

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE  
AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS

MARCIA SAYURI IQUEMATSU

**O dinamismo na associação peixe-planta:** variações ontogênicas em alguns atributos da assembleia em lagoas de uma planície de inundação Neotropical

Maringá  
2017

MARCIA SAYURI IQUEMATSU

**O dinamismo na associação peixe-planta:** variações ontogênicas em alguns atributos da assembleia em lagoas de uma planície de inundação Neotropical

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais.

Área de concentração: Ciências Ambientais

Orientadora: Dr.<sup>a</sup> Andréa Bialetzki

Maringá  
2017

"Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)"  
(Biblioteca Setorial - UEM. Nupélia, Maringá, PR, Brasil)

I64d

Iquematsu, Marcia Sayuri, 1993-

O dinamismo na associação peixe-planta : variações ontogênicas em alguns atributos da assembleia em lagoas de uma planície de inundação Neotropical / Marcia Sayuri Iquematsu. -- Maringá, 2017.

32 f. : il.

Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--  
Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2017.

Orientadora: Dr.<sup>a</sup> Andréa Bialetzki.

1. Peixes de água doce - Variações ontogênicas - Lagoas - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. Associação peixe-planta - Lagoas - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 3. Peixes de água doce - *Habitat* - Complexidade. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -597.13909816  
NBR/CIP - 12899 AACR/2

MARCIA SAYURI IQUEMATSU

**O dinamismo na associação peixe-planta:** variações ontogênicas em alguns atributos da assembleia em lagoas de uma planície de inundação Neotropical

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Dr.<sup>a</sup> Andréa Bialetzki  
Nupélia/ Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Rosilene Luciana Delariva  
Universidade Estadual do Oeste do Paraná (Unioeste)

Prof. Dr. Luiz Carlos Gomes  
Nupélia/ Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Aprovada em: 11 de agosto de 2017.

Local de defesa: Auditório do Nupélia, Bloco H-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

## AGRADECIMENTOS

- ✓ Aos meus pais, Yudi e Sônia Iquematsu e ao meu irmão Eiji Iquematsu pelo apoio, incentivo e amor incondicional;
- ✓ Aos amigos do laboratório de ictioplâncton, Eliana, Joyce, Miro, Jislaine, Rafael, Camila e Gazo pelo apoio e amizade. E em especial a Professora Dra. Andréa Bialetzki pelo apoio, paciência, conselhos pessoais e profissionais e toda orientação na área acadêmica;
- ✓ Ao Eduardo Ribeiro Cunha (Du) por todo apoio, auxílio, incentivo e paciência durante o meu Mestrado;
- ✓ Ao Programa de Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA-UEM), por todo conhecimento adquirido e todas as pessoas que eu pude conhecer graças ao PEA;
- ✓ Ao laboratório de macrófitas aquáticas e seus integrantes pela parceria;
- ✓ A CAPES pelo fornecimento da bolsa;
- ✓ Ao Nupélia e toda a sua equipe pelo apoio logístico;
- ✓ Ao PIE/PELD/CNPq (Processo número 558118/2009-7) e CNPq (Processo número 480804/2010-9), pelo apoio financeiro;
- ✓ À todos os familiares da família Kubota, Iquematsu e Massago pelo apoio e carinho;
- ✓ Aos amigos que a graduação me deu e que permaneceram até os dias de hoje: André, Bárbara, Carol, Isabelle, Jéssica, Laís, Max, Mika, Mário, Nicolli, Rafa e Ricardo, companheiros de risadas, conversas e cinema;
- ✓ Aos amigos Camila, David, Alissa, Vivi's, Tiemi, Luana, Fernanda, Danielle, Andressa, Bruna e Manu pelo companheirismo, carinho e amizade;
- ✓ À família ACEMA pela a amizade, carinho, risadas, viagens e torcida;

- ✓ Ao Futebol Feminino da Acema (“Time das Divas”) que me ensinaram o significado de: “UNIÃO, RAÇA, RAÇA, ACEMA”;
- ✓ À banca avaliadora que aceitaram prontamente em ler o trabalho;
- ✓ Aos professores do PEA pela contribuição na minha formação acadêmica e a todos os demais funcionários do Nupélia (secretaria, Biblioteca Setorial do Nupélia, informática, biólogos, equipe de apoio de campo de Maringá e na base em Porto Rico) que de maneira direta e indireta contribuíram em todo o meu tempo de Nupélia;
- ✓ Aos companheiros de mestrado Ana Paula, Bárbara, Carol, Daiane, Douglas, Eliezer, Isadora, Jaqueline, Jéssica, Joyce, Kisay Lorena, Lívia, Marcelo, Márian, Mário, Nayara, Nicolli, Patrícia e Ramiro pela amizade;
- ✓ E a todos que direta ou indiretamente fizeram parte da minha formação.

## **O dinamismo na associação peixe-planta: variações ontogênicas em alguns atributos da assembleia em lagoas de uma planície de inundação Neotropical**

### **RESUMO**

Com o princípio de que as macrófitas aquáticas incrementam a complexidade estrutural do *habitat*, é proposto a hipótese, de que essa complexidade aumenta a diversidade, a abundância e a ocorrência de espécies de peixes em diferentes graus de desenvolvimento ontogênico. Foi coletado mensalmente durante fevereiro 2011 a fevereiro 2012, em duas lagoas, tratando-se de uma permanentemente conectada com rio Ivinheima e a outra periodicamente conectada a este rio. Em cada local foram realizadas seis amostragens aleatórias, três em áreas com banco de macrófitas e três em áreas abertas. Os resultados obtidos demonstraram que, independente do período de desenvolvimento ontogênico, os maiores valores de abundância e riqueza dos peixes foram encontrados em locais com macrófitas. A composição das espécies para os peixes adultos esteve correlacionada com as mudanças nas espécies de macrófitas aquáticas. Alterações cíclicas na abundância, riqueza e composição de espécies de peixes foram significativas. Os registros indicam que a complexidade do *habitat* exerce papel estruturador sobre a comunidade de peixes, independentemente do grau de desenvolvimento ontogênico desses organismos.

**Palavras-chave:** Peixe. Macrófita aquática. Diversidade. Abundância.

**The dinamism in fish-plant association: ontogenic variations in some assemblages attributes in Neotropical floodplain lakes**

***ABSTRACT***

With the principle that as aquatic macrophytes increase the structural complexity of the *habitat*, it is proposed the hypothesis that this complexity increases the diversity, an abundance and an occurrence of fish species in different degrees of ontogenic development. It was collected monthly during February 2011 to February 2012, in two lagoons, one being permanently connected with Ivinheima River and the other periodically connected to this river. Six random samples were taken at each site, three in areas with of development, the highest values of fish richness and richness a macrophyte bank and three in open areas. The obtained results demonstrate that, regardless of the period were found at sites with macrophytes. A composition of the species for adult fish were correlated with changes in aquatic macrophyte species. Cyclic changes in the abundance, richness and composition of fish species as significant. The results indicate that *habitat* complexity exerts a structuring role on a fish community, regardless of the degree of ontogenic development of the organisms.

***Keywords:*** Fish. Aquatic macrophyte. Diversity. Abundance.



Dissertação elaborada (exceto idioma) e formatada conforme a norma da publicação científica *Hydrobiologia*. Disponível em: [http://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/10750?detailsPage=pltdi\\_911058](http://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/10750?detailsPage=pltdi_911058)

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO</b> .....	9
<b>2</b>	<b>METODOLOGIA</b> .....	10
2.1	ÁREA DE ESTUDO.....	10
2.2	AMOSTRAGEM.....	11
2.3	ANÁLISE DE DADOS.....	13
<b>3</b>	<b>RESULTADOS</b> .....	14
<b>4</b>	<b>DISCUSSÃO</b> .....	23
	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	27

## 1 INTRODUÇÃO

A complexidade estrutural do *habitat* é possivelmente influenciada pelo aumento no número de estruturas físicas (*sensu* McCoy & Bell, 1991), o que, conseqüentemente, garante suporte a uma maior riqueza e abundância de organismos (Hixon & Menge, 1991; Taniguchi et al., 2003; Thomaz et al., 2008). Porém, os mecanismos responsáveis por esses efeitos na comunidade não estão ainda totalmente esclarecidos (Kovalenko, et al. 2012), podendo ser determinados por meio de três principais eixos. O primeiro está relacionado ao aumento de gradientes ambientais e na quantidade de diferentes tipos de *habitat*, recursos e estrutura ambiental. Tais condições, proporcionam aumento no número de nichos e permitem a coexistência de espécies (Currie, 1991; Tews et al., 2004; Stein et al., 2014). Em segundo, ambientes mais heterogêneos são mais propensos ao fornecimento de abrigo e refúgio em condições desfavoráveis do ambiente e de períodos de mudanças climáticas locais e globais (Seto et al., 2004; Kallimanis et al., 2010; Fjeldså et al., 2012; Stein et al., 2014). E, finalmente, quanto maior a complexidade de *habitat*, maior a probabilidade de eventos de especiação resultantes do isolamento ou seleção à diversas condições ambientais (Rosenzweig, 1995; Hughes & Eastwood, 2006; Antonelli & Sanmartín, 2011; Stein et al., 2014).

Em ambientes aquáticos, as macrófitas desempenham um importante papel oferecendo estrutura física e, conseqüentemente, aumentam a complexidade do *habitat* (Savino & Stein, 1982; Dibble et al., 1996; Miranda et al., 2000). Para a comunidade íctica, os bancos de macrófitas proporcionam substratos adequados para a desova, recursos alimentares abundantes e refúgio contra predadores (Rossi & Parma de Croux, 1992; Dibble et al., 1996; Duffy & Baltz, 1998; Agostinho et al., 2003; Ziober et al., 2007). Algumas espécies de peixes utilizam os bancos de macrófitas para o desenvolvimento de todo o seu ciclo de vida (Ziober et al., 2007). Por outro lado, muitas outras espécies se beneficiam da estruturação de *habitat* oferecida por macrófitas ao menos durante algum período de seu desenvolvimento, necessitando mais que os adultos, ingressar em ambientes bem estruturados durante os períodos larval e juvenil (Agostinho et al., 2003). Assim, a estruturação oferecida por macrófitas otimiza o desenvolvimento dos indivíduos diminuindo as taxas de mortalidade das fases iniciais de desenvolvimento (Agostinho et al., 2003). Conseqüentemente, tais aspectos indicam que o efeito da complexidade pode variar em importância dependendo da ontogenia (Agostinho et al., 2003).

