

Discussão

Informações relativas a fauna e a flora existentes na região da bacia do rio Paranapanema no período anterior a sua ocupação humana de não índios só foram fornecidas por SAMPAIO (1944), mas já dão ideia da grande diversidade biológica ali presente até meados de 1886. Esse autor informa que havia peixes em grande quantidade, inclusive os de grande porte, como *Zungaro cf. zungaro* (jaú), *Piaractus mesopotamicus* (pacu) e *Salminus cf. brasiliensis* (dourado), nos diversos saltos e corredeiras existentes naquela época; também relata que animais terrestres como antas e pacas eram vistos com frequência nas margens florestadas, que continham inúmeras árvores de mais de 40 m de altura. Atualmente, as três espécies de peixes citadas encontram-se raras, sendo que, nas porções média e alta da bacia, o jaú é considerado extinto (SHIBATTA *et al.* 2002; DUKE ENERGY 2004). Em relação à floresta original das margens do Paranapanema, como em todo o Estado de São Paulo, esta foi quase que totalmente devastada.

Dentre os principais afluentes do reservatório de Capivara, o rio das Cinzas e o Tibagi também têm histórico de grande impacto humano. Toda a faixa de extensão do médio rio Paranapanema, entre o estado de São Paulo e o do Paraná, começou a ser explorada para a agricultura e o extrativismo da madeira no início do século XX, com intensidade de impactos (não mensurados claramente na literatura) sobre a fauna e a flora (SOARES & MEDRI 2002). Portanto, a ictiofauna dessa região vem sofrendo ações antrópicas negativas há mais de um século, e, infelizmente, nenhum dado qualitativo ou quantitativo foi registrado sobre sua fauna de peixes até meados de 1980 (CESP 1990), quando o maior impacto na bacia hidrográfica do rio Paranapanema já se havia concretizado, com a edificação das maiores

barragens (Capivara, Jurumirim, Chavantes e Salto Grande) no curso principal desse rio. Nesse contexto, fica evidente a grande lacuna no conhecimento biológico da fauna existente posterior à colonização humana de origem europeia e correlatas.

A descaracterização de habitats fluviais preexistentes e as consequentes alterações da sua composição física, química e biológica são características da formação de reservatórios (AGOSTINHO & GOMES 1997). Conforme observou SUZUKI (1999) em seu trabalho na bacia do rio Iguaçu, os novos habitats formados pelos reservatórios, como o pelágico, para os quais as espécies locais não apresentam pré-adaptações, tornam-se expressivos. De forma geral, os ambientes que se formam após a construção de barragens são naturalmente ocupados pela ictiofauna original, mas esta depende da sua capacidade de ajuste às novas condições ambientais. Reduções populacionais e até mesmo extinções são comuns nesses ambientes artificiais, principalmente nas espécies com estratégias reprodutivas e alimentares especializadas (LOWE-McCONNELL 1999). Já a persistência e a proliferação de outras espécies, nesses ambientes, podem estar relacionadas com a sua valência ecológica em aplicar o potencial reprodutivo e com a sua capacidade de explorar, de forma eficiente, o novo nicho ocupado (ORSI *et al.* 2002; VEREGUE & ORSI 2003; RICKLEFS 2004).

Nos trechos avaliados neste estudo trienal, a composição registrada, de 79 espécies de peixes, superou o número encontrado anteriormente no reservatório de Capivara, que foi de 67, conforme HOFFMANN *et al.* (2005). No entanto, foi registrada a mesma tendência entre as ordens taxonômicas observada por essa autora: maior número de espécies no grupo Characiformes, seguido de Siluriformes, Gymnotiformes, Perciformes e Synbranchiformes. Analisando-se comparativamente com os demais reservatórios do sistema hídrico do rio Paranapanema, o número de espécies registrado no reservatório de Capivara foi maior do que o encontrado por CESP-USP (1994) em Rosana; por BRITTO (2003) no reservatório de Taquaruçu; por CARVALHO *et al.* (1998) em Jurumirim; e por DIAS & GARAVELLO (1998) em Canoas I e II e em Salto Grande. O número também foi maior do que o encontrado em outros reservatórios da bacia do alto Paraná, como, por exemplo, os reservatórios estudados por SANTOS (1999). Mas deve-se considerar que o padrão dos aparatos de captura não foram os mesmos, o que pode acarretar nas diferenças de amostragens.

Considerando os estudos realizados no reservatório de Capivara quanto à captura e abundância de peixes, como BENNEMANN *et al.* (1995; 2000), DIAS & GARAVELLO (1998), BENNEMANN & SHIBATTA (2002), ORSI *et al.* (2002), SHIBATTA *et al.* (2002) e DIAS *et al.* (2004), bem como as espécies citadas pelos autores como abundantes na época dos seus estudos, foi verificada sensível mudança nessa variável. Neste estudo, poucas espécies foram capturadas em elevada abundância, sendo coletadas principalmente as introduzidas *Cichla monoculus*, *Loricariichthys platymetopon* e *Plagioscion squamosissimus*, que representaram quase um terço de todas as capturas, situação semelhante à observada por LUIZ *et al.* (2004) no alto rio Paraná. Excetuando-se *Apareiodon affinis*, *Astyanax altiparanae*, *Moenkhausia intermedia* e *Steindachnerina insculpta*, que ainda se mantêm abundantes, todas as espécies então registradas naqueles estudos como abundantes e constantes na região tiveram seus valores reduzidos comparativamente ao período aqui estudado. É o caso das espécies forrageiras, alguns representantes de topo de cadeia (*Acestrorhynchus*

lacustris, *Hoplias malabaricus* e *Pirinampus pirinampu*) e grandes migradores (*Leporinus elonagtus*, *Leporinus obtusidens* e *Pimelodus maculatus*).

Neste estudo, quando observadas as abundâncias e dominâncias por trecho de amostragem, foi observado o mesmo padrão de poucas espécies abundantes e dominantes (índice de abundância) verificado por aqueles autores, com exceção do trecho de Cinzas, o que corrobora o estudo de HOFFMANN *et al.* (2005) nos mesmos trechos. E também com outros dados da literatura (AGOSTINHO & JÚLIO JR. 1999 e CASTRO *et al.* (2003), que salientam a predominância de um número reduzido de espécies abundantes e dominantes em reservatórios.

Considerando que o reservatório de Capivara e toda a sua área de abrangência já podem ser consideradas como ambiente “estável” (do ponto de vista da variação da produtividade primária e da secundária), apesar de não termos avaliado isso, a situação do mesmo reflete uma mudança evidente na estrutura das suas assembleias de peixes, porém torna difícil saber todos os fatores que estão envolvidos nessa mudança ecológica, pois existe grande número de variáveis ambientais envolvidas, e quais as consequências disso à estrutura da ictiofauna. Entretanto, o deflorestamento extensivo já realizado nas margens, a introdução acidental e/ou deliberada de espécies, a pesca predatória muito frequente e, mais recentemente, a escada de transposição de peixes da UHE Canoas I (na porção superior do reservatório, a 500 m do trecho de Cinzas), estão entre os principais fatores de alteração (BENNEMANN *et al.* 1996; ORSI & AGOSTINHO 1999; GABRIELLI & ORSI 2000; SHIBATTA *et al.* 2002; BENNEMANN & SHIBATTA 2002; ORSI *et al.* 2004; HOFFMANN *et al.* 2005).

Nesse sentido, os resultados obtidos vão ao encontro do que propõem HINCH & COLLINS (1993), WOOTTON (1998), LOWE-McCONNELL (1999) e LUIZ *et al.* (2004): a abundância de espécies nos ambientes aquáticos está diretamente relacionada à oferta de habitats e a suas variações físicas e químicas, e também às interações biológicas intra e interespecíficas, a predação e a competição.

De modo geral, e apesar da substituição da dominância de algumas espécies de Characiformes por *L. platymetopon* e *P. squamosissimus*, dominantes em três dos trechos avaliados, a composição da ictiofauna do reservatório de Capivara ainda apresenta espécies autóctones de ocorrência generalizada e constante, como *A. lacustris*, *A. altiparanae*, *H. malabaricus*, *Iheringichthys labrosus*, *Leporinus friderici*, *P. maculatus*, *Serrasalmus maculatus*, *S. insculpta* e *Schizodon nasutus*, mesma situação encontrada por AGOSTINHO & ZALEWSKI (1996) para a ictiofauna da bacia do alto rio Paraná e por BRITTO (2003) no reservatório de Taquaruçu, no baixo rio Paranapanema. Portanto, a abordagem de componentes estruturais da comunidade permite entender fatores que a regem, particularmente aqueles relacionados às espécies dominantes, como ressaltam BENEDITO-CECÍLIO & AGOSTINHO (1997).

Quanto à ocupação das espécies no reservatório de Capivara, o tipo de ambiente influenciou fortemente os padrões de abundância e composição da ictiofauna, de forma semelhante ao que observaram AGOSTINHO *et al.* (1997) e SUZUKI (1999) no reservatório de Segredo, no rio Iguaçu. Segundo LYONS (1996), os diversos tipos de ambientes encontrados no meio aquático refletem um grande número de variáveis (velocidade da água, transparência, demais parâmetros limnológicos ou tipo de substrato) que influenciam diretamente a distribuição e a abundância de peixes. A existência de três grupos de ambientes no reservatório

(fluvial, de transição e lacustre) era esperada, visto que ele é influenciado pelos rios Tibagi e das Cinzas, principalmente em relação a parâmetros limnológicos (SAMPAIO *et al.* 2002) e à diversidade de espécies de peixes (HOFFMANN *et al.* 2005). No entanto, é preciso considerar que é muito difícil identificar isoladamente os sistemas multivariados que determinam os padrões de abundância e composição específica para cada trecho, pois existe alto grau de correlação entre as variáveis, como já salientou MATTHEWS (1998).

