

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

RODRIGO FERNANDES

Efeitos da regulação do nível hidrométrico sobre a dinâmica temporal de
espectros de tamanho de peixes de um reservatório neotropical

Maringá
2009

RODRIGO FERNANDES

Efeitos da regulação do nível hidrométrico sobre a dinâmica temporal de espectros de tamanho de peixes de um reservatório neotropical

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

Área de concentração: Ciências Ambientais.

Orientador: Prof. Dr. Luiz Carlos Gomes

Maringá
2009

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

F363e

Fernandes, Rodrigo, 1976-

Efeitos da regulação do nível hidrométrico sobre a dinâmica temporal de espectros de tamanho de peixes de um reservatório neotropical / Rodrigo Fernandes. -- Maringá, 2009.
32 f. : il.

Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2009.
Orientador: Prof. Dr. Luiz Carlos Gomes.

1. Peixes de água doce - Espectro de tamanho, Teoria de - Reservatório de Corumbá - Goiás (Estado). 2. Reservatórios neotropicais - Espectro de tamanho, Teoria de - Aplicação. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em "Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais".

CDD 22. ed. -597.1763098173
NBR/CIP - 12899 AACR/2

FOLHA DE APROVAÇÃO

RODRIGO FERNANDES

Efeitos da regulação do nível hidrométrico sobre a dinâmica temporal de espectros de tamanho de peixes de um reservatório neotropical

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

COMISSÃO JULGADORA

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

Prof.^a Dr.^a Ana Cristina Petry
Universidade Federal do Rio de Janeiro

Prof. Dr. Éder André Gubiani
Universidade Estadual do Oeste do Paraná

Prof. Dr. Angelo Antonio Agostinho
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Prof.^a Dr.^a Cláudia Costa Bonecker
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Aprovada em: 18 de novembro de 2009.

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

AGRADECIMENTOS

- aos meus pais e irmãos, que sempre me acolheram com amor e me apoiaram ao longo dessa jornada. Sem vocês, esse sonho não se realizaria. Meu amor e gratidão eterna.

- a minha esposa Eveline, companheira fiel e dedicada, que me ajudou de variadas formas nos últimos dois anos e deu sentido novo a minha vida. Te amo!!!

- ao Dr. Luiz Carlos Gomes, pela amizade, oportunidades e confiança depositada na minha pessoa nos últimos nove anos.

- aos membros da banca, doutores, Angelo Antonio Agostinho, Ana Cristina Petry, Cláudia Bonecker e Éder André Gubiani.

- a todos os professores do curso de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais, por compartilhar conhecimento e amizade durante os anos de curso.

- aos amigos de curso, Fernando Pelicice, Weferson da Graça, Rodrigo Costa, Éder Gubiani, Alexandre Leandro, Almir Cunico, Pitágoras Piana, Ciro Joko, Ana Petry, Elaine Antoniassi, Carina Moresco e Geuza Cantanhêde.

- ao Dr. Angelo Antonio Agostinho, por disponibilizar os dados analisados nessa tese e por proporcionar várias possibilidades de crescimento pessoal.

- a todas as pessoas que trabalharam nesse fantástico projeto no reservatório de Corumbá e que produziram informação para a realização dessa tese.

- ao biólogo João Dirço, pela ajuda e prontidão no esclarecimento das dúvidas sobre o projeto desenvolvido em Corumbá.

- aos atletas do Putus Futebol Clube, que levou alegria para centenas de milhares de torcedores e tristeza para dezenas de adversários.

- ao amigo Ciro Joko, por fazer parte das figuras dessa tese.

- aos bibliotecários Maria Salete e João Fábio pela amizade, carinho e presteza.

- a querida Rosi, pela amizade e os incontáveis galhos quebrados.

- a Aldenir, pela amizade durante esses anos de curso.

- ao coordenador do curso, Dr. Erivelto Goulart.

- ao CNPq e a CAPES, pela concessão da bolsa de doutorado.

*- a toda a comunidade nupeliana que sempre me tratou com respeito e carinho.
Termino essa jornada feliz, por ter convivido com tantas pessoas maravilhosas e iluminadas.*

- por fim, a todos que de forma direta ou indireta, contribuíram na minha formação e na finalização dessa tese.

Efeitos da regulação do nível hidrométrico sobre a dinâmica temporal de espectros de tamanho de peixes de um reservatório neotropical

RESUMO

Nesse estudo foi investigada a dinâmica de espectros de tamanho de assembleias de peixes ao longo do processo de formação do reservatório de Corumbá, Brasil. O objetivo principal foi avaliar a influência dos períodos de enchimento e de operação da barragem sobre a variabilidade temporal das inclinações dos espectros de tamanho de peixes. Além disso, foram exploradas as relações entre a variabilidade temporal da inclinação dos espectros de tamanho e dos valores médios mensais do nível hidrométrico e da precipitação. Para isso, as assembleias de peixes foram amostradas mensalmente de março de 1996 a fevereiro de 2000, contemplando um período livre da regulação, todo o período de enchimento e mais um período influenciado pela operação da barragem hidrelétrica. Para calcular as inclinações dos espectros de tamanho de peixes foi utilizado modelo de Pareto I. Para modelar a dinâmica da série temporal com as inclinações dos espectros de tamanho e avaliar os efeitos dos períodos de enchimento e de operação foram aplicados, respectivamente, modelos ARIMA e análises de intervenção. Para avaliar os efeitos da variabilidade média mensal do nível hidrométrico e da precipitação sobre a inclinação dos espectros de tamanho foram utilizadas funções de correlação cruzada. O enchimento do reservatório produziu uma mudança de 143% em relação ao período anterior, coincidindo com o aumento expressivo de peixes com tamanho entre 4 e 15,9 g. Após o período de enchimento, a inclinação e a BPUE da maioria das classes de tamanho aumentou gradualmente até o fim do estudo. As inclinações foram relacionadas negativamente com a variabilidade do nível hidrométrico e da precipitação. Os resultados apresentados demonstraram que a distribuição de tamanho individual, durante o enchimento e o período de operação da barragem hidrelétrica de Corumbá sofreram o efeito combinado de eventos estocásticos relacionados a regulação do nível hidrométrico e de variações sazonais na produtividade do ecossistema.

Palavras-chave: Represamento. Regulação de nível. Espectro de tamanho. Análise de intervenção.

Effects of water level regulation on the temporal dynamics of fish size spectra along the formation of a Neotropical reservoir

ABSTRACT

In this study we investigated the dynamics of fish size spectra along the process of formation of the Corumbá Reservoir, Brazil. The main objectives were to evaluate the influence of the filling stage and dam operation on the temporal variability of the slopes of fish size spectra. In addition, we explored the relationships between the temporal variability of the slopes of size spectra and the average water level and rainfall. For this, the fish assemblages were monthly collected from March 1996 to February 2000, covering a period before regulation, the entire filling stage and a further period influenced by the dam operation. To calculate the slopes of fish size spectra we used Pareto I model. To model the dynamics of time series with the slopes of size spectra and evaluate the effects of the filling stage and dam operation we applied, respectively, ARIMA models and intervention analysis. To evaluate the effects of average water level and rainfall variability on the slopes of size spectra we used cross-correlation functions. The slopes of size spectra showed a high temporal variability. The filling stage produced a change of 143% over the previous period, along with a significant increase in fish size classes between 4 and 15.9 g. After the filling stage, the slopes and BPUE of most size classes increased gradually until the end of the study. The slopes were negatively related with the average water level and rainfall variability. The results presented in this paper showed that the distribution of individual size, during the filling stage and dam operation, drastically suffered the combined effects of stochastic events (water level regulation by the dam) and seasonal variations in ecosystem productivity.

Keywords: Impoundment. Water level regulation. Size spectra. Intervention analysis.

