

OCUPAÇÃO ESPACIAL, ALIMENTAÇÃO E ÉPOCA REPRODUTIVA
DE DUAS ESPÉCIES DE *CORYDORAS LACÉPÈDE* (SILUROIDEI,
CALLICHTHYIDAE) COEXISTENTES NO RIO ALAMBARI
(BOTUCATU, SÃO PAULO)

José Marcelo R. Aranha¹

Érica P. Caramaschi²

Ulisses Caramaschi³

ABSTRACT. SPATIAL OCCUPATION, FEEDING AND REPRODUCTIVE PERIOD OF TWO SPECIES OF *CORYDORAS LACÉPÈDE* (SILUROIDEI, CALLICHTHYIDAE) COEXISTENTS IN THE ALAMBARI RIVER (BOTUCATU, SÃO PAULO). Patterns of spatial occupation, feeding, and reproductive period of two species, *Corydoras aeneus* and *Corydoras* gr. *carlae* (Siluroidei, Callichthyidae), coexistents in the Alambari River (Botucatu, São Paulo), were studied. High diet overlap, partial spatial segregation, and well differentiated reproductive strategies were verified. These findings do not permit to evidence the occurrence of competitive interactions between the analysed species.

KEY WORDS. Siluroidei, Callichthyidae, spatial occupation, feeding; reproductive period

O estudo da partilha de recursos entre espécies de uma comunidade pode fornecer dados importantes para o conhecimento da natureza das relações interespecíficas entre espécies coexistentes (SCHOENER, 1974).

Durante estudo sobre a distribuição longitudinal de peixes em riachos da região de Botucatu (São Paulo), CARAMASCHI (1986) registrou *Corydoras* gr. *carlae* como espécie constante no trecho médio e *Corydoras aeneus* como constante nos trechos médio e inferior de alguns cursos d'água. Foi constatada, portanto, coexistência das duas espécies no trecho médio desses rios, o que motivou o estudo da partilha de recursos entre elas.

Assim sendo, neste trabalho são apresentados os resultados da análise da segregação espacial e alimentar, bem como aspectos da reprodução, de *Corydoras* gr. *carlae* e *C. aeneus* coexistentes em um riacho daquela região.

1) Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná, Caixa Postal 19020, 81531-970 Curitiba, Paraná, Brasil.

2) Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Caixa Postal 68020, 21944-970 Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil.

3) Departamento de Vertebrados, Museu Nacional do Rio de Janeiro, Quinta da Boa Vista, 20940-040 Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil.

MATERIAL E MÉTODOS

Os peixes foram estudados no rio Alambari, afluente da margem esquerda do rio Tietê, próximo à cidade de Botucatu (48°30'W, 22°55'S), Estado de São Paulo.

Foram realizadas coletas diurnas mensais no período de setembro de 1983 a novembro de 1984. A captura dos peixes foi feita com peneira de malha fina (2mm) ao longo de aproximadamente 600 metros no trecho médio do rio. A cada coleta foram observados movimento e transparência da água, presença de vegetação marginal e aquática, profundidade e tipo de fundo dos locais em que cada espécie foi coletada. Esses dados ambientais foram utilizados na determinação da ocupação espacial pelos *Corydoras*.

Para os estudos de alimentação e reprodução, quinze exemplares de cada espécie foram coletados mensalmente. Destes, cinco foram fixados imediatamente em formalina a 10% e posteriormente conservados em álcool a 70°GL, e dez foram transportados vivos para exame e pesagem em laboratório. De cada exemplar desta amostra foram anotados o comprimento-padrão em milímetros e o peso com precisão de 0,1mg. Os peixes foram dissecados e os estômagos retirados e conservados em álcool a 70°GL. As gônadas foram examinadas sob microscópio estereoscópico para verificação do sexo e do estágio reprodutivo e, em seguida, pesadas.

Os exemplares de *Corydoras aeneus* e *Corydoras* gr. *carlae* fixados no campo foram, posteriormente, medidos e dissecados. Os estômagos foram retirados e mantidos em álcool a 70°GL. O conteúdo foi examinado sob microscópio estereoscópico para identificação dos itens grosseiros e amostras de material fragmentado ou muito pequeno foram examinados ao microscópio óptico. Para a identificação dos itens alimentares foram utilizadas chaves de NEEDHAM & NEEDHAM (1941), BORROR & DELONG (1969) e BICUDO & BICUDO (1970).

A caracterização de jovens e adultos da amostra foi feita utilizando-se, como tamanho limite, o comprimento-padrão do menor indivíduo maduro coletado para cada espécie.

Para o estudo da alimentação foi utilizado o método da frequência de ocorrência (HYNES, 1950; WINDELL, 1968; HYSLOP, 1980). Por este método, a ocorrência de cada item é registrada em função do número de estômagos examinados. Os itens do conteúdo estomacal das duas espécies foram analisados comparativamente em relação à amostra de jovens e adultos e à distribuição mensal.

O grau de sobreposição alimentar foi calculado pela fórmula de Morisita modificada (HORN, 1966), utilizando os valores percentuais da frequência de ocorrência de cada item do conteúdo estomacal e, à matriz de similaridade, foi aplicada a análise de agrupamento UPGMA (LEGENDRE & LEGENDRE, 1983).

