



FUNDAÇÃO UNIVERSIDADE FEDERAL DO TOCANTINS
CAMPUS UNIVERSITÁRIO DE PORTO NACIONAL
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE,
ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

GEOVANA DE SOUZA ANDRADE

BIOLOGIA E ECOLOGIA COMPARATIVAS DE *Cichla kelberi* E *Cichla piquiti* (CICHLIFORMES, CICHLIDAE) NO RESERVATÓRIO DA UHE DE LAJEADO, RIO TOCANTINS

PORTO NACIONAL – TO

2021

GEOVANA DE SOUZA ANDRADE

BIOLOGIA E ECOLOGIA COMPARATIVAS DE *Cichla kelberi* E *Cichla piquiti* (CICHLIFORMES, CICHLIDAE) NO RESERVATÓRIO DA UHE DE LAJEADO, RIO TOCANTINS

Dissertação apresentada à Fundação Universidade Federal do Tocantins como requisito parcial à obtenção do Título de Mestre em Biodiversidade, Ecologia e Conservação, sob orientação do Prof. Dr. Fernando Mayer Pelicice.

PORTO NACIONAL – TO

2021

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal do Tocantins

- A553b Andrade, Geovana de Souza .
Biologia e ecologia comparativas de *Cichla kelberi* e *Cichla piquiti*
(Cichliformes, Cichlidae) no reservatório da UHE de Lajeado, rio Tocantins.. /
Geovana de Souza Andrade. – Porto Nacional, TO, 2021.
45 f.
- Dissertação (Mestrado Acadêmico) - Universidade Federal do Tocantins
– Câmpus Universitário de Porto Nacional - Curso de Pós-Graduação
(Mestrado) em Biodiversidade, Ecologia e Conservação, 2021.
Orientador: Fernando Mayer Pelicice
1. Endêmicas. 2. Competição. 3. Nativa. 4. Tucunarés. I. Título

CDD 577

TODOS OS DIREITOS RESERVADOS – A reprodução total ou parcial, de qualquer forma ou por qualquer meio deste documento é autorizado desde que citada a fonte. A violação dos direitos do autor (Lei nº 9.610/98) é crime estabelecido pelo artigo 184 do Código Penal.

Elaborado pelo sistema de geração automática de ficha catalográfica da UFT com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

FOLHA DE APROVAÇÃO

GEOVANA DE SOUZA ANDRADE

BIOLOGIA E ECOLOGIA COMPARATIVAS DE *Cichla kelberi* E *Cichla piquiti* (CICHLIFORMES, CICHLIDAE) NO RESERVATÓRIO DA UHE DE LAJEADO, RIO TOCANTINS.

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade, Ecologia e Conservação. Foi avaliada para obtenção do título de Mestre em Biodiversidade, Ecologia e Conservação e aprovada em sua forma final pelo Orientador e pela Banca Examinadora.

Data de aprovação: 19/07/2021

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Fernando Mayer Pelicice (Orientador), UFT

Prof. Dr. Valter Monteiro de Azevedo Santos, Unesp

Profa. Dra. Ana Cristina Petry, UFRJ

Porto Nacional – TO
2021

“Tenho a impressão de ter sido uma criança brincando à beira-mar, divertindo-me em descobrir uma pedrinha mais lisa ou uma concha mais bonita que as outras, enquanto o imenso oceano da verdade continua misterioso diante dos meus olhos”.

Isaac Newton

AGRADECIMENTOS

Durante o meu mestrado muitas pessoas contribuíram e passaram pelo meu caminho, influenciando de forma direta e indireta a construção deste trabalho. Portanto, a palavra que define meu sentimento a todos os envolvidos é gratidão. Creio que não seja possível expressá-la; todavia, escreverei algumas palavras destacando algumas das contribuições que me foram concedidas, ainda que eu corra o risco de me esquecer de outras pessoas importantes.

À minha família, que sempre torceu por mim, em especial aos meus pais. Uma vida inteira não será suficiente para retribuir tudo o que fizeram para que eu chegasse até aqui. Que fique registrada nesta folha de papel e no coração de vocês minha imensa gratidão.

Ao Fernando Pelicice, me faltam palavras para dizer o quanto sou honrada em ter trilhado esse caminho com você. Foram muitos momentos vividos, muitas risadas, muitas conversas, muitas correções, muito aprendizado! Sou muito feliz por esse encontro da vida que me permitiu conhecê-lo.

À turma de 2019.1 do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade, Ecologia e Conservação (PPGBec), agradeço a cada um por tudo que vivemos, choramos, crescemos e sorrimos. Obrigada, Lucas Bezerra, Taluany Nascimento, Sharles Borges, Rayna Carvalho e Iury Cesar Andrade, pelos encontros memoráveis e por toda ajuda. A todos os excelentes professores do PPGBec e à Ana Paula (secretária), reitero meu muito obrigada! Finalizo essa etapa muito feliz por ter feito parte desse programa.

Agradeço aos meus amigos Laianny Soares, Larissa Cardoso, Jhonata Nascimento e Letícia Santos, por cada ligação e apoio. Carrego vocês em meu coração, que está cheio de gratidão!

A todos que contribuíram na coleta de dados durante todo o período de estudo, agradeço imensamente cada um.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo incentivo financeiro.

... meu muito obrigada!

VIVA a Universidade Pública, e NÃO ao desmonte da Educação Brasileira!

RESUMO

Na Bacia do rio Tocantins existem duas espécies do gênero *Cichla* que vivem em simpatria, *Cichla kelberi* e *C. piquiti*. *Cichla piquiti* tem maior abundância em relação ao seu congênere *C. kelberi*. O objetivo do estudo foi comparar a ecologia e a biologia de *C. kelberi* e *C. piquiti* no reservatório da UHE de Lajeado. Entre os anos de 2010 e 2020, amostragens mensais foram realizadas, das 8h00min às 18h00min, em diferentes pontos e habitats. De cada indivíduo capturado, foram registrados dados biométricos e morfométricos. Além disso, houve a identificação do sexo, do estágio de maturação sexual, do grau de repleção gástrica e estimada a fecundidade. *Cichla piquiti* teve resultados mais significativos para os fatores ecológicos relacionados à estrutura populacional, bem como maior tamanho corporal e formação de cardumes. A dieta não diferiu entre as espécies, evidenciando que essas consomem os mesmos recursos. *Cichla piquiti* apresentou período reprodutivo mais longo e melhor condição corporal. Considerando os padrões ecomorfológicos analisados, coube destaque aos atributos relacionados à locomoção, indicando que *C. piquiti* tem maior poder de natação e arrancada. Este trabalho mostrou que, devido à sua alta abundância, quando comparada à abundância do congênere *C. piquiti* que está bem estabelecida no reservatório.

Palavras-chave: Endêmicas. Competição. Nativa. Tucunarés.

ABSTRACT

In the Tocantins River Basin there are two species of the genus *Cichla* that live in sympatry, *Cichla kelberi* and *C. piquiti*. *Cichla piquiti* is more abundant than its congener *C. kelberi*. The aim of the study was to compare the ecology and biology of *C. kelberi* and *C. piquiti* in the Lajeado HPP reservoir. Between 2010 and 2020, monthly samplings were carried out, from 8:00 am to 6:00 pm, in different points and habitats. For each captured individual, biometric and morphometric data were recorded. In addition, there was identification of sex, stage of sexual maturation, degree of gastric repletion and estimated fertility. *Cichla piquiti* had more significant results for ecological factors related to population structure, as well as greater body size and schooling. Diet did not differ between species, showing that they consume the same resources. *Cichla piquiti* had a longer reproductive period and better body condition. Considering the analyzed ecomorphological patterns, the attributes related to locomotion were highlighted, indicating that *C. piquiti* has greater swimming and sprinting power. This work showed that, due to its high abundance, when compared to the abundance of the congener *C. piquiti*, which is well established in the reservoir.

Keywords: Endemic. Competition. Native. Peacock bass.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 - <i>Cichla piquiti</i> e <i>C. kelberi</i> , respectivamente, capturados no reservatório da UHEde Lajeado.	15
Figura 2 - Abundância relativa de <i>Cichla kelberi</i> e <i>C. piquiti</i> nos anos de amostragem.	21
Figura 3 - Abundância relativa de <i>C. kelberi</i> e <i>C. piquiti</i> nos pontos de amostragem. .	22
Figura 4 - Variação no comprimento (cm) de <i>C. kelberi</i> (a) e <i>C. piquiti</i> (b) nos anos de amostragem.	23
Figura 5 - Variação do peso corporal (g) de <i>C. kelberi</i> (a) e <i>C. piquiti</i> (b) durante os anos de amostragem.	24
Figura 6 - Recursos alimentares (percentual) consumidos por <i>C. kelberi</i> (a) e <i>C. piquiti</i> (b) durante os anos amostrados.	25
Figura 7 - Curva de acumulação de recursos controlados pelo número de estômagos de <i>C. kelberi</i> e <i>C. piquiti</i>	26
Figura 8 - Relação entre o tamanho (comprimento padrão, Ls) de <i>C. kelberi</i> e <i>C. piquiti</i> com suas presas.....	27
Figura 9 - Variação temporal no índice gonadossomático (IGS) de fêmeas de <i>C. kelberi</i> (a) e <i>C. piquiti</i> (b).....	30
Figura 10 - Frequência (percentual %) de fêmeas em maturação de <i>C. kelberi</i> (a) e <i>C. piquiti</i> (b) durante os meses do ano.....	31

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Análise de covariância aplicada para testar a relação entre comprimento do predador e presa de <i>C. kelberi</i> e <i>C. piquiti</i>	27
Tabela 2 - Análises de variância testando variações no índice gonadossomático (IGS) considerando os estágios regredindo e desenvolvimento, fecundidade (total e relativa) e gordura visceral. Análise de covariância testando a condição corporal entre <i>C. kelberi</i> e <i>C. piquiti</i>	28
Tabela 3 - Análise de covariância testando variações morfológicas de <i>C. kelberi</i> e <i>C. piquiti</i> considerando medidas morfológicas associadas à alimentação do peixe	32
Tabela 4 - Análise de covariância testando variações morfológicas de <i>C. kelberi</i> e <i>C. piquiti</i> considerando medidas morfológicas associadas à locomoção do peixe	33
Tabela 5 - Síntese dos resultados dos fatores biológicos e ecológicos de <i>C. kelberi</i> e <i>C. piquiti</i> analisados durante o período de estudo. * = interação entre os fatores da análise. x = maiores valores. - = ausência de diferença significativa.....	36

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	12
1.1 Objetivos.....	15
1.1.1 Geral	15
1.1.1.1 Específicos	15
2 MATERIAL E MÉTODOS	17
2.1 Área de estudo	17
2.3 Coleta de dados.....	17
2.4 Análise dos dados	19
2.4.1 Estrutura populacional	19
2.4.2 Ecologia trófica	19
2.4.3 Ecologia reprodutiva.....	20
2.4.4 Padrões ecomorfológicos	20
3 RESULTADOS	21
3.1 Estrutura populacional	21
3.2 Ecologia trófica.....	25
3.3 Ecologia reprodutiva.....	28
3.4 Padrões ecomorfológicos	31
4 DISCUSSÃO	35
4.1 Estrutura populacional	37
4.2 Ecologia trófica.....	38
4.3 Ecologia reprodutiva.....	38
4.4 Padrões ecomorfológicos	39
5 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	40
REFERÊNCIAS.....	41
ANEXOS	45

1 INTRODUÇÃO

O nicho ecológico de uma espécie é o conjunto de n-dimensões, cada qual representando um requerimento para seu funcionamento e sobrevivência em determinado ambiente (Alley, 1982). Espécies vivendo em uma mesma área tendem a diferir ecologicamente e biologicamente, o que leva a diversificação de estratégias adaptativas de modo a se posicionarem no gradiente das dimensões do nicho, reduzindo a sobreposição, que pode levar a competição interespecífica no uso dos recursos (Cáceres & Machado, 2013). A competição interespecífica, quando muito intensa, pode alterar a distribuição e a abundância das populações, sendo que em casos extremos promove a extinção local de competidores inferiores. Segundo o princípio da exclusão competitiva, duas espécies que compartilham o nicho ecológico e que, portanto, competem pelo mesmo recurso, não conseguem coexistir (Putman, 1994). Caso coexistam, uma das espécies pode se destacar competitivamente, levando a outra espécie a viver em condições sub-ótimas e ter uma baixa fecundidade, além de um significativo crescimento populacional (Lowe-McConnell, 1999). A heterogeneidade ambiental pode favorecer a coexistência de espécies filogeneticamente próximas.

