

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MÁRINGÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO
EM ECOLOGIA DE ECOSISTEMAS AQUÁTICOS CONTINENTAIS

**Influência do regime de cheias na reprodução de espécies
com diferentes estratégias reprodutivas da planície de
inundação do rio Cuiabá, Alto Pantanal, Brasil.**

Dayani Bailly

Maringá – PR.

2006

Dayani Bailly

**Influência do regime de cheias na reprodução de espécies
com diferentes estratégias reprodutivas da planície de
inundação do rio Cuiabá, Alto Pantanal, Brasil.**

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais da Universidade Estadual de Maringá, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais.

Orientador: Prof. Dr. Angelo Antonio Agostinho

Maringá

2006

Dedico

Ao Alexandre, à minha mãe Neusa e especialmente à minha querida irmã Cássia, que sempre me ajudou e que cuidou da minha mãe para que eu pudesse estudar em Maringá e concluir o Curso de Biologia.

AGRADECIMENTOS

À Deus pelo amparo constante, por me conceder saúde e disposição para a realização deste trabalho.

Ao Professor Dr. Angelo Antônio Agostinho pela confiança em mim depositada ao me aceitar como orientanda, por ter contribuído imensamente na minha formação e por ter dado total apoio e todo atendimento necessário para o desenvolvimento desta pesquisa e conclusão do trabalho.

À Dra. Harumi Irene Suzuki pela disposição em ajudar, pelas sugestões valiosas, pela leitura do manuscrito e por toda atenção a mim dispensada desde os primeiros anos de graduação.

Ao Professor Dr. Luiz Carlos Gomes pela ajuda constante, oportunidade de discussão e sugestões acerca da metodologia empregada.

Aos amigos Fernando, Pitágoras e Éder pelo imprescindível apoio nos testes estatísticos.

À Rosimeire Ribeiro Antônio pelo total apoio e incentivo, sobretudo pela amizade preciosa.

À Paula Federiche Borges, minha amiga incondicional, que sempre me ajudou com palavras de incentivo e carinho.

À minha querida amiga Geuza Cantanhêde da Silva, pela oportunidade de compartilhar de sua alegria, pela amizade sólida gerada em tão pouco tempo e ainda pela disposição em ajudar.

Às minhas queridas amigas do Grupo Blush (Michele, Josi, Cíntia, Fernanda, Geuza e Paula) pela amizade sincera e pelos maravilhosos momentos de descontração.

À Marli, Daniela, Alejandra, Elaine e Ana Cristina pela amizade.

À Elaine Antoniassi Luiz pela ajuda constante e amizade.

Às amigas inesquecíveis Mônica e Denise pelos momentos maravilhosos que passamos juntas.

Ao Fernando Mayer Pelicice pela disposição em ajudar, sugestões valiosas e tradução do abstract.

Aos bibliotecários Maria Salete Ribelatto Arita, João Fábio Hildebranch e Márcia Regina Paiva pelo auxílio constante e pronto atendimento, especialmente à Salete, pelas conversas e palavras de apoio e incentivo.

Ao Dudu que cedeu gentilmente seu computador o qual foi imprescindível para a conclusão deste trabalho.

Ao Julio César Stevanato, mais que um cunhado, é como um irmão para mim, pelo carinho, compartilhando infinitos momentos de alegria.

Especialmente ao Alexandre, pelo seu amor verdadeiro e companheirismo, estando sempre a disposição para ajudar no que fosse preciso, dando conselhos, carinho e total apoio. Agradeço sempre a Deus por você existir na minha vida.

Às minhas amadas mãe e irmã, minhas incentivadoras, pelo amor, carinho e ajuda constante em todas as etapas da minha vida e ao meu pai pelo amor, carinho e ensinamentos que me deu, pelo exemplo de vida, estando sempre presente em nossos corações.

À CAPES pelo auxílio financeiro.

Ao Nupélia pela importância que teve em minha formação, pelo apoio total, sem o qual este trabalho não poderia ser desenvolvido.

SUMÁRIO

RESUMO	1
ABSTRACT	2
INTRODUÇÃO	3
MATERIAL E MÉTODOS	4
ÁREA DE ESTUDOS	4
AMOSTRAGENS.....	5
ANÁLISE DOS DADOS	6
CICLO HIDROLÓGICO E ATRIBUTOS DAS CHEIAS.....	7
CICLO REPRODUTIVO	8
INVESTIMENTO REPRODUTIVO	8
SUCESSO REPRODUTIVO.....	9
RESULTADOS	9
CICLO HIDROLÓGICO E ATRIBUTOS DAS CHEIAS.....	9
CICLO REPRODUTIVO	11
INVESTIMENTO REPRODUTIVO	11
SUCESSO REPRODUTIVO.....	13
DISCUSSÃO	17
REFERÊNCIAS	24

Influência do regime de cheias na reprodução de espécies de peixes com diferentes estratégias reprodutivas da planície de inundação do rio Cuiabá, Alto Pantanal, Brasil.

RESUMO

O presente estudo buscou avaliar a influência do regime de cheias do rio Cuiabá sobre a reprodução de peixes com estratégias reprodutivas distintas e levantar informações que subsidiem ações de manejo de vazão em rios regulados, visando a preservação da diversidade biótica das áreas alagáveis. Foram feitas coletas em 10 estações de amostragem localizadas em diferentes pontos da bacia, durante março de 2000 a abril de 2004. Os aparelhos de pesca utilizados consistiram em redes de espera, espinhéis, tarrafas e arrastes, com o esforço padronizado para cada tipo de aparelho. As estratégias reprodutivas avaliadas foram migrador de longa distância, migrador de curta distância, sedentário com cuidado parental e sedentário ou curto migrador com fecundação interna e os atributos das cheias analisados foram época, duração e intensidade das inundações. A duração e a época de desova foram estabelecidas a partir dos valores do índice de atividade (IAR) reprodutiva e inferências acerca do investimento reprodutivo foram baseadas na análise dos resíduos padronizados obtidos através de regressões lineares entre o peso da gônada e o peso total. Foi possível observar uma estreita relação entre a reprodução e as flutuações do nível com a constatação de que os picos reprodutivos das quatro estratégias antecederam os picos das inundações. Cheias intensas favoreceram a reprodução das espécies das estratégias migrador de longa distância e sedentário com cuidado parental. Quanto à sobrevivência de juvenis, a ocorrência de inundações mostrou-se indispensável para o sucesso do desenvolvimento inicial das espécies migradoras de longa distância, sedentárias com cuidado parental e sedentárias com fecundação interna. Diferentemente, a estratégia migrador de curta distância mostrou-se pouco dependente das cheias para reprodução. Esses resultados indicam que com a exceção dos migradores de curta distância, as cheias têm papel relevante no recrutamento de espécies das demais estratégias reprodutivas, tanto por influenciar no sucesso da desova quanto pelos seus efeitos na sobrevivência de juvenis.

Palavras-chave: estratégia reprodutiva, regime hidrológico, atributos da cheia, áreas alagáveis, Pantanal

ABSTRACT

The present study evaluated the influence of the flooding regime of the Cuiabá River on the reproductive dynamics of some fish species, with distinct reproductive strategies. This study aims to subsidize management actions in regulated rivers, especially towards biotic diversity in floodable areas. Samplings were carried out in 10 sites located in different areas of the basin, between March/2000 and April/2004. The reproductive strategies evaluated were long distance migrant, short distance migrant, sedentary with parental care and sedentary with internal fertilization. Period, duration and intensity of floods were the flooding attributes considered. Duration and time of spawning of fishes were evaluated using the index of reproductive activity (IRA) and inferences concerning the reproductive investment were based on residual analysis obtained by linear regressions between the gonadal weight and total weight. A close relationship between the reproductive dynamics and the flooding regime was observed, and the reproductive peaks of the four strategies always preceded flooding peaks. Intense floods favored gonadal development of long distance migrant species and species with parental care, but were less important for those with internal fertilization. In relation to juvenile survival, the occurrence of intense floods seemed crucial for strategies as long distance migrant, sedentary with parental care and internal fertilization, since such floods increased fish survival in the period of initial development. Differently, short distance migrant species seemed to be less dependent on floods for reproduction. These results indicate that excepting short distance migrant, the floods have a relevant role in the recruitment of species belonging to other reproductive strategies, influencing the spawning success as well as juvenile survival.

Key words: reproductive strategy, hidrological regime, flooding attributes, flooding areas, Pantanal

INTRODUÇÃO

O regime hidrológico, com a alternância de períodos de cheia e seca, constitui-se no fator ambiental de maior relevância na estruturação das comunidades e no funcionamento dos sistemas rios-planícies de inundação (Junk *et al.*, 1989; Neiff, 1990; Lowe McConnell, 1999), com importantes reflexos sobre sua integridade biótica (Camargo & Esteves, 1996; Thomaz *et al.*, 1997; Agostinho *et al.*, 2001).