Tese elaborada e formatada conforme as
normas da publicação científica *Oecologia*.
Disponível em:
<http://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/442?detailsPage=editorialBoard>

SUMÁRIO

| | | |
|-----|------------------------------------------------|----|
| 1 | INTRODUÇÃO..... | 11 |
| 2 | MÉTODOS..... | 13 |
| 2.1 | Área de estudo..... | 13 |
| 2.2 | Amostragem das assembleias de peixes..... | 14 |
| 2.3 | Cálculo dos espectros de tamanho do corpo..... | 16 |
| 2.4 | Variáveis independentes..... | 16 |
| 2.5 | Análise dos dados..... | 17 |
| 3 | RESULTADOS..... | 18 |
| 4 | DISCUSSÃO..... | 23 |
| | REFERÊNCIAS..... | 27 |

1 INTRODUÇÃO

O estudo da distribuição entre o tamanho do corpo e a abundância, comumente denominado de espectro de tamanho, tem contribuído amplamente para produzir generalizações sobre dinâmicas de teias alimentares pelágicas e melhor compreender o funcionamento de ecossistemas aquáticos. O trabalho seminal de Sheldon et al. (1972), demonstrou marcantes regularidades na distribuição de biomassa de bactérias a baleias, gerando a hipótese de que a biomassa aquática é uniformemente distribuída em classes de tamanho logarítmicas. A partir de então, diversos estudos tem corroborado empiricamente seus resultados e auxiliado na formulação de modelos teóricos para explicar a atuação de processos universais regulando o fluxo de energia (Rodriguez & Mullin, 1986; Borgmann, 1987; Boudreau & Dickie, 1992; Thiebaut & Dickie, 1992; Kerr & Dickie, 2001). De modo geral, os modelos teóricos propostos se baseiam em condições de equilíbrio de massa e predizem que a transferência de energia de indivíduos de menor tamanho aos de maior tamanho pode ser explicada pela atuação de relações alométricas entre a massa do corpo e processos metabólicos e da razão de tamanho predador-presa das teias alimentares. Assumindo como premissa a atuação de tais relações, a estrutura do espectro de tamanho permitiria a integração entre propriedades fisiológicas dos organismos individuais e os demais níveis de organização ecológicos (Dickie et al., 1987; Boudreau & Dickie, 1992). Sob essas considerações, a inclinação do espectro de tamanho pode ser entendida como uma propriedade emergente capaz de indicar a eficiência de transferência da biomassa a indivíduos de tamanho maior (Gaedke, 1992; Gaedke, 1993).

Do ponto de vista aplicado, a análise da variação de espectros de tamanho do corpo tem um interesse especial, porque os valores de inclinação podem ser sensíveis a perturbações antropogênicas, servindo como um indicador potencial de alterações induzidas no fluxo de energia do ecossistema (Rice & Gislason, 1996). De acordo com Kerr & Dickie (2001), avaliações baseadas no tamanho do corpo dos organismos são mais apropriadas que as baseadas na taxonomia em estudos de impactos antropogênicos sobre a produção biológica. Em uma abordagem baseada no tamanho do corpo, indivíduos de mesmo tamanho, independente dos táxons, são tratados como equivalentes energéticos, reduzindo a complexidade da teia alimentar em uma só variável quantitativa. Para assembleias de peixes em particular, a variação da inclinação

dos espectros de tamanho tem sido amplamente utilizada para avaliar os impactos da atividade pesqueira sobre a estrutura de tamanho dos estoques e dinâmica de toda teia alimentar marinha (Rice & Gislason, 1996; Shin et al., 2005; Gamble et al., 2006). Entretanto, a despeito da simplicidade do método e de sua capacidade de síntese sobre processos complexos da dinâmica de teias alimentares aquáticas, o uso de abordagens baseadas no tamanho do corpo de peixes para avaliar os impactos antropogênicos tem sido pouco explorado em ecossistemas aquáticos continentais.

A regulação artificial do nível d'água por barragens é amplamente utilizada pelo homem para diversos fins. Para ecossistemas fluviais brasileiros em particular, os principais rios e tributários encontram-se intensamente fragmentados por barragens, e a regulação artificial do nível hidrométrico é destinada principalmente a geração de energia elétrica (Agostinho et al., 2007). Impactos relacionados à regulação do nível incluem alterações na dinâmica fluvial natural, nos padrões históricos de produção biológica, na distribuição de biodiversidade no tempo e no espaço, e mudanças nas funções e serviços produzidos pelos ecossistemas aquáticos (Dynesius & Nilsson, 1994; Dudgeon, 2000; Agostinho et al., 2005; Agostinho et al., 2008). Os impactos da regulação são marcantes nas fases iniciais (enchimento e colonização) de formação do reservatório, quando o ecossistema experimenta rápidas e intensas mudanças, incluindo a alternância gradual de um estado lótico a um ambiente lêntico ou semi-lêntico, a expansão de suas dimensões físicas e um elevado enriquecimento trófico pela da incorporação de nutrientes e matéria orgânica alóctone e autóctone com o alagamento (Baxter, 1977; Kimmel & Groeger, 1986; O'Brien, 1990; Agostinho et al., 1999). Como resultado dessas mudanças, a estrutura das assembleias de peixes é profundamente alterada, incluindo o aumento nas taxas de crescimento das populações após o enchimento (Agostinho et al., 2008). A despeito das alterações induzidas pela regulação do nível hidrométrico sobre a dinâmica das assembleias de peixes, medidas para mitigar tais impactos tem sido limitadas pela falta de compreensão da dinâmica funcional desses ecossistemas (Hoeinghaus et al., 2007), incluindo os efeitos sobre o fluxo de energia (Johnson et al., 1995; Delong & Thorp, 2006).

Avaliações dos impactos da regulação do nível hidrométrico sobre as dinâmicas de assembleias de peixes neotropicais constituem uma tarefa complexa, porque as perturbações podem se propagar por diversos caminhos tróficos e abióticos, gerando um elevado número de efeitos indiretos e afetando de forma distinta espécies com diferentes

demandas energéticas (Yodis, 2000; Wooton, 2001; Relyea & Yurewicz, 2002). Assim, o uso de abordagens baseadas no tamanho do corpo pode ajudar a simplificar teias alimentares aquáticas diversas e contribuir na compreensão dos efeitos da regulação do nível d'água sobre o fluxo de energia (Layman & Winemiller, 2004; Layman et al., 2005). Nesse estudo foi investigada a dinâmica de espectros de tamanho de assembleias de peixes ao longo do processo de formação do reservatório de Corumbá, Brasil. O estudo constituiu um experimento natural de quatro anos, que contemplou um período livre do efeito da regulação da barragem, todo o período de enchimento do reservatório e mais um longo período influenciado pela operação da barragem hidrelétrica. Pela abrangência temporal, o estudo representou uma excelente oportunidade para avaliar os efeitos da regulação do nível no enchimento, durante a operação da barragem e de processos sazonais naturais sobre a dinâmica da estrutura das assembleias. Os objetivos desse trabalho foram avaliar a influência dos períodos de enchimento e de operação da barragem sobre a variabilidade temporal das inclinações dos espectros de tamanho de peixes. Ainda, foram exploradas as relações entre a variabilidade temporal da inclinação dos espectros de tamanho e dos valores médios mensais do nível hidrométrico e da precipitação.

2 MÉTODOS

2.1 Área de estudo

O estudo foi conduzido no rio Corumbá, afluente da margem direita do rio Paranaíba, que junto com o rio Grande, formam o rio Paraná. O rio se estende por 580 km, abrangendo uma área de drenagem de 34.000 km². O clima da região é classificado como tropical continental, com temperaturas médias de 20,5 °C, mínimas em julho (10 °C) e máximas em outubro (31,5 °C). O nível de precipitação média anual é superior a 1500 mm, com valores máximos mensais em janeiro (310 mm) e o menor em julho (4 mm). A fisiografia regional é caracterizada por vegetação arbustiva e classificada como de cerrado. Com o represamento e enchimento (setembro de 1996 a abril de 1997) o nível hidrométrico do rio Corumbá se elevou aproximadamente 70 m (Figura 1), dando origem ao reservatório homônimo. O reservatório apresenta área superficial de 65 km²,

volume total de $1,5 \times 10^9 \text{ cm}^3$, profundidade média de 23 metros e tempo de retenção da água de 40 dias (Bonecker & Aoyaghi, 2005). Após o fim do enchimento (maio de 1997 a fevereiro de 2000), a variação do nível hidrométrico do rio foi profundamente regulada pela operação da barragem do reservatório de Corumbá (Figura 1).