Em geral, as comunidades de peixes Neotropicais são bastante heterogêneas, e compostas uma elevada diversidade de espécies (Albert *et al.*, 2020). Características de sistemas tropicais, a sazonalidade hidrológica e a heterogeneidade ambiental promovem a coexistência (Agostinho *et al.*, 2007), sendo comum espécies congêneres em simpatria. Dentre as interações bióticas em nível de comunidade, a competição interespecífica é uma das mais relevantes, pois espécies com semelhanças morfológicas e modos e forrageamento e composição da dieta podem desenvolver fortes interações competitivas. As condições ambientais e as interações interespecíficas determinam quais espécies permanecerão em dada comunidade (Chase, 2003). No entanto, até mesmo pequenas diferenças nas dimensões de nicho podem permitir a coexistência, mesmo que de forma assimétrica, com espécies vivendo em condições sub-ótimas, todavia persistindo. Nesse sentido, a competição por espaço e por alimento pode levar à diferenciação de nichos, seja na partilha de recursos ou nas separações espaciais e temporais de acordo com as condições ambientais (Lowe-McConnell, 1999), permitindo assim a coexistência. Em termos evolutivos, a competição intraespecífica é um fator de seleção de diferenças entre os indivíduos, principalmente quanto às suas habilidades, que são refletidas na eficiente exploração dos recursos que estão disponíveis.

A bacia Amazônica responde pela maior diversidade de peixes da região Neotropical (Dagosta & de Pinna, 2019). Por apresentar essa grande diversidade de espécies, muitos ambientes compartilham espécies filogeneticamente próximas, as quais podem apresentar significativas sobreposições de nichos. Esse é o caso do gênero *Cichla*, cujas espécies são popularmente conhecidas como “tucunarés”. São reconhecidas aproximadamente 16 espécies de tucunarés, com ampla distribuição na bacia Amazônica, Tocantins, Araguaia, Orinoco e em rios menores que drenam o planalto das Guianas em direção ao Oceano Atlântico (Kullander & Ferreira, 2006). Os tucunarés colonizaram diversos ambientes e especiaram em diferentes drenagens, sendo comum, no entanto, a coexistência de duas ou mais espécies e.g. *C. temensis*, *C. orinocensis* e *C. intermedia* no rio Cinaruco, Venezuela (Hoeninghaus *et al.* 2003), *C. monoculus*, *C. temensis* e *C. sp* no rio Uatumã, Amazônia (Santos *et al.*, 1999), *C. piquiti* e *C. kelberi* na bacia do rio Tocantins (Kullander & Ferreira 2006). Pelo menos em suas respectivas drenagens de origem, as espécies de *Cichla* parecem ter se adaptado para coexistir com seus congêneres.

Existem relativamente poucos trabalhos comparando a coexistência de espécies de *Cichla* em condição nativa. Por exemplo, Jepsen *et al.*, (1997) relatou que as variações sazonais no rio Cinaruco na Venezuela influenciaram o uso do habitat, desova e interações predador-presa de *C. temensis*, *C. intermedia* e *C. orinocensis*. Houve subdivisão de habitat e de recursos alimentares de maneira que indicou diferenças interespecíficas no desempenho de cada espécie. Winemiller (2001) observou diferentes padrões de ocupação de habitats para três espécies de *Cichla* (*C. temensis*, *C. intermedia* e *C. orinocensis*), onde *C. temensis* ocupou habitats de correntezas, coexistindo com as demais espécies; *C. intermedia* apresentou associação com o canal principal do rio, em águas mais profundas; e *C. orinocensis* teve preferência por habitats marginais, lagos e águas de menor fluxo de correnteza. Isso indica que, embora morfológica e ecologicamente similares, as espécies simpátricas de *Cichla* diferem em seus nichos realizados e isto pode ter relação com sua coexistência.

As espécies de tucunarés tanto na bacia Amazônica e também fora dela são favorecidas pelas condições de reservatórios e tendem a aumentar sua abundância (Zaret, 1977; Santos & Oliveira Junior, 1999). Ambientes lênticos favorecem espécies sedentárias, principalmente as espécies com cuidado parental (Agostinho *et al.*, 2007;

Kullander & Ferreira, 2006). No caso do tucunaré, cria ambientes adequados para sua reprodução e alimentação (Espínola *et al.*, 2010; Pelicice & Agostinho, 2009). Tucunarés são peixes predadores que apresentam baixos níveis de migração e durante a reprodução constroem ninhos e desenvolvem cuidado com a prole (Kullander & Ferreira, 2006). Embora alguns estudos em reservatórios tenham investigado aspectos ecológicos dos tucunarés em condição nativa, como alimentação e reprodução (Novaes *et al.*, 2004; Marto *et al.*, 2015), crescimento e mortalidade (Freire & Freitas, 2013), nenhum estudo investigou as interações interespecíficas desses peixes em reservatórios situados em áreas de origem. Assim, é razoável afirmar que há carência de trabalhos que explorem as interações dessas espécies nos ambientes de reservatórios.

No rio Tocantins, a formação dos reservatórios determinou expressivas alterações em suas características, como a quantidade de habitats e disponibilidade de alimento (Pelicice & Agostinho, 2009) que notadamente influenciam nas interações interespecíficas (Novaes *et al.*, 2004; Agostinho *et al.*, 2008). Na Bacia do rio Tocantins, duas espécies de *Cichla* que vivem em simpatria, são elas: *C. piquiti* e *C. kelberi* Kullander & Ferreira, 2006 (Fig. 1). Ambas são nativas e endêmicas da bacia e aparentemente foram favorecidas pelo represamento formado pela construção da UHE Lajeado. Estudos com as duas espécies em reservatórios são escassos. No reservatório de Lajeado, *C. piquiti* se mostrou essencialmente piscívora, com reprodução ao longo do ano (Marto *et al.*, 2015), enquanto no reservatório de Serra da Mesa *C. kelberi* tem comportamento piscívoro (Novaes *et al.*, 2004). Outro estudo ainda não publicado comparou o padrão de distribuição e abundância entre as duas espécies, mostrando que *C. piquiti* tem maior frequência de ocorrência e abundância em relação ao seu congênere *C. kelberi*, indicando forte predominância de *C. piquiti* no reservatório de Lajeado (Andrade, 2018). Esse estudo também verificou diferenças de tamanhos entre as espécies, onde *C. piquiti* apresentou um porte maior em comparação ao porte de *C. kelberi*. O padrão de colonização do reservatório sugere que *C. piquiti* possa ser um competidor superior, com maior sucesso na colonização e restrinja a ocupação de *C. kelberi*. Como suporte sobre esta afirmativa, podem ser citados estudos que analisaram a introdução de *C. kelberi* em outras drenagens, haja vista as conclusões de que a população de *C. kelberi* invade e coloniza com sucesso os ambientes, mesmo coexistindo com outras espécies de *Cichla* (Souza *et al.*, 2008; Gomiero *et al.*, 2009). Nesse contexto, as diferenças biológicas e ecológicas observadas entre as espécies e que

refletem diferentes preferências no uso dos recursos, podem ser fatores importantes a se considerar para esclarecer essa questão. Com esse cenário, o estudo comparativo sobre a distribuição, alimentação, reprodução e morfologia pode ajudar a compreender as interações ecológicas entre essas espécies coexistentes e os fatores que fazem as populações de *C. piquiti* predominarem no reservatório da UHE de Lajeado, construída no rio Tocantins.

Figura 1- *Cichla piquiti* e *C. kelberi*, respectivamente, capturados no reservatório da UHE de Lajeado.



Fonte: Andrade, 2021.

1.1 Objetivos

1.1.1 Geral

O objetivo principal dessa dissertação foi realizar um estudo comparativo da biologia e ecologia de *Cichla kelberi* e *C. piquiti* no trecho superior (montante) do reservatório da UHE de Lajeado, rio Tocantins, para identificar possíveis diferenças ecológicas que podem explicar a diferença de colonização entre as espécies vivendo em simpatria nas áreas litorâneas do represamento.

1.1.1.1 Específicos

- Investigar padrões espaço-temporais de distribuição e abundância;
- Comparar atributos da estrutura populacional (comprimento, biomassa e proporção sexual);
- Analisar as variações na condição corporal (gordura e fator de condição);
- Comparar padrões da ecologia reprodutiva (fecundidade, período e esforço reprodutivo);
- Investigar o uso dos recursos alimentares utilizados pelas duas espécies de tucunarés;
- Verificar se há diferenças nos traços ecomorfológicos relacionados ao uso do

habitat, locomoção e alimentação.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

A bacia do rio Tocantins é formada por dois grandes rios, Araguaia e Tocantins. O rio Tocantins se estende por 2.500 km, desaguando na margem direita do baixo Amazonas (Ribeiro *et al.*, 1995). Atualmente, o canal principal desse rio é regulado por sete grandes barragens vinculadas às usinas hidrelétricas que alteraram o regime natural do fluxo d'água (Santana *et al.*, 2014).

A pesquisa foi realizada no reservatório da UHE Lajeado, formado pela Usina Hidrelétrica Luís Eduardo Magalhães, que possui área total de 630 km², extensão de 170 km que banha os municípios de Miracema, Lajeado, Palmas, Brejinho de Nazaré, Ipueiras e Porto Nacional. Foram selecionados 19 pontos de estudo, todos localizados à montante do reservatório, no município de Porto Nacional. Os habitats selecionados para as amostragens se localizaram em áreas litorâneas, com presença de bancos de macrófitas aquáticas, além de galhadas submersas.

2.2 Coleta de dados

A pesquisa teve como objeto de trabalho dados coletados com periodicidade mensal, entre os anos de 2010 e 2020. Foram realizadas coletas mensais em três períodos, de 2010 a 2011, de 2015 a 2016 e de 2019 a 2020, compreendendo um ano de coleta para cada período. Esporadicamente, também houve coletas dentre os anos de 2012, 2014 e 2017. Destaca-se que durante o período de estudo, as coletas aconteceram das 8h00min às 18h00min e em diferentes pontos e habitats.