Para o estudo do período reprodutivo das duas espécies foi utilizada a distribuição mensal da frequência relativa de fêmeas reprodutivas. Estas foram

definidas pela presença de ovários com ovócitos visíveis a olho nu. Para evidenciar a frequência predominante de fêmeas reprodutivas foi utilizada a distribuição mensal dos valores médios da relação gônado-somática (RGS), a qual é expressa da seguinte forma: $RGS = \frac{Wg}{Wt} \cdot 100$; onde - RGS: relação gônado-somática; Wt: peso total; Wg: peso da gônada.

As espécies foram identificadas por I. Isbrücker (Instituut voor Taxonomische Zoölogie, Zoölogisch Museum, Universiteit van Amsterdam, Holanda). Exemplares-testemunho de *Corydoras aeneus* e *Corydoras gr. carlae* estão depositados no Museu Nacional do Rio de Janeiro (respectivamente, MNRJ 11770 e MNRJ 11769).

RESULTADOS

CARACTERIZAÇÃO DO AMBIENTE ESTUDADO

O Alambari é um rio raso, de pequeno porte, água pouco transparente, de correnteza fraca nos meses secos e torrencial após grandes chuvas, quando forma alagados marginais. O leito é constituído basicamente de areia com trechos de argila e pedras. A vegetação marginal se constitui basicamente de plantas arbustivas e herbáceas, principalmente gramíneas. Macrófitas ocorrem nas partes rasas do rio, nos trechos de menor correnteza.

Corydoras aeneus ocorreu principalmente em poças marginais de fundo lodoso e em remansos de fundo arenoso. A profundidade atingiu 1,0m nos ambientes de poça. *Corydoras gr. carlae* ocorreu sempre junto à vegetação, em áreas marginais rasas, correnteza moderada e fundo arenoso. A profundidade não excedeu 0,30m. A ocorrência conjunta de *C. aeneus* e *Corydoras gr. carlae* se deu, principalmente, nos ambientes descritos para esta última espécie.

Os dados de temperatura da água, pluviosidade, vazão do rio e frequência de captura das espécies são mostrados na figura 1. Observa-se relação direta entre pluviosidade e vazão. A variação dos parâmetros não reflete os dois períodos distintos de seca e chuva descritos para a região (ABREU-E-CASTRO, 1966), pois o ano de 1984 foi excepcionalmente seco comparado à média regional. A temperatura variou ao longo do período de coleta entre 13 e 31°C, sendo que valores mínimos ocorreram nos meses secos e máximos nos meses chuvosos.

A frequência de captura das duas espécies mostra que maior incidência de *C. aeneus* ocorreu no período chuvoso, coincidindo com os maiores valores de vazão e de temperatura. A captura de *Corydoras gr. carlae*, por sua vez, se deu com maior frequência nos meses secos, quando os valores de vazão e de temperatura foram menores.

CARACTERIZAÇÃO DA AMOSTRA

O número total de peixes obtido ao longo dos quinze meses de coleta foi 246 exemplares de *C. aeneus* e 215 exemplares de *Corydoras gr. carlae*. No mês de novembro de 1983 uma retificação no curso do rio criou temporariamente