A análise da distribuição geral das espécies, na área de influência do reservatório, confirmou o que já havia sido observado em campo. Na porção logo acima da UHE Escola Mackenzie há um agrupamento dominante de espécies, principalmente das introduzidas; em relação às demais espécies, há um acréscimo evidente a partir da porção média, de águas semilóticas (foz do rio Tibagi), até a porção lótica do reservatório (foz do rio das Cinzas), área ocupada pelo maior número de espécies. Poucas foram as espécies que demonstraram preferência pelo ambiente lêntico do trecho de Porecatu. Cabe ressaltar que houve forte congruência entre os padrões de variação espacial obtidos com as assembleias de peixes avaliadas em cada trecho estudado e as análises de diversidade realizadas no reservatório por HOFFMANN *et al.* (2005).

Outra constatação foi que os grandes migradores permaneciam quase que exclusivamente na porção lótica, logo a jusante da UHE Canoas I, onde está a estrutura de transposição de peixes (escada). A permanência de grandes migradores logo a jusante de reservatórios já foi registrada por AGOSTINHO *et al.* (1993) no rio Paraná, e parece ser comum na jusante das hidrelétricas dos grandes rios da bacia do alto Paraná, porém pode caracterizar um processo efêmero, visto a forte dependência que aqueles apresentam em relação ao regime natural de cheias e também aos pulsos artificiais provocados pelo manejo de operação das usinas (RIBEIRO *et al.* 1995; AGOSTINHO *et al.* 2003; LUIZ *et al.* 2004). Conforme Sandro Geraldo Britto (com. pess.), biólogo da Duke Energy, grande quantidade das espécies migradoras e de interesse comercial aproveita o trecho da UHE Canoas I para subir o sistema de transposição, mas, segundo os estudos que estão sendo efetuados, o seu retorno é improvável. Essa situação pode estar provocando um deslocamento na distribuição dessas espécies e acarretando depleção das demais espécies no reservatório, e é importante que sejam realizados estudos para verificar se isso está ocorrendo.

Em relação à disposição de predadores e das espécies de presa no reservatório, houve aumento progressivo da dominância das espécies introduzidas, principalmente *C. monoculus* e *P. squamosissimus*, que já haviam sido registradas na área de influência do reservatório antes do período deste estudo (SHIBATTA *et al.* 2002; ORSI *et al.* 2004). É possível que ambas atuem como moduladoras (efeito de cima para baixo) da composição e da estrutura da ictiofauna, principalmente nos trechos lacustres, onde também ocorre baixa complexidade estrutural dos habitats, ou seja, uma oferta pequena de abrigo e alimento às espécies nativas pequenas e jovens. Essa suposição encontra amparo nos estudos de SANTOS *et al.* (1994), SCHIEMER *et al.* (1995), AGOSTINHO *et al.* (1997), SANTOS & FORMAGGIO (2000), BENNE-MANN & SHIBATTA (2002), BRITTO (2003) e SUZUKI *et al.* (2004), os quais observaram que, além dos fatores abióticos que influenciam no requerimento de cada espécie em ocupar o habitat, as interações interespecíficas e, principalmente, a predação são importantes processos locais que influenciam na distribuição e na composição das espécies. Nesse contexto, a introdução

de espécies não-nativas nos sistemas é um dos principais fatores de mudança na estrutura das comunidades ícticas.

Essencialmente, as espécies presentes no reservatório de Capivara são de pequeno e médio portes, situação evidenciada inclusive pela estrutura em biomassa desse grupo. As espécies de grande porte registradas são grandes migradores: *Leporinus elongatus*, *L. obtusidens*, *Prochilodus lineatus*, *P. mesopotamicus*, *P. pirinampu*, *Pseudoplatystoma corruscans* e *S. brasiliensis*, melhor representadas na porção lótica do reservatório (trecho de Cinzas). Esses grandes migradores já foram registrados para o alto Paraná por VAZZOLER (1996), AGOSTINHO *et al.* (1997) e SUZUKI *et al.* (2004); e na porção final do rio Tibagi por ORSI *et al.* (2002). *Pirinampus pirinampu* já havia sido estudado anteriormente no reservatório de Capivara por DIAS *et al.* (2004). Mas, deve-se ressaltar que nas porções lótica e semilótica do reservatório ainda são encontradas espécies consideradas raras para a bacia do alto Paraná (LUIZ *et al.* 2004), como, por exemplo, *Crenicichla niederleini*, *Leporinus octofasciatus*, *Rhinodoras dorbignyi*, *P. corruscans*, *Porotergus ellisi* e *S. brasiliensis*, além de vários cascudos do gênero *Hypostomus* que ainda estão em fase de descrição.

A estrutura das assembleias de peixes do reservatório de Capivara pode ser caracterizada como decorrente do impacto de primeira ordem que sofreu desde a formação até a estabilização do reservatório (ORTH & WHITE 1993). SCHEMER *et al.* (1995) salientaram que a formação de reservatórios pode criar uma série de ecótonos, tanto longitudinais como transversais ao meio aquático e ao terrestre, principalmente em razão das manipulações do nível da água, que, além de inviabilizarem a presença e a permanência de um número razoável de populações de peixes, podem influenciar em parâmetros biológicos das espécies residentes, como o crescimento e a reprodução. Dessa forma, seleciona populações aptas a desenvolver padrões que tendem a um gradiente de espécies que vai daquelas com estratégia oportunística até as r – estrategistas, como já observado por WINEMILLER (1989) e WINEMILLER *et al.* (1997), caracterizando, assim, uma comunidade ajustada às condições ambientais vigentes. ORSI *et al.* (2004) avaliaram essa condição na estrutura populacional de *A. altiparanae* em região próxima à do presente estudo e concluíram que o trecho que estudaram, que é influenciado pelo reservatório de Capivara, tem forte impacto sobre a espécie, principalmente sobre o seu desenvolvimento em tamanho. NIKOLSKII (1969) salienta que as espécies de peixes conseguem manter-se sob condições continuamente dinâmicas, que a estrutura em comprimento pode ser alterada dentro de limites típicos da espécie e que essa flexibilidade de táticas representa um ajuste às mudanças do meio dentro das condições de sobrevivência.

De acordo com MOYLE & CECHE JR. (1988), o dimorfismo sexual é muito comum nos peixes, e a variação em tamanho é um dos mais comuns. No reservatório de Capivara houve predominância de grupos em que as fêmeas eram maiores do que os machos, seguindo uma tendência já verificada por diversos autores em regiões tropicais e neotropicais (VAZZOLER 1996; SUZUKI & AGOSTINHO 1997; LOWE-McCONNELL 1999; ORSI *et al.* 2002). Essa tática das fêmeas maiores parece ser um mecanismo eficaz de perpetuação das espécies, como avaliou BALON (1984), mas pode ser um indicativo de que, em geral, o esforço reprodutivo não é tão intenso, pois em grupos nos quais as fêmeas investem intensamente na reprodução e têm desovas múltiplas, elas são predominantemente menores do que os machos (LOWE-McCONNELL 1999).

Nos casos em que os machos são maiores, o fator preponderante pode estar relacionado a seleções comportamentais e reprodutivas, como observaram RIDLEY (1978), GROSS & SARGENT (1985), HERMAN *et al.* (2000) e SUZUKI *et al.* (2000), em diversos grupos e padrões de espécies. No reservatório de Capivara, os Perciformes destacaram-se nessas táticas, mas os Gymnotiformes e uma espécie de Characiformes, *Leporellus vittatus*, também apresentaram machos maiores. Excetuando-se *L. vittatus* e *P. squamosissimus*, todas as espécies apresentaram comportamento de territorialidade e/ou cuidado com a prole. SILVA *et al.* (2003) observaram, em Gymnotiformes, que, além do porte e do comportamento territorial altamente complexo e diferencial nos machos, o cuidado com a prole parece ser uma constante. Cabe ressaltar que os cascudos (Loricariidae) capturados no reservatório, diferentemente do observado em outros locais por diversos autores, como ANTONIUTTI *et al.* (1985), GOULART & VERANI (1992), MAZZONI & CARAMASCHI (1995), SUZUKI & AGOSTINHO (1997) e SUZUKI *et al.* (2000), apresentaram tamanhos semelhantes entre os sexos. Assim, aparentemente, não apresentam dimorfismo em tamanho. Já MARCUCCI *et al.* (2005) observaram, no mesmo período deste estudo, que os machos de *L. platymetopon* do reservatório de Capivara eram menores do que as fêmeas, apesar de comprovarem que ocorre o transporte de ovos pelos machos.

Em todos os ciclídeos observados neste estudo, os machos apresentaram tamanho maior, e as espécies desse grupo exerciam cuidado parental. Pelas observações, foi constatado padrão biparental, corroborando o observado por SUZUKI (1999) em ciclídeos do reservatório de Segredo. Em *Crenicichla britskii* e *C. niederleini*, observadas quanto ao cuidado parental no trecho de Porecatu, os machos, bem maiores, permaneciam em alerta constante, sempre próximo dos filhotes (que nadavam ao redor da fêmea), e agiam a qualquer movimentação estranha no local, principalmente se provocada por outras espécies. Nas observações, ficou claro que nessas duas espécies o macho tem o principal papel na defesa da prole. De forma muito intensa e por períodos maiores, foram observados casais de *C. monoculus* apresentando o mesmo comportamento, o que já foi evidenciado na literatura por FONTENELE (1950), BRAGA (1952), ZARET (1980) e LOWE-McCONNELL (1999).

Parece existir uma base bioenergética para o fato de os machos de ciclídeos atingirem tamanhos maiores do que as fêmeas. Conforme observado por LOWE-McCONNELL (1987), tal fato torna-se evidente quando a reprodução é muito frequente, pois mais peso é perdido na produção de ovócitos do que na de esperma, retardando, dessa forma, o crescimento das fêmeas em relação ao dos machos. Essa observação vai ao encontro do que ORSI & AGOSTINHO (1999) observaram para *C. Monoculus* recentemente introduzido no rio Paranapanema e que hoje encontra-se estabelecida no reservatório de Capivara, ocupando um dos primeiros lugares em captura, como já colocado nos resultados da CPUE.