Apesar de indicativos que apontam a importância da estruturação das macrófitas na determinação de padrões de abundância e riqueza de táxons de diferentes organismos

aquáticos, esses padrões são raramente investigados para a ontogenia inicial do desenvolvimento dos peixes. Portanto, estudos que direcionem a compreensão da interação das larvas com a estrutura oferecida pelas macrófitas são relevantes devido a prováveis particularidades quanto às exigências ambientais (Werner, 2002). Considerando os aspectos determinísticos dos estágios ontogênicos iniciais na regulação das abundâncias das espécies, avanços no entendimento da relação entre as larvas e a estruturação do *habitat* devem ser fundamentais para a compreensão da dinâmica das populações. Nesse contexto, estudos conduzidos em ambientes naturais direcionados a elucidar esses aspectos devem contribuir inclusive na orientação de medidas de conservação e manejo.

Na planície de inundação do alto rio Paraná, o rio Ivinheima é um dos poucos remanescentes totalmente livre de barramentos, sendo assim, um importante local de desova e crescimento da ictiofauna regional (Nakatani et al., 2004; Sanches et al., 2006; Reynalte-Tataje et al., 2011). Desta forma, tal ambiente apresenta uma série de vantagens para investigações que envolvam tanto o desenvolvimento ontogênico quanto a relação entre estes organismos e as características do meio.

Assim, nesse trabalho é hipotetizado que a complexidade estrutural das macrófitas aquáticas aumenta a diversidade, a abundância e a ocorrência de peixes em diferentes graus de desenvolvimento ontogênico. Com isso, espera-se que: (i) a comunidade íctica seja mais abundante e diversa em ambientes fisicamente mais estruturados do que em ambientes abertos, independente do seu grau de desenvolvimento ontogênico; (ii) a abundância e a diversidade de táxons de peixes nos diferentes graus de desenvolvimento ontogênico esteja relacionada a sazonalidade reprodutiva da comunidade íctica; e (iii) a composição da comunidade íctica seja afetada pela composição de macrófitas, devido a particularidades das espécies quanto ao uso dos diferentes *habitat* oferecidos pelas espécies de plantas.

## **2 METODOLOGIA**

### **2.1 ÁREA DE ESTUDO**

O rio Paraná é o décimo maior rio do mundo em descarga anual ( $5,0 \times 10^8 \text{ m}^3 \text{ yr}^{-1}$ ) e quarto em área de drenagem ( $2,8 \times 10^6 \text{ km}^2$ ), além de ser o segundo maior rio na América do Sul (c.a., 4.880 km) (Agostinho et al., 2002; Orfeo & Stevaux, 2002). Sua porção superior, denominada alto rio Paraná, é intensivamente afetada por barramentos, porém, apresenta um último trecho livre (~230 km) com regimes de inundações e importantes afluentes que atuam como refúgios ecológicos (Agostinho et al., 2004). Entre os refúgios remanescentes, o rio Ivinheima é um dos mais importantes com o estado de conservação bem próximo ao prístino.

Este rio estende-se por 310 km, apresenta um padrão meândrico, velocidade média de corrente de  $0,85 \text{ m/s}^{-1}$  (Paiva, 1982) e transporta uma elevada quantidade de sedimentos (Souza Filho & Stevaux, 2004). Nos arredores do leito, inúmeros corpos aquáticos isolados e conectados estão presentes (Souza Filho & Stevaux, 2004), os quais desempenham um importante papel ecológico. Tais ambientes são fundamentais para o recrutamento de várias espécies de peixes, oferecendo sítios de desova e de desenvolvimento para os estágios iniciais. Desses ambientes, duas lagoas foram investigadas, a lagoa do Finado Raimundo ( $22^{\circ}47'40''\text{S}/53^{\circ}32'14''\text{O}$ ) e a lagoa do Zé Ventura ( $22^{\circ}51'23''\text{S}/53^{\circ}36'12''\text{O}$ ), as quais ocupam uma extensa área na paisagem (Figura 1). A primeira lagoa é permanentemente conectada ao rio Ivinheima, enquanto que, a segunda é uma lagoa que se conecta periodicamente com o rio Ivinheima, onde a conexão só ocorrerá com o aumento do nível fluviométrico.

Nessas lagoas, macrófitas enraizadas com estruturas emergentes (principalmente *Eichhornia azurea*) desenvolvem extensos bancos nas regiões litorâneas. A região limnética é ampla (não colonizadas por macrófitas), devido principalmente a elevada turbidez da coluna d'água.

## 2.2 AMOSTRAGEM

As amostras foram realizadas mensalmente, entre fevereiro de 2011 e fevereiro de 2012. Em cada uma das lagoas, seis pontos amostrais foram selecionados de forma aleatória, três no interior dos bancos de macrófitas e três em áreas abertas. Para cada ponto amostral, foi realizada a aproximação lenta e cautelosa para não afugentar os peixes, e utilizando um peneirão (dimensões = 1,5 m x 1,0 m; malhagem = 0,5 mm; nakatani et al., 2001), foram coletadas amostras pela rápida submersão e seguida emersão do aparato. Nas regiões colonizadas por macrófitas, as amostragens se restringiram às bordas dos bancos que são as áreas que permitem a aplicação do método. As larvas, juvenis e adultos capturados foram imediatamente anestesiados com eugenol (solução de óleo de cravo) e, em seguida, fixados em solução de formaldeído a 4%, tamponada com carbonato de cálcio.

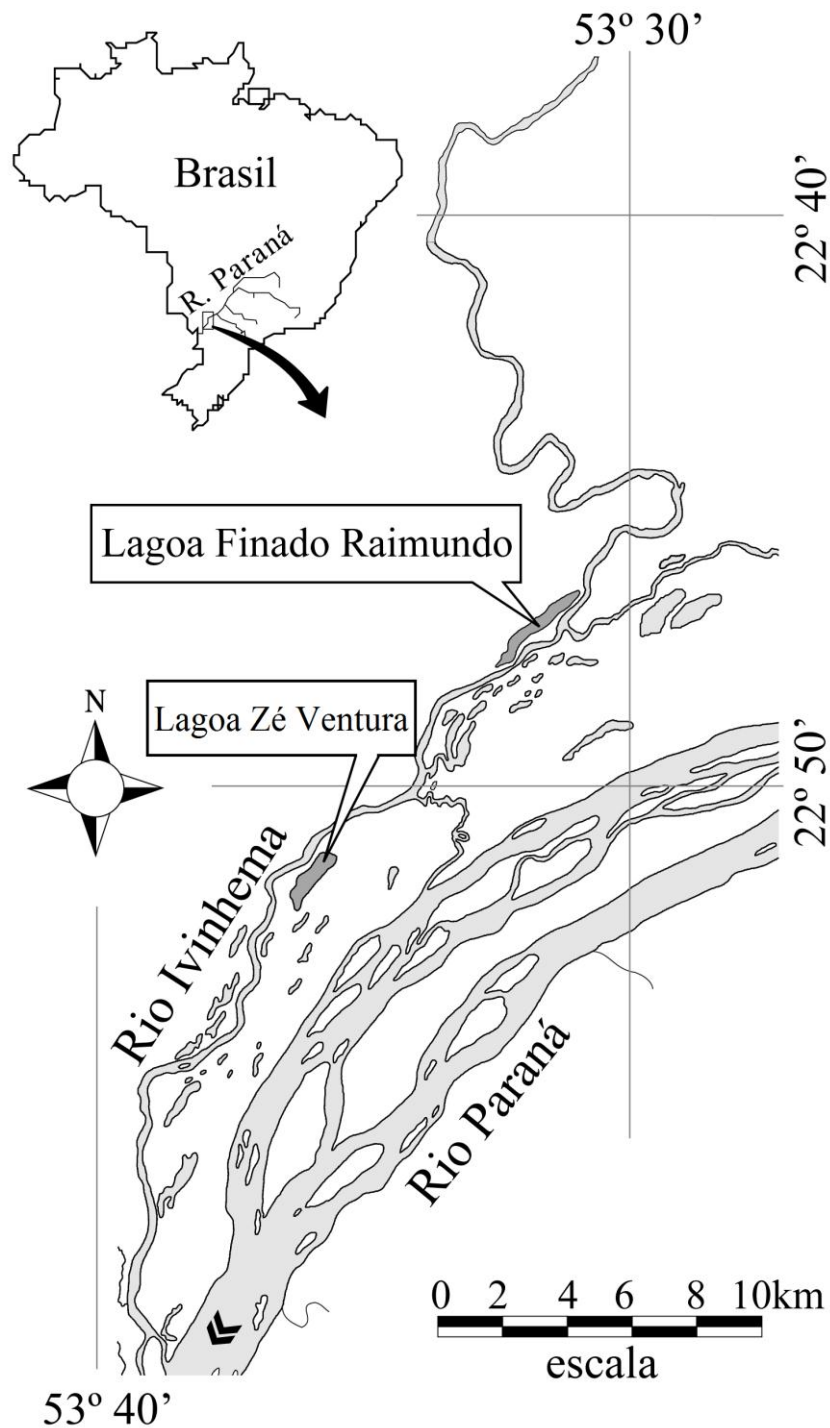


Figura 1. Localização dos pontos de amostragem.

Nos mesmos pontos amostrais, macrófitas foram coletadas para a caracterização da comunidade vegetal. para isso, no interior de uma área delimitada por um quadrado (0,50 x 0,50 m), as macrófitas foram removidas, identificadas, lavadas e secas em estufa (60° c) para determinação da biomassa seca.

No laboratório, as amostras de peixes foram triadas visualmente e, quando necessário, foi utilizando um estereomicroscópio. Em seguida, os indivíduos foram classificados em períodos de desenvolvimento (larval, juvenil e adulto) (Fuiman & Werner, 2000), utilizando o desenvolvimento morfológico (separação de larvas e juvenis) e o tamanho de primeira maturação (juvenil para adulto) (Vazzoler, 1996). Larvas e juvenis foram identificados de acordo com a técnica de sequência regressiva de desenvolvimento (*sensu* Ahlstrom & Moser, 1976 e segundo Nakatani et al., 2001), enquanto os adultos foram identificados de acordo com Graça & Pavanelli (2007). A classificação taxonômica das espécies seguiu Reis et al. (2003) e Graça & Pavanelli (2007). Uma proporção ínfima das amostras não pode ser identificada (indivíduos danificados ou inconsistência no enquadramento de gênero) e não foi incluída nas análises.

### 2.3 ANÁLISE DOS DADOS

Para testar a relação da abundância e riqueza de espécies de peixes com a estruturação oferecida por macrófitas e a sazonalidade foram utilizados Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMM). As análises foram realizadas separadamente para cada período de desenvolvimento (larval, juvenil ou adulto), assumindo que o efeito da estruturação e da sazonalidade pudessem ser distintos. Assim, o efeito da estruturação oferecida pelas macrófitas foi considerada como uma variável categórica transformada em uma numérica, indicando a presença ou ausência de estruturação, enquanto a sazonalidade, por ser caracterizada como um processo cíclico, foi descrita por meio de funções seno e cosseno dos meses do ano nos quais as coletas foram realizadas. Para controlar o efeito da identidade da lagoa sobre a variação na abundância e riqueza de espécies, as lagoas foram caracterizadas como um fator e consideradas na análise como uma variável aleatória. A abundância e a riqueza de espécies de peixes foram modeladas de acordo com uma distribuição binomial negativa devido a característica assimétrica da distribuição e hiperdispersão dos dados. A inclusão de estruturas de covariância para lidar com a auto correlação temporal não foram necessárias de acordo com a inspeção de correlogramas.