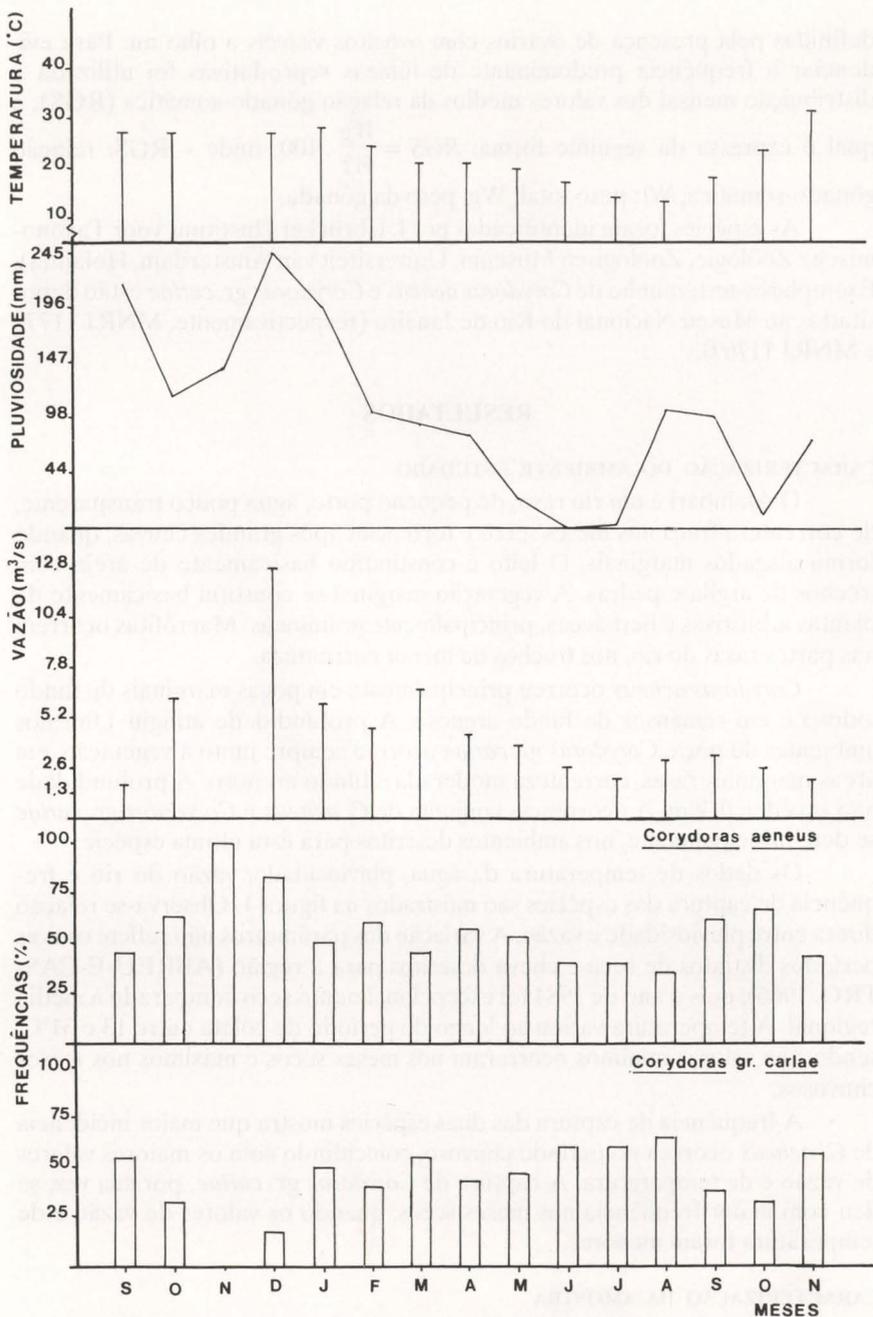


Fig. 1. Representação gráfica dos dados mensais de temperatura da água, pluviosidade regional e vazão do rio Alambari (Botucatu, São Paulo), e freqüência mensal de captura de *Corydoras aeneus* e *Corydoras gr. carlae*, no período de setembro de 1983 a novembro de 1984.

ambientes impróprios e, em consequência, *Corydoras gr. carlae* não foi encontrado.

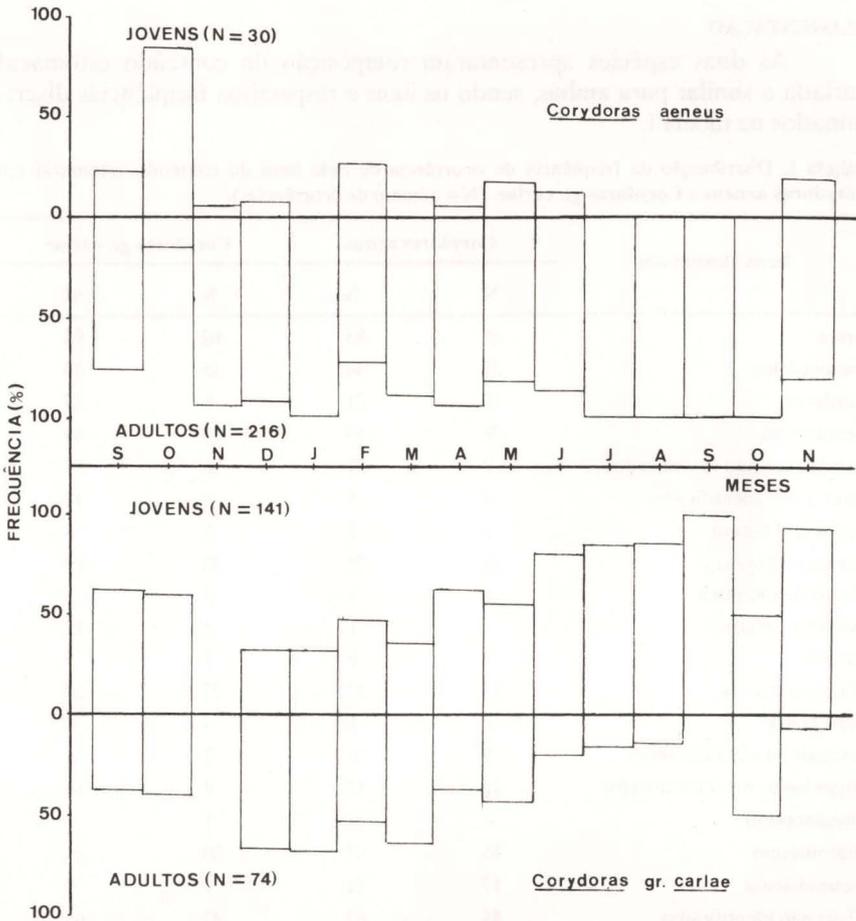


Fig. 2. Representação gráfica da freqüência de ocorrência mensal de jovens e adultos de *Corydoras aeneus* e *Corydoras gr. carlae* no rio Alambari (Botucatu, São Paulo), no período de setembro de 1983 a novembro de 1984 (N = número de exemplares).

A amplitude do comprimento-padrão dos exemplares variou de 14 a 49mm para *C. aeneus* e de oito a 39mm para *Corydoras gr. carlae*. Para as duas espécies o comprimento-padrão do menor indivíduo maduro coletado foi 30mm. Assim, indivíduos com tamanho até 30mm foram considerados jovens e os demais, adultos, para as duas espécies.

A amostra de *C. aeneus* apresentou maioria de indivíduos adultos, ao passo que a de *Corydoras gr. carlae* se constituiu principalmente de indivíduos jovens (Fig. 2).

A proporção sexual de *C. aeneus* foi de 35,5% de fêmeas e 64,5% de machos, ao passo que *Corydoras* gr. *carlae* apresentou 66% de fêmeas e 34% de machos.

ALIMENTAÇÃO

As duas espécies apresentaram composição do conteúdo estomacal variada e similar para ambas, sendo os itens e respectivas frequências discriminados na tabela I.