O transbordamento de água do rio principal sobre a planície adjacente promove acesso a novos habitats, oferecendo, no período de cheias, ambientes variados para desova, sobrevivência de larvas e desenvolvimento inicial de juvenis, elevando a disponibilidade de alimento e abrigo para todos os estágios do ciclo de vida das comunidades aquáticas (Junk *et al.*, 1989; Neiff, 1990). Além disso, o ciclo hidrológico sincroniza eventos biológicos como maturação gonadal, migração, desova e desenvolvimento larval, crescimento e alimentação (Winemiller, 1989; Gomes & Agostinho, 1997; Lowe McConnell, 1999). Nas latitudes em que as flutuações sazonais na temperatura são pequenas, as cheias se constituem no principal gatilho para a reprodução de várias espécies de peixes (Welcomme, 1985), sendo que cheias ausentes ou reduzidas limitam ou até mesmo frustram o processo reprodutivo de muitas delas.

Adaptações anatômicas, fisiológicas e comportamentais resultantes do processo de seleção promoveram o ajuste das estratégias de vida das espécies aos eventos cíclicos de cheia e seca, e facultaram a sobrevivência destas às condições, por vezes inóspitas, dos ambientes alagados, especialmente aquelas relacionadas à decomposição da biomassa produzida no período de estiagem, como relatado para o Pantanal Mato-Grossense (Severi, 1999; Ferraz de Lima, 1999).

Entretanto, as cheias parecem afetar diferentemente a reprodução e o recrutamento de espécies com estratégias reprodutivas distintas, determinando assim variação na composição e estrutura das assembléias de peixes numa escala interanual (Agostinho *et al.*, 2004a). As grandes inundações tendem a favorecer a reprodução das espécies migradoras de longa distância, as quais desovam nas regiões mais altas da bacia e utilizam ambientes alagados nas fases iniciais do desenvolvimento (Nakatani *et al.*, 1997; Baumgartner *et al.*,

2004; Agostinho *et al.*, 2004a), sendo que aquelas duradouras podem maximizar o recrutamento (Gomes & Agostinho, 1997). Segundo Agostinho *et al.* (2004 a, b), as espécies sedentárias com cuidado parental ou fecundação interna parecem se reproduzir independentemente do regime de cheias, enquanto que as migradoras de curta distância mostram tendências intermediárias.

Baseado na hipótese de que espécies com diferentes estratégias reprodutivas respondem de forma distinta ao regime de cheias, o presente trabalho buscou avaliar as respostas reprodutivas de 16 espécies de peixes agrupadas em quatro categorias de estratégias, à intensidade, duração e época de cheias, durante diferentes ciclos hidrológicos. Especificamente, pretende-se responder se a duração, a época de desova e o investimento na produção de gametas variam entre com as flutuações do nível hidrométrico e qual a influência das cheias na sobrevivência de juvenis.

MATERIAL E MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDOS

O rio Cuiabá, com uma extensão de aproximadamente 850 km e uma bacia de drenagem de cerca de 100.000 km², é formado pela junção dos rios Manso e Cuiabazinho, sendo os rios Aricá-Mirim, Aricá-Açu, Coxipó e São Lourenço seus principais tributários. (Severi, 1999). Este rio, juntamente com o rio Paraguai, são os principais formadores do Pantanal Mato-Grossense. A formação geológica da sua bacia e o clima predominante na região, com verão quente e chuvoso e inverno seco com temperaturas relativamente amenas, determinam um padrão sazonal com períodos de elevada pluviosidade, responsáveis pelas cheias que atingem o Alto Pantanal Mato-Grossense (Severi, 1999). O clima do Pantanal é marcado por uma estação seca, que ocorre de maio a setembro, e por uma estação chuvosa, que ocorre de outubro a abril. As médias mensais de temperatura próximas à cidade de Cuiabá variam de 27,4°C em dezembro à 21,4°C em julho. Porém, ingressões de massas de ar polares, de curta duração, durante o inverno podem baixar a temperatura para próximo de 0°C (Girard *et al.*, 2003).

periodicidade trimestral. Os aparelhos de pesca utilizados consistiram em redes de espera, espinhéis, tarrafas e arrastes. Redes e espinhéis foram operados durante períodos de 24 h em cada local de amostragem, com revistas às 7:00 h, 17:00 h e 22:00 h, enquanto os dois últimos foram utilizados durante a manhã e à noite. Após a despesca registrou-se para cada indivíduo o comprimento total (cm), o comprimento padrão (cm), o peso total (0,01 g), o peso das gônadas (0,01 g), o sexo e o estágio de maturação gonadal (imaturo, repouso, início de maturação, maturação, maduro, semi-esgotado, esgotado e recuperação) adaptado de Vazzoler (1996).

ANÁLISE DOS DADOS

Para a análise dos dados, as espécies foram agrupadas de acordo com a estratégia reprodutiva adotada. Como *estratégia reprodutiva* entende-se o conjunto de características que um indivíduo deve manifestar para ter sucesso na reprodução, deixando descendentes de modo a garantir o equilíbrio da população. As características que compõem a estratégia são denominadas *táticas reprodutivas* e podem sofrer variações devido às alterações ambientais, de modo a garantir o sucesso da reprodução naquele ambiente (Vazzoler, 1992; 1996).

As principais estratégias reprodutivas exibidas pelos peixes da bacia do rio Cuiabá foram classificadas em quatro grupos, sendo cada um representado por quatro espécies, escolhidas a priori. Os critérios de classificação foram baseados em Miyamoto (1990), Vazzoler (1996), Agostinho *et al.* (2003) e Suzuki *et al.* (2005), considerando-se informações de espécies de mesmo gênero quando informações específicas não estiveram disponíveis.

Grupo LM - Migradoras de longa distância, com fecundação externa, sem cuidado parental: Enquadram-se nesta categoria as espécies que realizam grandes migrações longitudinais (deslocamentos maiores que 100 km). Estas espécies utilizam mais de um habitat durante seu ciclo de vida e migram rio acima para desovar em locais específicos, enquanto os juvenis utilizam as partes mais baixas, especialmente lagoas, como local de desenvolvimento inicial. Geralmente, são de grande porte e apresentam desova sazonal e total, fecundidade elevada, ovócitos pequenos e rápido desenvolvimento embrionário. Os ovos são livres, o que facilita o carregamento passivo e o acesso às áreas de desenvolvimento. Segundo Winemiller (1989) essas espécies pertencem à “estratégia sazonal”, sendo aqui representada por *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1836), Prochilodontidae, Characiformes; *Rhaphiodon vulpinus* Spix & Agassiz, 1829, Cynodontidae, Characiformes; *Pterodoras granulosus* (Valenciennes,

1821), Doradidae, Siluriformes; *Hemisorubim platyrhynchos* (Valenciennes, 1840), Pimelodidae, Siluriformes.

Grupo CM - Migradoras de curta distância, com fecundação externa, sem cuidado parental: São espécies que realizam migrações menores que 100 km, executando principalmente deslocamentos laterais. Possuem fecundidade relativamente elevada e ovócitos pequenos. A desova pode ser total ou parcelada e o período reprodutivo pode estender-se por vários meses. Pertencem à “estratégia oportunista” segundo Winemiller (1989). Representam essa categoria *Acestrorhynchus pantaneiro* Menezes, 1992, Characidae, Characiformes; *Hemiodus orthonops* Eigenmann & Kennedy, 1903, Hemiodontidae, Characiformes; *Pachyurus bonariensis* Steidachner, 1879, Scianidae, Perciformes; *Trachydoras paraguayensis* (Eigenmann & Ward, 1907), Doradidae, Siluriformes.

Grupo CP – Sedentárias, com fecundação externa e com cuidado parental: Desova predominantemente múltipla durante um longo período, fecundidade baixa, ovos grandes, adesivos e embriogênese prolongada. O cuidado parental é bem desenvolvido, incluindo a construção de ninhos e o transporte de ovos aderidos ao corpo, entre outros. Essas espécies investem grande quantidade de energia por indivíduo da prole. Pertencem à “estratégia de equilíbrio” (Winemiller, 1989). Neste estudo, essa categoria está representada por *Serrassalmus marginatus* Valenciennes, 1837; *Serrassalmus maculatus* Kner, 1858; *Pygocentrus nattereri* Kner, 1858, pertencentes à Família Serrasalminae, Ordem Characiformes e *Loricariichthys labialis* (Boulenger, 1895), Loricariidae, Siluriformes.

Grupo FI - Curto migradoras ou sedentárias com fecundação interna sem cuidado parental: Podem apresentar dimorfismo sexual e rituais de acasalamento associados ao comportamento reprodutivo. A fecundidade é relativamente baixa com ovos de tamanho médio e geralmente, são ocultadoras da prole. No caso das espécies aqui analisadas, o desenvolvimento é externo. Representam essa categoria *Auchenipterus osteomystax* (Ribeiro, 1918), *Auchenipterus nigripinis* (Boulenger, 1895), *Parauchenipterus galeatus* (Linnaeus, 1766), pertencentes à Família Auchenipteridae, Ordem Siluriformes e *Ageneiosus brevifilis* Valenciennes, 1840, Ageneiodidae, Siluriformes.