Para a captura do tucunaré foram utilizadas iscas artificiais de superfície (especialmente na cor branca e com dimensões de 10-15 cm), caniço, carretilha e barco motorizado. Em campo, a espécie, o número de indivíduos capturados, o horário do dia e o habitat do local da captura (macrófitas, galhada, margem ou área aberta) foram registrados. Parte dos indivíduos foi solto após a mensuração do comprimento total (cm); enquanto outra parte foi preservada para as análises biométricas e ecológicas. Os indivíduos coletados foram eutanasiados por imersão em gelo e posteriormente levados ao laboratório do Núcleo de Estudos Ambientais (Neamb/UFT) ou para o laboratório de Ecologia e Triagem do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade, Ecologia e Conservação (PPGBec) para análises laboratoriais. Alguns exemplares foram depositados na coleção do Laboratório de Ictiologia e Sistemática (UNT) da Universidade Federal do Tocantins, *Campus* Porto Nacional.

Ressalta-se que todo o material coletado foi sustentado pela aprovação do comitê de ética da UFT (Processo sob nº 23.101.001.818/2019-25), e sob a licença ICMBio 25774-2 (responsável: Fernando Mayer Pelicice).

Em laboratório, de cada espécime foi registrado: comprimento total e padrão (cm); peso total (g); peso das gônadas (g); peso da carcaça (g) e gordura da cavidade visceral (g). Além disso, houve a identificação do sexo; estágio de maturação sexual, definido em imaturo (IM), desenvolvimento (DES), regredindo (REGR) e regenerando (REG), que se baseou no tamanho, turgidez, irrigação e coloração das gônadas; e grau de repleção gástrica (GR), que foi obtida visualmente, categorizando os estômagos como GR 0 (0% de preenchimento estomacal com alimento), GR 1 (1–25%), 2 (26–75%) e 3 (76–100%). Por conseguinte, as presas encontradas foram identificadas tomando-se por base a lista de espécies de peixes da região (Lucinda *et al.*, 2007). Cada item teve seu volume total mensurado em proveta (ml) e, quando possível, mensurado seu comprimento (cm).

Para determinar a fecundidade de cada espécie foram selecionadas gônadas com estágio de desenvolvimento reprodutivo maduro. Posteriormente, as gônadas foram preservadas em álcool 70% à retirada de uma subamostra para análise do número de ovócitos. Consideraram-se apenas ovócitos vitelogênicos e estes foram separados e contados com auxílio de uma pinça, estilete e um estereomicroscópio (lupa).

Com um paquímetro digital, as medidas morfométricas (ver arquivos complementares) de cada indivíduo foram mensuradas (mm). Essas tomadas consistiram em: comprimento da cabeça (CC); altura da cabeça (AC); altura máxima do corpo (AMC); largura máxima do corpo (LMC); altura da linha do olho (ALO); altura do olho (AO); altura da boca (AB); largura da boca (LB); comprimento do pedúnculo (C_{Pe}); altura do pedúnculo (A_{Pe}); largura do pedúnculo (L_{Pe}); comprimento da nadadeira caudal (C_{NCd}); altura da nadadeira caudal (A_{NCd}); comprimento da nadadeira peitoral (C_{NPt}); largura da nadadeira peitoral (L_{NPt}); comprimento da nadadeira pélvica (C_{NPv}); e largura da nadadeira pélvica (L_{NPv}).

2.3 Análise dos dados

2.3.1 Estrutura populacional

Para investigar padrões espaço-temporais de abundância das espécies, a abundância relativa foi calculada nos locais e anos de amostragem a partir de todas as capturas e registros de ataques ocorridos no período de estudo. Os registros de ataques representam peixes que atacaram a isca ou que foram fígados, mas escaparam, todavia fora possível a identificação segura da espécie.

Para comparar a estrutura das populações em comprimento e biomassa, considerando todos os períodos de amostragem combinados, foi calculado o número de indivíduos em classes de comprimento (intervalo de 5 cm) e biomassa (intervalo de 300 g) para cada espécie.

Nos períodos de amostragem, a proporção sexual foi avaliada pelo quociente entre o número de fêmeas e de machos; e por meio do teste Chi-quadrado se testou as diferenças entre as proporções obtidas e as esperadas de 1:1.

2.3.2 Ecologia trófica

Para investigar a preferência de recurso alimentar das espécies, foi calculada a frequência de ocorrência e o volume total dos recursos encontrados nos estômagos de cada indivíduo.

Para investigar as variações na composição alimentar das espécies, foi calculada dissimilaridade entre cada amostra considerando a distância de Bray-Curtis e o percentual de volume de recursos consumidos. Para as análises, foi usada uma matriz de recursos agrupados em grandes categorias: resto de peixe (peixes não identificados), peixes identificados agrupados por ordens e famílias, molusco, camarão, odonata, resto de inseto (insetos não identificados) e macrófitas.

Para comparar a diversidade de recursos entre as duas espécies, foi calculada a curva de acumulação de recursos com base no esforço de amostragem (número de estômagos analisados). Para investigar variações no tamanho das presas consumidas por *C. kelberi* e *C. piquiti*, se realizou uma análise de covariância (ANCOVA), tendo a espécie como fator categórico; o comprimento do predador como co-variável; e o comprimento padrão da presa como variável resposta.

Por fim, para investigar se o peixe foi capturado a partir de cardumes, procedeu-se com o cálculo do percentual de cada espécie nos registros de cardumes. O registro de

cardume foi caracterizado pela movimentação dos espécimes na superfície da água, onde também ocorreu a captura de alguns indivíduos (Caproni, 2017).

2.3.3 Ecologia reprodutiva

Em relação ao período reprodutivo, as gônadas dos indivíduos de cada espécie foram agrupadas e analisadas considerando seu estágio de desenvolvimento para as fêmeas, sendo estes: desenvolvimento (DES) e regredindo (REGR). A partir desse agrupamento foi avaliada a frequência de espécimes de cada espécie por estágio reprodutivo ao longo dos meses.

O índice gônadosomático (IGS) foi usado para identificar o período e o esforço reprodutivo. Para determinar o período, foi calculada a média mensal de IGS. Por sua vez, ao esforço, se calculou o IGS médio considerando apenas gônadas em desenvolvimento e de fêmeas adultas de cada espécie, testando diferenças com uma análise de variância. À estima da fecundidade, foi calculado o número de ovócitos/grama de gônada. A análise de variância (ANOVA) foi realizada para testar a diferença na fecundidade média entre as espécies.

Uma análise de covariância (ANCOVA) foi usada para investigar as variações na condição corporal de ambas as espécies. Foi considerada a espécie como fator categórico, o comprimento padrão (cm) como variável independente e o peso (g) como variável resposta. A gordura visceral foi testada com uma análise de variância (ANOVA), onde o peso (g) da gordura foi considerado como variável dependente, o peso (g) corporal como variável independente.

2.3.4 Padrões ecomorfológicos

Foram calculados 10 índices morfométricos, sendo eles: CC/CP, ALO/AC, AMC/LMC, AMC/CP, CPe/CP, APe/LPe, AB/LB, LB/CP, ANCd/CP e CNCd/CP. Análises de covariância (ANCOVA) foram aplicadas para testar variações morfológicas entre as espécies, considerando a espécie como fator categórico; o comprimento padrão como co-variável; e os índices como variável resposta.

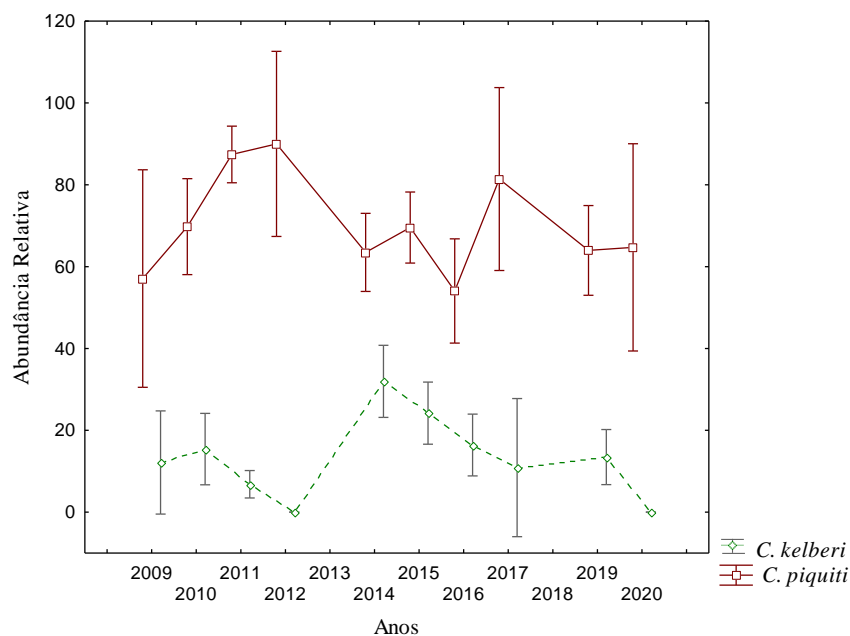
Todas as análises deste trabalho foram conduzidas no software Past (Hammer *et al.*, 2001) e Statistica versão 7.1 (Statsoft); e as diferenças estatísticas implicaram em $p < 0.05$. Os pressupostos das análises paramétricas foram averiguados previamente e, quando necessário, as variáveis foram transformadas (Log).

3 RESULTADOS

3.1 Estrutura populacional

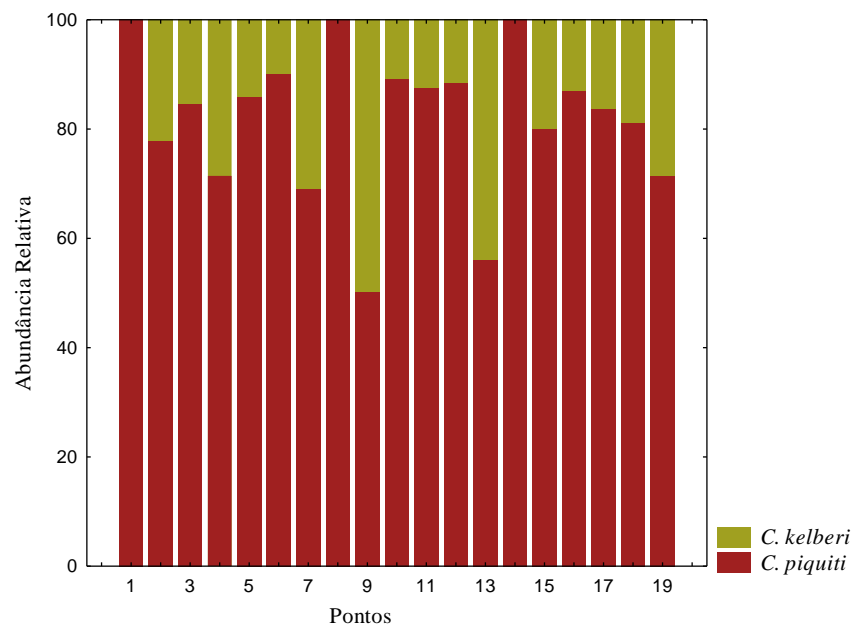
Durante o período de estudo registrou-se a presença de ambas as espécies, totalizando 1.378 registros, nos quais 254 corresponderam à *C. kelberi* e 1.124 à *C. piquiti*. Mesmo por ocasião de cada campanha a abundância relativa de *C. kelberi* sempre foi menor, quando se comparada à abundância relativa de seu congênere, principalmente nos anos de 2009, 2011, 2017 e 2019 (Fig. 1). Itera-se que ambas as espécies estiveram distribuídas em todos os pontos (Fig. 2). Apesar de *C. piquiti* apresentar maior abundância relativa na maioria dos pontos, *C. kelberi* apresentou maior abundância relativa apenas nos pontos 9 e 13.