Tabela I. Distribuição da frequência de ocorrência de cada item do conteúdo estomacal em *Corydoras aeneus* e *Corydoras* gr. *carlae*. (N = número de ocorrências).

| Itens alimentares | <i>Corydoras aeneus</i> | | <i>Corydoras</i> gr. <i>carlae</i> | |
|-----------------------------------|-------------------------|----|------------------------------------|----|
| | N | % | N | % |
| Areia | 68 | 88 | 62 | 95 |
| Protozoários | 31 | 40 | 15 | 23 |
| Rotíferos | 16 | 21 | 8 | 12 |
| Nematóides | 38 | 49 | 39 | 60 |
| Artrópodes não identificados | 7 | 9 | 6 | 9 |
| Insetos não identificados | 4 | 5 | 8 | 12 |
| Pupas de Diptera | 1 | 1 | 5 | 8 |
| Larvas de Diptera | 58 | 75 | 52 | 80 |
| Ninfas de Odonata | 1 | 1 | 3 | 5 |
| Insetos terrestres | 1 | 1 | 8 | 12 |
| Ácaros | 5 | 6 | 3 | 5 |
| Microcrustáceos | 33 | 43 | 37 | 57 |
| Tardigrada | 1 | 1 | - | - |
| Animais não identificados | 5 | 6 | 3 | 5 |
| Organismos não identificados | 15 | 19 | 9 | 14 |
| Thysanoptera | - | - | 1 | 2 |
| Diatomáceas | 35 | 45 | 30 | 46 |
| Desmidiáceas | 17 | 22 | 6 | 9 |
| Algas não identificadas | 48 | 62 | 42 | 65 |
| Sementes | 10 | 13 | 1 | 2 |
| Material vegetal não identificado | 1 | 1 | - | - |
| Protista (<i>Astasia</i> sp.) | 1 | 1 | - | - |

Na figura 3 observa-se que os itens mais frequentes do conteúdo estomacal, respectivamente para *C. aeneus* e *Corydoras* gr. *carlae*, foram Areia, Larva de Dípteros, Algas Não Identificadas, Nematóides, Microcrustáceos, Diatomáceas e Protozoários. Não houve item alimentar exclusivo para qualquer das duas espécies com ocorrência superior a um único registro.

Apenas os itens Areia e Larva de Dípteros ocorreram todos os meses no conteúdo estomacal das duas espécies (exceto novembro de 1983, quando não

foi coletado *Corydoras gr. carlae*). Entretanto, a análise da distribuição mensal das freqüências de ocorrência dos itens mais importantes não mostrou variação notável.

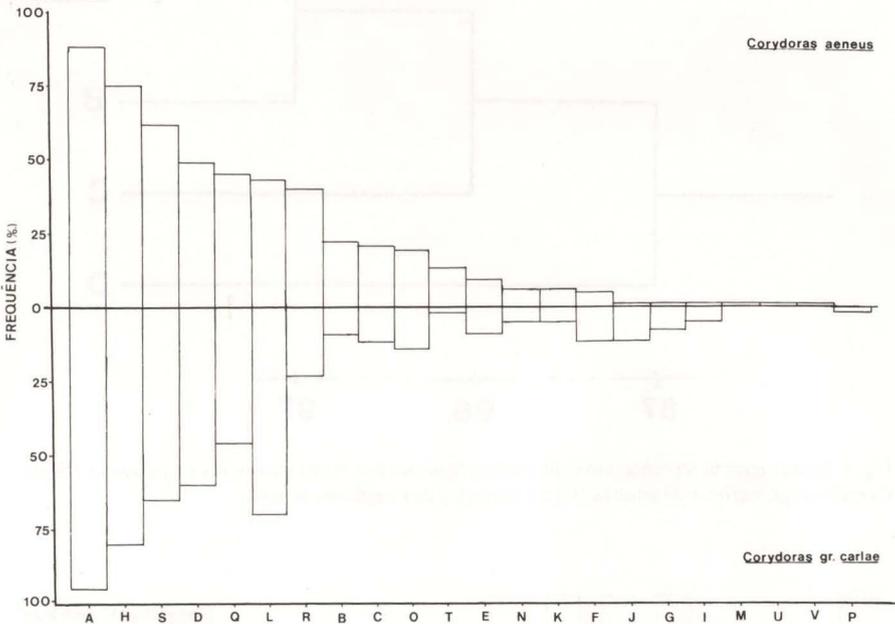


Fig. 3. Representação gráfica da distribuição da freqüência de ocorrência de cada item do conteúdo estomacal de *Corydoras aeneus* e *Corydoras gr. carlae*. (A) Areia; (B) protozoários; (C) rotíferos; (D) nematóides; (E) artrópodes não identificados; (F) insetos não identificados; (G) pupa de Diptera; (H) larva de Diptera; (I) ninfa de Odonata; (J) insetos terrestres; (K) ácaros; (L) microcrustáceo; (M) Tardigrada; (N) animais não identificados; (O) organismos não identificados; (P) Thysanoptera; (Q) Diatomáceas; (R) Desmidiaceas; (S) algas não identificadas; (T) sementes; (U) material vegetal não identificado; (V) Protista (*Astasia* sp.).

A análise de agrupamento indicou elevados níveis de similaridade na composição alimentar de jovens e adultos das duas espécies (Fig. 4). Pelo dendrograma pode-se observar que os exemplares jovens de *C. aeneus* apresentaram 87% de similaridade em relação aos adultos de sua espécie e aos jovens e adultos de *Corydoras gr. carlae*. Os adultos de *C. aeneus* apresentaram 96% de sobreposição com jovens e adultos de *Corydoras gr. carlae*, e estes últimos 97% de similaridade entre si.

