

**UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ**

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM  
ECOLOGIA DE AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS**

**VARIAÇÃO ESPACIAL NA ESTRUTURA DAS ASSEMBLÉIAS DE  
PEIXES DA PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO DO ALTO RIO PARANÁ,  
BRASIL**

**ANA CRISTINA PETRY**

**MARINGÁ - PARANÁ**

**2001**

**ANA CRISTINA PETRY**

**VARIAÇÃO ESPACIAL NA ESTRUTURA DAS ASSEMBLÉIAS DE  
PEIXES DA PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO DO ALTO RIO PARANÁ,  
BRASIL**

Dissertação 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 ANTÔNIO AGOSTINHO**

**MARINGÁ - PR  
2001**

## DEDICATÓRIA

Aos meus pais, Erci e Paulo (*com muita saudade*),  
por me ensinarem a empregar amor e dedicação em tudo o que se faz.

## AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Angelo Antônio Agostinho, pelo voto de confiança depositado ao me aceitar para orientação, pela paciência de me escutar sempre que precisei discutir as idéias surgidas durante a elaboração do trabalho e, finalmente, pelo privilégio de compartilhar comigo sua experiência e sabedoria.

Ao Prof. Dr. Luiz Carlos Gomes, primeiramente a resposta ao seu questionamento freqüente nos últimos dias: -Sim Luiz, finalmente CONCLUÍ!!! Muito obrigada pelo auxílio nos testes estatísticos, incentivo e valiosas contribuições, prestados sempre de forma tão simpática.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais, pela oportunidade concedida e pela dedicação de seus funcionários. Ao corpo Docente do PEA, em especial, aos Drs. Horácio Ferreira Júlio Júnior e Sidinei Magela Thomaz, pelos proveitosos momentos de discussão.

À Dra. Carla Simone Pavanelli e ao Dr. Cláudio Zawadzki, pelo auxílio na identificação dos peixes.

Ao NUPELIA, pelo apoio logístico, aos funcionários da biblioteca, pela colaboração e à Rose, pela disposição em sempre ajudar.

À equipe do PELD, ano de 2000, pelos inesquecíveis alegres e tristes momentos que juntos vivenciamos em campo.

A todos os colegas pós-graduandos, cuja nomeação incorreria, certamente, à omissão injusta de algum, pela convivência, amizade e companheirismo. Um agradecimento especial à Márcia, pelo auxílio na montagem do banco de dados.

Ao CNPq, pelo auxílio financeiro.

À Carol, Elaine e Márcia, pela forma acolhedora com que fui recebida em Maringá, no verão de 1999 e à Josi, pela convivência diária em “nossa casa”.

Aos professores da UNISINOS, Dr. Uwe Horst Schulz e Ms. Demétrio Luis Guadagnin, por despertarem meu interesse pela Ecologia e me incentivarem a alcançar Maringá.

E, finalmente, ao apoio incondicional das “três trescoroenses”: Erci, Lu e Nina. Faltam-me palavras para expressar o quanto sou grata pela existência de vocês.

É a exceção que prova a regra.

Dawkins (2000)

## SUMÁRIO

<b>RESUMO.....</b>	<b>7</b>
<b>ABSTRACT.....</b>	<b>8</b>
<b>INTRODUÇÃO.....</b>	<b>9</b>
<b>MATERIAL E MÉTODOS.....</b>	<b>11</b>
<b>ÁREA DE ESTUDO.....</b>	<b>11</b>
<b>COLETA DE DADOS.....</b>	<b>14</b>
<b>ANÁLISE DE DADOS.....</b>	<b>15</b>
<b>RESULTADOS.....</b>	<b>18</b>
<b>DISCUSSÃO.....</b>	<b>31</b>
<b>REFERÊNCIAS.....</b>	<b>41</b>

## RESUMO

**Variação espacial na estrutura das assembléias de peixes da planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil.** Apesar de sujeita aos impactos gerados pelas hidrelétricas a montante, estudos ictiofaunísticos têm reconhecido a importância da planície de inundação do alto rio Paraná na manutenção da biodiversidade regional. Assembléias de peixes de quatro categorias de biótopos, pertencentes a três sub-sistemas, foram estudadas com o objetivo de caracterizar a variação espacial na estrutura e identificar os processos responsáveis pela composição e abundância das espécies. Durante o ano de 2000, amostragens trimestrais com redes de espera foram realizadas em 19 estações de coleta, localizadas em rios, canais, lagoas abertas e fechadas do sub-sistema Paraná e em dois tributários, Baía e Ivinheima. As lagoas abertas constituíram-se no biótopo com a maior riqueza de espécies e composição específica similar. Entretanto, diferenças significativas na diversidade e equitabilidade não foram detectadas entre categorias de biótopos e sub-sistemas. O padrão de dominância é exercido por espécies que, em função de suas estratégias de vida, têm se beneficiado das alterações na intensidade, duração e frequência dos pulsos de inundação. Fatores bióticos (predação) e abióticos (processos locais) foram considerados explanatórios para a estrutura das assembléias.

**Palavras-chave:** peixes neotropicais, planície de inundação, estrutura de assembléias de peixes, predação, fatores abióticos.

## ABSTRACT

**Spatial variation on fish assemblages structure of the upper Paraná River floodplain, Brazil.** Although the upper Paraná River floodplain is subjected to impacts produced by hydroelectric plants upstream, fish assemblages studies acknowledge its importance in the maintenance of regional biodiversity. Fish assemblages of four categories of biotopes belonging to three subsystems were analyzed. The aim was analyse the spatial variation in the structure and to identify processes responsible to species composition and abundance. Quarterly samples were carried out with gill nets in 19 sites during the year 2000. The sites comprised rivers, channels, connected and disconnected lagoons in the subsystem Paraná and two tributaries, the Baía and Ivinheima Rivers. Connected lagoons showed greater species richness and similar species composition. There were not detected significant differences in diversity and in evenness among categories of biotopes and subsystems. Dominance pattern is achieved by species whose life strategies allow to take advantages of the intensity, duration and frequency changes of the flood pulses. Biotic (predation) and abiotic (local processes) factors explained satisfactorily the assemblages structure.

**Key words:** neotropical fish, floodplain, fish assemblage structure, predation, abiotic factors.



## INTRODUÇÃO

Sistemas de rio-planície de inundação são amplamente reconhecidos como detentores de elevada diversidade biótica, sendo a heterogeneidade espaço-temporal, relacionada a esta diversidade, diretamente influenciada pela variação do ciclo hidrológico (Amoros e Roux, 1988; Junk *et al.*, 1989; Suárez *et al.*, 2001). Considera-se que a regularidade nas variações do nível hidrométrico funcione como fator-chave no estabelecimento das complexas relações de dependência entre organismos e as planícies de inundação (Kwak, 1988; Poff *et al.*, 1997), parecendo essas mais pronunciadas em sistemas tropicais (Goulding, 1980; Neiff, 1990; Merron e Bruton, 1995; Lewis *et al.*, 2000; Cetra e Petre, 2001). Estudos têm demonstrado que apesar de existirem espécies de peixes tipicamente lóticis e lênticos, grande parte da ictiofauna utiliza-se de biótopos diversos das planícies de inundação ao longo do ciclo de vida (Veríssimo, 1994; Agostinho e Zalewski, 1996; Fernandes, 1997; Lewis *et al.*, 2000). No início da estação chuvosa, por exemplo, migradores de grande porte realizam movimentos longitudinais ascendentes na calha dos rios principais e tributários para fins reprodutivos (Welcomme, 1979; Bonetto, 1993). Após a desova e com a subsequente elevação do nível hidrométrico, larvas e juvenis são carregados a jusante, rumo aos ambientes lênticos da várzea, conhecidos como berçários de muitas espécies de importância comercial. Permanecem neles durante as primeiras fases de vida e retornam à calha do rio geralmente na fase adulta (Agostinho *et al.*, 1993; Vazzoler *et al.*, 1997a). Até mesmo espécies de deslocamento restrito beneficiam-se das alterações do nível hidrométrico em suas migrações tróficas, realizadas no eixo lateral da planície, rumo aos corpos d'água temporários (Garutti e Figueiredo-Garutti, 2000). A heterogeneidade de condições desses biótopos, decorrente de sua morfometria, circulação da água e grau de conectividade com o restante do sistema, leva a diferenças marcantes na estrutura das assembléias de peixes (Agostinho e Zalewski, 1996). Dessa forma, a manutenção da integridade desses ambientes, que passa necessariamente pela regularidade nas flutuações dos níveis fluviométricos, tem importância fundamental para a conservação da biodiversidade regional.

Medidas de regulação da vazão, geradas pela operacionalização de usinas hidrelétricas têm, entretanto, contribuído para que rios e áreas inundáveis constituam-se nos

ecossistemas mais alterados pelo homem (Welcomme, 1985; Sparks, 1995; Ward e Stanford, 1995). Para a maior parte da ictiofauna, as conseqüências desses processos refletem na redução drástica do tamanho populacional, em função de alterações no recrutamento (Welcomme, 1979; Gomes e Agostinho, 1997; Vazzoler *et al.*, 1997b) e aumento na taxa de mortalidade (Mérona e Gascuel, 1993; Veríssimo, 1994; Okada, 1995). Dependendo das exigências ao longo do ciclo de vida, situações extremas de redução da variabilidade do pulso e da conectividade hidrológica entre biótopos podem acarretar, inclusive, extinções locais (Veríssimo, 1999). Dessa forma, condições ambientais adversas, como a ausência de cheias, favorecem espécies sedentárias, com cuidado parental e que, encontrando recurso alimentar abundante, apresentam maximização da sobrevivência em relação às demais (Lowe-McConnell, 1964; Agostinho *et al.*, 2001).

Levantamentos realizados no trecho superior do rio Paraná, lagoas marginais e tributários, têm destacado a importância destes ambientes na manutenção da pesca e biodiversidade regional apesar da seqüência de barramentos a montante (Agostinho e Zalewski, 1996; Agostinho *et al.*, 2000). Essas informações, no entanto, reportam padrões de distribuição, composição e abundância da ictiofauna num período que antecedeu a conclusão da obra e o processo de enchimento do reservatório da hidrelétrica de Porto Primavera, localizada 30km a montante da área de estudo. Esses efeitos foram analisados por Veríssimo (1999), cuja investigação plurianual, apesar de limitada aos ambientes lênticos das ilhas do rio Paraná, registrou alterações drásticas na estrutura das assembléias.

Ampliando a escala espacial, de forma a incluir os principais biótopos e sub-sistemas fluviais da planície de inundação do alto rio Paraná, o presente trabalho tem por objetivos caracterizar a variação espacial na estrutura de suas assembléias de peixes e detectar os fatores responsáveis pelos padrões encontrados. Para tanto, são levantadas as seguintes questões: *i*) A estrutura das assembléias diferencia-se em função dos biótopos e sub-sistemas amostrados? Qual o papel das espécies piscívoras na composição e estrutura das assembléias? *ii*) Algum tipo de estratégia, reprodutiva ou alimentar, está sendo favorecida pelas condições ambientais vigentes? *iii*) As variáveis abióticas têm relação com os padrões de composição e abundância da ictiofauna?

# MATERIAL E MÉTODOS

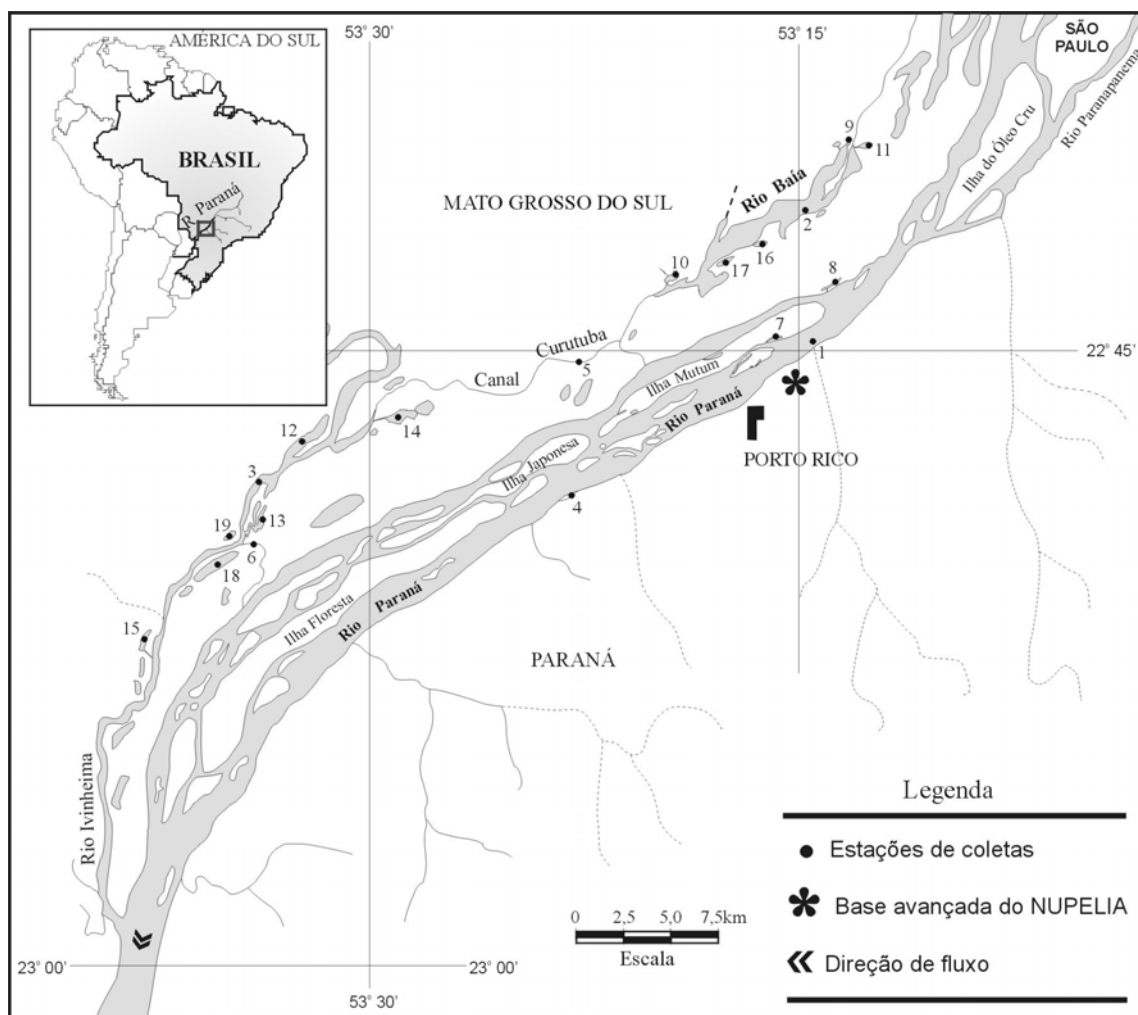
## Área de estudo

O rio Paraná, décimo maior no mundo em descarga, nasce no planalto central brasileiro, passando a receber este nome a partir da confluência dos rios Paranaíba e Grande. Dos 4.695km de extensão, corre por 1870km em território brasileiro, onde sua fisiografia encontra-se notavelmente alterada por uma sucessão de aproximadamente 150 barragens na bacia (Agostinho e Zalewski, 1996). O único trecho livre relevante estende-se por cerca de 230km, entre a barragem da hidrelétrica de Porto Primavera e o reservatório de Itaipu. Neste trecho o rio é dotado de uma extensa planície de inundação, especialmente em sua margem direita, apresentando um padrão multicanal, resultante da evolução de um sistema anastomosado (Stevaux, 1994) (Figura 1).

A área estudada localiza-se na transição entre a região tropical e sub-tropical (22°40' - 22°50'S; 53°10' - 53°40'W) e apresentava, pelo menos até o fechamento da barragem de Porto Primavera, marcante variação sazonal no regime hidrológico.