Neste estudo, as observações em campo corroboraram as hipóteses de WOOTTON (1998), SUZUKI (1999) e ORSI & SHIBATTA (1999), de que, em algumas espécies, há uma tendência geral das fêmeas em atingir tamanhos maiores e, assim, produzir maior número de ovócitos, e que os machos provavelmente são maiores do que as fêmeas quando o tamanho corporal desempenha papel importante na reprodução, como na competição pelas fêmeas e na defesa do território.

Quanto à proporção entre os sexos nas diversas espécies analisadas, houve dominância proporcional de fêmeas na maioria delas. VAZZOLER (1996) sugere que o crescimento

pode ser um fator que contribui para as diferenças na distribuição sexual, em função de ocorrer de forma diferenciada entre machos e fêmeas. Autores como AGOSTINHO *et al.* (1986), BARBIERI (1992), BAILEY (1996) e BALTZ *et al.* (1998) acreditam que as causas para a diferenciação no crescimento residem na seletividade dos aparelhos de captura, na estratificação natural da população e, principalmente, no crescimento distinto entre os sexos. Um fator que provavelmente influencia a proporção entre os sexos é o comportamental, e um exemplo disso é que, neste estudo, na captura de *M. intermedia* constantemente os exemplares de machos e fêmeas eram coletados em grupos separados, no mesmo aparelho de pesca. As espécies *I. labrosus* e *S. insculpta* também apresentaram indicativos de separação dos cardumes por sexo, o que provavelmente interfere na hora da interpretação das proporções sexuais da população.

Os resultados obtidos por BRUSCHI (2005) com três espécies de Anostomidae da área do reservatório de Capivara possibilitam afirmar que o crescimento é distinto entre os sexos e que as fêmeas apresentam taxa de crescimento superior. Essa tendência, observada no presente estudo, pode ter influenciado tanto nas capturas como nos resultados de interpretação das proporções sexuais.

Segundo NIKOLSKY (1963), a variação na proporção sexual pode ocorrer entre populações de uma mesma espécie e entre diferentes períodos dentro de uma mesma população, mas geralmente ela é uma adaptação que assegura a predominância de fêmeas quando as condições são muito favoráveis à produção de ovócitos, como durante a colonização de um novo ambiente, como observaram MARCUCCI *et al.* (2005) para *L. platymetopon*, ou quando a espécie sofre pesca intensiva, caso de várias espécies no reservatório de Capivara.

O sucesso de uma espécie em determinado ambiente é resultado de um fator de obrigatoriedade com o ciclo vital de seus indivíduos, e esse último envolve, entre outras situações, a compensação entre a alocação de energia para a reprodução e o crescimento somático. Assim, o atraso no processo de amadurecimento das gônadas seria uma forma de compensar as perdas energéticas relacionadas ao processo de reprodução (BEGON & MORTIMER 1990; RICKLEFS 2004). O início da reprodução representa uma fase crítica na vida de um indivíduo, pois, se antes o recurso era destinado apenas ao crescimento e à sobrevivência, quando esse período inicia existe um conflito potencial entre a alocação de tempo e os recursos para reprodução ou para sobrevivência e crescimento (WOOTTON 1998).

Quanto ao parâmetro de primeira maturação, uma parte razoável das espécies estudadas no reservatório de Capivara apresentou precocidade no tamanho de primeira maturação, se comparadas com as mesmas espécies observadas por VAZZOLER *et al.* (1997) na planície de inundação do alto rio Paraná, o que indica um esforço reprodutivo acentuado nessas populações do rio Paranapanema. Os custos biológicos envolvidos no processo de reprodução têm sido constantemente abordados na literatura, e a forma como as diferentes populações de peixes se comportam em relação a isso evidencia que as táticas adotadas frente à estratégia reprodutiva da população ou da comunidade são adaptativas e variam de acordo com o meio e suas implicações (SCHAFFER & ELSON 1975; BALON 1984; WINEMILLER 1989; WOOTTON 1998; VISMARA *et al.* 2004).

Conforme observam PARKER & JOHNSON (1991), em situações de altas taxas de mortalidade a maturação precoce é vantajosa, uma vez que aumenta as oportunidades de reprodução

ao longo do tempo. Entretanto, baixas taxas de mortalidade propiciam atraso na primeira maturação, conseqüentemente aumentando a sobrevivência. Assim, pode-se relacionar a influência das variáveis ambientais do reservatório de Capivara nesse processo de maturação precoce e, principalmente, os fatores bióticos, como a disponibilidade de alimentos e demais interações, tal como a competição e a predação (TOMASINI & LAUGIER 2002). No caso da predação, é importante considerar o impacto das espécies introduzidas no reservatório, como já observado por CAMBRAY (2003) em estudos com peixes na África do Sul.

Os padrões de precocidade e retardamento do processo reprodutivo nas assembleias de peixes do reservatório demonstram que as modificações dessas táticas são um mecanismo valioso de sobrevivência. Porém, como já salientado anteriormente, é preciso ter cuidado especial em relação às espécies aqui estudadas cujo tamanho de primeira maturação foi elevado e que estejam sofrendo declínio populacional por impactos ambientais (como *Aphyocharax anisitsi*, *Hemigrammus marginatus*, *L. obtusidens*, *Schizodon intermedius*, *P. pirinampu*, entre outras). A capacidade de recrutamento dessas espécies fica comprometida, pois a renovação torna-se lenta justamente pelos padrões reprodutivos que lhes são inerentes, entre eles a falta de plasticidade reprodutiva frente à situação ambiental vigente (BAKER & FOSTER 2002; ORSI *et al.* 2002). DIAS *et al.* (2004) já haviam observado baixa intensidade reprodutiva de *P. pirinampu* no corpo do reservatório de Capivara, ressaltando que a espécie direcionava seu esforço reprodutivo para os principais tributários.

Entre as espécies de pequeno porte, o início de maturação com tamanho grande, em relação ao tamanho máximo que elas atingem, pode estar relacionado simplesmente ao curto ciclo de vida (SUZUKI 1999). Mas, nas espécies de grande porte, caso de alguns migradores no médio rio Paranapanema, o início de maturação com tamanho grande provavelmente está relacionado ao padrão de crescimento, como já observado por ORSI *et al.* (2002) em espécies de Characidae e Anostomidae e por BRUSCHI (2005) em Anostomidae, na região. Por outro lado, para as espécies de maior porte e maior longevidade, esse padrão pode estar relacionado à estratégia de retardar a maturação para maximizar a fecundidade. Porém, essa tática traz alto risco para a manutenção das populações (recrutamento baixo) nos locais em que há alto impacto antropogênico, como na área de influência de reservatórios (BARBIERI *et al.* 2004).

WOOTTON (1998), SUZUKI (1999) e SUZUKI *et al.* (2004) observaram que muitas das informações acerca da estratégia reprodutiva de peixes podem estar nas gônadas. Em relação a estas, um dos aspectos mais amplamente abordados é a identificação do grau de maturação para determinar o local e o período de reprodução e o tamanho da primeira maturação. Neste estudo, o índice de atividade reprodutiva proposto por AGOSTINHO *et al.* (1991) e VAZZOLER (1996) foi de grande eficácia na determinação do período reprodutivo das espécies e do trecho de reprodução, bem como dos trechos que elas ocupam, o que, aliado ao conhecimento das áreas, permitiu um rápido diagnóstico.

Quanto à intensidade reprodutiva observada nos trechos avaliados, ficou clara a forte influência que os principais tributários exercem sobre ela. Isso ficou ainda mais evidente quando foram comparados os atributos ambientais entre os trechos e as preferências de ocupação de cada grupo das principais espécies. Os trechos com características lênticas

(Cruzália e Porecatu) apresentaram índices de atividade reprodutiva incipientes, com poucas espécies aptas à reprodução, com exceção das espécies introduzidas, fato já relacionado à baixa complexidade estrutural desses ambientes e aos fatores limnológicos inferiores que apresentam, como grandes profundidades, pobreza de vegetação marginal e falta de abrigos (DIAS *et al.* 2004; MARCUCCI *et al.* 2005; HOFFMANN *et al.* 2005). Já os trechos lótico e semi-lótico (Cinzas e Sertanópolis, respectivamente) apresentaram intensidade elevada na reprodução, destacando-se as espécies reofílicas e as migradoras – conforme também observaram VAZZOLER (1996), AGOSTINHO & JULIO JR. (1999) e SUZUKI *et al.* (2004) em outros reservatórios – as quais tiveram reprodução exclusiva no trecho lótico, como *Hypostomus iheringii*, *Hypostomus margaritifer*, *Hypostomus nigromaculatus*, *Hypostomus strigaticeps*, *Hypostomus* sp. III, *Hypostomus* sp. IV, *Hypostomus* sp. VII, *Hypostomus* sp. VIII, *Leporinus striatus*, *L. elongatus*, *L. friderici*, *L. obstusidens*, *L. octofasciatus*, *L. vittatus*, *Loricaria prolixa*, *P. lineatus*, *P. mesopotamicus*, *P. maculatus*, *P. pirinampu*, *P. corruscans*, *S. brasiliensis*, *Schizodon altoparanae* e *S. nasutus*.