Para testar a relação da composição de espécies com a estruturação oferecida por macrófitas e a variação sazonal utilizamos análises de redundância (RDA). Assim como para a densidade e riqueza de táxons, as análises foram realizadas separadamente para cada período de desenvolvimento, assumindo que o efeito da estruturação e da sazonalidade pudessem ser distintos. Tanto a estruturação oferecida pelas macrófitas, quanto a variação sazonal foram consideradas nas análises seguindo os mesmos critérios utilizados nos

GLMMs. O efeito da lagoa sobre a composição de espécies foi removido pela parcialização da identidade das lagoas nas RDAs. Antes das análises, as abundâncias das espécies foram transformadas utilizando uma adaptação da transformação de Hellinger. Essa adaptação constitui na substituição da raiz quadrada pelo log na rotina proposta pela transformação, amenizando ainda mais a influência dos táxons abundantes na composição e permitindo maior contribuição das espécies pouco abundantes (P. Legendre & D. Borcard, comunicação pessoal).

Para avaliar a relação entre a composição de espécies de peixes e a composição de espécies de macrófitas foi utilizado Análises de Co-Inércia (CoIA). De forma similar às análises anteriores, CoIAs foram realizadas separadamente para cada período do desenvolvimento ontogênico. Com o objetivo de evitar efeitos de confundimento da estruturação oferecida por macrófitas, sazonalidade e identidade das lagoas, utilizamos os resíduos das espécies obtidos pela RDA como as abundâncias das espécies de peixes. As biomassas das espécies de macrófitas foram transformadas utilizando a adaptação da transformação de Hellinger e, tanto a composição de espécies de macrófitas, quanto a de peixes foram sumarizadas por Análises de Componentes Principais (PCA) para obtenção dos valores de co-inércia.

Por fim, para analisar quais espécies de peixes estão mais associadas com a complexidade de *habitat* e as sazonalidades (seno e cosseno) foi aplicada uma correlação, onde as espécies de peixes e as variáveis ambientais foram associadas no espaço multidimensional da ordenação.

Todas as análises foram realizadas no ambiente R utilizando os pacotes *vegan*, *ade4* e *MASS* (Ripley et al., 2015; Dray et al., 2016; Oksanen et al., 2016). Níveis de significância considerados foram de 5% ( $\alpha = 0,05$ ).

### 3 RESULTADOS

Foram capturados 6.226 indivíduos, dos quais 4,83% foram larvas, 46,48% juvenis e 48,68% adultos. Entre esses indivíduos, 53 espécies foram registradas, em sua maioria pertencentes a ordem Characiformes. Vinte e cinco espécies foram identificadas no período larval, enquanto que nos períodos juvenil e adulto, foram registradas 40 e 27 espécies, respectivamente. Em relação a guilda reprodutiva, a maioria pode ser enquadrada como sedentária (94,34%), com (18,87%) e sem cuidado parental (69,81%), além das espécies com fecundação interna (5,66%). Entretanto, também foram observadas espécies migradoras (3,77%) (Tabela 1).



Tabela 1. Composição taxonômica, número de indivíduos por período de desenvolvimento e guilda reprodutiva das espécies de peixes capturadas em lagoas da bacia do rio Ivinheima, MS. NMFESC=não migradores ou migradores de curta distância, com fecundação externa e sem cuidado com a prole; NMFECF= não migradores ou migradores de curta distância, com fecundação externa e com cuidado com a prole; FI= não migradores ou migradores de curta distância, com fecundação interna; ML=migradores de longa distância com fecundação externa; NC=não conhecida.

Espécies	Período de desenvolvimento			Guilda reprodutiva
	Larva	Juvenil	Adulto	
<b>CHARACIFORMES</b>				
<b>Anostomidae</b>				
<i>Leporinus lacustris</i> (Amaral Campos, 1945)	-	7	-	NMFESC <sup>1</sup>
<i>Leporinus obtusidens</i> (Valenciennes, 1837)	-	1	-	ML <sup>1</sup>
<i>Leporinus</i> spp.	2	1	-	NMFESC/MI <sup>1</sup>
<i>Schizodon nasutus</i> (Kner, 1958)	1	-	-	NMFESC <sup>1</sup>
<b>Characidae</b>				
<i>Aphyocharax anisitsi</i> (Eigenmann & Kennedy, 1903)	1	7	46	NMFESC <sup>1</sup>
<i>Aphyocharax</i> sp.	6	49	339	NMFESC <sup>1</sup>
<i>Aphyocharax</i> spp.	17	1	-	NMFESC <sup>1</sup>
<i>Astyanax lacustris</i> (Lütken, 1875)	6	42	3	NMFESC <sup>1</sup>
<i>Hemigrammus marginatus</i> (Ellis, 1911)	-	3	-	NMFESC <sup>1</sup>
<i>Hyphessobrycon eques</i> (Steindachner, 1882)	4	85	4	NMFESC <sup>1</sup>
<i>Hyphessobrycon guarani</i> (Mahnert & Géry, 1987)	-	1	-	NMFESC <sup>1</sup>
<i>Moenkhausia aff. gracilima</i> (Eigenmann, 1908)	6	-	450	NMFESC <sup>1</sup>
<i>Moenkhausia bonita</i> (Benine, Castro & Sabino, 2004)	17	26	460	NMFESC <sup>1</sup>
<i>Moenkhausia forestii</i> (Benine, Mariguela & Oliveira, 2009)	-	32	315	NMFESC <sup>1</sup>
<i>Moenkhausia intermedia</i> (Eigenmann, 1908)	-	8	12	NMFESC <sup>1</sup>
<i>Moenkhausia sanctaefilomenae</i> (Steindachner, 1907)	-	-	6	NMFESC <sup>1</sup>
<i>Moenkhausia</i> spp.	4	-	-	NMFESC <sup>1</sup>
<i>Odontostilbe</i> sp.	17	-	-	NMFESC <sup>1</sup>
<i>Psellogrammus kennedyi</i> (Eigenmann, 1903)	4	21	229	NMFESC <sup>1</sup>
<i>Roeboides descavadensis</i> (Fowler, 1932)	71	9	3	NMFESC <sup>1</sup>
<i>Serrapinnus calliurus</i> (Boulenger, 1900)	5	510	14	NMFESC <sup>1</sup>
<i>Serrapinnus heterodon</i> (Eigenmann, 1915)	-	16	22	NMFESC <sup>1</sup>
<i>Serrapinnus notomelas</i> (Eigenmann, 1915)	43	663	774	NMFESC <sup>1</sup>
<i>Serrapinnus</i> sp.1	42	1009	149	NMFESC <sup>1</sup>
<i>Serrapinnus</i> sp.2	1	81	-	NMFESC <sup>1</sup>
<i>Serrapinnus</i> spp.	3	-	-	NMFESC <sup>1</sup>
<i>Serrasalmus</i> spp.	29	-	-	NMFECF <sup>1</sup>
<b>Crenuchidae</b>				
<i>Characidium aff. zebra</i> (Eigenmann, 1909)	-	4	14	NMFESC <sup>1</sup>
<b>Erythrinidae</b>				
<i>Hoplias mbigua</i> (Azpelicueta, Benítez, Aichino & Mendez, 2015)	-	3	-	NMFECF <sup>1</sup>
<i>Hoplias</i> spp.	7	-	-	NMFECF <sup>1</sup>
<b>Lebiasinidae</b>				
<i>Pyrhulina australis</i> (Eigenmann & Kennedy, 1903)	-	-	4	NMFECF <sup>1</sup>
<b>Prochilodontidae</b>				
<i>Prochilodus lineatus</i> (Valenciennes, 1836)	-	-	1	ML <sup>1</sup>
<b>GYMNOTIFORMES</b>				
<b>Gymnotidae</b>				
<i>Gymnotus paraguensis</i> (Albert & Crampton, 2003)	-	9	1	NMFESC <sup>1</sup>
<i>Gymnotus</i> spp.	4	-	-	NMFESC <sup>1</sup>
<b>Hypopomidae</b>				
<i>Brachyhypopomus galderio</i> (Giora & Malabarba, 2009)	-	3	2	NMFESC <sup>1</sup>
<b>Rhamphichthyidae</b>				
<i>Rhamphichthys hahni</i> (Meinken, 1937)	1	1	-	NMFESC <sup>1</sup>

<b>Sternopygidae</b>				
<i>Eigenmannia trilineata</i> (López & Castello, 1966)	-	45	64	NMFESC <sup>1</sup>
<i>Sternopygus macrurus</i> (Bloch & Schneider, 1801)	-	1	-	NMFESC <sup>1</sup>
<b>SILURIFORMES</b>				
<b>Auchenipteridae</b>				
<i>Parauchenipterus galeatus</i> (Linnaeus, 1766)	2	2	-	FI <sup>1</sup>
<i>Tatia neivai</i> (Ihering, 1930)	7	6	-	FI <sup>1</sup>
<b>Callichthyidae</b>				
<i>Lepthoplosternum pectorale</i> (Boulenger, 1895)	1	1	-	NMFEC <sup>3</sup>
<b>Doradidae</b>				
<i>Ossancora eigenmanni</i> (Boulenger, 1895)	-	-	1	NC
<b>Heptapteridae</b>				
<i>Pimelodella avanhandavae</i> (Eigenmann, 1917)	-	1	-	NMFESC <sup>1</sup>
<i>Rhamdia quelen</i> (Quoy & Gaimard, 1824)	-	1	-	NMFESC <sup>1</sup>
<b>Hypophthalmidae</b>				
<i>Hypophthalmus oremaculatus</i> (Nani & Fuster, 1947)	-	-	1	NMFESC <sup>1</sup>
<b>Loricariidae</b>				
<i>Hypostomus ancistroides</i> (Ihering, 1911)	-	2	-	NMFEC <sup>1</sup>
<i>Hypostomus cochliodon</i> (Kner, 1854)	-	7	-	NMFEC <sup>1</sup>
<i>Pterygoplichthys ambrosetti</i> (Holmberg, 1893)	-	205	-	NMFEC <sup>1</sup>
<b>PERCIFORMES</b>				
<b>Cichlidae</b>				
<i>Apistogramma commbrae</i> (Regan, 1906)	-	5	44	NMFESC <sup>1</sup>
<i>Crenicichla britskii</i> (Kullander, 1982)	-	5	1	NMFEC <sup>1</sup>
<i>Laetacara araguaiae</i> (Otoni & Costa, 2009)	-	1	2	NMFEC <sup>2</sup>
<b>CYPRINODONTIFORMES</b>				
<b>Poeciliidae</b>				
<i>Pamphorichthys</i> sp.	-	14	70	FI <sup>3</sup>
<b>SYNBRANCHIFORMES</b>				
<b>Synbranchidae</b>				
<i>Synbranchus marmoratus</i> (Bloch, 1795)	-	6	-	NMFESC <sup>1</sup>

Fonte: Edição do autor, 2017.