## *Estações de coleta*

Foram realizadas amostragens em 19 estações de coleta, compreendendo quatro categorias de biótopos (rios, canais, lagoas abertas e lagoas fechadas) nos sub-sistemas Paraná, Baía e Ivinheima (Figura 1; Tabela I). *Rios* compreenderam estações de coleta na calha dos rios, enquanto *canais* constituem-se em braços laterais ou cursos de ligação entre rios. Os canais caracterizam-se por reduzida velocidade da correnteza, se comparada àquela dos rios, e margens ocupadas por gramíneas e mata ripária. *Lagoas abertas* são ambientes lênticos localizados junto aos rios e que se comunicam permanentemente com esses através de um canal de ligação de largura e extensão variáveis, enquanto *lagoas fechadas* são ambientes lênticos desconectados do restante do sistema na maior parte do período.



**Figura 1. Área de estudo e estações de coleta.**

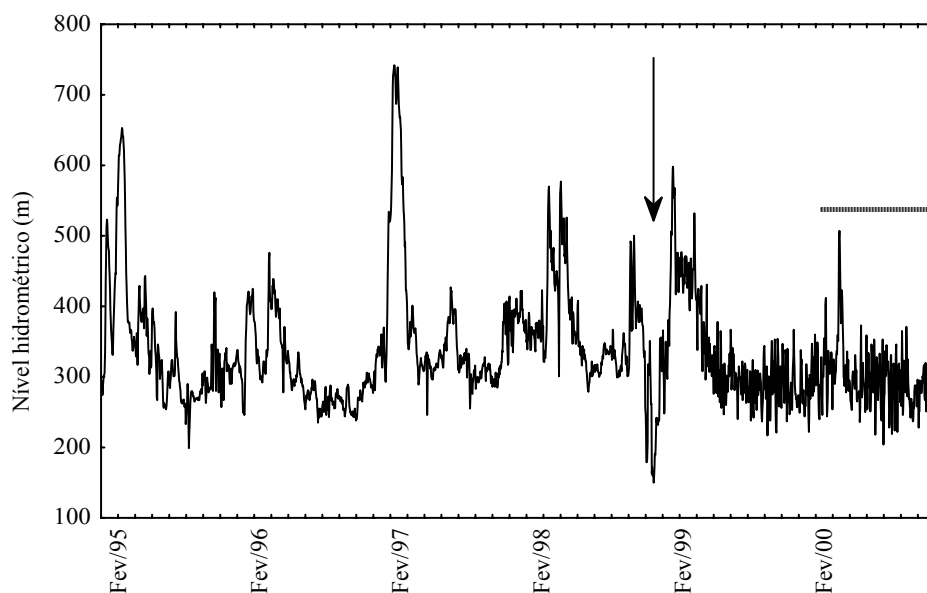
Extensos bancos de macrófitas aquáticas são encontrados nos canais e lagoas, sendo suas margens, no geral, colonizadas por gramíneas. Dentre as lagoas, Finado Raimundo, Peroba e Zé do Paco apresentam, também, uma estreita faixa de mata ripária. A área dos ambientes lênticos variou de 3 a 113ha, distanciando-se por até 800m do rio. Informações complementares acerca da caracterização física dos biótopos e sub-sistemas encontram-se em Thomaz *et al.* (1997) e Souza Filho e Stevaux (1997).

**Tabela I. Identificação das estações de coleta**

Número	Código	Estação de coleta	Biótopo	Sub-sistema
1	RPAR	Rio Paraná	Rio	Paraná
2	RBAI	Rio Baía	Rio	Baía
3	RIVI	Rio Ivinheima	Rio	Ivinheima
4	CCOR	Canal Cortado	Canal	Paraná
5	CCUR	Canal Curutuba	Canal	Baía
6	CIPO	Canal do Ipoitã	Canal	Ivinheima
7	LPVE	Ressaco do Pau Veio	Lagoa aberta	Paraná
8	LGAR	Lagoa das Garças	Lagoa aberta	Paraná
9	LGAV	Lagoa do Gavião	Lagoa aberta	Baía
10	LGUA	Lagoa do Guaraná	Lagoa aberta	Baía
11	LONC	Lagoa da Onça	Lagoa aberta	Baía
12	LFRA	Lagoa Finado Raimundo	Lagoa aberta	Ivinheima
13	LPAT	Lagoa dos Patos	Lagoa aberta	Ivinheima
14	LSUM	Lagoa Sumida	Lagoa aberta	Ivinheima
15	LPER	Lagoa Peroba	Lagoa aberta	Ivinheima
16	LPGA	Lagoa Pousada das Garças	Lagoa fechada	Baía
17	LFEC	Lagoa Fechada	Lagoa fechada	Baía
18	LVEN	Lagoa Ventura	Lagoa fechada	Ivinheima
19	LZEP	Lagoa Zé do Paco	Lagoa fechada	Ivinheima

### ***Regime hidrológico***

Apesar das variações interanuais na intensidade e na duração, o ciclo hidrológico anual caracterizava-se, até o final do ano de 1998, por um período de cheias, entre os meses de novembro e maio, e outro de seca, entre os meses de junho e outubro (Thomaz *et al.*, 1997). O grau máximo de conectividade hidrológica alcançado na cheia refletia-se na homogeneidade dos fatores limnológicos, enquanto que, na seca, processos locais promoviam marcada heterogeneidade dos biótopos (Thomaz *et al.*, 1992). O processo de enchimento do reservatório de Porto Primavera, entretanto, causou uma redução drástica do nível hidrométrico do rio Paraná nos últimos anos. Desde então, o regime hidrológico encontra-se alterado através da redução na amplitude dos pulsos e oscilações semanais do nível hidrométrico, resultantes da operacionalização da hidrelétrica (Figura 2).



**Figura 2. Regime hidrológico do rio Paraná registrado no município de Porto São José (5km a montante da área de estudo). Seta indica o início do processo de enchimento do reservatório da hidrelétrica de Porto Primavera. Linha pontilhada indica o período de abrangência do estudo. Dados fornecidos pela ANEEL (Agência Nacional de Energia Elétrica).**

## Coleta de dados

As amostragens foram realizadas trimestralmente, no período de fevereiro a novembro de 2000, utilizando-se 11 redes de espera de malha simples (2,4 a 16,0cm entre nós opostos), instaladas por 24 horas, com retirada dos peixes às 17:00, 24:00 e 7:00 horas. Após a identificação, os exemplares foram medidos (comprimento padrão LS; cm) e pesados (peso total WT; g). Para fins comparativos os dados de abundância numérica e de biomassa foram expressos em captura por unidade de esforço (CPUE), respectivamente, número de indivíduos em 1000m<sup>2</sup> de rede em 24hs e kg em 1000m<sup>2</sup> de rede em 24hs.

As variáveis abióticas registradas por ocasião de cada revista às redes foram: temperatura da água (°C), transparência da coluna da água (disco de Secchi, cm), profundidade (cm), pH (pHmetro Digimed, DM2), condutividade elétrica (condutivímetro Digimed, DM3,  $\mu$ S/cm) e oxigênio dissolvido (oxímetro, YSI Yellow Spring, 52CE, mg/l).

## Análise de dados

### *Variabilidade espacial na estrutura das assembléias e o papel da piscivoria*

A contribuição das ordens de peixes nas quatro categorias de biótopos foi determinada através de sua participação na composição, abundância e biomassa. Avaliou-se a heterogeneidade da composição específica entre os biótopos a partir da determinação do índice de diversidade  $\beta$ -2, expresso pela equação  $\beta$ -2 =  $\{[(R/\alpha_{\max})]/n-1\} \cdot 100$ , onde  $R$  = somatória das espécies nas  $n$  amostras e  $\alpha_{\max}$  = valor máximo da riqueza no conjunto  $n$  de amostras (Harrison *et al.*, 1992). A estrutura das assembléias foi avaliada através da riqueza específica (número de espécies), do índice de diversidade de Shannon ( $H'$ ), definido como  $H' = -\sum(ni/N) \cdot \log(ni/N)$ , onde  $ni$  = número de indivíduos da espécie  $i$ ,  $N$  = número total de indivíduos (Magurran, 1988), e da equitabilidade ( $E$ ), sendo  $E = H'/\ln(S)$ , onde  $H'$  = índice de diversidade de Shannon e  $S$  = riqueza (Pielou, 1969), calculados para cada estação de amostragem, a partir dos dados de abundância numérica (CPUE), usando o programa *PC-ORD* 3.0 (MacCune e Mefford, 1997). A existência de variação espacial na estrutura das assembléias foi testada através de análises de variância (unifatorial) dos descritores da diversidade (riqueza de espécies,  $H'$  e  $E$ ) e biomassa, sendo os fatores os biótopos (rios, canais, lagoas abertas e lagoas fechadas) e sub-sistemas (Paraná, Baía e Ivinheima). Correlações foram utilizadas para a determinação de relação entre a abundância e biomassa com a riqueza de espécies.

A identificação das espécies piscívoras foi efetuada em função da predominância do item alimentar peixe, bem como partes deste, nos estudos de ecologia trófica realizados na área por Hahn *et al.* (1997) e Almeida (1999). A influência dessa categoria trófica na estrutura das assembléias foi avaliada através de correlações entre sua biomassa (log da CPUE) e os descritores das assembléias (índices de diversidade e equitabilidade). Considerando a falta de independência estocástica entre a biomassa de piscívoros e os índices, a significância dos testes foi desconsiderada. Efetuou-se correlação entre a biomassa de piscívoros (log da CPUE) e a biomassa de não piscívoros (CPUE total – CPUE de piscívoros). Com o objetivo de evidenciar os piscívoros de maior efeito nas assembléias, efetuou-se correlação entre a biomassa das cinco espécies piscívoras com maior abundância e biomassa e a biomassa de não piscívoros. Localmente, a biomassa foi categorizada de

acordo com a composição específica dos piscívoros que apresentaram correlação significativa no teste anterior, sendo as médias testadas através de análise de variância (unifatorial), onde os fatores foram as duas categorias de composição de piscívoros (*duas e três* espécies). O efeito da piscivoria sobre a estrutura de tamanho das assembléias foi testado através de análise de variância (bifatorial), em 10 classes de tamanho (LS) (fator 1) de quatro lagoas abertas (fator 2), duas com as maiores e duas com as menores abundâncias de *H. malabaricus*. A escolha dessa espécie deu-se em função de sua estratégia na tomada do alimento, caracterizada por ingerir peixes inteiros. A adoção de quatro estações de coleta pertencentes ao mesmo biótopo, em conexão permanente com o restante do sistema, teve o propósito de garantir maior independência na interpretação dos resultados.

#### ***Padrões de dominância: estratégias reprodutivas versus alimentares***

A análise dos padrões de dominância nas quatro categorias de biótopos foi efetuada a partir das curvas de relação espécie-abundância (Magurran, 1988). Partindo do pressuposto que a dominância pode refletir, em certo grau, o benefício obtido pelas espécies frente às condições ambientais vigentes, as estratégias de vida (reprodutivas e alimentares) das espécies dominantes foram analisadas. O regime hidrológico do rio Paraná nos últimos cinco anos foi utilizado na interpretação e confronto dos resultados com aqueles originados em estudos anteriores.

#### ***Variáveis abióticas e sua relação com os padrões de composição e abundância da ictiofauna***

Análises multivariadas foram utilizadas para a investigação dos fatores limnológicos (variáveis abióticas) e padrões de composição e abundância das assembléias (variáveis bióticas). Considerando-se a amplitude de variação dos fatores limnológicos, decorrente da influência dos processos locais, adotaram-se os valores médios, mínimos e máximos, na análise de componentes principais (PCA; Gauch, 1986), utilizando o programa *PC-ORD* 3.0 (MacCune e Mefford, 1997). A existência de variação espacial dos fatores limnológicos foi testada através de uma análise de variância (unifatorial) sobre os escores dos eixos com autovalores maiores que os gerados pelo modelo de “broken-stick” (Jackson, 1993) da PCA, sendo os fatores os biótopos e sub-sistemas.



Visando agrupar as estações de coleta mais similares em relação à composição e abundância das espécies, aplicou-se uma análise de correspondência destendenciada com remoção do efeito do arco (DCA) sobre os valores logaritmizados de abundância. A existência de variação espacial foi testada através de análises de variância (unifatorial) sobre os escores dos dois primeiros eixos da DCA, sendo os fatores os biótopos e sub-sistemas. Os valores do eixo 1 da DCA foram transformados em raiz quadrada a fim de alcançar os pressupostos (normalidade e homocedasticidade) da ANOVA. Para identificar as espécies que mais contribuíram na ordenação gerada pela DCA, avaliou-se a correlação das espécies com os eixos 1 e 2 (rotina de correlação com a matriz principal, *PC-ORD* 3.0). Os escores da DCA foram correlacionados com os escores dos eixos significativos da PCA. No caso de correlações significativas, assumiu-se que os fatores limnológicos mais correlacionados com os respectivos eixos da PCA influenciaram os padrões de composição e abundância das assembléias.

As análises estatísticas univariadas foram efetuadas utilizando-se o programa STATISTICA™ (Statsoft Inc. 1996). No caso de não atendidos os pressupostos de homocedasticidade (Teste de Levene) e normalidade (Teste Shapiro-Wilk) nas análises de variância (ANOVA) e correlações (Pearson), adotaram-se, respectivamente, os testes não paramétricos de Kruskal-Wallis e correlação de Spearman. Aplicou-se o teste de Tukey sempre que diferenças significativas entre médias foram detectadas. O nível de significância adotado em todos os testes foi  $P \leq 0,05$ .

# RESULTADOS

## *Variabilidade espacial na estrutura das assembléias e o papel da piscivoria*

Foram amostradas 73 espécies, distribuídas em cinco ordens e 19 famílias. A listagem apresentada a seguir seguiu a classificação proposta por Britski *et al.* (1999).

### OSTARIOPHYSI

#### CHARACIFORMES

##### CHARACIDAE

##### TETRAGONOPTERINAE

*Bryconamericus stramineus* Eigenmann, 1908 (Bstr)  
*Moenkhausia intermedia* (Eigenmann, 1908) (Mint)  
*Astyanax altiparanae* Garutti & Britski, 2000 (Aalt)  
*Astyanax schubarti* Britski, 1964 (Asch)

##### SALMININAE

*Salminus maxillosus* Valenciennes, 1849 (Smax)

##### CYNOPTAMINAE

*Galeocharax knerii* (Steindachner, 1879) (Gkne)

##### CHARACINAE

*Roeboides paranensis* Pignatelli, 1975 (Rpar)

##### ACESTORHYNCHINAE

*Acestorhynchus lacustris* (Reinhardt, 1874) (Alac)

##### MYLEINAE

*Myloplus cf. tiete* (Eigenmann & Norris, 1900) (Mtie)  
*Metynnus cf. maculatus* (Kner, 1860) (Mmac)  
*Piaractus mesopotamicus* (Holmberg, 1887) (Pmes)

##### SERRASALMINAE

*Serrasalmus marginatus* Valenciennes, 1847 (Smar)  
*Serrasalmus spilopleura* Kner, 1860 (Sspi)

##### CYNODONTIDAE

*Rhaphiodon vulpinus* Agassiz, 1829 (Rvul)

##### PARODONTIDAE

*Apareiodon affinis* (Steindachner, 1879) (Aaff)  
*Parodon nasus* Kner, 1859 (Pnas)

##### PROCHILODONTIDAE

*Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1836) (Plin)

##### CURIMATIDAE

*Cyphocharax modestus* (Fernández-Yépez, 1948) (Cmod)  
*Cyphocharax nagelii* Steindachner, 1881 (Cnag)  
*Steindachnerina insculpta* Fernández-Yépez, 1948 (Sins)

##### ANOSTOMIDAE

*Leporellus vittatus* (Valenciennes, 1849) (Lvit)  
*Leporinus friderici* Bloch, 1794 (Lfri)  
*Leporinus lacustris* Campos, 1945 (Llac)  
*Leporinus obtusidens* (Valenciennes, 1847) (Lobt)  
*Leporinus octofasciatus* (Steindachner, 1917) (Loct)  
*Leporinus* sp. (Lepo)  
*Schizodon altoparanae* Garavello & Britski, 1990 (Salt)  
*Schizodon borelli* (Boulenger, 1900) (Sbor)  
*Schizodon nasutus* Kner, 1859 (Snas)

##### ERYTHRINIDAE

*Hoplias aff. malabaricus* (Bloch, 1794) (Hmal)  
*Hoplerethrinus unitaeniatus* (Spix, 1829) (Huni)