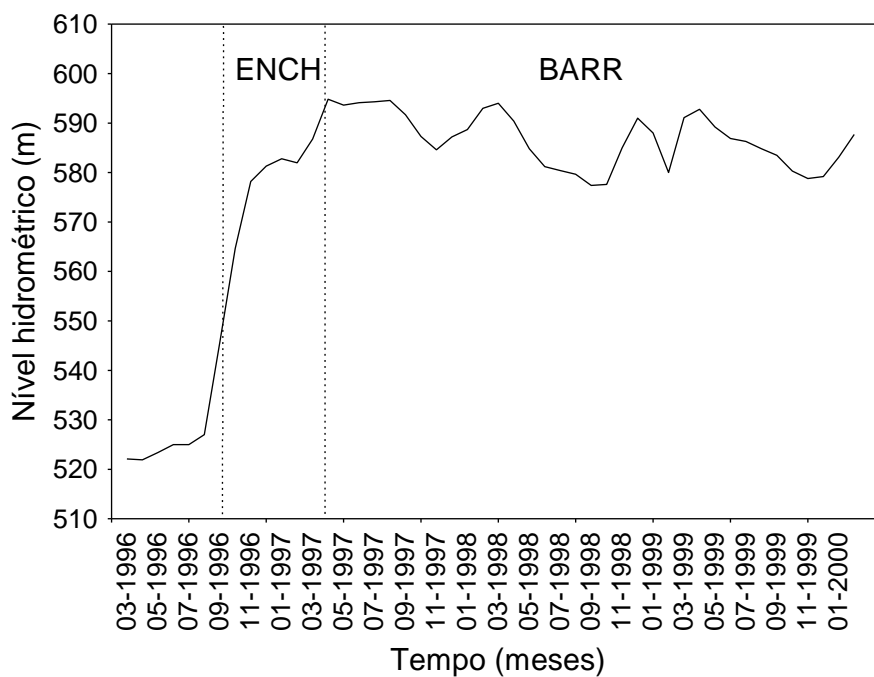


Figura 1. Variação no nível hidrométrico médio mensal do rio Corumbá durante o período de março de 1996 a fevereiro de 2000. ENCH = período de enchimento (setembro de 1996 a abril de 1997); BARR = período de operação da barragem hidrelétrica (maio de 1997 a fevereiro de 2000).

A ictiofauna do rio Corumbá abriga uma elevada diversidade específica (> 100 espécies; Pavanelli et al., dados não publicados), de estratégias de histórias de vida (Suzuki et al., dados não publicados) e trófica (Luz-Agostinho et al., 2006).

2.2 Amostragem das assembleias de peixes

As amostragens das assembleias de peixes foram realizadas mensalmente no período de março de 1996 a fevereiro de 2000 (48 amostras), em três pontos de coleta distribuídos longitudinalmente na zona lacustre do reservatório de Corumbá (Figura 2). Em cada ponto de amostragem, os peixes foram capturados com o uso de redes de

2.3 Cálculo dos espectros de tamanho do corpo

Para representar o espectro de tamanho mensal foram utilizados todos os indivíduos capturados nas três estações de amostragem. Foi assumido que as perturbações produzidas pela regulação do nível hidrométrico foram as mesma para todas as estações de amostragem.

Para calcular os espectros de tamanho mensais foi utilizado um modelo de distribuição contínua, a partir da derivação da função de densidade de probabilidade de Pareto do tipo I (Pareto I; Vidondo et al., 1997). O modelo de Pareto foi selecionado porque é menos sensível a seleção do número de classes de tamanho e da presença de classes vazias (Blanco et al., 1994; Han & Straškraba, 1998; Benoît & Rochet, 2004). A derivação do modelo de Pareto I é descrito pela equação:

$$\log_2 \text{Prob}(s \geq S) = c * (\log_2 K - \log_2 S)$$

onde $\text{Prob}(s \geq S)$ pode ser contabilizada como a fração de indivíduos maiores (S ; g) que um dado organismo tomado ao acaso s (g) (Vidondo et al., 1997). O parâmetro c foi calculado a partir de uma regressão linear e estimado pelo método dos mínimos quadrados. Esse parâmetro corresponde a inclinação dos espectros de tamanho e foi utilizado para representar a distribuição de frequência do tamanho do corpo dos peixes. Assim, se $c = -1$, a distribuição da frequência individual é uniforme entre peixes de diferentes tamanhos; se $c < -1$, a frequência de indivíduos de menor tamanho é maior que os de maior tamanho e; se $c > -1$, a frequência de indivíduos de maior tamanho é superior a de menor tamanho. Ainda os ajustes dos modelos de Pareto (R^2) foram utilizados para representar a variação da frequência individual em relação ao tamanho do corpo dos peixes.

2.4 Variáveis independentes

Para representar os efeitos da regulação do nível hidrométrico nos períodos de enchimento (ENCH) e de operação da barragem (BARR) foram utilizadas variáveis binárias indicadoras (*dummy*). O efeito do ENCH sobre a estrutura de tamanho das assembleias foi classificado como abrupto (Manly, 1994). O efeito do BARR foi

classificado como gradual para avaliar se a estrutura das assembleias de peixes tendem a se reorganizar após ENCH. Assim, as variáveis foram categorizadas como:

ENCH: 0 = para observações de março a agosto de 1996 e maio de 1997 a fevereiro de 2000.

1 = para observações de setembro de 1996 a abril de 1997.

BARR: 0 = para observações de março de 1996 a abril de 1997.

1 = para observações de maio de 1997 a fevereiro de 2000.

O nível hidrométrico médio mensal foi calculado a partir das cotas altimétricas diárias (m), as quais foram cedidas pela concessionária operadora da usina hidrelétrica de Corumbá (FURNAS Centrais Elétricas S. A). O valor médio de precipitação mensal (mm) foi calculado a partir dos registros diários obtidos através de banco de dados da Agência Nacional de Águas (ANA).

2.5 Análise dos dados

Para controlar problemas de auto-correlação serial e modelar a série temporal com as inclinações dos espectros de tamanho (série dependente) foi aplicado um modelo auto-regressivo de médias móveis (ARIMA; Box & Jenkins, 1970). Para identificar o efeito de dependência temporal (parâmetros auto-regressivos, sazonais ou médias móveis) e sua ordem na série dependente foram aplicadas, respectivamente, funções de auto-correlação (FAC) e auto-correlação parcial (FACP). FAC e FACP testam correlações entre a série dependente e ela mesma em diferentes defasagens mensais. Na tentativa de identificar a influência de processos sazonais anuais foram consideradas até 12 defasagens mensais.

Para avaliar os efeitos do período de enchimento e de operação (fatores exógenos) sobre a série dependente foi utilizada uma análise de intervenção. Análises de intervenção são adequadas em experimentos naturais em que a replicação do tratamento não pode ser praticada, como nesse estudo (Stewart-Oaten et al., 1986; Eberhardt & Thomaz, 1991). Assim, um período pré-intervenção é adotado como linha de base para a comparação com o período pós-intervenção. Se a intervenção produz um efeito significativo sobre a variável dependente analisada, são observadas mudanças no nível médio da série temporal (Stewart-Oaten & Bence, 2001). Para esse estudo, a linha

de base pré-intervenções correspondeu ao período de março a agosto de 1996. Os parâmetros da série dependente e as intervenções foram estimados por métodos de máxima verossimilhança. A normalidade dos resíduos do modelo ARIMA foi testada com o teste de Shapiro-Wilks.