Figura 2 - Abundância relativa de *Cichla kelberi* e *C. piquiti* nos anos de amostragem.



Fonte: Andrade, 2021.

Figura 3 - Abundância relativa de *C. kelberi* e *C. piquiti* nos pontos de amostragem.

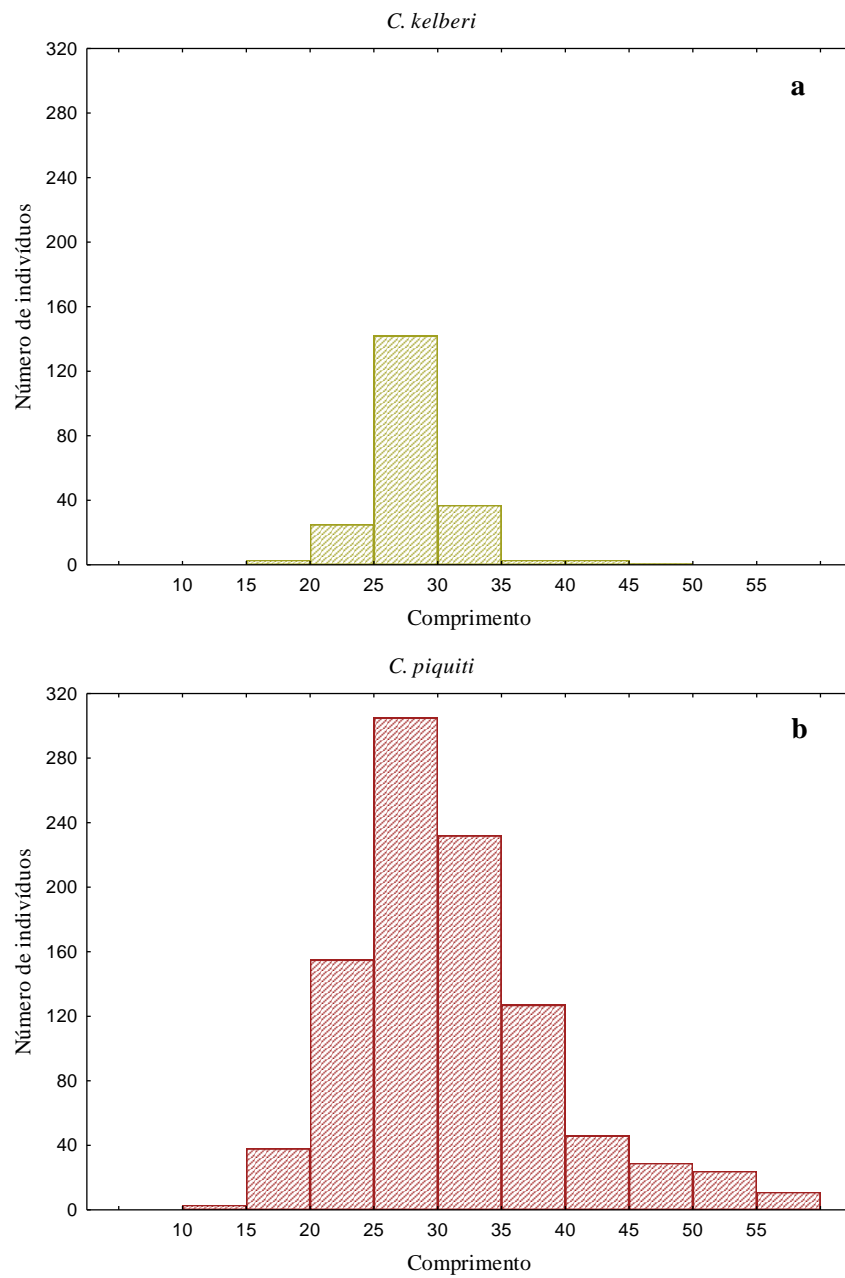


Fonte: Andrade, 2021.

Analisando as classes de comprimento, *C. kelberi* apresentou registros no intervalo entre 15 cm e 50 cm, enquanto *C. piquiti* entre 10 cm e 60 cm. A maioria dos indivíduos (53%) registrados de *C. kelberi* esteve no intervalo de 25 a 30 cm (Fig. 4 a). Já os espécimes de *C. piquiti* estiverem entre 20 e 40 cm (48%), apresentando peixes de até 60 cm (Fig. 4 b).

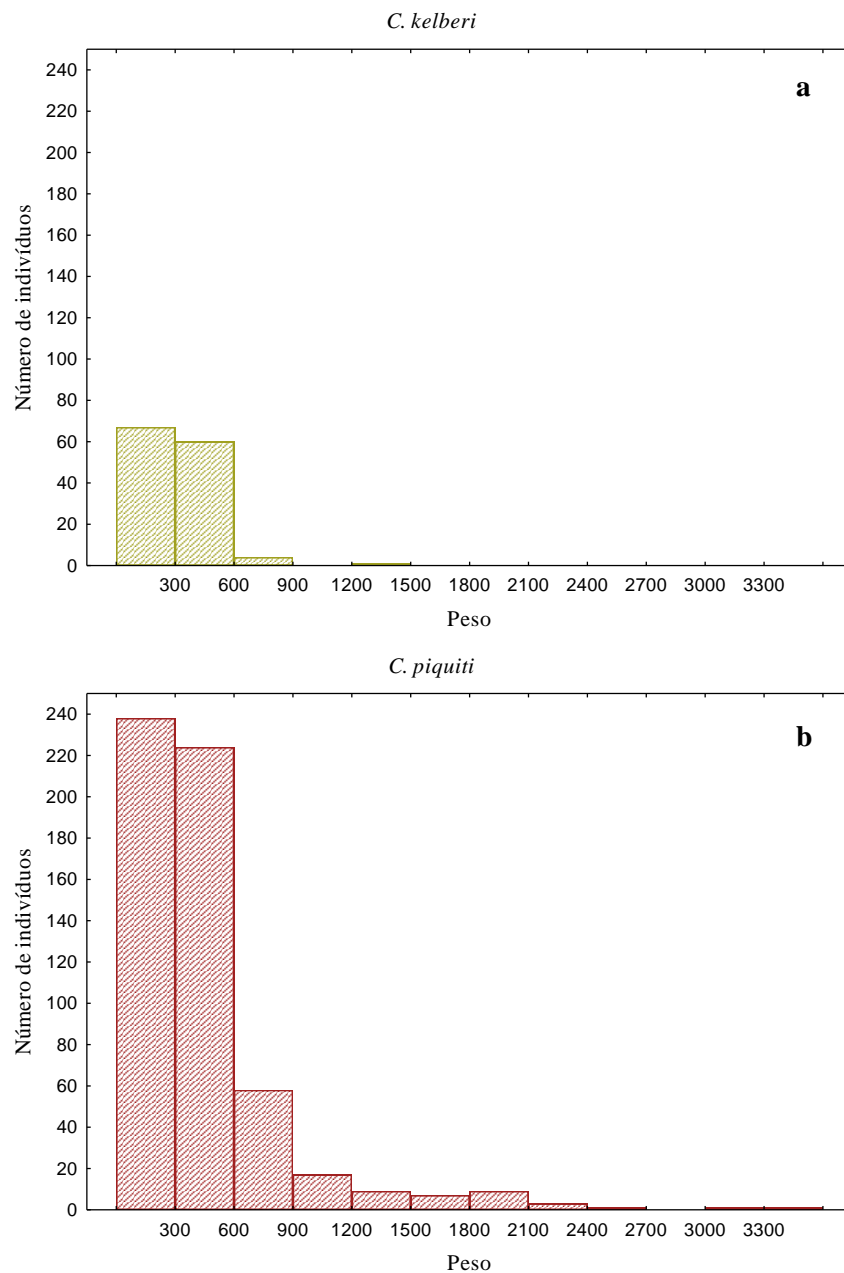
A variação nas classes de peso de *C. kelberi* esteve nos intervalos de 200g e 1.500g (Fig. 5 a), e *C. piquiti* entre 100g e 3.600g (Fig. 5 b). Em ambas as espécies, a maioria dos indivíduos esteve entre 300g e 600g.

Figura 4 - Variação no comprimento (cm) de *C. kelberi* (a) e *C. piquiti* (b) nos anos de amostragem.



Fonte: Andrade, 2021.

Figura 5 - Variação do peso corporal (g) de *C. kelberi* (a) e *C. piquiti* (b) durante os anos de amostragem.



Fonte: Andrade, 2021.

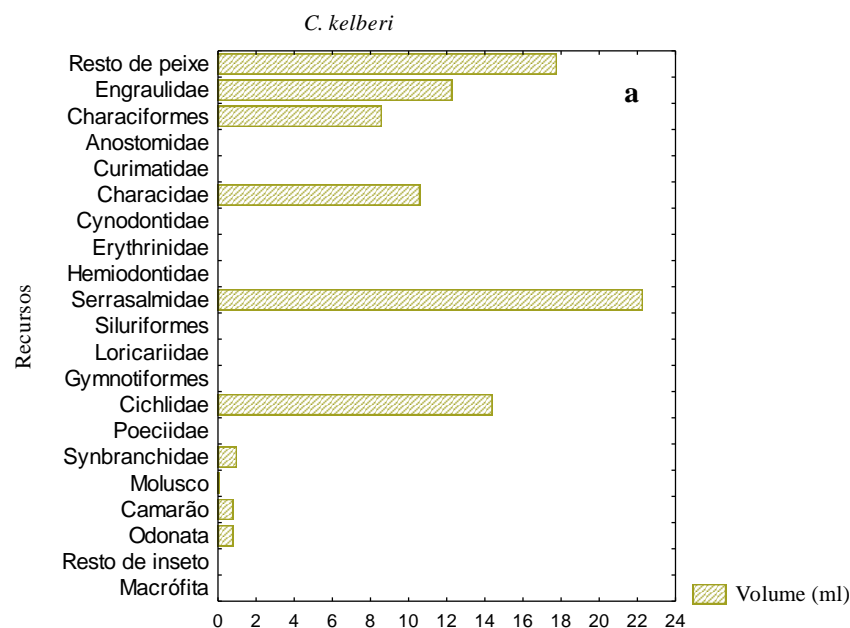
Durante o estudo um total de 138 espécimes de *C. kelberi* e 569 de *C. piquiti* foram analisados em laboratório. Destes, 49 corresponderam às fêmeas e 89 aos machos de *C. kelberi*, além de 241 fêmeas e 328 machos de *C. piquiti*. Portanto, houve maior representatividade de indivíduos machos em ambas as espécies, sendo 1:1.8 em *C. kelberi* e 1:1.4 em *C. piquiti*. As duas espécies apresentaram proporção sexual diferente, sendo de 1:1 pelo teste de Chi-quadrado ($\chi^2= 8,812$, $p = 0,003936$ para *C. kelberi*; $\chi^2= 13,302$, $p = 0,0002651$ para *C. piquiti*).