ORSI *et al.* (2002) já haviam observado que a reprodução no trecho de Sertanópolis variava de intensa a muito intensa nas espécies de pequeno e médio portes, como *A. altiparanae*, *M. intermedia*, *H. malabaricus* e *I. labrosus*, mas era nula ou incipiente nas espécies grandes e nas migradoras (como *L. elongatus*, *P. lineatus* e *P. pirinampu*), que procuravam áreas a montante do reservatório de Capivara, no rio Tibagi, propícias à sua reprodução. Algumas espécies mantiveram essa tendência reprodutiva no trecho de Sertanópolis, evidenciada pelo acréscimo das suas capturas durante o período reprodutivo, mas a maioria teve a intensidade reprodutiva diminuída. Porém, espécies como *C. monoculus*, *L. platymetopon* e *P. squamosissimus* tiveram, nesse trecho, atividade reprodutiva de moderada a intensa, sendo que as duas últimas espécies não haviam sido registradas ali anteriormente. No trecho de Sertanópolis, as condições ambientais vigentes e a presença de bancos de macrófitas, troncos submersos e de remanescentes florestais nas margens propiciam uma gama de abrigos favoráveis à reprodução e a outras atividades das espécies, apesar das flutuações nos níveis fluviométricos, da pesca predatória e da intensa carga de agrotóxicos que é carregada para esse ambiente. Nesse trecho, a ocorrência transitória de espécies de grande porte e das migradoras, verificada neste estudo e já salientada por BENNEMANN & SHIBATTA (2002), ORSI *et al.* (2002) e HOFFMANN *et al.* (2005), reforça a tese de que o rio Tibagi exerce o importante papel de mantenedor de tais espécies no sistema Paranapanema, como também indicam os estudos de DIAS *et al.* (2004).

Neste estudo, chamou a atenção a diversidade de espécies que utiliza a porção lótica do reservatório, principalmente no tocante à reprodução. AGOSTINHO *et al.* (1997), SUZUKI & AGOSTINHO (1997), CASTRO *et al.* (2003), SUAREZ & PETRERE JR. (2003) e SUZUKI *et al.* (2004) salientaram a importância dos trechos lóticos de reservatórios para a manutenção das espécies reofílicas. Pela presença de condições limnológicas razoáveis (rios Paranapanema e das Cinzas) e pela ocorrência das lagoas marginais, no trecho de Cinzas uma fração importante das espécies consegue se manter e fechar o ciclo de vida, inclusive as espécies raras citadas (*C. niederleini*, *L. octofasciatus*, *P. ellisi*, *P. corruscans*, *R. dorbignyi* e *S. brasiliensis*). Esse trecho apresenta importância primordial para o reservatório de Capivara, abrigando, inclusive, espécies ameaçadas de extinção, como *P. corruscans* e *S. brasiliensis*,

as quais também são encontradas em áreas semelhantes no alto Paraná (OLIVEIRA *et al.* 2003). Porém, a presença da escada de transposição de peixes da UHE Canoas I e a instabilidade das regiões litorâneas devem ser levadas em conta em novos estudos, principalmente no que diz respeito aos impactos que causam às espécies que nidificam nessa área.

O período reprodutivo da grande maioria das espécies, com a maior incidência de indivíduos em reprodução no período que vai do final da primavera até o final do verão, e relacionado a fatores como a pluviosidade e a elevação da cota altimétrica do reservatório, parece corresponder a padrões já identificados em rios na bacia do alto Paraná (VAZZOLER 1996; VAZZOLER *et al.* 1997; LOWE-McCONNELL 1999; SUZUKI 1999; VEREGUE & ORSI 2003). No reservatório de Capivara, *A. altiparanae*, *L. platymetopon* e *S. nasutus* tiveram atividade reprodutiva em todas as estações do ano durante todo o período de estudo, corroborando os resultados obtidos, para as duas primeiras espécies, por ORSI *et al.* (2004) e MARCUCCI *et al.* (2005). Neste estudo, essas duas espécies estiveram, coincidentemente, entre as mais representadas numericamente no reservatório, indicando uma possível vantagem sobre as demais espécies que apresentam essa tática reprodutiva.

Por outro lado, *C. monoculus* e *P. squamosissimus* apresentaram a maior intensidade reprodutiva na primavera (início), antes de iniciada a atividade reprodutiva da maioria das espécies e a de suas principais presas, os Characiformes de pequeno e médio portes. Essa tática, já observada também por CANELÓS & BENEDITO-CECÍLIO (2002) em *P. squamosissimus* no rio Paraná, sugere a ocorrência de ajustes às condições ambientais do reservatório de Capivara, podendo-se inferir que a espécie está plenamente estabelecida nesse ambiente. Apesar da introdução de *C. monoculus* ser mais recente (ORSI & AGOSTINHO 1999), ela já apresenta indícios de colonização no reservatório. Essas duas espécies podem estar tendo enorme vantagem em relação às piscívoras nativas, pois o desenvolvimento antecipado da prole dá condições à predação das fases juvenis das demais espécies residentes.

Condições favoráveis à reprodução devem ser priorizadas em qualquer ação de manejo que venha a ser empregada no reservatório de Capivara, mas, prioritariamente, os maiores esforços devem ser empregados na primavera e no verão, principalmente no tocante ao nível fluviométrico do reservatório e à preservação das áreas de desova, como as lagoas marginais e as zonas de ecótono aquático-terrestre. Dessa forma, aumentará a complexidade estrutural das áreas e, conseqüentemente, a oferta de abrigos para o desenvolvimento da reprodução, minimizando os efeitos da pesca e da interação com as espécies introduzidas. Essas medidas são efetivas e essenciais à manutenção da diversidade e de estoques pesqueiros, como salientam SCHIEMER *et al.* (1995) e AGOSTINHO (1997) para áreas de reservatório. No caso do reservatório de Capivara, também se deve levar em conta os tributários, como os rios Tibagi e das Cinzas.

A maioria dos teleosteos libera seus gametas no ambiente aquático, onde ocorrem a fertilização e o desenvolvimento do embrião. Assim, o tamanho e o número de ovócitos produzidos, bem como o número de lotes liberados por temporada reprodutiva, provavelmente estão relacionados com o ambiente em que esses ovos irão se desenvolver e com a taxa de mortalidade inicial. Os meios e os substratos em que os ovos são depositados e/ou se desenvolvem variam, podendo ser na superfície da água (onde ficam dispersos) ou mesmo no

interior do corpo dos pais (onde ficam protegidos) (BALON 1975). Dessa forma, os gametas, especialmente os ovócitos, necessitariam adaptar-se aos diferentes substratos e meios onde são depositados. Investigações sobre o desenvolvimento do folículo ovariano, principalmente das camadas que envolvem o ovócito, poderiam evidenciar algumas dessas adaptações.

Neste estudo, a determinação do número e do tamanho de ovócitos foi feita para caracterizar as espécies de acordo com esses atributos reprodutivos (se produzem poucos ou muitos ovos, se estes são grandes ou pequenos) e ordená-las dentro do gradiente ambiental do reservatório, o que serve, inclusive, para subsidiar ações de manejo. Nos estudos que investigam as variações anuais e interpopulacionais na fecundidade e no tamanho do ovo, a amostragem deve ser maior do que a aqui realizada, devendo abranger inclusive períodos mensais de análise, bem como realizar uma comparação mais abrangente entre os trechos estudados, pois o tamanho e o número de ovos podem variar, dentro de um limite, entre populações (MANN *et al.* 1984; WINEMILLER 1989; SUZUKI *et al.* 2000; ORSI 2001; BAKER & FOSTER 2002) ou dentro de uma população em diferentes anos (WOOTTON 1998; BARBIERI *et al.* 2004).

O tamanho médio dos maiores ovócitos das 51 espécies do reservatório de Capivara analisadas variou entre 0,32 mm e 4,35 mm. Cerca de 70,0% das espécies produziram ovócitos com diâmetro médio menor que 1,3 mm. Na bacia do rio Paraná e na bacia do rio Iguaçu, SUZUKI (1992 e 1999, respectivamente) encontrou resultados semelhantes. Entretanto, no presente estudo foram observadas três espécies que produzem ovócitos menores do que o menor ovócito observado nos rios Paraná e Iguaçu: *A. anisitsi* (0,36 mm), *H. marginatus* (0,32 mm) e *Piabina argentea* (0,34 mm), espécies da família Characidae, consideradas como algumas das menores espécies neotropicais (WEITZMAN & MALABARBA 1998). WOOTTON (1984) constatou, em peixes de água doce do Canadá, que o tamanho do ovócito variou de 0,75 mm a 6,55 mm, sendo que 66% das espécies apresentaram diâmetros menores que 2,0 mm e 14%, maiores que 4,0 mm. No presente estudo, todos os espécimes do grupo Loricaridae apresentaram ovócitos maiores que 3,0 mm, confirmando um padrão já observado por SUZUKI *et al.* (2000). Em relação às espécies de peixes com ovócitos pequenos, WOOTTON (1998) enfatiza que a tendência evolucionária é na direção de minimizar o tamanho do ovo. Dado que o volume da cavidade abdominal, que pode acomodar os ovócitos maduros, é limitado, a minimização tenderia a maximizar a fecundidade. Talvez esse ajuste esteja ocorrendo nas espécies nativas do reservatório, como já observado por ORSI (2001) em *A. altiparanae*.

Não foram constatadas nítidas diferenças do tamanho dos ovócitos em relação ao aumento do tamanho do corpo, a não ser em algumas espécies congêneres, como *A. altiparanae* e *A. fasciatus*, *Cyphocharax modestus* e *Cyphocharax nagelii*, *Apareiodon piracicabae* e *A. affinis*, nas quais houve diferenças, mas muito sutis. SUZUKI (1999) observou situação semelhante em espécies de *Astyanax* no reservatório de Segredo (rio Iguaçu). ORSI (2001) encontrou diferenças intra-específicas em *A. altiparanae* da bacia do rio Tibagi em relação ao aumento do tamanho dos ovócitos proporcionalmente ao tamanho do corpo, mas diminuição na fecundidade dos espécimes maiores e com diâmetro maior dos ovócitos, entendendo que tal mudança era uma tática eficaz na perpetuação da espécie e provavelmente estava relacionada a questões ambientais na área que estudou.