Para avaliar os efeitos da variabilidade temporal do nível hidrométrico e da precipitação média sobre a série dependente foram aplicadas funções de correlação cruzada (FCC). FCC possibilitam identificar relações complexas de defasagem temporal entre a variável dependente e independente (Yaffee & McGee, 2000). As séries temporais independentes foram log-transformadas para reduzir a heterogeneidade das observações mensais e em seguida todas as séries temporais (dependente e independentes) foram pré-branqueadas (remoção de estrutura de auto-correlação temporal) através de técnicas de diferenciação (Yaffee & McGee, 2000). O processo de pré-branqueamento é necessário porque séries temporais medidas em um mesmo período podem exibir comportamento auto-correlacionado, levando a interpretação de associações espúrias. Para a série com o nível hidrométrico foi necessária apenas uma diferenciação de primeira ordem, enquanto que para remover a estrutura sazonal da precipitação média foi necessária uma diferenciação de décima segunda ordem. Ainda, foram avaliadas as correlações entre as duas variáveis independentes, para evitar redundância nas análises. O nível de significância adotado para todas as análises foi de $\alpha = 0,05$.

3 RESULTADOS

As distribuições do tamanho individual de peixes foram bem ajustadas com os modelos de Pareto I ($R^2 = 0,93$; CV = 5 %; máximo = 0,99; mínimo = 0,70), gerando inclinações com elevada variabilidade temporal (c médio = - 1,240; CV = 29 %; máximo = - 0,701; mínimo = - 2,587) (Figura 3). A partir das FAC e FACP foi observado um forte padrão de dependência temporal entre a inclinação de amostras próximas no tempo ($lag = 1$) e um decaimento exponencial das correlações dos meses posteriores (Figura 4A e 4B). Esse comportamento temporal indica a influência de um componente auto-regressivo de primeira ordem na estrutura da série dependente (Yaffee & McGee, 2000). O componente auto-regressivo ajustado a série dependente foi

altamente significativo ($\beta_1 = -0,683$; EP = 0,124; IC 95 % = -0,934 – -0,432; $P = 0,000$), demonstrando que 68 % da variabilidade de um valor de inclinação pode ser explicado em função do mês anterior. Entretanto, não foram diagnosticadas evidências de processos sazonais (Figura 4).

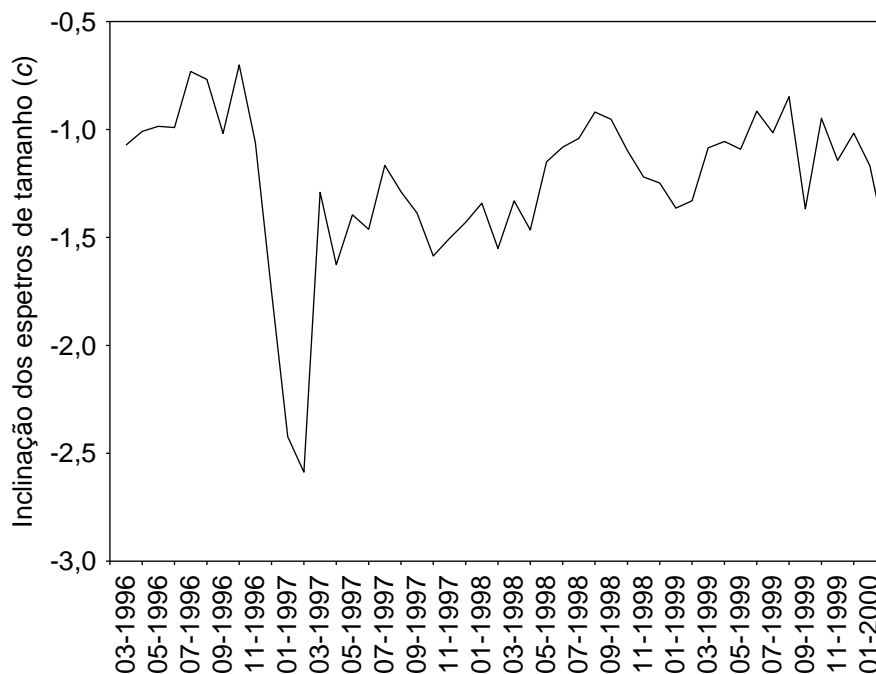


Figura 3. Série temporal das inclinações mensais dos espectros de tamanho de peixes do reservatório de Corumbá.

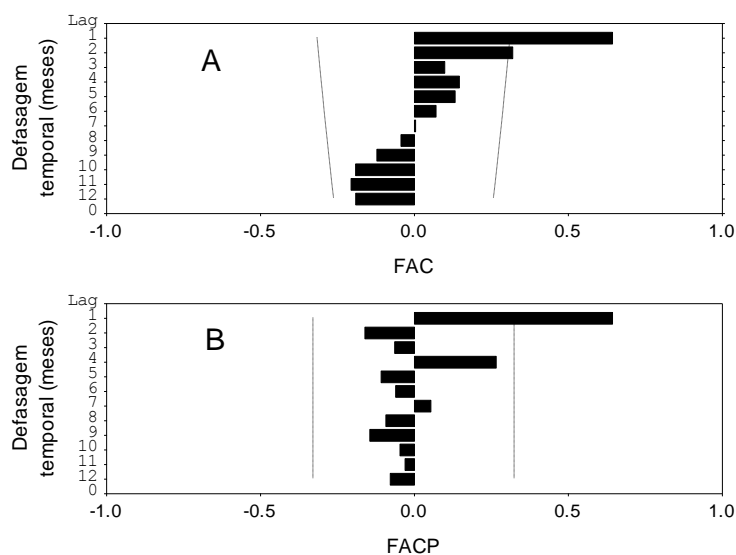


Figura 4. Resultados das funções de auto-correlação (FAC; A) e auto-correlação parcial (FACP; B) aplicadas a série temporal com inclinações mensais dos espectros de tamanho de peixes do reservatório de Corumbá.

Os primeiros meses anteriores ao ENCH (março a junho de 1996) foram caracterizados por distribuições de tamanho individual uniforme (c médio = -1,014; Figura 5) e homogêneas ($R^2 = 0,97$), seguidos do aumento dos valores de inclinação (c médio = - 0,750) nos meses posteriores (julho e agosto de 1996; Figura 5). O aumento nos valores coincidiu com maiores BPUE's de classes de tamanho superiores a 128 g (Figura 6). O piscívoro *Hoplias malabaricus* foi dominante nessas classes de tamanho. Em adição ao aumento nas classes de maior tamanho, foi observada a redução da BPUE de indivíduos de 4 a 31,9 g (Figura 6). O efeito do início do ENCH sobre as inclinações foi altamente significativo ($\omega_I = -1,426$; EP = 0,210; IC 95 % = -1,850 – -1,000; $t = -6,780$; $P = 0,000$), demonstrando uma redução abrupta de 143% no nível médio da série dependente, em relação ao período anterior a intervenção (Figura 3). Durante ENCH a distribuição de tamanho individual foi mais heterogênea ($R^2 = 0,85$; Figura 5). Nesse período, a redução do nível médio da série temporal foi marcada pelo incremento pronunciado (aproximadamente 450 %) da BPUE de indivíduos entre 4 a 15,9 g (Figura 6). A composição específica dessas duas classes de tamanho foi caracterizada pela dominância de tetragonopterineos e de juvenis de várias espécies. No BARR, os valores de inclinação apresentaram uma tendência de incremento significativa ($\delta_I = 0,523$; EP = 0,106; IC 95% = 0,310 – 0,736; $t = 4,955$; $P = 0,000$). Além do aumento das inclinações, a distribuição do tamanho individual parece se tornar mais homogênea (formas espectrais mais planas; Figura 5). O incremento progressivo nos valores de inclinação durante BARR coincidiram com o aumento da BPUE da maioria das classes de comprimento (Figura 6) e a aparente redução sazonal na BPUE de peixes da classe de tamanho de 4 a 7,9 g (Figura 6). Durante o BARR, a variabilidade nos valores de inclinação foi bastante elevada (Figura 5). Porém, valores mais elevados de inclinação foram observados entre junho e setembro dos anos consecutivos ao ENCH.