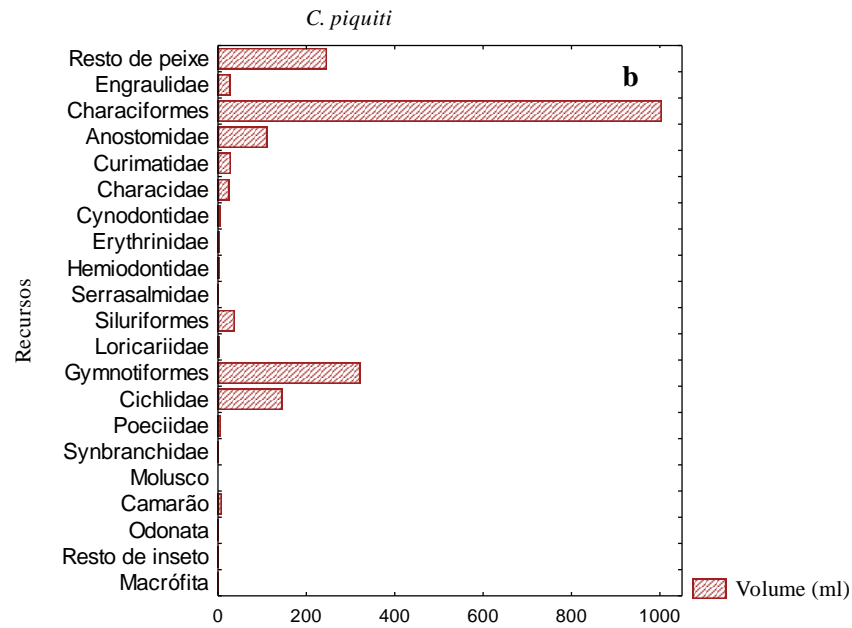
Durante o período de estudo houve o registro de 31 cardumes. Destes, *C. kelberi* esteve presente em 6 % e *C. piquiti* em 94%. Dentre os 58 peixes capturados nestes cardumes, 7% foram exemplares de *C. kelberi* e 93% de *C. piquiti*.

3.2 Ecologia trófica

Foram analisados 40 estômagos de *C. kelberi* e 251 de *C. piquiti*, sendo que peixes prevaleceram como item alimentar. O índice de similaridade da dieta foi de 0.65 (Bray-Curtis), indicando que a preferência não diferiu de forma significativa entre as espécies. *Cichla kelberi* consumiu 10 tipos de recursos, enquanto *C. piquiti* consumiu 21. Os recursos mais consumidos entre as espécies foram peixes teleósteos, representantes das famílias ou ordens Engraulidae, Characiformes, Characidae, Serrasalminidae e Cichlidae (Fig. 6 a, b).

Figura 6 - Recursos alimentares (percentual) consumidos por *C. kelberi* (a) e *C. piquiti* (b) durante os anos amostrados.

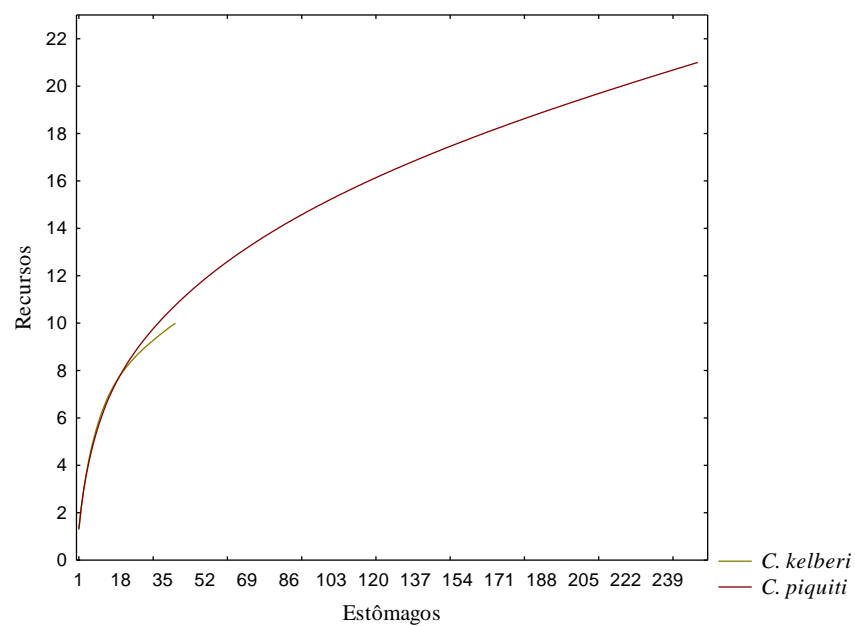




Fonte: Andrade, 2021.

Com base no número de estômagos analisados, a curva de acumulação (Fig. 7) não se estabilizou com a quantidade de amostras. Considerando o mesmo número de estômagos amostrados, *C. kelberi* e *C. piquiti* consumiram uma diversidade semelhante de recursos alimentares.

Figura 7 - Curva de acumulação de recursos controlados pelo número de estômagos de *C. kelberi* e *C. piquiti*.



Fonte: Andrade, 2021.

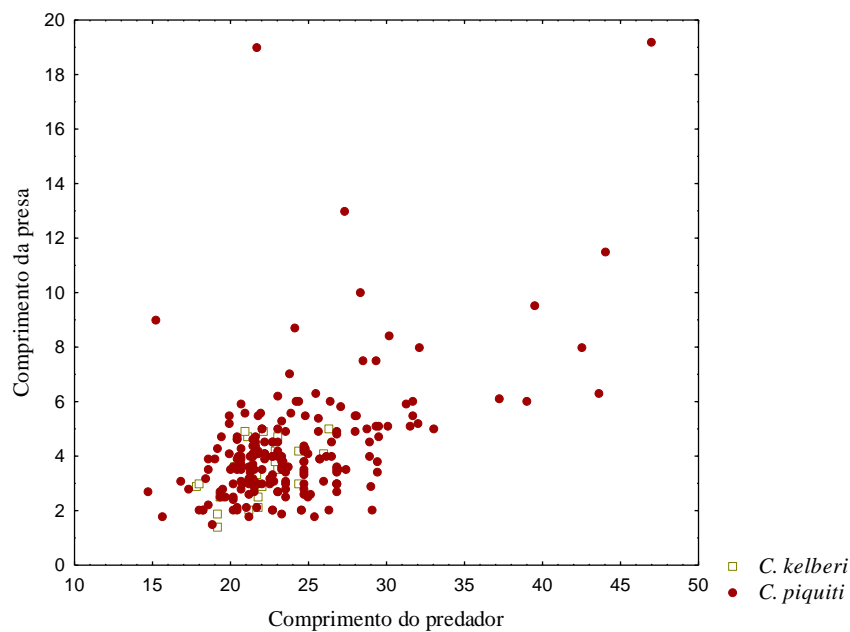
O tamanho dos predadores e das presas foi significativamente correlacionado (Tab. 1), entretanto não houve efeito da espécie, nem interação entre fatores. Ambas consumiram principalmente peixes menores que 10 cm (Fig. 8). Presas maiores que 8 cm foram consumidas exclusivamente por indivíduos de *C. piquiti* maiores que 30 cm. A única exceção foi de um *C. piquiti* de 21,7 cm que havia consumido um *Synbranchus marmoratus* de 19 cm.

Tabela 1 - Análise de covariância aplicada para testar a relação entre o comprimento do predador e da presa de *C. kelberi* e *C. piquiti*.

Comprimento predador-presa	SS	Grau de liberdade	MS	F	p
Intercepto	20,3629	1	20,3629	5,79482	0,016891
spp	1,9382	1	1,9382	0,55158	0,458458
comprimento do predador	270,0131	1	270,0131	76,83954	0,000000
Error	780,1050	222	3,5140		

Fonte: Andrade, 2021.

Figura 8 - Relação entre o tamanho (comprimento padrão, Ls) de *C. kelberi* e *C. piquiti* com suas presas.



Fonte: Andrade, 2021.

3.3 Ecologia reprodutiva

Quanto à ecologia reprodutiva das espécies, considerando os estágios regredindo e desenvolvimento (Tab. 2), não houve diferença significativa do índice gonadossomático entre as espécies. Analisando o número de ovócitos presentes nas gônadas, seja a fecundidade total ou relativa, a média de ovócitos também não diferiu entre as espécies.

Analisando a condição corporal das espécies (Tab. 2), o peso da carcaça (controlado pelo comprimento do corpo) se diferiu, onde *C. piquiti* atingiu os pesos superiores. A quantidade de gordura corporal média também não diferiu entre as espécies.

Tabela 2 - Análises de variância testando variações no índice gonadossomático (IGS) considerando os estágios regredindo e desenvolvimento, fecundidade (total e relativa) e gordura visceral. Análise de covariância testando a condição corporal entre *C. kelberi* e *C. piquiti*.

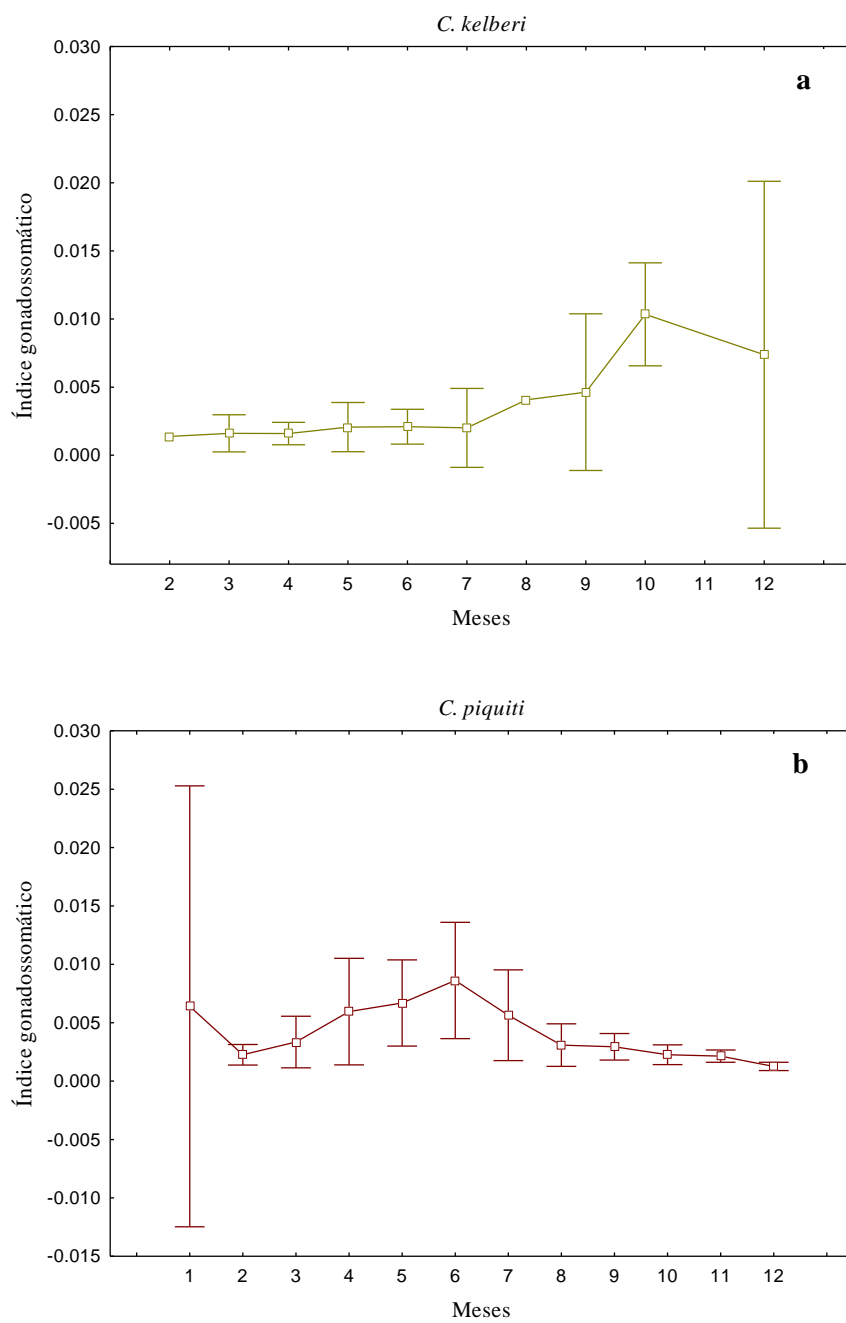
Fatores	SS	Grau de liberdade	MS	F	p
IGS					
Intercepto	0,007491	1	0,007491	96,94583	0,000000
spp	0,000093	1	0,000093	1,20820	0,274620
Error	0,006954	90	0,000077		
Fecundidade					
Fatores	SS	Grau de liberdade	MS	F	p
total					
Intercepto	271216557	1	271216557	84,01576	0,000001
spp	12173658	1	12173658	3,77108	0,075989
Error	38737955	12	3228163		
Fecundidade relativa					
Intercepto	5786838	1	5786838	99,93949	0,000000
spp	67732	1	67732	1,16974	0,300711
Error	694841	12	57903		
Condição					
Intercepto	44,4995	1	44,4995	4392,47	0,00
spp	1,5223	1	1,5223	150,27	0,00
comprimento padrão	276,9825	1	276,9825	27340,44	0,00
Error	6,9802	689	0,0101		
Gordura					

Intercepto	0,001237	1	0,001237	144,8907	0,000000
spp	0,000000	1	0,000000	0,0052	0,942354
Error	0,005181	607	0,000009		

Fonte: Andrade, 2021.