(1.Suzuki et al., 2004; 2.Teresa & Gonçalves-De-Freitas, 2011; 3. FishBase.)

Em geral, a abundância de indivíduos apresentou ampla variação. Para o período larval, as abundâncias variaram entre 0 e 66 indivíduos (mediana = 0), enquanto para os períodos juvenil e adulto, a variação foi de 0 a 639 (mediana = 1) e de 0 a 850 (mediana = 2,5), respectivamente. Os modelos utilizados para explicar esses atributos consideraram uma proporção razoável da variação ( $R^2_{\text{mar}}$ ; Tabela 2). Independente do período de desenvolvimento, a abundância de indivíduos foi significativamente maior na presença de estruturação por macrófitas aquáticas que nas áreas abertas (Tabela 2; Figura 2). As variações nas abundâncias dos períodos larval, juvenil e adulto também foram consistentemente relacionadas com a sazonalidade como indicado pela significância de ao menos um dos parâmetros que descrevem a variação sinusoidal (Tabela 2; Figura 2). Discrepâncias nos parâmetros significativos dos descritores da variação sazonal indicam que as respostas distinguem-se em termos de amplitude e período de desenvolvimento (Tabela 2; Figura 2). Entre os períodos de desenvolvimento ontogênico, o deslocamento modal ao longo da sazonalidade sugere o sucesso de recrutamento ao longo do período investigado (Figura 2).

Tabela 2. Estimativas de coeficientes de regressão de GLMMs utilizados para explicar a variação na abundância e riqueza de espécies de peixes em diferentes períodos de desenvolvimento (larval, juvenil e adulto). A variação explicada ( $R^2$  marginal) é apresentada para cada um dos modelos. (g.l. = graus de liberdade; estim. = estimativa; EP = erro padrão). Valores em negritos apresentaram  $p < 0,05$ .

Larvas	Abundância ( $R^2_{\text{mar}} = 0,26$ )					Riqueza ( $R^2_{\text{mar}} = 0,57$ )				
	Coeficiente	g.l.	estim.	EP	t	p	g.l.	estim.	EP	t
Intercepto	145	-1,17	0,53	-2,21	<b>0,029</b>	145	-2,22	0,36	-6,13	<b>&gt;0,001</b>
Complexidade do <i>habitat</i>	145	2,46	0,59	4,15	<b>0,000</b>	145	2,19	0,39	5,65	<b>&gt;0,001</b>
Sazonalidade (seno)	145	-0,08	0,32	-0,24	0,814	145	0,45	0,20	2,25	<b>0,026</b>
Sazonalidade (cosseno)	145	-0,71	0,36	-1,98	<b>0,050</b>	145	0,14	0,22	0,65	0,514

Juvenis	Abundância ( $R^2_{\text{mar}} = 0,37$ )					Riqueza ( $R^2_{\text{mar}} = 0,66$ )				
	Coeficiente	g.l.	estim.	EP	t	p	g.l.	estim.	EP	t
Intercepto	145	0,54	0,43	1,26	0,211	145	-1,08	0,26	-4,09	<b>&gt;0,001</b>
Complexidade do <i>habitat</i>	145	2,95	0,44	6,71	<b>&gt;0,001</b>	145	2,27	0,22	10,17	<b>&gt;0,001</b>
Sazonalidade (seno)	145	-1,31	0,28	-4,60	<b>&gt;0,001</b>	145	-0,50	0,13	-3,91	<b>&gt;0,001</b>
Sazonalidade (cosseno)	145	-0,90	0,31	-2,95	<b>0,004</b>	145	-0,56	0,14	-3,98	<b>&gt;0,001</b>

Adultos	Abundância ( $R^2_{\text{mar}} = 0,32$ )					Riqueza ( $R^2_{\text{mar}} = 0,58$ )				
	Coeficiente	g.l.	estim.	EP	t	p	g.l.	estim.	EP	t
Intercepto	145	0,82	0,29	2,83	<b>0,005</b>	145	-0,35	0,19	-1,86	0,065
Complexidade do <i>habitat</i>	145	2,36	0,37	6,46	<b>&gt;0,001</b>	145	1,72	0,17	10,23	<b>&gt;0,001</b>
Sazonalidade (seno)	145	-1,21	0,24	-4,97	<b>&gt;0,001</b>	145	-0,58	0,11	-5,38	<b>&gt;0,001</b>
Sazonalidade (cosseno)	145	-0,15	0,26	-0,58	0,564	145	-0,11	0,12	-0,95	0,342

Fonte: Edição do autor, 2017.

Assim como a abundância de indivíduos, a riqueza de espécies apresentou ampla variação. No período larval, as riquezas variaram entre 0 e 5 espécies (mediana = 0), enquanto que, nos períodos juvenil e adulto, a variação foi de 0 a 13 (mediana = 1) e de 0 a 15 (mediana = 1), respectivamente. Os modelos explicaram uma proporção razoável da variação na riqueza de espécies ( $R^2_{\text{mar}}$ ; Tabela 2). De forma consistente entre os períodos de desenvolvimento ontogênico, a riqueza de espécies foi significativamente maior na presença de estruturação por macrófitas aquáticas que nas áreas abertas. Similar à abundância, a riqueza de espécies variou também com a sazonalidade independente do período de desenvolvimento (Tabela 2; Figura 2). A variação modal da riqueza por meio dos períodos de desenvolvimento sugere que a riqueza também é afetada pelo sucesso do recrutamento.

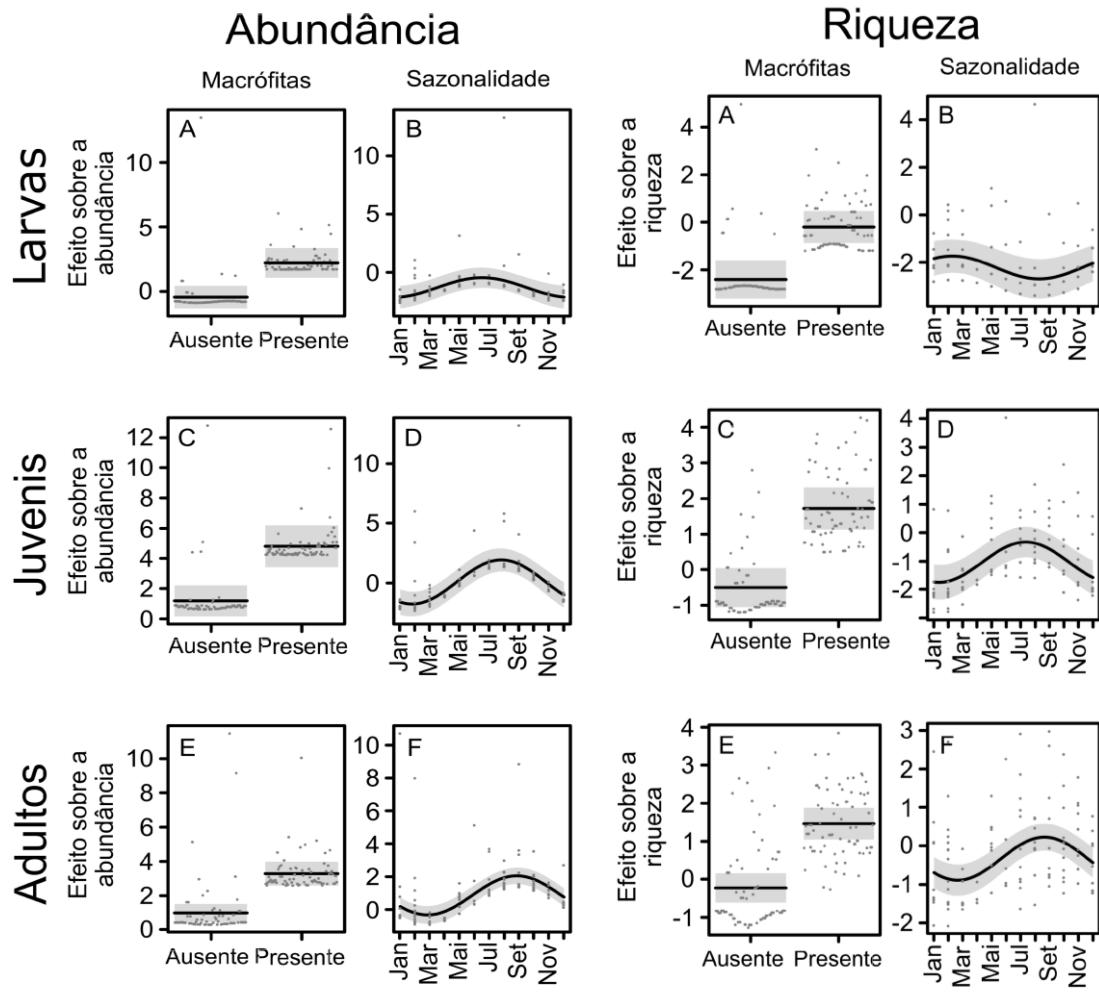


Figura 2. Abundância e riqueza de espécies de peixes em diferentes períodos de desenvolvimento (larval, juvenil e adulto) em relação aos locais com (presente) e sem (ausente) a estruturação de macrófitas (A, C, E) e a sazonalidade (B, D, F) utilizando Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMM).

A composição de espécies apresentou uma ampla variação independente do período de desenvolvimento. Proporções da variação moderadamente baixas, porém, significativas, foram explicadas pelos modelos (Tabela 3). Da variação explicada, a maior parte foi atribuída à presença de estruturação por macrófitas (Tabela 3). Aumento consistente do distanciamento dos pontos em relação ao centróide indicam que algumas espécies são típicas de locais estruturados por macrófitas aquáticas (Figura 3). Como esperado, a sazonalidade também contribuiu para a explicação da variação na composição de espécies em todos os períodos de desenvolvimento (Tabela 3). Os gradientes acentuados descritos pela função cosseno demonstram a variação cíclica, característica da sazonalidade observada para os períodos.

Tabela 3. Variação na composição de espécies de peixes em diferentes períodos de desenvolvimento (larval, juvenil e adulto) explicada pelas Análises de Redundância (RDA). São mostrados os resultados do modelo completo e dos modelos parciais para cada uma das variáveis. Valores em negritos apresentaram  $p < 0,05$ .

