádios de maturação gonadal foram registrados para *L. friderici*.

As médias da densidade calórica dos indivíduos pertencentes aos estádios de maturação gonadal de fêmeas e machos de *L. friderici* não foram diferentes significativamente (EcoSim: GL = 2; IO = 3,02; p = 0,06 e EcoSim: GL = 2; IO = 0,03; p = 0,98, respectivamente). Entre as fêmeas, o estádio MAT apresentou a média mais elevada ($5332,7 \pm 422,8$ cal/g de peso seco) e a maior variabilidade calórica. Para os machos, a maior média e variabilidade foram registradas para o estádio REP ($4915 \pm 293,9$ cal/g de peso seco). Considerando os resultados obtidos para o fator de condição, constataram-se diferenças significativas apenas para as fêmeas (EcoSim: GL = 3; IO = 4,43; p < 0,05), sendo os valores máximos registrados também para o estádio MAT ($2,7 \pm 0,2$). Para os machos, indivíduos no estádio MAD foram os que apresentaram as maiores médias ($2,6 \pm 0,2$) (Figura 2).

As médias das densidades calóricas e do fator de condição de fêmeas e de machos de *P. galeatus* (Figura 3), não apresentaram diferenças significativas (EcoSim_{cal-fêmeas}: GL = 2, IO = 0,82, p = 0,45; EcoSim_{cal-machos}: GL = 3, IO = 1,18, p = 0,34; EcoSim_{k-fêmeas}: GL = 2, IO = 1,13, p = 0,34; EcoSim_{k-machos}: GL = 3, IO = 1,05, p = 0,41). Para fêmeas, o estádio MAD obteve maior média e variabilidade calórica ($5047,01 \pm 235$ cal/g de peso seco), enquanto que para os machos, foi o estádio ESG que exibiu os maiores valores médios ($5121,4 \pm 143,9$ cal/g de peso seco). A média do fator de condição foi maior entre os indivíduos em maturação de ambos os sexos (fêmeas: $6,4 \pm 0,5$; machos: $10,2 \pm 0,8$).

Para *L. platymetopon*, constatou-se diferença significativa entre as médias das densidades calóricas dos estádios de maturação de fêmeas (EcoSim: GL = 3; IO = 6,09; p < 0,05), e machos (EcoSim: GL = 3; IO = 18,6; p < 0,05), sendo os maiores valores constatados para o estádio MAD (5015 ± 148 cal/g de peso seco) de fêmeas e de machos (5076 ± 62 cal/g de peso seco). Em relação ao fator de condição da

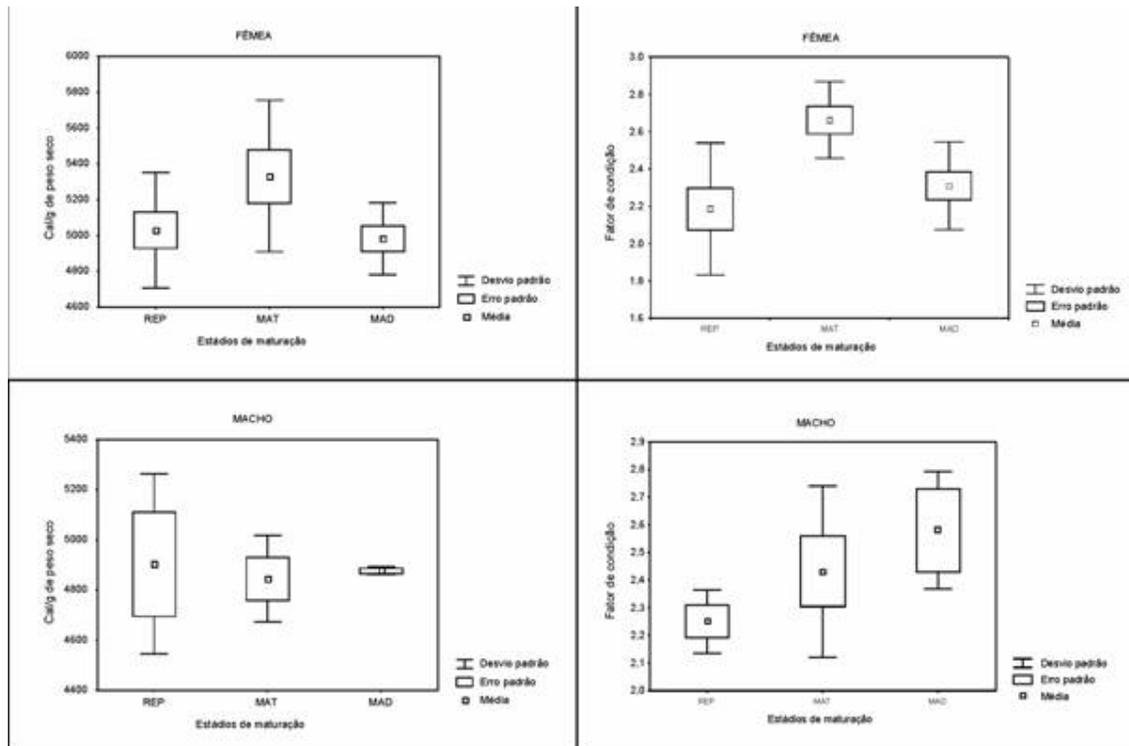


Figura 2. Conteúdo calórico (cal/g de peso seco) e fator de condição de fêmeas e machos de *L. friderici* por estádio de maturação gonadal (REP = repouso; MAT = maturação; MAD = maduro).