##### GYMNOTIFORMES

##### RHAMPHICHTHYIDAE

*Rhamphichthys rostratus* (Linnaeus, 1766) (Rros)

##### GYMNOTIDAE

*Gymnotus* spp. (Gymn)

##### STERNOPYGIDAE

*Sternopygus macrurus* (Schneider, 1801) (Smac)

*Eigenmannia trilineata* Lopez & Castello, 1966 (Etri)  
*Eigenmannia virescens* (Valenciennes, 1847) (Evir)

#### SILURIFORMES

##### DORADIDAE

*Platydoras armatulus* (Valenciennes, 1840) (Parm)  
*Pterodoras granulatus* (Valenciennes, 1833) (Pgra)  
*Trachydoras paraguayensis* (Eigenmann & Ward, 1907) (Tpar)  
*Doras eigenmanni* (Boulenger, 1895) (Deig)

##### AUCHENIPTERIDAE

*Auchenipterus osteomystax* (Ribeiro, 1918) (Aost)  
*Parauchenipterus galeatus* (Linnaeus, 1766) (Pgal)

##### AGENEIOSIDAE

*Ageneiosus valenciennesi* Bleeker, 1864 (Aval)

##### PIMELODIDAE

*Hypophthalmus edentatus* Spix, 1829 (Hede)  
*Rhamdia quelen* (Quoy & Gaimard, 1824) (Rque)  
*Pimelodella* sp. 1 (Pim1)  
*Pimelodella* sp. 2 (Pim2)  
*Pimelodus maculatus* Lacépède, 1803 (Pmac)  
*Iheringichthys labrosus* (Kröyer, 1874) (Ilab)  
*Pininampus pirinampu* (Spix, 1829) (Ppir)  
*Hemisorubim platyrhynchos* (Valenciennes, 1840) (Hpla)  
*Sorubim lima* (Schneider, 1801) (Slima)  
*Pseudoplatystoma corruscans* (Agassiz, 1829) (Pcor)

##### CALLICHTHYIDAE

*Hoplosternum littorale* (Hancock, 1828) (Hlit)

##### LORICARIIDAE

*Loricariichthys platymetopon* Isbrücker & Nijssen, 1979 (Lpla)  
*Loricariichthys rostratus* Reis & Pereira, 2000 (Lros)  
*Megalancistrus aculeatus* (Perugia, 1891) (Macu)  
*Rhinelepis strigosa* Valenciennes, 1840 (Rstr)  
*Liposarcus anisitsi* (Eigenmann & Kennedy, 1903) (Lani)  
*Hypostomus ancistroides* Ihering, 1911 (Hanc)  
*Hypostomus microstomus* Weber, 1987 (Hmic)  
*Hypostomus regani* (Ihering, 1905) (Hreg)  
*Hypostomus* sp. 1 (Hyp1)  
*Hypostomus* sp. 2 (Hyp2)

#### ACANTHOPTERYGII

#### PERCIFORMES

##### SCIAENIDAE

*Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840) (Psqu)

##### CICHLIDAE

*Satanoperca pappaterra* (Heckel, 1840) (Spap)  
*Crenicichla britskii* Kullander, 1982 (Cbri)  
*Crenicichla haroldoi* Luengo & Britski, 1974 (Char)  
*Astronotus ocellatus* (Cuvier, 1829) (Aoce)  
*Cichlasoma paranaense* Kullander, 1983 (Cpar)  
*Cichla monoculus* Spix, 1831 (Cmon)  
*Cichla* sp. (Cich)

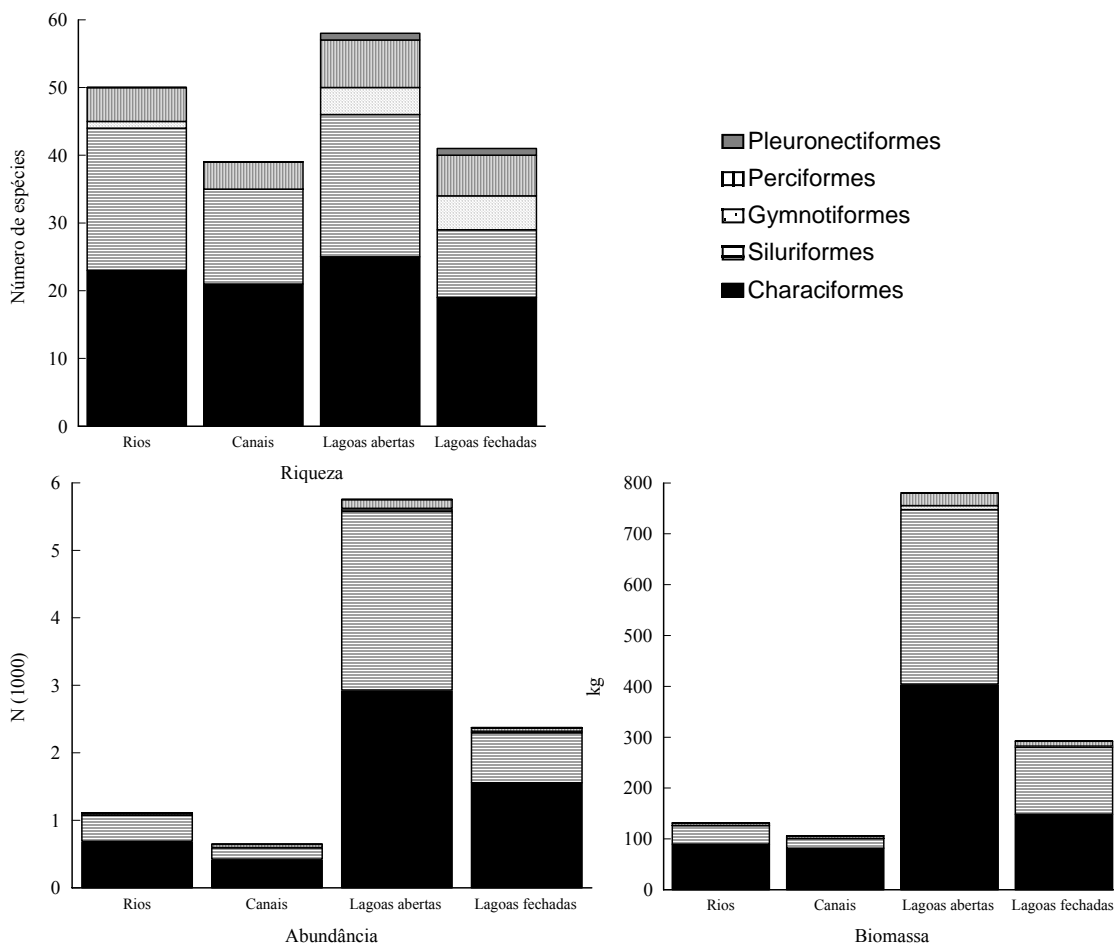
#### PLEURONECTIFORMES

##### ACHIRIDAE

*Catathyridium jenynsii* (Günther, 1862) (Cjen)

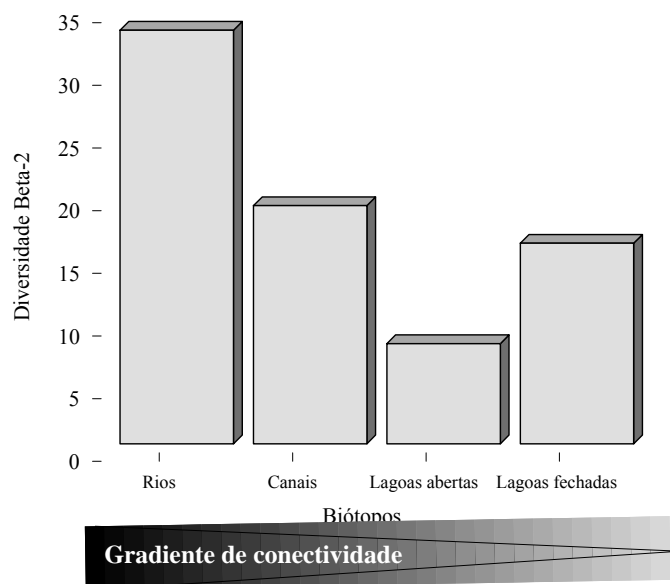
Quatro espécies exóticas originárias da bacia Amazônica e onze espécies do trecho médio do rio Paraná foram registradas nas amostragens (Tabela II). Essas últimas alcançaram o alto rio Paraná após a submersão de Sete Quedas, pelo reservatório de Itaipu, em 1982.

A contribuição relativa das diferentes ordens na composição, abundância e biomassa variou entre os biótopos (Figura 3). As ordens de peixes com o maior número de espécies foram Characiformes e Siluriformes. O predomínio de Characiformes foi marcante em relação à abundância e biomassa em todos os ambientes, excetuando-se as lagoas abertas, onde este grupo mostrou valores similares aos de Siluriformes. Os ambientes lânticos apresentaram, proporcionalmente aos outros biótopos, maior contribuição das demais ordens.



**Figura 3. Participação das diferentes ordens na riqueza, abundância e biomassa de peixes dos biótopos da planície de inundação do alto rio Paraná, durante o ano de 2000.**

A comparação da diversidade Beta-2 entre as categorias de biótopos demonstra que, apesar da conectividade hidrológica permitir, pelo menos potencialmente, o livre trânsito dos peixes que vivem na calha dos rios, essas estações de coleta apresentaram o menor compartilhamento de espécies, com a ocorrência de um número relativamente alto de espécies raras em cada sub-sistema (elevado  $\beta$ -2) (Figura 4). As lagoas abertas, por outro lado, apresentaram composição específica similar, refletida no menor valor desse índice.



**Figura 4. Variação espacial da diversidade  $\beta$ -2 nos biótopos.**

A distribuição das espécies, abundância e biomassa nas estações, bem como os atributos da diversidade determinados para as assembléias, encontram-se na Tabela II. Apesar de diferirem na abundância, cerca de 21% das espécies ocorreram de forma generalizada em todos os biótopos, destacando-se, dentre essas, *H. malabaricus*, *P. galeatus* e *S. borelli*, registradas em todas as estações de coleta, e *S. marginatus*, *L. platymetopon*, *R. paranensis* e *P. lineatus*, em pelo menos 17 deles. Considerando a ocorrência de um número mínimo de quatro indivíduos nas coletas ( $CPUE \geq 5$ ), apenas três espécies restringiram-se a um único biótopo, *D. eigenmanni* nas lagoas abertas do sub-sistema Ivinheima e *H. regani* e *A. affinis* no rio Paraná.

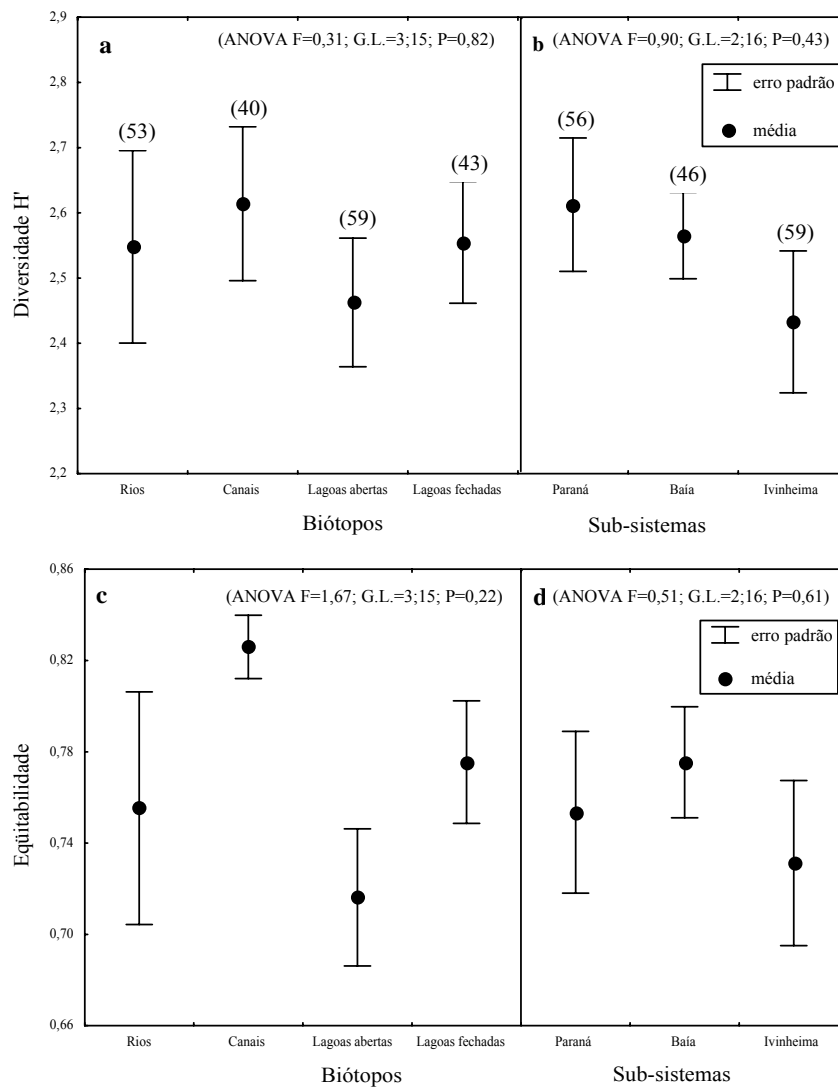
**Tabela II. Distribuição das espécies, abundância (CPUE), biomassa (CPUE; entre parênteses) e atributos da estrutura das assembléias de 19 estações de amostragem na planície de inundação do alto rio Paraná, durante o ano de 2000.**

Abreviações dos locais (Tabela I) e espécies (listagem em resultados). P=piscívora; I=introduzida do trecho médio do rio Paraná ; I\*=introduzida de outra bacia hidrográfica.