REPRODUÇÃO

Como mostram as figuras 5 e 6, *C. aeneus* apresentou fêmeas reprodutivas nos meses de julho a fevereiro (exceto outubro); fêmeas maduras (RGS acima de 17%) foram coletadas apenas nos meses de dezembro e janeiro. *Corydoras gr. carlae* apresentou fêmeas em estado reprodutivo em todos os meses (exceto novembro); a freqüência de fêmeas maduras (RGS acima de 6,0%) foi maior nos meses de janeiro/fevereiro e julho/agosto.

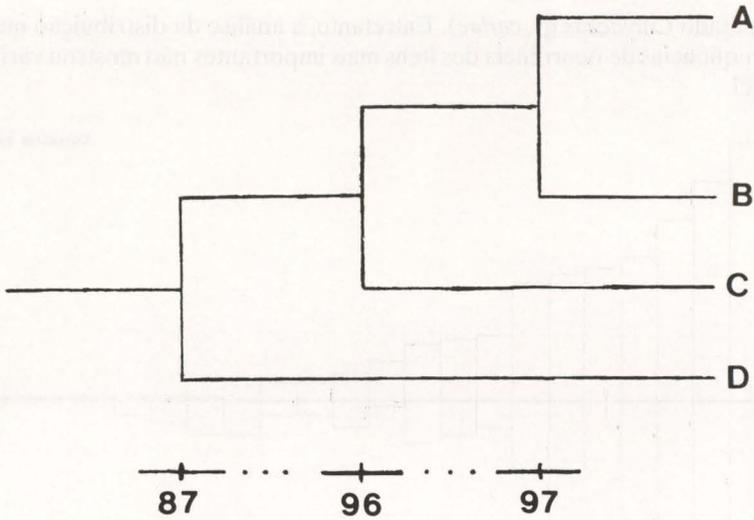


Fig. 4. Dendrograma representativo da similaridade entre as dietas de adultos (A) e jovens (B) de *Corydoras gr. carlae* e de adultos (C) e jovens (D) de *Corydoras aeneus*.

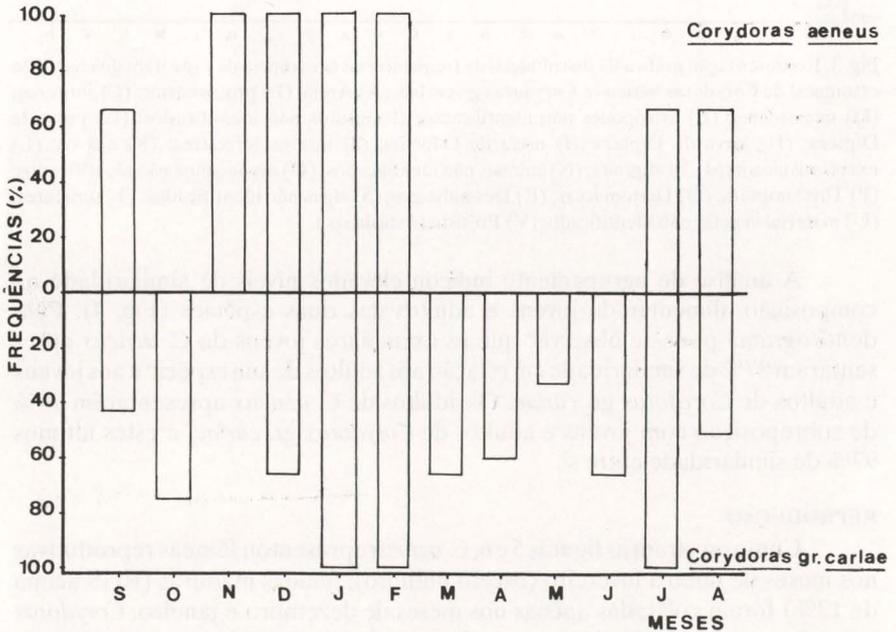


Fig. 5. Representação gráfica da frequência relativa mensal de fêmeas reprodutivas de *Corydoras aeneus* e *Corydoras gr. carlae*, no período de setembro de 1983 a novembro de 1984.

Verifica-se, portanto, que *C. aeneus* apresentou valores de RGS mais elevados para fêmeas maduras que *Corydoras* gr. *carlae*. Por outro lado, *Corydoras* gr. *carlae* apresentou fêmeas maduras ao longo do ano todo, ao passo que *C. aeneus* não apresentou fêmeas em estado reprodutivo no período de março a junho.