<b>Larvas</b>			
<b>Fonte de variação</b>	<b>R<sup>2</sup><sub>adj</sub></b>	<b>F</b>	<b>p</b>
Modelo completo	0,06	4,35	<b>0,001</b>
Complexidade de <i>habitat</i>	0,03	6,03	<b>0,001</b>
Sazonalidade (seno)	0,01	2,27	<b>0,013</b>
Sazonalidade (cosseno)	0,02	4,58	<b>0,001</b>

<b>Juvenis</b>			
<b>Fonte de variação</b>	<b>R<sup>2</sup><sub>adj</sub></b>	<b>F</b>	<b>p</b>
Modelo completo	0,18	11,91	<b>0,001</b>
Complexidade de <i>habitat</i>	0,08	14,91	<b>0,001</b>
Sazonalidade (seno)	0,07	13,29	<b>0,001</b>
Sazonalidade (cosseno)	0,03	6,13	<b>0,001</b>

<b>Adultos</b>			
<b>Fonte de variação</b>	<b>R<sup>2</sup><sub>adj</sub></b>	<b>F</b>	<b>P</b>
Modelo completo	0,16	10,78	<b>0,001</b>
Complexidade de <i>habitat</i>	0,10	19,25	<b>0,001</b>
Sazonalidade (seno)	0,04	8,18	<b>0,001</b>
Sazonalidade (cosseno)	0,02	5,28	<b>0,001</b>

Fonte: Edição do autor, 2017.

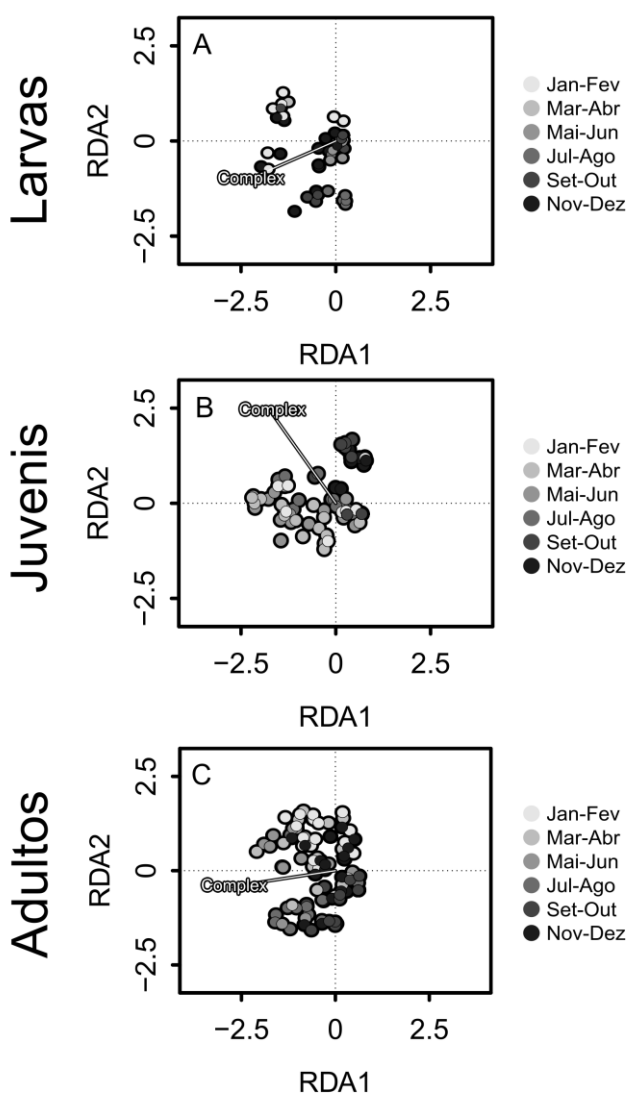


Figura 3. Análises de Redundâncias utilizadas para explicar a variação na composição de espécies de peixes em diferentes períodos de desenvolvimento (larval, juvenil e adulto) pela estruturação oferecida por macrófitas aquáticas e variações sazonais. (Complex= centróide).

Além da estruturação oferecida pelas macrófitas aquáticas e da sazonalidade, a composição de espécies de peixes esteve relacionada com a variação na composição de espécies de macrófitas, ao menos no período adulto (Tabela 4). O aumento nos valores de correlação entre a composição de espécies de peixes e a de macrófitas ao longo dos períodos de desenvolvimento sugere seletividade de *habitat* durante a ontogenia (Tabela 4).

Com relação as espécies de peixes e as variáveis ambientais complexidade de *habitat* e sazonalidade (seno e cosseno), a análise de correlação demonstrou maiores importâncias para as espécies sedentárias, como por exemplo *Aphyocharax anitsi*, *Astyanax lacustris*, *Psellogrammus kennedyi* e todas as espécies de *Serrapinnus*, as quais, obtiveram maiores escores em todos os períodos de desenvolvimento. Considerando somente o período juvenil, as espécies *Hoplias mbigua*, *Hypostomus ancistroides*, *Hypostomus cochliodon*, *Leporinus*

*obtusidens*, *Leporinus lacustris*, *Pimelodella avanhandavae* e *Parauchenipterus galeatus* foram algumas das espécies que mais apresentaram associação com a complexidade de *habitat* e a sazonalidade. No período adulto as espécies sedentárias foram as mais importantes nas associações com as variáveis ambientais (Tabela 5).

Tabela 4. Resultados obtidos da Análise de Co-Inércia (CoIA) verificando a relação entre a composição de espécies de peixes em diferentes períodos de desenvolvimento (larval, juvenil e adulto) com a composição de espécies de macrófitas aquáticas. (RV= coeficiente da correlação; P-perm.= valor de p da correlação; CoIA axis= eixos; % Explan.= porcentagem da explicação da correlação). Valores em negritos apresentaram  $p < 0,05$ .

<b>Larvas</b>			
<b>RV</b>	<b>P-perm.</b>	<b>CoIA axis</b>	<b>% Explan.</b>
0,06	0,99	1	32,674
		2	32,219
		3	23,469
		4	9,147
		5	2,484
<b>Juvenis</b>			
<b>RV</b>	<b>P-perm.</b>	<b>CoIA axis</b>	<b>% Explan.</b>
0,12	0,65	1	49,228
		2	21,855
		3	17,618
		4	8,015
		5	2,758
<b>Adultos</b>			
<b>RV</b>	<b>P-perm.</b>	<b>CoIA axis</b>	<b>% Explan.</b>
0,19	<b>0,05</b>	1	53,139
		2	28,165
		3	10,106
		4	5,097
		5	3,223

Fonte: Edição do autor, 2017.

Tabela 5. Valores da correlação das espécies de peixes associadas as variáveis ambientais complexidade de *habitat* (complex.) e a sazonalidade (seno e cosseno). Valores em negrito apresentaram módulo maior que 0,6.

Espécies	Larva			Juvenil			Adulto		
	Complex.	Senos	Cos.	Complex.	Senos	Cos.	Complex.	Senos	Cos.
<i>A. commbrae</i>	0,40	<b>0,94</b>	<b>-0,70</b>	<b>0,86</b>	-0,47	<b>-0,61</b>	<b>0,99</b>	-0,37	-0,42
<i>A. anisitsi</i>	0,38	<b>0,93</b>	<b>-0,72</b>	<b>0,97</b>	0,30	0,13	<b>1,00</b>	-0,28	-0,50
<i>Aphyocharax</i> sp.	<b>0,80</b>	<b>0,98</b>	-0,26	<b>0,96</b>	-0,23	-0,39	<b>0,92</b>	-0,63	-0,13
<i>A. lacustris</i>	<b>0,96</b>	<b>0,86</b>	0,10	<b>0,94</b>	0,39	0,22	<b>0,89</b>	<b>-0,68</b>	-0,07
<i>B. galderio</i>	-	-	-	<b>0,83</b>	<b>0,60</b>	0,45	0,47	<b>0,72</b>	<b>-1,00</b>
<i>C. aff. zebra</i>	-	-	-	<b>0,85</b>	-0,49	<b>-0,63</b>	0,58	<b>-0,94</b>	0,40
<i>C. britskii</i>	-	-	-	<b>0,77</b>	<b>0,67</b>	0,53	0,47	<b>0,72</b>	<b>-1,00</b>
<i>E. trilineata</i>	-	-	-	<b>0,96</b>	-0,24	-0,40	<b>0,99</b>	-0,40	-0,39
<i>G. paraguensis</i>	-	-	-	<b>0,88</b>	0,51	0,35	0,47	<b>0,72</b>	<b>-1,00</b>
<i>H. marginatus</i>	-	-	-	<b>0,99</b>	0,17	-	-	-	-
<i>H. mbigua</i>	-	-	-	<b>1,00</b>	-0,02	-0,19	-	-	-
<i>Hoplias</i> spp.	<b>0,90</b>	0,30	<b>0,74</b>	-	-	-	-	-	-
<i>H. eques</i>	0,26	<b>0,88</b>	<b>-0,80</b>	<b>0,92</b>	-0,35	-0,50	0,50	<b>-0,97</b>	0,49
<i>H. guarani</i>	-	-	-	<b>0,63</b>	<b>-0,75</b>	<b>-0,85</b>	-	-	-
<i>H. ancistroides</i>	-	-	-	<b>0,90</b>	0,47	0,31	-	-	-
<i>H. cochliodon</i>	-	-	-	<b>0,73</b>	<b>0,72</b>	0,59	-	-	-
<i>H. oreomaculatus</i>	-	-	-	-	-	-	-0,41	<b>-0,77</b>	<b>0,99</b>
<i>L. araguaiaae</i>	-	-	-	<b>0,84</b>	-0,51	<b>-0,65</b>	0,45	<b>0,73</b>	<b>-1,00</b>
<i>L. lacustris</i>	-	-	-	<b>0,85</b>	-0,49	<b>-0,63</b>	-	-	-
<i>L. obtusidens</i>	-	-	-	<b>0,69</b>	<b>0,75</b>	<b>0,63</b>	-	-	-
<i>Leporinus</i> spp.	<b>0,84</b>	<b>0,97</b>	-0,20	<b>0,84</b>	-0,51	<b>-0,65</b>	-	-	-
<i>L. pectorale</i>	0,38	<b>0,93</b>	<b>-0,72</b>	0,57	<b>-0,80</b>	<b>-0,89</b>	-	-	-
<i>M. aff. gracilima</i>	<b>0,98</b>	<b>0,83</b>	0,16	-	-	-	0,02	<b>-0,97</b>	<b>0,85</b>
<i>M. bonita</i>	<b>0,91</b>	<b>0,92</b>	-0,04	-0,34	<b>-0,95</b>	<b>-0,89</b>	0,35	<b>-1,00</b>	<b>0,63</b>
<i>M. forestii</i>	-	-	-	<b>1,00</b>	0,07	-0,10	<b>0,68</b>	0,51	<b>-0,98</b>
<i>M. intermedia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>M. sanctaefilomenae</i>	-	-	-	-	-	-	<b>0,83</b>	0,31	<b>-0,90</b>
<i>Odontostilbe</i> sp.	<b>-1,00</b>	<b>-0,73</b>	-0,31	-	-	-	-	-	-
<i>Pamphorichthys</i> sp.	-	-	-	<b>0,96</b>	0,31	0,15	<b>0,99</b>	<b>-0,12</b>	<b>-0,64</b>
<i>P. galeatus</i>	<b>0,90</b>	<b>0,94</b>	-0,08	<b>1,00</b>	0,03	-0,14	-	-	-
<i>P. avanhandavae</i>	-	-	-	<b>1,00</b>	0,06	-0,11	-	-	-
<i>P. australis</i>	-	-	-	-	-	-	0,35	<b>0,80</b>	<b>-0,99</b>
<i>P. lineatus</i>	-	-	-	-	-	-	0,39	<b>-0,99</b>	0,59
<i>P. kennedyi</i>	<b>0,76</b>	<b>0,99</b>	-0,32	<b>1,00</b>	0,06	-0,11	<b>1,00</b>	-0,23	-0,55
<i>P. ambrosetti</i>	-	-	-	<b>0,76</b>	<b>0,68</b>	0,55	0,39	<b>-0,99</b>	0,59
<i>R. hahni</i>	<b>0,90</b>	<b>0,94</b>	-0,08	<b>0,69</b>	<b>0,75</b>	<b>0,63</b>	-	-	-
<i>R. quelen</i>	-	-	-	0,57	<b>-0,80</b>	<b>-0,89</b>	-	-	-
<i>R. descavadensis</i>	0,32	<b>0,91</b>	<b>-0,76</b>	-0,03	<b>-1,00</b>	<b>-0,99</b>	<b>1,00</b>	-0,34	-0,45
<i>S. nasutus</i>	<b>0,96</b>	0,46	<b>0,61</b>	-	-	-	-	-	-
<i>S. calliurus</i>	<b>0,74</b>	<b>1,00</b>	-0,35	<b>0,99</b>	-0,11	-0,28	<b>0,97</b>	-0,04	<b>-0,70</b>
<i>S. heterodon</i>	-	-	-	<b>0,80</b>	-0,56	<b>-0,69</b>	<b>0,65</b>	<b>-0,91</b>	0,32