ESPÉCIES	LOCAIS																				
	RIOS			CANAIS			LAGOAS ABERTAS										LAGOAS FECHADAS				
	RPAR	RBAI	RIVI	CCOR	CCUR	CIPO	LPVE	LGAR	LGAV	LGUA	LONC	LFRA	LPAT	LSUM	LPER	LPGA	LFEC	LVEN	LZEP		
Bstr								1(0,001)													
Mint	39(0,15)		10(0,05)	1(0,01)	27(0,14)		5(0,02)	65(0,23)		3(0,02)		5(0,02)	1(0,01)	1(0,01)	58(0,31)	29(0,12)	164(0,46)	64(0,15)	23(0,16)		
Aalt	16(0,11)		1(0,01)		4(0,02)	7(0,17)	7(0,08)	10(0,06)			3(0,01)			1(0,04)	5(0,04)		22(0,36)	90(0,46)	7(0,09)		
Asch															5(0,02)			1(0,01)			
Smax	P				3(5,20)																
Gkne	P	3(0,32)					1(0,01)														
Rpar		18(0,04)	3(0,01)	14(0,06)	5(0,02)	3(0,01)	1(0,01)	7(0,02)	15(0,02)	1(0,01)		3(0,01)	10(0,03)	5(0,02)		23(0,07)	5(0,01)	41(0,17)	77(0,24)	23(0,11)	
Alac	P		3(0,23)	3(0,03)	12(0,57)		1(0,01)	8(0,67)	10(0,27)	3(0,17)	3(0,16)	10(0,84)		1(0,01)		11(0,78)	22(1,15)	30(0,88)	7(0,47)	16(0,39)	
Mtie									1(0,14)		1(0,03)	1(0,14)									
Mmac			1(0,01)														3(0,17)	1(0,07)			
Pmes															1(0,40)						
Smar	PI		63(6,73)	31(4,13)	35(2,30)	18(1,63)	35(5,62)	20(1,39)	22(2,68)	42(4,86)	99(10,79)	170(18,96)	236(28,93)	139(15,05)	523(55,13)	79(6,31)	43(4,88)	117(12,47)	67(4,61)	52(6,04)	
Sspi	P		5(1,42)		4(0,37)	1(0,22)		3(0,25)	1(0,34)	3(0,84)	3(1,01)	11(2,57)	3(0,53)	7(1,95)	12(3,16)	1(0,08)	4(1,35)	15(4,02)	4(0,71)		
Rvul	P	24(8,70)	15(2,34)	8(2,67)	3(0,75)	3(0,01)	7(1,07)	3(0,25)	7(1,82)	3(0,65)	1(0,60)	12(3,10)	20(4,73)	26(7,17)	7(0,01)	14(3,92)	1(0,01)				
Aaff		159(1,69)			1(0,03)																
Pnas					1(0,01)																
Plin		3(3,99)	15(9,83)	10(6,01)	14(8,46)	4(3,22)	11(6,76)	12(8,36)				3(1,29)	7(4,41)	16(10,32)	11(4,38)	5(2,59)	15(6,26)	4(3,04)	18(8,05)	12(2,56)	57(15,41)
Cmod								3(0,18)				8(0,17)						5(0,15)	16(0,62)	1(0,01)	10(0,31)
Cnag			4(0,06)					12(0,19)	3(0,26)	1(0,05)	12(0,66)					5(0,18)	1(0,07)	3(0,01)			
Sins		30(0,37)	12(0,22)	7(0,13)	12(0,14)	10(0,07)		53(0,68)	35(0,76)		4(0,09)	1(0,01)	7(0,06)	8(0,08)		19(0,16)	4(0,08)	16(0,20)		1(0,01)	
Lvit		1(0,09)																			
Lfri		10(1,52)	11(1,57)	7(2,53)	5(0,38)	4(0,75)	4(0,68)	3(0,52)	1(0,14)				1(0,27)			1(0,01)		12(1,84)	3(0,02)		
Llac			38(3,94)		7(0,47)	8(0,58)		4(0,28)	4(0,33)	22(2,94)	57(7,20)	79(7,93)	24(3,25)	10(1,07)	19(2,42)	22(1,76)	113(10,99)	63(6,44)		35(3,25)	
Lobt		3(0,07)	5(1,66)	3(0,85)	4(1,59)	1(2,69)		1(0,01)	1(0,22)					8(2,42)		1(0,48)	1(0,31)		8(1,46)	3(0,88)	4(2,32)
Loct		1(0,11)																			
Lepo			11(4,77)	11(3,87)	1(0,89)		7(2,92)		1(0,14)		1(0,37)	1(0,20)	10(0,64)	18(4,39)	3(1,00)	4(0,01)		4(0,53)	4(1,43)	4(0,72)	
Salt		3(0,36)	3(0,42)		1(0,17)			5(1,40)	5(0,74)							1(0,05)		4(0,23)	4(0,59)	1(0,01)	
Sbor		7(1,56)	12(2,96)	12(1,44)	43(9,72)	48(9,97)	5(0,71)	75(15,97)	30(5,39)	15(4,54)	33(7,78)	18(5,42)	11(2,27)	11(2,28)	10(2,71)	29(6,44)	27(5,92)	46(10,24)	14(1,47)	19(3,24)	
Snas		1(0,13)						1(0,17)													
Hmal	P	3(0,44)	26(6,88)	19(4,37)	27(6,08)	19(4,74)	8(1,83)	83(16,29)	82(17,40)	15(4,43)	52(15,11)	22(4,18)	11(3,70)	18(5,58)	19(3,28)	12(3,16)	29(6,66)	42(10,40)	12(3,15)	20(5,17)	
Huni	P		7(0,97)		4(0,83)					3(0,72)	23(4,10)	15(2,35)	23(5,37)		4(0,54)	7(1,03)		7(1,35)		1(0,16)	
Rros								1(0,01)	3(0,81)		3(0,72)	1(0,01)	3(0,25)	4(0,680)	3(0,59)	3(0,91)			1(1,17)		
Gymn			1(0,01)						1(0,36)	1(0,16)	3(0,97)			1(0,14)			3(2,10)	8(0,39)	1(0,45)	1(0,01)	
Smac				1(0,030)							1(0,14)								3(0,50)		
Etri						1(0,01)		4(0,03)	1(0,01)		1(0,01)	1(0,01)	3(0,04)	3(0,02)		1(0,01)			7(0,10)		
Evir																			1(0,03)		

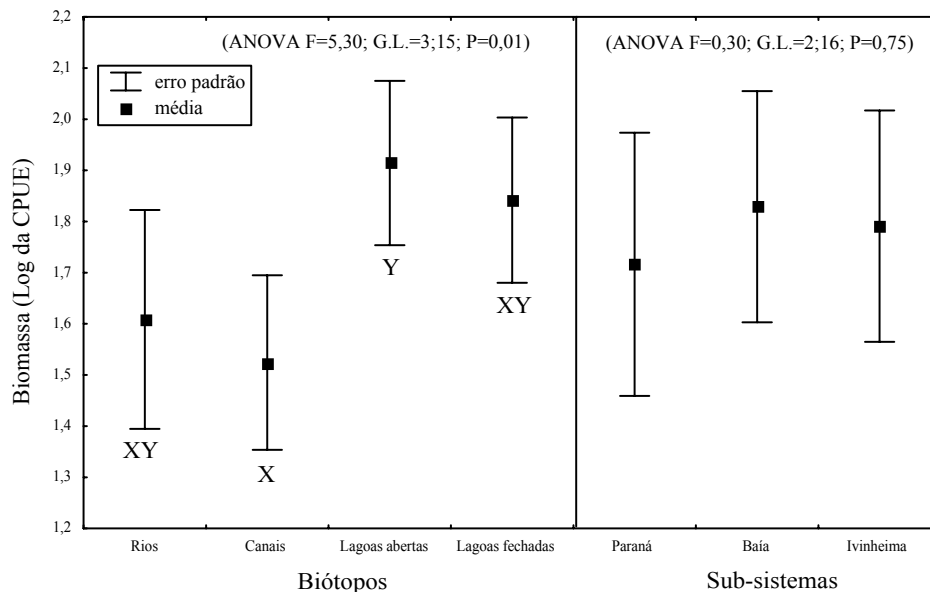
ESPECIES		RIOS			CANAIS			LAGOAS ABERTAS									LAGOAS FECHADAS			
		RPAR	RBAI	RIVI	CCOR	CCUR	CIPO	LPVE	LGAR	LGAV	LGUA	LONC	LFRA	LPAT	LSUM	LPER	LPGA	LFEC	LVEN	LZEP
Parm	I			1(0,18)																
Pgra	I			3(1,81)								3(1,64)	3(1,21)	3(1,01)	1(0,35)	3(0,88)				
Tpar	I	3(0,05)	4(0,05)	143(0,54)	11(0,13)	5(0,10)		1(0,03)	1(0,05)				269(4,69)	26(0,84)	34(0,82)	8(0,16)				
Deig	I												4(0,09)	1(0,05)						
Aost	I	5(0,47)		5(0,46)			3(0,27)	10(0,72)	15(0,54)	15(1,47)	1(0,01)	19(1,25)	7(0,21)	7(0,39)	18(0,30)	7(0,46)				
Pgal	I	5(0,17)	35(2,50)	18(1,43)	15(1,04)	4(0,21)	4(0,37)	56(2,91)	42(2,69)	35(2,38)	110(7,68)	72(4,83)	63(4,43)	106(6,88)	101(7,23)	41(2,95)	15(1,18)	80(6,69)	135(24,32)	27(1,71)
Aval	PI											1(0,23)		1(0,01)						
Hede	I	1(0,30)						1(0,01)	4(1,46)										1(0,40)	
Rque	P																			1(0,25)
Pim1		8(0,26)		1(0,09)										3(0,01)						
Pim2		4(0,07)												1(0,02)						
Pmac			12(2,50)	3(0,28)	29(4,10)	5(0,84)		18(2,35)	5(0,63)	8(1,75)	5(1,01)	11(1,47)	10(1,01)	24(4,47)	27(5,31)	26(4,62)	3(0,52)	1(0,01)	3(1,18)	
Ilab				11(0,28)			5(0,25)	1(0,11)	11(0,91)					3(0,12)	22(1,23)	5(0,01)	4(0,20)			
Ppir	P			3(4,73)										1(1,19)	1(0,19)					
Hpla	P			18(3,36)	1(0,15)		4(1,78)				1(0,63)	1(0,59)	14(2,16)	11(4,21)	4(1,20)	22(7,61)			11(5,78)	
Slim	PI	1(0,43)						3(0,42)					1(0,43)		1(0,38)					
Pcor	P	1(0,01)			1(1,03)					3(2,17)	7(3,63)	8(4,52)		3(4,85)	4(2,59)		5(2,53)	16(14,16)		
Hlit			7(0,99)					1(0,31)	4(0,45)	1(0,18)	49(5,79)	10(0,99)		7(0,57)		4(0,62)	15(2,22)	30(3,94)		15(1,79)
Lpla		3(0,11)	43(4,58)	19(1,42)	34(1,95)	37(2,33)		69(6,53)	168(17,09)	27(2,53)	122(11,01)	197(18,02)	91(5,91)	115(9,92)	158(11,92)	80(5,08)	152(14,69)	83(10,67)	77(7,10)	7(1,46)
Lros												1(0,12)								
Macu				1(1,03)																
Rstr								1(0,85)							7(3,33)					
Lani			4(2,75)	1(0,90)	4(2,92)			1(0,29)	30(34,92)	10(5,27)	29(17,68)	31(18,70)	10(6,03)	26(16,02)	31(17,95)	4(2,81)	19(13,15)	18(12,23)	5(2,78)	1(0,80)
Hanc							1(0,05)					1(0,130)		1(0,15)	1(0,15)	3(0,30)		16(1,60)	3(0,27)	
Hmic		1(0,54)																		
Hreg		15(0,76)																		
Hyp1		3(0,22)				1(0,08)	1(0,28)				1(0,12)									
Hyp2		4(0,25)					1(0,13)													
Psqu	PI*	1(0,01)	4(1,34)	4(2,10)					1(0,22)	1(0,68)		4(1,80)	10(2,97)	8(1,55)		1(0,09)			26(4,63)	
Spap	I				27(1,85)	5(0,58)		31(2,96)	11(1,69)		1(0,28)	8(1,30)	7(0,93)				1(0,21)		1(0,01)	
Cbri		1(0,03)	11(0,27)		4(0,09)	3(0,04)		4(0,20)	1(0,17)		3(0,25)	4(0,22)	1(0,09)			4(0,15)	4(0,13)	3(0,05)		3(0,18)
Char	P	4(0,06)																		
Aoce	PI*		1(0,81)							1(0,23)	4(1,26)	4(1,08)	1(0,40)	1(0,58)	4(1,64)	1(0,54)	3(0,70)	4(1,51)		3(1,00)
Cpar			4(0,20)			1(0,01)					3(0,11)	3(0,08)					3(0,10)			1(0,05)
Cmon	PI*				4(0,53)	1(1,70)		1(0,28)					1(0,93)				1(1,05)			
Cich	PI*								3(1,81)											
Cjen	I													1(0,57)					1(0,59)	
Total(CPUE)		383(23)	361(60)	367(48)	317(52)	216(30)	111(24)	507(63)	603(96)	231(39)	645(99)	750(113)	861(89)	630(97)	1011(126)	516(59)	522(72)	883(110)	635(65)	336(45)
Riqueza		32	28	28	29	24	19	32	36	20	36	33	36	33	28	32	26	29	28	25
E (equitabilidade)		0,68	0,85	0,74	0,85	0,80	0,83	0,77	0,73	0,83	0,71	0,70	0,62	0,74	0,55	0,82	0,73	0,82	0,73	0,82
H' (Diversidade)		2,35	2,84	2,46	2,85	2,54	2,46	2,65	2,61	2,47	2,53	2,43	2,21	2,59	1,82	2,85	2,37	2,78	2,43	2,64
Biomassa Piscívoros		9,95	20,73	21,39	17,80	8,29	10,73	19,13	25,26	18,12	35,77	43,43	45,54	41,65	68,42	22,48	19,68	43,44	19,33	13,00

No geral, as lagoas abertas constituíram-se nos biótopos com a maior riqueza de espécies e elevada abundância, especialmente de *L. platymetopon* em LGAR e *T. paraguayensis* e *S. marginatus* em LFRA. Entretanto, diferenças significativas na riqueza não foram verificadas entre biótopos (ANOVA  $F_{3;15}=2,86$ ;  $P=0,07$ ) nem entre sub-sistemas (ANOVA  $F_{2;16}=1,02$ ;  $P=0,38$ ). A heterogeneidade da abundância relativa das espécies entre as estações de coleta refletiu-se na ampla variação dos índices de diversidade e eqüitabilidade. Essas diferenças, no entanto, não foram significativas entre biótopos (Figura 5ac), nem entre sub-sistemas (Figura 5bd).



**Figura 5. Variação dos índices de diversidade de Shannon (ab) e Eqüitabilidade (cd) nas categorias de biótopos e sub-sistemas. Número entre parênteses representa a riqueza de espécies.**

Os maiores valores de biomassa foram encontrados nas lagoas LSUM, LONC e LFEC que juntas, contribuíram com 27% da biomassa total. A piranha *S. marginatus*, constituiu-se na espécie com a maior biomassa nas duas primeiras lagoas, enquanto que o pintado *P. corruscans*, apesar da baixa abundância, foi a espécie com a maior contribuição na biomassa em LFEC. A análise das variações entre os biótopos revelou diferenças significativas na biomassa de peixes (ANOVA  $F_{3;15}=4,34$ ;  $P=0,02$ ) entre as lagoas abertas e canais (Tukey  $P=0,04$ ) (Figura 6a). Já entre sub-sistemas, as diferenças não foram significativas (ANOVA  $F_{2;16}=0,30$ ;  $P=0,75$ ) (Figura 6b). O número de espécies, por outro lado, foi significativamente correlacionado com a abundância (Pearson  $R=0,62$ ;  $P=0,01$ ) e biomassa (Pearson  $R=0,58$ ;  $P=0,01$ ).



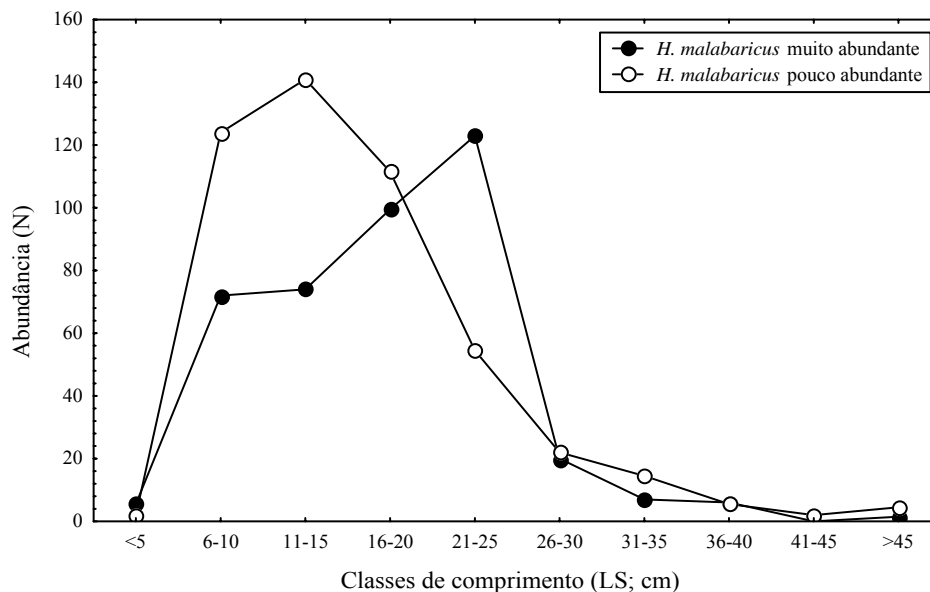
**Figura 6. Variação da biomassa ( $\text{kg}/1000\text{m}^2$  rede/24hs) entre as categorias de biótopos e sub-sistemas. Letras (X e Y) indicam que as médias diferem de acordo com o teste de Tukey.**

A contribuição relativa dos piscívoros tanto na abundância como na biomassa foi elevada na maior parte das estações (Tabela II). Em LSUM, por exemplo, essa categoria trófica excedeu a 50% o número e biomassa capturada. Correlações negativas foram encontradas entre a biomassa de piscívoros e a diversidade (Pearson  $R=-0,32$ ), bem como entre biomassa de piscívoros e a equitabilidade (Pearson  $R=-0,55$ ), enquanto uma correlação positiva significativa foi verificada entre a biomassa de piscívoros e a biomassa



de não piscívoros (Pearson  $R=0,79$ ;  $P<0,01$ ). Dentre as 19 espécies piscívoras registradas nas amostragens, *S. marginatus*, *H. malabaricus*, *S. spilopleura*, *R. vulpinus* e *A. lacustris* destacaram-se pela maior abundância e biomassa. Correlações significativas foram constatadas entre a biomassa de não piscívoros e a biomassa de *S. marginatus* (Spearman  $R=0,50$ ;  $P=0,03$ ), *H. malabaricus* (Spearman  $R=0,50$ ;  $P=0,03$ ) e *S. spilopleura* (Spearman  $R=0,72$ ;  $P<0,01$ ). A biomassa de não piscívoros foi significativamente maior nas estações onde *H. malabaricus*, *S. marginatus* e *S. spilopleura* estiveram presentes (ANOVA  $F_{1;16}=6,27$ ;  $P=0,02$ ).