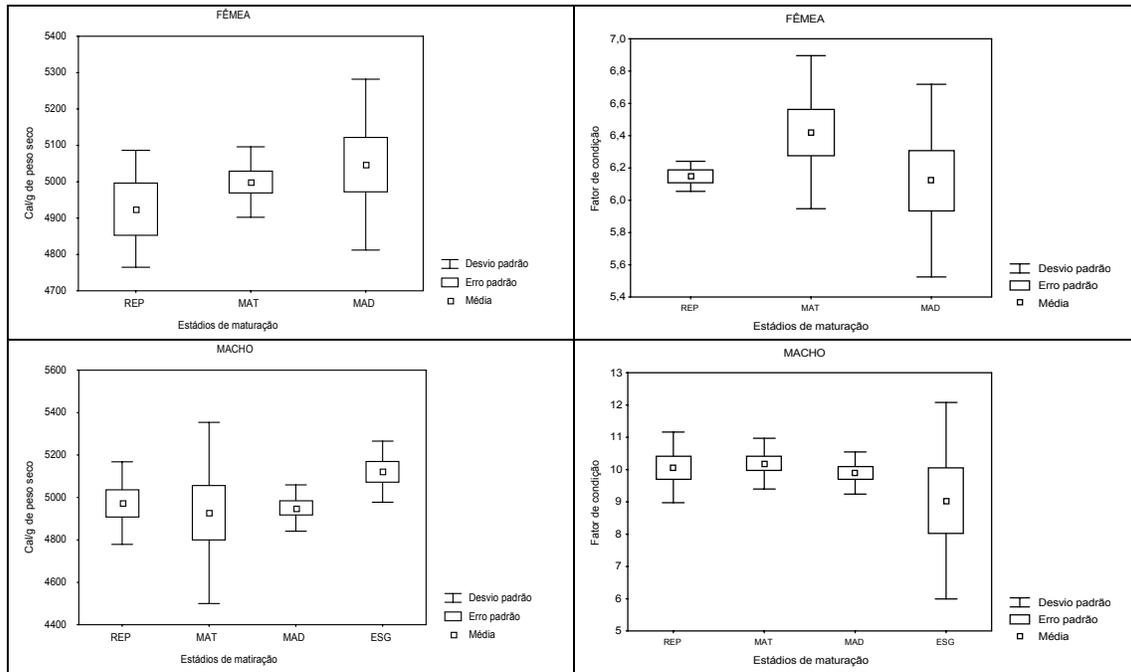


Figura 3. Conteúdo calórico (cal/g de peso seco) e fator de condição de fêmeas e machos de *P. galeatus* por estágio de maturação gonadal (REP = repouso; MAT = maturação; MAD = maduro; ESG = esgotado).

espécie, observaram-se as melhores condições para fêmeas maduras ($0,8 \pm 0,09$), sendo os valores significativos entre os estádios (EcoSim: GL = 3; IO = 4,37; $p < 0,05$). Para os machos, os maiores

valores foram registrados para MAT ($0,82 \pm 0,09$), não ocorrendo diferenças significativas entre os estádios de maturação gonadal (EcoSim: GL = 3; IO = 0,87; $p = 0,48$) (Figura 4).

