



THAIS CASTRO DE SOUZA

ASPECTOS DA ECOLOGIA TRÓFICA DE
DUAS ESPÉCIES SIMPÁTRICAS DE *Aegla*
(CRUSTACEA, ANOMURA)

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação
em Biologia Animal, Instituto de Biociências da
Universidade Federal do Rio Grande do Sul,
como requisito parcial à obtenção do título
de Mestre em Biologia Animal.
Área de Concentração: Crustáceos.
Orientadora: Prof^ª. Dr.^ª Georgina Bond- Backup.

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

Porto Alegre

2003

ASPECTOS DA ECOLOGIA TRÓFICA DE DUAS ESPÉCIES SIMPÁTRICAS DE
Aegla (CRUSTACEA, ANOMURA)

THAIS CASTRO DE SOUZA

Dissertação aprovada em _____

Prof^a. Dr^a. Georgina Bond-Buckup

Prof^a. Dr^a. Laura Verrastro

Prof^a. Dr^a. Sandra Hartz

Prof. Dr. Fernando Luis Medina Mantellato

Ao Charles, companheiro indispensável de
coletas e grande incentivador de minha carreira
como Bióloga.

AGRADECIMENTOS

A Prof^a Dr^a Georgina Bond-Buckup, pela orientação segura e dedicada em todas as etapas deste trabalho, pela confiança e pelo exemplo profissional;

Ao Prof. Dr. Ludwig Buckup pelo grande auxílio na elaboração e edição das fotografias, e pelo exemplo profissional;

A Doutoranda Alessandra A. de P. Bueno, pelo inestimável auxílio e acompanhamento em diversas etapas deste trabalho, e pela amizade;

As estagiárias Bibiana Della Pasqua Ferreira e Fabiane Majolo, pelo auxílio na identificação dos invertebrados;

Aos estagiários e amigos Caroline Fernandes da Silva, Felipe Fernandes, Karin Lütke-meier, Andrezza Marques Ferreira, Jorge Luiz de Oliveira, e Raoni Gonçalves pelo auxílio nas coletas;

As colegas e amigas Msc. Clarissa Noro e Mestranda Ana Cristina Horn pelos diversos auxílios prestados, tanto em laboratório como em campo. Também ao Harry Boos Jr., pelos auxílios, pela amizade e paciência;

A todos os colegas do Laboratório de Crustáceos da UFRGS. De alguma forma, cada um me incentivou e auxiliou em alguma etapa deste trabalho;

A Prefeitura de São José dos Ausentes, RS, na pessoa do prefeito Sr. João Carlos Búrigo, por ter disponibilizado o veículo para uma das coletas;

Ao doutorando Enio Egon Sosinski Jr, do Departamento de Ecologia, Instituto de Biociências, da UFRGS, pelo auxílio na análise dos dados e pela realização das análises multivariadas;

AGRADECIMENTOS

A minha família, em especial aos meus pais, que acreditaram em mim e me incentivaram a seguir essa carreira;

Em especial ao Charles, pela compreensão, estímulo e pela companhia nos fins de semana e noites no laboratório;

Ao Programa de pós-graduação em Biologia Animal desta Universidade, e à CAPES, pela concessão da Bolsa de mestrado.

SUMÁRIO

SUMÁRIO

Lista de Figuras.....	viii
Lista de Tabelas.....	xiii
Resumo.....	xv
1. Introdução.....	1
2. Objetivos.....	23
3. Material e Métodos.....	25
4. Resultados.....	41
4.1 Parâmetros abióticos.....	42
4.2 Ecologia trófica de <i>Aegla camargoi</i>	44
4.2.1 Dinâmica da alimentação.....	44
4.2.2 Espectro trófico.....	48
4.3 Ecologia trófica de <i>Aegla leptodactyla</i>	55
3.3.1 Dinâmica da alimentação.....	55
3.3.2 Espectro trófico.....	60
4.4 Análise dos padrões de alimentação entre as espécies.....	66
4.5 Largura e sobreposição de nicho das espécies.....	68
4.6 Morfologia comparativa dos estômagos das espécies.....	72
4.7 Morfologia comparativa dos apêndices bucais das duas espécies.....	89
5. Discussão.....	98
6. Conclusões.....	119
7. Referências Bibliográficas	122
8. Anexo (Dados brutos).....	134

LISTA DE FIGURAS

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Vista do local de amostragens no Rio da Divisa, São José dos Ausentes, RS, a jusante da ponte da rodovia que liga Silveira a Capão Alto.....	37
Figura 2. Vista do local de amostragens no Rio da Divisa, São José dos Ausentes, RS, a montante da ponte da rodovia que liga Silveira a Capão Alto.....	37
Figura 3. <i>Aegla camargoi</i> , vista dorsal de um macho.....	38
Figura 4. <i>Aegla leptodactyla</i> , vista dorsal de um macho.....	38
Figura 5. Rede (puçá) para a coleta de aeglídeos.....	39
Figura 6. Medidas do dente medial.....	40
Figura 7. Medidas de dente lateral.....	40
Figura 8. Flutuação sazonal da temperatura da água, na primavera/2001, verão, outono e inverno/2002.....	42
Figura 9. <i>Aegla camargoi</i> . Variação sazonal do grau de repleção dos estômagos dos indivíduos amostrados no Rio da Divisa, São José dos Ausentes, RS, na primavera/2001, verão, outono e inverno/2002.	46
Figura 10. <i>Aegla camargoi</i> . Variação diária do grau de repleção dos estômagos dos indivíduos amostrados no Rio da Divisa, São José dos Ausentes, RS, na primavera/2001, verão, outono e inverno/2002.....	47
Figura 11. <i>Aegla camargoi</i> . Frequência de ocorrência F.O (%) e os respectivos Índices alimentares (IA) dos dois grupos mais importantes encontrados nos estômagos dos indivíduos amostrados no Rio da Divisa, São José dos Ausentes, RS, na primavera/2001, verão, outono e inverno/2002.....	51

LISTA DE FIGURAS

Figura 12. <i>Aegla camargoi</i> . Frequência de ocorrência (F.O) e os respectivos Índices alimentares (IA) dos principais itens encontrados nos estômagos dos indivíduos amostrados no Rio da Divisa, São José dos Ausentes, na primavera/2001, verão, outono e inverno/2002.....	54
Figura 13. <i>Aegla leptodactyla</i> . Variação sazonal do grau de repleção dos estômagos dos indivíduos amostrados no Rio da Divisa, São José dos Ausentes, RS, na primavera/2001, verão. Outono e inverno/2002.	58
Figura 14. <i>Aegla leptodactyla</i> . Variação diária do grau de repleção dos estômagos dos indivíduos amostrados no Rio da Divisa, São José dos Ausentes, RS, na primavera/2001, verão, outono e inverno/2002.	59
Figura 15. <i>Aegla leptodactyla</i> . Frequência de ocorrência F.O (%) e os respectivos Índices alimentares (IA) dos dois grupos mais importantes encontrados nos estômagos dos indivíduos amostrados no Rio da Divisa, São José dos Ausentes, RS, na primavera/2001, verão. Outono e inverno/2002.	63
Figura 16. <i>Aegla leptodactyla</i> . Frequência de ocorrência (F.O) e os respectivos Índices alimentares (IA) dos principais itens encontrados nos estômagos dos indivíduos amostrados no Rio da Divisa, São José dos Ausentes, na primavera/2001, verão, outono e inverno/2002.....	65
Figura 17. <i>Aegla camargoi</i> e <i>Aegla leptodactyla</i> . Dendograma dos valores dos pontos por estação do ano mostrando a estrutura dos grupos a partir da análise de agrupamentos pelo método da soma dos quadrados (variância mínima) usando a Distância de Corda.....	67

LISTA DE FIGURAS

Figura 18. <i>Aegla camargoi</i> e <i>Aegla leptodactyla</i> . Largura do nicho trófico de Levins, na primavera/2001, verão, outono e inverno/2002.....	68
Figura 19. Sobreposição do nicho trófico segundo a medida de Pianka, entre <i>Aegla camargoi</i> e <i>Aegla leptodactyla</i> na primavera/2001, verão, outono e inverno/2002.....	70
Figura 20. Sobreposição do nicho trófico segundo o Índice de Schoener (%), entre os indivíduos de <i>Aegla camargoi</i> e <i>Aegla leptodactyla</i> , amostrados no Rio da Divisa, São José dos Ausentes, na primavera/2001, verão, outono e inverno/2002.....	71
Figura 21. <i>Aegla camargoi</i> . Vista dorsal dos estômagos cardíaco e pilórico.....	77
Figura 22. <i>Aegla leptodactyla</i> . Vista dorsal dos estômagos cardíaco e pilórico.....	77
Figura 23. <i>Aegla camargoi</i> . Dentes laterais dos ossículos zigocárdicos.....	78
Figura 24. <i>Aegla leptodactyla</i> . Dentes laterais dos ossículos zigocárdicos.....	78
Figura 25. <i>Aegla camargoi</i> . Dente medial do ossículo urocárdico.....	79
Figura 26. <i>Aegla leptodactyla</i> . Dente medial do ossículo urocárdico.....	79
Figura 27. <i>Aegla camargoi</i> . Dentes acessórios dos ossículos pectineais.....	79
Figura 28. <i>Aegla leptodactyla</i> . Dentes acessórios dos ossículos pectineais.....	79
Figura 29. <i>Aegla camargoi</i> . Ampolas do estômago pilórico.....	80
Figura 30. <i>Aegla leptodactyla</i> . Ampolas do estômago pilórico.....	80
Figura 31. <i>Aegla camargoi</i> e <i>Aegla leptodactyla</i> . Comparação entre as retas de regressão do comprimento do cefalotórax para o comprimento do dente medial das duas espécies.....	83
Figura 32. <i>Aegla camargoi</i> e <i>Aegla leptodactyla</i> . Comparação entre as retas de regressão do comprimento do cefalotórax para a largura do dente medial das duas espécies.....	84

LISTA DE FIGURAS

Figura 33. <i>Aegla camargoi</i> e <i>Aegla leptodactyla</i> . Comparação entre as retas de regressão do comprimento do cefalotórax para o comprimento do dente lateral dos machos das duas espécies.....	85
Figura 34. <i>Aegla camargoi</i> e <i>Aegla leptodactyla</i> . Comparação entre as retas de regressão da comprimento do cefalotórax para comprimento do dente lateral das fêmeas das duas espécies.....	86
Figura 35. <i>Aegla camargoi</i> e <i>Aegla leptodactyla</i> . Comparação entre as retas de regressão do comprimento do cefalotórax para largura do dente lateral dos machos das duas espécies.....	87
Figura 36. <i>Aegla camargoi</i> e <i>Aegla leptodactyla</i> . Comparação entre as retas de regressão do comprimento do cefalotórax para a largura do dente lateral das fêmeas das duas espécies.....	88
Figura 37. <i>Aegla camargoi</i> . Terceiro maxilípodo.....	92
Figura 38. <i>Aegla leptodactyla</i> Terceiro maxilípodo.....	92
Figura 39. <i>Aegla camargoi</i> . Segundo maxilípodo.....	93
Figura 40. <i>Aegla leptodactyla</i> . Segundo maxilípodo.....	93
Figura 41. <i>Aegla camargoi</i> . Primeiro maxilípodo.....	94
Figura 42. <i>Aegla leptodactyla</i> . Primeiro maxilípodo.....	94
Figura 43. <i>Aegla camargoi</i> . Maxila.....	95
Figura 44. <i>Aegla leptodactyla</i> . Maxila.....	95
Figura 45. <i>Aegla camargoi</i> . Maxílula.....	96
Figura 46. <i>Aegla leptodactyla</i> . Maxílula.....	96
Figura 47. <i>Aegla camargoi</i> . Mandíbula.....	97
Figura 48. <i>Aegla leptodactyla</i> . Mandíbula.....	97

LISTA DE TABELAS

LISTA DE TABELAS

Tabela I. Variáveis abióticas registradas no Rio da Divisa, São José dos Ausentes, na primavera/01, verão, outono e inverno/02.....	43
Tabela II. <i>Aegla camargoi</i> . Frequência absoluta e relativa (%) de machos e fêmeas com estômago vazio e com conteúdo, coletados no rio da Divisa, São José dos Ausentes, RS, durante a primavera/01, verão, outono e inverno/02.	44
Tab. III. <i>Aegla camargoi</i> . Frequência absoluta de pontos (MP), frequência relativa (FR), e teste Qui-quadrado dos itens encontrados nos estômagos de machos e fêmeas coletados no Rio da Divisa, São José dos Ausentes, na primavera/01, verão, outono e inverno/02.....	45
Tabela IV. <i>Aegla camargoi</i> . Método dos pontos (MP), frequência de ocorrência (FO) e os respectivos índices alimentares (IA) dos itens encontrados nos estômagos de indivíduos coletados na primavera/01, verão, outono e inverno/02.....	49
Tabela V. <i>Aegla leptodactyla</i> . Frequência absoluta e relativa (%) de machos e fêmeas com estômago vazio e com conteúdo, coletados no rio da Divisa, São José dos Ausentes, RS, na primavera/01, verão, outono e inverno/02.	55
Tabela VI. <i>Aegla leptodactyla</i> . Frequência absoluta de pontos (MP), frequência relativa (FR), e teste Qui-quadrado dos itens encontrados nos estômagos de machos e fêmeas coletados no Rio da Divisa, São José dos Ausentes, na primavera/01, verão, outono e inverno/02.....	56
Tabela VII. <i>Aegla leptodactyla</i> . Método dos pontos (MP), frequência de ocorrência (FO) e os respectivos índices alimentares (IA) dos itens encontrados nos estômagos de indivíduos coletados na primavera/01, verão, outono e inverno/02.....	61
Tabela VIII. Sobreposição de nicho trófico, segundo a medida de McArthur e Levins, entre <i>Aegla camargoi</i> (i) e <i>Aegla leptodactyla</i> (j), nas estações do ano.....	69
Tabela IX. <i>Aegla camargoi</i> e <i>Aegla leptodactyla</i> . Ossículos do estômago cardíaco e da válvula cárdio-pilórica.....	81
Tabela X. <i>Aegla camargoi</i> e <i>Aegla leptodactyla</i> . Ossículos do estômago pilórico.....	82

RESUMO

RESUMO

Os crustáceos decápodos da família Aeglidae são os únicos anomuros que ocorrem em águas continentais, na região subtropical e temperada da América do Sul.

Entre as mais de 60 espécies descritas, várias são simpátricas, destacando-se *Aegla camargoi* Buckup & Rossi, 1977 e *Aegla leptodactyla* Buckup & Rossi, 1977, que ocorrem no Rio da Divisa, Município de São José dos Ausentes, RS

Com o objetivo de obter informações sobre a ecologia trófica das espécies, com ênfase na partição de nicho trófico, os animais foram coletados sazonalmente, em intervalos de 6 horas, por 24 horas. Em laboratório, foi analisado o conteúdo estomacal, utilizando as técnicas de método dos pontos, classificação do grau de repleção estomacal, frequência de ocorrência, e índice alimentar. A análise indicou que os animais são omnívoros, alimentando-se preferencialmente de macrófitas, insetos imaturos das ordens Ephemeroptera, Trichoptera, Coleoptera e Diptera. *Aegla leptodactyla* mostrou maior preferência por macrófitas, relacionada a sua predominância nos ambientes onde ocorrem em maior abundância. A estimativa de repleção estomacal indicou que as duas espécies alimentam-se em todos os horários. Foram identificados e descritos os principais ossículos e estruturas que compõem o estômago desses crustáceos. Não foram detectadas diferenças na morfologia dos estômagos cardíaco e pilórico das espécies. Ambas possuem estômagos desenvolvidos, com dentes robustos, característicos de animais macrófagos. As peças bucais de ambas espécies, como as mandíbulas, maxilas e maxilípodos foram descritas e comparadas, diferindo apenas em relação ao número de dentes da crista dentata do terceiro maxilípodo. A mandíbula é

RESUMO

bem desenvolvida, característica de caranguejos predadores. A largura do nicho trófico de cada espécie foi estimada, mostrando pequenas variações sazonais. A sobreposição de nicho trófico entre as duas espécies ocorre em todas as estações, corroborando os resultados obtidos da análise do conteúdo estomacal. Concluiu-se que as espécies são omnívoras generalistas, partilhando os recursos disponíveis no ambiente.

INTRODUÇÃO

INTRODUÇÃO

Os crustáceos decápodos do gênero *Aegla* Leach 1820, pertencem a Infraordem Anomura H. Milne Edwards, 1832, e são característicos das águas continentais da América do Sul.

A distribuição desta família está restrita às regiões subtropical e temperada da América do Sul, geralmente em águas de correnteza e de temperaturas baixas e com alto teor de oxigênio dissolvido.

Em seus estudos sobre o gênero *Aegla* no Estado do Rio Grande do Sul, BUCKUP & ROSSI (1977) destacaram a presença de duas espécies que são simpátricas no Rio da Divisa, Município de São José dos Ausentes. Trata-se de *Aegla leptodactyla* Buckup & Rossi, 1977 e *A. camargoi* Buckup & Rossi, 1977.

BOND-BUCKUP & BUCKUP (1994), na revisão da família Aegliidae destacam a existência de simpatria, além dessas espécies, em *Aegla spinipalma* Bond-Buckup & Buckup, 1994 e *Aegla longirostri* Bond-Buckup & Buckup, 1994, em diversas localidades do Rio Grande do Sul. *Aegla spinosa* Bond-Buckup & Buckup, 1994 e *Aegla jarai* Bond-Buckup & Buckup, 1994 vivem simpatricamente em Bom Retiro do Sul, Santa Catarina. *Aegla platensis* Schmitt, 1942, e *Aegla itacolomiensis* Bond-Buckup & Buckup, 1994 também coexistem, no Arroio do Mineiro, afluente do Rio Gravataí, Taquara, RS (BOND-BUCKUP, comunicação pessoal).

Vários autores definiram o conceito de espécies simpátricas. RICKLEFS (1993) menciona que o conceito de simpatria refere-se às áreas de sobreposição nas distribuições de espécies; desse modo, são consideradas como simpátricas as espécies

INTRODUÇÃO

que ocorrem na mesma área. Pode-se inferir que no caso de simpatria, a competição causa divergência quando duas espécies ecologicamente semelhantes diferem mais quando estão juntas do que nas partes não sobrepostas de seu território (alopatria).

A especiação simpátrica, mecanismo evolutivo do qual resultam as espécies ditas simpátricas, ocorre nos casos em que um isolamento de populações se dá através de meios ecológicos ou genéticos na mesma área. As espécies podem tornar-se geneticamente isoladas dentro da mesma área geográfica como resultado de padrões comportamentais e reprodutivos. A competição inter-específica é qualquer interação que afeta adversamente o crescimento e a sobrevivência de duas ou mais populações de espécies. A competição pode provocar diversas adaptações seletivas que facilitam a coexistência de organismos numa dada área ou comunidade. A interação competitiva, por outro lado, muitas vezes envolve o espaço e o alimento ou nutriente, dentre outros fatores. Como resultado dessa interação, pode haver ajustamentos no equilíbrio pelas duas espécies ou, se a competição for muito intensa, pode fazer com que uma espécie substitua a outra, ou force a outra a utilizar outro alimento ou ocupar outro espaço. Organismos estreitamente aparentados, que possuem hábitos ou morfologia semelhantes, muitas vezes não ocorrem nos mesmos lugares. Quando realmente ocorrem nos mesmos lugares, freqüentemente exploram recursos diferentes ou são ativos em horas diferentes (ODUM,1988).

Conforme FUTUYMA (1992), espécies simpátricas freqüentemente diferem em características como o tamanho corporal ou tamanho do bico, no caso das aves. Tais diferenças tem sido, geralmente, interpretadas no sentido de que as espécies

não coexistiriam de outra maneira. Muitos autores consideram que essas diferenças evoluíram para reduzir a competição inter-específica. Se, de fato, espécies coexistentes diferem na utilização de recursos mais do que ao acaso, a diferença pode ser atribuível a fatores ecológicos e/ou evolutivos. O autor destaca ainda, que diferenças de nicho podem evoluir em resposta à competição inter-específica.

A simpatria pode ser conceituada como a ocorrência de duas ou mais populações em uma mesma área; mais precisamente, a existência de uma população em condição de reprodução dentro da área de movimento de indivíduos de uma outra população (MAYR, 1977). O autor define os mecanismos de isolamento como propriedades biológicas de indivíduos que impedem o cruzamento entre populações real ou potencialmente simpátricas. Esses mecanismos de isolamento podem ser visuais e químicos, como olfativos ou táteis.

Em um conceito abrangente, o nicho ecológico inclui não apenas o espaço físico ocupado por um organismo, como também o seu papel funcional na comunidade, seu meio específico de utilizar o ambiente, isto é, sua posição trófica, e a sua posição em gradientes ambientais de temperatura, umidade, pH, e outras condições de existência. Ou seja, o nicho ecológico de um organismo inclui o total de suas necessidades ambientais (ODUM, 1988). Conforme o mesmo autor, em sua revisão sobre o conceito “nicho”, Charles Elton (1927) foi um dos primeiros a utilizar o termo nicho no sentido de “posição funcional de um organismo na sua comunidade, o lugar que ele ocupa no ambiente, sua relação com o alimento e inimigos”. Desse modo, tornou-se clara a distinção entre “nicho” e “habitat”, onde o habitat inclui apenas o lugar onde o

INTRODUÇÃO

organismo, população, ou a comunidade vivem. ODUM (*op cit.*) sugeriu que o nicho poderia ser visualizado como um espaço multidimensional, dentro do qual o ambiente permite que um indivíduo ou uma espécie sobreviva indefinidamente.

O nicho também pode ser caracterizado como uma propriedade de um conjunto de indivíduos, geralmente uma população biológica, e que pode se alterar conforme os seus componentes mudam (COLWELL & FUTUYMA, 1971).

PIANKA (1973) estudou a ecologia de três diferentes comunidades de lagartos, comparando-as, e verificou que os recursos ambientais podem ser repartidos de três modos. Espacial, isto é, os locais onde as espécies buscam alimento; temporal, ou seja, as horas de atividade das espécies; e trófico, que diz respeito aos itens alimentares que as espécies ingerem. Essas formas de partição de nicho evitariam a competição entre as espécies, permitindo a sua coexistência.

Para determinar a posição do organismo na sua comunidade natural, é necessário saber sobre suas atividades, principalmente a sua nutrição, as fontes de energia e como são repartidas, e finalmente, o efeito do organismo sobre outros organismos com os quais entra em contato e o grau em que modifica ou pode modificar funções importantes do ecossistema (ODUM, 1988).

O nicho pode ainda ser caracterizado como uma exteriorização das necessidades dos organismos. Desse modo, as características do nicho de uma espécie são influenciadas de forma mais ou menos intensa pelo ambiente físico e biótico (MAYR, 1977).

INTRODUÇÃO

Em estudos sobre nicho, KREBS (1972) propôs que, como resultado da competição, duas espécies similares raramente ocupam nichos similares, mas se deslocam de maneira que cada uma adquira certos tipos peculiares de alimento e modos de vida nos quais tenham vantagem sobre seu competidor, conforme verificado por Gause (1934). Por outro lado, ambas espécies sobrevivem indefinidamente apenas quando ocupam nichos diferentes no microcosmo no qual elas tem vantagem sobre seus competidores. Cada nicho pode ser ocupado por apenas uma espécie, sendo que nichos estreitos refletem hábitos alimentares restritos. Em uma comunidade clímax, todos os nichos possíveis disponíveis para aquelas espécies que vivem na região devem ser assumidos como cheios. A invasão de outras espécies, portanto, deve ser praticamente impossível. O autor sustenta que “nichos vazios” não existem em comunidades clímax.

O conceito de nicho, como o papel ecológico das espécies na comunidade, assim como as muitas variações das condições e qualidades de recurso nos quais o organismo ou espécie convive, geralmente concebido como um espaço multidimensional, foi apresentado por RICKLEFS (1990, 1993). Esse conceito expressa a relação do indivíduo aos aspectos físicos e biológicos do seu ambiente. O mesmo autor conceitua a largura do nicho como a variedade de recursos utilizados e a variação de condições tolerada por um indivíduo, população ou espécie. A sobreposição de nicho diz respeito ao compartilhamento do espaço do nicho por duas ou mais espécies; a similaridade de demanda de recursos e tolerância de condições ecológicas. RICKLEFS (1990) observou que a intensidade de competição entre duas espécies reflete o grau para os quais seus nichos se sobrepõem, confirmando os estudos de Gause (1934). A relação

INTRODUÇÃO

ecológica entre duas espécies, então, pode ser descrita pelo grau no qual seus nichos se sobrepõem. As adaptações morfológicas são moldadas pelo ambiente, e conseqüentemente devem refletir a posição das espécies no nicho ecológico. De fato, a premissa básica da análise ecomorfológica é de que a posição das espécies no espaço morfológico corresponde às suas posições no espaço do nicho ecológico.

Em sua obra sobre ecologia geral, RICKLEFS (1990) observou que, desde 1959, com o trabalho de Hutchinson, existe a idéia de usar a morfologia para estimar relações ecológicas. Verificou que espécies proximamente relacionadas, ocorrendo nos mesmos habitats e se alimentando dos mesmos tipos de alimento geralmente diferiam no tamanho corporal. Portanto, diferenças no tamanho corporal sugerem diferenças no tamanho da presa consumida; assim, a segregação ecológica capacitou espécies similares a evitarem forte competição e coexistirem. Conforme o mesmo autor, o “Princípio da Exclusão Competitiva”, que foi postulado por Hardin (1960), prediz que duas espécies com características ecológicas similares não podem viver juntas no mesmo lugar. No entanto, espécies similares coexistem na natureza. Por outro lado, o autor ressalta que observações cuidadosas sempre revelam diferenças ecológicas entre as espécies, geralmente baseadas em sutis diferenças no habitat ou preferência alimentar.

Uma forma de estimar a diversidade do nicho dentro de uma população da fauna é utilizar a morfologia das espécies como um indicador se seus papéis ecológicos, ou seja, assumir que as diferenças estruturais entre as espécies aparentadas revelam diferentes caminhos de vida, como por exemplo, o tamanho da presa capturada, variando em função do tamanho do corpo do consumidor. A morfologia fornece

INTRODUÇÃO

inúmeras vantagens na análise ecológica direta, dentre elas, considerando que as medidas são independentes do contexto do habitat, e prontamente comparáveis entre estudos. Mas também existem desvantagens: a morfologia é relativamente fixa, estável, e, portanto insensível a sutis mudanças ecológicas (RICKLEFS, 1993).

A largura de nicho pode ser conceituada como a soma total da diversidade de recursos explorados por uma população, ou seja, depende da largura do espectro de recursos disponíveis no ambiente (MAGURRAN, 1988).

Conforme estudos de GILLER (1984) sobre estrutura de comunidades e o nicho, as espécies tendem a partilhar partes de seu nicho, resultando em demandas simultâneas sobre um mesmo recurso, por duas ou mais populações de espécies. Entretanto, se a sobreposição de nicho é pequena, ou os recursos são superabundantes, as espécies podem coexistir em nichos essencialmente separados. Se a sobreposição de nicho for maior, e a disponibilidade de recursos na zona de sobreposição não atender à demanda, a abundância da espécie menos eficiente estará limitada por interações com a mais eficiente. O mesmo autor verifica que quando espécies coexistentes utilizam alimentos similares ao mesmo tempo, podem ser separadas horizontalmente através do habitat. Portanto, a coexistência estável de competidores é possível, desde que haja qualquer diferenciação de nicho (BEGON *et al.*, 1986).