<i>S. notomelas</i>	0,33	<b>0,92</b>	<b>-0,75</b>	<b>0,65</b>	<b>-0,73</b>	<b>-0,84</b>	<b>0,92</b>	<b>-0,63</b>	-0,13
<i>Serrapinnus</i> sp.1	0,55	<b>0,99</b>	-0,57	0,14	<b>-0,98</b>	<b>-1,00</b>	0,24	<b>-1,00</b>	<b>0,71</b>
<i>Serrapinnus</i> sp.2	0,23	<b>0,87</b>	<b>-0,82</b>	<b>0,60</b>	<b>-0,78</b>	<b>-0,87</b>	-	-	-
<i>Serrasalmus</i> spp.	<b>0,72</b>	-0,02	<b>0,91</b>	-	-	-	-	-	-
<i>S.macrurus</i>	-	-	-	<b>0,84</b>	-0,51	<b>-0,65</b>	-	-	-
<i>S. marmoratus</i>	-	-	-	<b>0,93</b>	0,41	0,25	-	-	-
<i>T. neivai</i>	<b>1,00</b>	<b>0,71</b>	0,33	<b>0,84</b>	0,58	0,44	-	-	-

Fonte: Edição do autor, 2017.

#### 4 DISCUSSÃO

A complexidade de *habitat* é um importante determinante da estrutura de comunidades e apesar disso, poucos estudos investigam seu papel para os peixes em diferentes estágios de desenvolvimento (e.g., Conrow et al., 1990; Almany 2004a; 2004b). Os principais resultados encontrados nesse estudo demonstram que, independente do período de desenvolvimento ontogênico, os maiores valores de abundância e riqueza dos peixes foram encontrados em locais estruturados por macrófitas, comparativamente aos locais sem estruturação. Adicionalmente, a composição das espécies de peixes, em diferentes períodos de desenvolvimento, diferiu consistentemente entre esses locais e, ao menos para os peixes adultos, esta esteve correlacionada com mudanças nas espécies de macrófitas aquáticas. Esses resultados apontam o importante papel da estruturação oferecida pelas macrófitas na organização das assembleias de peixes, bem como ao longo do desenvolvimento ontogênico. Além do efeito da complexidade, os resultados obtidos indicaram mudanças cíclicas na abundância, riqueza e composição de espécies. Esses aspectos refletem a natureza sazonal e sincrônica da reprodução e desenvolvimento das espécies, o que é típico em ambientes com variações ambientais relativamente previsíveis, como as planícies de inundação.

A composição taxonômica foi constituída por 53 espécies, incluindo indivíduos em todos os períodos de desenvolvimento (larva, juvenil e adulto). Dados semelhantes foram encontrados em um estudo anterior conduzido por Delariva et al. (1994) também, na bacia do alto rio Paraná, o qual registrou 30 espécies, sendo estas jovens e adultos de peixes de pequeno porte e formas imaturas daqueles de grande porte, incluindo os migradores, nas quais, mais da metade registradas no período juvenil.

A predição de que, independente do grau de desenvolvimento, a comunidade íctica é mais abundante e diversa em ambientes estruturados por macrófitas do que em ambientes abertos foi corroborada. Os resultados demonstram que a abundância de indivíduos e a diversidade de espécies, favorecida pela complexidade oferecida por essas plantas, seja devido estes ambientes oferecerem refúgio, alimento abundante e locais para a desova (Rossi

& Parma de Croux, 1992; Dibble et al., 1996; Duffy & Baltz, 1998; Agostinho et al., 2003; Ziober et al., 2007). Assim, muitas espécies de peixes, principalmente nos períodos larval e juvenil, necessitam de tais ambientes, afim de minimizar os riscos de mortalidade e garantir o sucesso de recrutamento, uma vez que são os estágios mais vulneráveis (Agostinho et al., 2003). Além disso, a maior complexidade de *habitat* possibilita um acréscimo no número e na diversidade de microhabitats, suportando uma comunidade mais heterogênea (Weaver et al., 1997; Agostinho et al., 2003). Bem como, a variação das características morfológicas e a abundância das diferentes espécies de macrófitas, que geram distintas arquiteturas, o que consequentemente influenciam na distribuição de peixes (Grenouillet & Pont, 2001).

Apesar do favorecimento da abundância de riqueza de espécies nas regiões colonizadas por macrófitas, é importante salientar que espécies de peixes evolutivamente desenvolveram diferentes estratégias relacionadas a reprodução (Nakatani et al., 2001), as quais permitem que elas se mantenham em diversos *habitat*. Entre elas estratégias contrastantes consideram a liberação dos ovos na coluna d'água, derivando livremente com a correnteza, ou o depósito dos ovos em substratos, ninhos, guardados ou carregados pelos pais (Balon, 1984; Nakatani et al. 2001). Portanto, *habitat* não estruturados também são relevantes para o sucesso reprodutivo de algumas espécies, como migradores de grande porte, por exemplo. No entanto, além das estratégias reprodutivas, as mudanças na composição de espécies de peixes de um local dependem também de características específicas relacionadas ao seu ciclo de vida (Winemiller, 1989; Fernandes et al., 2009; Gomes et al. 2012; Arthington et al., 2015; Dias et al., 2017).

Em relação a segunda predição, na qual a abundância e a diversidade de táxons de peixes nos diferentes graus de desenvolvimento estariam relacionada a sazonalidade reprodutiva da comunidade íctica, foi parcialmente aceita. Dado que, as maiores abundâncias de larvas ocorreram nos meses de maio, junho e julho, ou seja, não coincidindo com o período reprodutivo atribuído a maioria das espécies de peixes da planície de inundação do alto rio Paraná (*sensu* Vazzoler et al. 1997). Este resultado demonstra que algumas espécies têm uma maior plasticidade reprodutiva e conseguem aproveitar as condições ambientais independente do período do ano e ciclo hidrológico, ocorrência mais comum nas espécies não migradoras. Além disso, tal fato pode indicar que as macrófitas oferecem um ambiente com condições ambientais adequadas para a reprodução mesmo fora do período reprodutivo da maioria das espécies. Os juvenis apresentaram as maiores abundâncias nos meses de julho, agosto e setembro, enquanto que os adultos em agosto setembro e outubro, provavelmente provenientes de desovas anteriores.

Diferentemente do atributo abundância, as maiores riquezas de espécies no período larval coincidiram com as estações de primavera-verão, corroborando assim, com o período reprodutivo da maioria das espécies da planície de inundação do alto rio Paraná (Baumgartner et al., 1997; Vazzoler et al., 1997; Castro et al., 2002; Galuch et al., 2003; Bialecki et al., 2005; Reynalte-Tataje et al., 2012). Estes resultados indicam que durante este período, um maior número de espécies com diferentes estratégias reprodutivas utiliza os bancos de macrófitas no período de reprodução. Assim como, a abundância e a ocorrência de juvenis e adultos também, foi posterior a das larvas, associada a desovas anteriores.

A relação positiva entre a riqueza de espécies e a complexidade de *habitat* demonstra que o aumento na estruturação pode tornar o *habitat* mais adequado e suportar um maior *pool* de espécies, na qual, a complexidade provida pelas macrófitas garante microhabitat particulares em comparação com ambientes abertos e essa característica é independente do período de desenvolvimento. Isso é evidenciado, principalmente, para as espécies de peixes sedentárias que, na região, desenvolvem todo o seu ciclo de vida nos bancos de macrófitas, representadas principalmente por pequenos caracídeos (e.g. *Aphyocharax* sp., *A. Anisitsi*, *A. lacustris*, *M. bonita*, *P. kennedyi*, *Serrapinnus calliurus* e *S. notomelas*). Estudos anteriores também mostraram que, em geral, os peixes associados as macrófitas são tipicamente espécies de pequeno porte ou juvenis de grandes espécies e sedentárias (Delariva et al., 1994; Meschiatti et al., 2000; Priyadarshana et al., 2001; Agostinho et al. 2003; Pelicice et al. 2005; Bailly et al., 2008; Padiál et al., 2009; Lopes et al., 2005; Dias et al., 2017). O domínio de pequenos caracídeos em áreas com vegetação aquática foi descrito para outros ambientes neotropicais (Araújo Lima et al., 1986; Delariva et al., 1994; Meschiatti et al., 2000; Agostinho et al., 2007), mas com diferentes composições de espécies. Esta tendência é comum nos *habitat* lênticos e semi-lênticos na planície de inundação do rio Paraná, onde as concentrações de oxigênio são baixas próximas ao fundo. Esse domínio pode ser explicado pela capacidade dos caracídeos absorverem oxigênio das camadas superficiais da água, que tendem a conter mais oxigênio (Agostinho et al., 2007).