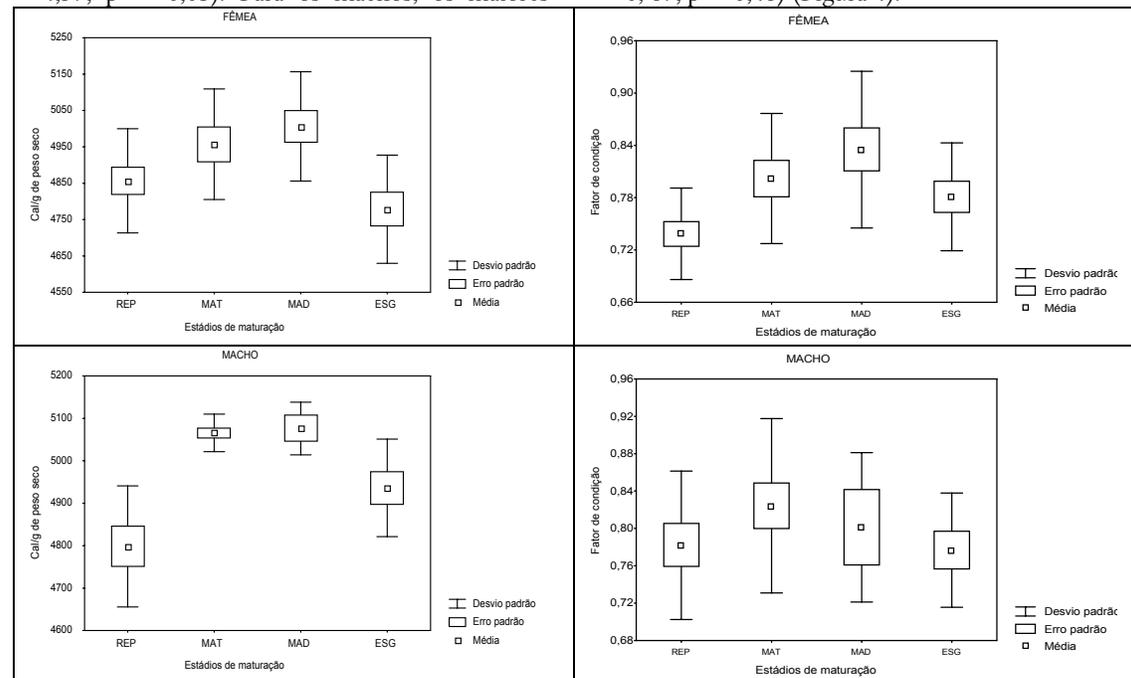


Figura 4. Conteúdo calórico (cal/g de peso seco) e fator de condição de fêmeas e machos de *L. platymetopon* por estágio de maturação gonadal (REP = repouso; MAT = maturação; MAD = maduro; ESG = esgotado).

Fêmeas e machos de *S. marginatus* não diferiram significativamente quanto às médias das densidades calóricas dos estádios de maturação gonadal (EcoSim: GL = 3; IO = 1,18; $p = 0,32$ e EcoSim: GL = 3; IO = 1,86; $p = 0,14$, respectivamente). As fêmeas apresentaram as maiores densidades calóricas em MAD ($4869,9 \pm 199,7$ cal/g de peso seco) e a maior variabilidade em MAT, enquanto que, para os machos, os valores médios mais elevados foram registrados para REP ($4911,1 \pm 151,8$ cal/g de peso seco), sendo que a maior variabilidade foi observada em MAT. O fator de condição para a espécie foi maior para fêmeas maduras ($3,2 \pm 0,2$), enquanto para os machos os valores foram maiores entre indivíduos esgotados ($3,04 \pm 0,2$). Diferenças significativas foram encontradas entre as fêmeas (EcoSim: GL = 3; IO = 4,43; $p < 0,05$) (Figura 5).

Ambos os sexos de cada espécie tiveram seus valores calóricos crescentes do estágio MAT para MAD, exceto fêmeas de *L. friderici*. Além das diferenças significativas entre os estádios de maturação gonadal descritas anteriormente, foram observadas diferenças no conteúdo calórico entre

machos e fêmeas de *L. friderici* ($p < 0,05$) e entre as espécies (EcoSim: GL = 3; IO = 11,48; $p < 0,05$). Pôde-se inferir, graficamente, que *S. marginatus* diferiu significativamente das demais, apresentando a menor média, enquanto o maior valor em cal/g de peso seco foi observado para a espécie onívora com tendência alimentar a herbivoria (Figura 6). O fator de condição foi significativamente diferente entre os sexos apenas para *P. galeatus* (EcoSim: GL = 1; IO = 124,76; $p < 0,05$). Entre as espécies, também foram verificadas diferenças significativas (EcoSim: GL = 3; IO = 695,17; $p < 0,05$), sendo que a menor condição foi registrada entre os indivíduos pertencentes a *L. platymetopon* e a maior entre os indivíduos de *P. galeatus*.

As comparações entre fator de condição e cal/g de peso seco, para cada indivíduo, revelaram diferenças significativas (Teste "t": $p < 0,05$), indicando que as tendências do fator de condição e da densidade calórica dos músculos não se correlacionaram (Figura 7).