A sobreposição de nicho trófico vem sendo estudada sob diversos aspectos. Alguns autores ressaltam que a sobreposição no uso de recursos alimentares entre as diferentes espécies em uma guilda ou comunidade, demonstra que há sobreposição de nicho trófico (PIELOU, 1972; KREBS, 1989). Por exemplo, o uso

INTRODUÇÃO

comum de uma variável, como o tamanho do alimento que as espécies ingerem, caracteriza uma sobreposição (COLWELL & FUTUYMA, 1971; FUTUYMA, 1992).

Estudos sobre a dieta natural de espécies do gênero *Aegla*, conforme veremos a seguir, são escassos e antigos, na sua maioria, e alguns não fornecem informações sobre as metodologias empregadas nas análises do conteúdo estomacal.

BAHAMONDE & LOPEZ (1961) estudaram as relações alimentares de *Aegla laevis laevis* (Latreille, 1818) no Rio Maipo, Chile, observando que espécies de truta, bagres de água doce, anfíbios e aves como a garça branca apreciam se alimentar desta espécie. *Aegla laevis laevis*, por sua vez, é conhecida como predadora de oligoquetos, detritos orgânicos, larvas de Trichoptera, Ephemeroptera, Coleoptera, e Odonata, planárias, hirudíneos e gordiáceos, algas e plantas submersas. Também mencionam *Temnocephala chilensis* (Moquin-Tandon, 1846) como parasito de *Aegla*. Na análise do conteúdo estomacal, os autores encontraram grandes quantidades de detritos animal e vegetal.

Também no Rio Maipo, Chile, BURNS (1972) estudou exemplares do gênero *Aegla* quanto a aspectos de sua biologia e ecologia. Propõe que *Aegla* é omnívora, alimentando-se de detritos animais e vegetais, além de algas. Em outros rios da região, observou que se alimentava de imaturos de Ephemeroptera, Neuroptera, mosquitos, tipulídeos e outros insetos. Menciona *Temnocephala chilensis* como um parasito de *Aegla*. Em laboratório, *Aegla* ingeriu folhas, algas, peixes vivos, anelídeos, girinos, insetos vivos das ordens Ephemeroptera, Plecoptera e Diptera, além de ração. Por sua vez, espécies de truta foram observadas alimentando-se de *Aegla*. O autor

concluiu que *Aegla* é predadora de embriões e alevinos de salmonídeos e insetos aquáticos; porém não é prejudicial para essas populações de peixes.

RODRIGUES & HEBLING (1978) observaram que na Gruta da Peroba, São Paulo, *Aegla perobae* Hebling e Rodrigues, 1977, é primordialmente carnívora, alimentando-se sobretudo de insetos vivos que caem na água ou larvas aquáticas de insetos. Essa espécie efetua “passeios” sobre as pedras para procurar alimento, que variam de acordo com o êxito da atividade. O alimento então é arrastado para a água e devorado em meio a disputas com outros indivíduos da mesma espécie, demonstrando uma competição intraespecífica por alimento. Em laboratório, os autores observaram intenso canibalismo por parte das fêmeas adultas, e os indivíduos mostraram sensibilidade ao alimento que era oferecido nos aquários.

A dieta de *Aegla ligulata* Bond-Buckup & Buckup 1994, espécie que ocorre no Rio Tainhas, na serra gaúcha, foi estudada por BUENO *et al.* (2002a). As autoras utilizaram as metodologias de grau de repleção, frequência de ocorrência, método dos pontos e Índice alimentar na análise dos itens alimentares no conteúdo estomacal, obtendo resultados consistentes. Verificaram que essa espécie é omnívora oportunista, uma vez que os recursos mais abundantes no curso d'água são também os mais utilizados pela espécie. Os caranguejos alimentam-se de algas, larvas de insetos aquáticos como Diptera, Ephemeroptera, e Trichoptera, microcrustáceos Copepoda, Cladocera e Ostracoda, Acarina, Annelida e macrófitas.

Cabe destacar o estudo de BUENO *et al.* (2002b) sobre os hábitos e recursos alimentares de *Aegla platensis*. Neste estudo também foram adotadas

INTRODUÇÃO

metodologias específicas para o estudo do conteúdo estomacal de crustáceos. Foi verificado que a espécie se alimenta de macrófitas, algas, larvas de Diptera, ninfas de Ephemeroptera, e microcrustáceos. Observaram maior atividade alimentar à noite. Os macrobentos mais freqüentes foram Diptera, Ephemeroptera, e Coleoptera, que indicam que os itens encontrados nos estômagos foram também os mais freqüentes no ambiente.

VILELLA (2002) registrou a ocorrência de *Temnocephala axenos* Monticelli, 1899, como um epibionte de *Aegla rossiana* Bond-Buckup & Buckup 1994, no Arroio Carvão, Maquiné, RS.

A metodologia empregada nos estudos sobre a dieta natural de organismos aquáticos é ampla e diversificada. A escolha do método mais apropriado depende do tipo de alimento encontrado nos estômagos, e se esse alimento é usualmente encontrado inteiro, ou triturado em partes menores. Na grande maioria das pesquisas sobre dieta natural de crustáceos, os animais estudados pertencem à Infraordem Brachyura. Em relação aos aeglídeos, apenas os trabalhos de BUENO *et al.* (2002 a, b) adotaram metodologias mais detalhadas.

Em estudos sobre a caracterização da dieta natural de decápodos, geralmente utiliza-se o conteúdo estomacal, pois a observação em campo nem sempre é possível (WILLIAMS, 1981). Este também é o caso dos caranguejos anomuros do gênero *Aegla*, que são conhecidos por viverem embaixo de pedras de rios e arroios do sul da América do Sul (BOND-BUCKUP & BUCKUP, 1999), onde se alimentam, protegem-se contra predadores e se reproduzem.

Os aspectos mais importantes no estudo do regime alimentar de peixes tem sido: 1) a freqüência com que um determinado item é consumido e 2) o volume do

INTRODUÇÃO

item (KAWAKAMI & VAZZOLER, 1980). De fato, esses dois aspectos podem ser seguramente indicados como os mais importantes também para as investigações com os crustáceos, sendo utilizados por vários pesquisadores (HYSLOP, 1980; WILLIAMS, 1981, 1982; STEVENS *et al.*, 1982; WEAR & HADDON, 1987; HAEFNER, 1990; MANTELLATO & PETRACCO, 1997).

Geralmente o grau de precisão nas análises da dieta natural de caranguejos portunídeos é baixo, devido à dificuldade de medir as quantidades de alimentos ingerido e da identificação dos mais diversos tipos de alimento (WILLIAMS, 1981). O mesmo autor discute os principais métodos para análise do conteúdo estomacal de portunídeos, salientando que, apesar de serem eficientes, os métodos de porcentagem de pontos e ocorrência podem ser afetados pelo modo como o alimento é manipulado antes da ingestão. Segundo o autor, a frequência de ocorrência é uma medida da regularidade de inclusão de um determinado alimento na dieta de uma amostra ou população; porém, essa medida pode superestimar os componentes de tamanho reduzido, mas de ocorrência frequente.

O método de escore de pontos representa as diferentes proporções dos itens alimentares na dieta, e pode ser utilizado para alimentos que são ingeridos em grandes pedaços reconhecíveis ou inteiros (GROWNS & RICHARDSON, 1988).

KAWAKAMI & VAZZOLER (1980), por outro lado, sugerem uma combinação entre a frequência de ocorrência e a porcentagem de volume, expressa em pontos, na análise da alimentação de peixes. Destacam que nem sempre o item mais volumoso é o mais frequente. A conjugação dos dois métodos, por sua vez, fornece uma avaliação da importância real de cada item no estômago, permitindo distinguir mais

INTRODUÇÃO

adequadamente a importância relativa efetiva de cada item, qualquer que seja sua frequência de ocorrência e volume.

A dieta de *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758) foi estudada por ELNER (1981), que utilizou os métodos de análise do grau de repleção estomacal, frequência de ocorrência e de pontos. A categoria alimentar mais importante foi Mollusca, seguida por Crustacea, animais não identificados, Algae, sedimento e material não identificado.

WEAR & HADDON (1987), trabalhando com *Ovalipes catharus* (White, 1843) na Nova Zelândia, indicam que os Crustacea, Mollusca, matéria orgânica e Polychaeta foram as principais categorias, em termos de pontos e frequência de ocorrência.

HAEFNER (1990) estudou a dieta natural de *Callinectes ornatus* Ordway, 1863, através do método dos pontos, análise do grau de repleção, frequência de ocorrência e índice de importância relativa, identificando como categorias dominantes: Mollusca, Algae, macrófitas, Annelida, Crustacea, Insecta, Aracnida, e Foraminifera.

O hábito alimentar de *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851 foi analisado por D'INCAO *et al.* (1990), que levaram em consideração a presença ou ausência de determinado item alimentar. A dieta não variou entre as estações do ano, e não houve diferenciação alimentar nas diferentes classes de tamanho e entre os sexos. A presença de sedimento nos estômagos caracterizou o hábito alimentar detritívoro da espécie.

STONER & BUCHANAN (1990) estudaram e compararam a dieta de quatro espécies de *Callinectes* Stimpson, 1859, verificando que os principais itens consumidos foram Pisces, Crustacea Brachyura, Penaeidae e Amphipoda, Mollusca

INTRODUÇÃO

Bivalvia e Annelida Polichaeta. Entretanto, a importância relativa de cada item variou com o tamanho e a espécie de *Callinectes*.

HOLLOWS *et al.* (2002) observou que material alóctone foi dominante em estômagos de *Paranephrops zealandicus* White, 1847, com os invertebrados aquáticos assumindo o segundo lugar em importância. Entretanto, na análise dos isótopos estáveis a categoria invertebrados aquáticos, que inclui larvas de Chironomidae, ninfas de Neuroptera, e Gastropoda, demonstrou ser mais importante, em termos de assimilação e incorporação de biomassa.

STEVENS *et al.* (1982) estudando os hábitos alimentares de *Cancer magister* Dana, 1852, observaram mudanças ontogenéticas significativas nos padrões de alimentação, relacionadas ao modo de captura do alimento. As mudanças serviriam também para reduzir a competição entre os diferentes grupos de idade, repartindo assim os recursos no estuário.

A alimentação de juvenis de *Callinectes sapidus*, Rathbun 1895, foi analisada em dois ambientes (com e sem vegetação) da Lagoa dos Patos, RS, por KAPUSTA & BEMVENUTI (1998). Estimaram o grau de repleção dos estômagos e a frequência de ocorrência dos itens alimentares, concluindo que no ambiente com vegetação, os siris de menor tamanho mostraram maior preferência por macrófitas, enquanto os de maior tamanho preferiram o caranguejo *Cyrtograpsus angulatus* Dana, 1851. No ambiente sem vegetação, o molusco do gênero *Heleobia australis* D'Orbigny, 1835 foi preferido, independente do tamanho do siri.

BROGIM & LANA (1997) estudaram o espectro alimentar de três espécies de grapsídeos em um manguezal na Baía de Paranaguá, Paraná. Estimaram o

INTRODUÇÃO

grau de repleção, calcularam a frequência de ocorrência e os pontos dos itens alimentares encontrados nos estômagos. Os autores utilizaram o valor da largura do nicho alimentar para verificar o grau de especialização trófica das espécies, e o valor da sobreposição de nicho trófico entre as três espécies. Os resultados obtidos indicaram que a largura de nicho das espécies foi extremamente estreita, sendo uma clara evidência de especialização trófica. A sobreposição entre as espécies foi extremamente elevada, sugerindo a existência de competição por recursos alimentares.

ROSAS *et al.* (1994) avaliaram as relações tróficas entre três espécies de *Callinectes*, com o intuito de compreender os mecanismos que permitiriam que espécies proximamente relacionadas explorem o mesmo nicho trófico. Conforme os autores, quando duas ou mais espécies ocupam simultaneamente o mesmo habitat, tendem a competir pelos recursos disponíveis. Os autores identificaram como principais categorias presentes nos estômagos: Crustacea, Mollusca, material vegetal, substrato (areia e lodo), e resíduos de animais, como Polichaeta e Pisces, caracterizando o hábito alimentar generalista das três espécies. A largura e sobreposição de nicho trófico foram estimadas, verificando-se variações em todas as estações, com valores máximos no inverno, quando se alimentaram de praticamente os mesmos itens. No verão, quando a temperatura e a disponibilidade de presas aumentou, a sobreposição entre as espécies diminuiu. As variações sazonais de largura de nicho e sobreposição permitem a exploração diferenciada de recursos associados ao crescimento e período reprodutivo, entre as três espécies estudadas.

A dieta natural de *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) foi determinada por MANTELATTO & PETRACCO (1997), baseando-se nos métodos de frequência de

INTRODUÇÃO

ocorrência e percentagem de pontos, em sete diferentes áreas da Baía Fortaleza, Ubatuba, SP. As categorias identificadas foram Crustacea, Pisces, sedimento e Mollusca. Em baixa porcentagem foram encontrados Briozoa, Algae, Annelida, Foraminifera, Cnidaria e Echinodermata. Os autores encontraram diferenças significativas na quantidade de alimento na dieta durante as estações e entre as sete áreas de amostragem.

CANNICCI *et al.* (1998) analisaram o conteúdo estomacal e a morfologia dos estômagos de *Epixanthus dentatus* White, 1847, no intuito de avaliar a intensidade da atividade predatória da espécie. Concluíram que os hábitos alimentares e a morfologia dos dentes dos ossículos do moinho gástrico caracterizavam a atividade predatória da espécie. Por outro lado, verificaram que o ossículo urocárdico possuía um dente dorsal único, típico de caranguejos carnívoros, e capaz de triturar alimentos sólidos, com a ajuda dos dentes laterais dos ossículos zigocárdicos.

Diversos enfoques são dados ao estudo dos estômagos, como veremos a seguir. Alguns autores destacam que, a partir do estudo da morfologia dos estômagos dos crustáceos decápodos, é possível identificar os tipos de alimento que são manipulados no estômago, assim como distinguir espécies através de detalhes da morfologia de seus estômagos (KUNZE & ANDERSON, 1979; HUANG *et al.*, 1998). Outros autores utilizam a morfologia do estômago em estudos filogenéticos, ou mesmo em estudos comparativos entre grupos de crustáceos (FELGENHAUER & ABELE, 1989; MEISS & NORMAN, 1977; DALL *et al.*, 1983; NGOC-HO, 1984).

DALL *et al.* (1983) observaram que, enquanto os microcrustáceos não necessitam de um tratamento adicional do alimento no estômago, nos crustáceos decápodos há a necessidade de manipulação no moinho gástrico para melhorar a

INTRODUÇÃO

eficiência digestiva, devido ao maior tamanho das partículas ingeridas. Por outro lado, os autores destacam que o moinho gástrico de vários decápodos pode refletir a evolução nesse grupo, tendo como fatores modificantes o hábito alimentar e o tamanho do alimento.

Em seu trabalho sobre a bio-ecologia, filogenia e morfologia externa e interna dos Crustacea, SCHRAM (1986), analisou aspectos estruturais do estômago dos Reptantia, constatando que existe uma similaridade básica na forma do estômago desses animais. O autor descreveu o funcionamento do estômago desse grupo, onde o estômago cardíaco apresentou um grande dente medial e um par de dentes laterais bem desenvolvidos, que maceram o alimento, e que os ossículos na parede do estômago atuam como pontos de inserção para a musculatura que opera o moinho gástrico. O estômago pilórico, por sua vez, liga-se ao estômago médio dorsalmente, e desdobra-se ventralmente para dentro da ampola. Esta serve para filtrar e dividir o alimento antes de entrar no ceco digestivo, e quando o alimento não é digerido, é regurgitado ao estômago cardíaco, ou então é encaminhado ao estômago médio para ser eliminado pelo ânus.

Nos estudos comparativos do sistema estomatogástrico de decápodos, incluindo Astacidea, Anomura, Brachyura e Penaeidae, MEISS & NORMAN (1977) observaram que há um arranjo básico dos ossículos do estômago entre esses decápodos. As variações que ocorrem dizem respeito ao tamanho, forma, número, grau de calcificação e fusão ou desaparecimento de um ou mais ossículos. Os autores sustentam que é possível relacionar a eficiência mastigatória interna com o grau de complexidade dos ossículos do moinho gástrico e das mandíbulas nos animais estudados, sendo que o

INTRODUÇÃO

tipo de moinho gástrico mais simples ocorre nos camarões Penaeidae, e o tipo mais complexo nos anomuros Paguroidea e nos caranguejos Brachyura.

Ao analisarem a morfologia funcional das peças bucais e do moinho gástrico de quatro espécies de Crustacea Anomura Paguridae, KUNZE & ANDERSON (1979) constataram que a alimentação nesses animais envolve uma ação complexa e funcionalmente integrada com as peças bucais, maxilípodos, quelípodos e proventrículo. Verificam que nos anomuros pagurídeos, os maxilípodos, maxilas, mandíbulas e o aparato mastigatório interno variam pouco em estrutura, mas juntos constituem um mecanismo capaz de processar uma grande variedade de alimentos. Concluíram que a organização funcional básica do estômago dos decápodos confirma-se para o grupo dos Paguridae, e que as diferenças que ocorrem refletem o tipo de alimento que é manipulado no proventrículo. Desse modo, nos ermitões, que ingerem partículas alimentares maiores, característicos de hábitos macrófagos, o moinho gástrico é relativamente mais complexo, enquanto que naqueles que ingerem detritos através do mecanismo de filtração, verifica-se um moinho gástrico menos desenvolvido.

MARTIN & ABELE (1988) estudaram a morfologia geral externa do gênero *Aegla*, descrevendo desde seus apêndices bucais até os abdominais. Verificaram que os apêndices bucais são bem desenvolvidos; os maxilípodos são robustos e possuem função de “grooming” e alimentação; sendo que o terceiro possui uma crista dentata bem desenvolvida, semelhante a de outros anomuros.

Ao estudar a distribuição e taxonomia de *Ocypode sinensis* Dai, Song & Yang 1885 e *O. cordimanus* Latreille 1819, HUANG *et al.* (1998), concluíram que esses animais podem ser diferenciados não só por seus caracteres externos, mas também

INTRODUÇÃO

através da estrutura dos seus estômagos. Os autores analisam e comparam o 3º maxilípodo e o moinho gástrico das duas espécies proximamente relacionadas. As diferenças estruturais observadas dizem respeito ao tamanho e formato dos ossículos urocárdico e zigocárdico, que atuam na trituração do alimento propriamente dita, através de seus dentes laterais e medial.

Cabe destacar a obra de NGOC - HO (1984) sobre a anatomia funcional do estômago do anomuro *Porcellana platycheles* Pennant, 1777, onde analisou não apenas a organização interna mas também o conteúdo estomacal, com referência ao tamanho das partículas de alimento nas diferentes regiões do estômago. O autor relacionou a ação mecânica do estômago com o papel dos ossículos, músculos e válvulas, desse modo descrevendo a função dos estômagos cardíaco e pilórico. A partir destes dados, comparou a anatomia do estômago desse porcelanídeo com a do galateídeo *Galathea squamifera* Leach, 1814 e do talassinídeo *Upogebia deltaura* Leach, 1815. A similaridade na anatomia interna do estômago de *Galathea* e *Porcellana* sugere uma correspondente similaridade na função, comprovada pela observação da distribuição das partículas de alimento, revelada através da histologia. Já no caso de *U. deltaura*, seus ossículos e músculos são similares aos de *P. platycheles*, porém seus dentes, válvulas e estruturas espinhosas revelaram algumas diferenças em relação ao seu formato. A estrutura básica do estômago é similar nas três espécies, e as diferenças encontradas estão relacionadas ao tamanho das partículas alimentares que são ingeridas.

Ao analisarem o estômago anterior dos decápodos menos evoluídos de Dendrobranchiata e de Pleocyemata, como Caridea e Stenopodidea, FELGENHAUER & ABELE (1989) identificaram três tipos básicos de estômago de acordo com o grau de

INTRODUÇÃO

desenvolvimento e o número de ossículos. O estômago tipo 1 é o mais complexo e primitivo; o tipo 2 é caracterizado pela perda dos ossículos laterais e dorsal, que constituem o moinho gástrico, com a conseqüente redução deste aparato mastigatório; o tipo 3 exibe uma completa fusão dos ossículos, com redução da quitinização e ausência de moinho gástrico. Contestaram a afirmação de alguns autores, como SCHAEFER (1970), de que a eficiência do moinho gástrico é inversamente relacionada com a eficiência das mandíbulas. Por outro lado, sustentaram que a estrutura geral do moinho gástrico e das mandíbulas não está necessariamente relacionada à dieta, mas sim à história filogenética do táxon. Justificaram a afirmação de que não há relação inversa entre mandíbulas e moinho gástrico, citando espécies, como os carídeos *Procaris ascensionis* Chace & Manning 1942 e *Atya innocous* Herbst, 1782, que possuem mandíbulas e moinhos gástricos bem desenvolvidos, sendo classificados pelos autores como mais primitivos, com o estômago do tipo 1. Os autores sugeriram que a estrutura básica do estômago está mais relacionada à filogenia, embora os detalhes das estruturas possam estar relacionados com o hábito alimentar.

GROWNS & RICHARDSON (1990) compararam o moinho gástrico de 9 espécies de lagostins parastacídeos, usando análise morfométrica multivariada. Os autores mediram diversas dimensões dos ossículos zigocárdico e urocárdico, correlacionando com o comprimento da carapaça dos animais. Através dessas medidas, os autores puderam separar os lagostins em grupos, de acordo com o habitat dos animais. Concluíram que existem diferenças entre os grupos, que podem estar relacionadas à filogenia das espécies.

INTRODUÇÃO

Uma nova filogenia de Brachyura, apoiada na análise morfológica de 30 caracteres de ossículos do estômago foi proposta por BRÖSING *et al.* (2001).

Conforme foi verificado por FACTOR (1989), os decápodos possuem dois mecanismos distintos no processamento do alimento: externamente, através das peças bucais, o alimento é encaminhado à boca, onde é primariamente mastigado; e internamente, onde é triturado pelo moinho gástrico e onde as partículas alimentares são filtradas e selecionadas. O mesmo autor, ao revisar a literatura sobre o desenvolvimento larval e a metamorfose das mandíbulas e do estômago dos decápodos, constatou que os Anomura Galatheidae, Porcellanidae e Paguridae, com desenvolvimento larval, possuem mandíbulas mastigatórias, não ocorrendo em suas fases pós-larvais, vindo a desenvolver um “moinho gástrico mastigatório” na metamorfose, coincidente com a perda da função trituradora das mandíbulas.

A morfologia do estômago de *Aegla platensis* foi descrita por CASTRO & BOND-BUCKUP (2003), com base em análises morfológicas e documentação no MEV, onde verificaram que a organização básica dos ossículos do estômago cardíaco segue o mesmo padrão encontrado nos decápodos, conforme o proposto por MEISS & NORMAN (*op cit.*). *Aegla platensis* apresenta um estômago complexo, provido de especializações para trituração e filtração. Essas especializações são importantes, proporcionando que o crustáceo ingira partículas maiores. Por outro lado, verificou-se particularidades no número de ossículos, nas estruturas e na forma dos estômagos cardíaco e pilórico, como uma série de espinhos ao longo da margem anterior do ossículo zigocárdico, estrutura não mencionada na literatura para qualquer decápodo. Alguns ossículos encontram-se ausentes ou fusionados a outros, quando comparados a

INTRODUÇÃO

anomuros pagurídeos; o dente medial e os dentes laterais são ornamentados e robustos, os dentes acessórios são alongados e com muitos espinhos. As sutis modificações do moinho gástrico podem permitir que espécies de aeglídeos proximalmente relacionados coexistam, conforme proposto por ICELY & NOTT (1992) para os crustáceos em geral.

A partir de alguns desses enfoques, será estudado os estômagos e apêndices bucais desses crustáceos, correlacionando-os com sua dieta natural na região estudada, para esclarecer suas posições tróficas, suas horas de atividade, o alimento consumido por cada espécie, e se ocorre ou não sobreposição de nicho trófico entre as duas espécies coexistentes. Assim, espera-se obter as possíveis diferenças ecológicas e morfológicas entre as duas espécies, permitindo uma compreensão sobre a maneira na qual essas espécies interagem no ambiente em relação à alimentação.

OBJETIVOS

OBJETIVOS

Caracterizar a ecologia trófica de duas espécies coexistentes *Aegla camargoi* e *Aegla leptodactyla* no Rio da Divisa, Município de São José dos Ausentes, RS.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Caracterizar os hábitos alimentares das espécies.
2. Descrever e comparar a morfologia dos estômagos cardíaco e pilórico e dos apêndices bucais, verificando as relações entre a dieta natural e a morfologia.
3. Identificar a largura do nicho ecológico de cada espécie sob aspecto trófico, e verificar a possível sobreposição de nicho trófico entre as espécies.

MATERIAL E MÉTODOS

Foram realizadas coletas sazonais, nos meses de outubro/2001, janeiro, abril e julho/2002. O local de amostragem foi no curso superior do Rio da Divisa, situado nas coordenadas 28°38'17''S - 49°57'56''W, formador do Rio Pelotas, no Município de São José dos Ausentes, no Estado do Rio Grande do Sul (Figs. 1 e 2). As coletas ocorreram em 4 horários de um dia: às 6 horas, às 12 horas, às 18 horas, e às 24 horas. Em cada horário foram coletados, quando possível, 10 exemplares de cada espécie, sendo 5 machos e 5 fêmeas (Figs. 3 e 4). Os animais foram capturados através do método de captura manual com auxílio de redes (puçás), que foram posicionadas no sentido oposto ao da correnteza, e o substrato e pedras foram revirados de modo que os animais fossem carregados pela água para dentro do equipamento de coleta (Fig. 5).

Os valores dos parâmetros físicos do ambiente em estudo como pH, temperatura da água, e condutividade, foram registrados em cada amostragem. Para tal, foram utilizados um medidor portátil de pH (Cole-Parmer), e um termo-salinômetro-condutivímetro (YELLOW SPRINGS INSTRUMENTS).

O material foi fixado em formalina tamponada a 10%, e analisado em laboratório, adotando-se técnicas específicas para análise do conteúdo estomacal e da morfologia, descritas a seguir.

Para o estudo da morfologia dos estômagos, foram examinados 60 exemplares de cada espécie, 30 machos e 30 fêmeas.

O comprimento do cefalotórax de cada animal, da orbita até o final da carapaça, foi medido, utilizando-se um paquímetro digital com precisão de 0,01mm.

A carapaça dos animais foi seccionada junto a margem dorsal no sentido anti-horário, levantada e retirada de modo a expor a região interna dorsal do animal. Os estômagos foram então retirados utilizando-se pinça de ponta fina. As peças bucais (mandíbulas, maxilas e maxilípodos) foram retiradas através de dissecação direta manual, e preparadas para análise adotando-se a mesma metodologia empregada para os estômagos.