CICLO HIDROLÓGICO E ATRIBUTOS DAS CHEIAS

Os dados do ciclo hidrológico do rio Cuiabá foram fornecidos pela Agência Nacional de Águas (ANA), tendo sido obtidos na Estação Hidrológica de Cuiabá-MT. As informações obtidas no hidrográfico, consideradas como atributos do regime de cheias, foram *duração das cheias* (número e % de dias em que a cota manteve-se acima do valor limiar de transbordamento), *época* ou *retardo das cheias* (mês inicial das cheias, em relação à média histórica) e *intensidade das cheias* (nível máximo anual e nível médio no período de cheias). O valor limiar a partir do qual foi considerado transbordamento foi representado pela média das cotas diárias de janeiro de 1933 à março de 2004.

CICLO REPRODUTIVO

A duração e a época de desova foram estabelecidas para as quatro estratégias a partir dos valores do Índice de Atividade Reprodutiva (IAR - Agostinho *et al.*, 1991) correspondentes a atividade moderada ($5 \leq \text{IAR} < 10$) e intensa ($\text{IAR} \geq 10$), sendo este índice dado pela equação:

$$\text{IAR} = \frac{\ln N_i \left(\frac{n_i}{\sum n_i} + \frac{n_i}{N_i} \right) * \frac{\text{RGS}_i}{\text{RGS}_e}}{\ln N_m \left(\frac{n_m}{\sum n_i} + 1 \right)} * 100$$

Sendo:

N_i = nº de indivíduos na unidade amostral i ;

n_i = nº de indivíduos “em reprodução” na unidade amostral i ;

N_m = nº de indivíduos na unidade amostral com maior n ;

n_m = nº de indivíduos “em reprodução” na unidade amostral com maior n ;

RGS_i = RGS média dos indivíduos “em reprodução” na unidade amostral i ;

RGS_e = maior valor individual de RGS (peso das gônadas*100/peso total).

INVESTIMENTO REPRODUTIVO

As inferências acerca do investimento reprodutivo das espécies com distintas estratégias foram baseadas no peso dos ovários maduros de fêmeas capturadas durante o período reprodutivo em anos com ciclos hidrológicos diferentes. Inicialmente, para a remoção do efeito do tamanho corporal, foram feitas análises de covariância (ANCOVA) para obtenção do peso da gônada a partir das médias ajustadas. A covariável foi o peso dos indivíduos, a variável resposta o peso da gônada e a variável categórica os anos. Entretanto, a existência de interação entre os anos e o peso total impossibilitou o cálculo das médias ajustadas por violar o pressuposto do paralelismo. Desta maneira, optou-se por utilizar os resíduos médios padronizados obtidos através de regressões lineares entre o peso da gônada (variável dependente) e o peso total (variável independente), ambos logaritmizados. Para verificar se as médias dos resíduos diferiram estatisticamente entre os anos foram aplicadas análises de variância não paramétricas (ANOVA) de modelos nulos (5000 randomizações-ECOSIM) (Gotelli & Enstminger, 2001). Adotou-se nível de significância de $\alpha = 0,05$.

A duração, época de desova e intensidade reprodutiva foram avaliadas apenas para os anos em que as coletas foram mensais, sendo este período dividido em: *1º ano* (abril de

2000 a março de 2001), 2^o ano (agosto de 2002 a março de 2003) e 3^o ano (abril de 2003 à abril de 2004).

SUCESSO REPRODUTIVO

O sucesso reprodutivo foi avaliado com base na captura mensal de jovens do ano de cada espécie durante todo o período de estudo (março de 2000 à abril de 2004). Foram classificados como jovens do ano aqueles indivíduos com comprimentos inferiores ao da primeira maturação (UEM/Nupélia - Furnas Centrais Elétricas, 2005), exceto para migradores de longa distância (Grupo 1), cujo tamanho limite foi aquele de um ano, estimado através de equação de crescimento disponíveis em Perez-Lizama (1994), Miranda *et al.* (2000), Feitoza *et al.* (2004) e Penha *et al.* (2004).

Para verificar os níveis de correlação entre o captura total de indivíduos jovens e os atributos das cheias (duração, época e intensidade) de cada ano, foram feitas correlações de Pearson (linear) e Spearman (não linear), empregando-se o programa Statistica 7.0.

RESULTADOS

CICLO HIDROLÓGICO E ATRIBUTOS DAS CHEIAS

As variações diárias do nível do rio Cuiabá baseadas em dados históricos apontaram que 240 cm foi o valor limiar a partir do qual considerou-se transbordamento e que dezembro foi o mês inicial das cheias (Fig. 2A). As flutuações sazonais do ciclo hidrológico mostraram que as cheias no rio Cuiabá ocorrem entre dezembro e abril.

A análise de cinco ciclos hidrológicos durante o período de estudos evidenciou regimes hidrológicos distintos entre os anos (Fig. 2B). No período 1999-2000, o nível hidrométrico oscilou acima e abaixo da cota de transbordamento durante 39 dias, caracterizando cheia curta e descontínua. No ciclo hidrológico subsequente (2000-2001), os níveis fluviométricos ultrapassaram o limiar de transbordamento apenas durante cinco dias, sendo considerado como um período sem cheias. Cheias duradouras ocorreram nos anos de 2001-2002 e 2002-2003 (120 e 102 dias, respectivamente), com destaque para o primeiro ciclo, no qual as cheias iniciaram mais cedo (início de dezembro) e alcançaram as maiores

cotas (709 cm). No ciclo 2003-2004 ocorreram cheias intensas (688 cm), porém de curta duração (70 dias) (Tabela I).

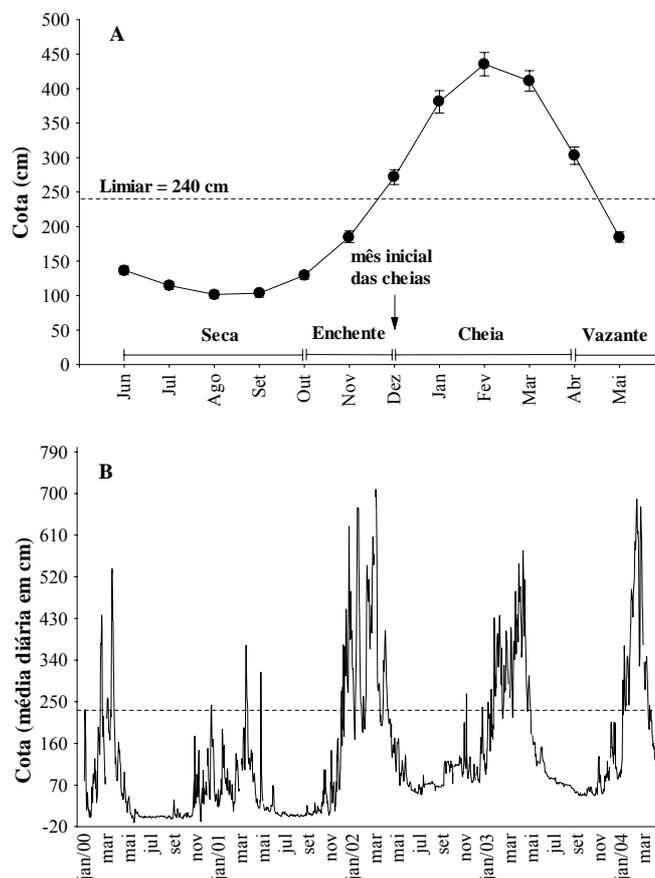


FIG. 2. A – Valores médios mensais das cotas do rio Cuiabá baseados em dados históricos (janeiro/1933-março/2004). Barra vertical = erro padrão. B – Variações diárias do nível hidrométrico durante o período de estudo.

TABELA I. Valores dos atributos das cheias do rio Cuiabá nos diferentes anos.