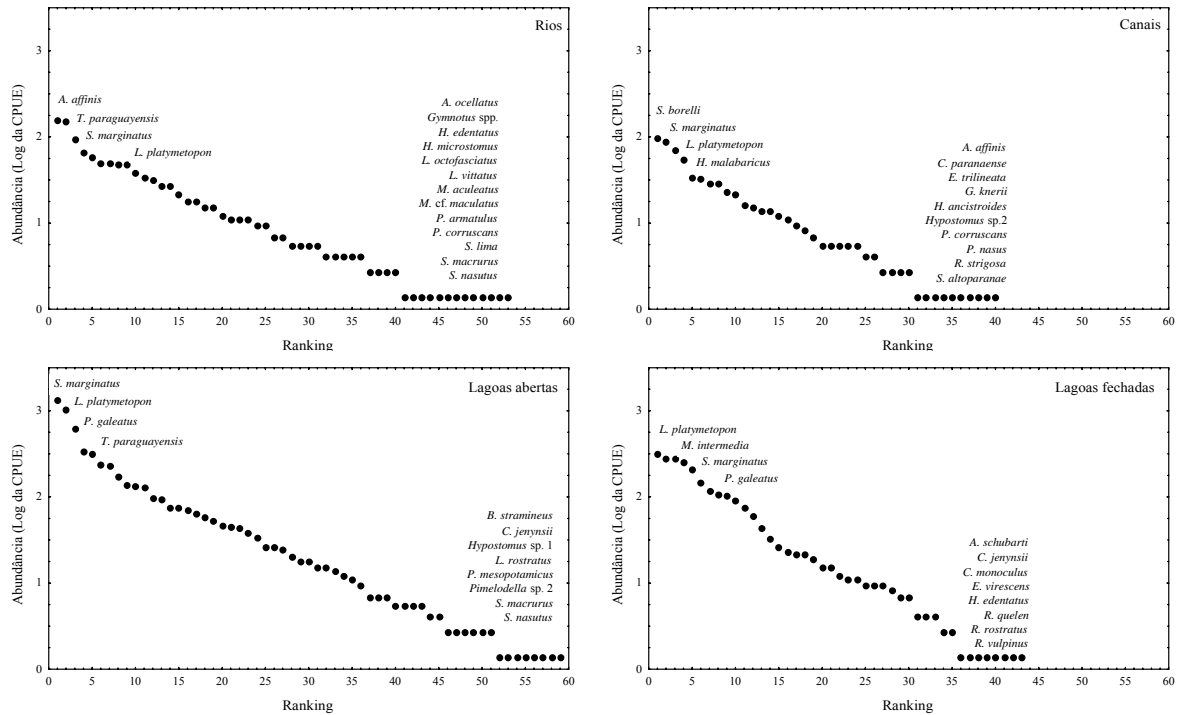
No geral, as lagoas abertas são caracterizadas por indivíduos de pequeno porte ( $LS<25\text{cm}$ ). Entretanto, diferenças significativas foram obtidas entre as classes de tamanho de estações com reduzida e elevada abundância de *H. malabaricus* (ANOVA  $F_{9;20}=2,50$ ;  $P=0,04$ ). Nas lagoas LFRA e LPER, onde *H. malabaricus* apresentou baixa abundância, as classes de tamanho dominantes situaram-se entre 6,0 e 20,0cm, enquanto em LPVE e LGAR, onde este predador foi abundante, as classes entre 16 e 25cm foram as mais importantes (Figura 7).



**Figura 7. Distribuição das classes de comprimento (comprimento padrão; cm) dos indivíduos capturados nas lagoas LPVE e LGAR (círculos preenchidos) e LFRA e LPER (círculos vazios).**

### ***Padrões de dominância: estratégias reprodutivas versus alimentares***

A inclinação das curvas de espécie abundância revela que, no geral, as assembléias dos biótopos encontram-se compostas por um grande número de espécies com abundância relativamente equilibrada. Os padrões de dominância foram mais pronunciados nas lagoas abertas (Figura 8).



**Figura 8. Padrões da curva de relação espécie-abundância com base nas capturas nas estações de coleta, agrupadas em biótopos.**

Os rios caracterizaram-se pela maior dominância de duas espécies, o canivete *A. affinis* e o armadinho *T. paraguayensis*, enquanto *S. borelli* dominou, de forma menos pronunciada, nos canais. *S. marginatus*, *L. platymetopon* e *P. galeatus* foram dominantes nas lagoas abertas, sendo que as duas primeiras configuraram entre as espécies dominantes também nos demais biótopos. Entre as dominantes, destacaram-se *H. malabaricus* nos canais e *M. intermedia* nas lagoas fechadas.

Ao contrário dos demais biótopos, cuja dominância refletiu um padrão encontrado nas estações de coleta (Tabela II), a dominância nos rios merece ser avaliada com cautela em função da distribuição limitada das espécies a uma única estação. *A. affinis* foi

capturada apenas no rio Paraná, enquanto *T. paraguayensis*, apesar de registrada nos três rios, foi abundante no rio Ivinheima, onde foram capturados cerca de 95% do total dos indivíduos desta espécie.

***Variáveis abióticas e sua relação com os padrões de composição e abundância da ictiofauna***

Considerando-se os valores médios (mínimos e máximos) dos parâmetros abióticos, maior amplitude dos mesmos foi determinada para os ambientes lênticos. Dentre as variáveis, somente a condutividade elétrica apresentou maior variação e valores mais elevados em rios e canais (Tabela III).

**Tabela III. Caracterização dos biótopos quanto aos parâmetros abióticos. Valores representam médias mínimas e máximas.**

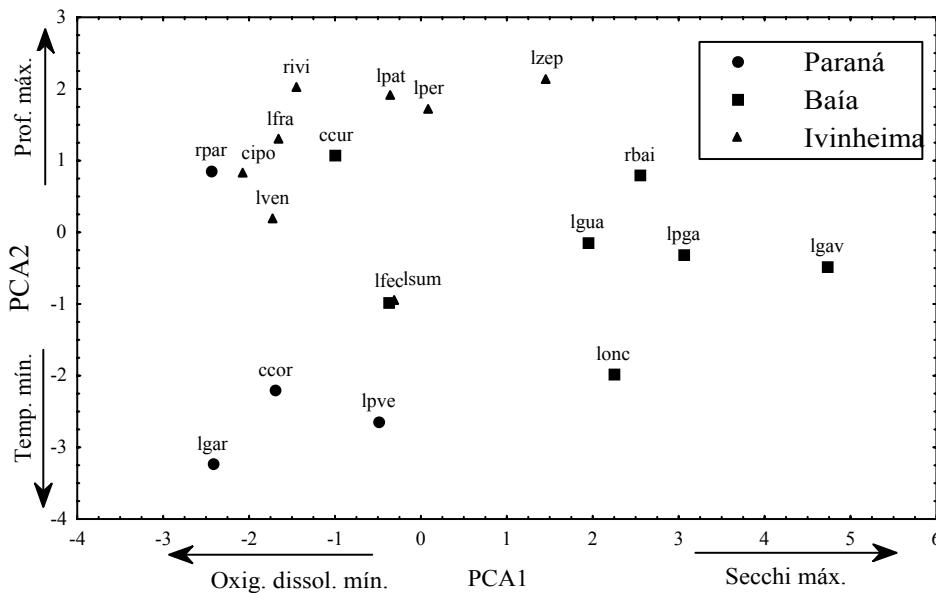
	<b>Rios</b>	<b>Canais</b>	<b>Lagoas abertas</b>	<b>Lagoas fechadas</b>
Temperatura (°C)	17,9 – 28,1	18,5 – 28,0	17,3 – 30,9	17,2 – 29,8
Transparência (cm)	45 – 226,7	63,3 – 186,7	35,0 – 211,7	15 - 305
Profundidade (cm)	160 - 445	120 - 400	100 - 425	190 - 420
pH	6,0 – 7,5	6,5 – 7,4	5,7 – 7,5	5,8 – 8,5
Condutividade elétrica (µS/cm)	24,1 – 67,4	28,4 – 62,2	26,7 – 57,0	23,8 – 47,5
Oxigênio dissolvido (mg/l)	3,4 – 8,5	6,2 – 8,3	1,7 – 9,1	3,1 – 8,7

Os três primeiros eixos da PCA foram retidos para análise e, juntos, explicam 74,57% da variabilidade dos parâmetros abióticos (Tabela IV).

**Tabela IV. Autovetores, autovalores dos eixos principais e do modelo de “broken-stick” e percentual de explicação da variabilidade dos parâmetros abióticos da PCA.**

<b>Variáveis</b>	<b>CP1</b>	<b>CP2</b>	<b>CP3</b>
Temperatura (mín)	0,003	-0,546	-0,097
Temperatura (máx)	-0,011	-0,370	0,123
Transparência (mín)	0,103	-0,098	-0,578
Transparência (máx)	0,186	0,062	-0,557
Profundidade (mín)	-0,019	0,472	-0,110
Profundidade (máx)	-0,135	0,526	-0,109
pH (mín)	-0,447	0,072	-0,063
pH (máx)	-0,356	-0,096	0,133
Condutividade (mín)	-0,359	-0,137	-0,316
Condutividade (máx)	-0,322	-0,136	-0,384
Oxigênio dissolvido (mín)	-0,472	0,032	-0,012
Oxigênio dissolvido (máx)	-0,393	0,012	0,193
Autovalor	4,082	2,560	2,307
Broken-Stick	3,100	2,100	1,600
% explicação da variância	34,010	21,330	19,230

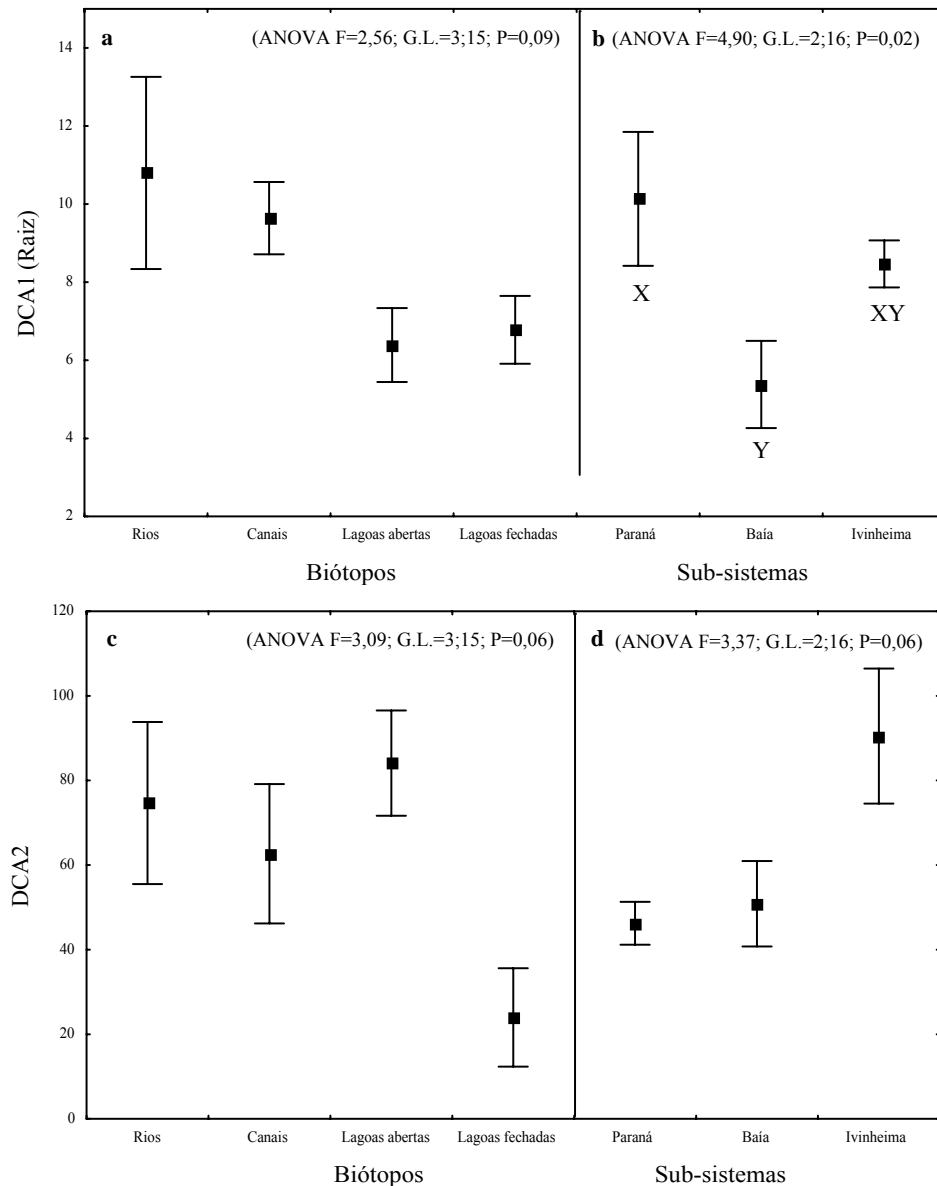
As principais variáveis que contribuíram para a formação do primeiro eixo da PCA foram transparência máxima, com correlação positiva, e oxigênio dissolvido mínimo, com correlação negativa. O rio Baía e suas lagoas diferenciaram-se das demais estações, tanto pela maior transparência da coluna d'água, como pelos menores valores de oxigênio dissolvido mínimo. As variáveis mais correlacionadas com o segundo eixo da PCA foram, profundidade máxima, positivamente, e temperatura mínima, negativamente (Figura 9). No terceiro eixo da PCA, oxigênio dissolvido máximo correlacionou-se positivamente e a transparência mínima negativamente. Não foram verificadas diferenças significativas entre os biótopos no eixo 1 (ANOVA  $F_{3;15}=0,84$ ;  $P=0,49$ ), 2 (ANOVA  $F_{3;15}=0,85$ ;  $P=0,49$ ) e 3 da PCA (Kruskal-Wallis  $\chi^2_3=4,29$ ;  $P=0,23$ ). Os sub-sistemas diferiram significativamente entre si no eixo 1 (ANOVA  $F_{2;16}=9,26$ ;  $P<0,01$ ) entre Baía e Paraná (Tukey  $P<0,01$ ) e Baía e Ivinheima (Tukey  $P=0,01$ ), e no eixo 2 (ANOVA  $F_{2;16}=7,90$ ;  $P<0,01$ ) entre Paraná e Ivinheima (Tukey  $P<0,01$ ). No eixo 3, por outro lado, não foram determinadas diferenças significativas entre os sub-sistemas.



**Figura 9. Ordenação das estações de coleta ao longo dos componentes principais 1 e 2.**

A análise de correspondência destendenciada com remoção do efeito do arco evidenciou no eixo 1 (autovalor=0,313) uma separação de RPAR do restante das estações

em função da composição e abundância de suas assembléias de peixes. A análise de variância não identificou diferenciação espacial entre os biótopos (Figura 10a) sendo, entretanto, verificada entre os sub-sistemas (ANOVA  $F_{2;16}=4,90$ ;  $P=0,02$ ) Paraná e Baía (Tukey  $P=0,03$ ) (Figura 10b). No eixo 2 (autovalor=0,123) não foram determinadas diferenças significativas entre biótopos e sub-sistemas (Figura 10cd).