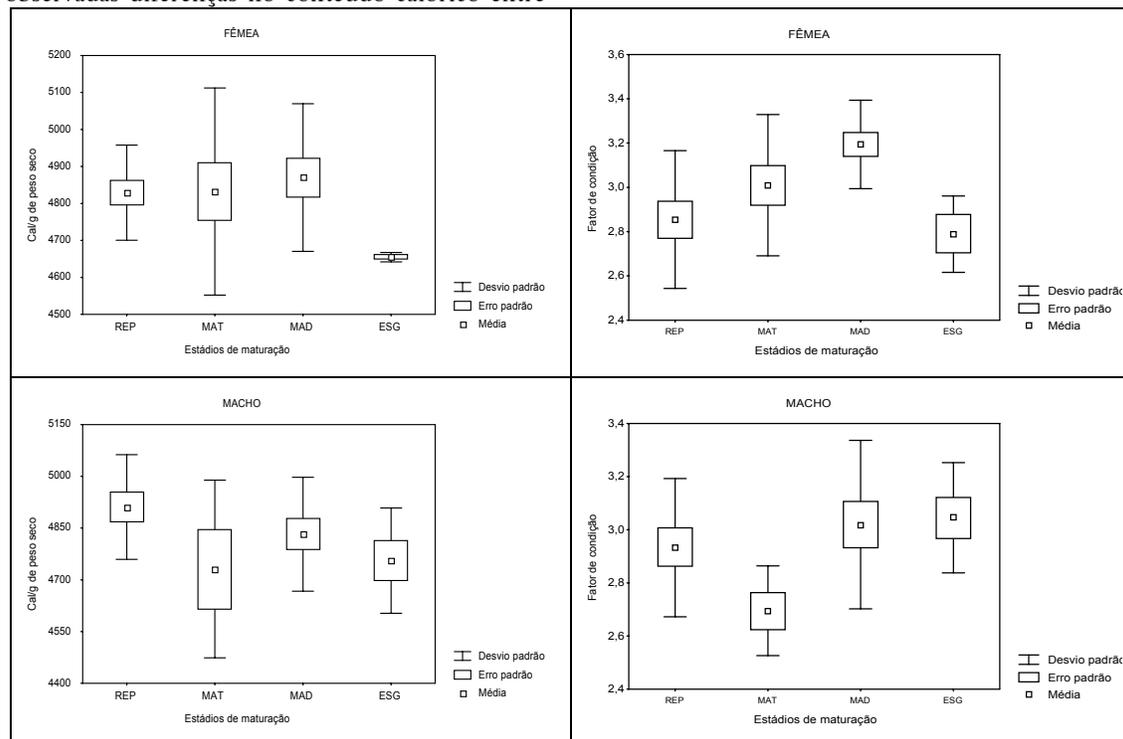


Figura 5. Conteúdo calórico (cal/g de peso seco) e fator de condição, de fêmeas e machos de *S. marginatus* por estágio de maturação gonadal (REP = repouso; MAT = maturação; MAD = maduro; ESG = esgotado).

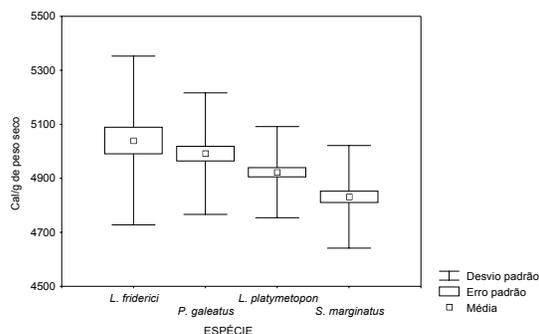


Figura 6. Variação do conteúdo calórico das espécies de diferentes grupos tróficos pertencentes à planície de inundação do alto rio Paraná.

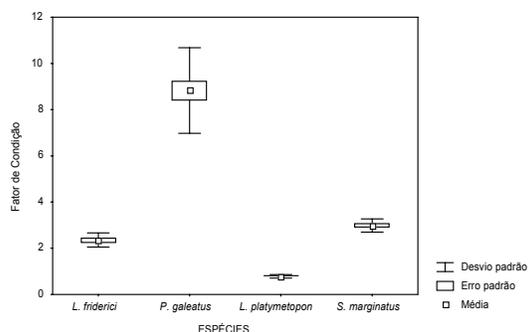


Figura 7. Variação do fator de condição das espécies de diferentes grupos tróficos pertencentes à planície de inundação do alto rio Paraná.

Discussão

Entre machos e fêmeas das espécies de peixes analisadas, não foram constatadas diferenças significativas nos valores do conteúdo calórico e do fator de condição, exceto para *L. friderici* no primeiro caso e para *P. galeatus* no segundo. Essas espécies foram as únicas que não tiveram todos os estádios de maturação representados e, por isso, a ausência do estádio esgotado pode ter permitido que valores altos fossem evidenciados em um dos sexos, conduzindo a diferenças significativas entre os mesmos.

A carência de indivíduos pertencentes ao estádio ESG de machos e fêmeas de *L. friderici*, nas capturas realizadas, é motivada, em grande parte, pelo caráter migratório da espécie (Vazzoler, 1989). Possivelmente, a desova da espécie, considerada total e realizada entre outubro e janeiro, processe-se em ambientes distintos daqueles considerados neste trabalho, como as margens dos rios e áreas sazonalmente alagáveis (Nakatani *et al.*, 1997, 2001) e os locais amostrados correspondam apenas ao local de crescimento e/ou alimentação. Esse também pode ter sido o caso das fêmeas de *P. galeatus*, que não

foram registradas nas amostragens, embora machos esgotados tenham ocorrido. Assim, com base nos resultados obtidos, pode-se afirmar que não existiram diferenças entre os sexos quando foram incluídos nas análises indivíduos pertencentes a todos os estádios de maturação gonadal ou quando os sexos foram comparados entre indivíduos pertencentes ao mesmo estádio.