A fecundidade tende a aumentar com o tamanho do peixe (NIKOLSKY 1963; LOWE-McCONNELL 1987; WOOTTON 1998, MORLEY *et al.* 1999). Portanto, para comparar dados de fecundi-

dade é necessário, primeiro, remover o efeito do tamanho do corpo. Muitos estudos utilizam, como fecundidade relativa, a razão entre o número de ovócitos e o comprimento ou peso do peixe, sendo esse valor utilizado como um índice de fecundidade (NIKOLSKY 1963; DUARTE & ALCARAZ 1989; LAMAS 1993; VAZZOLER 1996). ELGAR (1990) utilizou valores dos resíduos da regressão entre a fecundidade e o tamanho do peixe como fecundidade relativa, portanto, independente do tamanho do corpo. O fato de os resíduos não serem expressos em número de ovócitos impossibilitou esse procedimento neste estudo, e, dessa forma, foram utilizadas as médias ajustadas através de ANCOVA, sendo o peso dos indivíduos considerado a variável para se obter a fecundidade relativa expressa em número de ovócitos/g.

A relação inversa entre a fecundidade de um peixe, o tamanho do ovo (ADEBISI 1987; DUARTE & ALCARAZ 1989; ADEBISI 1990) e o grau de cuidado parental (VON IHERING *et al.* 1928; SVÄRDSON 1948; NIKOLSKY 1963; WOOTTON 1998; MORLEY & BALSHINE 2003) é amplamente conhecida. O mesmo ocorre com a relação entre o tamanho do ovo e o cuidado parental (GROSS & SARGENT 1985; SARGENT *et al.* 1987; SUZUKI 1992, 1999; WINEMILLER & ROSE 1992; ANNETT *et al.* 1999).

Teoricamente, as espécies menos fecundas são aquelas que apresentam os maiores ovócitos (por exemplo, *C. niederleini*, *Hypostomus ancistroides*, *H. nigromaculatus* e *L. proluxa*) e as mais fecundas as que têm ovócitos pequenos (por exemplo, *A. altiparanae*, *M. intermedia* e *P. lineatus*). Mas essa relação não foi uma constante neste estudo, pois a fecundidade máxima dos ovócitos de espécies como *A. anisitsi*, *B. stramineus*, *C. zebra*, *P. argentea* e *S. notomelas*, entre outras que apresentaram os menores ovócitos observados, foi baixa, se comparada à das demais espécies estudadas. No caso de *S. notomelas*, a fecundidade máxima era esperada, pois apresenta indicativo de fecundação interna e uma camada hialina envoltória grande, o que torna os ovócitos particularmente grandes. Entretanto, deve-se levar em conta o tamanho máximo que a espécie atinge, pois espécies de porte muito pequeno, por mais fecundas que sejam, por limitações do próprio tamanho do corpo não alcançam os valores daquelas de grande porte. Porém, a baixa fecundidade máxima nessas espécies permite sugerir que o declínio populacional constatado neste estudo pode estar relacionado a ela, o que as torna vulneráveis em relação à baixa capacidade de recrutamento, ou seja, os seus valores adaptativos não vêm sendo suficientes para uma permanência razoável no reservatório.

A relação entre o tamanho do ovócito e o cuidado parental também foi observada entre as espécies analisadas neste estudo. Cuidado parental não foi registrado nas espécies que produzem ovócitos menores que 1,3 mm. Por outro lado, quase todas as espécies registradas cujos ovócitos são maiores que 1,3 mm apresentaram algum tipo de cuidado com a prole. O mesmo foi observado por SUZUKI (1999) em espécies no rio Iguazu, o que pode ser um indicativo de que, para as espécies do alto Paraná, há um padrão de tamanho do ovócito em relação ao cuidado com a prole.

SARGENT *et al.* (1987) construíram um modelo para explicar a covariação contínua entre a qualidade do cuidado parental e o tamanho do ovócito. Esse modelo contém suposições sobre a dependência do tamanho do ovócito na sobrevivência da prole. São elas: (a) prole de ovos maiores desenvolve-se mais vagarosamente, leva mais tempo para reabsorver o saco vitelínico e tornar-se juvenil; (b) o tamanho do ovo determina o tamanho inicial do

juvenil; (c) juvenis maiores, que eclodem de ovos maiores, têm mortalidade mais baixa, apresentam crescimento mais rápido e levam menos tempo para se tornarem adultos. Sob essas suposições, como o cuidado parental reduz a mortalidade instantânea do ovo, o tamanho deste aumenta. Esse aumento é esperado entre populações e dentro de uma população.

Ovos com baixo suprimento energético contêm uma larva vegetativa que é remodelada em um fenótipo definitivo via metamorfose. Com a especialização dos estilos reprodutivos através do aumento do suprimento de energia endógena no ovo e do cuidado parental, o período larval torna-se truncado e, finalmente, é eliminado (BALON 1985).

O esforço reprodutivo primário pode ser comparado entre as fêmeas calculando-se o volume total de ovócitos maduros a partir de dados de fecundidade e tamanho do ovócito (MILLER 1984). Neste estudo, após a realização do cálculo do volume médio do ovócito e da estimativa da fecundidade máxima (número de ovócitos.g⁻¹ x peso máximo encontrado para fêmeas), foi estimado o volume máximo dos ovócitos (ou esforço reprodutivo). Como esperado, o esforço reprodutivo obtido correlacionou-se fortemente com o comprimento máximo da espécie, visto que a produção da massa de ovócitos está limitada pelo tamanho do corpo. Isso explica, em parte, o observado para os menores Characiformes, já relatado anteriormente.

WOOTTON (1998) observou que existe forte correlação entre o volume total dos ovócitos e o tamanho do corpo, e sugere que existe apenas um espaço limitado para a variação, independente da fecundidade e do tamanho do ovócito. Dessa forma, ovócitos grandes só podem ser produzidos às custas de uma reduzida fecundidade. A esse respeito, FLEMING & GROSS (1990), analisando o número e o tamanho dos ovos de 17 populações de *Oncorhynchus kisutch* distribuídas por um gradiente latitudinal na América do Norte, observaram que elas tinham um significativo aumento latitudinal no número de ovos, sendo esse aumento acompanhado por um decréscimo, também significativo, no tamanho desses. Os autores concluíram que o número de ovos evolui junto com a seleção para o tamanho dos ovos.

SUZUKI (1999), aplicando o método de regressão entre as duas variáveis, antes da correção da autocorrelação filogenética, observou que o número de ovócitos aumenta de forma exponencial, havendo diminuição do seu diâmetro. Isso corrobora o estudo de ADEBISI (1990), que observou fortes correlações entre a fecundidade relativa e o tamanho do ovócito, semelhante ao observado por ORSI (2001) no rio Tibagi. Apesar de não ter sido aplicada essa análise no presente estudo, ela será feita posteriormente, inclusive com a comparação das espécies entre os trechos ocupados.

DINIZ-FILHO *et al.* (1998) desenvolveram uma estratégia simples para, na análise de dados dentro da biologia comparativa, estimar a inércia filogenética e removê-la, com o objetivo de avaliar a evolução correlacionada entre duas características. No estudo de SUZUKI (1999) essa metodologia foi aplicada, e, segundo esse autor, quando o tamanho da amostra é pequeno, ela é mais eficiente do que aquela proposta por CHEVERUD *et al.* (1985). Após a remoção do efeito do tamanho do corpo e da filogenia, SUZUKI (1999) observou forte correlação negativa entre a fecundidade relativa e o diâmetro médio do ovócito, indicando que existe um balanço entre essas duas variáveis. De acordo com ELGAR (1990), a correlação negativa entre número de ovócitos e volume dos ovócito sugere um “trade-off” evolutivo, sendo esse padrão observado tanto em peixes marinhos como nos de água doce.

Outra informação contida no ovário, e que revela importantes aspectos da estratégia reprodutiva, é a dinâmica do desenvolvimento dos ovócitos e da extrusão ovocitária. Pioneiramente, MARZA (1938 apud WALLACE & SELMAN 1981) classificou os ovários em sincrônicos, sincrônicos em grupo e assincrônicos, tendo como base a distribuição em tamanho dos ovócitos, o mesmo método usado neste estudo. Foram observados dois padrões de desenvolvimento nos peixes do reservatório de Capivara, o sincrônico em grupos e o assincrônico acumulativo, os mesmos observados por VAZZOLER (1996) para peixes da bacia do alto rio Paraná. Embora as análises tenham revelado relação entre desenvolvimento sincrônico em grupos e desova parcelada, e entre desenvolvimento assincrônico acumulativo e desova total, exceções foram registradas no primeiro grupo, no qual algumas espécies apresentaram desova total, o que pode ter implicações adaptativas e de custo energético, como forma de poupar energia na reprodução. DIAS (1989) acredita que nem sempre o tipo de desenvolvimento ovocitário condiciona o modo pelo qual a fêmea libera os ovócitos.

A determinação do tipo de desova das espécies estudadas não foi conclusiva, exceto para algumas espécies que apresentaram padrão tipicamente de desova total ou parcelada. Tipos mais complexos de desova foram, no entanto, encontrados, e a seguir serão discutidas algumas fontes desse complexo de padrões.

HEINS & BACKER (1993) recomendam o uso de ovos encontrados na porção posterior do lúmen ovariano para a medição do diâmetro, e de fêmeas maduras ou em maturação final para a estimativa da fecundidade. No presente estudo, o tamanho do ovócito foi obtido a partir da média dos maiores ovócitos encontrados para a espécie, procurando-se medir aqueles que já estavam soltos na cavidade ovariana (liberados do seu folículo) ou com aspecto translúcido (em processo de maturação final). Para estimar o número de ovócitos, foram selecionadas as fêmeas com maior valor de RGS e foram contados os ovócitos pertencentes ao lote mais avançado. Portanto, foi determinada a fecundidade parcial, sendo total apenas nas espécies que desovam um único lote por estação reprodutiva.