Em seguida, adotou-se técnicas específicas para microscopia óptica, microscopia eletrônica de varredura, análise do conteúdo estomacal e estimativa da largura e sobreposição do nicho de cada espécie.

Microscopia óptica

Para a retirada das partes orgânicas, como os músculos, utilizou-se a técnica adotada por CASTRO & BOND-BUCKUP (2003) que consiste em clarificação com ácido láctico por 20 min., com posterior imersão em KOH 10%, por 5 min. Após, as peças são lavadas com água destilada, por 10 min.

Empregaram-se vários cortes nos estômagos para o seu estudo, em diferentes vistas. Alguns estômagos foram abertos através de cortes dorsais, onde a parede anterior foi rebatida para cima e a parede posterior para os lados, de modo a mostrar a vista interna ventral. Outros estômagos foram dissecados através de cortes ventrais, onde a parede anterior foi rebatida para os lados, deixando exposto o aparato mastigatório dorsal. No terceiro tipo de corte, os estômagos foram seccionados no plano

sagital, obtendo-se duas metades, esquerda e direita; mostrando a vista interna de ambas as partes.

Após realizados os cortes e clarificação, os apêndices bucais foram representados através de fotografias com máquina fotográfica digital Nikon, modelo Coolpix 995.

Microscopia eletrônica de varredura

Na análise dos estômagos para MEV adotou-se técnica adaptada de FELGENHAUER (1987), e adotada por CASTRO & BOND-BUCKUP (2003), conforme a seguir:

Primeiramente, o material já fixado foi lavado em água destilada.

Após, foi feita a fixação secundária, em tetróxido de ósmio 2% em solução tampão fosfato por 2 h.

A seguir, foram feitos três banhos de água destilada, 5 min. cada. Para a remoção de tecidos aderidos coloca-se o material em imersão em KOH 15%, por 12 h. em temperatura ambiente. Os tecidos remanescentes foram retirados posteriormente mediante aquecimento do material em solução KOH 5%.

A desidratação constituiu-se de três banhos, de 5 min. cada, em água destilada, e sucessivos banhos em etanol nas concentrações 25%, 50%, 70%, 80%, 95% e 100%. Adotou-se dois banhos de 5 min. em cada concentração de etanol.

MATERIAL E MÉTODOS

Em seguida, os estômagos foram imersos em solução álcool etílico - acetona, na proporção de 1:1, e então foi feita a secagem em ponto crítico, no aparelho BALTEC, modelo CPD 030, no Centro de Microscopia Eletrônica da UFRGS. Em seguida o material foi montado com fita autocolante dupla face em suporte de alumínio. A metalização foi feita utilizando-se ouro, em metalizador SPUTTER COATER - SCD 050, BALTEC. Por fim, os estômagos foram observados no microscópio eletrônico de varredura, aparelho de marca JEOL, modelo JSM 5800, do Centro de Microscopia da UFRGS.

O material analisado em boas condições será incluído na Coleção científica do Laboratório de Crustáceos do Departamento de Zoologia da UFRGS.

Para a diferenciação dos estômagos das espécies analisadas, foram medidos, através da ocular micrométrica do microscópio estereoscópio, modelo "SV 8" da Carl Zeiss do Laboratório de Crustáceos desta universidade, os dentes medial (Fig. 6) e laterais (Fig.7), em comprimento (medida 1) e largura (medida 2).

As medidas obtidas foram correlacionadas com o respectivo comprimento de cefalotórax de cada animal analisado. Foram verificadas as possíveis diferenças nas regressões de machos e fêmeas e entre as espécies, através da análise estatística de covariância ANCOVA, pelo programa estatístico REGRANS (PEZZUTO, 1983).

As medidas de largura e comprimento do dente medial não variaram entre machos e fêmeas de ambas espécies. As medidas foram, então agrupadas, sendo feita a comparação entre as duas espécies, através de análise estatística de covariância ANCOVA.

A nomenclatura utilizada na identificação e descrição dos ossículos apoiou-se em MEISS & NORMAN (1977), KUNZE & ANDERSON (1979), NGOC-HO (1984) e CASTRO & BOND-BUCKUP (2003).

Os apêndices bucais de *A. camargoi* e de *A. leptodactyla* foram descritos e comparados, apoiando-se nos trabalhos de MARTIN & ABELE (1988) e KUNZE & ANDERSON (1979).

Análise do Conteúdo Estomacal

Neste estudo utilizou-se apenas exemplares em intermudas, sendo rejeitados os indivíduos em ecdises, com carapaça mole, como sugerido por HAEFNER (1990).

O termo macrófita, empregado neste trabalho, refere-se a plantas vasculares, que habitam desde brejos até ambientes verdadeiramente aquáticos, excluindo as algas. A denominação é genérica, independente de aspectos taxonômicos, e amplamente empregada na literatura científica internacional (BRANCO, 1996).

Os itens que não puderam ser identificados, devido ao seu avançado grau de digestão, foram denominados material digerido.

Os insetos foram identificados até o nível de ordem e família, quando possível, baseando-se em EDMONSON (1959), BORROR & DELONG (1969), MACAN (1975), PEREZ (1988), e FIORENTIN (1989).

O grau de repleção estomacal (GR) foi determinado visualmente, adotando os procedimentos de WILLIAMS (1981), de acordo com a quantidade de alimento presente nos estômagos, seguindo uma escala de seis classes:

Classe 1 = 0% - vazio

Classe 2 = < 5% - parcialmente vazio

Classe 3 = 5 a 35% - vazio/ médio

Classe 4 = >35 a 65% - médio

Classe 5 = >65 a 95% - médio/ cheio

Classe 6 = > 95% - cheio

Utilizou-se os métodos dos pontos (MP) e de frequência de ocorrência (FO), segundo WILLIAMS (1981), WEAR e HADDON (1987), HAEFNER (1990) e BRANCO e VERANI (1997), complementado pelo índice alimentar (IA) (KAWAKAMI e VAZZOLER, 1980).

Frequência de ocorrência (FO)

$FO = bi / N \cdot 100$; onde

bi = número de estômagos que contém o item i

N = número de exemplares amostrados

Métodos dos Pontos (MP)

A contribuição relativa de cada item, no volume total de alimento em um determinado estômago, foi determinada em uma escala de pontos com cinco graus. A porcentagem do volume que cada item ocupa no estômago foi estimada utilizando-se uma placa de petry coberta por papel milimetrado em seu fundo (HOLLOWS et. al. 2002). Cada item alimentar no estômago foi triado na placa, e o volume ocupado foi calculado através do número de quadrados ocupados pelo item, considerando o volume total do estômago ocupado.

< 5% = 2,5 pontos

5 a 35% = 25 pontos

>35 a 65% = 50 pontos

>65 a 95% = 75 pontos

> 95% = 100 pontos

O número final de pontos que cada item recebeu foi atribuído conforme o grau de repleção. Calcula-se multiplicando o número de pontos de cada item pelo valor do grau de repleção do estômago, de acordo com a classe:

G.R. classe 1 = 0,00

G.R. classe 2 = 0,02

G.R. classe 3 = 0,25

G.R. classe 4 = 0,50

G.R. classe 5 = 0,75

G.R. classe 6 = 1,00

Ou seja: no estômago nº 3, o item macrófita ocupou 45% do volume total, recebendo 50 pontos. Esse estômago teve G.R. classe 4, equivalendo ao valor 0,50. O valor final de pontos do item macrófita, neste estômago, será $50 \times 0,50$, isto é, 25 pontos.

Índice Alimentar (I A)

Nessa análise, são combinados os dois métodos, o da frequência de ocorrência e o método dos pontos, adotando-se as recomendações de KAWAKAMI e VAZZOLER (1980), para efeito de comparação e melhor compreensão da importância de cada categoria trófica.

$$I A = FO.MP / \sum (FO.MP), \text{ onde}$$

IA = Índice Alimentar;

FO = Frequência de Ocorrência do item i;

MP = Pontos do item i (%)

Análise Multivariada dos padrões de alimentação entre as espécies

A contribuição absoluta dos itens alimentares, obtida através do método dos pontos, dos machos e fêmeas de ambas as espécies durante as estações do ano e entre os 4 horários de coleta foram submetidos a análise multivariada utilizando-se o aplicativo MULTIV (PILLAR 1997) para detecção de padrões de alimentação. Os sexos foram agrupados devido a não significância obtida para machos e fêmeas, através do teste de χ^2 . Foram executadas Análises Multivariadas de Agrupamento e determinadas

as medidas de congruência adotando-se procedimentos de MANTEL (1967). Foram conduzidos testes de significância de nitidez de grupos nas análises de agrupamentos e testes de aleatorização. Essas análises foram baseadas em medidas de semelhança, utilizando-se a Distância de Corda, que estimaram a similaridade e dissimilaridade entre cada par de unidade amostral. Na análise de agrupamento das unidades amostrais utilizou-se o critério da variância mínima, pela soma dos quadrados, a partir da Distância de Corda.

Largura e sobreposição de nicho

A largura de nicho das duas espécies foi estimada baseando-se na fórmula proposta por Levins (1968), *apud* PIANKA (1973) e KREBS (1989), empregando o Índice de Diversidade de Simpson (Recíproco de Simpson).

$$B = 1 / \sum p_j^2, \text{ onde}$$

B = medida de largura de nicho de Levins;

P_j = proporção de indivíduos utilizando o recurso j.

O valor de B encontrado pode variar de 1 a n, onde n é o número de recursos alimentares presentes nos estômagos.

A sobreposição de nicho foi estimada baseando-se em MCARTHUR & LEVINS (1967), PIANKA (1973) e SCHOENER (1970).

Sobreposição de nicho de MCARTHUR & LEVINS (1967):

$$M_{jk} = \sum P_{ij} \times P_{ik} / \sum P_{ij}^2, \text{ onde}$$

M_{jk} = sobreposição da espécie k na espécie j;

P_{ij} , P_{ik} = proporção do recurso i de um total de recursos usados pelas espécies j e k.

$$M_{kj} = \sum P_{ij} \times P_{ik} / \sum P_{ik}^2, \text{ onde}$$

M_{kj} = sobreposição da espécie j na espécie k;

P_{ij} , P_{ik} = proporção do recurso i de um total de recursos usados pelas espécies j e k.

A medida de PIANKA (1973) fornece valores de sobreposição de nicho entre 0 e 1; a sobreposição entre a espécie j e k é igual a sobreposição entre a espécie k e j.

$$O_{jk} = \sum P_{ij} \times P_{ik} / \sqrt{\sum P_{ij}^2 \sum P_{ik}^2}, \text{ onde}$$

O_{jk} = medida de sobreposição de Pianka entre as espécies j e k;

P_{ij} , P_{ik} = proporção do recurso i em um total de recursos utilizados pela espécie j, e pela espécie k.

A medida de sobreposição de SCHOENER (1970), expressa em porcentagem, é dada pela fórmula:

$$P_{jk} = [\sum (\text{mínimo } P_{ij}, P_{ik})] \times 100, \text{ onde}$$

P_{jk} = porcentagem de sobreposição entre j e k;

MATERIAL E MÉTODOS

Mínimo P_{ij} , P_{ik} = menor valor da proporção de recursos entre a espécie j
ou k .

MATERIAL E MÉTODOS



Figura 1 e 2. Vista do local de amostragens no Rio da Divisa, São José dos Ausentes, RS, a jusante (1) e a montante (2) da ponte da rodovia que liga Silveira a Capão Alto.

MATERIAL E MÉTODOS



Figuras 3 e 4. Vista dorsal de um macho de *Aegla camargoi* (3) e de *Aegla leptodactyla* (4). Barra: 10 mm.



Figura 5. Rede (puçá) para a coleta de aeglídeos.

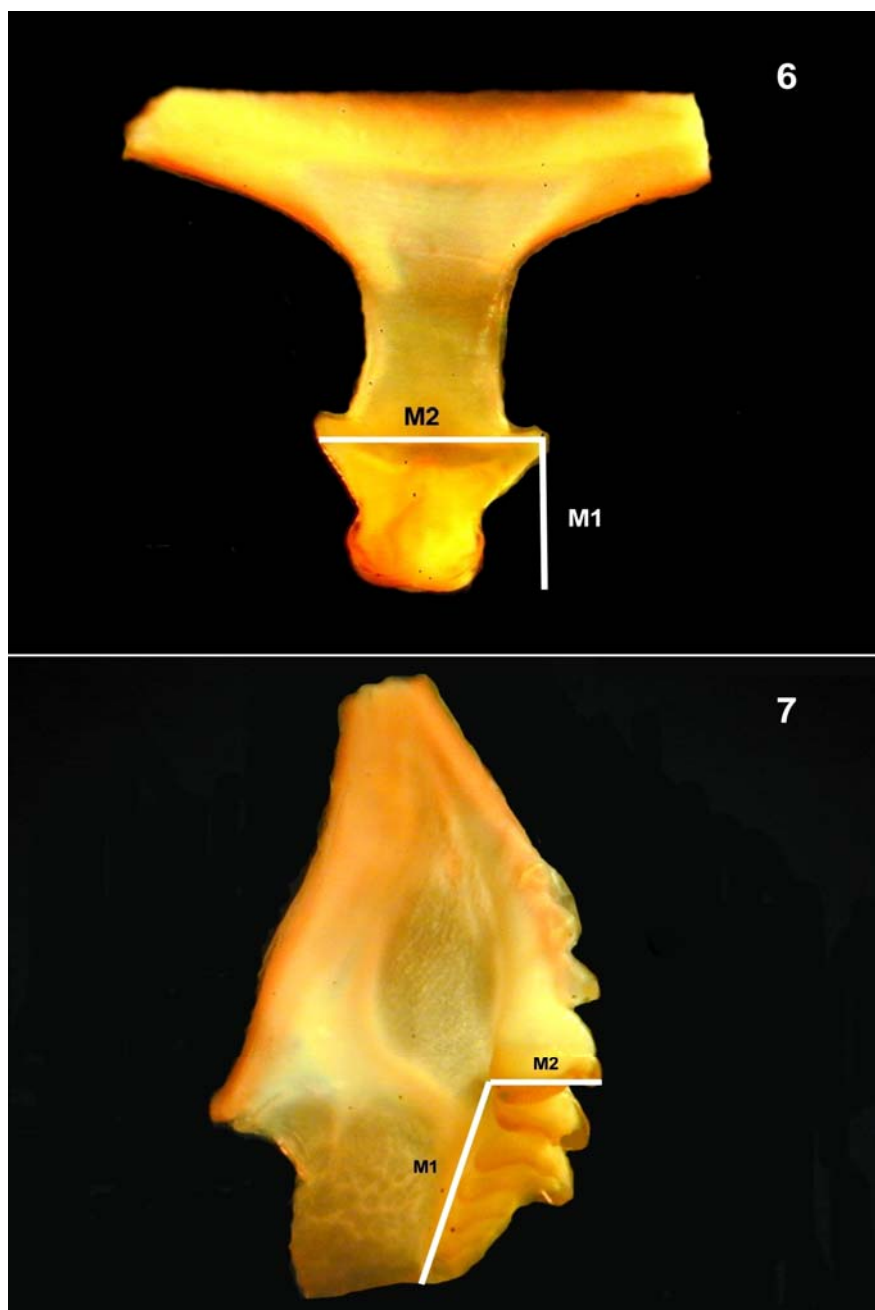


Figura 6 e 7. Medidas do dente medial (6) e lateral (7). (M1 = medida 1, comprimento; M2 = medida 2, largura). Barra: 1mm.

RESULTADOS

RESULTADOS

4.1 Variáveis abióticas

Durante as 4 coletas, a temperatura média da água de superfície foi de 14,92°C. A figura 1 mostra a flutuação da temperatura da água durante as coletas. Esta apresentou uma flutuação sazonal, com o valor mais alto registrado no verão (20 °C), e o valor mais baixo no inverno (9°C).

Por sua vez, a condutividade elétrica registrada nas 4 coletas apresentou baixos valores, variando de 10,5µS/ cm a 15µS/ cm , com média de 12,87 µS/ cm. O pH manteve-se neutro, variando de 6,1 a 7,5, com média de 6,86 (Tab. I).

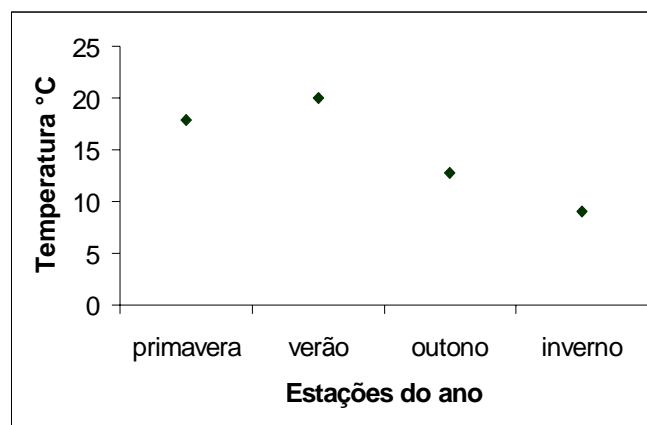


Figura 8. Flutuação sazonal da temperatura da água, na primavera/2001, verão, outono e inverno/2002.

RESULTADOS

Tabela I. Variáveis abióticas registradas no Rio da Divisa, São José dos Ausentes, na primavera/01, verão, outono e inverno/02.

estação	temp.° C	pH	Condutividade ($\mu\text{S}/\text{cm}$)
Primavera/01	17,9	7,50	10,5
Verão/02	20	6,50	15
Outono/02	12,8	7,35	15
Inverno/02	9	6,10	11

RESULTADOS

4.2 Ecologia trófica de *Aegla camargoi*

4.2.1 Dinâmica da Alimentação

Foram analisados 147 estômagos de *A. camargoi*, destes, apenas 1 (0.7%) estava vazio e 146 (99,3%) apresentaram conteúdo. Dos estômagos com conteúdo 80 eram de machos adultos e 66 de fêmeas adultas (Tab.II).

Tabela II. *Aegla camargoi*. Frequência absoluta e relativa (%) de machos e fêmeas com estômago vazio e com conteúdo, coletados no rio da Divisa, São José dos Ausentes, RS, durante a primavera/01, verão, outono e inverno/02.

Sexo	Estômagos vazios		Estômagos c/ conteúdo		Total
	n	%	n	%	
Machos	0	0	80	100	80
Fêmeas	1	1,5	66	98,5	67
Total	1	0,7	146	85,5	147

RESULTADOS

O teste do χ^2 ($p \alpha 0,05$) aplicado à frequência percentual relativa em pontos dos 15 taxa de presas, material digerido e areia não apresentou diferença significativa na proporção dos itens alimentares ingeridos por machos e fêmeas de *Aegla camargoi* (Tab. III).

Tab. III. *Aegla camargoi*. Método dos pontos (MP), frequência relativa (FR), e teste Qui-quadrado (χ^2) dos itens encontrados nos estômagos de machos e fêmeas coletados no Rio da Divisa, São José dos Ausentes, na primavera/01, verão, outono e inverno/02. (ns = não significativo).

Item	M.P. machos	FR(%)	M.P.fêmeas	FR(%)	χ^2
Algae	50	0,83	3	0,06	0,6687 ns
Macrófitas	2685,37	44,73	2161,87	43,39	0,0237 ns
Platyhelminthes metacercária	19,37	0,32	7,5	0,15	0,0629 ns
Annelida Oligochaeta	37,5	0,62	0,00	0,00	0
Insecta					
partes de insetos	372,75	6,21	273,87	5,49	0,0450 ns
Ephemeroptera	85,25	1,42	137,5	2,76	0,4257 ns
Trichoptera	51,25	0,85	7,5	0,15	0,4930 ns
Coleoptera	2,5	0,041	18,75	0,37	0,2670 ns
Diptera	77,5	1,29	0,5	0,01	1,261 ns
Acari	2,5	0,041	0,00	0,00	0
Crustacea					
Ostracoda	18,75	0,31	0,00	0,00	0
Aeglidae	71,25	1,18	48,75	0,97	0,0205 ns
Escamas de peixe	35,87	1,54	11,5	0,55	0,1531 ns
Areia	176,12	2,93	233,12	4,67	0,3954 ns
mat.digerido	2316,87	38,59	2077,62	41,7	0,1127 ns
Total	6002,850	100	4981,48	100	

RESULTADOS

A variação sazonal do grau médio de repleção (G.R. médio) nos quatro horários de coleta e entre os sexos, é apresentada para *Aegla camargoi* na Figura 9.

Não foram detectadas diferenças significativas ($p < 0,05$) entre o grau de repleção de machos e fêmeas entre os horários de coleta e as estações, conforme o teste t de Student (t calculado = -0,03; t tabela $gl_1 = 4,30$).

Em todas as amostragens, obtiveram-se valores altos de G.R, com um pico no outono, cujo valor médio de G.R (5,075) representa estômagos médio-cheios de alimento (65% a 95% de repleção). Do mesmo modo, nas outras estações os valores médios variaram de 4,6 no inverno, 4,77 no verão e 4,92 na primavera, ou seja, variando de médio (G.R 4) à médio-cheio (G.R 5).

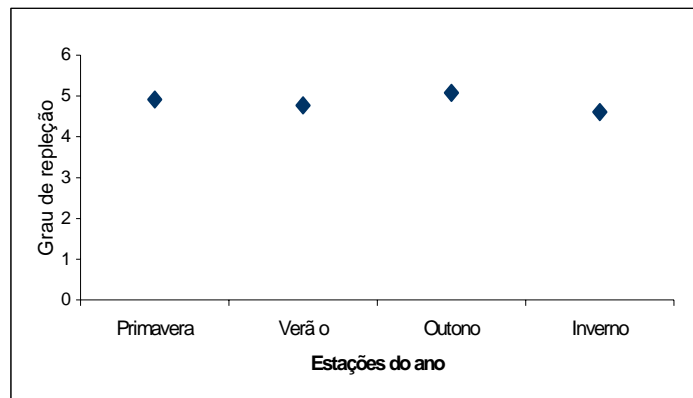


Figura 9. *Aegla camargoi*. Variação sazonal do grau de repleção dos estômagos dos indivíduos amostrados coletados no rio do Divisa, São José dos Ausentes, RS, na primavera/01, verão, outono e inverno/02.

RESULTADOS

A Figura 10 apresenta a variação diária do G.R em *A. camargoi*. O valor mais alto de G.R (5,57) foi registrado para às 12 h, indicando que este é o horário que a espécie apresenta maior atividade alimentar. O segundo valor mais alto foi registrado às 18 h (5,17), decrescendo às 24 h, horário com valor mais baixo de repleção (3,9), e voltando a aumentar às 6 h (4,75). Pela análise dos dados, pode verificar-se que os estômagos estiveram de médio a cheios em todos os horários, o que não permite uma clara detecção do horário que a espécie se alimenta preferencialmente. É provável que essa espécie se alimente em todos os horários, mesmo tendo sido observado um pico às 12 h. Apesar dos distintos valores em cada horário, a análise estatística ANOVA não detectou diferença significativa dos valores de G.R entre os horários.

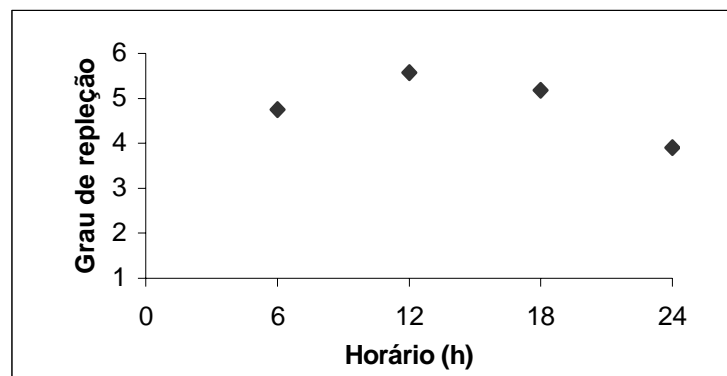


Figura 10. *Aegla camargoi*. Variação diária do grau de repleção dos estômagos dos indivíduos amostrados no rio do Divisa, São José dos Ausentes, RS, na primavera/01, verão, outono e inverno/02.

4.2.2 Espectro Trófico

Através da análise do conteúdo estomacal dos exemplares examinados, foi possível identificar 15 componentes da dieta natural de *A. camargoi*.

Em frequência de ocorrência (F.O), os itens mais frequentes são macrófitas (87,5%), material digerido (material orgânico não identificado) 63%, partes de insetos não identificados (42,6%), areia (27%), e imaturos de Insecta Ephemeroptera (7,5%). Por outro lado, os itens que apresentaram as menores frequências foram Crustacea Ostracoda (0,6%), Acarina (1%), Insecta Coleoptera (1,25%) e Annelida Oligochaeta (1,25%) (Tab. IV). Os itens Ostracoda e Oligochaeta só foram encontrados no conteúdo estomacal de *A. camargoi*.

RESULTADOS

Tabela IV. *Aegla camargoi*. Método dos pontos (MP), frequência de ocorrência (FO) e os respectivos índices alimentares (IA) dos itens encontrados nos estômagos dos indivíduos amostrados na primavera/01, verão, outono e inverno/02.

Itens	M.P	F.O	IA
Algae	53	2,28	0,00016
Macrófitas	4847,24	87,58	0,571
Platyhelminthes metacercária	26,87	4,78	0,00017
Annelida Oligochaeta	37,5	1,25	0,000063
Insecta			
partes de insetos	646,62	42,58	0,037
Ephemeroptera	222,75	7,5	0,0022
Trichoptera	58,75	5	0,00039
Coleoptera	21,25	1,25	0,000035
Diptera	78	2,28	0,000239
Acarina	2,5	1,03	0,000003
Crustacea			
Ostracoda	18,75	0,62	0,000015
Aeglidae	120	5	0,00081
Escamas de peixe	49,37	5	0,00033
Areia	409,24	27,08	0,015
Material digerido	4394,49	62,86	0,372
Total	10986,33	256,09	1

RESULTADOS

Os dados indicam que as macrófitas e os insetos imaturos são recursos básicos na dieta de *A. camargoi*. Ao analisar os valores de F.O das ordens de Insecta, agrupados com os valores de partes de insetos não-identificados, observa-se que esta é a segunda categoria mais importante (58,6%), desconsiderando o item alimentar material digerido, que provavelmente deriva das partes moles dos insetos, além das macrófitas e algas.

O componente areia aparece em quarta posição e sua ingestão provavelmente se dá ao acaso, ou para capturar microorganismos associados ao substrato. As escamas de peixe e partes de crustáceos aeglídeos aparecem como recurso secundário, respectivamente com 7,5%, e 5%. As partes de crustáceos aeglídeos encontradas nos estômagos provavelmente são ingeridas no período de pós- muda, para reposição de cálcio.

Os itens Ostracoda, Annelida Oligochaeta e Acarina foram os que apresentaram menores frequências, sendo encontrados em apenas um e dois estômagos, respectivamente.

Ao longo das quatro estações amostradas, a dieta esteve composta pelas mesmas categorias alimentares. Na análise sazonal da frequência dos principais recursos utilizados pela espécie, nas quatro estações verificou-se um predomínio de macrófitas, seguidas por Insecta (Fig. 11). A categoria alimentar Insecta variou mais que as macrófitas. Em todas as estações do ano as macrófitas estiveram presentes com uma alta F.O. que variou de 79,4 % na primavera, atingindo seu maior valor no outono (97,5% dos estômagos). Os imaturos de Insecta, porém, apresentaram valores em torno de 50%

RESULTADOS

na primavera, verão e outono, vindo a elevar a sua frequência nos estômagos para 78% no inverno, período onde os estágios imaturos de Insecta foram mais abundantes.