<i>Atributos da cheia</i>	1999-00	2000-01	2001-02	2002-03	2003-04
Duração (nº de dias)	39	5	120	102	70
Duração (% dias de cheia no ano)	10,68	1,37	32,88	27,95	19,18
Época (início da cheia)	15-Fev	14-Mar	8-Dez	19-Jan	3-Jan
Retardo* (relação à média histórica)	5	7	1	4	3
Intensidade (nível máx. anual – cm)	520	372	709	577	688
Intensidade (nível méd. cheia – cm)	362,22	308,80	371,10	355,29	421,29

* Número de quinzenas a partir da média histórica (1ª quinzena de dezembro)

CICLO REPRODUTIVO

A análise dos valores médios de IAR revelaram que, em geral, a reprodução das espécies das quatro estratégias consideradas ocorreu durante a primavera e verão (Fig. 3), estações com maior fotoperíodo e temperatura, embora estas variáveis não apresentem variações relevantes ao longo do ano. Dois padrões comuns às quatro estratégias emergiram desta análise, ou seja, (i) os picos de atividade reprodutiva antecederam os picos das cheias, e (ii) o período reprodutivo foi mais restrito no ano de cheias curtas e intensas, prolongado naquele de cheias duradouras (pelo menos por um mês) e ainda mais extenso na ausência de cheias. Por outro lado o período reprodutivo das espécies migradoras de longa distância (LM) e daquelas com fecundação interna (FI), quando comparado ao das demais, foi mais curto, estendendo-se de novembro a fevereiro e de dezembro a março, respectivamente. Assim, espécies migradoras de curta distância (CM), tiveram atividade reprodutiva relevante entre outubro e março enquanto aquelas com cuidado parental (CP), entre agosto e março.

INVESTIMENTO REPRODUTIVO

O investimento reprodutivo das estratégias migrador de longa distância (LM) e cuidado parental (CP) seguiu a mesma tendência nos diferentes anos, sendo maior no ano de cheia intensa e curta (3º ano), intermediário quando as cheias foram duradouras (2º ano) e menor no ano em que não houve cheia (1º ano) (Fig. 4A e Fig. 4C). O inverso ocorreu com as espécies com fecundação interna, cujos ovários apresentaram-se mais pesados no 1º ano e mais leves no 3º (Fig. 4D). O investimento de energia na produção de gametas das espécies migradoras de curta distância foi elevado no 3º e no 1º ano de estudo e baixo no 2º (Fig. 4C). A ANOVA de modelos nulos revelou diferenças significativas entre as médias de resíduos nos diferentes anos para todas as estratégias analisadas.

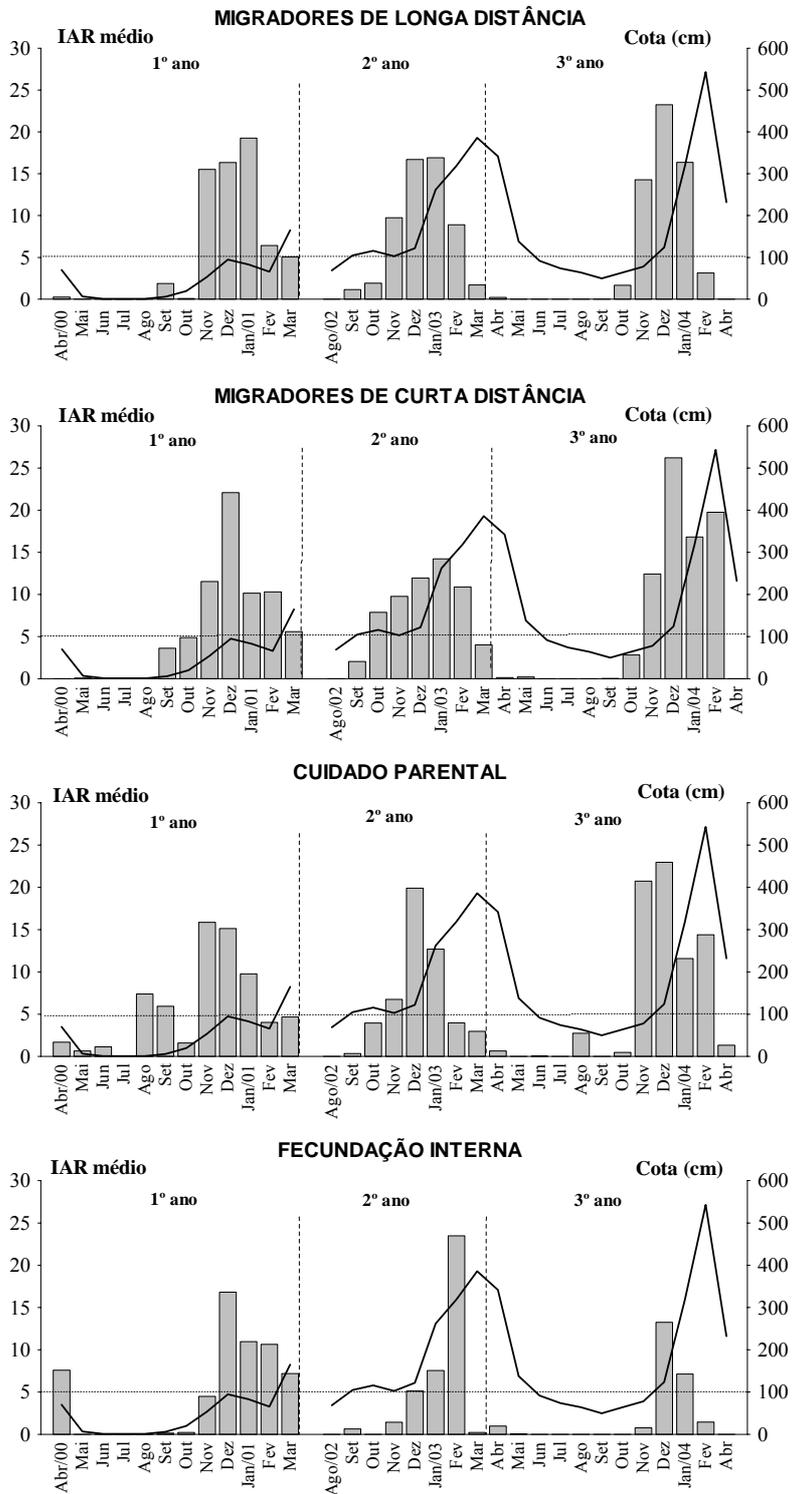


FIG. 3. Valores médios mensais de IAR das quatro estratégias (barras verticais) e valores das cotas médias mensais do nível hidrométrico do rio Cuiabá (linhas contínuas). Linhas tracejadas = divisão dos anos de estudo. Linhas pontilhadas = valor de IAR a partir do qual foi considerado período reprodutivo.

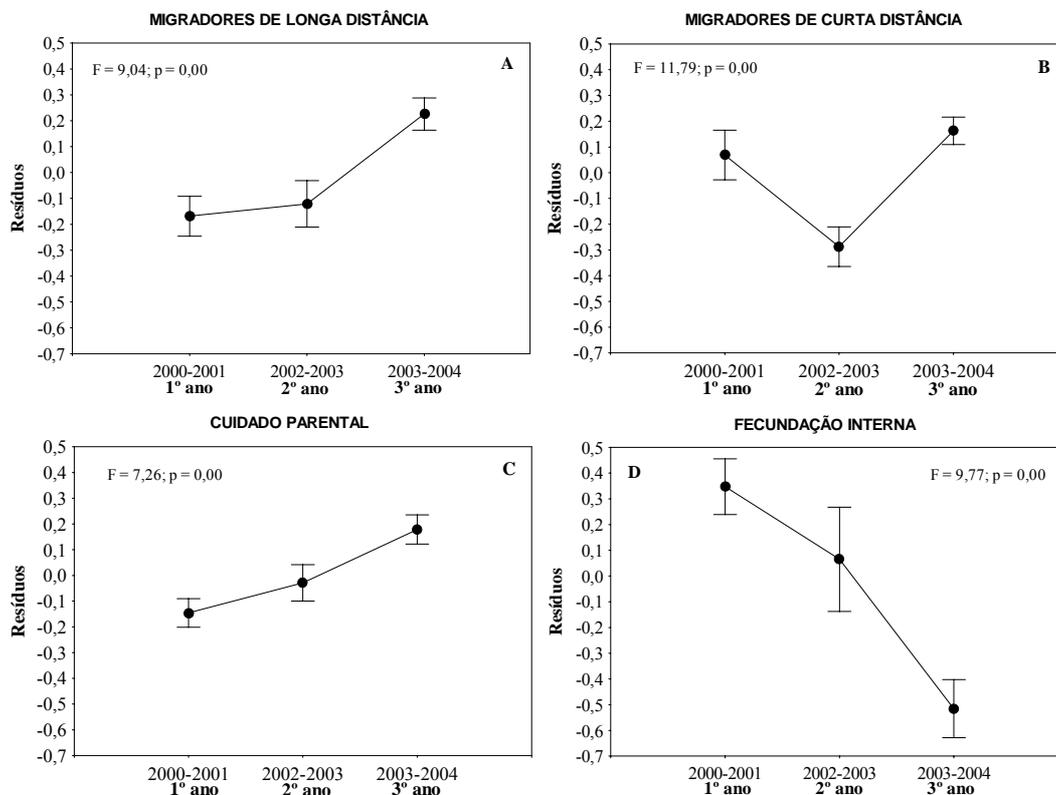


FIG. 4. Valores médios dos resíduos padronizados para as quatro estratégias nos diferentes anos. Os resultados das análises de variância encontram-se inseridos nos gráficos. Barra vertical = erro padrão.