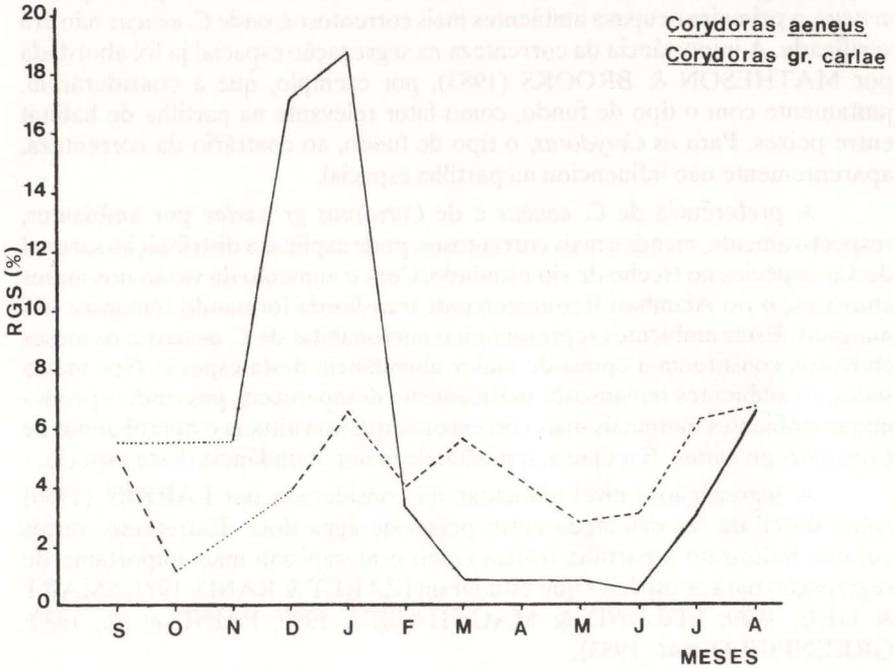


Fig. 6. Representação gráfica da curva de maturação dos ovários de *Corydoras aeneus* e *Corydoras* gr. *carlae*, no período de setembro de 1983 a novembro de 1984.

DISCUSSÃO

Na revisão sobre estudos de partilha de recursos em taxocenoses de peixes, ROSS (1986) considerou a partilha como qualquer diferença substancial no uso dos recursos entre espécies coexistentes. Ainda, afirmou ser a segregação a nível espacial a mais comum quando se trata de coexistência de espécies do mesmo gênero. WERNER *et al.* (1977) verificaram segregação quanto à profundidade, distância da margem e características da vegetação, entre as espécies que estudaram. Para os *Corydoras* analisados, a distância da margem e a estrutura da vegetação aparentemente não foram importantes na determinação da ocupação espacial. Em relação à profundidade, *Corydoras* gr. *carlae* nunca foi encontrado em poças marginais, que se caracterizam pela maior profundidade e menor correnteza. Por outro lado, neste mesmo tipo de ambiente *C. aeneus* foi abundante.

Provavelmente não é a profundidade o fator determinante da ocupação, e sim a correnteza. Em ambientes pouco correntosos e rasos, *Corydoras gr. carlae* ocorreu apenas raramente, mas foi abundante em locais de correnteza, independentemente da profundidade. CARAMASCHI (1986), ao trabalhar com vários riachos da região de Botucatu (São Paulo), registrou que, embora *Corydoras gr. carlae* ocorresse basicamente nos rios também ocupados por *C. aeneus*, a primeira ocupava ambientes mais correntosos, onde *C. aeneus* não era verificada. A importância da correnteza na segregação espacial já foi abordada por MATHESON & BROOKS (1983), por exemplo, que a consideraram, juntamente com o tipo de fundo, como fator relevante na partilha de habitat entre peixes. Para os *Corydoras*, o tipo de fundo, ao contrário da correnteza, aparentemente não influenciou na partilha espacial.

A preferência de *C. aeneus* e de *Corydoras gr. carlae* por ambientes, respectivamente, menos e mais correntosos, pode explicar a distribuição sazonal destas espécies no trecho de rio estudado. Com o aumento da vazão nos meses chuvosos, o rio Alambari frequentemente transborda formando remansos nas margens. Estes ambientes representam o microhabitat de *C. aeneus* e os meses chuvosos constituem a época de maior abundância desta espécie. Nos meses secos, os ambientes remansosos praticamente desaparecem, passando a predominar ambientes marginais mais correntosos, que constituem o microhabitat de *Corydoras gr. carlae*. É a época, também, de maior abundância desta espécie.

A segregação a nível alimentar foi considerada por LARKIN (1956) como difícil de ser detectada entre peixes de água doce. Entretanto, vários autores indicaram a partilha trófica como o mecanismo mais importante de segregação para as espécies que estudaram (ZARET & RAND, 1971; SMART & GEE, 1979; EDLUND & MAGNHAGEN, 1980; PAINE et al., 1982; GREENFIELD et al., 1983).

A composição da dieta dos *Corydoras* mostrou, pela grande diversidade de itens, que estas espécies são oportunistas e pouco específicas na procura de alimentos.

ESCALANTE (1983) verificou que o alimento básico de *Corydoras paleatus* era composto por larvas de dípteros Chironomidae e microcrustáceos não planctônicos, o que indicaria que esta espécie vive junto ao fundo ou ali se alimenta. Tanto *C. aeneus* quanto *Corydoras gr. carlae* também apresentaram larvas de dípteros e microcrustáceos como itens importantes da dieta. Este fato, associado à alta frequência de areia nos estômagos, sugere que estas duas espécies se alimentam efetivamente no substrato.

Ainda que bastante frequentes, os nematóides encontrados no conteúdo estomacal dos *Corydoras* não constituem alimento, mas sim parasitas (Ismael Gióia, com. pes.). HOOGERHOUD (1983) sugeriu que ocorre relação direta entre a infestação por nematóides e a presença de quironomídeos na composição alimentar de peixes, o que explicaria a alta ocorrência registrada.

As diferenças morfológicas são comumente apontadas como importantes na partilha alimentar (DE-SILVA et al., 1980; PAINE et al., 1982;

SURAT *et al.*, 1982). Entre os *Corydoras* estudados, as pequenas diferenças na alimentação não parecem ser reflexo de adaptações morfológicas, mas sim da abundância dos itens nos ambientes que cada espécie ocupa. Este é o caso, por exemplo, da ocorrência de insetos terrestres como alimento de *Corydoras gr. carlae*. Esta espécie ocupa locais onde o desbarrancamento da margem é comum e, assim, insetos que se encontravam na vegetação marginal podem, ao cair na água, ser ingeridos por estes peixes.