Analisando os dois principais itens alimentares, sem considerar o material digerido, (Fig. 11) observa-se que os insetos apresentaram um baixo valor de IA, indicando que, apesar de frequentes em todas as amostragens, os insetos ocupam um pequeno volume no estômago, quando comparados às macrófitas, e seus pontos conseqüentemente são mais baixos.

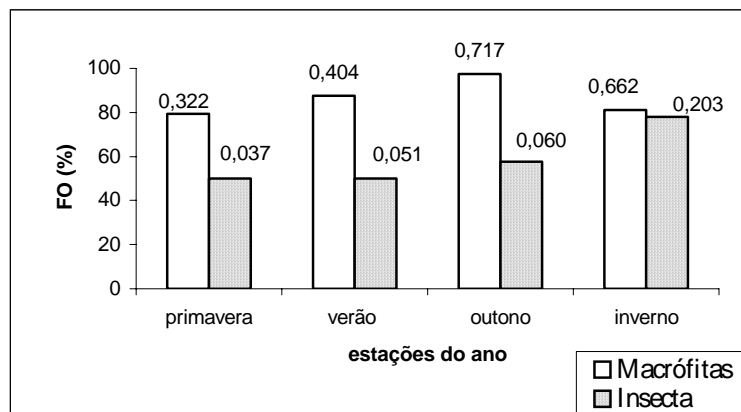


Figura 11. *Aegla camargoi*. Frequência de ocorrência FO (%) e os respectivos Índices alimentares (IA, números acima da barra) dos dois grupos mais importantes encontrados nos estômagos dos indivíduos amostrados no Rio da Divisa, São José dos Ausentes, RS, na primavera/01, verão, outono e inverno/02.

RESULTADOS

Em relação aos resultados obtidos pelo método dos pontos, os itens mais volumosos foram também os mais freqüentes. Os itens mais importantes no método dos pontos equivalem aos valores encontrados pela freqüência de ocorrência, isto é foram macrófitas, material digerido (não identificado), partes de insetos não identificados, areia, e imaturos de Insecta Ephemeroptera. Os menos importantes foram Acarina, Crustacea Ostracoda, Insecta Coleoptera, e metacercária de Trematoda (Tab. III).

As macrófitas apresentaram valores bastante elevados, seguidas pelo material digerido, que não pode ter sua procedência identificada, e conseqüentemente não foi considerado como fonte de alimento para a espécie. O segundo item mais importante em volume foram os insetos de um modo geral e, dentro dessa categoria, as partes não-identificáveis de Insecta foram predominantes. A areia apresentou a quarta pontuação mais alta em volume. Os outros itens apresentaram valores relativamente baixos em pontos.

O regime alimentar de *A. camargoi* de acordo com o Índice alimentar I.A. por estação do ano, mostra que ocorrem flutuações sazonais nos principais grupos taxonômicos (Fig. 12). Na primavera e no verão, o item material digerido apresentou os maiores valores de IA (0,60 e 0,53 respectivamente), seguido pelas macrófitas, com 0,32 na primavera e 0,40 no verão. Em terceiro lugar estão os insetos, com 0,03 e 0,05 respectivamente, seguidos por areia. No outono e no inverno, verifica-se um considerável aumento no IA das macrófitas e dos insetos; por outro lado, o IA do material digerido apresentou um decréscimo, atingindo seu valor mais baixo no inverno

RESULTADOS

(0,13). A categoria areia manteve-se constante ao longo das estações (~ 0,02), vindo a apresentar um decréscimo apenas no inverno.

Os outros itens alimentares, como as algas, metacercária de Platyhelminthes, Oligochaeta, Acarina, Ostracoda, partes de crustáceos Aeglidae, e escamas de peixe apresentaram baixos valores de IA, corroborando os resultados encontrados pelas análises de Frequência de ocorrência e Método dos Pontos (Tab.III).

RESULTADOS

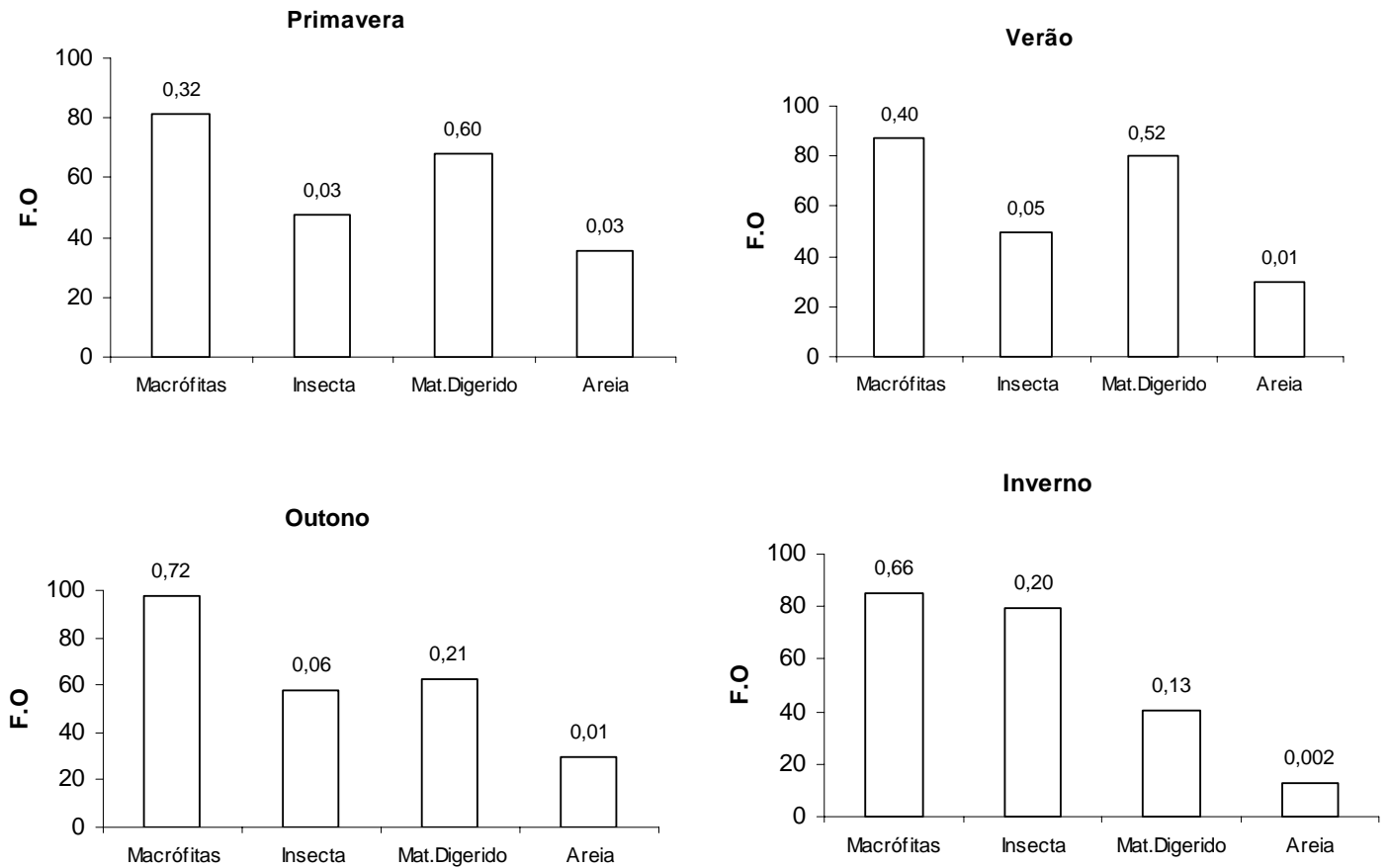


Figura 12. *Aegla camargoi*. Frequência de ocorrência (F.O) (%) e seus respectivos Índices alimentares (IA, números acima da barra), dos principais itens encontrados nos estômagos dos indivíduos amostrados na primavera/01, verão, outono e inverno/02.

RESULTADOS

4.3 Ecologia trófica de *Aegla leptodactyla*

4.3.1 Dinâmica da Alimentação

Em *Aegla leptodactyla* analisou-se 160 estômagos, destes, apenas 5 estavam vazios (6,25%). Dos estômagos com conteúdo, 77 eram de machos e 78 de fêmeas (Tab. V). O teste χ^2 ($p \alpha 0,05$) não apresentou diferença significativa quanto à frequência percentual relativa em pontos dos 14 taxa de presas, material digerido e areia ingeridos por machos e fêmeas em *Aegla leptodactyla*. Assim, a dieta natural dessa espécie foi analisada agrupando-se os sexos (Tab.VI).

Tabela V. *Aegla leptodactyla*. Frequência absoluta e relativa (%) de machos e fêmeas com estômago vazio e com conteúdo, amostrados no rio da Divisa, São José dos Ausentes, RS, na primavera/01, verão, outono e inverno/02.

Sexo	Estômagos vazios		Estômagos c/ conteúdo		Total
	n	%	n	%	
Machos	3	3,75	77	96,25	80
Fêmeas	2	2,5	78	97,5	80
Total	5	6,25	155	93,75	160

RESULTADOS

A variação sazonal do grau médio de repleção (G.R. médio) nos quatro horários de coleta e entre os sexos, é apresentada para *Aegla leptodactyla* na Figura 13. Os valores mais altos de G.R foram observados na Primavera e no verão, com o grau médio de 5,075 para machos e fêmeas. Esse valor revela estômagos de 65% a 95% de repleção, ou seja, de médio a cheios. No outono foi verificado o menor valor médio de G.R (4,20), representando estômagos com 35% a 65% de repleção. No inverno observa-se um aumento na ingestão de alimento, 4,85, o que significa que os animais estavam com os estômagos de médio a cheios.

RESULTADOS

Tabela VI. *Aegla leptodactyla*. Método dos pontos (MP), frequência relativa (FR), e teste Qui-quadrado (χ^2) dos itens encontrados nos estômagos de machos e fêmeas amostrados no Rio da Divisa, São José dos Ausentes, na primavera/01, verão, outono e inverno/02.

Item	M.P. machos	FR(%)	M.P.fêmeas	FR(%)	χ^2
Algae	3,5	0,060	29,37	0,491	0.3371 ns
Macrófitas	3437	59,23	3966,75	66,41	0.4099 ns
Platyhelminthes metacercária	2,5	0,0431	7,5	0,125	0.040 ns
Platyhelminthes <i>Temnocephala</i> sp.	0	0	2,5	0,041	0,0418 ns
Insecta					
Partes de insetos	687,62	11,85	510	8,53	0,5238 ns
Ephemeroptera	115	1,98	118,75	1,987	0,000009 ns
Trichoptera	28,75	0,49	11,87	0,198	0,126854 ns
Coleoptera	21,25	0,36	55	0,92	0,2389 ns
Diptera	27,87	0,48	28,75	0,481	0,000001 ns
Acarina	1,87	0,03	2,5	0,041	0,00125 ns
Crustacea Aeglidae	212,5	3,66	98,75	1,65	0,7592 ns
Escamas de peixe	0	0,00	15	0,25	0
Areia	25	0,43	84,25	1,410	0,5211 ns
mat.digerido	1239,62	21,36	1042,12	17,44	0,39528 ns
Total	5802,480	100	5973,11	100	

RESULTADOS

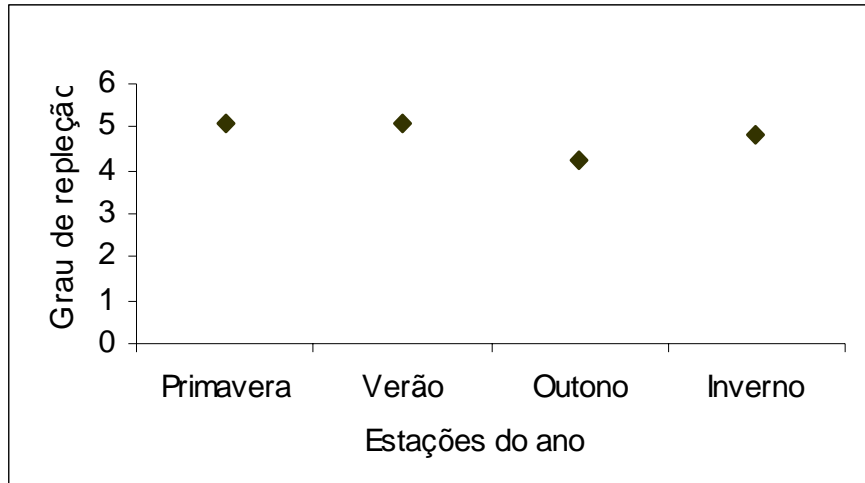


Figura 13. *Aegla leptodactyla*. Variação sazonal do grau de repleção dos estômagos dos indivíduos amostrados no rio da Divisa, São José dos Ausentes, RS, na primavera/01, verão, outono e inverno/02.

A variação diária de G.R de *A. leptodactyla* nas quatro estações apresentou o valor mais alto às 18 h (5,12), vindo a alcançar seu valor mais baixo às 24 h (4,25), e tornando a aumentar às 6 h (4,75) e às 12 h (4,95) (Fig. 14). Semelhante à *A. camargoi*, os estômagos estiveram de médio a cheios em todos os horários, indicando que essa espécie também não se restringe a apenas um período de alimentação ao decorrer do dia, apesar do pico no horário das 18 h. Mesmo que tenham sido verificados distintos valores em cada horário, não foi possível detectar diferença significativa dos valores de G.R entre as estações e os horários, através da análise estatística ANOVA.

RESULTADOS

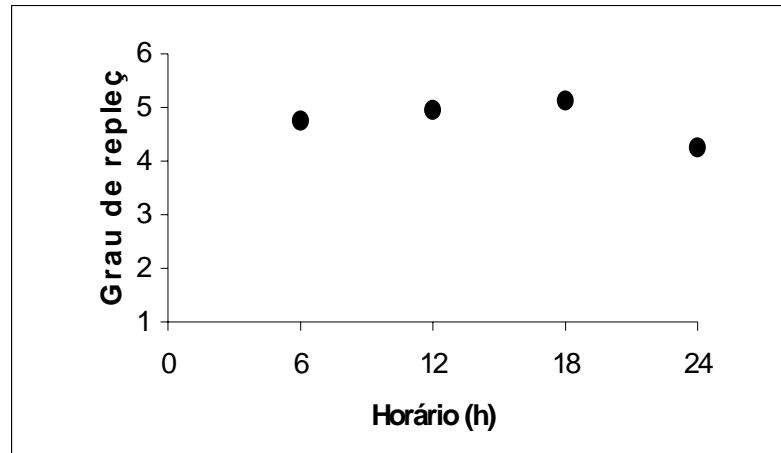


Figura 14. *Aegla leptodactyla*. Variação diária do Grau de repleção dos estômagos dos indivíduos amostrados no Rio da Divisa, São José dos Ausentes, RS, na primavera/01, verão, outono e inverno/02.

4.3.2 Espectro Trófico

A análise do conteúdo estomacal dos exemplares examinados permitiu identificar 14 componentes da dieta natural de *A. leptodactyla*.

Segundo o método de frequência de ocorrência (F.O), os itens mais frequentes foram macrófitas (93%), partes de insetos (55%), material digerido (53%), areia (16,8%), e Crustacea Aeglidae (11,7%). Os itens menos frequentes foram o Platyhelminthes *Temnocephala* spp. (0,62%), registrado no conteúdo estomacal apenas dessa espécie, Acarina e escamas de Pisces (1,25% cada) (Tab. VII).

Ao analisar conjuntamente os valores de F.O das ordens da classe Insecta e os valores de partes de insetos, verifica-se que esse grupo está freqüente em 80% dos estômagos analisados, sendo o segundo grupo em FO.

Os resultados revelam que macrófitas e imaturos de insetos constituem os itens alimentares básicos na dieta de *A. leptodactyla*. O item material digerido é o terceiro mais freqüente nos estômagos, e deve ser proveniente das partes moles, já digeridas, dos dois itens mais frequentes. Areia é o quarto item mais freqüente, seguida por partes de aeglídeos. Os outros itens alimentares encontrados nos estômagos provavelmente representam recursos adicionais na dieta de *A. leptodactyla*, ou foram ingeridos acidentalmente.

RESULTADOS

Tabela VII. *Aegla leptodactyla*. Método dos pontos (MP), frequência de ocorrência (FO) e os respectivos índices alimentares (IA) dos itens alimentares encontrados nos estômagos dos indivíduos amostrados na primavera/01, verão, outono e inverno/02.

Itens	M.P.	F.O	IA
algas	32,87	3,18	0,00011
Macrófitas	7313,75	93	0,77
Platyhelminthes metacercária	10	3,25	0,000037
Platyhelminthes <i>Temnocephala</i> sp.	2,5	0,62	0,000002
Insecta			
partes de insetos	1197,62	55,07	0,0751
Ephemeroptera	233,75	7,68	0,00204
Trichoptera	40,62	7,66	0,00035
Coleoptera	76,25	5,71	0,00049
Diptera	56,62	3,28	0,00021
Acarina	4,37	1,25	0,000006
Crustacea Aeglidae	311,25	11,68	0,0041
Escamas de peixe	15	1,25	0,000021
Areia	236	16,81	0,0045
mat.digerido	2281,76	53,07	0,138
Total	13417,22	342,91	1

RESULTADOS

A variação sazonal da F.O dos dois principais itens ingeridos mostra que as macrófitas predominaram em todas as estações, vindo a atingir seu maior valor no verão, com 100% de presença nos estômagos (Fig.15). Nas outras estações do ano, os valores também foram altos. Na primavera, as macrófitas apresentaram seu menor valor, 85% de F.O; no outono, 95 %, e no inverno 92%. Os insetos também apresentaram valores altos, porém mais variáveis. Na primavera a sua freqüência foi de 85%, semelhante às macrófitas; no verão decaiu bruscamente para 63%, no outono tornou a subir, atingindo seu maior valor, 89,5%, e no inverno apresentou uma pequena diminuição.

A análise sazonal dos dois grupos mais importantes, macrófitas e imaturos de insetos, mostrou que as macrófitas foram o principal componente em IA em todas as estações, confirmando essa categoria como a mais importante para a espécie (Fig. 15). Os insetos, por sua vez, mostraram valores bem menores de IA, indicando que, embora estejam presentes com uma alta freqüência, o seu volume ocupado no estômago é menor em relação às macrófitas, e como consequência, seus pontos são menores. As categorias alimentares algas, metacercária de Trematoda, *Temnocephala* spp., Acarina, partes de crustáceos Aeglidae, e escamas de peixe apresentaram baixos valores de IA, corroborando os resultados encontrados pelas análises de Freqüência de ocorrência e Método dos Pontos (Tab. VII).

Os resultados do método dos pontos não mostraram uma equivalência com o método de freqüência de ocorrência para todos os itens alimentares. Ou seja, os valores mais freqüentes de alguns itens não foram também os mais volumosos. Os itens

RESULTADOS

mais importantes no método dos pontos foram macrófitas, material digerido (não identificado), partes de insetos não identificados, partes de crustáceos aeglídeos, imaturos de Insecta Ephemeroptera, e areia. Os menos importantes foram *Temnocephala* spp., Acarina, metacercária de Trematoda e escamas de peixe. Os outros itens apresentaram valores intermediários entre os grupos mais e menos freqüentes (Tab.VI).

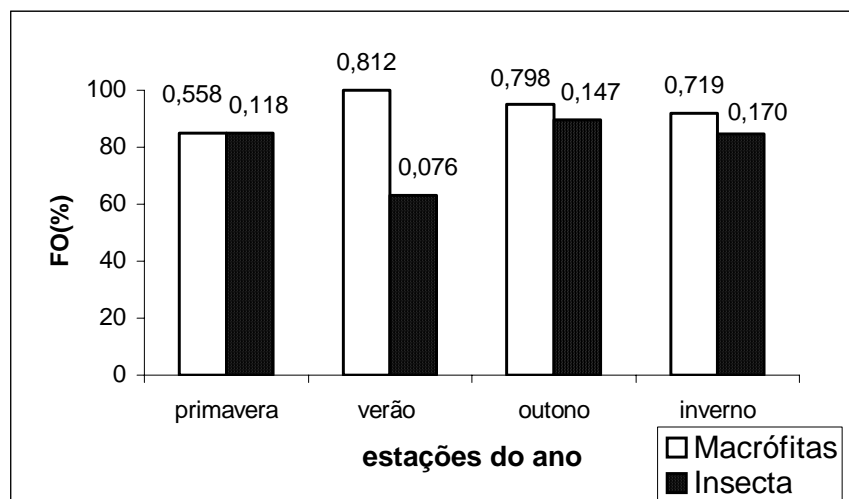


Figura 15. *Aegla leptodactyla*. Frequência de ocorrência FO (%) e os respectivos Índices alimentares (IA, números acima da barra) dos dois grupos mais importantes encontrados nos estômagos dos indivíduos amostrados no Rio da Divisa, São José dos Ausentes, RS, na primavera/01, verão, outono e inverno/02.

RESULTADOS

Os pontos das macrófitas representaram quase o triplo de pontos do material digerido, e cerca de seis vezes mais pontos que o terceiro colocado, partes de insetos. O valor elevado de pontos das macrófitas mostra que elas são o principal recurso alimentar de *A. leptodactyla*, e os insetos atuariam como um recurso secundário.

Através do Índice alimentar (IA), verifica-se que ocorrem flutuações sazonais nos principais itens alimentares ingeridos por *A. leptodactyla* (Fig.16). Em todas as estações, as macrófitas apresentaram os maiores valores de IA, confirmando os resultados dos pontos. Na primavera, o IA das macrófitas foi de 0,55, de material digerido 0,32 e de Insecta 0,11. No verão observa-se um aumento considerável na importância das macrófitas e uma diminuição de material digerido e insetos. No outono, a importância relativa das macrófitas não se alterou, a de insetos quase dobrou, e do material digerido diminuiu razoavelmente. No inverno, o valor de IA das macrófitas teve uma pequena diminuição, enquanto que os insetos tiveram seu maior valor de IA, e a do material digerido aumentou consideravelmente. O componente areia manteve valores constantes de IA (em torno de 0,002) em todas as estações.

RESULTADOS

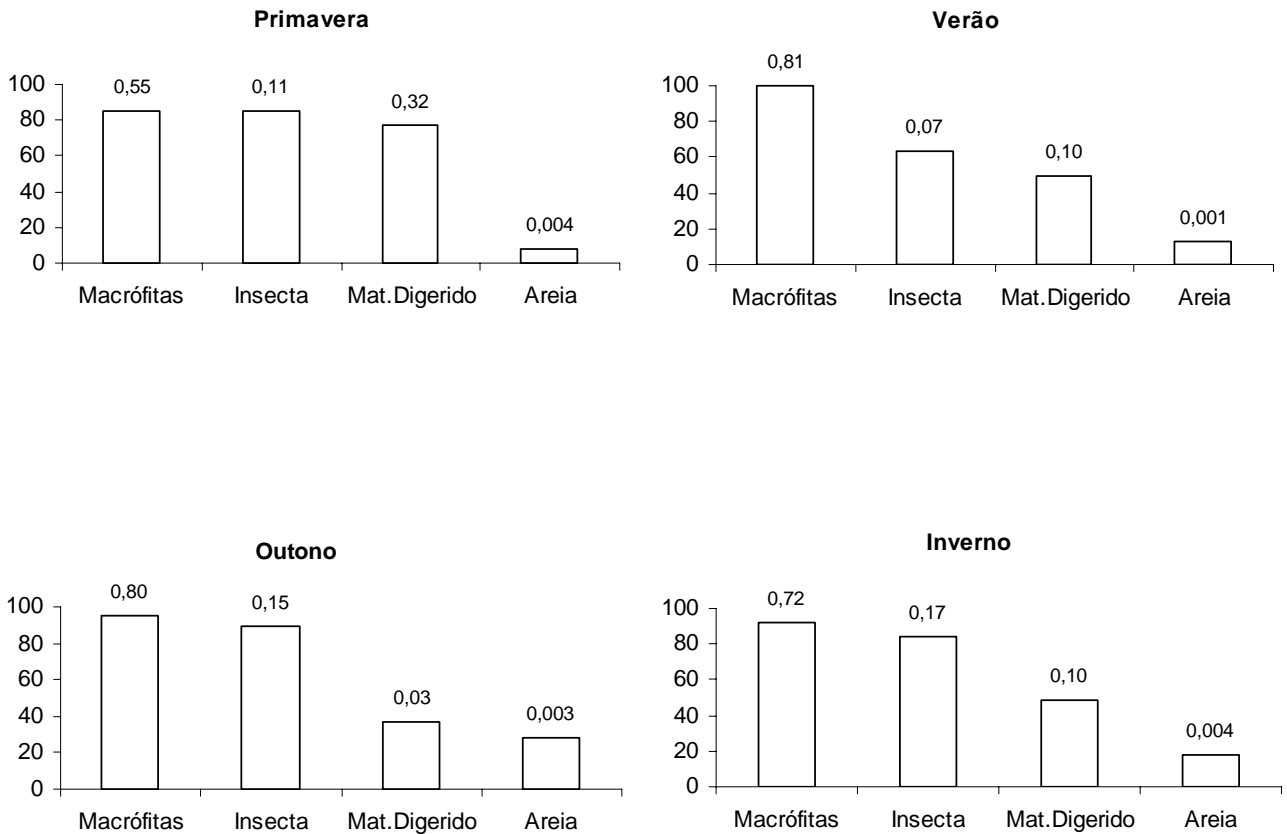


Figura 16. *Aegla leptodactyla*. Frequência de ocorrência (F.O) (%) e seus respectivos Índices alimentares (IA, números acima da barra) dos principais itens encontrados nos estômagos dos indivíduos amostrados na primavera/2001, verão, outono e inverno/2002.

4.4 Análise dos padrões de alimentação entre as espécies

Os resultados da análise de agrupamentos da matriz de similaridade entre os valores dos pontos indicaram a formação de quatro grupos distintos (Fig.17). Os grupos formados a partir do dendograma mostraram a separação dos itens alimentares de machos e fêmeas e das estações do ano.

Por outro lado, não foi possível detectar a separação de grupos de acordo com os pontos dos itens alimentares e os quatro horários de coleta. Ou seja, não houveram diferenças na alimentação das espécies entre os horários, que permitisse distinguir uma preferência de cada espécie por horário.

Os grupos formados a partir do dendograma mostraram a separação entre as espécies nas estações do ano, unindo os indivíduos com maior afinidade de hábitos alimentares. O grupo 1 é formado pelos indivíduos de *A. leptodactyla* nas estações do outono, inverno e verão, e os itens em comum que unem o grupo são macrófitas e coleoptera. O segundo grupo reúne os indivíduos de *A. leptodactyla* na primavera, e o terceiro pertencem os indivíduos de *A. camargoi* nas estações do outono e inverno. O quarto agrupamento, unido pela presença comum de material digerido e areia, é formado pelos indivíduos de *A. camargoi* nas estações da primavera e verão. Conforme o resultado do teste, o segundo e o terceiro grupos são os que exploram todos os recursos de um modo geral, sem o predomínio mostrado pelo primeiro e quarto grupos.