SUCESSO REPRODUTIVO

A captura de indivíduos jovens (Fig. 5) no período subsequente ao transbordamento evidenciou que, no geral, as cheias, em especial a de 2001-2002, favoreceram a sobrevivência e o desenvolvimento de juvenis das espécies de todas as estratégias, exceto daquelas migradoras de curta distância (CM). As menores capturas ocorreram no período subsequente à ausência de cheias (2001), o que reforça a importância deste evento na etapa inicial do desenvolvimento das espécies dessas estratégias. A captura de jovens das espécies migradoras de curta distância não mostrou relação com o regime de cheias, sendo maior em 2000, ano de cheia muito curta e descontínua (ciclo 1999-2000) e com valores similares entre os anos de 2001 (em que não houve cheia – ciclo 2000-2001) e 2004 (cheia

curta e intensa – ciclo 2003-2004). Para esta estratégia, a menor abundância de juvenis foi constatada em 2003, no período subsequente à uma cheia duradoura (ciclo 2002-2003).

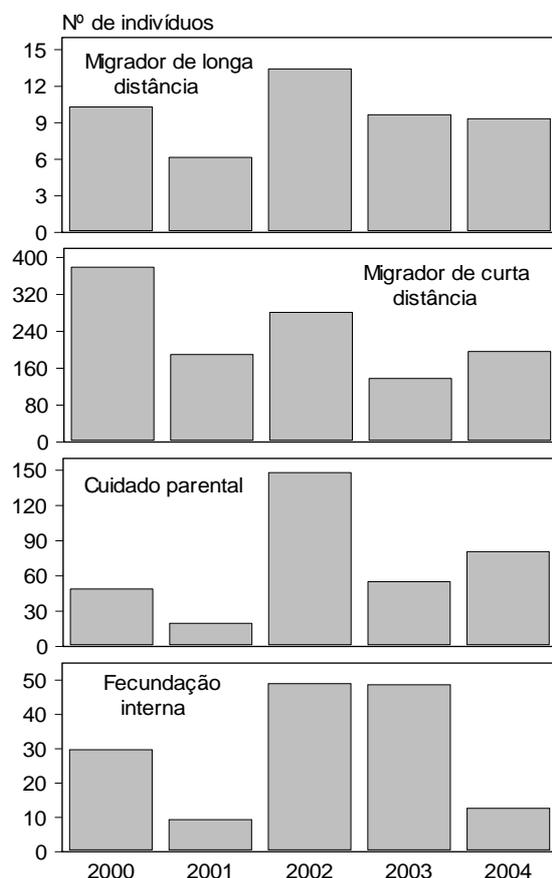


FIG. 5. Captura de indivíduos jovens das quatro estratégias nos diferentes anos de estudo. As capturas totais em cada ano foram divididas pelo número de coletas realizadas, sendo 10 em 2000, 7 em 2001, 6 em 2002, 12 em 2003 e 3 em 2004.

As correlações entre os atributos das cheias e a captura de jovens (Tabela II) mostraram que as estratégias migrador de longa distância (LM), cuidado parental (CP) e fecundação interna (FI) relacionaram-se positivamente (r de Pearson e ρ de Spearman) com a duração, nível fluviométrico máximo anual e nível médio durante as cheias. Estas correlações foram, em geral, maiores com a duração das cheias, seguido pelo nível fluviométrico máximo alcançado e baixa com o nível médio durante as cheias, exceto para aquelas com cuidado parental, cuja abundância de jovem esteve mais relacionada às cotas

máximas. Para estas estratégias, a abundância de jovens do ano correlacionou-se negativamente com a época das cheias, indicando que atrasos no período de cheias são deletérios ao recrutamento. As capturas de jovens curto-migradores não se mostraram relacionadas com os atributos do regime de cheias considerados, especialmente com a duração destes eventos.

TABELA II. Valores das correlações de Pearson e Spearman entre a captura total de jovens das quatro estratégias e atributos das cheias. Destaques em negrito indicam níveis de correlação significativos ($p < 0,05$). LM = migrador de longa distância; CM = migrador de curta distância; CP = sedentário com cuidado parental e FI = sedentário ou curto migrador com fecundação interna.

	<i>Pearson</i>				<i>Spearman</i>			
	LM	CM	CP	FI	LM	CM	CP	FI
Duração (%)	0,82	-0,13	0,82	0,82	0,70	0,00	0,90	0,90
Época (retardo da cheia)	-0,90	-0,11	-0,96	-0,60	-0,60	-0,20	-1,00	-0,70
Nível máximo anual (cm)	0,81	0,06	0,87	0,47	0,60	0,20	1,00	0,70
Nível médio na cheia (cm)	0,48	0,08	0,53	0,04	0,40	0,50	0,80	0,30

Os resultados obtidos neste estudo acerca dos eventos do ciclo reprodutivo, investimento na produção de gametas e sucesso reprodutivo encontram-se sumarizados na tabela III.

TABELA III – Resultados obtidos no presente estudo para as diferentes estratégias. LM: migrador de longa distância; CM: migrador de curta distância; CP: sedentário com cuidado parental; FI: sedentário ou curto migrador com fecundação interna.

Ciclo reprodutivo					
	Período reprodutivo	Pico reprodutivo	Duração da desova entre os anos		
			2000-2001	2002-2003	2003-2004
LM	novembro a fevereiro	antecedeu o pico de cheias	restrita	prolongada (mín. 1 mês)	mais extensa
CM	outubro a março	antecedeu o pico de cheias	restrita	prolongada (mín. 1 mês)	mais extensa
CP	agosto a março	antecedeu o pico de cheias	restrita	prolongada (mín. 1 mês)	mais extensa
FI	dezembro a março	antecedeu o pico de cheias	restrita	prolongada (mín. 1 mês)	mais extensa

Investimento reprodutivo			
	2000-2001	2002-2003	2003-2004
	(ausência de cheia)	(cheia duradoura)	(cheia intensa e curta)
LM	menor	Intermediário	maior
CM	elevado	Baixo	elevado
CP	menor	Intermediário	maior
FI	maior	Intermediário	menor

Sucesso reprodutivo	
LM	Cheias, especialmente a duradoura e intensa, favoreceram a sobrevivência de jovens. As menores capturas ocorreram após a ausência de cheias.
CM	Maior captura de jovens no ano subsequente a cheia curta e descontínua e menor captura no ano subsequente à cheia duradoura.
CP	Cheias, especialmente a duradoura e intensa, favoreceram a sobrevivência de jovens. As menores capturas ocorreram após a ausência de cheias.
FI	Cheias, especialmente a duradoura e intensa, favoreceram a sobrevivência de jovens. As menores capturas ocorreram após a ausência de cheias.

Correlação entre a captura de jovens e atributos das cheias	
LM	Positiva com duração (maior), nível máximo anual e nível médio nas cheias. Negativa com a época (atraso das cheias).
CM	Não mostrou relação, especialmente com a duração das cheias.
CP	Positiva com duração, nível máximo anual (maior) e nível médio nas cheias. Negativa com a época (atraso das cheias).
FI	Positiva com duração (maior), nível máximo anual e nível médio nas cheias. Negativa com a época (atraso das cheias).

DISCUSSÃO

A influência do regime de cheias, especialmente sua intensidade e duração, sobre a reprodução de peixes migradores neotropicais tem sido objeto de vários estudos nas últimas décadas. Assim, o sincronismo da desova com o aumento do nível hidrométrico tem sido amplamente discutido na literatura (Godoy, 1975; Vazzoler & Menezes, 1992; Agostinho *et al.*, 1995; Humphries *et al.*, 1999; Severi, 1999; Ferraz de Lima, 1999; Agostinho *et al.*, 2000; Agostinho *et al.*, 2003; Agostinho *et al.*, 2004 a, b). Entretanto, mesmo para os migradores, os fatores ambientais que estimulam tanto a desova quanto maturação gonadal e movimentos migratórios não são ainda muito claros. Possivelmente, um conjunto de fatores tais como foto-período, temperatura, condutividade da água, elevação do nível hidrométrico, disponibilidade de alimento associados à mudanças fisiológicas do indivíduo deve ter implicação nesses processos. Godoy (1975) relata que a cheia é o mais importante fator proximal que desencadeia a desova, sendo a dinâmica do fluxo da água fundamental para a fertilização e flutuabilidade dos ovos. Suzuki *et al.* (2004) relacionaram a intensidade reprodutiva com variáveis ambientais e concluíram que: i) a temperatura e o foto-período constituem gatilhos preditivos que desencadeiam o processo de maturação gonadal; ii) o início das cheias é o gatilho sincronizador da desova; iii) o pico das cheias é o gatilho finalizador do período reprodutivo. O início da migração parece estar relacionado com as primeiras chuvas que ocorrem no período de seca (Agostinho *et al.*, 2003). De acordo com Duque *et al.* (1998) fatores bióticos também estão envolvidos no processo migratório de *Prochilodus lineatus*, que ocorre em resposta às limitações de espaço e alimento devido à elevada densidade de indivíduos no rio durante a seca. Para obtenção de respostas mais precisas acerca dos gatilhos que desencadeiam eventos de maturação gonadal, desova e migração, seria conveniente a realização de experimentos que manipulem uma variável ambiental controlando as demais (Humphries *et al.*, 1999).