Já constatado por HEINS *et al.* (1992), a vitelogênese não se inicia simultaneamente ou talvez não ocorra na mesma taxa inicial em todos os ovócitos, resultando em uma variância relativamente grande no tamanho desses durante o desenvolvimento de um lote. A taxa absoluta da deposição do vitelo em ovócitos maiores parece ser mais lenta, com os ovócitos menores recebendo maior quantidade de vitelo na unidade de tempo e crescendo proporcionalmente mais rápido. A assincronia observada no desenvolvimento de ovócitos pode decorrer de diferenças na incorporação do vitelo, conforme o tamanho daqueles. ANDRIANOV & LISOVENKO (1983) observaram que, em *Merluccius gayi peruanus*, a ovogênese se processa de forma contínua, e que quando os ovócitos mais avançados atingem o desenvolvimento completo não são eliminados, mas ficam estacionários até que os demais atinjam essa mesma fase de desenvolvimento, sendo então eliminados em conjunto. Esses autores denominaram tal tipo de desenvolvimento como ovogênese contínua acumulativa. SUZUKI (1992) também constatou, para várias espécies da bacia do rio Paraná, desenvolvimento assincrônico de ovócitos com acumulação na moda mais avançada, podendo, esses ovócitos, serem eliminados em parcelas ou em uma única desova, situação que parece ocorrer no grupo de *Leporinus migradores* do reservatório de Capivara.

O desenvolvimento assincrônico cumulativo poderia ser visto como uma adaptação para as espécies que têm desova desencadeada por fatores ambientais, o que, apesar de ser uma ocorrência previsível, poderia atrasar ou adiantar o processo dentro de um intervalo de tempo. Desse modo, a partir de um dado momento da maturação, a espécie com esse tipo de desenvolvimento já poderia ter ovócitos prontos para serem eliminados, enquanto outros continuariam o desenvolvimento, somando-se àqueles. Ocorrendo isso, poderíamos supor que a fecundidade seria maior ou menor dependendo da época em que ocorressem as condições ambientais desencadeadoras da desova. SUZUKI (1992) levantou uma questão sobre esse processo: existiria a possibilidade de os lotes que estavam sendo recrutados continuarem o desenvolvimento, conduzindo a uma nova desova no período? A autora coloca que, caso a resposta for sim, então devemos aceitar que na mesma espécie a desova pode ser total ou parcelada, dependendo da estação. ORSI (2001) observou, em *A. altiparanae*, que os padrões de desenvolvimento ovocitário dependem também da situação ambiental vigente nas áreas de desova.

De modo geral, as espécies com desova total apresentam requerimento mais definido quanto à estação reprodutiva, e podem ser mais fecundas, pois produzem numerosos ovócitos pequenos, e algumas realizam grandes migrações (LOWE-McCONNELL 1987). Por outro lado, com certeza elas exigem maiores cuidados quanto ao seu manejo nos reservatórios. A ocorrência de 20 espécies desse grupo no reservatório de Capivara salienta o esforço que se deve aplicar tanto em estudos complementares que abordem a reprodução como em processos de manejo, que devem levar em conta a sua presença no sistema.

Espécies que apresentam desenvolvimento sincrônico em grupos possivelmente apresentam menor dependência de fatores ambientais para o desencadeamento da reprodução. Conforme LOWE-McCONNELL (1999), muitas espécies ocultam os ovos e permanecem pequenos períodos em vigília, e as espécies que produzem pequenas ninhadas, com poucos ovos dispostos no ambiente, geralmente estabelecem um território e, muitas vezes, constroem ninhos nos quais desovam e guardam ovos. A autora salienta que os efeitos comportamentais, como os rituais reprodutivos, é que determinam a sincronização da desova dessas espécies, mas, conforme PEARSON & GUNDERSON (2003), além desses efeitos existe a questão da disponibilidade de refúgios reprodutivos, que são fundamentais para a efetivação da reprodução.

Muito utilizado em estudos da dinâmica reprodutiva de peixes, o índice gonadossomático (IGS) também é usado para indicar o esforço reprodutivo primário em peixes (MILLER 1984; GUNDERSON 1997) ou para descrever o tamanho relativo da gônada (WOOTTON 1998). Nas espécies com desova múltipla, a produção e a liberação dos gametas são rápidas, e o investimento de recursos deve ser bem maior do que o indicado pelo IGS. De acordo com MILLER (1984), diferenças no IGS e na frequência de desova podem levar a consideráveis disparidades na quantidade e intensidade de esforço reprodutivo primário entre as espécies. WOOTTON (1990) ressalta que a utilização do IGS apresenta as mesmas desvantagens de todos os índices, e sua variação pode estar incorporando, além das alterações no peso das gônadas, as do corpo ou resíduos de uma relação alométrica entre o peso das gônadas e o peso total do indivíduo. Entretanto, valores do IGS foram amplamente utilizados em inferências acerca do estado funcional das gônadas (NARAHARA *et al.* 1988; FERREIRA & GODINHO

1990; LOBÓN-CERVIÁ *et al.* 1993; BARBIERI & MARINS 1995; VAZZOLER 1996; MAZZONI & CARAMASCHI 1997; PEARSON & GUNDERSON 2003) ou para indicar custo reprodutivo, esforço reprodutivo ou a proporção de energia utilizada para a produção de ovócitos (MILLER 1984; ADEBISI 1987; LOBÓN-CERVIÁ *et al.* 1993; VEREGUE & ORSI 2003).

Neste estudo, foi utilizado o termo “relação”, em vez de “índice”, este o termo sugerido por VAZZOLER (1996) e SUZUKI (1999). Assim, os valores máximos da RGS das 50 espécies analisadas da região do reservatório de Capivara variaram de 1,05 a 29,76, sendo que, para a maioria das espécies, esses valores variaram de 7 a 20. Baixo valor de RGS foi constatado também por LOBÓN-CERVIÁ *et al.* (1993) em *Crenicichla lepidota* ($RGS_{\max} = 6,8$), o mesmo observado neste estudo para *C. niederleini* (7,8). Grandes investimentos com a produção de gametas foram observados em espécies de pequeno porte (por exemplo, *A. affinis*, *A. piracicabae* e *C. zebra*), mas não exclusivamente, e os Siluriformes de modo geral apresentaram os menores esforços reprodutivos, com valores semelhantes aos encontrados por VAZZOLER (1996). Entre as espécies de Gobioides estudadas por MILLER (1984), os valores variaram de 5% a 28%, sendo, a maioria, entre 12% e 25%. Na bacia do rio Paraná, o maior valor de RGS (28,39) foi registrado em um pequeno curimatídeo, *S. insculpta* (VAZZOLER 1996), espécie presente também no reservatório de Capivara, mas o maior valor de RGS encontrado neste estudo foi em *P. lineatus*, uma das maiores espécies capturadas, característica que, segundo GODOY (1975), ressalta o grande esforço reprodutivo que essa espécie apresenta e o fator de migração reprodutiva que ela emprega.

Segundo WOOTTON (1998), os testículos representam proporção bem menor do peso do corpo do que os ovários. Ainda de acordo com esse autor, o tamanho deles pode estar relacionado com o modo de fertilização. Assim, o tamanho dos testículos depende do comportamento no momento da desova: se machos e fêmeas estão muito próximos nesse momento, ou se os ovos são colocados em um espaço restrito, a quantidade de esperma requerida para fertilizá-los pode ser bem menor do que quando ovos e espermatozoides são liberados mais disseminadamente. Neste estudo, a RGS de machos foi, em geral, mais baixa entre ciclídeos, loricarídeos, em alguns pimelodídeos e auchenipterídeos que apresentam cuidado parental. Testículos grandes podem ser vantajosos se alguns machos estão competindo para fertilizar os ovócitos, como parece acontecer com *Geophagus brasiliensis* e *C. monoculus* observados neste estudo. Por outro lado, os maiores valores ocorreram em machos de Characidae, Parodontidae, Prochilodontidae e em uns poucos Pimelodidae (Tab. VI) que utilizam áreas maiores para efetivar a fertilização dos ovócitos, com destaque para as espécies migradoras, como *P. lineatus*, *L. elongatus* e *P. pirinampu*, e também para a espécie introduzida *P. squamosissimus*.

Os menores valores de RGS foram constatados para as espécies nas quais o macho fertiliza ovócitos que ficam aglutinados, formando uma massa, como observado em *Cichlasoma paranaense*, *H. malabaricus*, *L. prolixa*, *Pimelodella meeki* e *Tatia neivai*. Os altos valores de RGS observados em alguns grupos, como *Apareiodon* e *Leporinus*, podem estar relacionados a determinadas características, por exemplo, o comportamento de depositar ovos espalhadamente na coluna d'água. Entretanto, *Pimelodella avanhandavae*, *P. meeki* e *H. ancistroides*, que efetuam a reprodução essencialmente em ambientes lóticos,

apresentaram baixos valores de RGS, característica observada neste estudo também em *P. maculatus* e já observada em espécies dos mesmos grupos por VAZZOLER (1996). A formação de cardumes no momento da desova pode ser uma forma de maximizar o aproveitamento do esperma, como observado neste estudo para *A. altiparanae*, *A. lacustris* e *B. stramineus*. Em *S. notomelas*, o valor de RGS, ao contrário do esperado, foi relativamente alto entre os machos, mais um fator indicando a fecundação interna, o que corrobora os dados de SUZUKI (1992) e VAZZOLER (1996), que observaram altos valores de RGS também em outras espécies da bacia do rio Paraná que apresentavam fecundação interna (Auchenipteridae e Ageneiosidae).

As adaptações encontradas nos ovócitos de peixes são inúmeras e entre elas destacam-se aquelas relacionadas com as estruturas que tornam os ovos flutuantes ou adesivos, com as que possibilitam o seu desenvolvimento em ambientes pouco oxigenados e com as estruturas que os tornam pouco visíveis aos predadores. Neste estudo, foram investigadas as diferenças interespecíficas na espessura da zona radiata e da camada granulosa, consideradas as principais estruturas responsáveis pelos envoltórios dos ovócitos que ficam em contato com o ambiente.