**Figura 10. Médias ( $\pm$  erro padrão) dos escores derivados dos eixos 1 (ab) e 2 (cd) da DCA nas categorias de biótopos e sub-sistemas. Letras (X e Y) indicam que as médias diferem de acordo com o teste de Tukey.**

A correlação entre os escores do eixo 1 da DCA e as abundâncias das espécies demonstram que aquelas que obtiveram os maiores escores positivos (Pearson  $R > 0,79$ ) caracterizaram-se pela baixa captura nas amostragens e distribuição restrita ao rio (RPAR) e canal (CIPO), como *Hypostomus* sp. 2, *G. knerii*, *C. haroldoi*, *H. microstomus*, *H. regani*, *L. octofasciatus* e *L. vittatus*. Por outro lado, as espécies correlacionadas negativamente com o eixo 1 (Pearson  $R < -0,65$ ) foram, na sua maioria, abundantes e amplamente encontradas nas lagoas, como *L. lacustris*, *S. marginatus*, *L. anisitsi*, *L. platymetopon* e *A. ocellatus*. No eixo 2 da DCA, as espécies correlacionadas positivamente (Pearson  $R > 0,68$ ), independente da abundância, não foram encontradas nas lagoas fechadas, sendo elas *P. granulosus*, *T. paraguayensis*, *A. osteomystax* e *R. vulpinus* enquanto que as correlacionadas negativamente (Pearson  $R < -0,62$ ) não apresentaram nenhum padrão evidente de abundância e distribuição.

Correlação significativa foi encontrada somente entre o eixo 1 da DCA e o eixo 1 da PCA (Pearson  $R = -0,75$ ;  $P < 0,01$ ), sugerindo que a composição e abundância das estações são influenciadas, principalmente, pela transparência da água e oxigênio dissolvido.

## DISCUSSÃO

A elevada diversidade e a ampla variação de estratégias de vida exibidas pela ictiofauna são atribuídas, em grande parte, à ocorrência de eventos previsíveis que alteram, periodicamente, a dinâmica do sistema, como as cheias, por exemplo. Concebido a partir de padrões observados em sistemas tropicais, o conceito de pulso de inundação (Junk *et al.*, 1989) constitui-se numa das mais importantes contribuições para o entendimento da ecologia dos rios de grande porte e suas respectivas planícies de inundação. Apesar do efeito de regulação da vazão exercido pelas barragens a montante, a planície de inundação do alto rio Paraná encontrava-se sujeita às variações do nível hidrométrico, pelo menos até o fechamento das comportas de Porto Primavera, no final de 1998 (Agostinho e Zalewski, 1996; Thomaz *et al.*, 1997; Veríssimo, 1999). Durante o período deste estudo, entretanto, o regime hidrométrico foi altamente irregular.

Uma base sólida de informações acerca da dinâmica dos fatores limnológicos e das comunidades aquáticas dessa área foi constituída durante os últimos 15 anos (Vazzoler *et al.*, 1997a; Agostinho *et al.*, 2000). Esses estudos permitem, em última instância, que a interpretação e a discussão dos resultados obtidos na presente investigação sejam efetuadas com maior confiança.

### *Variabilidade espacial da estrutura das assembléias e o papel da piscivoria*

De forma geral, a contribuição das principais ordens na composição específica dos biótopos seguiu os padrões observados também em outros sistemas tropicais (Lowe-McConnell, 1999), com um predomínio de Characiformes e Siluriformes em todos os ambientes e maior participação das demais ordens nos ambientes lênticos. Esses resultados diferem, entretanto, do padrão determinado para lagoas sazonalmente isoladas do trecho inferior do rio Orinoco (Rodríguez e Lewis, 1990), do pantanal matogrossense (Súares *et al.*, 2001), da planície de inundação do alto (Delariva *et al.*, 1994; Veríssimo, 1994; 1999; Okada, 1995) e médio rio Paraná (Bonetto *et al.*, 1969), caracterizadas por uma marcante dominância de Characiformes. A seletividade do método de captura constitui-se numa possível explicação para as diferenças, uma vez que artes de pesca distintas, incluindo

pesca elétrica, armadilhas, redes de arrasto e peneiras, foram utilizadas por esses autores. As variações na desproporção do número de espécies, abundância e biomassa de Siluriformes entre ambientes lóticos, semi-lóticos e lênticos, por exemplo, constituem-se num indicativo da ocorrência de um grande número de espécies raras e de pequeno porte nos primeiros em relação aos lênticos. Registraram-se alterações na composição específica desta ordem entre os biótopos, uma vez que inclui desde grandes bagres, como *H. platyrhynchos*, até espécies de pequeno porte, como as do gênero *Pimelodella*.

A diversidade beta tem se mostrado um bom descritor da heterogeneidade biótica e ambiental em planícies de inundação (Tockner *et al.*, 1999). Os biótopos deste tipo de ambiente encontram-se sujeitos a graus distintos de conectividade hidrológica (rios e canais *versus* lagoas fechadas) resultando em condições heterogêneas de hábitat, que podem explicar, pelo menos em parte, os elevados valores de diversidade beta. Os distintos valores estimados para a diversidade  $\beta$ -2 para os diferentes biótopos parecem resultar das possibilidades de organismos se deslocarem no sistema. A presença de migradores de grande e médio porte, como *H. platyrhynchos*, *P. maculatus*, *Leporinus* sp., *P. granulatus* e *P. armatulus* nos canais e tributários do Paraná deu-se, provavelmente, durante os deslocamentos rumo às porções superiores desses trechos, considerados de extrema importância na conservação das espécies (Nakatani *et al.*, 1997; Vazzoler *et al.*, 1997c). Os baixos valores de diversidade  $\beta$ -2 determinados para as lagoas abertas, por outro lado, revelam maior similaridade entre a composição específica das mesmas. A permanente conexão com o sistema possibilitou a ocupação dessas estações tanto por espécies tipicamente lênticas, como *H. littorale*, *Gymnotus* spp., *A. ocellatus* e *R. rostratus*, e lóticas, como *P. granulatus*, *T. paraguayensis* e *L. friderici*.

Considerando o gradiente de conectividade hidrológica no eixo lateral da planície, sentido calha do rio – lagoas isoladas da várzea, pode-se inferir que a riqueza máxima, ou seja, que o maior número de espécies foi alcançado no biótopo sujeito ao grau intermediário de conectividade, as lagoas abertas. Esse resultado difere, entretanto, daqueles encontrados na área de estudo, tanto em anos secos como naqueles com cheias por Agostinho *et al.* (1997a; 2000), num tributário do médio Paraná por Bonetto *et al.* (1978), e na planície de inundação do trecho austríaco do rio Danúbio por Ward *et al.* (1999), onde



os rios foram detentores do maior número de espécies. Essas diferenças podem ser explicadas, em parte, pela ausência de diversas espécies de peixes de grande e médio porte, típicas da calha dos rios, como *Paulicea luetkeni* e *Rhinodoras d'orbignyi*. Por outro lado, o acesso permanente dos peixes às lagoas abertas possibilitou a ocupação dessas estações por um elevado número de espécies.

Certa dose de cautela se faz necessária para a interpretação da ausência de variação espacial dos parâmetros de riqueza de espécies, diversidade e equitabilidade, visto que ela decorre, em grande parte, das diferenças marcantes na distribuição da abundância relativa das espécies entre as estações de coleta, levando a uma grande variabilidade dentro de um dado biótopo. Resultados similares foram encontrados por Gehrke *et al.* (1995), que investigaram os efeitos da regulação sobre comunidades ictíicas de rios australianos.

O impacto da ausência de cheias sobre as assembléias de peixes, relatado por Veríssimo (1999) e Agostinho *et al.* (2001), foi também corroborado neste estudo, sendo extensivo, indistintamente, a todos os biótopos e sub-sistemas. Assim, menor equitabilidade tem sido determinada nas assembléias nos anos em que cheias são ausentes na planície do alto rio Paraná. Veríssimo (1999) relata que o fechamento das comportas da hidrelétrica de Porto Primavera, no final de 1998, teve seu impacto a jusante potencializado por ocorrer no período de desova da maior parte das espécies. Possivelmente, a reduzida abundância de espécies de grande e médio porte constitua-se num reflexo dessa ausência de recrutamento.

As maiores abundância e biomassa suportadas por assembléias mais diversas podem indicar efeitos de interações interespecíficas no controle populacional, especialmente de piscívoros que, dependendo de sua influência, são considerados espécies-chave nos sistemas (*sensu* Paine, 1966). Nesse sentido, o estudo das relações tróficas tem se constituído numa ferramenta de análise da estrutura das assembléias (Northcote, 1988; Gerking, 1994; Hodgson *et al.*, 1997), com especial ênfase sobre as conseqüências geradas pela introdução de espécies predadoras (He e Kitchell, 1990; Poe *et al.*, 1992; Reinthal e Kling, 1992; Moyle e Light, 1996). Diversos trabalhos enfocam pronunciados efeitos de dominância de piscívoros em águas baixas, demonstrando ser esse um padrão freqüentemente encontrado e associado com reduções na diversidade e equitabilidade (Lowe-McConnell, 1964; Moyle e Li, 1979; Okada, 1995; Rodríguez e Lewis, 1997; Cetra

e Petreire, 2001; Suárez *et al.*, 2001). Dessa maneira, a estreita relação existente entre a biomassa de piscívoros e a biomassa de não piscívoros constituiu-se, num primeiro momento, num resultado inesperado e passível do questionamento de como pode o aumento de piscívoros estar correlacionado com o aumento na biomassa de suas presas potenciais, se dessas dependem para sua sobrevivência. A este propósito, Paiva *et al.* (1994), determinaram a piscivoria como variável mais importante no estudo do rendimento pesqueiro de represas do nordeste brasileiro, sendo esse maximizado, preferencialmente, na presença de *H. malabaricus* e *P. squamosissimus*. Gomes e Miranda (2001), no entanto, fazendo uso de informações acerca da riqueza de espécies, número de espécies piscívoras e rendimento pesqueiro de reservatórios africanos, asiáticos e americanos demonstram que meras relações causais entre essas variáveis não podem ser generalizadas. A biomassa significativamente maior de não piscívoros associada à presença da traíra *H. malabaricus* e das piranhas *S. marginatus* e *S. spilopleura* sugere influência dessas sobre a estrutura de tamanho dos indivíduos de suas assembléias pela redução da competição intra e interespecífica das presas, por um lado, e predadoras, por outro. Neste último caso, a competição deve ser minimizada em função de apresentarem comportamento alimentar diferenciado (Almeida *et al.*, 1998; Almeida, 1999).

Diversos trabalhos reportam o comportamento adotado por *H. malabaricus*, emboscadora voraz que engole suas presas inteiras (Northcote *et al.*, 1987; Meschiati, 1995). Loureiro e Hahn (1996) e Almeida *et al.* (1997) investigaram o comprimento padrão das presas ingeridas pela espécie e determinaram variação entre 1 e 22cm, ressaltando a preferência alimentar da espécie por indivíduos de pequeno porte (<10,0cm). De acordo com os resultados do presente trabalho, *H. malabaricus* parece atuar de forma intensiva na redução da abundância das espécies de pequeno porte, habitantes típicas dos bancos de macrófitas dos biótopos estudados (Delariva *et al.*, 1994; Hahn *et al.*, 1997). As diferenças encontradas no tamanho dos indivíduos de estações de coleta onde *H. malabaricus* foi muito e pouco abundante suportam a hipótese de que sua estratégia alimentar conduz a uma elevação no tamanho médio das presas, refletindo num aumento de biomassa. Efeitos diretos de predação sobre a estrutura em tamanho das presas são registrados também por outros autores (Lowe-McConnell, 1964; Crowder *et al.*, 1992; Juanes, 1992).

Serrasalmídeos, por outro lado, têm sido caracterizados por uma ampla dieta, incluindo sedimento, frutos, sementes, peixes e, inclusive, ectoparasitos de seus congêneres (Goulding, 1980; Sazima e Machado, 1990). A alimentação de *S. marginatus* e *S. spilopleura*, entretanto, encontra-se baseada, principalmente, em nadadeiras caudal e anal, bem como escamas (Meschiati, 1995; Agostinho, 1997). Suas presas potenciais, na maioria caracídeos e ciclídeos, são espreitadas, furtivamente, em bancos de macrófitas aquáticas, na superfície ou no meio da coluna d'água (Northcote *et al.*, 1987; Sazima e Machado, 1990). Apesar do caráter não destrutivo, a estratégia alimentar das piranhas não parece contribuir, pelo menos de forma direta, no aumento da biomassa das espécies de presas. Contudo, durante o período de regeneração das nadadeiras, ou até mesmo pela má-formação dessas, dificuldades de movimentação podem afetar, negativamente, a agilidade de fuga, tornando o indivíduo uma presa recorrente (Northcote *et al.*, 1987). A hipótese de *H. malabaricus* maximizar o sucesso de suas emboscadas através da captura de indivíduos previamente mutilados por piranhas não deve ser descartada, podendo vir a ser testada através de observações subaquáticas, dada a relativa transparência dos biótopos investigados.

Acredita-se, a partir das evidências encontradas, que a predação tenha efeito pronunciado sobre a estrutura das assembléias, como apontado também em outros estudos (Power *et al.*, 1989; Juanes, 1992; Gilliam *et al.*, 1993). Entretanto, relações causais não puderam ser estabelecidas, pela possível influência de outros fatores bióticos e abióticos além daqueles avaliados neste trabalho e levantados por Jackson *et al.* (2001), como a competição e complexidade estrutural do hábitat.

#### ***Padrões de dominância: estratégias reprodutivas versus alimentares***

A dominância em todas as categorias de biótopos foi exercida por espécies consideradas típicas desses ambientes (Agostinho *et al.* 1997b; 2000). As espécies que dominaram nas capturas nos rios, *A. affinis* e *T. paraguayensis*, são comedoras de fundo e possuem adaptações morfológicas para a tomada do alimento. Este é constituído, predominantemente, por detrito, sedimento e algas para *A. affinis* e microcrustáceos, invertebrados aquáticos e detrito para *T. paraguayensis* (Fugi *et al.*, 1996; Agostinho *et al.*, 1997a). Apesar de encontrarem na calha dos rios seus recursos alimentares, considera-se

oportuno reforçar o caráter restrito da distribuição de cada uma. Além disso, o fato dessas espécies terem suas capturas restritas a alguns meses sugere que realizem deslocamentos em cardumes nesses rios, comprovado por Júlio Jr *et al.* (1991) para *T. paraguayensis*. *S. borelli*, por outro lado, foi amostrada em todos os canais. De hábito alimentar essencialmente herbívoro (Agostinho *et al.*, 1997b), *S. borelli* deve favorecer-se de condições mais amenas de velocidade da correnteza para o pastejo de gramíneas, principal item encontrado em sua dieta, independente do regime hidrológico (Ferretti *et al.*, 1996). Apesar de abundantes, as macrófitas aquáticas flutuantes parecem não contribuir, pelo menos diretamente, como fonte alimentar para *S. borelli*, assim como para a maioria dos herbívoros aquáticos (Welcomme, 1979; Mann, 1991; Lewis *et al.*, 2000). Entretanto, diversas espécies de pequeno porte, como *M. intermedia* e formas jovens das espécies migradoras encontram, nos bancos de vegetação, abrigo e alimento (Delariva *et al.*, 1994), o que explica a abundância dessa espécie em lagoas fechadas.

A regulação imposta pelo homem sobre o regime hidrológico dos principais rios de todo o mundo tem conferido certa estocasticidade à dinâmica desses, afetando a organização das comunidades de peixes. Os efeitos de eventos estocásticos e determinísticos no regime de cheias vêm recebendo crescente atenção nos estudos acerca da organização das assembléias (Pickering, 1981; Karr, 1992; Lewis *et al.* 2000) e se constituem no principal objeto das investigações em andamento na planície de inundação do alto rio Paraná. A sazonalidade reprodutiva sincronizada com o início das cheias caracteriza a maioria das espécies de peixes em sistemas de rio-planície de inundação (Welcomme, 1979). Espécies oportunistas e sazonais (*sensu* Winemiller, 1989) apresentam amplas flutuações populacionais relacionadas ao regime de cheias (Lowe-McConnell, 1964; Welcomme, 1985; Veríssimo, 1999), sendo que relações entre o recrutamento e o regime hidrológico têm sido estabelecidas por diversos autores (Gomes e Agostinho, 1997; Humphries *et al.*, 1999; Agostinho *et al.*, 2001).