Para a região do alto Pantanal, onde o presente estudo foi realizado, é reconhecido que o ciclo de vida dos peixes migradores apresenta uma estreita relação com as flutuações sazonais do nível do rio Cuiabá, onde a conectividade entre o leito do rio e a zona inundável exerce papel fundamental no ciclo de vida das espécies (Severi, 1999; Ferraz de

Lima, 1999). Anualmente, no início da estação seca, os peixes começam a se organizar em cardumes e se deslocam para as porções mais altas da bacia. Com a elevação do nível hidrométrico ocorre a desova (“rodada”) na calha do rio Cuiabá ou de tributários. Os milhões de ovos lançados e fecundados hidratam-se e são carregados, enquanto se desenvolvem, para trechos inferiores desses rios. Quando ocorre o transbordamento da água, as larvas são levadas para as áreas alagadas marginais onde ocorrerá seu desenvolvimento inicial (Agostinho *et al.*, 1993). Os adultos com gônadas esgotadas descem também o rio e entram na planície, onde se recuperam dos efeitos da migração e reprodução alimentando-se fartamente. Os jovens ficam confinados nas baías (lagoas temporárias ou permanentes), corixos (canais de ligação entre baías) e vazantes (escoadouros naturais de água) (Severi, 1999; Ferraz de Lima, 1999) por no máximo 2 anos antes que passem a compor o estoque adulto (Agostinho *et al.*, 1993; Gomes & Agostinho, 1997; Agostinho *et al.*, 2003). Durante a vazante ocorre o recuo de adultos e jovens para o leito do rio. O movimento de retorno dos peixes para o rio em grande alvoroço, com carnívoros perseguindo os forrageiros e juvenis é conhecido regionalmente como “lufada” e marca o início do ciclo da pesca anual (Por, 1995; Resende *et al.*, 1996; Ferraz de Lima 1999; Severi, 1999).

Por outro lado, as relações das cheias com espécies consideradas não migradoras de longa distância têm sido pouco estudadas. Dada a profusão de estratégias exibidas pelos peixes neotropicais e as marcantes alterações ambientais impostas ciclicamente pelas cheias em planícies de inundação, criando algumas vezes condições adversas, seria esperado que as espécies com estratégias distintas respondessem de forma diferenciada aos atributos do regime de hidrológico. Verificou-se, neste estudo, que, independentemente da estratégia, os picos reprodutivos das espécies antecedem os picos das cheias, mostrando que a associação da reprodução com o início da elevação do nível das águas é um padrão comum à maioria das estratégias reprodutivas da ictiofauna do alto Pantanal. Nesta época, o aumento do fotoperíodo e da temperatura favorece a desova das espécies e o alagamento da planície oferece abrigo e alimento abundante para os juvenis das quatro estratégias consideradas. A tendência de maior atividade reprodutiva preceder às cheias foi verificada também por

Paugy (2002) na África, Agostinho *et al.* (2004a) e Suzuki *et al.* (2004) na bacia do alto rio Paraná.

Entretanto, a resposta das espécies à variação interanual dos atributos do ciclo hidrológico em relação ao investimento reprodutivo variou entre os grupos de estratégia. Assim, o investimento reprodutivo das espécies migradoras de longa distância e daquelas com cuidado parental foi maior no ano de cheia intensa (2003-2004) do que quando estas foram duradouras (2002-2003). Em anos com cheias intensas e curtas as espécies tendem a apresentar elevada atividade reprodutiva num período de tempo reduzido. Já em anos com cheias duradouras e de menor volume, o período reprodutivo parece prolongar-se, porém com menor intensidade reprodutiva, como demonstrado pelos resíduos da relação entre o peso das gônadas e peso total ou pelos valores mensais do índice de atividade reprodutiva. Esta flexibilidade nos períodos de desova permite as espécies sincronizarem sua reprodução com condições ambientais mais favoráveis à sobrevivência da prole (King *et al.*, 2003). Desta forma, um súbito aumento do nível da água, característico de cheia rápida e intensa, pode provocar o desenvolvimento final das gônadas e desovas imediatas, enquanto uma elevação lenta, característica de cheias duradouras, pode resultar em desovas mais prolongadas, pois a condição favorável tende a perdurar. A constatação de ovários mais leves no período reprodutivo de 2000-2001 revelou menor investimento das espécies longomigradoras e sedentárias com cuidado parental na produção de gametas na ausência de inundações. O processo de maturação gonadal inicia-se ainda no período da seca (Por, 1995; Duque *et al.*, 1998). Desta forma, haverá desenvolvimento ovocitário independentemente da inundação da planície. Porém, a inexistência ou até mesmo a ocorrência de cheias em reduzidas dimensões comprometem ou até mesmo frustram a desova de muitas espécies de peixes, podendo levar à reabsorção dos ovócitos, refletindo na diminuição do peso das gônadas. Espécies reofílicas podem atrasar a desova até que ocorra elevação do nível da água, podendo haver regressão gonadal pela reabsorção dos ovócitos, se a cheia não se efetivar (Humphries *et al.*, 1999). Assim, o peso da gônada em anos de seca pode ser menor.

Contrariamente, o investimento reprodutivo das espécies migradoras de curta distância e daquelas com fecundação interna foi elevado no ano de estiagem (2000-2001).

A permanência de baixo nível hidrométrico durante o período de desova parece não afetar o desenvolvimento gonadal de espécies com essas estratégias. Por outro lado, cheias prolongadas (2002-2003) resultaram em baixo peso das gônadas e valores do índice de atividade reprodutiva entre os migradores de curta distância e cheias intensas de curta duração (2003-2004) reduziram a desova daquelas com fecundação interna. A reprodução de espécies com esta última estratégia parece ocorrer independentemente do regime de cheia (Agostinho *et al.*, 2004a). A fecundação interna pode ser vantajosa em condições ambientais severas, com alta densidade de predadores de formas embrionárias e larvais, pois além de reduzir o tempo de exposição da prole no ambiente, ainda assegura a fecundação dos ovos, fato importante para espécies com fecundidades relativamente baixas (Veríssimo, 1999). Três das seis espécies mais abundantes nos anos iniciais do reservatório de Itaipu, quando o sistema mostrou grande instabilidade limnológica, pertenceram a este grupo de peixes, embora fecundação interna se constitua em menos de 3% do total de espécies da bacia do alto rio Paraná (Agostinho *et al.*, 2000).

O grau de sobrevivência da geração resultante de uma desova ou coorte, determinará a intensidade do recrutamento de jovens e, portanto, se a abundância de uma população será mantida ou não (Vazzoler, 1992). O regime de cheias é um dos fatores ambientais preponderantes nos níveis de recrutamento, visto que além de afetar o sucesso da reprodução, controla as taxas de sobrevivência das fases iniciais de desenvolvimento (, 1979; Lowe McConnell, 1999, Machado Allison, 1990).

No presente estudo, as cheias, especialmente a do ciclo 2001-2002 (duradoura, intensa e sem retardo) favoreceram a sobrevivência e o desenvolvimento de juvenis de espécies migradoras de longa distância, com cuidado parental e com fecundação interna. A captura de jovens dessas estratégias mostrou-se altamente correlacionada com a duração e intensidade das cheias, excetuando-se aqueles de fecundação interna, com baixa correlação com este último atributo. As menores capturas registradas no ano de 2001, que se seguiram a um ciclo de excepcional estiagem, realçam a importância das inundações na etapa inicial do desenvolvimento dessas espécies. Mesmo espécies com elevado investimento reprodutivo durante este ciclo, como aquelas com fecundação interna, não superaram as condições adversas da seca, resultando numa baixa sobrevivência de jovens. O alagamento

da planície gera um vasto ambiente altamente produtivo, rico em alimento e abrigo para formas jovens destas estratégias. A inundação da vegetação eleva a complexidade estrutural, proporcionando ampla diversidade de habitats e substrato para desova de espécies ocultadoras da prole e das que constroem ninhos. Assim, os ambientes da planície de inundação constituem-se em berçários naturais tanto para as larvas que eclodem ali, como também para aquelas que são trazidas pela correnteza das partes mais altas da bacia.