A zona radiata, também chamada de envelope vitelínico, membrana vitelina ou zona pelúcida, é uma camada acelular, com afinidade tintorial pela eosina, que surge entre a superfície do ovócito e a camada granulosa, no início do crescimento secundário daquele (VAZZOLER 1996). Embora sua origem e os processos envolvidos na sua formação não estejam, ainda, totalmente conhecidos, SUZUKI (1992) observa que a zona radiata propriamente dita pode ter origem no ovócito, enquanto que as substâncias depositadas sobre ela, como filamentos adesivos e mucos, parecem ter origem nas células da granulosa. Em algumas das espécies analisadas neste estudo, parece haver correlação inversa entre a espessura da zona radiata e o tamanho máximo que as espécies atingem.

Os ovócitos de teleósteos em geral, durante o seu desenvolvimento, são revestidos por uma camada simples de células foliculares, a camada granulosa. Entretanto, variações interespecíficas, principalmente relacionadas com a sua espessura e o tipo de granulação citoplasmática, são observadas durante o crescimento secundário do ovócito. São várias as funções atribuídas às células da granulosa, entre as quais se destacam: (a) participação na síntese hormonal (NAGAHAMA 1983); (b) absorção do ovócito que, por algum motivo, falha no desenvolvimento e não é liberado (HUNTER & MACEWICZ 1985; SAKUN & SVIRSKIY 1993; RIZZO & BAZZOLI 1995; MARUYAMA *et al.* 2003); (c) produção de substâncias que são depositadas sobre a zona radiata, como filamentos adesivos e mucos (BUSSON-MABILLOT 1977; YEMEL'YANOVA 1993; RIZZO *et al.* 2002). Essa última função pode ter importante significado ecológico, uma vez que, independentemente da natureza das substâncias depositadas sobre a zona radiata, elas estarão em contato mais direto com o ambiente após a desova.

De acordo com YEMEL'YANOVA (1993), os ovócitos de todas as espécies de bagres que estudou apresentaram membrana vitelina delgada e uma membrana fortemente mucosa (córion) e adesiva. Entretanto, a presença de um envoltório mucoso ou capa gelatinosa não significa que o ovo seja adesivo. Segundo RIZZO *et al.* (2002), a superfície do ovócito de *P. corruscans* compreende uma zona radiata delgada e, sobre ela, uma fina capa de material

mucoso, mas a espécie apresenta ovos livres. Esses autores sugerem que tal envoltório mucoso desempenha importante função durante a fertilização. Outros Siluriformes produzem ovos livres e demersais, como, por exemplo, *Conorhynchus conirostris*, *P. maculatus* (SATO & GODINHO 1988), *Rhandia hilarii* (GODINHO *et al.* 1978), *Rhandia quelen* (RIZZO *et al.* 2002) e *I. labrosus* (SANTOS *et al.* 2004); também os ovócitos de *P. pinirampu* observados neste estudo eram livres e demersais. YEMEL'YANOVA (1993) afirmou que a membrana secundária depositada sobre os ovócitos da espécie *Ictalurus punctatus*, analisada por ele, tinha aproximadamente a mesma espessura da camada granulosa. Considerando essa relação, o envoltório mucoso seria maior nas espécies *I. labrosus* e *L. proluxa*, que possuem as maiores espessuras de camada granulosa dos Siluriformes do reservatório de Capivara analisados neste estudo. Em *C. britskii* e *C. niederleini*, que apresentaram ovócitos elípticos, as células foliculares observadas eram altas no polo vegetal, e foi observada deposição de material eosinófilo apenas nele, sugerindo que os ovos aderem ao substrato por esse polo.

As menores espessuras da zona radiata foram observadas entre os Siluriformes. Entretanto, como visto, a formação de uma camada gelatinosa sobre o ovócito parece ser uma característica desse grupo, e pode desempenhar importante função na proteção do ovo. Nesse grupo, a zona radiata delgada sugere que ela seja pouco requerida na proteção do ovo. Segundo os técnicos da Estação de Aquicultura da CESP-Jupiá (com. pess.), os Siluriformes *Pimelodus ornatus* e *P. maculatus* produzem ovos livres e que afundam na água parada, mas flutuam quando a água se movimenta. Entre as espécies de Characiformes, nas que produzem os menores ovócitos observa-se zona radiata espessa, o que indica adesividade ou que estão sujeitos a mais choques mecânicos.

A relação entre as camadas superficiais dos ovócitos (zona radiata e camada granulosa) e a adesividade deles ainda é pouco compreendida (RIZZO & BAZZOLI 1993; RIZZO *et al.* 1998; RIEHL & PATZNER 1998), principalmente no que concerne ao grupo taxonômico. Um fator que dificulta a compreensão dessa relação é a grande diversidade de táticas e estratégias reprodutivas empregadas pelos peixes (BALON 1984). RIZZO *et al.* (2002) relatam a dificuldade de obter padrões nessa relação, por exemplo, para a espécie *L. friderici* (caracterizada por eles como sedentária), que apresenta padrões de zona radiata, camada granulosa e adesividade nos ovos semelhantes aos de outros Characiformes migradores, mas salientam a relação filogenética no contexto quando comparam a espécie a outros *Leporinus* migradores.

Neste estudo, apesar de não terem sido feitos estudos de cunho filogenético na análise da relação entre a zona radiata e a camada granulosa, em geral foi possível observar que a zona radiata de Characiformes é mais espessa do que a de Pimelodidae. As semelhanças apresentadas entre espécies do mesmo grupo taxonômico, já apontadas por CHAVES (1988), BAZZOLI (1992), SUZUKI (1992) e RIZZO *et al.* (2002), podem estar relacionadas à relativa uniformidade de estratégias reprodutivas existentes dentro de cada grupo.

Comparando-se as espécies do reservatório de Capivara analisadas neste estudo com as espécies analisadas por SUZUKI (1992) no rio Paraná e por SUZUKI *et al.* (2000) no rio Iguaçu, foram verificadas pequenas diferenças nos atributos dos envoltórios dos ovócitos, as quais podem ser decorrentes das condições peculiares desses rios e do rio Paranapanema.

Por outro lado, as características observadas para *P. squamosissimus* do rio Paraná (SUZUKI 1992) são as mesmas observadas para essa espécie neste estudo, inclusive os ovócitos com uma enorme gota lipídica, muito pequenos e pelágicos, e essas características devem ser levadas em consideração quando se analisa a sua grande expansão no sistema alto rio Paraná.

Em uma comunidade de peixes, um número de estratégias reprodutivas estará representado dentro do contínuo r-k estrategista. Em rios de acentuada declividade, por exemplo, onde o número de espécies é mais limitado, encontram-se espécies com alta fecundidade relativa, como *Characidium* sp. e *Astyanax* spp., e, no outro extremo, espécies que produzem ovos grandes em pequeno número, como os cascudos *Loricaria* e *Hypostomus*. Quando o ambiente sofre alterações na dinâmica, como represamentos, ocorrem modificações na abundância das espécies, podendo inclusive levar à extinção local de algumas (AGOSTINHO 1992). Entretanto, em geral, espécies de diferentes estratégias continuam representadas no reservatório de Capivara, mas com baixas densidades (caso de *S. brasiliensis*), o que se deve, provavelmente, à presença de condições favoráveis oferecidas pelo sistema de lagoas marginais e pelos afluentes Tibagi e das Cinzas.

A ACP, realizada para as principais espécies do reservatório de Capivara utilizando-se as características reprodutivas obtidas dos ovários, possibilitou evidenciar a formação de três grupos de espécies. O primeiro grupo foi composto pelos indivíduos sem cuidado parental aparente (com exceção de *H. malabaricus* e *S. maculatus*), no geral apresentando valores elevados de fecundidade máxima e volume total de ovócitos, e por algumas espécies de grande porte (*L. elongatus*, *P. lineatus* e *P. pirinampu*). Nesse grupo, na maioria das espécies as fêmeas eram maiores do que os machos. No segundo grupo, no qual estavam os menores Characiformes do reservatório (*A. anisitsi*, *B. stramineus*, *C. zebra*, *H. marginatus*, *H. eques* e *S. notomelas*), os indivíduos apresentaram elevados valores de fecundidade relativa e de espessura da zona radiata, e, com exceção de *H. eques*, apresentaram os menores valores de diâmetro dos ovócitos. Porém, a fecundidade máxima desses Characiformes apresenta os menores valores desse grupo, o que resulta num baixo recrutamento e pode levar a sua eliminação nesse ambiente. Inclusive, no período final de coletas algumas dessas espécies não foram capturadas. A distinção entre esses dois grupos pôde ser feita relacionando-se a fecundidade relativa com o porte dos peixes e com a espessura da zona radiata.

SUZUKI (1999) também detectou, em seus estudos no reservatório de Segredo, três grupos de espécies, mas esses apresentam pequenas diferenças em relação ao primeiro e segundo grupos de espécies do reservatório de Capivara. O primeiro grupo daquele rio é representado por espécies com fecundidade relativa alta, com fêmeas maiores do que os machos, pequeno porte e sem cuidado parental; o segundo é representado por espécies com as mesmas características do grupo anterior, porém de maior porte e, por isso, com maior fecundidade e capacidade de produzir maior volume de ovócitos; e, o terceiro, composto por espécies com ovócitos grandes, baixa fecundidade relativa e machos maiores do que as fêmeas. A autora ressalta que dentro de cada um dos grupos as espécies não tiveram o mesmo sucesso no processo de colonização do novo ambiente criado com a formação do reservatório, evidenciando que outras estratégias, como as alimentares, devem estar associadas às reprodutivas na determinação do sucesso na colonização. Neste estudo, o mesmo parece ter ocorrido quanto à capacidade de ocupação e permanência de algumas espécies, principalmente daquelas que fizeram parte do segundo grupo da PCA.

Ainda segundo SUZUKI (1999), a não formação de grupos de espécies com estratégias reprodutivas similares na análise da PCA (realizada com variáveis corrigidas para autocorrelação filogenética) e o fato de as espécies congênicas pertencerem ao mesmo grupo indicam que as estratégias reprodutivas estão amplamente associadas ao grupo taxonômico, pelo menos para as espécies do rio Iguazu. Tendo como base principalmente as características observadas em relação aos atributos reprodutivos, pode-se dizer que isso provavelmente ocorre no reservatório de Capivara.