O modelo contendo o parâmetro auto-regressivo e as intervenções explicou 67% da variabilidade temporal da série dependente. A variação residual do modelo apresentou distribuição normal (Shapiro-Willk; $P > 0,05$), indicando que os parâmetros calculados não foram viesados.

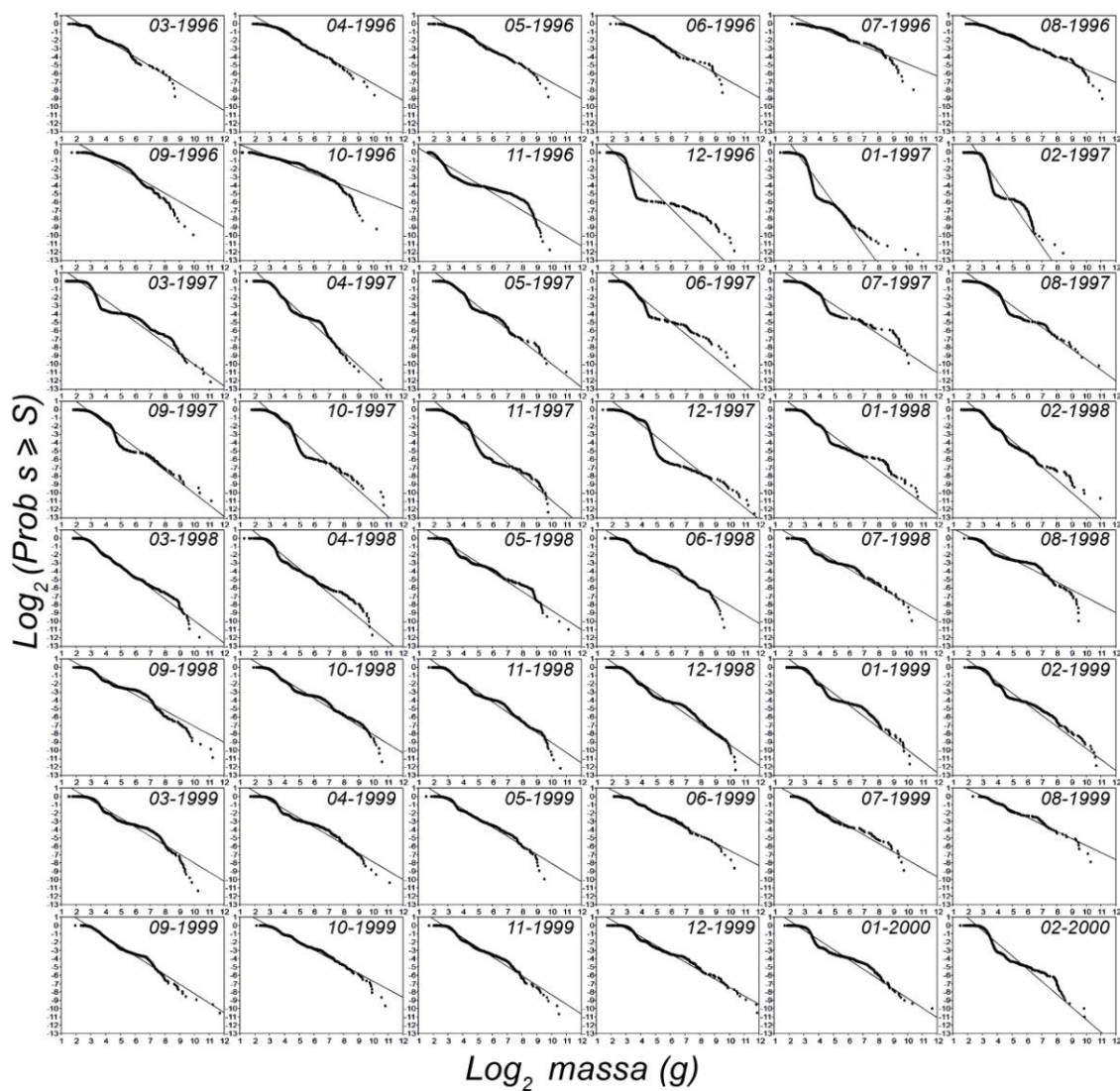


Figura 5: Espectros de tamanho de peixes do reservatório de Corumbá, ajustados a partir de um modelo de Pareto I.

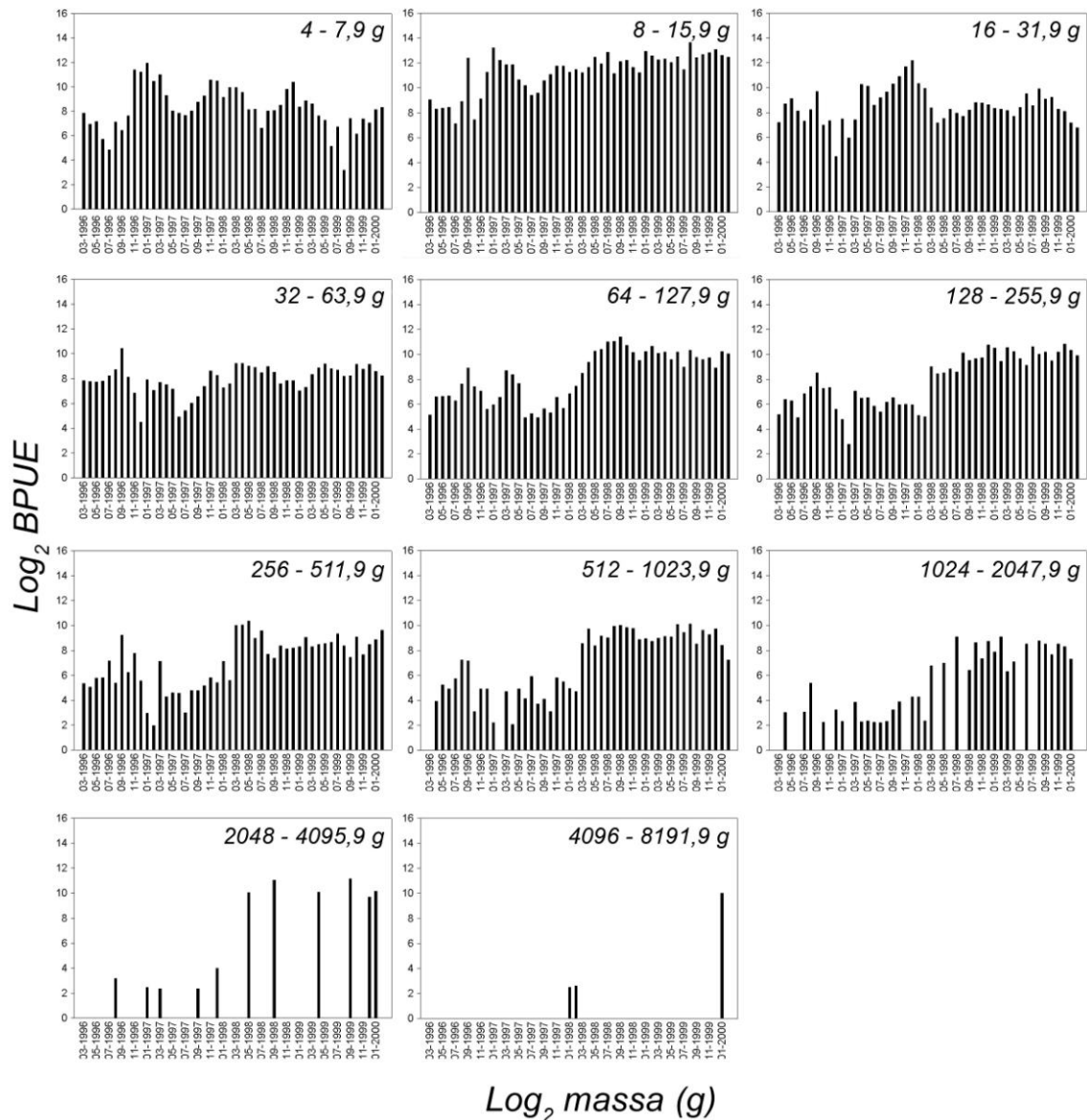


Figura 6. Distribuição temporal da BPUE (g /1000 m² de rede por dia) de peixes de diferentes classes de tamanho no reservatório de Corumbá, Brasil.