RESULTADOS

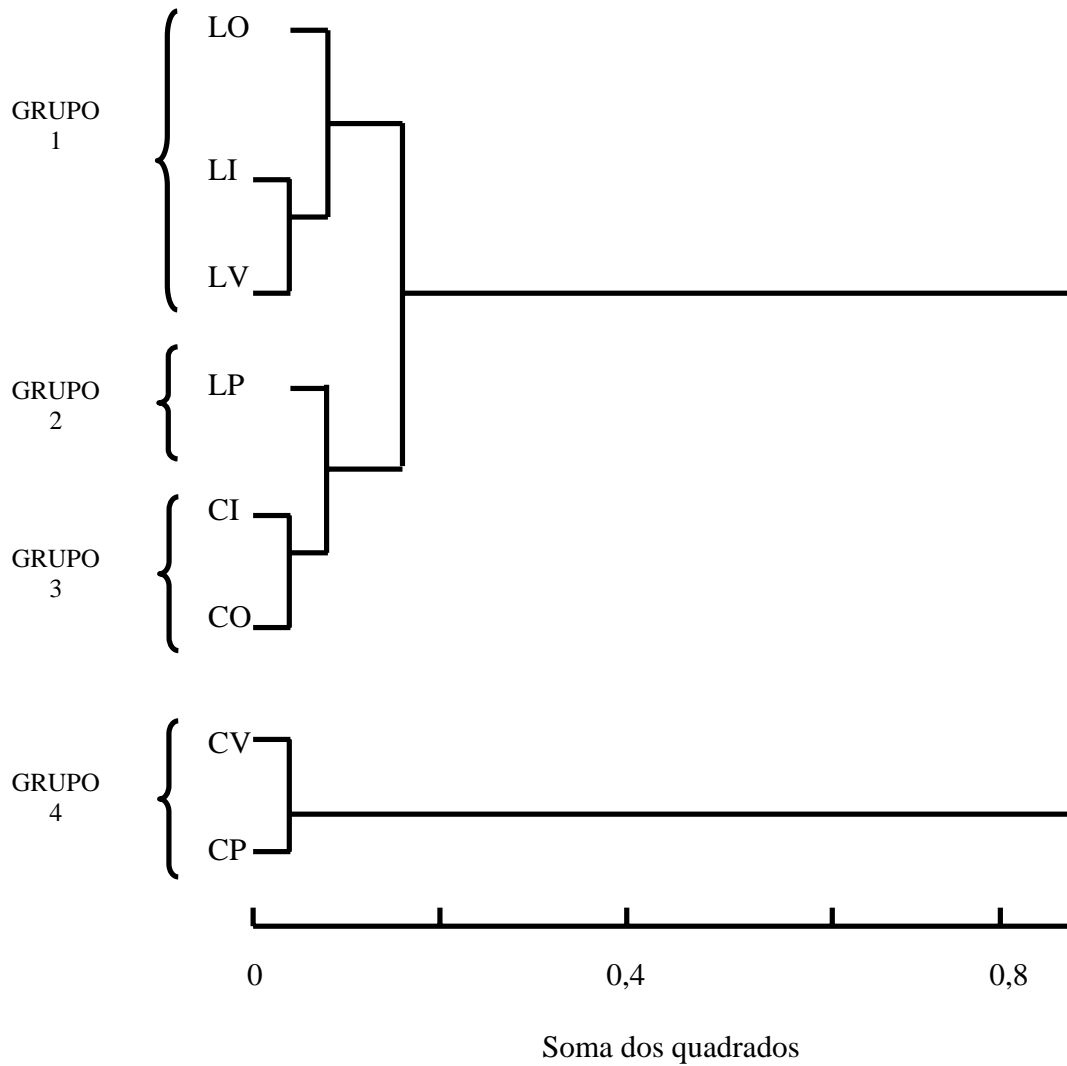


Figura 17. *Aegla camargoi* e *Aegla leptodactyla*. Dendograma dos valores dos pontos por estação do ano mostrando a estrutura dos grupos a partir da análise de agrupamentos pelo método da soma dos quadrados (variância mínima) usando a Distância de Corda. As letras C e L correspondem a *Aegla camargoi* e *Aegla leptodactyla*, respectivamente, e as letras P,V,O,I, referem-se as estações do ano (P: primavera; V: verão; O: outono e I: inverno). Os grupos formados após o teste de nitidez estão indicados.

RESULTADOS

4.5 Largura e Sobreposição de nicho

Como *A. camargoi* e *A. leptodactyla* compartilham o mesmo hábitat, foram comparados os valores de largura do nicho trófico das espécies entre as estações do ano.

Na primavera, a largura de nicho de Levins foi de 2,38 para *A. camargoi* e 2,69 para *A. leptodactyla*. No verão, *A. camargoi* apresenta largura de 2,51, e em *A. leptodactyla* o valor decresce para 1,98. No outono, a largura de *A. camargoi* praticamente não se altera, ficando em torno de 2,42; *A. leptodactyla* segue o mesmo padrão, mantendo sua largura de nicho entre 1,98. Finalmente, no inverno *A. camargoi* apresenta sua maior largura de nicho entre as quatro estações, 2,71, enquanto que *A. leptodactyla* atinge largura de nicho de 2,21 (Fig.18).

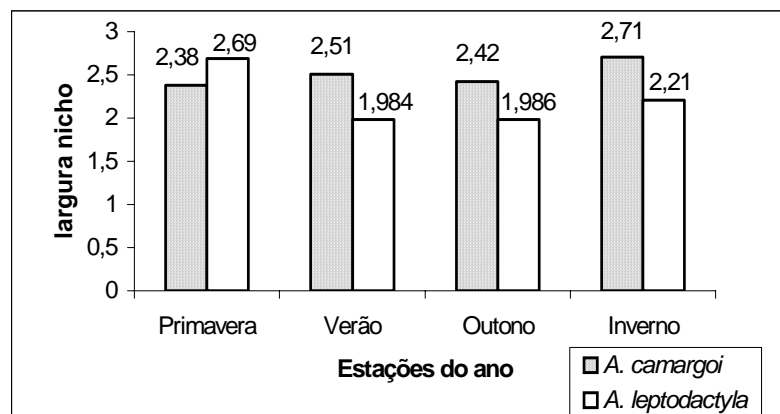


Figura 18. *A. camargoi* e *A. leptodactyla*. Largura do nicho trófico de Levins, dos indivíduos amostrados no Rio da Divisa, São José dos Ausentes, na primavera/2001, verão, outono e inverno/2002.

RESULTADOS

A sobreposição de nicho de McARTHUR & LEVINS (1967) mostrou que as espécies não se sobrepõem simetricamente. Na primavera, a sobreposição da *A. camargoi* sobre a *A. leptodactyla* foi maior que a sobreposição da *A. leptodactyla* sobre a *A. camargoi*. Nas outras estações do ano, a situação se inverteu: a sobreposição da *A. leptodactyla* sobre a *A. camargoi* foi maior (Tab.VIII).

Tabela VIII. Sobreposição de nicho trófico, segundo a medida de McArthur e Levins, entre indivíduos de *Aegla camargoi* (i) e *Aegla leptodactyla* (j), amostrados no Rio da Divisa, São José dos Ausentes, na primavera/2001, verão, outono e inverno/2002.

	Primavera	Verão	Outono	Inverno
i sobrepõe j	0,88	0,67	0,86	0,88
j sobrepõe i	0,78	0,86	1,05	1,08

RESULTADOS

A medida de sobreposição de PIANKA (1973) forneceu altos valores de sobreposição das espécies em todas as estações (Fig.19). Neste estudo, o valor mais baixo pode ser observado no verão (0,76). No outono, houve sobreposição na utilização de recursos alimentares de 0,95; no inverno foi verificada a maior sobreposição de nicho, 0,98, e na primavera a sobreposição foi de 0,83.

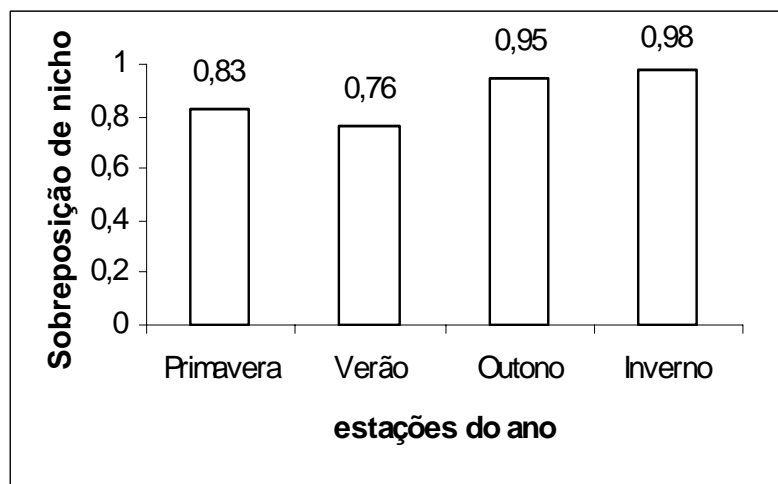


Figura 19. Sobreposição do nicho trófico, segundo a medida de Pianka, entre os indivíduos de *Aegla camargoi* e *Aegla leptodactyla*, amostrados no Rio da Divisa, São José dos Ausentes, na primavera/2001, verão, outono e inverno/2002.

RESULTADOS

O índice de sobreposição de SCHOENER (1970) fornece valores de sobreposição em porcentagem (%). Conforme essa metodologia, a maior sobreposição entre a utilização de recursos foi verificada na primavera, quando atingiu 94%. No verão, observou-se o menor valor de sobreposição, 61%. No outono, a sobreposição alcança 76%, e finalmente, no inverno atinge 83% (Fig. 20).

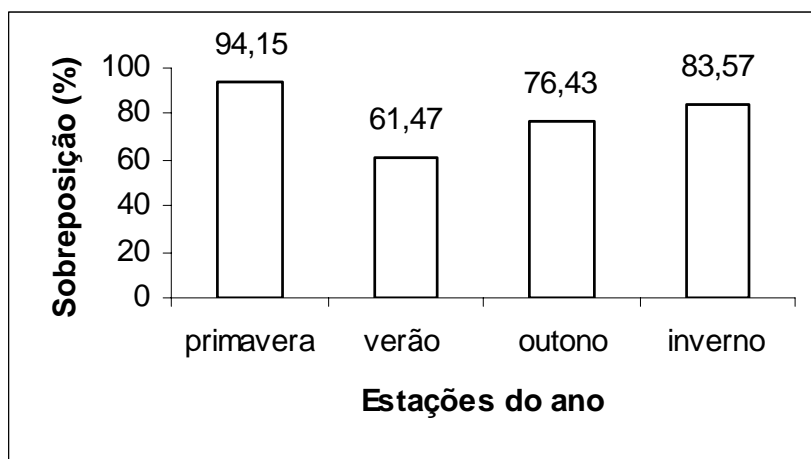


Figura 20. Sobreposição do nicho trófico, segundo índice de Schoener (%) entre os indivíduos de *Aegla camargoi* e *Aegla leptodactyla*, amostrados no Rio da Divisa, São José dos Ausentes, RS, na primavera/2001, verão, outono e inverno/2002.

4.6 Morfologia comparativa dos estômagos

Com o intuito de verificar possíveis diferenças nos estômagos, foram identificados e comparados os principais ossículos que compõem o estômago cardíaco e pilórico de *A. camargoi* e de *A. leptodactyla*. Os dentes laterais, medial, acessórios, e a válvula cárdio-pilórica são descritos e comparados com mais detalhe, pois, como veremos a seguir, são as estruturas que podem apresentar variações em robustez e forma.

A estrutura básica dos estômagos cardíaco e pilórico de ambas espécies é a mesma, então será feita uma descrição geral, válida para as duas espécies, e as eventuais diferenças ou variações entre as espécies serão destacadas.

O estômago de *A. camargoi* e de *A. leptodactyla* é subdividido em duas regiões, o estômago cardíaco, na região anterior, e o estômago pilórico na região posterior (Figs.21 e 22).

O estômago cardíaco é constituído por um conjunto de ossículos, que são estruturas calcificadas fortemente espessadas, e por placas calcificadas mais finas, que atuam como suporte, sendo responsável pela mastigação e trituração dos alimentos, reduzindo-os a pequenas partículas alimentares. Os outros ossículos que constituem o estômago cardíaco servem para dar a sustentação à estrutura, como os ossículos e placas quitinosas das paredes laterais e da válvula cárdio-pilórica.

O estômago pilórico é caracterizado por vários ossículos, válvulas, sulcos, canais, e duas ampolas arredondadas que constituem o aparato filtrador do estômago. A delimitação dos estômagos cardíaco e pilórico é dada pela válvula cárdio-pilórica, estrutura

RESULTADOS

que regula a passagem das partículas alimentares trituradas pelo moinho gástrico para o estômago pilórico, onde estas serão filtradas.

Os ossículos do moinho gástrico são aqueles que atuam diretamente na trituração do alimento e também indiretamente, através do suporte do aparato mastigatório. Na tabela IX, estão listados os ossículos componentes do estômago cardíaco e da válvula cárdio-pilórica.

Os ossículos mais bem desenvolvidos são o par de ossículos zigocárdicos, que portam os dentes laterais, e o ossículo urocárdico, que porta o dente medial, estando localizado entre os ossículos zigocárdicos.

O ossículo zigocárdico é uma grande peça robusta, estreita na sua margem anterior, vindo a alargar-se posteriormente. Ao longo de sua margem anterior, este ossículo apresenta uma peculiaridade: uma série de espinhos robustos, em número variável, de quatro à sete, nos exemplares examinados. Já a região posterior é mais larga, portando os dentes laterais. Estes dentes possuem processos molares altamente esclerotinizados e robustos, e constituem a principal estrutura mastigatória do moinho gástrico (Fig.23 e 24). Os dentes laterais de ambas espécies foram cuidadosamente analisados e comparados. Em *A. camargoi*, os dentes laterais apresentam 7 processos molares bem desenvolvidos, são maiores na região anterior, vindo a reduzir seu tamanho posteriormente. Por outro lado, *A. leptodactyla* também apresenta 7 processos molares bem robustos nos dentes laterais, com formato semelhante à *A. camargoi*.

O ossículo urocárdico é uma peça central, única, situada entre os dentes laterais dos ossículos zigocárdicos. É parcialmente fusionado ao ossículo mesocárdico

RESULTADOS

na sua margem anterior, e conecta-se ao propilórico na sua margem posterior, formando com este o dente medial. As margens e o centro do dente medial tornam-se côncavas de modo a formar processos molares bem desenvolvidos. O mesmo ocorre no centro deste dente. O formato e a robustez do dente medial foi cuidadosamente comparado entre as espécies. Em *A. camargoi*, o formato do dente medial apresentou certa variação; alguns são bem estreitos na sua região posterior; outros apresentam as margens laterais bem expandidas. Mas de modo geral, são bem robustos (Fig.25). *A. leptodactyla*, por sua vez, possui um dente medial muito semelhante à *A. camargoi*, bem desenvolvido e com pequenas variações no formato (Fig.26).

Os outros ossículos que constituem o moinho gástrico são o ossículo mesocárdico, único, os ossículos pterocárdicos, pareados, o ossículo propilórico e ossículo pilórico, ambos não-pareados, e os ossículos exopilóricos, pequenas peças pareadas.

Foram identificados, para ambas espécies, os ossículos da parede lateral do estômago. São aqueles envolvidos na sustentação do estômago cardíaco. Todos os ossículos que constituem essa região são pareados, ocorrendo em ambos os lados do estômago.

Entre as estruturas que compõem a parede lateral do estômago, pode-se destacar as válvulas esofageais, que delimitam a entrada anterior ventral do estômago, e possuem forma semi-circular. Em seguida, estão os ossículos pré-pectineais, que se articulam aos ossículos pectineais, porém não são claramente separados. O ossículos pectineais apresentam forma alongada e situam-se paralelos aos ossículo zigocárdicos. Na sua margem posterior estão os dentes acessórios (Fig.27 e 28). Os dentes acessórios

RESULTADOS

são pontudos e possuem forma de “pente”, com espinhos curtos e robustos, à exceção de um espinho único, situado na margem posterior, que é alongado. Não foram observadas variações neste dente, entre indivíduos da mesma espécie, e entre as espécies estudadas.

Os outros ossículos que compõem a parede lateral dos estômagos são os ossículos pós-pectineais, os ossículos ínfero-laterais cardíacos, e finalmente os ossículos subdentados.

O ossículo anterior da válvula cárdio-pilórica (Tab. IX) localiza-se no lado ventral do estômago cardíaco, anterior à válvula cárdio-pilórica e externo a esta. Abaixo deste ossículo há uma reentrância da parede ventral do estômago em direção ao lúmen, no local em que surge a válvula cárdio-pilórica. Essa reentrância leva a denominação de “depressão cárdio-pilórica”.

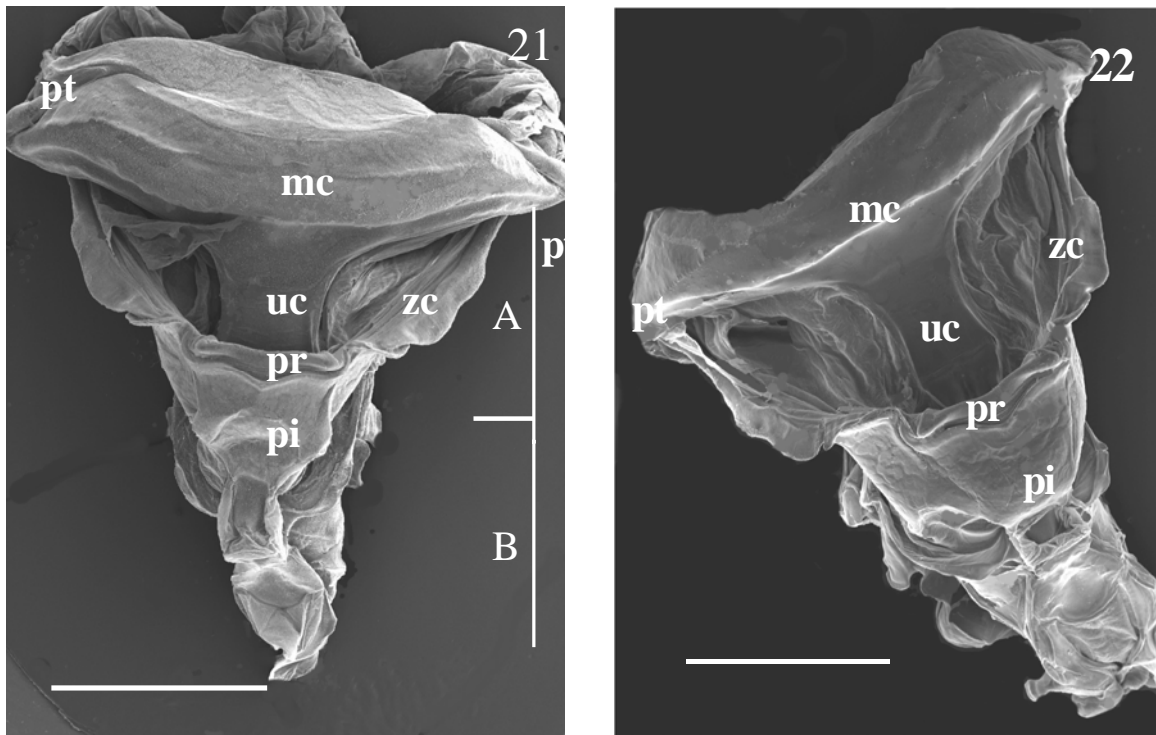
A válvula cárdio-pilórica, por sua vez, delimita internamente os estômagos cardíaco e pilórico, localizando-se na linha média ventral e posterior do estômago cardíaco. Em vista dorsal, é uma peça robusta, originada da invaginação da parede ventral do estômago cardíaco, e tem forma semi-circular. Não foi verificada nenhuma variação na forma desta estrutura entre as espécies.

Quanto ao estômago pilórico, em vista dorsal, as principais estruturas são os ossículos que atuam com suporte. Na região ventral, por sua vez, destacam-se as ampolas pilóricas. Na tabela X, são apresentados os ossículos componentes do estômago pilórico.

As ampolas pilóricas constituem a mais importante estrutura do estômago pilórico (Fig.29 e 30). São caracterizadas por duas placas pouco calcificadas e semicirculares externamente, e que no seu interior apresentam uma série de canais

RESULTADOS

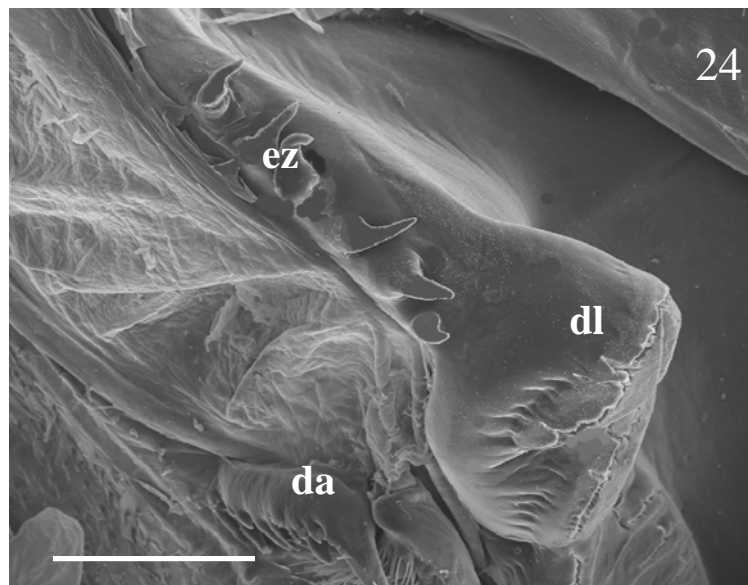
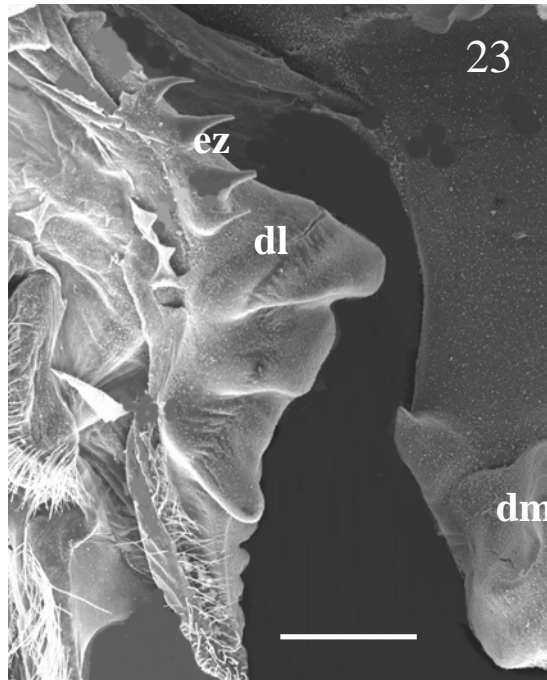
paralelos longitudinais, dos quais se projetam setas para o interior do lúmen pilórico, que atuam na filtração propriamente dita. Nas duas espécies analisadas, as ampolas pilóricas são muito semelhantes externamente, assim como os ossículos de suporte, não permitindo apontar diferença entre as espécies.



Figuras 21 e 22. Vista dorsal dos estômagos cardíaco e pilórico de *Aegla camargoi* (21) e *Aegla leptodactyla* (22). Barra: 3 mm (Fig.21)e 2 mm (Fig. 22).

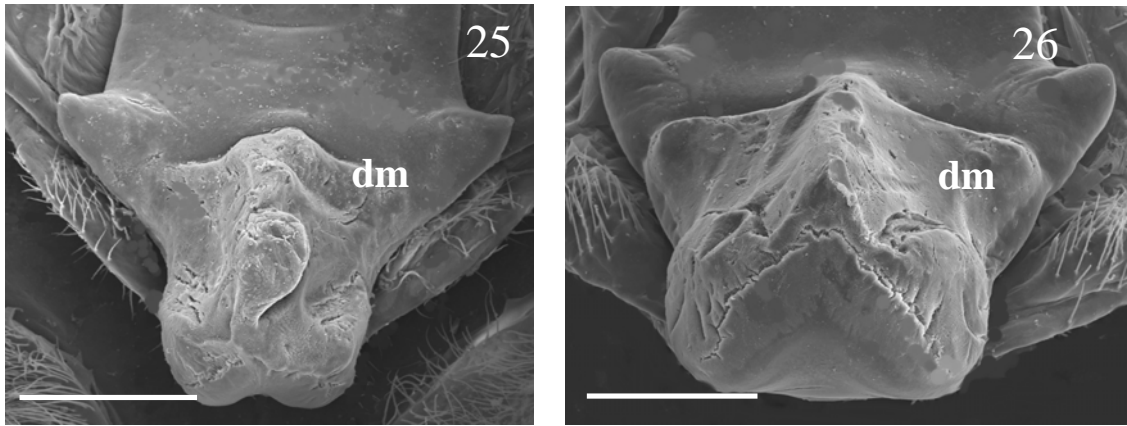
(A: estômago cardíaco, B: estômago pilórico, mc: ossículo mesocárdico, pi: ossículo pilórico, pr: ossículo propilórico, pt: ossículo pterocárdico, uc: ossículo urocárdico, zc: ossículo zigocárdico).

RESULTADOS

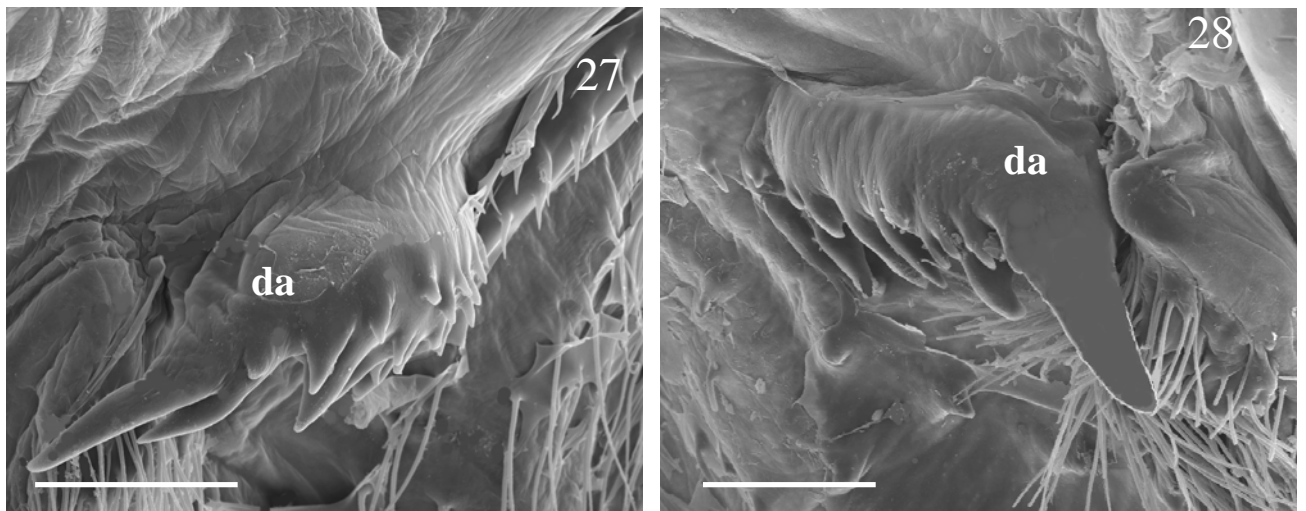


Figuras 23 e 24. Dentes laterais dos ossículos zigocárdico de *Aegla camargoi* (23) e *Aegla leptodactyla* (24). Barra: 0,5 mm . (da: dente acessório; dl: dente lateral, dm: dente medial, ez: espinhos do ossículo zigocárdico).