O cuidado com a prole constituiu-se na característica mais conspícua ligada à estratégia reprodutiva entre as espécies dominantes durante o período estudado. Esta não é, entretanto, a tendência verificada em anos com regime hidrométrico normal, quando predominam em número e biomassa os juvenis de espécies migradoras (Veríssimo, 1999;

Agostinho *et al.*, 2001). A proteção à prole reduz a chance de predação em anos de grande retração da água, quando a pressão desta atividade é, sabidamente, acentuada. Outra estratégia com implicações relevantes no sucesso das espécies em anos de seca é a desova parcelada, característica de todas as espécies dominantes, exceto *P. galeatus* (Munro, 1990; Suzuki, 1992; Vazzoler, 1996; Dei Tos *et al.*, 1997; Vazzoler *et al.*, 1997b; Lowe-McConnell, 1999). Esta estratégia permite desovas num período extenso, assegurando a viabilidade e sucesso no recrutamento em pelo menos parte dele. Apesar de um pico entre os meses de novembro e janeiro, o período reprodutivo de *S. marginatus* e *H. malabaricus* estende-se do mês de setembro a março, enquanto a maior parte das espécies da planície de inundação do alto rio Paraná reproduz-se entre outubro e fevereiro (Vazzoler *et al.*, 1997c). *P. galeatus*, por outro lado, maximiza seu sucesso reprodutivo através da fecundação interna.

A desova antecipada dos piscívoros pode ser considerada uma estratégia adaptativa, de forma a aumentar as chances de sobrevivência de suas larvas pela redução das pressões de competição, permitindo que essas, em estágio mais avançado de desenvolvimento, beneficiem-se do alimento abundante na época das cheias (Keast, 1985; Cushing, 1996). Essa estratégia pode ser, entretanto, estendida também à *L. platymetopon*. Dei Tos *et al.* (1997) relataram flexibilidade em relação ao período de desova de *L. platymetopon*, mais prolongado em anos de cheias normais. Essas informações sugerem que *S. marginatus*, *H. malabaricus* e *L. platymetopon* independem, em certo grau, dos níveis hidrológicos como desencadeadores dos processos reprodutivos, como determinado, principalmente, para as espécies reofílicas (Vazzoler *et al.*, 1997b). Agostinho *et al.* (2001) demonstraram que a ausência de cheias favorece a atividade reprodutiva de espécies sedentárias e impede a daquelas migradoras. Estes autores relatam, entretanto, que mesmo espécies sedentárias apresentam abundância reduzida em anos secos, atribuindo o fato ao aumento da predação pela retração da lâmina de água. Diversos trabalhos registram alterações drásticas na composição e abundância de espécies em sistemas cuja dinâmica sazonal do nível hidrométrico encontra-se alterada pelo controle da vazão exercido por hidrelétricas (Bonetto *et al.* 1989; Gehrke *et al.* 1995) ou por modificações pronunciadas no habitat, como a formação de reservatórios, por exemplo (Agostinho *et al.* 1994).

Espécies introduzidas no sistema estudado, especialmente as piscívoras, constituem-se num agravante adicional à precária situação vigente pelo controle da vazão das barragens a montante. Dentre elas, destacam-se *Cichla* spp., com impactos históricos em outros ambientes (Agostinho e Júlio Jr, 1996; Lowe-McConnell, 1999) e *S. marginatus*, que se dispersou para o trecho a montante de Guaíra após a formação do reservatório de Itaipu. O estabelecimento de *S. marginatus* parece ter sido favorecido pelo fato de ter sua distribuição natural na mesma bacia hidrográfica. As conseqüências desse processo sobre a estrutura das comunidades não se encontram totalmente compreendidas. Cavicchioli (1995) e Agostinho (1997) determinaram superioridade competitiva de *S. marginatus* em relação à congênera nativa do alto rio Paraná, *S. spilopleura*, cuja abundância nas capturas vem reduzindo de forma drástica nos últimos anos. (Agostinho *et al.*, 2000). O estudo de longa duração conduzido por Agostinho (1993; 1997) registrou o processo de inversão na abundância dessas espécies na planície de inundação do alto rio Paraná. *S. spilopleura* dominava sobre *S. marginatus* nas amostragens entre os anos de 1986/87, sendo essa relação rapidamente invertida nos anos subseqüentes. Entre 1993/94 determinou-se que a abundância de *S. spilopleura* em relação *S. marginatus* alcançava a proporção de 1:15,7 (Agostinho, 1997). Os resultados do presente trabalho indicam o aumento na abundância da invasora, cujas proporções elevaram-se, em 2000, para 1:23,1. Poe *et al.* (1992) fornecem evidências dos impactos causados por introduções de piscívoros sobre a ictiofauna nativa de rios norteamericanos, enquanto Agostinho *et al.* (1994) e Agostinho e Júlio Jr (1996) avaliaram a situação para a bacia do rio Paraná. Ressalta-se, entretanto, que ataques de piranhas a peixes emalhados durante as amostragens são freqüentemente registrados na literatura (Lowe-McConnell, 1964; Goulding, 1980), sendo que Agostinho *et al.* (1997c) relataram que estes se encontram correlacionados com a temperatura e transparência da água. A atração desempenhada pelos peixes emalhados pode, portanto, levar a uma superestimativa da abundância das piranhas pelo método empregado.

Especializadas na utilização de recursos renováveis e abundantes da planície de inundação, as espécies dominantes registradas no período parecem apresentar uma menor dependência das alterações hidrológicas para maximizar sua alimentação. A abundância das espécies de pequeno porte, aliada a sua concentração pela retração da água para *S.*

*marginatus* (Nico e Taphorn, 1988) e *H. malabaricus*, a riqueza do detrito, característica de áreas de várzea, para *L. platymetopon* e *A. affinis* (Fugi e Hahn, 1991; Agostinho *et al.*, 1997a) e a ocorrência de macroinvertebrados bentônicos para *T. paraguayensis* (Agostinho *et al.*, 1997a) constituem-se em fontes alimentares de alta disponibilidade em anos secos.

Os piscívoros, de uma forma geral, não parecem exibir especialização em um tipo de presa (Goulding, 1980; Keast, 1985), embora investigações de cunho etológico demonstrem que tamanho, forma do corpo, presença de máculas e coloração influenciem na escolha (Northcote, 1988; He e Kitchell, 1990; Sazima e Machado, 1990; Winemiller, 1990; Helfman, 1992). Estudos de ecologia trófica partem da premissa de que piscívoros sejam amostradores adequados da disponibilidade das presas no ambiente (Gerking, 1994; Wootton, 1999). A digestibilidade, no entanto, constitui-se num fator importante na determinação da disponibilidade de presas (Wootton, 1999). Nesse sentido, estruturas como os raios duros das nadadeiras peitorais e a cobertura por placas ósseas dos loricarídeos poderiam contribuir para que predadores optassem por presas mais palatáveis do que *L. platymetopon*, por exemplo. Apesar de remota, acredita-se que essa possibilidade mereça ser considerada. Informações acerca da dieta e hábitos alimentares dos principais piscívoros da planície de inundação do alto rio Paraná, levantadas por Almeida (1999), Agostinho *et al.* (1997a) e Peretti (em prep.), suportam essa hipótese. Destaca-se, dentre essas, o fato de *L. platymetopon* ser considerada presa preferencial apenas do dourado *S. maxillosus* (Almeida, 1999), espécie pobremente representada nas amostragens.

Considerando que a manutenção de uma espécie no sistema depende de sua capacidade adaptativa às alterações ambientais e da existência de condições mínimas que permitam a sobrevivência e o crescimento de sua progênie, considera-se que tanto os aspectos reprodutivos como alimentares das estratégias foram importantes na interpretação dos padrões de dominância.

### ***Padrões de composição e abundância da ictiofauna e sua relação com as variáveis abióticas***

Funções de forças locais (*sensu* Thomaz *et al.*, 1992) imprimiram grande influência na variação dos fatores abióticos, como, por exemplo, as menores concentrações de

oxigênio dissolvido e a elevada transparência da coluna d'água dos biótopos do sub-sistema Baía. Essas diferenciações foram também determinadas em outras investigações conduzidas na região (Agostinho *et al.*, 2000; Rossa, 2001). Elevados valores de Secchi foram registrados na lagoa do Guaraná (sub-sistema Baía) e se relacionaram à contribuição de compostos úmicos pelos tributários de pequeno porte (Thomaz *et al.*, 1992). Considerando que cheias pronunciadas promovem a homogeneidade das condições ambientais no biótopos da planície (Thomaz *et al.*, 1997), é possível que a distinção espacial determinada para os parâmetros abióticos entre sub-sistemas seja decorrente das alterações no regime hidrológico, uma vez que pulsos de inundação pronunciados, embora ausentes durante o período investigado, são distintos entre eles.

Elevado número de espécies esporádicas, cuja ocorrência resumiu-se à representação de um indivíduo em todas as amostragens, foi fator determinante na diferenciação espacial das estações de coleta, de forma especial em função das capturas em RPAR. A heterogeneidade nas condições abióticas influenciou a composição e abundância da ictiofauna.

### ***Considerações finais***

A variação na abundância relativa das espécies foi determinante para a ausência de padrões evidentes em alguns atributos das assembléias de peixes (riqueza de espécies, diversidade e equitabilidade) entre biótopos e sub-sistemas da planície de inundação do alto rio Paraná. Os padrões de dominância refletem o sucesso das espécies no sistema, atribuído tanto às estratégias reprodutivas, cujo elaborado cuidado parental maximiza a produção de descendentes, como alimentares, pela utilização de recursos altamente disponíveis na planície de inundação, mesmo em condições de níveis hidrométricos baixos. Fatores bióticos e abióticos são apontados como explanatórios da estruturação das assembléias. A comparação dos resultados com informações obtidas em períodos anteriores sugere que as condições ambientais vigentes, especialmente alterações drásticas na dinâmica hidrológica, tenham promovido o incremento na abundância de espécies que independem do regime de cheias em detrimento daquelas, para as quais, o pulso de inundação constitui-se num atributo incorporado à história de vida.



## REFERÊNCIAS

- Agostinho AA, Gomes LC, Zalewski M. 2001. The importance of floodplains for the dynamics of fish communities of the upper River Paraná. *Ecohydrology & Hydrobiology* **1**: 209-217.
- Agostinho AA, Hahn NS, Gomes LC, Bini LM. 1997a. Estrutura trófica. In *A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos*, Vazzoler AEA de M, Agostinho AA, Hahn NS (eds). EDUEM: Maringá. pp.229-248.
- Agostinho AA, Júlio Jr HF, Gomes LC, Bini LM, Agostinho CS. 1997b. Composição, abundância e distribuição espaço-temporal da ictiofauna. In *A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos*, Vazzoler AEA de M, Agostinho AA, Hahn NS (eds). EDUEM: Maringá. pp.179-208.
- Agostinho AA, Júlio Jr HF, Petrere Jr M. 1994. Itaipu reservoir (Brazil): impacts of the impoundment on the fish fauna and fisheries. In *Rehabilitation of freshwater fisheries*, Cowx IG (ed). Fishing News Books: Oxford. pp.171-184.
- Agostinho AA, Júlio Jr HF. 1996. Ameaça ecológica: peixes de outras águas. *Ciência Hoje* **21** (124): 36-44.
- Agostinho AA, Thomaz SM, Mente-Vera CV, Winemiller KO. 2000. Biodiversity in the high Paraná River floodplain. In *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation*, Gopal B, Junk WJ, Davis JA (eds). Backhuys Publishers: Leiden, The Netherlands. pp. 89-118.
- Agostinho AA, Vazzoler AEA de M, Gomes LC, Okada EK. 1993. Estratificación espacial y comportamiento de *Prochilodus scrofa* em distintas fases del ciclo de vida, em la planície de inundación del alto rio Paraná y embalse de Itaipu, Paraná, Brasil. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* **26** (1): 79-90.
- Agostinho AA, Zalewski M. 1996. *A planície alagável do alto rio Paraná: importância e preservação*. EDUEM: Maringá. 100p.
- Agostinho CS, Agostinho AA, Marques EE, Bini LM. 1997c. Abiotic factors influencing piranha attack on netted fish in the upper Paraná River, Brazil. *North American Journal of Fisheries Management* **17** (3): 712-718.
- Agostinho CS. 1993. *Estimativa da idade e crescimento de Serrasalmus spilopleura Kner, 1860 e Serrasalmus marginatus (Valenciennes, 1847) (Osteichthyes – Serrasalminae) na planície de inundação do rio Paraná, nas imediações do município de Porto Rico – PR*. Dissertação de Mestrado em Ciências Biológicas, Área de Zoologia. Universidade Estadual Paulista: Botucatu. 74p.

- Agostinho CS. 1997. *O impacto da invasão da piranha Serrasalmus marginatus sobre a população de Serrasalmus spilopleura no alto rio Paraná*. Tese de Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais. Universidade Federal de São Carlos. 59p.
- Almeida VLL de, Hahn NS, Agostinho CS. 1998. Stomach content of juvenile and adult piranhas (*Serrasalmus marginatus*) in the Paraná floodplains, Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* **33**: 100-105.
- Almeida VLL de, Hahn NS, Vazzoler AEA de M. 1997. Feeding patterns in five predatory fishes of the high Paraná River floodplain (PR, Brazil). *Ecology of Freshwater Fish* **6**: 123-133.
- Almeida VLL de. 1999. *Padrões diários de alimentação em peixes piscívoros da planície de inundação do alto rio Paraná*. Tese de Doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais. Universidade Estadual de Maringá: Maringá. 52p.
- Amoros C, Roux AL. 1988. Interaction between water bodies within the floodplains of large rivers: function and development of connectivity. In Connectivity in landscape ecology. Proceedings of the 2<sup>nd</sup> International Seminar of the “International Association for Landscape Ecology”. *Münstersche Geographische Arbeiten* **29**: 125-130.
- Bonetto AA, Cordiviola de Yuan E, Pignalberi C, Oliveros O. 1969. Ciclos hidrológicos del río Paraná y las poblaciones de peces contenidas en las cuencas temporarias de su valle de inundación. *Physis* **78**: 213-223.
- Bonetto AA, Roldan D, Oliver ME. 1978. Estudios limnológicos en la cuenca del Riachuelo (Corrientes, Argentina). *Ecosur* **5** (9): 1-15.
- Bonetto AA, Wais JR, Castello HP. 1989. The increasing of the Paraná basin and its effects on the lower reaches. *Regulated Rivers: Research & Management* **4**: 333-346.
- Bonetto AA. 1993. Structure and functioning of large river floodplains of neotropical America: the Parana-Paraguay system. In *Wetlands and Ecotones: studies on land-water interactions*, Gopal B, Hillbricht-Ilkowska A, Wetzel RG (eds). National Institute of Ecology: New Delhi. pp. 123-138.
- Britski HA, Silimon KZ de S de, Lopes BS. 1999. *Peixes do Pantanal: manual de identificação*. Embrapa- SPI/CPAP: Brasília, Corumbá. 184p.
- Cavicchioli M. 1995. *Discriminação morfométrica e exigências ambientais de larvas de Serrasalmus spilopleura e Serrasalmus marginatus (Characidae, Serrasalminae) em ambientes da planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil*. Dissertação de Mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais. Universidade Estadual de Maringá: Maringá. 54p.