Destaca-se que, analisando-se os valores de densidade calórica e do fator de condição em cada um dos sexos, constatou-se que ocorreram, para a maioria das espécies, diferenças significativas entre os estádios de maturação. Foi comum, durante o processo de maturação (MAT) e de desenvolvimento completo das gônadas (MAD), registrarem-se os mais elevados valores dos parâmetros analisados. No final da maturação, os ovócitos encontram-se muito volumosos devido ao acúmulo de vitelo, ocasionando um incremento em peso dos ovários (Stacey, 1984), com conseqüente aumento do fator de condição. Esse fato indicou que é no período de preparação das gônadas para a reprodução que ocorrem as mais elevadas concentrações energéticas no organismo, visando suprir a demanda de energia necessária à realização dos eventos relacionados, não apenas a fecundação dos gametas, mas também a sobrevivência da progênie. De acordo com Vazzoler (1996), os períodos de maior e menor condição das fêmeas são usados como indicadores do período de maior atividade reprodutiva, decorrente da utilização de reservas energéticas para esse processo. A elevação do fator de condição pode refletir o aumento do peso das gônadas durante a maturação (Moreira, 2004).

Em geral, verificou-se que: 1) fêmeas em maturação e maduras exibiram conteúdos calóricos superiores aos dos machos no mesmo estádio; e 2) em relação aos estádios REP e MAT, as fêmeas sofreram acréscimo energético nos músculos com o avanço da maturação gonadal, enquanto os machos apresentaram condição inversa. O primeiro caso pode estar relacionado ao fato de as fêmeas produzirem gametas maiores do que os machos, exigindo o armazenamento de maior quantidade de energia para o processo de maturação gonadal (Vazzoler, 1996). No segundo caso, o aumento nas densidades calóricas dos músculos no estádio MAT em relação ao REP e o decréscimo quando comparado aos demais estádios, segue o padrão verificado para os teleósteos (Dória e Andrian, 1997; Benedito-Cecilio, *et al.*, subm), isto é, a maturação final das gônadas exige das fêmeas um expressivo gasto de energia. Esse decréscimo, entretanto,

ocorreu tardiamente para as fêmeas de *L. platymetopon*, sendo registrado apenas no estágio ESG. Nesse caso, a desova parcelada de grandes ovócitos maduros com média de 3,20mm de diâmetro (Vazzoler, 1996) tem um maior efeito sobre a mobilização de energia do que o processo de maturação gonadal (Suzuki, 2000). Além disso, um longo período reprodutivo, o qual se estende de outubro a março (Nakatani et al., 2001), abrange maior amplitude de condições favoráveis à desova, aumentando a probabilidade de sobrevivência da prole mediante eventos ambientais imprevisíveis que possam resultar em perda total do investimento energético na reprodução (Moreira, 2004).

Para *L. platymetopon* verificou-se, ainda, que tanto as médias do fator de condição quanto do conteúdo calórico foram menores em indivíduos pertencentes aos estádios REP e ESG. É na fase REP que as gônadas encontram-se em preparação para iniciar o novo ciclo reprodutivo. E o que se constata é que imediatamente após o período de reprodução os indivíduos já iniciam um processo de recuperação e armazenamento de energia nos músculos. Grupos ou cistos de espermatogônias e ovogônias organizam-se para reiniciar o período de maturação gonadal (Benedito, 1989). Assim, é possível que pela intensificação desse processo ocorra maior exigência no acúmulo de energia para posterior mobilização para as gônadas com o avanço da maturação gonadal. Os machos dessa espécie sofrem perda energética após o período de desova, pois apresentam cuidado com a prole, carregando a massa de ovos aderida ao lábio inferior (Tos et al., 1997). Para machos de *S. marginatus*, verificou-se que o estágio MAT foi o de menor conteúdo calórico. Esse fato denota que a demanda energética não ocorre durante o período de preparação para a reprodução, mas sim após a desova, considerada parcelada, que se estende de setembro a março (Nakatani et al., 2001). Sabe-se que nesse período a espécie torna-se agressiva (Agostinho, 1997) e, portanto, necessita da energia armazenada para garantir a proteção e a conseqüente sobrevivência da prole. Moreira (2004), estudando a espécie piscívora *Acestrothinchus falcirostris*, verificou a mesma tendência de redução do fator de condição, atribuindo o resultado à demanda energética para a maturação dos ovócitos e/ou à redução do peso das gônadas em decorrência da desova.

Diferenças interespecíficas foram detectadas, nas quais as espécies onívoras com tendências alimentares distintas e a detritívora não diferiram estatisticamente entre si quanto aos valores de cal/g de peso seco. Entretanto, observou-se que existe diferença em seus conteúdos calóricos quando

comparadas à espécie piscívora, que apresentou valor calórico menos elevado que o das primeiras. Quanto ao fator de condição, as espécies onívoras foram muito distintas, sendo que *P. galeatus* apresentou os mais elevados valores de K.

Assim, comparando-se a densidade calórica encontrada nos músculos dos peixes e o fator de condição, não foi possível estabelecer correlação significativa, embora tenham sido registradas tendências similares na análise dos estádios de maturação entre as fêmeas das espécies analisadas. Isto indica que as fêmeas alocam a energia disponível nos músculos de forma distinta, possivelmente associada ao crescimento gonadal, superior àquele verificado para os machos (Benedito, 1989).