RESULTADOS

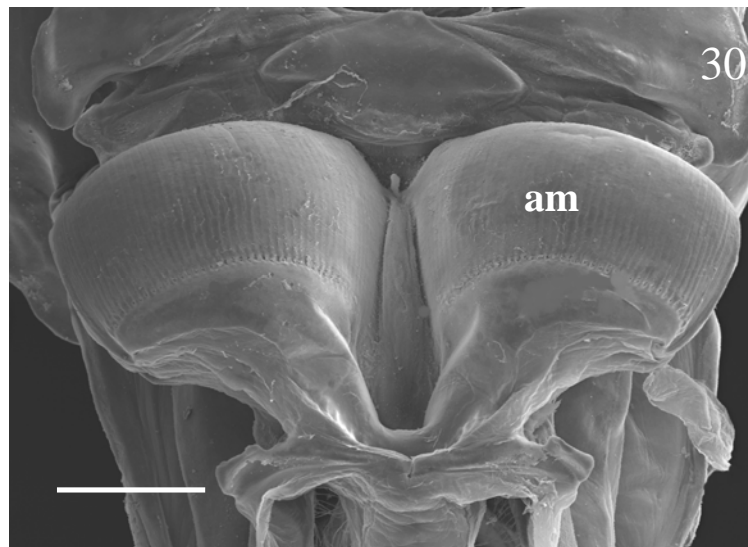
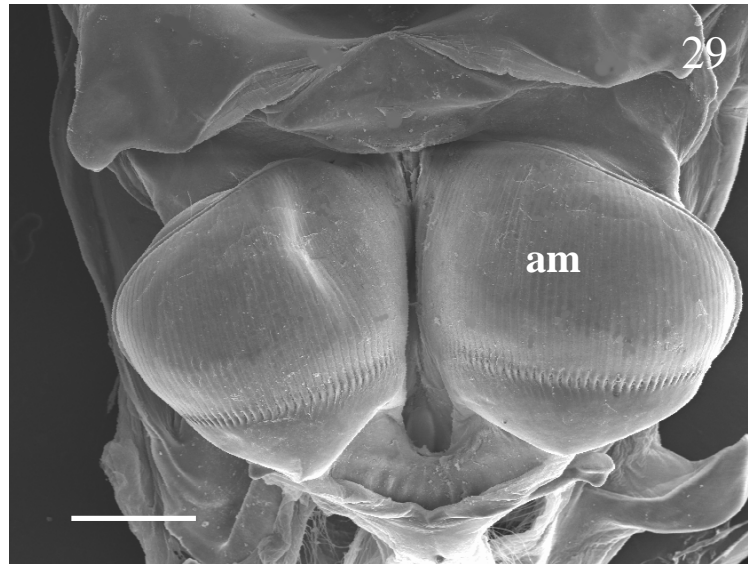


Figuras 25 e 26. Dente medial do ossículo urocárdico de *Aegla camargoi* (25) e *Aegla leptodactyla* (26). Barra: 0,5 mm . (dm: dente medial).



Figuras 27 e 28. Dentes acessórios dos ossículos pectineais de *Aegla camargoi* (27) e *Aegla leptodactyla* (28). Barra: 0,3 mm . (da: dente acessório).

RESULTADOS



Figuras 29 e 30. Ampolas do estômago pilórico de *Aegla camargoi* (29) e *Aegla leptodactyla* (30). Barras: 0,5 mm . (am: ampolas do estômago pilórico).

RESULTADOS

Tabela IX. *Aegla camargoi* e *Aegla leptodactyla*. Ossículos do estômago cardíaco e da válvula cárdio-pilórica, identificados nos estômagos.

OSSÍCULO	ABREVIATURA	PAREADO	NÃO-PAREADO	DENTADO
MOINHO GÁSTRICO				
Mesocárdico	mc		X	
Pterocárdico	pt	X		
Urocárdico	uc		X	X
Zigocárdico	zc	X		X
Pilórico	pi		X	
Propilórico	pr		X	X
Exopilórico	ep	X		
CARDÍACO-LATERAL				
Pectineal	pe	X		X
Pré-pectineal	po	X		
Pós-pectineal	ps	X		
Ífero-lateral cardíaco	ic	X		
Subdentado	sd	X		
VÁLVULA CÁRDIO-PILÓRICA				
Anterior da válvula cárdio-pilórica	va		X	

RESULTADOS

Tabela X. *Aegla camargoi* e *Aegla leptodactyla*. Ossículos do estômago pilórico, identificados nos estômagos.

OSSÍCULO	ABREVIATURA	PAREADO	NÃO-PAREADO	DENTADO
PILÓRICO DORSAL				
Mesopilórico posterior	mo		X	
Uropilórico	up		X	
PILÓRICO VENTRAL				
Anterior inferior pilórico	ap		X	
Mediano inferior pilórico	mp		X	
Posterior inferior pilórico	pp	X		
Transverso pilórico	tp		X	
PILÓRICO LATERAL				
Pleuropilórico anterior	pa	X		
Pleuropilórico medial	pm	X		
Pleuropilórico posterior	pl	X		

RESULTADOS

Nas comparações das medidas dos dentes, foram detectadas diferenças significativas tanto na largura, como no comprimento do dente medial das duas espécies, entre as elevações e/ou declividades das retas. As diferenças de largura dizem respeito às elevações e declividades das retas, e as diferenças de comprimento são relativas às elevações das retas das duas espécies (Figs 31 e 32).

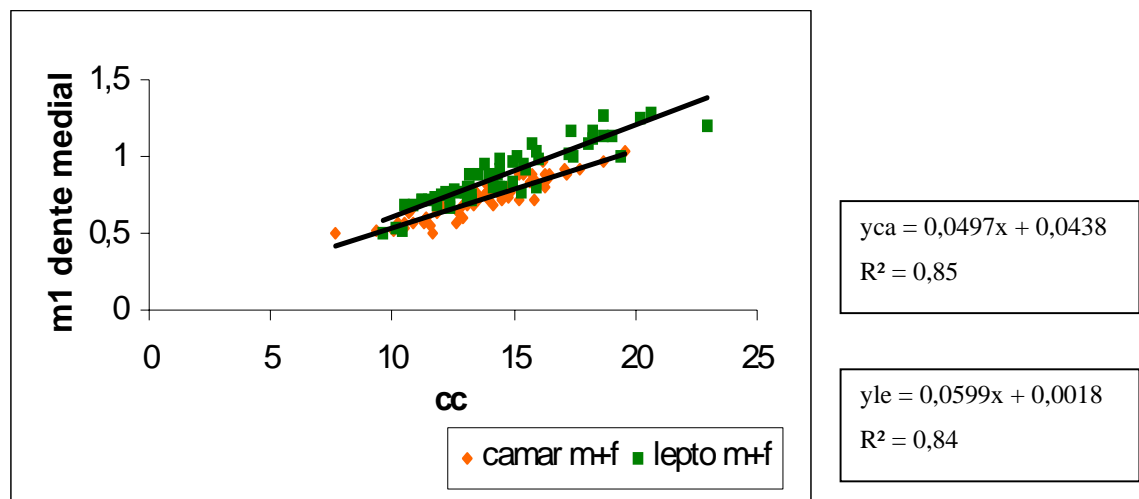


Figura 31. *Aegla camargoi* e *Aegla leptodactyla*. Comparação entre as retas de regressão do comprimento do cefalotórax para o comprimento do dente medial do estômago cardíaco das duas espécies. (cc = comprimento do cefalotórax; m1= medida 1, comprimento do dente medial; m + f = machos e fêmeas; y_{ca} = equação da reta de *A. camargoi* ; y_{le} = equação da reta de *A. leptodactyla*).

RESULTADOS

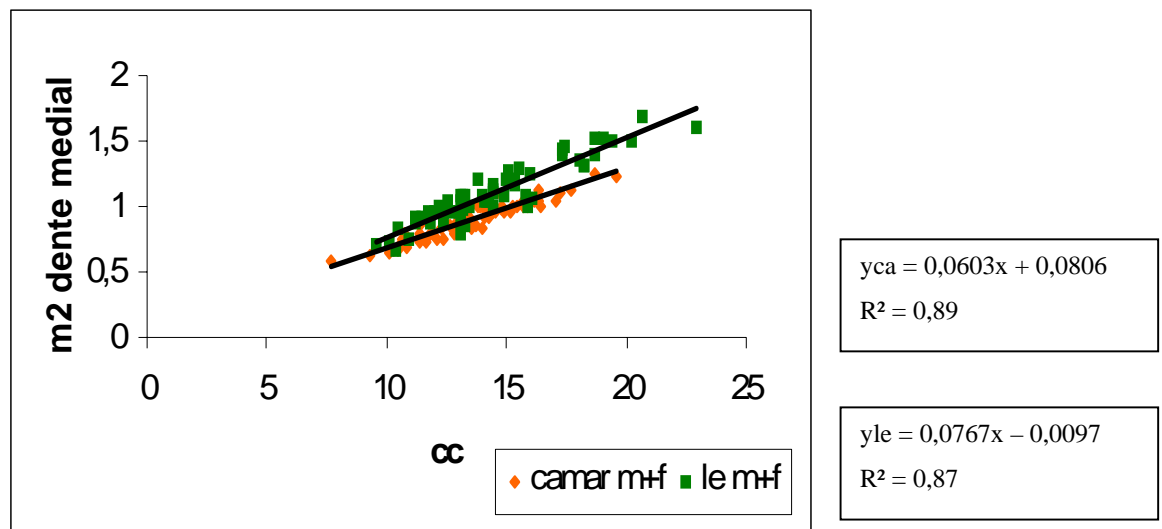


Figura 32. *Aegla camargoi* e *Aegla leptodactyla*. Comparação entre as retas de regressão do comprimento do cefalotórax para a largura do dente medial do estômago cardíaco das duas espécies. (cc = comprimento do cefalotórax; m2= medida 2, largura do dente medial; m + f = machos e fêmeas; y_{ca} = equação da reta de *A. camargoi* ; y_{le} = equação da reta de *A. leptodactyla*).

Por outro lado, o dente lateral também apresentou diferenças significativas entre as medidas da largura e do comprimento de machos e fêmeas de *A. camargoi* e de *A. leptodactyla*. Foram comparadas, então, as medidas de comprimento do dente lateral de machos de ambas espécies, e de fêmeas de ambas espécies. Da

RESULTADOS

mesma forma comparou-se a largura do dente lateral de machos e fêmeas de *A. camargoi* e de *A. leptodactyla*.

Na comparação do comprimento do dente lateral entre os machos de *A. camargoi* e *A. leptodactyla*, foram detectadas diferenças nas elevações das duas retas. Entre as fêmeas, também se verificou diferenças entre as elevações das duas retas (Figs. 33 e 34).

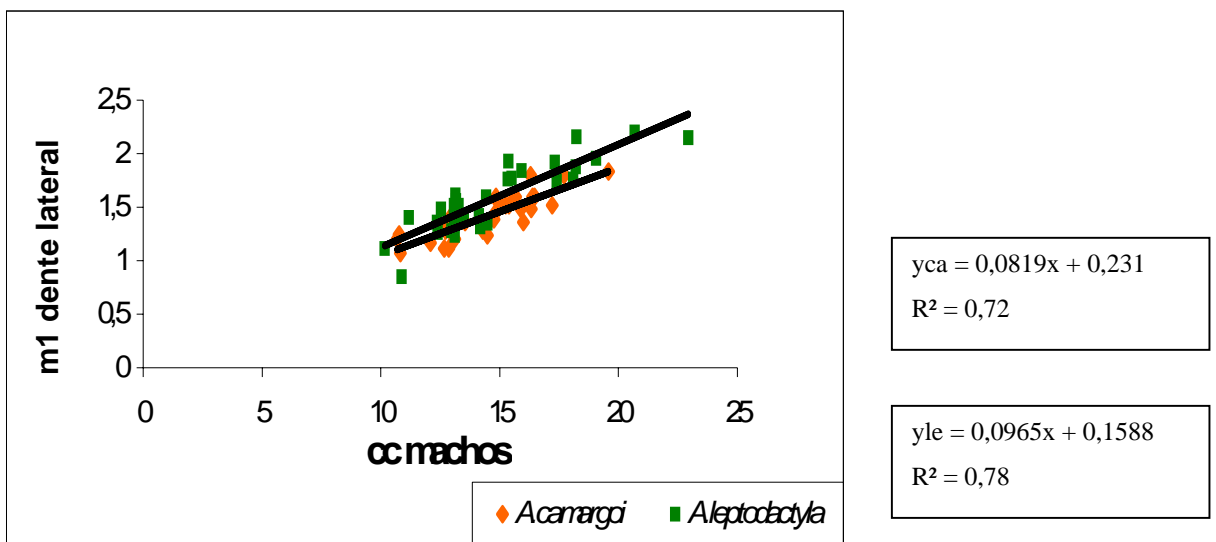


Figura 33. *Aegla camargoi* e *Aegla leptodactyla*. Comparação entre as retas de regressão do comprimento do cefalotórax para o comprimento do dente lateral do estômago cardíaco dos machos das duas espécies. (cc = comprimento do cefalotórax; m1= medida 1, comprimento do dente lateral).

RESULTADOS

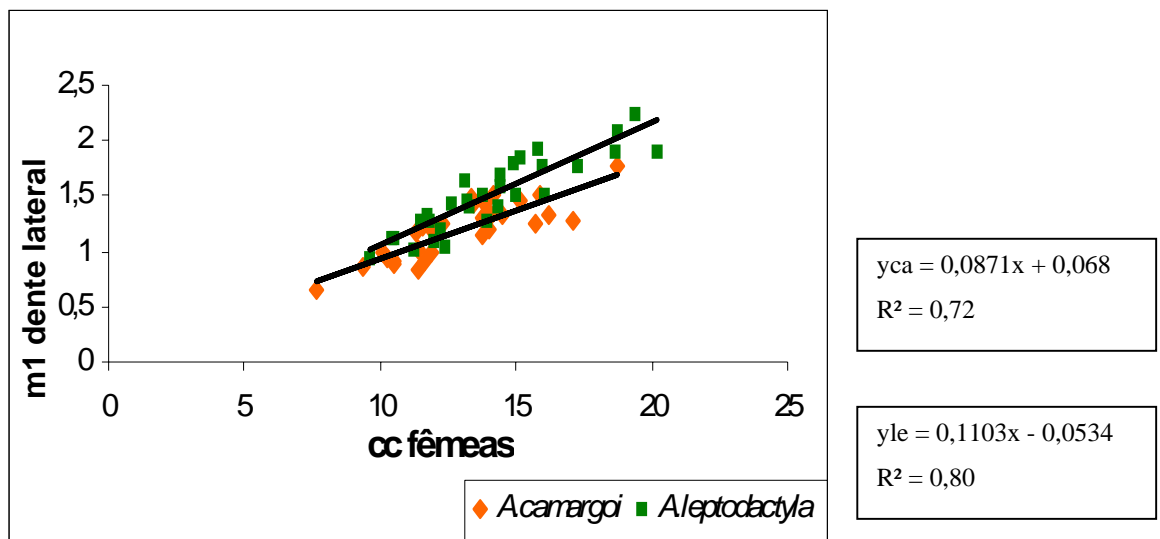


Figura 34. *Aegla camargoi* e *Aegla leptodactyla*. Comparação entre as retas de regressão da comprimento do cefalotórax para comprimento do dente lateral do estômago cardíaco das fêmeas das duas espécies. (cc = comprimento do cefalotórax; m1= medida 1, comprimento do dente lateral).

RESULTADOS

Em relação à largura do dente lateral, foram observadas diferenças nas elevações das retas entre os machos de ambas espécies. As fêmeas, por sua vez, apresentaram diferenças entre as elevações e declividades das respectivas retas. (Fig. 35 e 36).

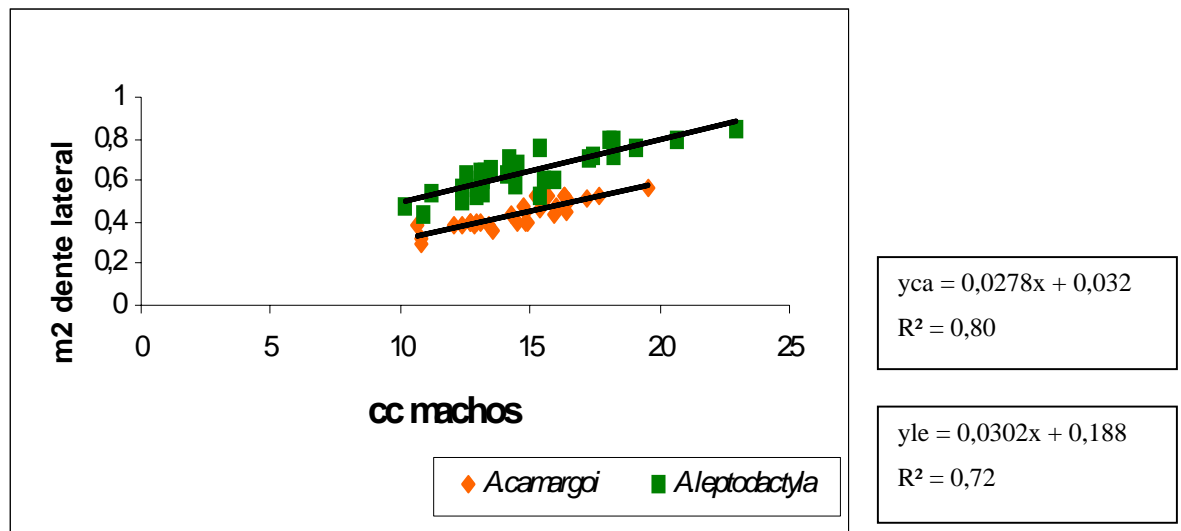


Figura 35. *Aegla camargoi* e *Aegla leptodactyla*. Comparação entre as retas de regressão do comprimento do cefalotórax para largura do dente lateral do estômago cardíaco dos machos das duas espécies. (cc = comprimento do cefalotórax; m2= medida 2, largura do dente lateral).

RESULTADOS

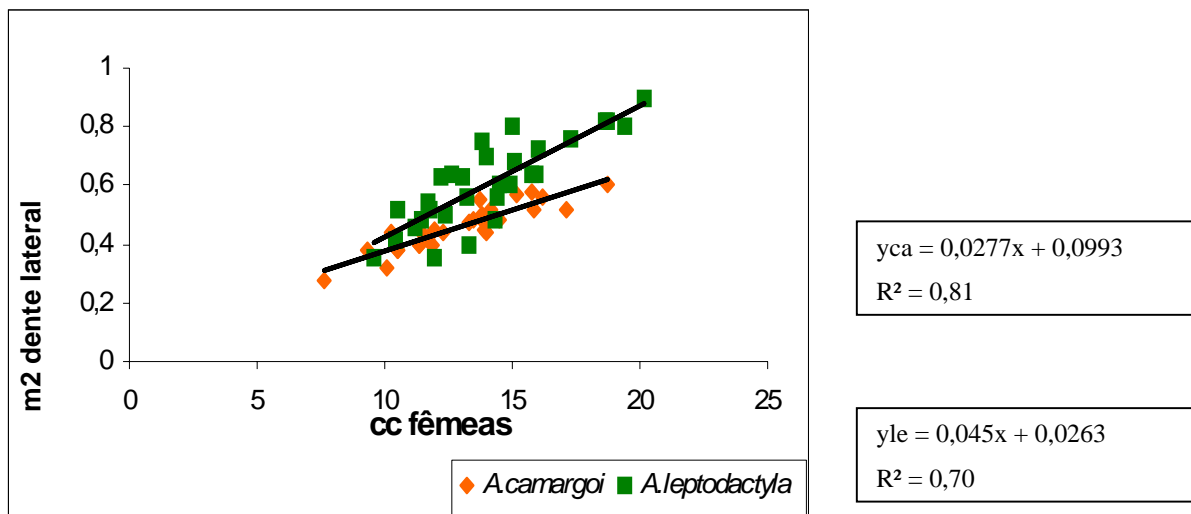


Figura 36. *Aegla camargoi* e *Aegla leptodactyla*. Comparação entre as retas de regressão do comprimento do cefalotórax para a largura do dente lateral do estômago cardíaco das fêmeas das duas espécies. (cc = comprimento do cefalotórax; m2 = medida 2, largura do dente lateral).

4.7 Morfologia comparativa dos apêndices bucais

Como não foram detectadas quaisquer diferenças morfológicas entre as peças bucais das duas espécies, é apresentada aqui uma descrição geral.

São considerados apêndices bucais os três pares de maxilípodos, que se articulam na região torácica do animal; o par de maxilas, de maxílulas, e ainda, o par de mandíbulas, totalizando 6 pares de apêndices envolvidos com a captura, manipulação e trituração inicial do alimento.

Usualmente os caracteres utilizados na diferenciação de decápodos são a crista dentata do terceiro maxilípedo, o formato e a robustez das mandíbulas, e a morfologia das setas presentes nos apêndices em geral. Neste estudo, não foi analisada a morfologia das setas dos apêndices. A comparação se deu através do formato e robustez das mandíbulas, o número de dentes da crista dentata do terceiro maxilípedo, e o formato e a segmentação dos outros apêndices.

O terceiro maxilípedo de ambas espécies é bem desenvolvido e pediforme (Figs 37 e 38). O endopodito é longo, recurvado ventralmente, e penta-articulado. O dáctilo é sub-cilíndrico e contituído por muitas setas. O própodo é setoso e flexivelmente articulado com o carpo, que por sua vez é bem desenvolvido nas duas espécies. O mero é sub-cilíndrico e firmemente ligado à base-ísquio. Por sua vez, a base-ísquio articula-se à coxa, e apresenta em sua superfície interna uma série de tubérculos bem desenvolvidos, semelhantes a dentes, constituindo a crista dentata. Nos exemplares

RESULTADOS

examinados de *A. camargoi*, a crista dentata apresentou de 15 a 21 dentes. Já a crista dentata de *A. leptodactyla* variou entre 12 a 15 dentes. O exopodito do terceiro maxilípodo é bi-articulado; o segmento distal é constituído por um longo flagelo multiarticulado; o segmento proximal, por sua vez, é longo e achatado. De um modo geral, o terceiro maxilípodo de ambas espécies é muito semelhante, não sendo possível detectar variações na forma desse apêndice, a não ser pelo número de dentes da crista dentata.

O segundo maxilípodo é menor que o terceiro, mas semelhante em forma (Figs 39 e 40). O endopodito é também penta-articulado, com o dactilo arredondado na extremidade. O própodo e o carpo são curtos, e quase do mesmo comprimento. O mero é mais longo que o própodo e o carpo, e a base-ísquio é menos desenvolvida que a do terceiro maxilípodo. O exopodito é semelhante ao do terceiro maxilípodo, com um flagelo distal multi-articulado bem desenvolvido e segmento proximal achatado.

O primeiro maxilípodo é bem diferente dos demais (Figs 41 e 42). O endopodito consiste de um reduzido lobo terminal em forma de palpo, e bem-desenvolvidos enditos distal e proximal. O endito distal é maior e sub-retangular; por sua vez, o endito proximal é reduzido. O exopodito, à semelhança dos demais, possui em seu segmento distal um flagelo multiarticulado, e o segmento proximal forma um lobo com muitas setas.

A maxila apresenta um endopodito com formato alongado, apesar do tamanho reduzido, e enditos distal e proximal bilobados (Fig. 43 e 44). O lobo proximal do endito distal é bem reduzido e apresenta menos setas; o lobo proximal do endito

RESULTADOS

proximal é bem mais desenvolvido que o outro lobo. O escafognatito é muito desenvolvido e achatado, com setas em suas margens.

A maxílula é fina e membranosa. O endopodito é bilobado, com um endito distal mais reduzido, recurvado, e um endito proximal mais desenvolvido. O exopodito está ausente neste apêndice (Fig. 45 e 46)

A mandíbula é bem-desenvolvida e fortemente calcificada. Apresenta um palpo mandibular bi-segmentado, um processo molar reduzido e um processo incisor fortemente esclerotizado e assimétrico, e com um pequeno dente situado lateralmente. O segmento proximal do palpo mandibular apresenta muitas setas; o segmento distal é achatado e oval, e porta longas setas em suas margens. Os dois segmentos são iguais em comprimento (Fig. 47 e 48).

RESULTADOS



Figuras 37 e 38. Terceiro maxilípodo de *Aegla camargoi* (37) e *Aegla leptodactyla* (38).

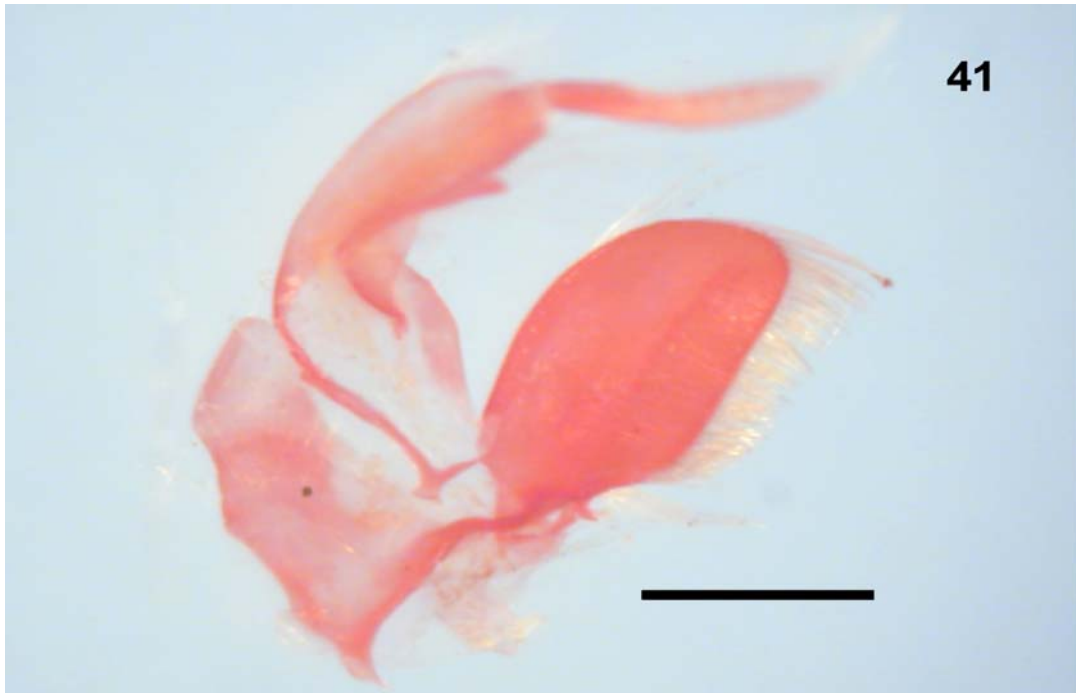
Barra: 1mm.