- Cetra M, Petrere Jr M. 2001. Small-scale fisheries in the middle River Tocantins, Imperatriz (MA), Brazil. *Fisheries Management and Ecology* **8**: 153-162.
- Crowder LB, Wright RA, Rose KA. 1992. Direct and indirect effects of southern flounder predation on a spot population: experimental and model analysis. In *Theory and application in fish feeding ecology*, Stouder DJ, Fresh KL, Feller RJ. (eds). University of South Carolina Press: Columbia. pp. 61-77.
- Cushing DH. 1996. *Towards a science of recruitment in fish populations*. Kinne O. (ed). Ecology Institute: Oldendorf/Luhe. 175p.
- Dawkins R. 2000. *Desvendando o arco-íris: ciência, ilusão e encantamento*. Companhia das Letras: São Paulo. 416p.
- Dei Tos C, Agostinho AA, Suzuki HI. 1997. Population structure and reproductive biology of *Loricariichthys platymetopon* (Siluriformes, Pisces) in the upper River Paraná. *Brazilian Archives of Biology and Technology* **40** (4): 793-807.
- Delariva RL, Agostinho AA, Nakatani K, Baumgartner G. 1994. Ichthyofauna associated to aquatic macrophytes in the upper Paraná River floodplain. *Revista UNIMAR (Suplemento)* **16**: 41-60.
- Fernandes CC. 1997. Lateral migration of fishes in Amazon floodplains. *Ecology of Freshwater Fish* **6**: 36-44.
- Ferretti CML, Andrian IF, Torrente G. 1996. Dieta de duas espécies de *Schizodon* (Characiformes, Anostomidae), na planície de inundação do alto rio Paraná e sua relação com aspectos morfológicos. *Boletim do Instituto de Pesca* **23**: 171-186.
- Fugi R, Hahn NS, Agostinho AA. 1996. Feeding styles of five species of bottom-feeding of the high Paraná River. *Environmental Biology of Fishes* **46**: 297-307.
- Fugi R, Hahn NS. 1991. Espectro alimentar e relações morfológicas com o aparelho digestivo de três espécies de peixes comedores de fundo do rio Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Biologia* **51** (4): 873-879.
- Garutti V, Figueiredo-Garutti ML. 2000. Migração lateral de *Liposarcus anisitsi* (Siluriformes, Loricariidae) no rio Preto, bacia do alto Paraná, Brasil. *Iheringia, Série Zoologia* **88**: 25-32.
- Gauch Jr HG. 1986. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press: Cambridge. 298p.

- Gehrke PC, Brown P, Schiller CB, Moffatt DB, Bruce AM. 1995. River regulation and fish communities in the Murray-Darling river system, Australia. *Regulated Rivers: Research & Management* **11**: 363-375.
- Gerking SD. 1994. *Feeding ecology of fish*. Academic Press: San Diego. 416p.
- Gilliam JF, Fraser DF, Alkins-Koo M. 1993. Structure of a tropical stream fish community: a role for biotic interactions. *Ecology* **74** (6): 1856-1870.
- Gomes LC, Agostinho AA. 1997. Influence of the flooding regime on the nutritional state and juvenile recruitment of the curimba, *Prochilodus scrofa*, Steindachner, in upper Paraná River, Brazil. *Fisheries Management and Ecology* **4**: 263-274.
- Gomes LC, Miranda LE. 2001. Riverine characteristics dictate composition of fish assemblages and limit fisheries in reservoirs of the upper Paraná River basin. *Regulated Rivers: Research & Management* **17**: 67-76.
- Goulding M. 1980. *The fishes and the forest: explorations in Amazonian natural history*. University of California Press: Berkeley. 280p.
- Hahn NS, Andrian IF, Fugi R, Almeida, VLL de. 1997. Ecologia trófica. In *A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos*, Vazzoler AEA de M, Agostinho AA, Hahn NS (eds). EDUEM: Maringá. pp.209-228.
- Harrison S, Ross SJ, Lawton JH. 1992. Beta diversity on geographic gradients in Britain. *Journal of Animal Ecology* **61**: 151-158.
- He X, Kitchell JF. 1990. Direct and indirect effects of predation on a fish community: a whole-lake experiment. *Transactions of the American Fisheries Society* **119**: 825-835.
- Helfman GS. 1992. Adaptive variability and mode choice in foraging fishes. In *Theory and application in fish feeding ecology*, Stouder DJ, Fresh KL, Feller RJ. (eds). University of South Carolina Press: Columbia. pp. 3-17.
- Hodgson JR, He X, Schindler DE, Kitchell JF. 1997. Diet overlap in a piscivore community. *Ecology of Freshwater Fish* **6**: 144-149.
- Humphries P, King AJ, Koehn JD. 1999. Fish, flows and floodplains: links between freshwater fishes and their environment in the Murray-Darling Rive system, Australia. *Environmental Biology of Fishes* **56**: 129-151.
- Jackson DA, Peres-Neto PR, Olden JD. 2001. What controls who is where in freshwater fish communities – the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* **58**: 157-170.

- Jackson DA. 1993. Stopping rules in principal components analysis: a comparison of heuristical and statistical approaches. *Ecology* **74** (8): 2204-2214.
- Juanes F. 1992. What determines prey size selectivity in piscivorous fishes? In *Theory and application in fish feeding ecology*, Stouder DJ, Fresh KL, Feller RJ. (eds). University of South Carolina Press: Columbia. pp. 79-100.
- Júlio Jr HF, Cecilio EB, Pavanelli CS. 1991. Distribuição espacial, temporal e abundância de *Trachydoras paraguayensis* (Siluriformes, Doradidae), na região do reservatório de Itaipu, rio Paraná e tributários. *Revista Unimar* **13** (2): 237-248.
- Junk WJ, Bayley PB, Sparks RE. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. In *Proceedings of the International Large River Symposium*, Dodge DP (ed). *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* **106**: 110-127.
- Karr JR. 1992. Defining disturbance. In *Theory and application in fish feeding ecology*, Stouder DJ, Fresh KL, Feller RJ. (eds). University of South Carolina Press: Columbia. pp. 285-291.
- Keast A. 1985. The piscivore feeding guild of fishes in small freshwater ecosystems. *Environmental Biology of Fishes* **12** (2): 119-129.
- Kwak TJ. 1988. Lateral movement and use of the floodplain habitat by fishes of the Kankakee River, Illinois. *The American Midland Naturalist* **120** (2): 241-249.
- Lewis Jr WM, Hamilton SK, Lasi MA, Rodríguez M, Saunders III JF. 2000. Ecological determinism on the Orinoco floodplain. *BioScience* **50** (8): 681-692.
- Loureiro VE, Hahn NS. 1996. Dieta e atividade alimentar da traíra, *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) (Osteichthyes, Erythrinidae), nos primeiros anos de formação do reservatório de Segredo – PR. *Acta Limnologica Brasiliensia* **8**: 195-205.
- Lowe McConnell RH. 1964. The fishes of the Rupununi savanna district of British Guiana, South America. *J. Linn. Soc. (Zool.)* **45** (304): 103-144.
- Lowe-McConnell RH. 1999. *Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais*. EDUSP: São Paulo. 534p.
- MacCune B, Mefford MJ. 1997. *PC-ORD: multivariate analysis of ecological data*. Version 3.0. MjM Software Design: Oregon.
- Magurran AE. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm: London. 179p.

- Mann KH. 1991. Organisms and ecosystems. In *Fundamentals of aquatic ecology*, Barnes RSK, Mann KH (eds). Blackwell Scientific Publications: Oxford. pp. 3-26.
- Mérona B de, Gascuel D. 1993. The effects of flood regime and fishing effort on the overall abundance of an exploited fish community in the Amazon floodplain. *Aquatics Living Resources* **6**: 97-108.
- Merron GS, Bruton MN. 1995. Community ecology and conservation of the fishes of the Okavango delta Botswana. *Environmental Biology of Fishes* **43**: 109-119.
- Meschiati AJ. 1995. Alimentação da comunidade de peixes de uma lagoa marginal do rio Mogi-Guaçu, SP. *Acta Limnologica Brasiliensia* **8**: 115-137.
- Moyle PB, Li HW. 1979. Community ecology and predator-prey relations in warmwater streams. In *Predator-prey systems in fisheries management*, Clepper H (ed). Sport Fishing Institute: Washington. pp.171-180.
- Moyle PB, Light T. 1996. Biological invasions of freshwater: empirical rules and assembly theory. *Biological Conservation* **78**: 149-161.
- Munro AD. 1990. Tropical freshwater fishes. In *Reproductive seasonality in teleosts: environmental influences*, Munro AD, Scott AP, Lam TJ (eds). CRC Press: Boca Raton, Florida. pp. 145-239.
- Nakatani K, Baumgartner G, Cavicchioli M. 1997. Ecologia de ovos e larvas de peixes. In *A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos*, Vazzoler AEA de M, Agostinho AA, Hahn NS (eds). EDUEM: Maringá. pp.281-306.
- Neiff JJ. 1990. Ideas para la interpretacion ecológica del Paraná. *Interciencia* **15** (6): 424-441.
- Nico LG, Taphorn DC. 1988. Food habits of piranhas in the low Llanos of Venezuela. *Biotropica* **20** (4): 311-321.
- Northcote TG, Arcifa MS, Froehlich O. 1987. Fin feeding by the piranha (*Serrasalmus spilopleura* Kner): the cropping of a novel renewable resource. *Proc. V Congress Europ. Ichthyol.*: Stockholm. pp. 133-143.
- Northcote TG. 1988. Fish in the structure and function of freshwater ecosystems: a “Top-down” view. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* **45**: 361-379.
- Okada EK. 1995. *Diversidade e abundância de peixes em corpos de água sazonalmente isolados na planície alagável do alto rio Paraná e fatores ambientais relacionados.*

- Dissertação de Mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais. Universidade Estadual de Maringá: Maringá. 22p.
- Paine RT. 1966. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist* 100: 65-75.
- Paiva MP, Petrere Jr M, Petenate AJ, Nepomuceno FH, Vasconcelos EA de. 1994. Relationship between the number of predatory fish species and fish yield in large north-eastern Brazilian reservoirs. In *Rehabilitation of freshwater fisheries*, Cowx IG (ed). Fishing News Books: Oxford. pp.120-129.
- Peretti D. Em prep. *Espectro alimentar e estrutura trófica da comunidade ictiofaunística de seis lagoas permanentes da planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil*. Dissertação de Mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais. Universidade Estadual de Maringá: Maringá.
- Pickering AD. 1981. (ed). *Stress and fish*. Academic Press: London. 367p.
- Pielou EC. 1969. Association tests versus homogeneity tests: their use in subdividing quadrats into groups. *Vegetatio* **18**: 4-18.
- Poe TP, Shively RS, Tabor RA. 1992. Ecological consequences of introduced piscivorous fishes in the lower Columbia and Snake Rivers. In *Theory and application in fish feeding ecology*, Stouder DJ, Fresh KL, Feller RJ. (eds). University of South Carolina Press: Columbia. pp. 347-360.
- Poff NL, Allan JD, Bain MB, Karr JR, Prestegard KL, Richter BD, Sparks RE, Stromberg JC. 1997. The natural flow regime. *BioScience* **47** (11): 769-784.
- Power ME, Dudley TL, Cooper SD. 1989. Grazing catfish, fishing birds, and attached algae in a Panamanian stream. *Environmental Biology of Fishes* **26**: 285-294.
- Reinthal PN, Kling GW. 1992. Exotic species, trophic interactions, and ecosystem dynamics: a case study of lake Victoria. In *Theory and application in fish feeding ecology*, Stouder DJ, Fresh KL, Feller RJ. (eds). University of South Carolina Press: Columbia. pp. 296-313.
- Rodríguez MA, Lewis Jr WM. 1990. Diversity and species composition of fish communities of Orinoco floodplain lakes. *National Geographic Research* **6** (3): 319-328.
- Rodríguez MA, Lewis Jr WM. 1997. Structure of fish assemblages along environmental gradients in floodplain lakes of the Orinoco River. *Ecological Monographs* **67** (1): 109-128.

- Rossa DC. 2001. *Abundância e biomassa de rotíferos em diferentes ambientes lênticos da planície de inundação do alto rio Paraná (PR/MS)*. Dissertação de Mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais. Universidade Estadual de Maringá: Maringá. 33p.
- Sazima I, Machado FA. 1990. Underwater observations of piranhas in western Brazil. *Environmental Biology of Fishes* **28**: 17-31.
- Souza Filho EE de, Stevaux JC. 1997. Geologia e geomorfologia do complexo rio Baía, Curutuba, Ivinheima. In *A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos*, Vazzoler AEA de M, Agostinho AA, Hahn NS (eds). EDUEM: Maringá. pp.3-46.
- Sparks RE. 1995. Need for ecosystem management of large rivers and their floodplains. *BioScience* **45** (3): 168-82.
- Statistica. 1996. StatSoft: Tulsa. 3v.
- Stevaux JC. 1994. Geomorfologia, sedimentologia e paleoclimatologia do alto curso do rio Paraná (Porto Rico, PR). *Boletim Paranaense de Geociências* **42**: 97-112.
- Súarez YR, Petreire Jr M, Catella AC. 2001. Factors determining the structure of fish communities in Pantanal lagoons (MS, Brazil). *Fisheries Management and Ecology* **8**: 173-186.
- Suzuki HI. 1992. *Variações na morfologia ovariana e no desenvolvimento do folículo de peixes teleósteos da bacia do rio Paraná*. Dissertação de Mestrado em Ciências Biológicas. Universidade Federal do Paraná: Curitiba. 140p.
- Thomaz SM, Lansac-Tôha FA, Roberto MC, Esteves FA, Lima AF. 1992. Seasonal variation of some limnological factors of lagoa do Guaraná, a várzea lake of the High Rio Paraná, State of Mato Grosso do Sul, Brazil. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* **25** (4): 269-276.
- Thomaz SM, Roberto MC, Bini LM. 1997. Caracterização limnológica dos ambientes aquáticos e influência dos níveis fluviométricos. In *A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos*, Vazzoler AEA de M, Agostinho AA, Hahn NS (eds). EDUEM: Maringá. pp.73-102.
- Tockner K, Schiemer F, Baumgartner C, Kum G, Weigand E, Zweimüller I, Ward JV. 1999. The Danube restoration project: species diversity patterns across connectivity gradients in the floodplain system. *Regulated Rivers: Research & Management* **15**: 245-258.



- Vazzoler AEA de M, Agostinho AA, Hahn NS. 1997a. (eds). *A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos*. EDUEM: Maringá. 460p.
- Vazzoler AEA de M, Lizama MAP, Inada P. 1997b. Influências ambientais sobre a sazonalidade reprodutiva. In *A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos*, Vazzoler AEA de M, Agostinho AA, Hahn NS (eds). EDUEM: Maringá. pp.267-280.
- Vazzoler AEA de M, Suzuki HI, Marques EE, Lizama MAP. 1997c. Primeira maturação gonadal, períodos e áreas de reprodução. In *A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos*, Vazzoler AEA de M, Agostinho AA, Hahn NS (eds). EDUEM: Maringá. pp.249-265.
- Vazzoler AEA de M. 1996. *Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática*. EDUEM/SBI: Maringá, São Paulo. 169p.
- Veríssimo S. 1994. *Variações na composição da ictiofauna em três lagoas sazonalmente isoladas, na planície de inundação do alto rio Paraná, ilha Porto Rico, PR-Brasil*. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais. Universidade Federal de São Carlos: São Carlos. 77p.
- Veríssimo S. 1999. *Influência do regime hidrológico sobre a ictiocenose de três lagoas da planície aluvial do alto rio Paraná*. Tese de Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais. Universidade Federal de São Carlos: São Carlos. 90p.
- Ward JV, Stanford JA. 1995. Ecological connectivity in alluvial river ecosystems and its disruption by flow regulation. *Regulated Rivers: Research & Management* **11**: 105-119.
- Ward JV, Tockner K, Schiemer F. 1999. Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity. *Regulated Rivers: Research & Management* **15**: 125-139.
- Welcomme RL. 1979. *Fisheries ecology of floodplain rivers*. Longman: London.317p.
- Welcomme RL. 1985. *River fisheries*. FAO Fisheries Technical Paper: Rome. 330p.
- Winemiller KO. 1989. Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia* **81**: 225-241.
- Winemiller KO. 1990. Caudal eyespots as deterrents against fin predation in the neotropical cichlid *Astronotus ocellatus*. *Copeia* **3**: 665-673.
- Wootton RJ. 1999. *Ecology of teleost fishes*. 2<sup>nd</sup> ed. Kluwer Academic Publishers: Dordrecht. 386p.