O fato de as espécies onívoras terem sido semelhantes energeticamente reforça a afirmação de Simberloff e Dayam (1991), que admitem que indivíduos pertencentes à mesma guilda trófica exploram, de forma semelhante, a mesma categoria de recursos ambientais. Deste modo, tal semelhança energética pode estar relacionada à disponibilidade de alimento no ambiente, pois, apesar de terem tendências alimentares distintas, podem ingerir outros organismos caso o item alimentar de maior preferência não esteja disponível em abundância. Espécies amazônicas, por exemplo, podem consumir outros itens alimentares além de frutas e sementes como forma de adaptação para superar a disponibilidade sazonal de alimentos na floresta (Araujo-Lima et al., 1995). A morfologia do sistema digestório pode influenciar a tomada de alimento, uma vez que impõe limites ou facilita a utilização de certas fontes de alimento (Fugi et al., 2001) e, portanto, as espécies onívoras teriam maior plasticidade na dieta, o que pode ter refletido na maior variação dos valores médios calóricos registrados para estas espécies.

A importância do detrito no fluxo de energia tem sido destacada por vários pesquisadores (Fugi et al., 2001; Peretti e Andrian, 2004). Catella e Petrere Jr. (1996) sugerem que o detrito pode ser considerado uma alternativa de energia para integrantes de cadeias alimentares curtas, aumentando a eficiência da comunidade e a biomassa de espécies de peixes. Por outro lado, o predomínio de fauna (larvas de insetos, microcrustáceos, tecamebas, nematóides, ácaros e moluscos) no detrito ingerido por *L. platymetopon* (Agostinho et al., 1997) conduziu à redução na quantidade de energia presente nos músculos da espécie em comparação às onívoras. Assim, a posição intermediária de *L. platymetopon* entre as onívoras e a piscívora confirma o predomínio de detrito de origem animal na dieta

dessa espécie, ao contrário do que ocorre com outras espécies detritívoras, como, por exemplo, *Prochilodus lineatus*, em que a expressiva abundância de algas faz com que a espécie ocupe a base das cadeias alimentares (Manetta *et al.*, 2003). Essas diferenças na dieta das espécies detritívoras podem ser explicadas pelo processo de seleção e consumo de detritos, visto que peixes detritívoros são muito conhecidos por sua habilidade em separar partículas orgânicas presentes no sedimento (Yossa e Araújo-Lima, 1998).

Sendo assim, os resultados de calorimetria não estão relacionados apenas com o comportamento reprodutivo das espécies, mas também com seu hábito alimentar, indicando, inclusive, de forma mais precisa, a posição trófica a que pertence a espécie. Modificações sazonais na densidade calórica de peixes não somente indicam alterações sazonais na condição corpórea mas também podem estar associadas à alterações na biomassa da comunidade, abundância de alimento, além de mudanças climáticas (Bryan *et al.*, 1996). Similarmente, o bem estar geral do peixe pode sofrer forte influência da sazonalidade devido a fatores como reservas de gordura e peso das gônadas (Sá *et al.*, 2000). Ademais, por serem apenas mais uma ferramenta em pesquisas ecológicas, faz-se necessário que estudos de calorimetria sejam acompanhados de análises biológicas e etológicas das espécies, fornecendo indicações não apenas sobre a história natural, mas também o efeito desta sobre a condição geral das mesmas.

As modificações fisiológicas estão associadas ao pulso de inundação que exerce grande influência sobre o ciclo de vida dos organismos, possibilitando que os peixes aproveitem as condições favoráveis disponibilizadas nos períodos de águas altas, podendo garantir a sobrevivência da progênie e resultando, portanto, em um sincronismo generalizado da reprodução com a subida do nível das águas (Moreira, 2004). No período de enchente na planície de inundação, ocorre uma expansão das áreas alagadas e de biótopos, fornecendo, além de alimento, abrigo aos juvenis. Distúrbios ambientais decorrentes de represamento têm provocado, nos últimos anos, alterações na intensidade e duração dos pulsos de inundação (Veríssimo, 1999), promovendo, mudanças comportamentais e adequações fisiológicas, como a alocação energética. Neste sentido, estudos objetivando o acompanhamento de tais modificações merecem atenção especial, pois são indicações do porquê do sucesso ou desaparecimento da espécie no ambiente, sendo informações que podem conduzir à tomada

de medidas que garantam uma efetiva proteção à biodiversidade pesqueira.

Considerações finais

Com base nos resultados apresentados, constata-se que: 1) não foram detectados padrões entre os sexos e os estádios de cada espécie, mas verificou-se que a maturação gonadal exerce efeito sobre a alocação de energia e a condição geral do peixe; 2) as espécies onívoras com tendências alimentares distintas não foram diferentes estatisticamente quanto ao conteúdo calórico; 3) a espécie detritívora posicionou-se entre as onívoras e piscívora quanto ao conteúdo calórico, possuindo o menor valor de fator de condição; 4) a energia armazenada nos músculos não se correlacionou com o bem estar geral do peixe, porém, registraram-se tendências similares para os valores de K e de conteúdo calórico.