RESULTADOS



Figuras 39 e 40. Segundo maxilípodo de *Aegla camargoi* (39) e *Aegla leptodactyla* (40).
Barra:1 mm.

RESULTADOS



Figuras 41 e 42. Primeiro maxilípodo de *Aegla camargoi* (41) e *Aegla leptodactyla* (42).
Barra: 1mm

RESULTADOS



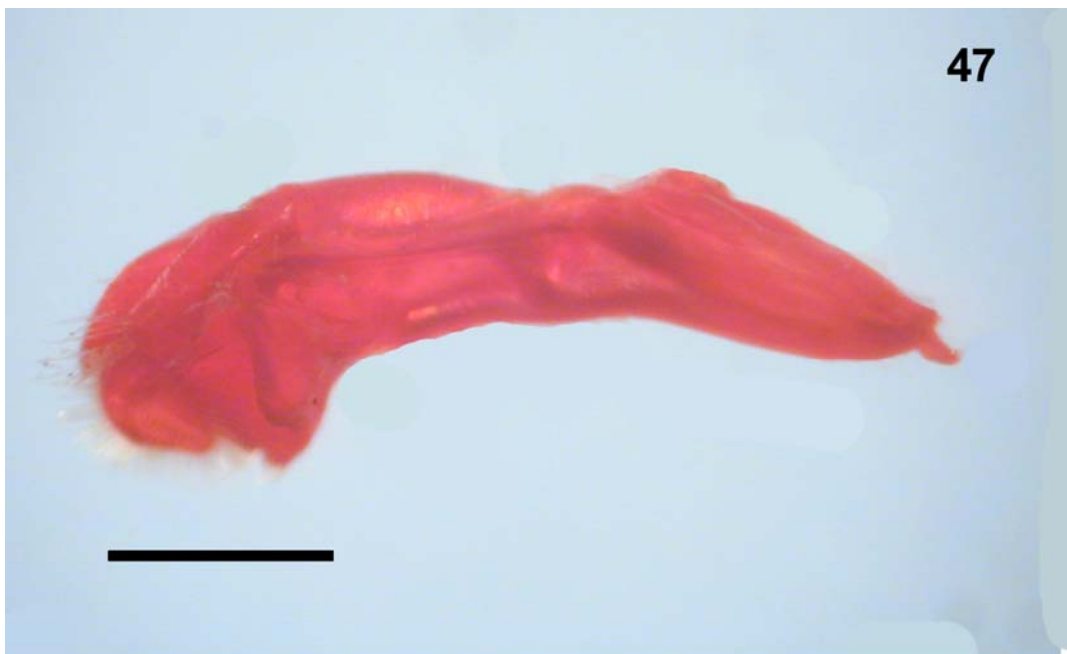
Figuras 43 e 44. Maxila de *Aegla camargoi* (43) e *Aegla leptodactyla* (44). Barra: 1mm.

RESULTADOS



Figuras 45 e 46. Maxílula de *Aegla camargoi* (45) e *Aegla leptodactyla* (46). Barra: 1mm.

RESULTADOS



Figuras 47 e 48. Mandíbula de *Aegla camargoi* (47) e *Aegla leptodactyla* (48). Barra: 1mm.

DISCUSSÃO

Variáveis abióticas

A temperatura da água de superfície no Rio da Divisa apresentou uma variação sazonal, com o valor mais alto registrado no verão (20 °C), e o valor mais baixo no inverno (9°C). Esses valores são semelhantes àqueles encontrados por NORO (2001) no mesmo local de coleta, no período 2000/2001. Em outras regiões onde foram estudadas espécies de *Aegla*, como a Gruta de Peroba, no estado de São Paulo, RODRIGUES & HEBLING (1978) registraram valores entre 11°C e 22°C; SWIECH & MASUNARI (2001) registraram valores entre 15,8°C e 22,3°C na localidade de Buraco do Padre, estado do Paraná. BAHAMONDE & LOPEZ (1961), observam que *Aegla laevis laevis* vive em águas com temperatura fluando entre 5°C e 25 °C, no Rio Maipo, Chile.

No Rio da Divisa o pH manteve-se neutro, com média de 6,86, valor semelhante ao registrado por NORO (2001), SWIECH & MASUNARI (2001), e BUENO et al.(2000a), em seus estudos sobre espécies do gênero *Aegla*.

Os baixos valores de condutividade elétrica registrados no período são típicos de rios de planalto (SCHÄFER, 1985), considerados um sistema oligotrófico e característico da região de ritral. Esses valores também se assemelham aos verificados na região por NORO (2001), cuja média foi de 13,7µS/ cm.

Dinâmica da Alimentação e Espectro Alimentar

No estudo da alimentação das espécies, foram analisados 147 estômagos de *A. camargoi*, e 160 de *Aegla leptodactyla*. A diferença de 13 estômagos deve-se à dificuldade de encontrar fêmeas de *A. camargoi* em alguns horários de coleta, ou estações. Essa diferença também pode ser explicada pelo fato de que, no inverno, todas as fêmeas de *A. camargoi* encontradas no horário das 18 h eram ovígeras, e desse modo foram descartadas, por alimentarem-se diferentemente, não servindo para a análise da dieta natural de toda a população de um modo geral.

Em *A. camargoi*, observou-se uma baixa percentagem de estômagos vazios: 0,7% do total de estômagos. *A. leptodactyla* apresentou uma maior porcentagem de estômagos vazios: 6,25%. É provável que, apesar terem sido escolhidos apenas exemplares em intermuda, alguns, principalmente indivíduos de *A. camargoi*, estivessem em estágio de pré-muda, o que faria com que não estivessem se alimentando naquele período (WILLIAMS, 1982). STEVENS *et al.* (1982) também registraram baixa incidência de estômagos vazios (< 1%) em *Cancer magister*.

Neste estudo, o teste χ^2 não mostrou diferença entre o volume relativo de alimento consumido por machos e fêmeas de ambas espécies. Comportamento semelhante foi registrado por WILLIAMS (1982) para *Portunus pelagicus* na Austrália, por WEAR & HADDON (1987) para a população de *Ovalipes catharus* da Nova Zelândia, e também por BRANCO & VERANI (1997) para *Callinectes danae* em Florianópolis.

DISCUSSÃO

De acordo com a variação diária do grau de repleção verificada, *A. camargoi* apresenta atividade alimentar intensa em todos os horários, com um pico às 12 h. *A. leptodactyla*, da mesma forma, apresenta atividade alimentar intensa em todos os horários, porém atinge um pico de alimentação às 18 h. Embora ocorra um declínio no grau médio de repleção nos outros horários, não foi observado período de descanso alimentar. BRANCO (1996) observou comportamento semelhante em *C. danae*, que apresentou maior atividade alimentar à noite, porém não houve uma interrupção na alimentação durante o dia.

Os estômagos, em sua maioria, estiveram repletos ou parcialmente repletos em todos os horários. Desse modo, foi satisfeita a recomendação de WILLIAMS (1981) e HAEFNER (1990), que aconselham a utilizar preferencialmente estômagos mais da metade cheios na análise da dieta natural de crustáceos. O fato de os estômagos estarem repletos influencia o número de taxa observados nos estômagos, pois quanto maior for a repleção do estômago, maior será o número de taxa presentes nele (WILLIAMS, 1981). A diversidade de itens alimentares encontrados nos estômagos das duas espécies, portanto, representa a variedade real de itens que fazem parte da dieta natural das espécies.

Os estômagos cheios também revelam o horário de alimentação preferencial da espécie, pois indicam que o animal recém se alimentou (WILLIAMS, 1981), ou ainda que o animal enche o estômago mais de uma vez por turno (HILL, 1976). Para as espécies estudadas, não ficou claro se apresentam hábitos diurnos ou noturnos, pois a análise estatística não detectou diferenças significativas entre os horários amostrados. Por outro lado, os picos de horário observados para ambas

DISCUSSÃO

espécies, às 18 h para *Aegla leptodactyla*, e às 12 h para *A. camargoi*, sugere que ambas possam estar alternando seus horários de alimentação.

A análise sazonal do G.R mostrou para *A. camargoi* um pico de estação no outono, e para *A. leptodactyla*, os picos foram na primavera e no verão. Cabe salientar que em todas as estações do ano os estômagos estiveram com repleção acima do grau médio, e os valores de GR foram muito próximos, não permitindo identificar uma preferência sazonal de alimentação.

Em relação às metodologias empregadas na análise quantitativa do conteúdo estomacal, destaca-se que o tamanho amostral de 20 machos e 20 fêmeas por estação, mostrou ser adequado para a identificação dos itens alimentares. WILLIAMS (1981), estudando a dieta natural de quatro espécies de Brachyura Portunidae, verificou que o tamanho amostral ideal para contemplar 75% dos taxa possíveis nos estômagos, e estabilizar a frequência de ocorrência e o método dos pontos seria de 30 indivíduos. HAEFNER (1990) também sugeriu a utilização de 30 indivíduos para a análise do conteúdo estomacal de *Callinectes ornatus*, salientando a importância dos estômagos analisados apresentarem ao menos 50% de repleção.

A análise qualitativa do conteúdo estomacal permitiu identificar, para *A. camargoi*, 15 itens alimentares, e para *A. leptodactyla*, 14 itens, entre vegetais, Arthropoda e Pisces. A nível específico, apenas um item alimentar de *A. leptodactyla* foi identificado. Na maioria dos casos, o reconhecimento das presas se restringiu aos níveis de família ou de classe. A dificuldade de identificar as presas é bastante comum em estudos sobre alimentação de Brachyura, grupo que abrange a maioria dos trabalhos

DISCUSSÃO

sobre dieta em crustáceos (WILLIAMS, 1981; BRANCO & VERANI, 1997; MANTELLATTO & PETRACO, 1997; BROGIM & LANA, 1997).

A contribuição relativa em pontos e frequência de ocorrência das categorias na dieta de *A. camargoi* apresentou resultados similares. Em alguns dos casos, um dos métodos levou à superestimativa da importância de um determinado item, mas não chegou a alterar as categorias dominantes, que foram: macrófitas, material digerido, Insecta não-identificados, areia, imaturos de Ephemeroptera, e Aeglidae, cujas partes de pereiópodos e da carapaça, estavam muito fragmentados e não permitiram a identificação da espécie. Para *A. leptodactyla* os resultados de MP e F.O foram semelhantes, porém não-equivalentes: macrófitas, material digerido, partes de Insecta, areia, partes de crustáceos Aeglidae e insetos Ephemeroptera foram as categorias dominantes. Por outro lado, os itens Ostracoda e Oligochaeta, que apresentaram baixos valores de IA, só foram encontrados em *A. camargoi*, e *Temnochephala* sp, só em *A. leptodactyla*. Os outros itens foram comuns às duas espécies.

As macrófitas mostraram ser o componente alimentar mais importante tanto na dieta de *A. camargoi* como na de *A. leptodactyla*. Conforme ESTEVES (1998), as macrófitas são fundamentais nas cadeias de herbívoros e detritívoros de ambientes límnicos da região estudada. KAPUSTA & BEMVENUTI (1998) salientam a importância das macrófitas para os juvenis de *Callinectes sapidus*, observando a alta qualidade energética desses vegetais. A presença da atividade enzimática de uma carboidrase, permite que os siris possam utilizar vegetação na alimentação. Nos aeglídeos, no entanto, não se conhece, ainda, o papel das macrófitas na dieta das espécies e como se processa a digestão do vegetal.

DISCUSSÃO

BAHAMONDE & LOPEZ (1961) verificam que *Aegla laevis laevis* alimenta-se, entre outros itens, de plantas submersas. De fato, *A. leptodactyla* pode ser facilmente encontrada no Rio da Divisa, fixada em grandes lajes, densamente cobertas por dezenas de macrófitas. Estas foram identificadas por NORO (2001) como pertencentes principalmente à família Podostemonaceae, gênero *Podostemum*. Como nos estômagos dos indivíduos analisados as macrófitas já apresentavam um certo grau de trituração, e, além disso, não eram ingeridas inteiras, mas sim em partes, não foi possível identificar a família à qual pertencem. Talvez por estarem concentrados nesses ambientes, os indivíduos de *A. leptodactyla* mostraram ingerir macrófitas com mais frequência e em maior quantidade que *A. camargoi*.

A espécie *A. camargoi*, por sua vez, é facilmente encontrada em meio a seixos menores e áreas de remanso, ocorrendo em número reduzido nos seixos cobertos por Podostemaceae, onde estão concentrados os indivíduos de *A. leptodactyla*. Nessas áreas de remanso também pode-se observar a presença de grande número de espécies de macrófitas, das famílias Cyperaceae, Isoetaceae e Polygonaceae, entre outras várias (NORO, 2001). Porém, não se descarta a hipótese de que *A. camargoi* esteja alimentando-se também de macrófitas da família Podostemaceae, em função de também ter sido encontrada nesses ambientes, porém em menor abundância. Pode-se observar neste estudo que as macrófitas encontradas nos estômagos das duas espécies são muito semelhantes.

O item alimentar material digerido foi o segundo item mais importante na dieta de *A. camargoi* e *A. leptodactyla*. Esse resultado sugere que os animais alimentaram-se em um período relativamente curto de tempo, corroborando com o

DISCUSSÃO

observado por BRANCO (1996). Como essa categoria foi encontrada em todos os horários de amostragem, supõe-se os caranguejos alimentam-se em todos os horários, corroborando os resultados encontrados pela análise do grau de repleção. Por outro lado, alguns autores não utilizam a categoria material digerido nas análises de dieta, como WEAR & HADDON (1987) e HAEFNER (1990), pois não puderam determinar a sua origem pelo grau de fragmentação.

Quanto à origem do material digerido, especula-se que derive de itens de origem predominantemente animal, como insetos e microorganismos, tais como Ostracoda e Oligochaeta. De fato, a pequena importância dos Ostracoda e Oligochaeta registrada para os estômagos de *A. camargoi* deve ser explicada pela rápida digestão desses itens, e não pela ingestão acidental. BAHAMONDE & LOPEZ (1961) mencionam que *A. laevis laevis* é predadora de Oligochaeta, entre outros. Na gruta da Peroba, em São Paulo, *Aegla perobae* é primordialmente carnívora, alimentando-se, sobretudo de insetos vivos que caem na água e larvas de insetos aquáticos (RODRIGUES & HEBLING, 1978).

Diversos autores verificam que a composição dos itens alimentares na dieta dos crustáceos depende da disponibilidade das presas no ambiente, que variam conforme a localização geográfica (HILL, 1976; WEAR & HADDON, 1987; HAEFNER, 1990; BROGIM & LANA, 1997; MANTELATTO & PETRACCO, 1997). Então, é de se esperar que os insetos da ordem Ephemeroptera apresentem uma importância maior do que a encontrada, pois segundo amostragens de BUCKUP *et al.* (2002), esses insetos são muito comuns no Rio da Divisa. Entre outros invertebrados comuns no Rio da Divisa, podem ser citados os insetos das ordens Diptera e Coleoptera,

DISCUSSÃO

Acarina, Oligochaeta e crustáceos Ostracoda e Copepoda. Esses grupos de invertebrados podem ter sido sub-estimados no presente estudo, porquê suas partes moles, por serem de fácil digestão, provavelmente foram incluídas na categoria material digerido. Por outro lado, MAGNI & PI-DANIEL (1989), sugerem que os aeglídeos são predadores de larvas aquáticas de simulídeos hematófagos, conhecidos popularmente como “borrachudos”. Neste estudo não foi encontrado nenhum simulídeo nos estômagos das duas espécies, apesar de serem freqüentes no Rio da Divisa (BUCKUP *et al.*, 2002).

A ingestão de areia pelas espécies pode ter sido ocasional, por estar aderida às presas ou macrófitas e algas. Todavia, existe a possibilidade da ingestão ser voluntária, se considerarmos que o substrato contém muitos microorganismos associados, que podem servir como fonte alimentar (WEAR & HADDON, 1987; BRANCO & VERANI, 1997), tais como os crustáceos Ostracoda, e os Oligochaeta, só verificados nos estômagos de *A. camargoi*. Nessa espécie, a areia apresentou maior freqüência, e pode estar associada com a ingestão destes organismos. Como *A. leptodactyla* também ingeriu areia, não se descarta a hipótese de que os Ostracoda e Oligochaeta pudessem estar digeridos, sendo então considerados material digerido.

Vários autores registraram a presença de areia nos estômagos de crustáceos, mas não a consideraram componente alimentar (WEAR & HADDON, 1987; BROGIM & LANA, 1997; HOLLOWS *et al.*, 2002). Por outro lado, HAEFNER (1990), considera areia como um importante item alimentar, pois, além de observar em campo os animais ingerindo-a, considera o substrato uma fonte potencial para a existência de micro e macrobentos. No estômago, existe ainda a possibilidade de que a areia auxilie o moinho gástrico na função de maceração do alimento, através do atrito desse substrato

DISCUSSÃO

com o alimento. D'INCAO *et al.* (1990) verificou a presença constante de sedimento arenoso no conteúdo estomacal de *Chasmagnathus granulata*, sendo que grande parte foi relacionada à presença de algas bentônicas, bactérias e outros organismos microfaunais.

As partes de aeglídeos encontradas com certa frequência nos estômagos podem estar associadas à reposição de íons Cálcio⁺⁺ durante a muda, seja por canibalismo ou predação interespecífica. Nos crustáceos, geralmente os indivíduos recém-mudados ingerem material calcário, que é digerido e utilizado na formação do novo exoesqueleto (WILLIAMS, 1982). ELNER (1981) observou canibalismo comum em todos os tamanhos de *Carcinus maenas*, principalmente após a ecdise. STEVENS *et al.* (1982) observaram canibalismo mais freqüente entre juvenis de *Cancer magister*. Por outro lado, KAPUSTA & BEMVENUTI (1998) estudaram a alimentação de juvenis de *Callinectes sapidus* observando que, apesar de o canibalismo ser comum para esses portunídeos, a frequência de canibalismo entre os juvenis foi baixa. A baixa frequência de canibalismo foi influenciada talvez pela alta abundância do Brachyura *Cyrtograpsus angulatus*, que servia de presa para os portunídeos.

As categorias alimentares metacercária de Platyhelminthes não-identificado e *Temnocephala* sp, o último só encontrado nos estômagos de *A. leptodactyla*, demonstraram uma pequena importância na dieta natural das duas espécies, indicando uma possível ingestão acidental desses itens. No caso de *Temnocephala*, este platelminto é um epibionte de indivíduos do gênero *Aegla*, e sua ocorrência na carapaça já foi registrada por BAHAMONDE & LOPES (1961) em *A. laevis laevis*, e por VILELLA (2002) em *A. rossiana*. É bastante provável que o

DISCUSSÃO

temnocefalídeo tenha sido ingerido acidentalmente, através da limpeza da carapaça. MARTIN & ABELE (1988) verificaram que os três pares de maxilípodos de caranguejos do gênero *Aegla* possuem função de limpeza e alimentação. Não está descartada a possibilidade de que o temnocefalídeo encontrado no estômago tenha sido primeiramente raspado e então ingerido acidentalmente, conforme encontrado em *Aegla* por VILELLA (2002).

As Algae e os Pisces podem ter tido suas importâncias relativas subestimadas. No caso das Algae, NORO (2001) verificou que no Rio da Divisa existem vários grupos, principalmente algas Rodhophyta do gênero *Batrachospermum* (Batrachospermaceae), aderidas ao substrato rochoso. BURNS (1972), observou que indivíduos de *Aegla* alimentam-se de muitas algas, imaturos de Insecta e Pisces salmonídeos. BAHAMONDE & LOPEZ (1961) também registraram a ingestão de algas, entre outros itens, por aeglídeos. Assim, seria esperada uma maior importância de algas e peixes na dieta natural das espécies.

Variações sazonais na dieta das duas espécies refletem variações na disponibilidade de presas durante o ano. BRANCO & VERANI (1997) verificam que, de fato, a dieta de *C. danae* mostrou variações durante as amostragens, relacionadas com a disponibilidade de presas no ambiente durante as estações. As diferenças na composição dos itens alimentares também podem estar relacionadas com as diferentes necessidades nutricionais das espécies ao longo do ano (ROSAS *et al.*, 1994), como por exemplo para reprodução e muda, entre outros.

Na primavera e no verão, o material digerido foi o item mais destacado pelo IA, nos estômagos de *A. camargoi*. O segundo item em importância alimentar

DISCUSSÃO

foram as macrófitas. No outono e no inverno, as macrófitas assumiram a maior importância alimentar, com os insetos como recurso secundário.

Na dieta de *A. leptodactyla*, as macrófitas foram mais importantes pelo IA em todas as estações. Na primavera e no verão, o recurso secundário é o material digerido, e no outono e inverno são os insetos, correspondendo à época do ano em que seus estágios imaturos são mais abundantes. Na dieta de *A. camargoi* os insetos atingiram sua maior importância também no período outono-inverno. Entretanto, a importância dos insetos, de modo geral, é baixa (entre 0,04 e 0,20 para *A. camargoi*, e entre 0,07 e 0,17 para *A. leptodactyla*), e pode ser explicada pelo fato de: i) esses animais são pouco volumosos, atingindo baixos valores em pontos e ii) suas partes moles são facilmente digeridas e podem ter sido consideradas como material digerido.

A análise multivariada revela os resultados obtidos da importância alimentar. O agrupamento formado pelos indivíduos de *Aegla leptodactyla* nas estações verão, outono e inverno, decorrente do uso predominante de macrófitas e Coleoptera, coincide com a maior importância desses itens, observada nas mesmas estações.

O grupo 4, formado por indivíduos de *Aegla camargoi* nas estações primavera e verão é caracterizado pela utilização preferencial de material digerido e areia, corroborando com os resultados de importância dos itens, que atingem maiores valores nessas estações. Os outros indivíduos, nas outras estações do ano, exploram todos os itens restantes de maneira homogênea.

Com relação aos métodos empregados neste estudo, o Índice de Importância alimentar, adaptado de KAWAKAMI & VAZZOLER (1980), mostrou-se plenamente adequado para o estudo da dieta natural das espécies, pois combinou os

DISCUSSÃO

métodos de pontos e frequência de ocorrência, amplamente utilizados em estudos de dieta de crustáceos. WILLIAMS (1981) e BROGIM & LANA (1997) de modo semelhante, combinam porcentagem de ocorrência e de pontos para avaliar a importância dos itens alimentares na dieta de Brachyura, obtendo resultados consistentes.

Os resultados deste e de outros estudos discutidos acima, permitem concluir que *A. camargoi* e *A. leptodactyla* possuem hábito alimentar omnívoro generalista e oportunista, com preferência por alimento vegetal.

A caracterização de uma dieta generalista, mais do que a simples relação do número de itens consumidos depende da origem dos mesmos (animal ou vegetal) e das guildas a que pertencem os componentes faunísticos consumidos, especialmente no que se refere ao grau de mobilidade e posição dos organismos no substrato (KAPUSTA & BEMVENUTI, 1998). Nesse sentido, observa-se que as duas espécies consumiram vegetação macrófita, ampla variedade de insetos e outros integrantes da epifauna e infauna. Através desse vasto espectro alimentar, compartilham os recursos disponíveis no ambiente, de modo que cada espécie adquira o recurso disponível naquele momento.

A clara preferência por macrófitas, com elevado valor de importância alimentar, demonstrada por *A. leptodactyla*, evidencia o oportunismo da espécie, caracterizado pelo seu predomínio nos ambientes com maior abundância de Podostemonaceae, ou seja, as espécies exploram diferentes microhabitats. *A. leptodactyla* é também mais eficiente na captura dos insetos, como é comprovado pela maior ocorrência e volume ocupado pelos insetos nos estômagos.

DISCUSSÃO

A espécie *A. camargoi*, por sua vez, também apresenta comportamento alimentar oportunista, aproveitando os recursos mais abundantes no momento de alimentação, sejam macrófitas ou insetos, apesar da menor importância desses itens para essa espécie, em comparação com *A. leptodactyla*. A menor importância alimentar das macrófitas e insetos para *A. camargoi* demonstra que essa espécie é mais generalista que *A. leptodactyla*, escolhendo entre os diversos recursos, conforme a disponibilidade no ambiente.

Largura e Sobreposição de nicho

Em crustáceos, particularmente em caranguejos do gênero *Aegla*, que apresentam tamanho reduzido e trituram o alimento primeiramente com os apêndices bucais, a estimativa de largura e sobreposição de nicho trófico é um tanto complicada. O fato de não ser possível identificar o número de presas nos estômagos, pois estas já se encontravam aos pedaços, dificultou esse tipo de análise. Geralmente nos cálculos de largura e sobreposição, utiliza-se a proporção do número de itens ingeridos (COLWELL & FUTUYMA, 1971; PIELOU, 1972; HURLBERT, 1978; ROSAS *et al.*, 1994). Neste estudo, utilizou-se a proporção do volume que cada item ocupou nos estômagos, isto é, os pontos que cada item recebeu, conforme a técnica do MP, já comentada anteriormente. PIANKA (1973), ao analisar a largura do nicho trófico de lagartos, utilizou a proporção do volume, em cm³, que cada item alimentar ocupou no estômago.

GILLER (1984) conceitua largura de nicho como a soma total de recursos explorados por uma população de espécies, estando relacionada à largura do espectro de recursos disponíveis. Nesse sentido, verificou-se vasta abundância de macrófitas no

DISCUSSÃO

ambiente analisado, também registrado por NORO (2001). O estudo desenvolvido por BUCKUP et. al. (2002) indicou vasta abundância de insetos, entre outros, no local de coleta, principalmente da ordem Ephemeroptera, uma das preferidas pelas espécies estudadas. Neste estudo, a variação sazonal da largura de ambas espécies pode estar refletindo as variações sazonais da disponibilidade de alimento. Por outro lado, os valores das larguras de nicho foram mais altos para *A. camargoi* em todas as estações, à exceção da primavera, indicando que essa espécie alimenta-se de um espectro alimentar maior. A primavera foi a estação cujo valor de largura de nicho foi menor. *Aegla leptodactyla*, por sua vez, mostrou o menor valor de largura de nicho trófico no outono, coincidindo com o seu período de reprodução, que vai desde o final do outono até o início da primavera (NORO, 2002), quando geralmente os aeglídeos comem menos. O período reprodutivo de *A. camargoi* ainda não é conhecido.

Existem várias medidas de sobreposição de nicho, e há muita controvérsia sobre qual delas seria a melhor (KREBS, 1989). Neste estudo, utilizaram-se três medidas, que forneceram valores similares.

A sobreposição de McARTHUR & LEVINS (1967) forneceu valores diferenciados de sobreposição de *A. camargoi* e *A. leptodactyla*. ROSAS et al. (1994) utilizaram essa medida para avaliar o uso comum de recursos entre três espécies de siris do gênero *Callinectes*. Observaram diferenças de sobreposição entre as espécies, e também entre as estações do ano. KREBS (1989) discute a dificuldade de interpretar os resultados da medida de sobreposição de McArthur & Levins, uma vez que os valores obtidos são assimétricos. Da mesma forma, os resultados encontrados foram

DISCUSSÃO

assimétricos, ou seja, a sobreposição de *A. camargoi* em *A. leptodactyla* é diferente da sobreposição de *A. leptodactyla* em *A. camargoi*.