As séries pré-branqueadas da precipitação e do nível hidrométrico não foram correlacionadas e assim, foram testadas contra a série dependente. A série com a inclinação dos espectros de tamanho foi significativamente correlacionada com os valores médios mensais do nível hidrométrico ($lag = 2$; $R = -0,34$ $P < 0,05$; Figura 7A) e da precipitação ($lag = 2$; $R = -0,46$ $P < 0,05$; Figura 7B).

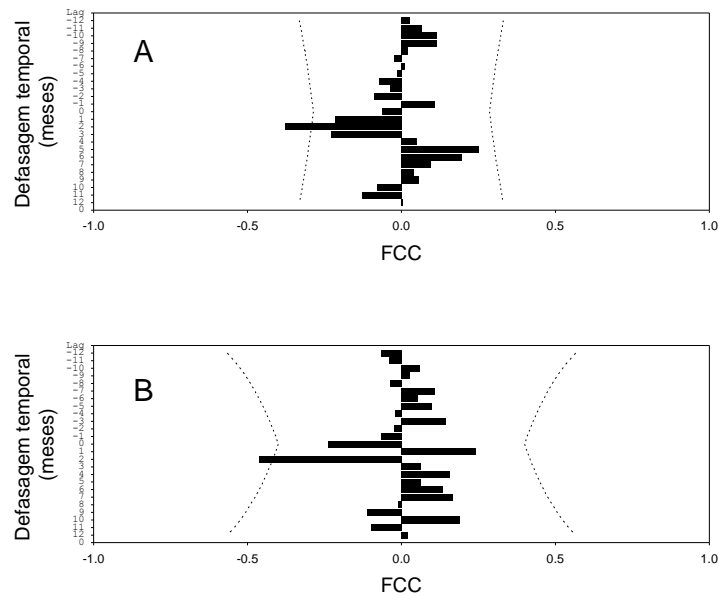


Figura 7. Funções de correlação cruzada entre as séries temporais pré-branqueadas da inclinação dos espectros de tamanho do corpo de peixes e da variação do nível hidrométrico (A) e da precipitação (B).

4 DISCUSSÃO

O presente estudo demonstrou mudanças marcantes na dinâmica de espectros de tamanho de assembleias de peixes ao longo da formação do reservatório de Corumbá. A presença de um período de referência, anterior ao início do enchimento do reservatório, e um acompanhamento contínuo, permitiram constatar modificações extraordinárias na distribuição de tamanho individual da ictiofauna local, em um curto período de tempo.

A expressiva mudança na estrutura dos espectros de tamanho das assembleias de peixes, após o enchimento do reservatório de Corumbá, seguiu um padrão recorrente de colonização de reservatórios neotropicais (Agostinho et al., 1999). O aumento abrupto na disponibilidade de energia e de recursos alimentares favorece a colonização de um número extraordinário de indivíduos de tamanho menor. Peixes pequenos como os tetragonopteríneos são comumente abundantes nas fases iniciais de reservatórios neotropicais (Hahn et al., 1997; Agostinho et al., 1999). Para o rio Corumbá, onde esse grupo é diverso (Pavanelli et al., dados não publicados), esse padrão foi intensificado.

Espécies desse grupo apresentam elevada plasticidade nas suas demandas ambientais, incluindo um rápido desenvolvimento embriogênico e elevada fecundidade, além da capacidade de explorar um amplo espectro de recursos alimentares (Hahn et al., 1997; Agostinho et al., 1999; Andrian et al., 2001; Dias et al., 2005). Além disso, a proliferação de peixes de tamanho menor foi influenciada pela sincronia entre o período de enchimento do reservatório e o recrutamento de juvenis de várias espécies (Agostinho et al., 1999). Isso pode estar relacionado ao fato de esses indivíduos encontrarem condições de alimento e de abrigo favoráveis nas regiões mais internas do reservatório (Agostinho et al., 2000). O padrão de variação das inclinações dos espectros de tamanho observado durante o período de enchimento do reservatório é semelhante à de outros estudos que avaliaram o processo de colonização de ecossistemas que sofreram perturbação (Boix et al., 2004). Esses estudos têm demonstrado que após o distúrbio, as assembleias tendem a se desorganizar e interações intra e interespecíficas são menos efetivas no controle do tamanho populacional. Isso pode se refletir em distribuições de tamanho individual mais heterogêneas, como as observadas no período de enchimento do reservatório de Corumbá. Sob essa circunstância, se as condições ambientais forem mantidas, espécies com elevadas taxas reprodutivas poderiam crescer por um período prolongado, produzindo espectros com baixos valores de inclinação (Quintana et al., 2002).

O aumento da produção de todos os níveis tróficos com o enriquecimento observado nas fases iniciais de formação de reservatórios é um padrão recorrente em regiões temperadas (Baxter, 1977; O'Brien, 1990) e neotropicais (Agostinho et al., 1999; Mérona et al., 2003). O aumento gradual na produção da maioria das classes de tamanho e a relação positiva com os valores de inclinação, após o período de enchimento, parecem refletir esse fenômeno. Independente da elevada variabilidade dos valores de inclinação, o aumento gradual desse parâmetro e da homogeneidade da distribuição do tamanho individual, sugerem um aumento sensível na eficiência de transferência de energia a indivíduos de tamanho maior. De acordo com os modelos teóricos de espectros de tamanho, o aumento na eficiência de transferência de energia a indivíduos maiores ocorre através da compensação de elevadas taxas de crescimento de indivíduos menores, que conseguem crescer mesmo em condições de forte predação (Gaedke, 1992).

A tendência sazonal de redução na BPUE de peixes de tamanho menor, concomitante ao aumento das demais classes de tamanho sugere a atuação de predação na regulação da biomassa de presas. Piscívoros pré-adaptados ao ambiente lêntico podem apresentar grande sucesso na colonização de reservatórios neotropicais em resposta a proliferação de presas (Agostinho et al., 1999; Cantanhêde et al., 2008). Conseqüentemente, o aumento na biomassa de piscívoros pode regular o tamanho da população de presas e estabilizar a produtividade do ecossistema (Popova, 1978). Após o período de enchimento foram registradas elevadas abundâncias do piscívoro *Galeocharax knerii* no reservatório de Corumbá (Fugi et al., 2008). Adicionalmente, durante o período de operação da barragem foi registrada a invasão do piscívoro não-nativo *Cichla kelberi* (Fugi et al., 2008), que também apresentou elevadas abundâncias após seu estabelecimento. A invasão dessa espécie na primavera de 1997 parece coincidir com uma tendência de aumento nas inclinações dos meses posteriores. Bini et al. (dados não publicados) relatam a concomitância entre a invasão de *C. kelberi* e a redução da abundância de espécies forrageiras na zona litorânea do reservatório. O efeito negativo da invasão dessa espécie sobre a estrutura de assembleias de peixes em reservatórios da bacia do alto Paraná tem sido descrito recentemente (Latini & Petrere, 2004; Pelicice & Agostinho, 2009). Para o reservatório de Rosana, por exemplo, após a invasão de *C. kelberi*, a diversidade e a estrutura de tamanho da assembleia de peixes foram drasticamente alteradas em um curto período de tempo (Pelicice & Agostinho, 2009). Entretanto, a despeito da capacidade de piscívoros regular o tamanho da população de presas e estabilizarem a biomassa da assembleia de peixes, os resultados observados após o enchimento sugerem que a predação nas fases iniciais do reservatório não foi efetiva na estabilização da produção da assembleia.