Entretanto, as espécies migradoras de curta distância mostraram-se independentes das cheias para o desenvolvimento inicial, apresentando correlações baixas ou nulas entre a abundância de jovens do ano e a intensidade ou duração das cheias. Diferentemente das outras estratégias, a correlação entre a duração e captura de jovens foi negativa (Pearson) e nula (Spearman), sugerindo que longos períodos de inundação podem oferecer restrições ao desenvolvimento inicial dos jovens de espécies que executam pequenas migrações reprodutivas e ainda, que essas variáveis podem não estar associadas. A maior captura de jovens ocorreu em 2000, sucedendo um ciclo de cheia extremamente rápida (39 dias). A permanência de cotas abaixo do nível de transbordamento durante o período reprodutivo parece não afetar a sobrevivência dos jovens desta estratégia, pois as capturas em 2001, após um ano de seca, foram maiores que em 2003 (cheia duradoura) e equivalentes às de 2004 (cheia intensa). As razões para a ausência de resposta deste grupo ao regime de cheias carecem ainda de estudos complementares. É possível que o fato deste ser o mais heterogêneo entre os grupos analisados, tanto filogeneticamente como em suas estratégias alimentares, possa explicar este resultado. Uma análise a nível específico poderia ser útil. Neste estudo, entretanto, busca-se entender os padrões a nível de grupos de estratégias reprodutivas (guildas reprodutivas).

King *et al.* (2003) enumeram como condições ótimas de cheias para o sucesso do recrutamento: i) a coincidência com altas temperaturas; ii) previsibilidade; iii) lentidão na elevação e redução do nível do rio; iv) duração de algumas semanas a poucos meses; v) grande extensão da área alagada. Em regiões neotropicais a primeira condição normalmente é atendida. Entretanto, as demais podem variar, apresentando características distintas a cada ano.

A previsibilidade inter-anual das cheias é crucial para um bom recrutamento, pois favorece o desenvolvimento de adaptações morfológicas, comportamentais e fisiológicas dos organismos aquáticos que aguardam a cheia (Junk *et al.*, 1989; Bayley, 1991). Na região do Pantanal, anos úmidos podem ser seguidos de anos secos o que afeta de forma marcante a dinâmica das populações e estrutura das comunidades aquáticas (Mourão *et al.*, 2002). Gomes & Agostinho (1997) verificaram que a falha no recrutamento de *P. lineatus* pela ausência de cheias em 1986, no rio Paraná, teve reflexo no rendimento pesqueiro de 1988, quando se observou uma lacuna correspondente a indivíduos com 2 anos de idade.

Cheias duradouras são vantajosas para o recrutamento por oferecer abrigo e alimento por mais tempo, possibilitando às espécies alcançar tamanhos mais restritivos à predação (Veríssimo, 1999; Agostinho *et al.*, 2001; Agostinho *et al.*, 2004a; Jurajda *et al.*, 2004). Agostinho *et al.* (1993) relatam que a retração da água após cheias duradouras, trouxeram para a calha do rio Paraná juvenis de *P. lineatus* maiores do que quando as cheias foram curtas. Agostinho *et al.* (2004a) verificaram que cheias duradouras favoreceram o recrutamento de espécies migradoras. No rio Mississipi, ambiente temperado, a captura de juvenis de espécies com cuidado parental aumentou em ano de cheia duradoura (Sparks *et al.*, 1998). Esses autores relatam que o alagamento confere acesso a solos firmes e vegetação terrestre recentemente inundados, substratos propícios para a construção dos ninhos. Entretanto, períodos prolongados de águas altas podem causar deterioração da qualidade da água devido ao consumo de oxigênio pelo processo intenso de decomposição da vegetação submersa. São gerados ambientes anóxicos que resultam na mortalidade massiva de peixes, fenômeno conhecido na região do Pantanal como “dequada” (Calheiros & Fonseca Jr, 1996; Resende *et al.*, 1996). Cheias curtas, no entanto, geralmente, resultam de um rápido aumento do nível e são acompanhadas também por queda brusca (Bayley, 1991). Com a retração repentina da água peixes que habitam a calha do rio podem ficar retidos em lagoas da planície de inundação. Elevadas taxas de mortalidade podem ocorrer nesses ambientes no período seco e podem intensificar-se devido ao atraso das cheias naturais (Agostinho *et al.*, 2000). Além disso, como já mencionado, períodos curtos de cheias trazem para a calha dos rios peixes com tamanhos pequenos e, portanto, passíveis de maior mortalidade por predação. Assim, cheias intensas

que alagam grandes áreas da planície podem ser menos importantes para o recrutamento se forem de curta duração (Agostinho *et al.*, 2004a).

Embora a análise das espécies agrupadas em estratégias (guildas reprodutivas) introduza maior variabilidade nas respostas, esta opção visa auxiliar na solução de um dos maiores problemas do manejo de ecossistemas que é considerar muitas espécies simultaneamente. O uso destas constitui-se, portanto, em uma importante ferramenta para ações de manejo, porque espécies funcionalmente similares, provavelmente, respondem de maneira similar ao longo de gradientes ambientais ou distúrbios específicos (Gronwald, 2004).

Conclui-se, portanto que, com a exceção dos migradores de curta distância, as cheias têm papel relevante no recrutamento de espécies das demais estratégias reprodutivas, tanto por influenciar no sucesso da desova como pelos seus efeitos na sobrevivência de juvenis. Este fato tem grande implicação na conservação da diversidade ictiofaunística do Pantanal, visto que nas últimas décadas constata-se, especialmente nos trechos altos da bacia, um intenso uso consumptivo de suas águas para irrigação e o controle de vazão por represamentos para abastecimento e produção de hidroeletricidade.

REFERÊNCIAS

- Agostinho, A. A., Suzuki, H. I., Sampaio, A. A. & Borges, J. D. R. (1991). Índice de atividade reprodutiva: uma proposta da atividade reprodutiva em peixes. In: Encontro Brasileiro de Ictiologia, 9, Resumos... Maringá. Universidade Estadual de Maringá, p. 53.
- Agostinho, A. A.; Vazzoler, A. E. A. M.; Gomes, L. C. & Okada, E. K. (1993). Estratificación espacial y comportamiento de *Prochilodus scrofa* en distintas fases del ciclo de vida, en la planicie de inundación del alto río Paraná y embalse de Itaipu, Paraná, Brasil. *Revista de Hydrobiologia Tropical* **26**, 79-90.
- Agostinho, A. A.; Vazzoler, A. E. A. De M & Thomaz, S. M. (1995). The high Paraná River basin: limnological and ictiological aspects. In: Tundisi, J. G.; Bicudo, C. E. M. & Matsumura-Tundisi, T. *Limnology in Brazil*. Rio de Janeiro, Brazilian Academy of Science/Brazilian Limnological Society. p. 59-104.
- Agostinho, A. A.; Thomaz, S. M.; Minte-Vera, C. V. & Winemiller, K. O. (2000). Biodiversity in the high Paraná River floodplain. Vol. 1. In: Gopal, B.; Junk, W. J.; Davis, J. A. (Ed.). *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation*. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherland. p. 89-118.
- Agostinho, A. A.; Gomes, L. C. & Zalewski, M. (2001). The importance of floodplains for the dynamics of fish communities of the upper River Paraná. *Ecohydrology and Hydrobiology* **1**, 209-217.
- Agostinho, A. A.; Gomes, L. C.; Suzuki, H. I. & Júlio Jr., H. F. (2003). Migratory fishes of the upper Paraná River basin, Brazil. In: Carolsfeld, J., Harvey, B., Ross, C. & Baer, A. (Ed.) *Migratory Fishes of South America: Biology, Fisheries and Conservation Status*. World Fisheries Trust, the World Bank and the International Development Research Centre, Victoria, p. 19-99.
- Agostinho, A. A.; Gomes, L. C.; Veríssimo, S. & Okada, E. K. (2004 a). Flood regime and fish: effects on spawning, recruitment and attributes of the assemblages in the upper Paraná River floodplain. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **14**, 11-19.
- Agostinho, A. A.; Thomaz, S. M. & Gomes, L. C. (2004 b). Threats for biodiversity in the floodplain of the Upper Paraná River: effects of hydrological regulation by dams. *Ecohydrology and Hydrobiology* **4**, 255-268.
- Baumgartner, G.; Nakatani, K.; Gomes, L. C.; Bialezki, A.; Sanches, P. V. & Makrakis, M. C. (2004). Identification of spawning sites and natural nurseries of fishes in the upper Paraná River, Brazil. *Environmental Biology of Fishes* **71**, 115-125.