Como alternativa à análise de sobreposição de McArthur & Levins, a medida de sobreposição de PIANKA (1973) mostrou que em todas as estações a sobreposição entre as espécies foi alta, destacando-se o inverno, cuja sobreposição alcançou 0,98, ou seja, foi quase total.

A porcentagem de sobreposição de SCHOENER (1970) é a mais simples de se interpretar. Conforme essa medida, a primavera apresentou a maior sobreposição, 94%, indicando que nessa estação as espécies estão utilizando quase que os mesmos itens alimentares. Entretanto, este resultado difere do encontrado pela medida de sobreposição de PIANKA (1973), que indicou o inverno como a estação com maior sobreposição. KREBS (1989) argumenta que a porcentagem de sobreposição é a medida que está mais sujeita à tendenciosidade. Neste estudo pode-se considerar o inverno como a estação com maior sobreposição, pois é nesta estação que as duas espécies apresentam maior número de categorias em comum.

SCHOENER (1974) apud KREBS (1989) infere que, se há sobreposição na utilização de recursos, há também competição interespecífica. Por outro lado, McARTHUR (1968) apud KREBS (1989) argumenta que sobreposição zero não significa dizer que não há competição interespecífica. ABRAMS (1980) propõe que a sobreposição de nicho não implica em competição; em muitos casos a sobreposição pode ser usada como uma medida descritiva da organização da comunidade. Conforme COLWELL & FUTUYMA (1971), a sobreposição pode evidenciar ausência de

DISCUSSÃO

competição, se um dos recursos é superabundante ou então é irrelevante para uma das espécies.

Segundo os autores acima, apesar da alta sobreposição observada entre as espécies de aeglídeos, não se pode afirmar que está havendo competição entre elas por recursos. Existem outras dimensões de nicho a serem analisadas, e a partir daí seria possível chegar a alguma conclusão a esse respeito. É muito improvável que duas espécies tenham nichos idênticos. As espécies talvez adquiram nichos semelhantes, porém não idênticos, de modo a explorarem os recursos alimentares de modo distinto. Também podem ser muito parecidas ecologicamente, apesar de seus nichos divergirem (McNAUGHTON & WOLF, 1970).

A competição interespecífica se expressa apenas quando o consumo diminui os recursos e desse modo, limita o crescimento da população (RICKLEFS, 1990). A grande diversidade de recursos alimentares disponíveis para as espécies de aeglídeos, e o amplo espectro alimentar encontrado em seus estômagos, sugere que as espécies compartilham os recursos alimentares, corroborando os resultados obtidos da análise do conteúdo estomacal. Não foi verificada uma diminuição de recursos ao longo das estações; a análise sazonal da repleção estomacal revelou estômagos cheios nas quatro estações, então não há argumentos que sustentem a ocorrência de competição interespecífica por alimentos.

Morfologia dos estômagos

O estudo morfológico do estômago de *A. camargoi* e *A. leptodactyla* assemelha-se ao de *A. platensis* (CASTRO & BOND-BUCKUP 2003). O estômago de ambas espécies é dividido em duas partes, anterior e posterior, com funções distintas de mastigação e filtração, respectivamente.

Semelhante ao proposto para os decápodos superiores (MEISS & NORMAN 1977), *A. camargoi* e *A. leptodactyla* possuem um estômago complexo, provido de especializações para a trituração e filtração. Essas especializações são importantes nesses crustáceos, uma vez que o tamanho das partículas ingeridas é maior (DALL *et al.* 1983), e poderiam explicar a forma complexa dos estômagos das espécies.

KUNZE & ANDERSON (1979) propõem que, apesar da organização funcional básica dos estômagos dos anomuros, existem diferenças que refletem os tipos de alimento que estão sendo processados no estômago. No caso das diferenças interespecíficas encontradas na análise morfométrica dos dentes laterais e medial, estas não podem ser explicadas pela dieta, uma vez que a dieta das duas espécies é muito semelhante, conforme foi mostrado neste trabalho.

Por outro lado, GROWNS & RICHARDSON (1990) sustentam que as diferenças morfométricas dos dentes do estômago cardíaco, observadas em espécies do mesmo gênero da Infraordem Astacidea, refletem diferenças de habitat. Talvez o fato de as espécies de aeglídeos estarem ocupando diferentes microhabitats, tenha como consequência uma alimentação diferenciada em termos quantitativos, já que alimentam-se dos mesmos itens. Essas sutis diferenças na alimentação, demonstradas pela maior

DISCUSSÃO

preferência de *A. leptodactyla* por macrófitas, podem refletir sutis diferenças mostradas nas medidas dos dentes medial e lateral entre as duas espécies.

Verificou-se também que alguns dos ossículos presentes em outros anomuros, como, por exemplo, os ossículos laterais da válvula cárdio-pilórica, o póstero-lateral cardíaco, o inferior cardíaco, o supra-ampolar e o mesopilórico anterior, descritos para os Paguridae por KUNZE & ANDERSON (1979) e NGOC-HO (1984), não se encontram presentes nas duas espécies, a semelhança de *A. platensis*.

Os dentes acessórios podem variar de setosos e flexíveis a dentados e rígidos, de acordo com o aumento da macrofagia (KUNZE & ANDERSON 1979). Neste estudo, verificou-se que os dentes acessórios de ambas espécies são característicos de animais macrófagos. O robusto dente medial é semelhante ao descrito por CANNICCI *et al.* (1998), sendo característico de caranguejos predadores. A morfologia dos dentes laterais também corrobora a macrofagia das espécies, pois é adaptado para triturar grandes massas de alimento.

Por outro lado, a semelhança entre os estômagos pilóricos das espécies era esperada, uma vez que não são utilizados na trituração do alimento.

A complexidade dos estômagos de *A. camargoi* e *A. leptodactyla*, por sua vez, corroboram os resultados das análises do conteúdo estomacal, evidenciando o hábito alimentar omnívoro, adaptado para triturar desde algas até pequenos invertebrados.

Concluindo, os estômagos de *A. camargoi* e *A. leptodactyla* apresentam o mesmo padrão estrutural básico descrito para *A. platensis* (CASTRO & BOND-BUCKUP 2003) e para os demais decápodos estudados neste aspecto, como Penaeidae, Astacidea,

DISCUSSÃO

Anomura, e Brachyura (MEISS & NORMAN, 1977), embora tenham sido verificadas algumas diferenças morfológicas, especialmente em relação aos dentes laterais e medial.

Morfologia dos Apêndices bucais

Os resultados do estudo dos apêndices bucais não permitiu uma distinção entre *A. camargoi* e *A. leptodactyla*.

Por outro lado, os apêndices bucais comprovam os hábitos alimentares das espécies, pois são característicos de animais macrófagos, como a crista dentata e as mandíbulas bem desenvolvidas.

Os apêndices bucais de *A. camargoi* e *A. leptodactyla* seguem o mesmo padrão descrito por KUNZE & ANDERSON (1979) para os anomuros pagurídeos, onde verificaram que a estrutura geral dos 1º e 2º maxilípodos, 1ª e 2ª maxilas e mandíbulas não mostraram variações entre as espécies estudadas. Isso ocorre porque todos tem a mesma função, a de passar o alimento à boca. É possível que ocorram diferenças de setação entre as espécies, verificando o seu significado funcional, porém não foi objeto do presente estudo.

A forma e a robustez dos apêndices é semelhante à descrita por MARTIN & ABELE (1988) em seu estudo sobre a morfologia geral externa dos caranguejos do gênero *Aegla*. Os autores verificaram que os apêndices bucais e maxilípodos são bem desenvolvidos. Os maxilípodos, segundo os autores, possuem função de limpeza e alimentação, e a crista dentata é similar a de muitos outros anomuros. A mandíbula, por sua vez, é similar a de outros Anomura e Brachyura, com um processo incisivo fortemente esclerotizado e assimétrico, e um processo molar reduzido.

DISCUSSÃO

Quando a macrofagia e a predação são as principais atividades alimentares, as estruturas de maceração, como as quelas, a crista dentata, as mandíbulas e o moinho gástrico são bem desenvolvidos. Geralmente o processo molar das mandíbulas é o que mais varia (KUNZE & ANDERSON, *op cit.*). Os resultados encontrados para as duas espécies simpátricas corroboram essa hipótese, caracterizando o seu hábito alimentar como omnívoro e macrófago.

CONCLUSÕES

CONCLUSÕES

Os resultados obtidos permitem as seguintes conclusões:

- ❖ *Aegla camargoi* apresentou baixa porcentagem de estômagos vazios; comparativamente em *Aegla leptodactyla* a porcentagem de estômagos vazios foi maior.
- ❖ Nas duas espécies a frequência relativa de alimento consumido não apresentou diferença significativa entre os sexos, permitindo a análise conjunta a nível populacional.
- ❖ A variação diária do grau de repleção mostrou atividade alimentar intensa em todos os horários, com pico às 12 h para *A. camargoi* e 18 h para *A. leptodactyla* sobre período de descanso alimentar.
- ❖ O grau de repleção de *A. camargoi* apresentou maior valor no outono, e na *A. leptodactyla* foi na primavera e verão.
- ❖ As macrófitas, material digerido, insecta imaturos, areia e Aeglidae não identificado foram as categorias alimentares predominantes na dieta de *A. camargoi* e *A. leptodactyla*.
- ❖ A composição dos itens na dieta das espécies refletiu a disponibilidade de alimento no Rio da Divisa, caracterizando o hábito oportunista dos aeglídeos.
- ❖ As espécies *A. camargoi* e *A. leptodactyla* alimentaram-se de um amplo espectro de itens, confirmando seu hábito omnívoro generalista.
- ❖ As larguras de nicho mostraram pequenas flutuações sazonais durante o ano, com valores semelhantes entre as espécies.

CONCLUSÕES

- ❖ A sobreposição de nicho trófico entre as espécies foi alta em todas as estações, mostrando que as espécies compartilham os recursos do ambiente.
- ❖ A complexidade dos estômagos, e os apêndices bucais bem desenvolvidos, de *A. camargoi* e *A. leptodactyla* evidenciam o hábito alimentar omnívoro macrófago, adaptado para triturar desde algas até pequenos invertebrados.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABRAMS, P. 1980. Some comments on measuring niche overlap. **Ecology** **61**(1): 44-49.
- BAHAMONDE, N. & M. T. LOPEZ. 1961. Estudios biológicos en la población de *Aegla laevis laevis* (Latreille) de el Monte (Crustacea, Decapoda, Anomura). **Investenness zool. Chil.** **7**: 19-58.
- BEGON, M.; J.L. HARPER & C.R. TOWNSEND. 1996. **Ecology- individuals, populations and communities**. 3ª ed., New York, Blackwell Science, 1068 p.
- BOND-BUCKUP, G. & L. BUCKUP. 1994. A Família Aeglidae (Crustacea, Decapoda Anomura). **Arch. zool. Est. São Paulo** **32** (4): 159-346.
- BOND-BUCKUP, G. & L. BUCKUP. 1999. A Família Aeglidae (caranguejos anomuros), p.362-382. In: BUCKUP,L.& G. BOND-BUCKUP. **Os crustáceos do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre: Ed. Universidade/ UFRGS, 502 p.
- BORROR, D. J. & D. M. DeLONG. 1969. **Estudos dos insetos**. Edgard e Blücher Ltda., São Paulo, 653p.
- BRANCO, J.O. 1996. **Dinâmica da alimentação natural de *Callinectes danae* Smith, 1869 (Decapoda, Portunidae) na Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil**. Tese de Doutorado, curso de pós-graduação em Ciências Biológicas- Zoologia - Universidade Federal do Paraná. 74 p.
-

ANEXOS

- BRANCO, J.O. & J.R. VERANI. 1997. Dinâmica da alimentação natural de *Callinectes danae* Smith(Decapoda, Portunidae) na Lagoa da Conceição, Florianópolis, Santa Catarina, Brasil. **Revta bras. Zool.** **14** (4): 1003-1018.
- BROGIM, R. A. & P. C. LANA. 1997. Espectro alimentar de *Aratus pisonii*, *Chasmagnathus granulata* e *Sesarma rectum* (Decapoda: Grapsidae) em um manguezal na Baía de Paranaguá, Paraná. **Iheringia** **83**:35-43.
- BRÖSING, A., S. RICHTER & G. SCHOLTZ. 2001. The brachyuran foregut-ossicle system and its purpose for phylogenetic studies. In: V International Crustacean Congress, Melbourne, Australia. **Program, Abstracts and List of Participants.** The University of Melbourne. 168 p. p.46.
- BUCKUP, L. & A.ROSSI. 1977. O gênero *Aegla* no Brasil (Crustacea, Decapoda, Anomura, Aeglidae). **Revta bras. Biol.** **37**(4): 879-892.
- BUCKUP, L., G. BOND-BUCKUP, A. A. P. BUENO, C. K. NORO, M. D. C. CASAGRANDE, & F. MAJOLO. 2002. Caracterização dos invertebrados bentônicos de tributários do Rio Pelotas e Rio das Antas, RS, Brasil. In: XXIV Congresso Brasileiro de Zoologia, Itajaí, SC. **Resumos.** Sociedade Brasileira de Zoologia. 670 p. p.599.
- BUENO, A. A. P. & G. BOND-BUCKUP. 2000 a. Dinâmica Populacional de *Aegla platensis* Schmitt (Crustacea, Decapoda, Aeglidae). **Revta bras. Zool.** **17** (1): 43-49.

ANEXOS

- BUENO, A.A.P.; G. BOND-BUCKUP & L. BUCKUP. 2000b. Crescimento de *Aegla platensis* Schmitt em ambiente natural. **Revta bras. Zool.** **17** (1): 51-60.
- BUENO, A.A.P., B.D.P. FERREIRA & G. BOND-BUCKUP. 2002a. Hábitos e recursos alimentares de *Aegla ligulata* Bond-Buckup & Buckup (Crustacea, Anomura, Aeglidae). In: XXIV Congresso Brasileiro de Zoologia, Itajaí, SC. **Resumos**. Sociedade Brasileira de Zoologia. 670p. p.110.
- BUENO, A.A.P., G. BOND-BUCKUP & B.D.P. FERREIRA. 2002b. Hábito e recursos alimentares de *Aegla platensis* Schmitt (Decapoda, Aeglidae). In: 2º Congresso Brasileiro sobre Crustáceos, São Pedro, SP. **Livro de resumos**. Sociedade Brasileira de Carcinologia. 211p. p.75.
- BURNS, J.W. 1972. The distribution and life history of the south american freshwater crabs (*Aegla*) and their role in trout streams and lakes. **Trans. Am. Fish. Soc.** **101** (4):595-607.
- CANNICCI, S., R.K. RUWA, M. GIUGGIOLI & M. VANNINI. 1998. Predatory activity and spatial strategies of *Epixanthus dentatus* (Decapoda: Oziidae), an ambush predator among the mangroves. **J. Crust. Biol.** **18** (1): 57-63.
- CASTRO, T.S. & G. BOND-BUCKUP. 2003. The morphology of cardiac and pyloric foregut of *Aegla platensis* Schmitt (Crustacea, Anomura, Aeglidae). **Mem. Mus. Vic.** **60** (1):53-57.

ANEXOS

- COLWELL, R.K. & D.J. FUTUYMA. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. **Ecology** **52** (4): 567-576.
- DALL, W. & D.J.W. MORTIARY. 1983. Functional Aspects of Nutrition and Digestion, p. 215-261. *In*: L.H. MANTEL (Ed.). **The Biology of Crustacea: Internal Anatomy and Physiological Regulation**. New York, 5: 471p.
- D'INCAO, F., K.G. SILVA, M.L. RUFFINO & A.C. BRAGA. 1990. Hábito alimentar do caranguejo *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851 na Barra de Rio Grande, RS (Decapoda: Grapsidae). **Atlântica** **12** (2):85-93.
- EDMONSON, W.T. 1959. **Freshwater biology**. Jonh Wiley & Sons, Inc., New York, 2nd ed., 1248 p.
- ELNER, R.W. 1981. Diet of green crab *Carcinus maenas* (L.) from Port Hebert, Southwestern Nova Scotia. **Jour. Shellfish Res.** **1**: 89-94.
- ESTEVES, F.A. 1998. **Fundamentos de Limnologia**. Interciência, Rio de Janeiro, 602 p.
- FACTOR, J.R. 1989. Development of the Feeding Apparatus in Decapod Crustaceans, p.185-203. *In*: B.FELGENHAUER, WATLING and THISTLE (Eds.). **Functional Morphology of Feeding and Grooming in Crustacea**. 6. A.A Balkema, Rotterdam, The Netherlands, 225p.

ANEXOS

- FELDMANN, R.M., F.J. VEGA, S.P. APPLGATE, & G.A. BISHOP. 1998. Early cretaceous arthropods from the Tlayúa formation at Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. **J. Paleont.** **72**(1): 79-90.
- FELGENHAUER, B.E. 1987. Techniques for preparing crustaceans for scanning electron microscopy. **J. Crust. Biol.** **7**(1) : 71-76.
- FELGENHAUER, B.E. & L.G. ABELE. 1989. Evolution of the foregut in the lower Decapoda. *In*: FELGENHAUER, B.E., L. WATLING and A. THISTLE (Eds.). **Functional Morphology of Feeding and Grooming in Crustacea**. 6. A.A Balkema, Rotterdam, The Netherlands, 225p.
- FIorentin, G. L. 1989. **Caracterização das formas jovens aquáticas de Ephemeroptera, Odonata, Plecoptera e Hemiptera, coletadas em três municípios do Rio Grande do Sul, Brasil (Insecta-Pterygota)**. Dissertação de mestrado, programa de pós-graduação em Ciências Biológicas – Zoologia, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 146 p.
- FUTUYMA, D.J.1992. **Biologia Evolutiva**. Ribeirão Preto, São Paulo. Sociedade Brasileira de Genética/ CNPq.646 p.
- GILLER, P.S. 1984. **Community Structure and the Niche**. London, Great Britain. Chapman and Hall. 176p.
- GROWNS, I.O & A. M. M. RICHARDSON. 1988. Diet and burrowing habits of the freshwater crayfish, *Parastacoides tasmanicus tasmanicus* Clark (Decapoda, Parastacidae). **Aust. J. Mar. Freshwater Res.** **39** :525-534.

ANEXOS

- GROWNS, I.O & A. M. M. RICHARDSON. 1990. A comparison of the gastric mills of nine species of parastacid crayfish from a range of habitats, using multivariate morphometrics (Decapoda, Astacoidea). **Crustaceana** **58** (1) :33-44.
- HAEFNER JR., P. A. 1990. Natural diet of *Callinectes ornatus* (Brachyura: Portunidae) in Bermuda. **J. Crustacean Biol.** **10**(2): 236-246.
- HILL, B.J. 1976. Alimentação natural, taxa de desobstrução do estômago e atividade do caranguejo *Scylla serrata*. **Marine Biology** **34**:109-116.
- HOLLOWS, J.W., C.R. TOWNSEND. & K.J. COLLIER. 2002. Diet of *Paranephrops zealandicus* in bush and pasture streams: insights from stable isotopes and stomach analysis. **N. Z. J. of Mar. Freshwater Res.** **36**: 129-142.
- HUANG, J.F.; S.L. YANG & P.K.L. NG 1998. Notes on the taxonomy and distribution of two closely related species of ghost crabs, *Ocypode sinensis* and *Ocypode cordimanus* (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae). **Crustaceana** **71** (8): 943-954.
- HURLBERT, S. H. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. **Ecology** **59** (1):67-77.
- HYSLOP, E.J. 1980. Stomach contents analysis- a review of methods and their application. **J. Fish Biol.** **17**: 411-429.
- ICELY, J.D. & J.A. NOTT. 1992. Digestion and Absorption: Digestive system and associated organs, p. 147-201. In: F.W. HARRISON & A.G. HUMES (Eds.). **Microscopic Anatomy of Invertebrates**, New York, 10: 459 p.

ANEXOS

- KAPUSTA, S.C. & C.E. BEMVENUTI. 1998. Atividade nictemeral de alimentação de juvenis de *Callinectes sapidus* Rathbun, 1895 (Decapoda: Portunidae) numa pradaria de *Ruppia maritima* L. e num plano não vegetado, numa enseada estuarina da Lagoa dos Patos, RS, Brasil. **Nauplius** 6: 41-52
- KAWAKAMI, E. & G. VAZZOLER 1980. Método gráfico e estimativa de índice alimentar aplicado no estudo de alimentação de peixes. **Bolm Inst. Oceanogr.** 29(2):205-207.
- KREBS, C. J. 1972. **Ecology**. New York, Harper & Row Publishers, 694p.
- KREBS, C. J. 1989. **Ecological methodology**. New York, Harper & Row Publishers, 654 p.
- KUNZE, J. & D.T. ANDERSON. 1979. Functional morphology of the mouthparts and gastric mill in the hermit crabs. **Aust. Jour. Mar Freshwater Res.** 30: 683-722.
- MACAN, T.T. 1975. **Guia de animais invertebrados de agua dulce**. Eunsa, Pamplona, Espanha. 118 p.
- MAGNI, S.T. & V. PY-DANIEL 1989. *Aegla platensis* Schmitt, 1942 (Decapoda, Anomura) um predador de imaturos de Simuliidae (Diptera, Culicomorpha). **Revta Saúde Públ., São Paulo** 23 (3): 258-259.
- MCARTHUR, R. & R. LEVINS. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. **Am. Nat.** 101 (921):377-385.

ANEXOS

- MCNAUGHTON, S J . & L. L. WOLF. 1970. **Dominance and the niche in ecological systems**. Science, 167 (3915): 131-139.
- MAGURRAN, A. E. 1988. **Ecological Diversity and Its Measurement**. Princeton University Press; New Jersey, USA. 179 p.
- MANTEL, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. **Cancer Res.** **27**:209-220.
- MANTELATTO, F.L.M. & M. PETRACCO. 1997. Natural diet of the crab *Hepatus pudibundus* (Brachyura: Calappidae) in Fortaleza Bay, Ubatuba (SP), Brazil. **J.Crustacean Biol.** **17**(3): 440-446.
- MARTIN, J. B. & L. G. ABELE. 1988. External morphology of the Genus *Aegla* (Crustacea: Anomura: Aeglidae). **Smithson. contrib. Zool.** **453**: 1-46.
- MAYR, E. 1977. **Populações, espécies e evolução**. São Paulo, Companhia Editora Nacional, Editora da Universidade de São Paulo, série 3, v. 5, 485 p.
- MEISS, D. E. & R. S. NORMAN 1977. A comparative study of the stomatogastric system of several decapod crustacea. I. Skeleton. **Jour. Morphol.** **152**: 21-54.
- NGOC-HO, N. 1984. The functional anatomy of the foregut of *Porcellana platycheles* and a comparison with *Galathea squamifera* and *Upogenia deltaura* (Crustacea: Decapoda). **Jour. Zool.** **203**:511-535.

ANEXOS

- NORO, C.K. 2001. **Biologia e dinâmica populacional de *Aegla leptodactyla* Buckup & Rossi, 1977 (Crustacea, Anomura, Aeglidae)**. Dissertação de mestrado, programa de pós-graduação em Biologia Animal, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 128 p.
- ODUM, E.P. 1988. **Ecologia**. Rio de Janeiro. Editora Guanabara, S.A.
- PEREZ, G.R. 1988. **Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del Departamento de Antioquia**. Fen Colombia, Colciencias, 217 p.
- PEZZUTO, P.R. 1983. Regrans: a basic program for an extensive analysis of relative growth. **Atlântica 15**: 93-105.
- PIANKA, E.R. 1973 The structure of Lizard Communities. **Ann. Rev. Ecol. Syst. 4**: 53-74.
- PIELOU, E. C. 1972. Niche width and niche overlap: a method for measuring them. **Ecology 53** (4): 687-692.
- PILLAR, V. P. 1997. Multivariate exploratory analysis and randomization testing with MULTIV. **Coenoses, Gorizias 12**: 145-148.
- RICKLEFS, R. E. 1990. **Ecology**. New York, USA, University of Pennsylvania. W.H. Freeman & Company.
- RICKLEFS, R.E. 1993. **A Economia da Natureza**. Rio de Janeiro, 3ª edição. Editora Guanabara Koogan.

ANEXOS

- RODRIGUES, W. & N. J. HEBLING. 1978. Estudos biológicos em *Aegla perobae* Hebling & Rodrigues, 1977 (Decapoda, Anomura). **Revta. bras. Biol.** **38**(2):383-390.
- ROSAS, C., E. LAZARO-CHAVEZ & F. BÜCKLE-RAMIREZ. 1994. Feeding habits and food niche segregation of *Callinectes sapidus*, *C. rathbunae* e *C. similis* in a subtropical coastal lagoon of the Gulf of Mexico. **J. Crustacean Biol.** **14**(2):371-382.
- SCHAEFER, N. 1970. The functional morphology of three species of decapod Crustacea: *Cyclograpsus punctatus* Milne-Edwards, *Diogenes brevirostris* Stimpson, and *Upogebia africana* (Ortmann). **Zool. Afric.** **5**: 309-326.
- SCHÄFER, A. 1985. **Fundamentos de ecologia e biogeografia das águas continentais.** Porto Alegre: Ed. UFRGS, 532 p.
- SCHRAM, F.R. 1986. **Crustacea.** Oxford University Press, N.Y. 606p.
- SCHOENER, T. 1970. Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. **Ecology** **51**(3): 408-418.
- STEVENS, B.G., D.A. ARMSTRONG & R.CUSIMANO. 1982. Feeding habits of the Dungeness Crab *Cancer magister* as determined by the Index of Relative Importance. **Marine Biology** **72**: 135-145.

ANEXOS

- STONER, A.W. & B.A. BUCHANAN. Ontogeny and overlap in the diets of four tropical *Callinectes* species. **Bull. mar. Sci.** **46** (1):3-12.
- SWIECH-AYOUB, B.P. & S. MASUNARI. 2001b. Biologia reprodutiva de *Aegla castro* Schmitt (Crustacea, Anomura, Aeglidae) no Buraco do Padre, Ponta Grossa, Paraná, Brasil. **Revta. bras. Zool.** **18**(3): 1019-1030.
- VILELLA, F.S. 2002. **Ecologia da comunidade aquática de um riacho de 1ª ordem da Mata Atlântica: Relações entre variáveis estruturais e bióticas em uma Reserva de Biosfera Tropical.** Dissertação de mestrado do programa de pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Universidade Federal de São Carlos. SP. 122 p.
- WEAR, R.G. & M. HADDON 1987. Natural diet of the crab *Ovalipes catharus* (Crustacea, Portunidae) around Central and Northern New Zealand. **Marine Ecology** **35**:39-49.
- WILLIAMS, M. J. 1981. Methods for analysis of natural diet in portunid crabs (Crustacea: Decapoda: Portunidae). **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** **52**:103-113.
- WILLIAMS, M. J. 1982. Natural food and feeding in the commercial sand crab *Portunus pelagicus* Linnaeus, 1766 (Crustacea: Decapoda: Portunidae) in Moreton Bay, Queensland. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** **59**:165-176.