Alguns autores observaram variação sazonal na alimentação de peixes (ZARET & RAND, 1971; GUILLEN & HART, 1980; LAUGHLIN & WERNER, 1980; WYNES & WISSING, 1982), sugerindo que isto pode refletir o ciclo de vida da presa ou o resultado de competição pelo mesmo alimento. Entre os *Corydoras* não houve variação sazonal dos principais itens alimentares, e a análise de agrupamento do índice de similaridade mostrou que, a rigor, não existem diferenças na composição alimentar de jovens e adultos das duas espécies, nem entre elas.

Os resultados mostraram alta sobreposição na alimentação das duas espécies estudadas. Se, por um lado, esse fato pode sugerir competição inter-específica pelo consumo dos mesmos itens, por outro pode simplesmente significar que o recurso é abundante, não sendo causa de competição. A homogeneidade alimentar observada para os *Corydoras* sugere que o alimento não é recurso escasso no local estudado. Portanto, as espécies não estariam competindo por esse recurso.

O período reprodutivo de *C. aeneus* foi mais definido quando comparado ao de *Corydoras gr. carlae*, que apresentou fêmeas reprodutivas o ano todo. *Corydoras aeneus* apresenta período reprodutivo curto, com maior desenvolvimento dos ovários, ao passo que *Corydoras gr. carlae* se reproduz durante o ano todo, mas com pequeno desenvolvimento ovariano. Aparentemente, apesar da utilização de estratégias reprodutivas diferenciadas, a totalidade do investimento reprodutivo é semelhante para ambas as espécies.

Quanto à proporção de jovens e adultos e machos e fêmeas, no trecho estudado *C. aeneus* apresentou maioria de indivíduos machos adultos, enquanto que *Corydoras gr. carlae* teve maioria de fêmeas jovens. Os dados não permitem inferir as causas dessas diferenças, mas sugerem que existe uma distribuição diferenciada de machos, fêmeas e jovens ao longo do rio. MATHESON & BROOKS (1983) observaram a preferência de machos adultos e de jovens de *Cottus girardi* por ambientes calmos, ao passo que fêmeas adultas da mesma espécie preferiram ambientes mais correntosos. GIBBONS & GEE (1972) relataram comportamento parecido em *Rhinichthys* durante alguns meses do ano. WINN (1958) descreve com muito detalhe um padrão similar de distribuição espacial em Percidae. Segundo este autor, fêmeas e machos ocupam diferentes áreas e as fêmeas se deslocam para as áreas ocupadas por machos somente quando maduras; fora da época reprodutiva, as fêmeas foram encontradas em áreas ocupadas por jovens e larvas. No caso dos *Corydoras*, seria interessante analisar a ocorrência e distribuição de machos, fêmeas e jovens em outros trechos do rio.

As duas espécies de *Corydoras* estudadas apresentaram alta sobreposição alimentar, segregação espacial parcial e estratégias reprodutivas bem diferenciadas. Esses resultados não evidenciam a ocorrência atual de interações competitivas entre tais espécies. Entretanto, competição interespecífica pode ter sido um dos processos que, associado à pressão de fatores abióticos, determinou evolutivamente as adaptações e o padrão de distribuição verificado para as duas espécies.

AGRADECIMENTOS. Agradecemos ao Departamento de Zoologia, Universidade Estadual Paulista, Campus de Botucatu, pelas facilidades concedidas durante a realização deste trabalho; a I. Isbrücker, pela identificação das espécies de *Corydoras* estudadas; a L.C. Forti e R.J.F. Feres, pelo auxílio na identificação de artrópodes dos conteúdos estomacais.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABREU-E-CASTRO, J. 1966. *A Terra dos Bons Ares*. São Paulo, Editora da Prefeitura de Botucatu, 69p.
- BICUDO, C.E.M. & R.M.T. BICUDO. 1970. *Algas de Águas Continentais Brasileiras. Chave Ilustrada Para Identificação de Gêneros*. São Paulo, Fundação Brasileira para o Desenvolvimento do Ensino de Ciências, 228p.
- BORROR, D.J. & D.M. DELONG. 1969. *Introdução ao Estudo dos Insetos*. São Paulo, EDUSP e Ed. Edgar Blücher, 653p.
- CARAMASCHI, E.P. 1986. *Distribuição da ictiofauna de riachos das bacias do Tietê e do Paranapanema, junto ao divisor de águas (Botucatu, SP)*. Tese de Doutorado, não publicada, Universidade Federal de São Carlos, 245p.
- DE-SILVA, S.S.; P.R.T. CUMARANATUNGA & C.D. DE-SILVA. 1980. Food, feeding ecology and morphological features associated with feeding of four co-occurring cyprinids (Pisces: Cyprinidae). *Netherland J. Zool.* **30** (1): 54-73.
- EDLUND, A.M. & C. MAGNHAGEN. 1980. Food segregation and consumption supression in two coexisting fishes, *Pomatochistus minutus* and *P. microps*: an experimental demonstration of competition. *Oikos* **36**: 23-27.
- ESCALANTE, A.L. 1983. Contribución al conocimiento de las relaciones tróficas de peces de agua dulce del area platense. III. Otras especies. *Limnobiós* **2** (7): 453-463.
- GIBBONS, J.R.H. & J.H. GEE. 1972. Ecological segregation between longnose and blacknose dace (genus *Rhinichthys*) in the Mink River, Manitoba. *J. Fish. Res. Bd. Canada* **29** (9): 1245-1252.
- GREENFIELD, D.W.; T.A. GREENFIELD & S.L. BRINTON. 1983. Spatial and trophic interactions between *Gambusia sexradiata* and *Gambusia puncticulata yucatanana* (Pisces, Poeciliidae) in Belize, Central America. *Copeia* **1983** (3): 598-607.
- GUILLEN, A.L. & T. HART. 1980. Feeding interrelationships between the sand shiner and the striped shiner. *Ohio J. Sci.* **80** (2): 71-76.