- Bayley, P. B. (1991). The flood pulse advantage and restoration of river-floodplain systems. *Regulated Rivers Research and Management* **6**, 75-86.
- Calheiros, D. F. & Fonseca-Jr. W. C. (1996). *Perspectivas de estudos ecológicos sobre o Pantanal*. EMBRAPA-CPAP, Corumbá, MS. 41 p.
- Camargo, A. F. M. & Esteves, F. A. (1996). Influence of water level variation on biomass and chemical composition of aquatic macrophyte *Eichhornia azurea* (Kunth) in an oxbow lake of the rio Mogi-Guaçu (São Paulo, Brasil). *Archives of Hydrobiology* **135**, 423-432.
- Duque, A. B., Taphorn, D. C. & Winemiller, K. O. (1998). Ecology of the coporo, *Prochilodus mariae* (Characiformes, Prochilodontidae), and status of annual migrations in western Venezuela. *Environmental Biology of Fishes* **53**, 33-46.
- Feitoza, L. A., Okada, E. K. & Ambrosio, A. M. (2004). Age and growth of *Pterodoras granulosus* (Valenciennes, 1833) (Siluriformes, Doradidae) in Itaipu reservoir, State of Paraná, Brazil. *Acta Scientiarum* **26**, 47-53.
- Ferraz de Lima, J. A. (1999). Influência da ação antrópica na renovação dos estoques pesqueiros do rio Cuiabá. In: Ferreira, M. S. F. D. (Ed.). *O rio Cuiabá como subsídio para a educação ambiental*. Cuiabá, EDUFMT, p. 103-132.
- Girard, P., Silva, C. J. & Abdo, M. (2003). River-groundwater interactions in the Brazilian Pantanal: the case of the Cuiabá River. *Journal of Hydrology* **283**, 57-66.
- Godoy, M. P. (1975). *Peixes do Brasil, subordem Characoidei. Bacia do rio Mogi Guaçu*. Editora Franciscana, Piracicaba, Brasil. 4 vol.
- Gomes, L. C & Agostinho, A. A. (1997). Influence of the flooding regime on the nutritional state and juvenile recruitment of the curimba, *Prochilodus scrofa*, Steidachner, in upper Paraná river, Brazil. *Fisheries Management and Ecology* **4**, 263-274.
- Gotelli, N. J. & Entsminger, G. L. (2001). Ecosim: Null models software for ecology. Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesity-Bear.
- Growns, I. (2004). A numerical classification of reproductive guilds of the freshwater fishes of south-eastern Australia and their application to river management. *Fisheries Management and Ecology* **11**, 369-377.
- Humphries, P., King, A. J. & Koehn, J. D. (1999). Fish, flows and flood plains: links between freshwater fishes and their environment in the Murray-Darling River system, Australia. *Environmental Biology of Fishes* **56**, 129-151.

- Junk, W. J., Bayley, P. B. & Sparks, R. E. (1989). The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Science* **106**, 110-127.
- Jurajda, P., Ondrackova, M. & Reichard, M. (2004). Managed flooding as a tool for supporting natural fish reproduction in man-made lentic bodies. *Fisheries Management and Ecology* **11**, 237-242.
- King, A. J., Humphries, P. & Lake, P. S. (2003). Fish recruitment on floodplains: the roles of patterns of flooding and life history characteristics. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Science* **60**, 773-786.
- Lowe McConnell, R. H. (1999). Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais. Tradução: Vazzoler, A. E. A. de M., Agostinho, A. A. & Cunningham, P. T. M. São Paulo: EDUSP, 534 p., il. (Coleção Base). Título original: *Ecological Studies in Tropical Fish Communities*. University Press, Cambridge. 1987.
- Machado Allison, A. (1990). Ecologia de los peces de las areas inundables de los llanos de Venezuela. *Interciencia* **14**, 411-423.
- Miranda, L. E., Agostinho, A. A. & Gomes, L. C. (2000). Appraisal of the selective properties of gill nets and implications for yield and value of the fisheries at the Itaipu Reservoir, Brazil–Paraguay. *Fisheries Research* **45**, 105-116.
- Miyamoto, C. T. (1990). *Aspectos reprodutivos de espécies de teleósteos da bacia do rio Paraná: uma revisão*. Monografia. Curso de Especialização em Ecologia de Água Doce. Maringá, Universidade Estadual de Maringá. 108 p.
- Mourão, G., Oliveira, M. D., Calheiros, D. F., Padoviani, C. R., Marques, E. J., Uetanabaro, M. (2002). O Pantanal Mato-Grossense – Site 2. In: Seeliger, U., Cordazzo, C., Barbosa, F. (Ed.). *Os sites e o programa brasileiro de pesquisas ecológicas de longa duração*. Belo Horizonte, MCT/CNPq. Programa PELD. p. 29-49.
- Nakatani, K., Baumgartner, G. & Cavicchioli, M. (1997). Ecologia de ovos e larvas de peixes. In: Vazzoler, A. E. A. De M.; Agostinho A. A. & Hahn, N. S. (Ed.) *A Planície de Inundação do alto rio Paraná: Aspectos Físicos, Biológicos e Socioeconômicos*. EDUEM, Maringá, p. 281-306.
- Neiff, J. J. (1990). Ideas para la interpretación ecológica del Paraná. *Interciencia* **15**, 424-441.
- Paugy, D. (2002). Reproductive strategies of fish in a tropical temporary stream of the Upper Senegal basin: Baulé River in Mali. *Aquatic Living Resourch* **15**, 25-35.

- Penha, J. M. F., Mateus, L. A. F. & Barbieri, G. (2004). Age and growth of the porthole shovelnose catfish (*Hemisorubim platyrhynchos*) in the Pantanal. *Brazilian Journal Biology* **6**, 833-840.
- Perez-Lizama, M. L. A. (1994). Estimativas das taxas de crescimento, recrutamento e mortalidade de espécies de peixes dominantes do alto rio Paraná (22°40' -22°50' S e 53°10' -53°40' W) Brasil. I. *Rhaphiodon vulpinus* (Agassiz, 1829) (Characiformes, Cynodontidae). Dissertação de Mestrado. Curso de Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais. Maringá, Universidade Estadual de Maringá. 24 p.
- Por, F. D. (1995). *The Pantanal of Mato Grosso (Brazil)*. Kluwer Academic Publishers. 122 p.
- Resende, E. K., Catella, A. C., Nascimento, F. L., Palmeira, S. S., Pereira, R., A., C., Lima, M. S. & Almeida, V. L. L. (1996). Biologia do curimbatá (*Prochilodus lineatus*), pintado (*Pseudoplatystoma curruscans*) e cachara (*Pseudoplatystoma fasciatum*) na bacia hidrográfica do rio Miranda, Pantanal do Mato Grosso do Sul, Brasil. EMBRAPA-CPAP, Corumbá, MS. 75 p.
- Severi, W. (1999). A pesca do rio Cuiabá: características e perspectivas. In: Ferreira, M. S. F. D. (Ed.). *O rio Cuiabá como subsídio para a educação ambiental*. Cuiabá, EDUFMT, p. 63-102.
- Sparks, R. E., Nelson, J. C. & Yin, Y. (1998). Naturalization of the flood regime in regulated rivers. *Bioscience* **48**, 706-720.
- Suzuki, H. I., Vazzoler, A. E. A. M., Marques, E. E., Perez-Lizama, M. A. & Inada, P. (2004). Reproductive ecology of the fish assemblages. In: Thomaz, S. M.; Agostinho, A. A. & Hahn, N. S. *The Upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. Backhuys Publishers, Leiden, p. 271-292.
- Suzuki, H. I., Bulla, C. K., Agostinho, A. A. & Gomes, L. C. (2005). Estratégias reprodutivas em assembléias de peixes em reservatórios. In: Rodrigues, L.; Thomaz, S. M., Agostinho, A. A., Gomes, L. C. *Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais*. São Carlos: Rima. p. 223-242.
- Thomaz, S. M., Roberto, M. C. & Bini, L. M. (1997). Caracterização limnológica dos ambientes aquáticos e influência dos níveis fluviométricos. In: A. E. A. M. Vazzoler, A. A. Agostinho, N. S. Hahn. *A planície de Inundação do alto rio Paraná*. EDUEM, UEM – Nupélia, p. 73–102.
- UEM/Nupélia-Furnas Centrais Elétricas. (2005). Biologia pesqueira e pesca na área de influência do APM Manso. Parte 1. Relatório final.

- Vazzoler, A. E. A. M. (1992). Reprodução de peixes. In. Agostinho, A. A. & Benedito-Cecílio, E. *Situação atual e perspectivas da ictiologia no Brasil*. EDUEM, Maringá. p. 1-17.
- Vazzoler, A. E. A. M. (1996). *Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática*. Editora Universidade Estadual de Maringá, Maringá. 169 p.
- Vazzoler, A. E. A. M. & Menezes, N. A. (1992). Síntese de conhecimentos sobre o comportamento reprodutivo dos Characiformes da América do Sul (Teleostei, Ostariophysi). *Revista Brasileira de Biologia* **52**, 627-640.
- Veríssimo, S. (1999). Influência do regime higrológico sobre a ictiocenose de três lagoas da planície aluvial do Alto Paraná. Tese de Doutorado. São Carlos. 90 p.
- Welcomme, R. L. (1979). *Fisheries ecology of floodplain rivers*. Logman, London. 317 p.
- Welcomme, R. L. (1985). *River Fisheries*. Food and Agriculture Organization of the United Nations. FAO Fisheries Technical Paper, Rome, Italy. n. 262. 303 p.
- Winemiller, K. O. (1989). Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia* **81**, 225-241.