Assembleias de peixes em reservatório têm sido classificadas como estocásticas por vários estudos (Lowe-McConnell, 1987). Porém, pesquisas mais recentes têm demonstrado que a estrutura das assembleias pode ser estável dependendo da escala temporal analisada (Gido et al., 2000). A elevada dependência temporal entre a inclinação dos espectros de tamanho de meses próximos parece concordar com esses resultados. Entretanto, quando considerada a dinâmica da inclinação dos espectros em períodos maiores de tempo foi observada uma elevada variabilidade desse parâmetro. A ictiofauna de reservatórios experimenta diversas perturbações ambientais imprevisíveis, principalmente as relacionadas à variação do nível d'água (Tundisi et al., 2003;

Straskraba, 1993). A regulação do nível hidrométrico pela barragem pode atuar como um distúrbio, alterando a estrutura, a expressão das interações bióticas e interrompendo a sucessão das assembleias de peixes (Petesse et al., 2007; Tundisi et al., 2003). O aumento do nível pode produzir pulsos de produtividade e favorecer a colonização de indivíduos de tamanho menor, como observado para esse estudo. Essa dinâmica é semelhante à registrada para outros grupos tróficos que habitam ecossistemas produtivos e flutuantes (Boix et al., 2004; Alvarez-Cobelas et al., 2006).

Assembleias de peixes neotropicais apresentam uma marcante sazonalidade nas suas dinâmicas reprodutivas, mesmo em ecossistemas flutuantes como reservatórios (Lowe-McConnell, 1987). A aparente dependência entre a maior frequência de juvenis e os períodos de chuva indica a influência do recrutamento nos padrões de distribuição do tamanho individual. Apesar dos períodos de chuva em reservatórios não implicarem na elevação do nível hidrométrico e na disponibilidade de habitats, esse fenômeno pode produzir pulsos de produtividade primária (Brilinsky & Mann, 1973), favorecendo o desenvolvimento de indivíduos jovens. Por outro lado, nos períodos mais secos foram observados maiores frequências de indivíduos de tamanho maior. Estudos em sistemas rio-planície de inundação atribuem maiores biomassas de piscívoros em períodos secos a redução na disponibilidade de recursos, menor instabilidade ambiental e maior vulnerabilidade das presas (maior transparência e redução na área do ecossistema) (Rodríguez & Lewis, 1997; Tejerina-Garro et al., 1998). Apesar de reservatórios novos não apresentarem condições de limitação de recursos e de estabilidade, os resultados observados sugerem que em períodos mais secos, a piscivoria foi maior, entretanto, como citado acima, não foi capaz de regular a produção de toda a assembleia.

Os resultados apresentados nesse trabalho demonstraram que a estrutura de assembleias de peixes, durante o enchimento e o período de operação da barragem, sofreu os efeitos combinados de eventos estocásticos artificiais e sazonais naturais, os quais influenciaram a produtividade do ecossistema. É possível especular a partir da dinâmica das inclinações dos espectros de tamanho que a eficiência na transferência de energia para níveis tróficos superiores aumente nas fases iniciais do reservatório, produzindo incrementos na produtividade do ecossistema. Adicionalmente, o efeito de interações bióticas sobre a regulação da produção da assembleia pode ser comprometido pela frequência de perturbações estocásticas e interrupção das dinâmicas de sucessão.

A despeito de prognósticos de mudança da produtividade com o envelhecimento de reservatórios, estudos de longa duração sobre a dinâmica de espectros de tamanho podem contribuir para uma melhor compreensão dos impactos da regulação do nível sobre o fluxo de energia desses ecossistemas. Além disso, baseados nos resultados desse trabalho e em concordância com outros estudos, pode-se concluir que as assembleias de peixes representam importantes indicadores ambientais.

REFERÊNCIAS

- Agostinho, A. A., L. E. Miranda, L. M. Bini, L. C. Gomes, S. M. Thomaz, and H. I. Suzuki. 1999. Patterns of colonization in neotropical reservoirs, and prognosis on aging. Pages 227-265 in J. D. Tundisi and M. Straskraba, editors. *Theoretical reservoir ecology and its applications*. Blackhuys Publishers, Rio de Janeiro.
- Agostinho, A. A., S. M. Thomaz, C. V. Minte-Vera, and K. O. Winemiller. 2000. Biodiversity in the high Paraná river floodplain. Pages 89-118 in B. Gopal, W. J. Junk, and J. A. Davis, editors. *Biodiversity in Wetlands: assessment, function and conservation*. Backhuys Publishers, Leiden
- Agostinho, A. A., S. M. Thomaz, and L. C. Gomes. 2005. Conservation of the biodiversity of Brazil's inland waters. *Biological Conservation* 19:646-652.
- Agostinho, A. A., L. C. Gomes, and F. M. Pelicice. 2007. *Ecologia e manejo de recursos pesqueiros em reservatórios do Brasil*. EDUEM, Maringá.
- Agostinho, A. A., F. M. Pelicice, and L. C. Gomes. 2008. Dams and the fish fauna of the Neotropical region: impacts and management related to diversity and fisheries *Brazilian Journal of Biology* 68:1119-1132.
- Alvarez-Cobelas, M., C. Rojo, J. L. Velasco, and A. Baltanás. 2006. Factors controlling planktonic size spectral responses to autumnal circulation in a Mediterranean lake. *Freshwater Biology* 51:131-143.
- Andrian, I. F., H. B. R. Silva, and D. Peretti. 2001. Alimentação de *Astyanax bimaculatus* (Linnaeus, 1758) (Characiformes, Characidae), na área de influência do reservatório de Corumbá, GO. *Acta Scientiarum* 23:435-440.
- Baxter, R. M. 1977. Environmental effects of dams and impoundments. *Annual Review in Ecology and Systematics* 8:255-283.

- Benoît, E., and M. J. Rochet. 2004. A continuous model of biomass size spectra governed by predation and the effects of fishing on them. *Journal of Theoretical Biology* 226:9-21.
- Blanco, J. M., F. Echevarría, and C. M. García. 1994. Dealing with size spectra: some conceptual and mathematical problems. *Scientia Marina* 58:17-29.
- Boix, D., J. Sala, X. D. Quintana, and Moreno-Amich. 2004. Succession of the animal community in the a Mediterranean temporary pond. *Journal of North American Benthological Society* 23:29-49.
- Bonecker, C. C., and A. S. M. Aoyagui. 2005. Relationships between rotifers and phytoplankton and bacterioplankton in the Corumbá reservoir, Goiás State, Brazil. *Hydrobiologia* 546:415-421.
- Borgmann, U. 1987. Models of the slope of, and biomass flow up, the biomass size spectrum. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 44:134-140.
- Boudreau, P. R., and L. M. Dickie. 1992. Biomass spectra of aquatic ecosystems in relation to fisheries yield. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49:1528-1538.
- Box, G. E. P., and G. M. Jenkins. 1970. *Time series analysis: forecasting and control*. Holden-Day, San Francisco.
- Brilinsky, M., and K. H. Mann. 1973. An analysis of factors governing productivity in lakes and reservoirs. *Limnology And Oceanography* 18:1-14.
- Cantanhêde, G., R. Fugi, and N. S. Hahn. 2008. Variation in prey selection of a piscivorous fish after the impoundment of a Neotropical reservoir: prey size and type. *Journal of Fish Biology* 75: 75-86.
- Delong, M. D., and J. H. Thorp. 2006. Significance of instream autotrophs in trophic dynamics of the Upper Mississippi River. *Oecologia* 147:76-85.
- Dias, R. M., D. Bailly, R. R. Antônio, H. I. Suzuki, and A. A. Agostinho. 2005. Colonization of the Corumbá Reservoir (Corumbá River, Paraná River Basin, Brazil) by the "lambari" *Astyanax altiparanae* (Tetragonopterinae; Characidae). *Brazilian Archives of Biology and Technology* 48:467-476.
- Dickie, L. M., S. R. Kerr, and P. R. Boudreau. 1987. Size-dependent processes underlying regularities in ecosystem structure. *Ecological Monographs* 57:233-250.