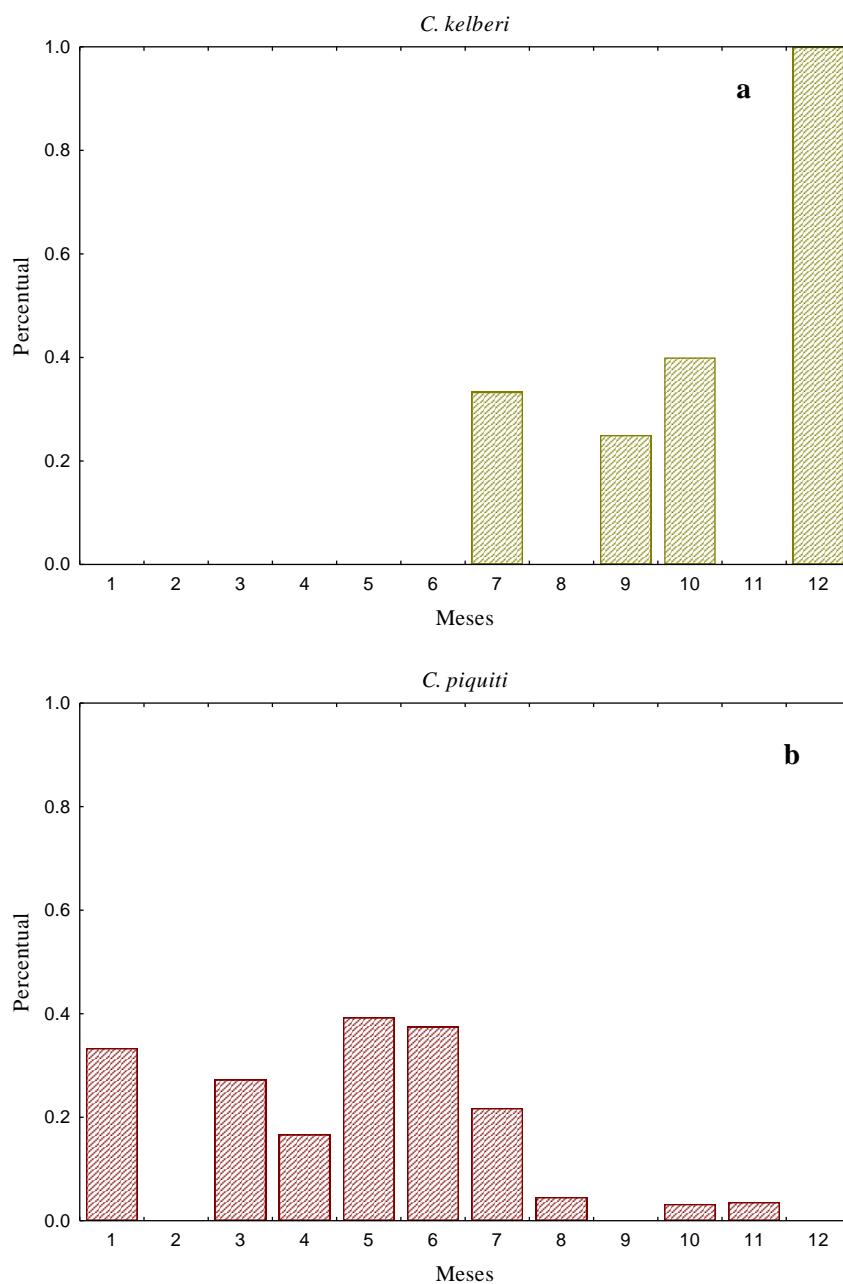
Com relação à variação temporal na atividade reprodutiva, diferenças entre as fêmeas de *C. kelberi* e *C. piquiti* (Fig. 9 a, b) foram observadas, tendo as fêmeas de *C. piquiti* valores altos de IGS durante um período mais longo. *Cichla kelberi* deteve maior atividade reprodutiva setembro, outubro e dezembro, *C. piquiti* nos meses de janeiro, abril, maio, junho, julho e agosto. Os valores mais elevados de IGS coincidiram com as maiores frequências de fêmeas em estágio de maturação (Fig. 10 a, b).

Figura 9 - Variação temporal no índice gonadosomático (IGS) de fêmeas de *C. kelberi* (a) e *C. piquiti* (b).



Fonte: Andrade, 2021.

Figura 10 - Frequência (percentual %) de fêmeas em maturação de *C. kelberi* (a) e *C. piquiti* (b) durante os meses do ano.



Fonte: Andrade, 2021.

3.4 Padrões ecomorfológicos

Analisando as variáveis morfológicas relacionadas com a alimentação das espécies (Tab. 3), *C. kelberi* apresentou valores maiores para o comprimento relativo da cabeça e altura e largura relativa da boca, enquanto *C. piquiti* apresentou maiores valores para altura relativa do olho. Para as variáveis associadas à locomoção (Tab. 4), *C. kelberi* teve maiores valores em: compressão lateral do corpo; altura relativa do corpo; e comprimento relativo da nadadeira caudal. *Cichla piquiti* teve índices

superiores no comprimento relativo do pedúnculo; compressão do pedúnculo; e altura nadadeira caudal.

Tabela 3 - Análise de covariância testando variações morfológicas de *C. kelberi* e *C. piquiti* considerando medidas morfológicas associadas à alimentação do peixe.

Alimentação	F	p	Efeito sp
Comprimento relativo da cabeça			
Intercepto	1,316	0,252462	
Sp	20,408	0,000010	<i>C. kelberi</i>
comprimento padrão	2836,288	0,000000	
Altura relativa do olho			
Intercepto	0,2567	0,612880	
Sp	6,0843	0,014330	<i>C. piquiti</i>
altura da cabeça	979,0674	0,000000	
Altura relativa da boca			
Intercepto	25,9314	0,000001	
Sp	8,6921	0,003507	<i>C. kelberi</i>
largura do corpo	784,8423	0,000000	
Largura relativa da boca			
Intercepto	1,0913	0,297226	
Sp	15,9848	0,000085	<i>C. kelberi</i>
comprimento padrão	860,3343	0,000000	

Fonte: Andrade, 2021.

Tabela 4 - Análise de covariância testando variações morfológicas de *C. kelberi* e *C. piquiti* considerando medidas morfológicas associadas à locomoção do peixe.

Locomoção	F	p	Efeito sp
Compressão lateral do corpo			
Intercepto	31,8206	0,000000	
Sp	12,1809	0,000574	<i>C. kelberi</i>
largura do corpo	568,8100	0,000000	
sp*largura do corpo	10,1027	0,001673	
Altura relativa do corpo			
Intercepto	0,742	0,389937	
Sp	103,078	0,000000	<i>C. kelberi</i>
comprimento padrão	4747,910	0,000000	
Comprimento relativo do pedúnculo			
Intercepto	17,4614	0,000041	
Sp	44,0125	0,000000	<i>C. piquiti</i>
comprimento padrão	799,0244	0,000000	
Compressão do pedúnculo			
Intercepto	152,9916	0,000000	
Sp	4,3466	0,038131	<i>C. piquiti</i>
Largura do pedúnculo	182,4753	0,000000	
sp*largura do pedúnculo	8,9955	0,002989	
Altura da nadadeira caudal			
Intercepto	95,305	0,000000	
sp	26,959	0,000000	<i>C. piquiti</i>
comprimento padrão	1001,608	0,000000	
Comprimento da nadadeira caudal			
Intercepto	10,7251	0,001211	

sp	33,7281	0,000000	<i>C. kelberi</i>
comprimento padrão	608,8261	0,000000	

Fonte: Andrade, 2021.

4 DISCUSSÃO

Este é o primeiro estudo comparativo que fornece informações sobre a biologia e ecologia de *C. kelberi* e *C. piquiti* em sua área de distribuição natural. Ambas as espécies encontraram no reservatório da UHE Lajeado condições adequadas para se alimentar e reproduzir, considerando que foram consistentemente capturadas nos 19 pontos amostrais e ao longo de todo o período de estudo. No entanto, *C. kelberi* apresentou baixa abundância relativa quando em comparação à do seu congêneres em todos os anos e pontos de amostragem, confirmando um padrão observado previamente (Andrade, 2018). Acredita-se que as espécies de *Cichla* têm se adaptado aos novos ambientes que são criados em decorrência da construção de hidrelétricas (Novaes *et al.*, 2004; Freire & Freitas, 2013), permitindo a sobrevivência da espécie, ainda que coexistindo com seus congêneres. O estudo comparativo pode ajudar a esclarecer os padrões de abundância de *Cichla* no reservatório da UHE Lajeado, e assim, entender a raridade de *C. kelberi* e a possível vantagem competitiva de *C. piquiti*.

A Tabela 5 traz uma síntese dos resultados obtidos durante o período de estudo, na qual as diferenças entre as espécies por entre os fatores analisados. *Cichla piquiti* teve valores superiores para os fatores ecológicos relacionados à estrutura populacional, como maior tamanho corporal e formação de cardumes. Não houve diferença na proporção sexual, visto que ambas apresentaram predomínio de machos. A dieta entre as espécies não diferiu, havendo evidências de que ambas consomem os mesmos recursos (peixes de pequeno porte). Dentre os fatores analisados da ecologia reprodutiva, o período reprodutivo foi o de maior significância. *Cichla piquiti* teve um período reprodutivo mais longo do que *C. kelberi*. No geral, considerando todos os padrões ecomorfológicos analisados, cabe destaque aos atributos relacionados à locomoção (pedúnculo e nadadeira caudal), onde *C. piquiti* apresentou os maiores valores, indicando que tem maior poder de natação e arrancadas do que seu congêneres.

Tabela 5 - Síntese dos resultados dos fatores biológicos e ecológicos de *C. kelberi* e *C. piquiti* analisados durante o período de estudo. * = interação entre os fatores da análise. x = maiores valores. - = ausência de diferença significativa.