Espécies que utilizam os bancos de macrófitas para a alimentação, como por exemplo, espécies de *Hoplias*, que são predadores de espreita (Sabino & Zuanon, 1998) também apresentaram alta relação com as macrófitas aquáticas. Além disso, muitas espécies utilizam esses locais para a reprodução, como é o caso de *P. australis*, que possivelmente deposita seus ovos nas folhas das macrófitas (Taguti et al., 2009). Espécies com cuidado parental (por exemplo, Gymnotiformes) que normalmente produzem poucos ovos e *Pamphorichthys* sp. que apresenta fertilização interna também são espécies associadas aos bancos de macrófitas,

nas quais, selecionaram esses ambientes para se protegerem contra o alto risco de predação (Sazima & Zamprogno, 1985; Henderson & Hamilton, 1995; Schiesari et al., 2003; Bulla et al., 2011). Por outro lado, a captura de adultos de *Hypophthalmus oremaculatus* e *P. lineatus*, possivelmente tenha ocorrido de forma acidental, uma vez que estas espécies não apresentam nenhum comportamento relacionado às macrófitas (Graça & Pavanelli, 2007).

Quanto a terceira predição, a composição de macrófitas afetou somente a composição de peixes adultos, indicando que nos períodos larval e juvenil, as espécies possuem afinidade por uma certa composição de espécies de macrófitas, enquanto que, quando adultas, a identidade das macrófitas parece não ser muito importante para a ocorrência de espécies. No entanto, os indivíduos adultos encontrados, geralmente, são de espécies de pequeno porte e sedentárias, que exploram ampla gama de recursos alimentares e proteção contra predadores (Rozas & Odum, 1988, Delariva et al., 1994). Este resultado ainda enfatiza que as larvas e os juvenis apresentam exigências ecológicas diferentes dos adultos, com particularidades quanto ao *habitat*, alimentação e comportamento (Leis & Trnski, 1989).

Em síntese, os resultados obtidos nesse trabalho indicam que a complexidade do *habitat* tem poder estruturador sobre a comunidade de peixes, independentemente do nível de desenvolvimento desses organismos. Em geral, os *habitat* estruturados por macrófitas aquáticas suportam maiores abundâncias, riquezas e, conseqüentemente, diferentes composições de espécies nos diferentes períodos do desenvolvimento ontogênico quando comparados à locais sem estruturação. A consistência dos efeitos da complexidade sobre a ontogenia sugere que o recrutamento das espécies também é favorecido por esse aspecto ambiental, porém esse tópico requer investigações futuras. Além da complexidade estrutural, os resultados comprovam que a sazonalidade é um aspecto marcante na estrutura da comunidade de peixes. Independe do nível de desenvolvimento desses organismos, a variação dos atributos da comunidade é consistente o que indica a sazonalidade sincrônica das espécies, o que é comum em ambientes de planície de inundação. Em conjunto, portanto, os efeitos da complexidade e da sazonalidade são determinantes na manutenção dos processos ecológicos em sistemas rio-planície de inundação. Ademais, estes resultados reforçam a importância da conservação dos ambientes estruturados para a manutenção das assembleias de peixes.

## REFERÊNCIAS

- Agostinho, A. A.; L. C. Gomes, D. R. Fernandez & H. I. Suzuki, 2002. Efficiency of fish ladders for neotropical ichthyofauna. *River Research and Applications* 18(3): 299–306.
- Agostinho, A. A., L. C. Gomes & H. F. Júlio Jr., 2003. Relações entre macrófitas aquáticas e fauna de peixes. In Thomaz, S. M. & L. M. Bini (eds), *Ecologia e Manejo de Macrófitas Aquáticas*. EDUEM, Maringá: 261–280.
- Agostinho, A. A., L. M. Bini, L. C. Gomes, H. F. Júlio Jr., C. S. Pavanelli & C. S. Agostinho, 2004. Fish assemblages. In Thomaz, S. M.; A. A. Agostinho & N. S. Hahn (eds), *The Upper Paraná River and its Floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. Backhuys Publishers, Leiden: 223–246.
- Agostinho, A. A., S. M. Thomaz, L. C. Gomes & S. L. M. A. Baltar, 2007. Influence of *Eichhornia azurea* on fish assemblage of the upper Paraná river Floodplain (Brazil). *Aquatic Ecosystem Health & Management* 10(2): 174–186.
- Ahlstrom, E. H. & H. G. Moser, 1976. Eggs and larvae of fishes and their role in systematic investigations and in fisheries. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes* 40(3): 379–398.
- Almany, G. R., 2004a. Does increased habitat complexity reduce predation and composition in coral reef fish assemblages? *Oikos* 106: 275–284.
- Almany, G. R., 2004b. Differential effects of habitat complexity, predators and competitors on abundance of juvenile and adult coral reef fishes. *Oecologia* 141: 105–113.
- Antonelli, A. & I. Sanmartín, 2011. Why are there so many plant species in the Neotropics? *Taxon* 60: 403–414.
- Araújo-Lima, C. A. R. M., L. P. S. Portugal & E. G. Ferreira, 1986. Fish-macrophyte relationship in the Anavilhanas archipelago, a black water system in the Central Amazon. *Journal of Fish Biology* 29: 1–11.
- Arthington, A. H., P. C. Godfrey, R. P. Person, F. Karim & J. Wallace, 2015. Biodiversity values of remnant freshwater floodplain lagoons in agricultural catchments evidence for fish of the wet tropics bioregion northern Australia. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 25:336-352.
- Balon, E. K., 1984. Patterns in the evolution of reproductive styles in fishes. In Potts, G. W. & R. J. Wootton (eds), *Fish reproduction: strategies and tactics*. Academic Press, London: 35–53.
- Bailly, D., A. A. Agostinho & H. I. Suzuki, 2008. Species with different reproductive strategies in the Cuiaba River, upper Pantanal, Brazil. *River Research and Applications* 24:1218–1229.
- Baumgartner, G., K. Nakatani, M. Cavicchioli & M. S. T. Baumgartner, 1997. Some aspects of the ecology of fish larvae in the floodplain of the high Paraná river, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 14: 551–563.

- Bialezki, A.; K. Nakatani, P. V. Sanches, G. Baumgartner & L. C. Gomes, 2005. Larval fish assemblage in the Baía River (Mato Grosso do Sul State, Brazil): temporal and spatial patterns. *Environmental Biology of Fishes* 73: 37–47.
- Bulla, C. K., L. C. Gomes, L. E. Miranda & A. A. Agostinho, 2011. The ichthyofauna of drifting macrophyte mats in the Ivinhema River, upper Paraná River basin, Brazil. *Neotropical Ichthyology* 9: 403–409.
- Castro, R. J., K. Nakatani, A. Bialezki, P. V. Sanches & G. Baumgartner, 2002. Temporal distribution and composition of the ichthyoplankton from Leopoldo's Inlet on the Upper Paraná River floodplain (Brazil). *Journal of Zoology* 256: 437–443.
- Conrow, R., A. V. Zale & R. W. Gregory, 1990. Distributions and abundances of early life stages of fishes in a Florida lake dominated by aquatic macrophytes. *Transactions of the American Fisheries Society* 119: 521–528.
- Cowx, I. G. & R. L. Welcomme, 1998. Rehabilitation of rivers for fish. FAO, Fishing News Books, Oxford, UK & Malden, MA.
- Currie, D. J., 1991. Energy and large-scale patterns of animal- and plantspecies richness. *American Naturalist* 137: 27–49.
- Dias, R. M., J. C. B. da Silva, L. C. Gomes & A. A. Agostinho, 2017. Effects of macrophyte complexity and hydrometric level on fish assemblages in a Neotropical floodplain. *Environmental Biology of Fishes* 100: 703–716.
- Delariva, R. L., A. A. Agostinho, K. Nakatani & G. Baumgartner, 1994. Ichthyofauna associated to aquatic macrophytes in the upper Parana river floodplain. *Revista Unimar* 16(3): 41–60.
- Dibble, E. D.; K. J. Killgore & S. L. Harrel, 1996. Assessment of fish-plant interactions. In Miranda, L. E. & D. R. Devries (eds), *Multidimensional Approaches to Reservoir Fisheries Management*. American Fisheries Society, Bethesda: 357–372.
- Dray, S., A. B. Dufour & J. Thioulouse, 2016. *Analysis of Ecological Data: Exploratory and Euclidean Methods in Environmental Sciences*.
- Duffy, K. C. & D. M. Baltz, 1998. Comparison of fish assemblages associated with native and exotic submerged macrophytes in the Lake Pontchartrain estuary, USA. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 223: 199–221.
- Fernandes, R., A. A. Agostinho, E. A. Ferreira, C. S. Pavanelli, H. I. Suzuki, D. P. Lima & L. C. Gomes, 2009. Effects of the hydrological regime on the ichthyofauna of riverine environments of the upper Paraná River floodplain. *Brazilian Journal of Biology* 69:669–680.
- FishBase, 2017. World Wide Web electronic publication. Disponível em: [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org).
- Fjeldså, J., R. C. K. Bowie & C. Rahbek. 2012. The role of mountain ranges in the diversification of birds. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 43: 249–265.
- Fuiman, L. A., & R. G. Werner, 2002. *Fishery Science: The Unique Contributions of Early Life Stages*. Blackwell Science, Oxford.