- Dudgeon, D. 2000. Large-scale hydrological changes in tropical Asia: prospects for riverine biodiversity. *Bioscience* 50:793-806.
- Dynesius, M., and C. Nilsson. 1994. Fragmentation and flow regulation of river systems in the northern third of the world. *Science* 266:753-762.
- Eberhardt, L. L., and J. M. Thomaz. 1991. Designing environmental field studies. *Ecological Monographs* 67:53-73.
- Fugi, R., and K. D. G. Luz-Agostinho. 2008. Trophic interaction between an introduced (peacock bass) and a native (dogfish) piscivorous fish in a Neotropical impounded river. *Hydrobiologia* 607:143-150.
- Gaedke, U. 1992. The size distribution of plankton biomass in a large lake and its seasonal variability. *Limnology And Oceanography* 37:1202-1220.
- Gaedke, U. 1993. Ecosystem analysis based on biomass size distributions: a case study of the plankton community in a large lake. *Limnology And Oceanography* 38:112-127
- Gamble, A. E., R. Lloyd, J. Aiken, O. E. Johannsson, and E. L. Mills. 2006. Using zooplankton biomass size spectra to assess ecological change in a well-studied freshwater lake ecosystem: Oneida Lake, New York. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63:2687-2699.
- Gido, K. B., W. J. Matthews, and W. C. Wolfenbarger. 2000. Long-term in a unpredictable environment. *Ecological Applications* 10:1517-1519.
- Hahn, N. S., R. Fugi, V. L. L. Almeida, M. R. Russo, and V. E. Loureiro. 1997. Dieta e atividade alimentar do reservatório de Segredo. *in* A. A. Agostinho and L. C. Gomes, editors. *Reservatório de Segredo: bases ecológicas para o manejo*. EDUEM, Maringá.
- Han, B. P., and M. Straskraba. 1998. Size dependence of biomass spectra and population density I. The effects of size scales and size intervals. *J theor Biol* 191:259-265.
- Hoeinghaus, D. J., K. O. Winemiller, and A. A. Agostinho. 2007. Landscape-scale hydrologic characteristics differentiate patterns of carbon flow in large-river food webs. *Ecosystems* 10:1019-1033.
- Johnson, B. L., W. B. Richardson, and T. J. Naimo. 1995. Past, present, and future concepts in large river ecology. *BioScience* 45:134-141.

- Kerr, S. R., and L. M. Dickie. 2001. *The biomass spectrum: a predator-prey theory of aquatic production*. Columbia University Press, New York.
- Kimmel, B. L., and W. Groeger. 1986. Limnological and ecological changes associated with reservoir aging.
- Latini, A. O., and M. Petrere Jr. 2004. Reduction of a native fish fauna by alien species: an example from Brazilian freshwater tropical lakes. *Fisheries Management and Ecology* 11:71-79.
- Layman, C. A., and K. O. Winemiller. 2004. Size-based prey response to piscivore exclusion in a Neotropical river. *Ecology* 85:1311-1320.
- Layman, C. A., K. O. Winemiller, D. A. Arrington, and D. B. Jepsen. 2005. Body size and trophic position in a diverse tropical food web. *Ecology* 86:2530-2535.
- Lowe-McConnell, R. H. 1987. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Luz-Agostinho, K. D. G., L. M. Bini, R. FUGI, A. A. AGOSTINHO, and H. F. Júlio Jr. 2006. Food spectrum and trophic structure of the ichthyofauna of Corumbá reservoir, Paraná river basin, Brazil. *Neotropical Ichthyology* 4:61-68.
- Manly, B. F. J. 1994. *The design and analysis of research studies*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Mérona, B., R. Vigouroux, and V. Horeau. 2003. Changes in food resources and their utilization by fish assemblages in a large tropical reservoir in South America (Petit-Saut Dam, French Guiana). *Acta Oecologica* 24:147-156.
- O'Brien, W. J. 1990. Perspectives on fish reservoir ecosystems. Pages 209-225 in K. W. Thornton, B. L. Kimmel, and F. E. Payne, editors. *Reservoir limnology: ecological perspectives*. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- Pelicice, F. M., and A. A. Agostinho. 2009. Fish fauna destruction after the introduction of a non-native predator (*Cichla kelberi*) in a Neotropical Reservoir. *Biological Invasions*, 11:1789-1801.
- Pettesse, M. L., M. Petrere Jr., and R. J. Spigolon. 2007. The hydraulic management of the Barra Bonita reservoir (SP, Brazil) as a factor influencing the temporal succession of its fish community. *Brazilian Journal of Biology* 67:433-445.
- Popova, O. A. 1978. The role of predaceous fish in ecosystems. Pages 215-249 in S. D. Gerking, editor. *Ecology of Freshwater Fish Production*. Blackwell Scientific, Oxford.

- Quintana, X. D., F. A. Comín, and Moreno-Amich. 2002. Biomass-size spectra in aquatic communities in shallow fluctuating Mediterranean salt marshes (Empordà wetlands, NE Spain). *Journal of Plankton Research* 24:1149-1161.
- Relyea, R. A., and L. Yurewicz. 2002. Predicting community outcomes from pairwise interactions: integrating density and trait mediated effects. *Oecologia* 131:569-579.
- Rice, J., and H. Gislason. 1996. Patterns of change in the size spectra of numbers and diversity of the North Sea fish assemblage, as reflected in surveys and models. *ICES Journal of Marine Science* 53:1214-1225.
- Rodríguez, J., and M. Mullin. 1986. Relations between biomass and body-weight of plankton in a steady state oceanic system. *Limnology And Oceanography* 21:361-370.
- Rodríguez, M. A., and W. M. Lewis. 1997. Structure of fish assemblages along environmental gradients in floodplains lakes of the Orinoco River. *Ecological Monographs* 67:109-128.
- Sheldon, R. W., A. Prakash, and W. F. Sutcliffe Jr. 1972. The size distribution of particles in the ocean. *Limnology And Oceanography* 17:323-340.
- Shin, Y. J., M. J. Rochet, S. Jennings, J. G. Field, and H. Gislason. 2005. Using size-indicators to evaluate the ecosystem effects of fishing. *ICES Journal of Marine Science* 62:384-396.
- Stewart-Oaten, A., and J. R. Bence. 2001. Temporal and spatial variation in environmental impact assessment. *Ecological Monographs* 71:305-339.
- Stewart-Oaten, A., W. W. Murdoch, and K. R. Parker. 1986. Environmental impact assessment: "pseudoreplication" in time? *Ecology* 67:929-940.
- Tejerina-Garro, F. L., R. Fortin, and M. A. Rodríguez. 1998. Fish community structure in relation to environmental variation in floodplain lakes of the Araguaia River, Amazon Basin. *Environmental Biology of Fishes* 51:399-410.
- Thiebaut, M. L., and L. M. Dickie. 1992. Models of aquatic biomass size spectra and the common structure of their solutions. *Journal of Theoretical Biology* 159:147-161.

- Vidondo, B., Y. T. Prairie, J. M. Blanco, and C. M. Duarte. 1997. Some aspects of the analysis of size spectra in aquatic ecology. *Limnology And Oceanography* 42:184-192.
- Wootton, J. T. 2001. Prediction in complex communities: analysis of empirically derived Markov models. *Ecology* 82:580-598.
- Yaffee, R. A., and M. McGee. 2000. An introduction to time series analysis and forecasting with applications of SAS® and SPSS®. Academic Press, Inc., New York.
- Yodzis, P. 2000. Diffuse effects in food webs. *Ecology* 81:261-266.