Agradecimentos

Ao Nupélia/PEA, pelo apoio na coleta de dados; ao CNPq/PELD, pelo apoio financeiro; aos Drs. Fábio Amodeo Lansac-Tôha e Erivelto Goulart, pelas sugestões ao manuscrito; à Bibliotecária Maria Salete Ribellato Arita pela, revisão bibliográfica; e à Dra. Claudenice Dei Tos, pelo auxílio na revisão do abstract.

Referências

- AGOSTINHO, A. A. *et al.* Composição, abundância e distribuição espaço-temporal da ictiofauna. In: VAZZOLER, A. E. A. de M. *et al.* (Ed.). *A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos*. Maringá: Eduem, 1997. p. 178-208.
- AGOSTINHO, C. S. *O impacto da invasão da piranha Serrasalmus marginatus sobre a população de Serrasalmus spilopleura no alto rio Paraná*. 1997. Tese (Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais) – Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 1997.
- ANDRIAN, I. F.; BARBIERI, G. Espectro alimentar e variações sazonal e espacial na composição da dieta de *Parauchenipterus galeatus* Linnaeus, 1766, (Siluriformes, Auchenipteridae) na região do reservatório de Itaipu, PR. *Rev. Bras. Biol.*, Rio de Janeiro, v. 56, n. 2, p. 409-422, 1996.
- ARAUJO-LIMA, C. A. R. M. *et al.* Trophic aspects of fish communities in Brazilian rivers and reservoirs. In: TUNDISI, J. G. *et al.* (Ed.). *Limnology in Brazil*. Rio de Janeiro: ABC/SBL, 1995. p. 105-136.
- BENEDITO, E. *Estrutura da população, reprodução e seletividade amostral do Hypophthalmus edentatus (Spix, 1829) (Osteichthyes, Siluriformes) no reservatório de Itaipu*. Curitiba: UFPR, 1989. 237p. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas), Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 1989.