- HOOGERHOUD, R.J.C.; S. WITTE & C.D.N. BAREL. 1983. The ecological differentiation of two closely resembling *Haplochromis* species from Lake Victoria (*H. iris* and *H. hiatus*; Pisces, Cichlidae). **Neth. J. Zool.** **33** (3): 283-305.
- HORN, H.S. 1966. Measurement of "overlap" in comparative ecological studies. **Am. Nat.** **100** (914): 419-424.
- HYNES, H.B.N. 1950. The food of fresh-water sticklebacks (*Gasteroseus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*), with a review of methods used in studies of the food of fishes. **J. Anim. Ecol.** **19**: 36-57.
- HYSLOP, E.J. 1980. Stomach contents analysis - a review of methods and their application. **J. Fish. Biol.** **17**: 411-429.
- LARKIN, P.A. 1956. Interspecific competition and population control in fresh-water fish. **J. Fish. Res. Bd. Canada** **13** (3): 327-342.
- LAUGHLIN, D.R. & E.E. WERNER. 1980. Resource partitioning in two coexisting sunfish: pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) and northern longear sunfish (*Lepomis megalotis peltastes*.) **Can. J. Fish. Aquat. Sci.** **37**: 1411-1420.
- LEGENDRE, L. & P. LEGENDRE. 1983. **Numerical Ecology**. Amsterdam, Elsevier.
- MATHESON, R.E. & G.R. BROOKS. 1983. Habitat segregation between *Cottus bairdi* and *Cottus girardi*: an example of complex inter- and intraspecific resource partitioning. **Amer. Midl. Nat.** **110** (1): 165-176.
- NEEDHAM, J.G. & P.R. NEEDHAM. 1941. **A Guide to the Study of Fresh-water Biology**. New York, Comstock Publ. Co. Inc., 89p.
- PAINE, M.D.; J.J. DODSON & G. POWER. 1982. Habitat and food resource partitioning among four species of darters (Percidae, *Etheostoma*) in a southern Ontario stream. **Can. J. Zool.** **60**: 1635-1641.
- ROSS, S.T. 1986. Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies. **Copeia** **1986** (2): 352-388.
- SCHOENER, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. **Ecology** **185**: 27-39.
- SMART, H.J. & J.H. GEE. 1979. Coexistence and resource partitioning in two species of darters (Percidae), *Etheostoma nigrum* and *Percina maculata*. **Can. J. Zool.** **57**: 2061-2071.
- SURAT, E.M.; W.J. MATTHEWS & J.R. BEK. 1982. Comparative ecology of *Notropis albeolus*, *N. ardens* and *N. cerasinus* (Cyprinidae) in the upper Roanoke River drainage, Virginia. **Amer. Midl. Nat.** **107** (1): 13-23.
- WERNER, E.E.; D.J. HALL; D.R. LAUGHLIN; D.J. WAGNER; L.A. WILSMAN & F.C. FUNK. 1977. Habitat partitioning in a freshwater fish community. **J. Fish. Res. Bd. Canada** **34**: 360-370.
- WINDELL, J.T. 1968. Food analysis and rate of digestion, p.197-203. In: W.E. RICHER (ed.). **Methods for Assessment of Fish Production in Fresh Waters**. Oxford, Blackwell Ed.
- WINN, H.E. 1958. Comparative reproductive behavior and ecology of fourteen species of darters (Pisces, Percidae). **Ecol. Monogr.** **28** (2): 135-191.

- WYNES, D.L. & T.E. WISSING. 1982. Resource sharing among darters in an Ohio stream. *Amer. Midl. Nat.* **107** (2): 294-304.
- ZARET, T.M. & A.S. RAND. 1971. Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. *Ecology* **52** (2): 336-342.

Recebido em 10.XII.1991; aceito em 25.XI.1993.

BLANKENSHIP, J.L. 1982. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **63**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 1983. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **64**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 1984. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **65**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 1985. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **66**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 1986. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **67**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 1987. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **68**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 1988. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **69**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 1989. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **70**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 1990. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **71**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 1991. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **72**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 1992. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **73**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 1993. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **74**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 1994. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **75**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 1995. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **76**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 1996. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **77**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 1997. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **78**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 1998. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **79**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 1999. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **80**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 2000. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **81**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 2001. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **82**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 2002. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **83**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 2003. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **84**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 2004. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **85**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 2005. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **86**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 2006. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **87**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 2007. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **88**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 2008. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **89**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 2009. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **90**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 2010. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **91**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 2011. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **92**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 2012. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **93**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 2013. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **94**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 2014. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **95**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 2015. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **96**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 2016. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **97**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 2017. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **98**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 2018. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **99**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 2019. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **100**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 2020. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **101**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 2021. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **102**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 2022. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **103**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 2023. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **104**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 2024. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **105**: 181-191.

BLANKENSHIP, J.L. 2025. Resource partitioning in a freshwater fish community. *Ecology* **106**: 181-191.