No presente estudo, a maioria das espécies pertencentes ao terceiro grupo, ou seja, as que produzem poucos ovócitos, porém grandes, causou preocupação no que se refere à redução da sua captura no final do período de estudo, principalmente quando se considera que a abundância da maioria das espécies está restrita ao trecho superior do reservatório de Capivara, como já observado por HOFFMANN *et al.* (2005). Destacaram-se, nesse grupo, as espécies dos gêneros *Hypostomus* e *Loricaria*. Entretanto, *C. monoculus* e *L. platymetopon* tiveram a abundância aumentada sensivelmente no decorrer do período de estudo. Os outros ciclídeos (*C. paranaense*, *C. britski*, *C. niederleini* e *G. brasiliensis*), também pertencentes ao terceiro grupo, não estão sendo bem-sucedidos na ocupação do reservatório, e um dos motivos dessa depleção deve estar relacionado com a presença de *C. monoculus*. Autores como SCHWASSMANN (1978) e LOWE-McCONNELL (1969; 1987; 1999) relatam o intenso investimento em reprodução das espécies de *Cichla*, e seu domínio territorial e agressividade, quando em fase reprodutiva. Foram observados diversos ninhos de *C. monoculus* no período reprodutivo (na fase final de coletas), justamente em locais onde antes haviam sido observadas e coletadas as outras espécies de ciclídeos (trecho de Porecatu e Sertanópolis), podendo, assim, ter ocorrido exclusão competitiva envolvendo áreas de reprodução em locais antes ocupados pelas espécies nativas, além da possível dessas por aquela.

Nas capturas no período final de estudos no reservatório de Capivara, a espécie *H. nigromaculatus* esteve ausente, *H. ancistroides* e *L. proluxa* apresentaram redução drástica, mas foram capturadas nos trechos de Cinzas e Sertanópolis, e *L. platymetopon* apresentou explosão populacional, porém houve maior explosão nos trechos de Sertanópolis e Cruzália, o que também foi observado por MARCUCCI *et al.* (2005). Dessas espécies, *H. ancistroides* é a que inicia a reprodução com tamanho proporcionalmente menor, atinge menor porte e apresenta fecundidade razoável no grupo, tanto relativa quanto máxima, atributos que devem favorecê-la na ocupação do reservatório.

Um dos aspectos que também podem estar relacionados com o insucesso desses loricarídeos no ambiente represado (com exceção de *L. platymetopon*) é o tipo de substrato utilizado para a deposição dos ovos, pois, com o represamento, os substratos do leito do rio, como rochas (muitas vezes com vegetação associada), galhos, raízes e troncos, ficam submersos a dezenas de metros. Mas outro fator que precisa ser levado em conta é a variação rápida do nível de água no reservatório, que pode expor os ovos à desidratação nos ninhos, com a consequente eliminação de toda uma fase reprodutiva (MOODIE & POWER 1982; AGOSTINHO *et al.* 2004). Considerando-se o aspecto reprodutivo, observa-se que, entre as limitações na proliferação desses loricarídeos no ambiente represado, está o requerimento do ambiente lótico para a reprodução e/ou a produção de ovos adesivos. Estes, principalmente se depositados em ambientes rasos, podem ser prejudicados pelas oscilações do nível do

reservatório, especialmente se são grandes, portanto com maior demanda de tempo para a eclosão (ELGAR 1990). Essas variações não foram comuns no reservatório de Capivara, porém, numa das vezes em que foi observada diminuição acentuada no seu nível, foram constatados diversos ninhos expostos em rochas do leito do rio e alguns espécimes de *Hypostomus* mortos juntos à postura. Dessa forma, o carregamento dos ovos é estratégia mais vantajosa do que a construção e a guarda de ninhos em ambientes em que a zona litorânea é inconstante ou quando a concentração de oxigênio é baixa (DEI TOS *et al.* 1997), e parece ser uma adaptação eficiente para superar a competição por cavidades adequadas para a construção de ninhos. Os construtores de ninhos utilizam áreas marginais com determinadas características, caso de *Hypostomus* (AGOSTINHO *et al.* 1991; MENEZES & CARAMASCHI 1994; MAZZONI & CARAMASCHI 1995) e *Liposarcus* (CRUZ & LANGEANI 2000), que escavam barrancos, e de *Rineloricaria uracantha* e *Ancistrus spinosus* (MOODIE & POWER 1982), que não habitam cavidades perto do fundo do rio ou que tenham uma única abertura. Todos esses peixes dependem da disponibilidade de locais adequados, fato que pode restringir o período reprodutivo ao período das cheias, o mesmo podendo ocorrer no sistema do reservatório de Capivara, cujo nível também está associado ao manejo hidráulico da UHE Escola Mackenzie

O primeiro grupo observado no reservatório de Capivara apresentou espécies com estratégias diversas e algumas com caráter oportunista, caso dos lambaris *A. altiparanae* e *M. intermedia*, que apresentaram, ainda, razoável abundância. O oportunismo de *A. altiparanae* foi bem caracterizado por LOBÓN-CERVÍÁ & BENNEMANN (2000) na questão trófica, e, em relação à estrutura populacional e à variabilidade genética na bacia do rio Paranapanema, a espécie também parece ter a capacidade de ajustes a variações ambientais, conforme observado por ORSI (2001), LEUZZI *et al.* (2004) e ORSI *et al.* (2004). A espécie congênere, *A. fasciatus*, rara nas capturas, parece possuir características tipicamente reofílicas, já ressaltadas por GURGEL (2004), o que pode restringir muito sua permanência no reservatório, apesar de apresentar atributos reprodutivos semelhantes a *A. altiparanae*. A mesma situação pode ter ocorrido em outras espécies raras desse primeiro grupo, como *L. obtusidens*, *L. octofasciatus*, *L. vittatus* e *C. nagelii*, entre outras, pois o fato de reproduzirem essencialmente em ambientes que ainda guardam características lólicas (rios Tibagi e das Cinzas e lagoas marginais a jusante da barragem da UHE Canoas I) lhes acarreta limitações enormes em relação à permanência e ao recrutamento no reservatório. De maneira geral, as demais espécies desse grupo ainda apresentam certo sucesso na ocupação do reservatório, e, como já observado por ORSI *et al.* (2002) na região final do rio Tibagi (porção média do reservatório de Capivara), as espécies migradoras, como *L. elongatus*, *L. obtusidens* e *P. lineatus*, parecem usar o sistema do reservatório como área de crescimento e alimentação, fato semelhante ao observado por DIAS *et al.* (2004) em *P. pirinampu*. Essas espécies migradoras empregam a migração reprodutiva para outras áreas, como o alto rio Tibagi e o rio das Cinzas, o que foi comprovado pelo aumento de sua captura nesses rios nos períodos de reprodução.

Pela comparação do tamanho do ovócito entre espécies congêneras do primeiro grupo, foi observado que aquelas que produzem ovócitos maiores também tiveram a sua captura diminuída no ambiente represado. Esse fato foi verificado entre as espécies de Characidae, Pimelodidae, Curimatidae e Loricariidae, como citado anteriormente. Essa observação

sugere que, entre espécies próximas, as menos “especializadas” estão tendo maior sucesso na ocupação e permanência no reservatório.

SHATUNOVSKII *et al.* (1996), SADOVY (2001), EINUM *et al.* (2003) e SUZUKI *et al.* (2004) analisaram as respostas do sistema reprodutivo de peixes aos impactos antropogênicos, em especial aqueles resultantes de mudanças no regime hidrológico e físico-químico, como as promovidas pelos represamentos e barramentos. Entre esses distúrbios estão: (a) antecipação da maturação sexual; (b) mudanças na duração do período de maturação gonadal; (c) reabsorção das células sexuais; (d) aumento no número de peixes que falham na desova; (e) decréscimo na fecundidade; (f) baixo recrutamento. O desconhecimento biológico da comunidade de peixes na área, no período anterior ao barramento, não permite afirmar que esses processos ocorreram de forma contundente, porém a atual situação das espécies, com poucos grupos apresentando sucesso reprodutivo, reflete que as variações ambientais vigentes devem ter diminuído sensivelmente a capacidade de ocupação da maioria das espécies originais, deslocando-as para os tributários do sistema.

No rio Paranapanema, esses impactos adquirem relevância, pois a formação de reservatórios em toda a sua extensão torna ainda mais preocupante as restrições impostas às espécies que necessitam de ambiente lótico para a desova. Esses ambientes ficaram restritos a pequenos trechos na jusante das barragens (BRITTO 2003) e aos tributários que ainda formam sistemas lóticos, como os observados no reservatório de Capivara. A constatação de maiores atividades reprodutivas e de maiores densidades de ovos de peixes em tributários, a exemplo do observado por NAKATANI *et al.* (1997) nos maiores tributários do reservatório de Segredo e na sua jusante, indicam a importância desses ambientes para a reprodução dos peixes.

A representação futura de muitas espécies de peixes do reservatório de Capivara, que requerem ambiente lótico para a reprodução e/ou alimentação, depende da manutenção de seus tributários, principalmente dos rios Tibagi e das Cinzas. Isso torna essencial a preservação desses tributários livres de barramentos, pois, como visto, eles desempenham importante papel na reprodução e na manutenção das espécies que necessitam de ambiente lótico para efetivação do seu ciclo de vida. As espécies que possuem adaptações reprodutivas às atuais condições do reservatório também necessitam de atenção, e, provavelmente, o aumento da complexidade física estrutural desse ambiente, com o acréscimo de sítios de abrigo, poderá promover o aumento da intensidade reprodutiva e, conseqüentemente, criar condições favoráveis para a adição de outros grupos de espécies na área. Ações como a preservação integral dos grandes tributários, o florestamento das margens, a proibição de introdução de espécies, a eliminação da pesca predatória e da poluição são importantes e devem ser realizadas imediatamente.