- Galuch, A. V., M. R. Suiberto, K. Nakatani, A. Bialecki & G. Baumgartner, 2003. Desenvolvimento inicial e distribuição temporal de larvas e juvenis de *Bryconamericus stramineus* Eigenmann, 1908 (Osteichthyes, Characidae) na planície alagável do alto rio Paraná, Brasil. *Acta Scientiarum. Biological Sciences* 25: 335–343.
- Gomes, L. C., C. K. Bulla, A. A. Agostinho, L. P. Vasconcelos & L. E. Miranda, 2012. Fish assemblage dynamics in a Neotropical floodplain relative to aquatic macrophytes and the homogenizing effect of a flood pulse. *Hydrobiologia* 685:97–107.
- Graça, W. J. & C. S. Pavanelli, 2007. Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes. EDUEM, Maringá.
- Grenouillet, G. & D. Pont, 2001. Juvenile fishes in macrophyte beds: influence of food resources, habitat structure and body size. *Journal of Fish Biology* 59: 939–959.
- Henderson, P. A. & H. F. Hamilton, 1995. Standing crop and distribution of fish in drifting and attached floating meadow within an Upper Amazonian varzea lake. *Journal of Fish Biology* 47: 266-276.
- Hixon, M. A., & B. A. Menge, 1991. Species diversity: prey refuges modify the interactive effects of predation and competition. *Theoretical Population Biology* 39: 178–200.
- Hughes, C. & R. Eastwood, 2006. Island radiation on a continental scale: exceptional rates of plant diversification after uplift of the Andes. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, PNAS 103: 10334–10339.
- Hutchinson, J. M. C. & P. M. Wazer, 2007. Use, misuse and extensions of “ideal gas” models of animal encounter. *Biological Reviews* 82: 335–359.
- Ioannou, C. C., G. D. Ruxton & J. Krause, 2008. Search rate, attack probability, and the relationship between prey density and prey encounter rate. *Behavioral Ecology* 19: 842–846.
- Johnson, D. W., 2006. Predation, habitat complexity, and variation in density dependent mortality of temperate reef fishes. *Ecologia* 87: 1179–1188.
- Kallimanis, A. S., E. Bergmeier, M. Panitsa, K. Georghiou, P. Delipetrou & P. Dimopoulos, 2010. Biogeographical determinants for total and endemic species richness in a continental archipelago. *Biodiversity and Conservation* 19: 1225–1235.
- Kovalenko, K. E., S. M. Thomaz & D. M. Warfe, 2012. Habitat complexity: approaches and future directions. *Hydrobiologia* 685: 1–17.
- Leis, J. M. & T. Trnski, 1989. The larvae of Indo-Pacific shorefishes. University of Hawaii Press, Honolulu.
- Lopes, T. M., E. R. Cunha, J. C. B. da Silva, R. D. L. Behrend & L. C. Gomes, 2015. Dense macrophytes influence the horizontal distribution of fish in floodplain lakes. *Environmental Biology of Fish* 98:1741– 1755.

- McCoy, E. D. & S. S. Bell, 1991. Habitat structure: the evolution and diversification of a complex topic. In McCoy, E. D., S. S. Bell & H. R. Mushinsky (eds), *Habitat structure: the physical arrangement of objects in space* Chapman and Hall, New York: 3–27.
- Manatunge, J., T. Asaeda & T. Priyadarshana, 2000. The influence of structural complexity on fish–zooplankton interactions: a study using artificial submerged macrophytes. *Environmental Biology of Fishes* 58: 425–438.
- Meschiatti, J., M. S. Arcifa & N. Fenerich-Verani, 2000. Fish communities associated with macrophytes in Brazilian floodplain lakes. *Environmental Biology of Fishes* 58: 133–143.
- Miranda, L. E., M. P. Driscoll & M. S. Allen, 2000. Transient physicochemical microhabitats facilitate fish survival in inhospitable aquatic plant stands. *Freshwater Biology* 44: 617–628.
- Miranda, L. E. & K. B. Hodges, 2000. Role of aquatic vegetation coverage on hypoxia and sunfish abundance in bays of a eutrophic reservoir. *Hydrobiologia* 427: 51–57.
- Murdoch, W. W. & A. Oaten, 1975. Predation and population stability. *Advances in Ecological Research* 9: 1–132.
- Nakatani, K., A. A. Agostinho, G. Baumgartner, A. Bialecki, P. V. Sanches, M. C. Makrakis & C. S. Pavanelli, 2001. *Ovos e larvas de peixes de água doce: desenvolvimento e manual de identificação*. EDUEM, Maringá.
- Nakatani, K., A. Bialecki, G. Baumgartner, P. V. Sanches & M. C. Makrakis, 2004. Temporal and spatial dynamics of fish eggs and larvae. In Thomaz, S. M., A. A. Agostinho & N. S. Hahn (eds), *The Upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. Backhuys Publishers, Leiden: 293–308.
- Oksanen, J., F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. R. Minchin, R. B. O'hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. H. H. Stevens & H. Wagner, 2013. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-7.
- Orfeo, O. & J. C. Stevaux, 2002. Hydraulic and morphological characteristics of middle and upper reaches of Paraná river (Argentina and Brazil). *Geomorphology* 44: 309–322.
- Padial, A. A., S. M. Thomaz & A. A. Agostinho, 2009. Effects of structural heterogeneity provided by the floating macrophyte *Eichhornia azurea* on the predation efficiency and habitat use of the small Neotropical fish *Moenkhausia sanctaefilomenae*. *Hydrobiologia* 624:161–170.
- Paiva, M. P., 1982. *Grandes represas do Brasil*. Editerra Editorial, Brasília.
- Pelicice, F. M., A. A. Agostinho & S. M. Thomaz, 2005. Fish assemblages associated with *Egeria* in a tropical reservoir: investigating the effects of plant biomass and diel period. *Acta Oecologica* 27:9–16.
- Priyadarshana, T., T. Asaeda & J. Manatunge, 2001. Foraging behaviour of planktivorous fish in artificial vegetation: the effects on swimming and feeding. *Hydrobiologia* 442:231–239.
- Reis, R. E., S. O. Kullander & C. J. Ferraris Jr., 2003. *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. EDIPURCS, Porto Alegre.



- Reynalte-Tataje, D. A., K. Nakatani, R. Fernandes, A. A. Agostinho & A. Bialecki, 2011. Temporal distribution of ichthyoplankton in the Ivinhema River (Mato Grosso do Sul State/Brazil): influence of environmental variables. *Neotropical Ichthyology* 9: 427–436.
- Reynalte-Tataje, D. A., A. A. Agostinho & A. Bialecki, 2012. Temporal and spatial distributions of the fish larval assemblages of the Ivinhema River sub-basin (Brazil). *Environmental Biology of Fishes* 96: 811–822.
- Ripley R. M., T. A. B. Snijders & P. Preciado, 2015. Manual for SIENA version 4.0. University of Oxford, Department of Statistics, Nuffield College, Oxford.
- Rosenzweig, M. L., 1995. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rossi, L. M. & M. J. Parma De Croux, 1992. Influencia de la vegetación acuática en la distribución de peces del río Paraná, Argentina. *Ambiente Subtropical* 2: 65–75.
- Rozas, L. P. & W. E. Odum, 1988. Occupation of submerged aquatic vegetation by fishes: testing the roles of food and refuge. *Oecologia* 77: 101–106.
- Sabino, J. & J. Zuanon. 1998. A stream fish assemblage in central Amazonia: distribution, activity patterns and feeding behavior. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 8: 201–210.
- Sanches, P. V., K. Nakatani, A. Bialecki, G. Baumgartner, L. C. Gomes & E. A. Luiz, 2006. Flow regulation by dams affecting ichthyoplankton: the case of the Porto Primavera Dam, Paraná River, Brazil. *River Research and Applications* 22: 555–565.
- Savino, J. F. & R. A. Stein, 1982. Predator-prey interaction between largemouth bass and bluegills as influenced by simulated, submersed vegetation. *Transactions of the American Fisheries Society* 11: 255–266.
- Sazima, I. & C. Zamprogno, 1985. Use of water hyacinths as shelter, foraging place, and transport by young piranhas, *Serrasalmus spilopleura*. *Environmental Biology of Fishes* 12: 237–240.
- Scheinin, M., S. B. Scyphers, L. Kauppi, K. L. Heck Jr. & J. Mattila, 2012. The relationship between vegetation density and its protective value depends on the densities and traits of prey and predators. *Oikos* 121: 1093–1102.
- Schiesari, L., J. Zuanon, C. Azevedo-Ramos, M. Garcia, M. Gordo, M. Messias & E. M. Vieira, 2003. Macrophyte rafts as dispersal vectors for fishes and amphibians in the Lower Solimões River, Central Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 19: 333–336.
- Seto, K. C., E. Fleishman, J. P. Fay & C. J. Betrus, 2004. Linking spatial patterns of bird and butterfly species richness with Landsat TM derived NDVI. *International Journal of Remote Sensing* 25: 4309–4324.
- Souza Filho, E. E. de & J. C. Stevaux, 2004. Geology and geomorphology of the Baía-Curutuba-Ivinhema River complex. In Thomaz, S. M., A. A. Agostinho & N. S. Hahn (eds), *The Upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. Backhuys Publishers, Leiden: 1–29.

- Stein, A., K. Gerstner & H. Kreft, 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters* 17: 866–880.
- Suzuki, H. I., F. M. Pelicice, E. A. Luiz, J. D. Latini & A. A. Agostinho, 2004. Reproductive strategies of the fish community of the Upper Paraná river floodplain. In Agostinho, A. A., L. Rodrigues, L. C. Gomes & S. M. Thomaz (eds), *Structure and functioning of the Paraná River and its floodplain*. EDUEM, Maringá: 125–130.
- Taguti, T. L., D. Kipper, A. Bialetzki, P. V. Sanches, M. C. Makrakis, G. Baumgartner & R. Fernandes, 2009. Desenvolvimento inicial de *Pyrrhulina australis* Eigenmann & Kennedy, 1903 (Characiformes, Lebiasinidae). *Biota Neotropica* 9(4): 59–65.
- Taniguchi, H., S. Nakano & M. Tokeshi, 2003. Influences of habitat complexity on the diversity and abundance of epiphytic invertebrates on plants. *Freshwater Biology* 48: 718–728.
- Teresa, F. B. & E. Gonçalves-De-Freitas, 2011. Reproductive behavior and parental roles of the *Laetacara araguaiaae*. *Neotropical Ichthyology* 9: 355–362.
- Tews, J., U. Brose, V. Grimm, K. Tielbörger, M. C. Wichmann, M. Schwager & F. Jeltsch, 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31: 79–92.
- Thomaz, S. M., E. D. Dibble, L. R. Evangelista, J. Higuti & L. M. Bini, 2008. Influence of aquatic macrophytes habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. *Freshwater Biology* 53: 358–367.
- Turesson, H. & C. Brönmark, 2007. Predator–prey encounter rates in freshwater piscivores: effects of prey density and water transparency. *Oecologia* 153: 281–290.
- Vazzoler, A. E. M., 1996. *Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática*. EDUEM, Maringá.
- Vazzoler, A. E. A. de M., H. I. Suzuki, E. E. Marques & M. A. P. Lizama, 1997. Primeira maturação gonadal, períodos e áreas de reprodução. In Vazzoler, A. E. A. de M., A. A. Agostinho & N. S. Hahn (eds), *A Planície de Inundação do Alto Rio Paraná*. EDUEM, Maringá: 249–265.
- Weaver, M. J., J. J. Magnuson & M. K. Clayton, 1997. Distribution of littoral fishes in structurally complex macrophytes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 2277–2289.
- Werner, R. G., 2002. Habitat requirements. In Fuiman, L. A. & R.G. Werner (eds), *Fisheries Science: the unique contributions of early life stages*. Blackwell Science, Oxford: 161–182.
- Winemiller, K. O., 1989. Patterns of variation in life history among south American fishes in seasonal environments. *Oecologia* 81:225–241.
- Ziober, S. R., A. Bialetzki, L. C. Gomes & D. Kipper, 2007. The importance of a marginal lagoon as a fish nursery in the upper Paraná River floodplain. *Acta Limnologica Brasiliensia* 19: 369–381.