Fatores biológicos e ecológicos	<i>C. kelberi</i>	<i>C. piquiti</i>
ESTRUTURA POPULACIONAL		
Abundância nos anos		x
Abundância nos pontos		x
Variação na classe de comprimento		x
Variação na classe de peso		x
Proporção sexual	-	-
Formação de cardumes		x
ECOLOGIA TRÓFICA		
Recursos alimentares	-	-
Relação predador-presa	-	-
Relação tamanho do predador vs presa	-	-
ECOLOGIA REPRODUTIVA		
Período reprodutivo		x
IGS	-	-
Fecundidade total	-	-
Fecundidade relativa	-	-
Condição		x
Gordura	-	-
PADRÕES ECOMORFOLÓGICOS		
Comprimento relativo da cabeça	x	
Altura relativa do olho		x
Altura relativa da boca	x	
Largura relativa da boca	x	
Compressão lateral do corpo	x*	
Altura relativa do corpo	x	

Fatores biológicos e ecológicos	<i>C. kelberi</i>	<i>C. piquiti</i>
Comprimento relativo do pedúnculo		x
Compressão do pedúnculo		x*
Altura da nadadeira caudal		x
Comprimento da nadadeira caudal	x	

Fonte: Andrade, 2021.

4.1 Estrutura populacional

Uma diferença marcante entre as espécies foi o tamanho corporal, visto que *C. piquiti* atingiu maiores comprimentos e peso. Sabe-se que o tamanho corporal determina uma série de processos ecológicos (Cáceres & Machado, 2013) e no caso de interações competitivas, determina a superioridade competitiva (Sanches *et al.*, 2012). Nesse sentido, o maior tamanho corporal de *C. piquiti* pode determinar vantagens durante a predação e na determinação de territórios durante a nidificação. De fato, Sanches *et al.* (2012) demonstraram como o tamanho corporal é um fator crucial determinando interações competitivas entre ciclídeos, enquanto Agostinho *et al.* (2003) argumentam que a agressividade é fator preponderante na disputa por locais de reprodução. Portanto, diferenças de tamanho corporal podem explicar a dominância de *C. piquiti*, caso esteja em competição por recursos com *C. kelberi*. Outro fator a considerar é o comportamento de formar cardumes, que parece restrito a *C. piquiti* (alguns poucos exemplares de *C. kelberi* foram capturados nos cardumes de *C. piquiti*). Um estudo prévio (Caproni, 2017) demonstrou que os cardumes são formados por jovens, que se agregam na coluna d'água para consumir *Anchoviella carrikeri*, indicando que a formação de cardumes tem função de predação. Não existe relato desse comportamento na literatura, mas indica que os jovens se reúnem para aumentar a efetividade na captura de presas, como observado para diferentes grupos (Carvalho *et al.*, 2007; Ribolli *et al.*, 2020). Nesse sentido, a estratégia de caça realizada pelos jovens de *C. piquiti* parece apresentar vantagens quando comparada com a de *C. kelberi*, que é capturada usualmente sozinha ou na presença de poucos congêneres – porém, não em cardume. Isso pode aumentar a taxa de sobrevivência dos jovens.

4.2 Ecologia trófica

Cichla kelberi e *C. piquiti* apresentaram hábitos alimentares predominantemente piscívoros em seu ambiente natural, sendo os serrasalmídeos e ciclídeos os grupos mais consumidos pelos tucunarés. O alto grau de piscivoria apresentado pelas duas espécies no reservatório da UHE Lajeado é igualmente observado em condição exótica (Gomiero & Braga 2004) e nativa (Novaes *et al.*, 2004; Marto *et al.*, 2015). Alguns predadores menores de 30 cm de comprimento consumiram outros recursos como invertebrados, o que é comum em *Cichla* (Rabelo & Araujo-Lima, 2002). O comportamento piscívoro das duas espécies também pode estar associado à alta abundância de peixes de pequeno porte em reservatório (Agostinho *et al.*, 2007). As curvas de acumulação de recursos não se estabilizaram com a quantidade de amostras analisadas, indicando que outros recursos poderão ser encontrados com novas amostras. As mesmas foram bem similares entre as espécies. Um padrão semelhante foi registrado entre a espécie invasora *G. proximus* e a nativa *S. pappaterra*, onde a similaridade na dieta alimentar foi um fator importante e pode indicar interações competitivas (Gois *et al.*, 2015). Estudos com espécies de *Cichla* em condição de simpatria e nativa mostram que existe partição de recursos, diminuindo a competição entre elas, já que apresentam dieta muito semelhante (Jepsen *et al.*, 1997). Na UHE Lajeado, ambas as espécies são essencialmente piscívoras e têm preferências pelos mesmos grupos de peixes. Segundo Arnott & Elwood (2009) o tamanho é importante para o sucesso de uma espécie em competição. Os tamanhos maiores de *C. piquiti* pode lhe oferecer vantagem durante o forrageio, considerando que as espécies consomem os mesmos recursos.

4.3 Ecologia reprodutiva

Quanto à ecologia reprodutiva das espécies, *C. piquiti* apresentou os maiores valores para gordura e período reprodutivo. Os tamanhos superiores dos indivíduos de podem favorecerem esse resultado. *Cichla piquiti* apresentou um período reprodutivo mais longo, com picos mais altos entre janeiro e agosto e *C. kelberi* entre setembro e dezembro. Em ambientes naturais, as espécies de *Cichla* tendem a ter sua reprodução limitada pela variação do nível de água do rio (Jepsen *et al.*, 1999). Winemiller (2001) discute o sincronismo das desovas com o pulso de inundação do rio Cinaruco, na Venezuela, onde os tucunarés apresentaram maturação nas gônadas entre dezembro e maio (período de vazante) e a nidificação e desova no final da seca. *Cichla temensis*, no médio rio Negro, Amazonas, teve seu período de desova entre novembro e abril (Holley *et al.*, 2008). Segundo Ganassin *et al.* (2021) as espécies que fazem um investimento

reprodutivo maior podem apresentar alguma vantagem competitiva aos seus congêneres, pois as chances de crescimento populacional aumentam. Aparentemente, uma estratégia desenvolvida por *C. piquiti* no reservatório da UHE Lajeado foi o prolongamento do período reprodutivo. Em reservatórios de acumulação (fio d'água), como na supracitada UHE, houve a estabilização do nível da água e a criação de áreas com habitats estruturados, apresentando bancos de macrófitas e troncos arbóreos.

4. 4 Padrões ecomorfológicos

As características morfológicas das espécies podem refletir no seu hábito de vida, principalmente quando dividem ambientes com espécies filogeneticamente próximas (Cardoso *et al.*, 2019), caso das duas espécies de *Cichla* do reservatório de Lajeado. Analisando as variáveis morfológicas dos espécimes, os dados indicaram que as espécies se diferenciam principalmente por fatores associados à locomoção. Desempenho em arrancadas rápidas de *C. piquiti* pode ser uma vantagem sobre a congêneres, já que as espécies são predadoras vorazes e a agilidade natatória pode favorecer durante o forrageio (Prado *et al.*, 2016. *Cichla kelberi* faz ocupação de habitats mais marginais, que geralmente são mais sujos que dificultam a captura de presa (Andrade, 2018). Segundo Cochran-Biederman & Winemiller (2010) a relação entre tamanho dos predadores, habitats e recursos alimentares disponíveis é importante em assembleias de peixes. Se o habitat é um fator importante para alimentação da espécie, *C. kelberi* pode estar em desvantagem, pois sua baixa agilidade em arrancadas, tamanhos menores e habitação em ambientes de águas mais sujas e marginais, não é interessante para predadores.

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os tucunarés (*Cichla*) foram introduzidos em diversos ambientes e estão principalmente relacionados à redução dos estoques de peixes nativos em consequência das alterações dos cursos d'água promovidas pela construção de hidrelétricas (Pelicice & Agostinho, 2009; Pelicice *et al.*, 2015; Sharpe *et al.*, 2017). Decorrentes disso, vários estudos já foram conduzidos onde as espécies de *C. kelberi* e *C. piquiti* foram introduzidas e as populações se encontram estabelecidas (Kullander & Ferreira, 2006; Souza *et al.*, 2008; Gomiero *et al.*, 2009; Villares-Junior & Gomiero, 2010). Em condição nativa, o presente trabalho mostrou que *C. piquiti* também está bem estabelecida e com alta abundância quando em comparação com a abundância de sua congênera. A formação de cardumes, os maiores tamanhos corporais e o período reprodutivo longo de *C. piquiti* ajudam a explicar seu sucesso em relação a *C. kelberi*, ambos coexistindo no reservatório da UHE Lajeado sob o rio Tocantins. Prevemos ainda que esse padrão possa ocorrer em áreas não nativas onde ambas as espécies foram introduzidas.

REFERÊNCIAS

- Agostinho, A. A., Gomes, L. C., Pelicice, F. M. 2007. *Ecologia e manejo de recursos pesqueiros em reservatórios do Brasil*. Maringá, EDUEM, p. 501.
- Agostinho, A. A., Pelicice, F. M., Gomes, L. C. 2008. Barragens e fauna de peixes da região Neotropical: impactos e manejo relacionados à diversidade e à pesca. *Revista Brasileira de Biologia*, 68: 1119-1132.
- AGOSTINHO, A. A., GOMES, L. C., SUZUKI, H. I. and JÚLIO Jr, H. F., 2003. *Migratory fishes of the Upper Paraná River Basin, Brazil*. In CAROLSFELD, J., HARVEY, B., ROSS, C. and BAER, A. (Eds.). *Migratory fishes of South America: biology, fisheries and conservation status*. Ottawa: World Fisheries Trust, International Bank for Reconstruction and Development/The World Bank. p. 19-98.
- Alley, T. R. 1982. Competition theory, evolution, and the concept of ecological niche. *Acta Biotheoretica*, 31: 165-179.
- Albert, J. S., Tagliacollo, V. A., Dagosta, F. 2020. Diversification of Neotropical freshwater fishes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 51: 27–53.
- Andrade, G. S. 2018. *Abundância e Distribuição Cichla kelberi e Cichla piquiti no reservatório da Usina Hidrelétrica Luís Eduardo Magalhães, Tocantins*. Monografia, Universidade Federal do Tocantins, Porto Nacional – TO: UFT.
- Arnott, G., Elwood, R. W. 2009. Assessment of fighting ability in animal contests. *Animal Behaviour*, 77: 991–1004.
- Cáceres, N. C. & Machado, A. F. 2013. Spatial, dietary, and temporal niche dimensions in ecological segregation of two sympatric marsupial species. *The Open Ecology Journal*, 6: 10-23.
- Caproni, A. A. 2017. *Ecologia de Cichla piquiti (Perciformes, Cichlidae) associado a cardumes no reservatório de Lajeado, rio Tocantins*. Monografia, Universidade Federal do Tocantins, Porto Nacional – TO: UFT.
- Cardoso, D. C., Hart, P., Freitas, C.E.C., Siqueira-Souza, F.K. 2019. Diet and ecomorphology of predator fish species of the Amazonian floodplain lakes. *Biota Neotropica*, 19(3): e20180678.
- Carvalho, C. D., Corneta, C. M., UIEDA, V. S. 2007. Schooling behavior of *Mugil curema* (Perciformes: Mugilidae) in an estuary in southeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 5 (1): 81-83.
- Chase, J. M. 2003. Community assembly: when should history matter?. *Oecologia*, 136: 489-498.