- BENEDITO-CECILIO, E. et al. Effects of habitat on physiological indicators in *Leporinus friderici* (Piscis, Anostomidae) in the influence area of the Corumbá Reservoir, Goiás, Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia*, Botucatu. Submetido.
- BRYAN, S. D. et al. Caloric densities of three predatory fishes and their prey in Lake Oahe, South Dakota. *Journal of Freshwater Ecology*, Oxford, v. 11, n. 2, p. 153-161, 1996.
- CALOW, P. Adaptive aspects of energy allocation. In: TYTLER, P.; CALOW, P. (Ed.). *Fish energetics: new perspectives*. London; Croom Helm, 1985. p. 1-31.
- CATELLA, A. C.; PETRERE JUNIOR, M. Feeding patterns in a fish community of Baía da Onça, a floodplain lake of the Aquidauana river, Pantanal, Brazil. *Fish. Manag. Ecol.*, Oxford, v. 3, p. 229-237, 1996.
- DANNEWITZ, J.; PETERSSON, E. Association between growth, body condition and anti-predator behaviour in maturing and immature brown trout parr. *J. Fish Biol.*, London, v. 59, p. 1081-1091, 2001.
- DORIA, C. R. C.; ANDRIAN, I. F. Variation in energy content of somatic and reproductive, tissues related to the reproductive cycle and feeding of female *Pimelodus maculatus* Lacépède, 1803 (Siluriformes, Pimelodidae) and *Schizodon borellii* Boulenger, 1895 (Characiformes, Anostomidae). *Revista Unimar*, Maringá, v. 9, n. 2, p. 421-437, 1997.
- ECONOMIDIS, P. S. et al. Caloric content in some freshwater and marine fishes from Greece. *Cybiuum*, Paris, v. 5, n. 4, p. 97-100, 1981.
- FILBERT, R. B.; HAWKINS, C. P. Variation in condition of Rainbow Trout in relation to food, temperature and individual length in the Green River, Utah. *Trans. Am. Fish. Soc.*, Lawrence, v. 124, p. 824-835, 1995.
- FUGI, R. et al. Trophic morphology of five benthic-feeding fish species of a tropical floodplain. *Rev. Bras. Biol.*, São Carlos, v. 61, n. 1, p. 27-33, 2001.
- GOMES, L. C.; AGOSTINHO A. A. Influence of the flooding regime on the nutritional state and juvenile recruitment of the curimba, *Prochilodus scrofa*, Steindachner, in upper Paraná river, Brazil. *Fish. Manag. Ecol.*, Torquay, v. 4, p. 263-274, 1997.
- HAHN, N. S. et al. Feeding ecology of curvina *Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840) (Osteichthyes, Perciformes) in the Itaipu and Porto Rico floodplain. *Acta Limnologica Brasiliensia*, Botucatu, v. 9, p. 11-22, 1997a.
- HAHN, N. S. et al. Ecologia trófica. In: VAZZOLER, A. E. A. de M. et al. (Ed.). *A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos*. Maringá: EDUEM, 1997b. p. 209-228.
- MANETTA, G. I. et al. Carbon sources and trophic position of the main species of fishes of Baía River, Paraná river floodplain, Brazil. *Braz. J. Biol.*, São Carlos, v. 63, n. 2, p. 283-290, 2003.
- MARQUES, E. E. *Biologia reprodutiva, alimentação natural e dinâmica da nutrição do pintado, Pseudoplatystoma corruscans (Agassiz, 1829) (Osteichthyes, Pimelodidae) no alto rio Paraná*. 1993. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) - Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 1993.
- MOREIRA, S. S. *Relações entre o ciclo hidrológico, atividade alimentar e táticas reprodutivas de peixes piscívoros e detritívoros na área do Catalão, Amazônia Central*. 2004. 92 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Tropical e Recursos Naturais) - INPA/UFAM, Manaus, 2004.
- NAKATANI, K. et al. Ecologia de ovos e larvas de peixes. In: VAZZOLER, A. E. A. de M. et al. (Ed.). *A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos*. Maringá: Eduem, 1997. p. 281-306.
- NAKATANI, K. et al. *Ovos e larvas de peixes de água doce: desenvolvimento e manual de identificação*. Maringá: EDUEM, 2001.
- PEREIRA, A. L. *Determinação do conteúdo calórico de Acestorhynchus lacustris (Characiformes, Characidae) e de suas principais presas no alto rio Paraná*. 2001. Relatório final (PIBIC - Iniciação Científica - Ciências Biológicas) - Universidade Estadual de Maringá, Maringá, 2001.
- PERETTI, D.; ANDRIAN, I. F. Trophic structure of fish assemblages in five permanent lagoons of the high Paraná river floodplain, Brazil. *Environ. Biol. Fishes*, Dordrecht, p. 1-9, 2004 (in press).
- PIANKA, E. R. *Ecologia evolutiva*. Barcelona: Omega, 1982. 312 p.
- SÁ, M. F. P. et al. Analysis of *Cyprinus carpio*, *Prochilodus cearensis* and *Colossoma macropomum* behavior in policulture experiment, based on the condition factor. *Boletim do Instituto de Pesca*, São Paulo, v. 26, n. 2, p. 181-188, 2000.
- SCHRECKENBACH, K. et al. Nutrient and energy content of freshwater fishes. *J. Appl. Ichthyol.*, Berlin, v. 17, p. 142-144, 2001.
- SIMBERLOFF, D.; DAYAN, T. The guild concept and the structure of ecological communities. *An. Rev. Ecol. Syst.*, Palo Alto, v. 22, p. 115-143, 1991.
- STACEY, N. E. Control of the timing of ovulation by exogenous and endogenous factors. In: POTTS, G. W.; WOOTTON, R. J. (Ed.). *Fish Reproduction: strategies and tactics*. London: Academic Press, 1984. p. 207-222.
- SUZUKI, H. I. et al. Relationship between oocyte morphology and reproductive strategy in loricariid catfishes of the Paraná River, Brazil. *J. Fish Biol.*, London, v. 57, p. 791-807, 2000.
- TAVARES-DIAS, M. et al. Fator de condição e relação hepato e espleno-somática em teleosteos de água doce naturalmente parasitados. *Acta Scientiarum*, Maringá, v. 22, n. 2, p. 533-537, 2000.
- TOS, C. et al. Population structure and reproductive biology of *Loricariichthys platymetopon* (Siluriformes, Pisces) in the Upper River Paraná. *Braz. Arch. Biol. Technol.*, Curitiba, v. 40, n. 4, p. 793-807, 1997.
- UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ. Nupélia/Finep. *Estudos limnológicos ictiológicos na planície de inundação do rio Paraná nas imediações do município de Porto Rico*. Maringá: FUEM, 1989. 3v. Relatório.
- VAZZOLER, A. E. A. de M. et al. Aspectos biológicos de peixes amazônicos. XI. Reprodução das espécies do gênero *Semaphrochilodus* (Characiformes, Prochilodontidae) no

- baixo rio Negro, Amazonas, Brasil. *Rev. Bras. Biol.*, Rio de Janeiro, v. 49, n. 1 p. 165-173, 1989.
- VAZZOLER, A. E. A. de M. *Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática*. Maringá: Eduem, 1996.
- VAZZOLER, A. E. A. de M. *et al.* (Ed.). *A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos*. Maringá: EDUEM, 1997.
- VAZZOLER, A. E. A. de M.; VAZZOLER, G. Relation between condition factor and sexual development in *Sardinella aurita* (CUV. and VAL. 1847). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, v. 37, suplemento, p. 353-359, 1965.
- VERÍSSIMO, S. *Influência do regime hidrológico sobre a ictiocenose de três lagoas da planície aluvial do alto rio Paraná*. 1999. Tese (Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais) - Universidade Federal de São Carlos, 1999.
- WINBERG, G. G. Rate of metabolism and food requirements of fishes. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, Ottawa, v. 194, p.1-253, 1970.
- WOOTTON, R. J. *Ecology of teleost fishes*. London: Chapman and Hall, 1990. 404 p. (Fish and Fisheries series, 1).
- YOSSA, M. I.; ARAUJO-LIMA, C. A. R. M. Detritivory in two Amazonian fish species. *J. Fish Biol.*, London, v. 52, p. 1141-1153, 1998.

Received on March 08, 2004.

Accepted on June 01, 2004.