- Cochran-Biederman, J. L. & Winemiller, K. O. 2010. Relationships among habitat, ecomorphology and diets of cichlids in the Bladen River, Belize. *Environmental Biology of Fishes*, 88: 143-152.
- Dagosta, F. C. P. & Pinna, M. The fishes of the amazon: distribution and biogeographical patterns, with a comprehensive list of species. *Bulletin of The American Museum of Natural History*, 431: 163 p.
- Espínola, L. A., Minte-Vera, C. V., Júlio Jr. H. F. 2010. Invasibility of reservoirs in the Paraná Basin, Brazil, to *Cichla kelberi* Kullander and Ferreira, 2006. *Biological Invasions*, 12: 1873-1888.
- Freire, G. M. & Freitas, C. E. 2013. Crescimento e mortalidade de *Cichla temensis* do reservatório de Balbina, Amazônia Central. *Scientia Amazonia*, 2: 13-19.
- Ganassin, M. J. M., García-Berthou, E., Rodrigues, A. C., Nascimento, C. P., Muniz, C. M., Baumgartner, T. M., Schmitz, M. H., Gomes, L. C. 2021. The invasion of an alien characiform fish and the decline of a native congener in a Neotropical river-floodplain system. *Hydrobiologia*, 848: 2189–2201.
- Gatz, JR. A. J. 1979. Ecological morphology of freshwater stream fishes. *Zool. Bot.*, 21: 91-124.
- Gois, K. S., Pelicice, F. M., Gomes, L. C. 2015. Invasion of an Amazonian cichlid in the Upper Paraná River: facilitation by dams and decline of a phylogenetically related species. *Hydrobiologia*, 746: 401–413.
- Gomiero, L. M. E., Braga, F. M. S. 2004. Feeding of introduced species of *Cichla* (Perciformes, Cichlidae) in Volta Grande reservoir, river Grande (MG/SP). *Brazilian Journal of Biology*, 64 (4): 787-795.
- Gomiero, L. M., Villares Junior, G. A., Naous, F. 2009. Reproduction of *Cichla kelberi* Kullander and Ferreira, 2006 introduced into an artificial lake in southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 69: 175-183.
- Hammer, O., Harper, D. A. T., Ryan, P. D. 2001. Past: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4: 9.
- Hoeinghaus, D. J., Layman, C. A., Arrington, D. A., Winemiller, K. O. 2003. Movement of *Cichla* species (Cichlidae) in a Venezuelan floodplain river. *Neotropical Ichthyology*, 1: 121-126.
- Holley, M. H., Maceina, M. J., Thomé-Souza, M., Forsberg, B. R. 2008. Analysis of the trophy sport fishery for the speckled peacock bass in the Rio Negro River, Brazil. *Fisheries Management and Ecology*, 15: 93–98.
- Jepsen, D. B., K. O. Winemiller, D. C. Taphorn & D. Rodriguez Olarte. 1999. Age structure and growth of peacock cichlids from rivers and reservoirs of Venezuela. *Journal of Fish Biology*, 55: 433-450.

- Jepsen, D. B., Winemiller, K. O., Taphorn, D. C. 1997. Temporal patterns of resource partitioning among *Cichla* species in a Venezuelan blackwater river. *Journal of Fish Biology*, 51: 1085-1108.
- Kullander, S. O., Ferreira, E. J. G. 2006. A review of the South American cichlid genus *Cichla*, with descriptions of nine new species (Teleostei: Cichlidae). *Ichthyological Exploration Freshwaters*, 17: 289-398.
- Lowe-McConnell, R. H. 1999. *Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais*. Tradução de Anna Emília A. de M. Vazoller, Angelo Antônio Agostinho, Patrícia T. M. Cunningham. São Paulo: Edusp, pp. 534.
- Lucinda, P. H. F., I. S. Freitas, A. B. Soares, E. E. Marques, C. S. Agostinho & R. J. Oliveira. 2007. Fish, Lajeado Reservoir, rio Tocantins drainage, State of Tocantins, Brazil. *Check List*, 3: 70-83.
- Marto, V. C. O.; Akama, A., Pelicice, F. M. 2015. Feeding and reproductive ecology of *Cichla piquiti* Kullander & Ferreira, 2006 within its native range, Lajeado reservoir, rio Tocantins basin. *Neotropical Ichthyology*, 13: 3.
- Novaes, J. L. C., Caramashi, E. P., Winemiller, K. O. 2004. Feeding of *Cichla monoculus* Spix, 1829 (Teleostei: Cichlidae) during and after reservoir formation in Tocantins river, Central Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 16 (1): 41-49.
- Pelicice, F. M. & A. A. Agostinho. 2009. Fish fauna destruction after the introduction of a non-native predator (*Cichla kelberi*) in a Neotropical reservoir. *Biological Invasions*, 11: 1789-1801.
- Pelicice, F. M., Latini, J. D., Agostinho, A. A. 2015. Fish fauna disassembly after the introduction of a voracious predator: main drivers and the role of the invader's demography. *Hydrobiologia*, 746: 271-283.
- Prado, A. V. R., Erivelto Goulart, Pagotto, J. P. 2016. Ecomorphology and use of food resources: inter- and intraspecific relationships of fish fauna associated with macrophyte stands. *Neotropical Ichthyology*, 14(4).
- Putman, R. J. 1994. *Community ecology*. First Edition, pp. 178.
- Rabelo, H. & Araújo-Lima, C. A. R. M. 2002. A dieta e o consumo diário de alimento de *Cichla monoculus* na Amazônia Central. *Acta Amazonica*, 32: 707-724.
- Ribeiro, M. C. L. B., Junior, M. P., Juras, A. A. 1995. Ecological integrity and fisheries ecology of the Araguaia—Tocantins River Basin, Brazil. *River Research and Applications*, 11: 3-4.
- Ribolli, J., Miño, C. I., Scaranto, B. M. S., Reynalte-Tataje, D. A. R., Filho, E. Z. 2020. Genetic evidence supports polygamous mating system in a wild population of *Prochilodus lineatus* (Characiformes: Prochilodontidae), a Neotropical shoal spawner fish. *Neotropical Ichthyology*, 18: 2.

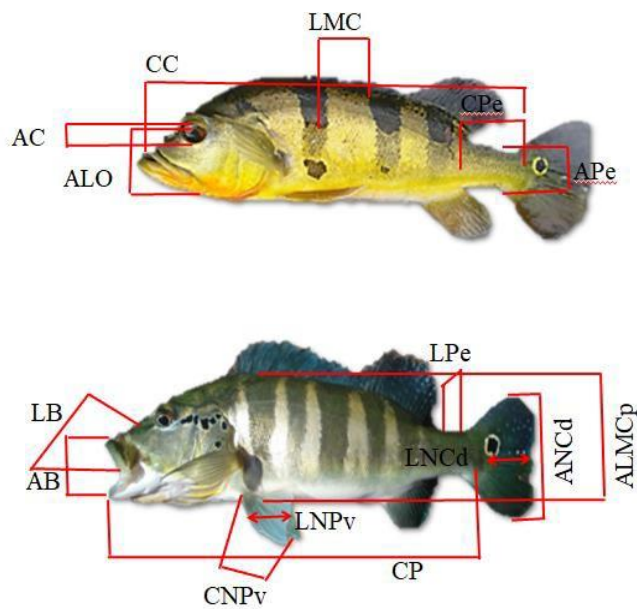
- Sanches, F. H. C., Miyai, C. A., Costa, T. M., Christofolletti, R. A., Volpato, G. L. 2012. Aggressiveness Overcomes Body-Size Effects in Fights Staged between Invasive and Native Fish Species with Overlapping Niches. PLoS ONE, 7.
- Santana, A. C., Bentes, E. S. B., Homma, A. K. O., Oliveira, F. A., Oliveira, C. M. 2014. Influência da barragem de Tucuruí no desempenho da pesca artesanal, estado do Pará. Revista de Economia e Sociologia Rural, 52 (2).
- Santos, G. M. & A. B. Oliveira Junior. 1999. A pesca no reservatório da hidrelétrica de Balbina (Amazonas, Brasil). Acta Amazonica, 29: 145-163.
- Sharpe, D. M. T., De León, L. F., González, R., Torchin, M. E. 2017. Tropical fish community does not recover 45 years after predator introduction. Ecology, 98: 412–424.
- Souza, J. E. D., Fragoso-Moura, E. N., Fenerich-Verani, N., Rocha, O., Verani, J. R. 2008. Population structure and reproductive biology of *Cichla kelberi* (Perciformes, Cichlidae) in Lobo Reservoir, Brazil. Neotropical Ichthyology, 6 (2): 201-210.
- Villares Junior, G. A. & Gomiero, L. M. 2010. Feeding dynamics of *Cichla kelberi* Kullander & Ferreira, 2006 introduced into an artificial lake in southeastern Brazil. Neotropical Ichthyology, 8(4): 819-824.
- Winemiller, K. O. 2001. Ecology of peacock bass (*Cichla* spp) in Venezuela. J. Aquaric. Aquatic Science, 690-696.
- Watson, D. J.; Balon, E. K. 1984. Ecomorphological analysis of fish taxocenes in rainforest streams of northern Borneo. *Journal of Fish Biology*, 25: 371-384.
- Zaret, T. M. 1977. Inhibition of cannibalism in *Cichla ocellaris* and hypothesis of predator mimicry among South American fishes. Evolution, 31: 421-437.

ANEXOS A- MEDIDAS MORFOMÉTRICAS

Interpretações das medidas morfométricas

Atributos	Fórmula	Interpretação
Comprimento relativo da cabeça	CC/CP	Valores mais altos são encontrados em peixes que se alimentam de presas relativamente grandes. (Piorski <i>et al.</i> , 2005)
Altura relativa do olho	ALO/AC	Índice diretamente associado à capacidade visual e detecção de alimentos na coluna de água. (Watson & Balon, 1984)
Compressão do corpo	AMC/LMC	Valores mais altos indicam compressão lateral do peixe, esperada para peixes que exploram habitats com menor velocidade da água. (Watson & Balon, 1984)
Altura relativa do corpo	AMC/CP	Atributo inversamente relacionado com ambientes de hidrodinamismo elevado e diretamente relacionado com a capacidade de desenvolver deslocamentos verticais. (Gatz, 1979)
Comprimento relativo do pedúnculo	CPe/CP	O pedúnculo caudal longo está associado a peixes que vivem em locais com rápido fluxo de água, devido à necessidade de propulsão a curtas distâncias. (Watson & Balon, 1984)
Compressão do pedúnculo	APe/LPe	Pedúnculos comprimidos indicam indivíduos de natação lenta e pouca manobrabilidade, podendo afetar o desempenho em arrancadas rápidas à medida que aumenta a altura dos corpos entre as diferentes espécies. (Gatz, 1979)
Abertura relativa da boca	AB/LB	Valores mais altos são encontrados em peixes que se alimentam de presas relativamente grandes e valores mais baixos estão associados a uma maior capacidade de sucção. (Piorski <i>et al.</i> , 2005)
Largura relativa da boca	LB/CP	Valores altos indicam peixes capazes de alimentar de presas maiores.
Altura relativa da nadadeira caudal	ANCd/CP	Valores altos são encontrados em nadadores lentos ou habitantes de águas correntes que as usam como defletores de corrente. (Gatz, 1979)
Comprimento relativo da nadadeira caudal	CNCd/CP	Nadadeiras longas indicam bons nadadores, em ambientes de hidrodinamismo elevado. (Gatz, 1979)

Medidas morfométricas realizadas nos indivíduos de *C. kelberi* e *C. piquiti*



Fonte: Andrade, 2021.