

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

NATÁLIA CARNEIRO LACERDA DOS SANTOS

Sistemas de reservatórios em série: respostas ecológicas à fragmentação
de *habitat* e alteração do regime de fluxo

Maringá
2016

NATÁLIA CARNEIRO LACERDA DOS SANTOS

Sistemas de reservatórios em série: respostas ecológicas à fragmentação de *habitat* e alteração do regime de fluxo

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. Angelo Antonio Agostinho

Coorientador: Prof. Dr. Emili Garcia-Berthou

Maringá
2016

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

S237s Santos, Natália Carneiro Lacerda dos, 1985-
Sistemas de reservatórios em série : respostas ecológicas à fragmentação de *habitat* e alteração do regime de fluxo / Natália Carneiro Lacerda dos Santos. -- Maringá, 2016.
85 f. : il. (algumas color.).

Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2016.
Orientador: Prof. Dr. Angelo Antonio Agostinho.
Coorientador: Prof. Dr. Emili Garcia-Berthou.

1. Ecologia de reservatórios - Cascata - Impacto cumulativo - Brasil. 2. Reservatórios - Cascata - Oligotrofização - Brasil. 3. Reservatórios - Cascata - História de vida. 4. Reservatórios - Cascata - Alterações hidrológicas. 5. Reservatórios - Cascata - *Habitat* - Fragmentação. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -577.63270981
NBR/CIP - 12899 AACR/2

NATÁLIA CARNEIRO LACERDA DOS SANTOS

Sistemas de reservatórios em série: respostas ecológicas à fragmentação de *habitat* e alteração do regime de fluxo

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 pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

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

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

Prof. Dr. Mário Luís Orsi
Universidade Estadual de Londrina (UEL)

Prof. Dr. Éder André Gubiani
Universidade Estadual do Oeste do Paraná (Unioeste)

Dr.^a Harumi Irene Suzuki
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Aprovada em: 22 de fevereiro de 2016.

Local de defesa: Sala 102, Nupélia, Bloco G-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá

Dedico essa tese as minhas duas
almas gêmeas que atendem
pelos nomes de Emilia e Amara,
pela proteção e imensurável
amor.

AGRADECIMENTOS

Esse trabalho não resulta apenas do meu esforço individual, mas sim de significativas contribuições que recebi durante esses quatro anos. Devo agradecer também a todos que fizeram esses anos no PEA e em Maringá inesquecíveis, de modo que eu, pernambucana bairsta, agora tenho metade do coração paranaense.

A Deus, por todas as bênçãos e principalmente por colocar em minha vida pessoas tão maravilhosas.

Ao meu orientador, meu referencial profissional, Dr. Angelo Antonio Agostinho pela grande oportunidade e sonho realizado. Por todo apoio, paciência, direcionamento, incentivo, ensinamentos, confiança e respeito, desse modo me fazendo acreditar que eu poderia ser uma excelente profissional. Obrigada por ser um verdadeiro mestre e compartilhar toda a experiência e sabedoria tão importantes para minha maturidade como cientista. Serei sempre grata pelo exemplo diário de generosidade, simplicidade, dedicação e ética que devo seguir sempre! Foi uma honra ter sido orientada por você!

Ao professor Dr. Luiz Carlos Gomes pelas portas sempre abertas! Por ser um incentivador de pessoas. Agradeço por todas as conversas e direcionamentos quase que diários. Por me fazer entender que eu precisava seguir firme e superar minhas limitações se eu quisesse chegar onde almejava. Pela minha formação estatística e por toda a autonomia que esse direcionamento me proporcionou. Obrigada pelo exemplo e por me ajudar a trilhar esse caminho.

Ao professor Dr. William Severi pela oportunidade de participar de um grande projeto. Obrigada por tornar possível o sonho de ter uma tese que futuramente possa colaborar o mínimo que seja em prol da conservação do Velho Chico. E por fim, por disponibilizar os dados de um projeto arduamente executado durante 4 anos.

Ao professor Dr. Emili García-Berthou pela orientação durante o doutorado sanduiche na Espanha e todas as preciosas contribuições na elaboração do trabalho durante os oito meses de estágio no Departamento de Ecologia Aquática da Universitat de Girona. Obrigada por ter me recebido tão bem e por disponibilizar toda uma infraestrutura para que eu pudesse sempre me sentir em “casa”.

Ao professor Dr. Luís Mauricio Bini por gentilmente ter me recebido e auxiliado nas análises estatísticas. Agradeço pela disponibilidade, contribuições e direcionamento no manuscrito e na ecologia.

Ao Conselho Nacional de desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão de Bolsa de Doutorado e de Doutorado Sanduiche.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA) pela oportunidade de conviver com excelentes profissionais, pelas inúmeras oportunidades acadêmicas dentro e fora do campus e excelente infraestrutura durante a minha formação.

Aos professores do PEA pelos ensinamentos e discussões acerca da ecologia, além da dedicação na formação dos alunos. Agradeço em especial a Cláudia Bonecker, Erivelto Gourlat, Sidinei Magela, Evanilde Benedito, Carla Pavanelli, Norma Hanh, Luiz Carlos e Angelo Agostinho.

Ao Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura pela infraestrutura oferecida e a todos os funcionários pela forma exemplar na execução dos trabalhos.

Aos colegas de turma PEA 2012, que inevitavelmente pela ação do destino se tornaram meus grandes amigos, que levarei sempre e com os quais aprendi e cresci durante esses quase 4 anos de convivência. À vocês todo meu carinho, respeito e gratidão: Bárbara Gimenez, Bia Almeida, Camila Barbosa, Danielle Petsch, Juliana Matsuda, Jean Ortega, Herick Santana, Louizi Braghin e Vinicius Guerra. Vocês literalmente fizeram parte daquele que considerei o melhor e mais importante momento da vida.

Ao “Top five PEA” (Thaisa Michelin, Thamis Meurer, Vivian Cionek e Patrícia Sacramento). Entramos juntas, seguimos juntas e sairemos doutoras numa trajetória de 4 anos marcados por amizade, carinho, incentivo, respeito, cumplicidade e parceria. Foi uma prazer conviver com vocês!

As amigas de republica Bia Almeida e Thais Melo por terem sido família em todos os sentidos. Obrigada pelos três anos dividindo o mesmo teto com muito respeito e carinho.

Ao amigo Herick Santana pela grande contribuição, por estar sempre disposto a ajudar, ensinar e discutir.

Ao meu grande amigo Robertson Fonseca pela amizade e inspiração. Por ter me dado a oportunidade de conhecer um mundo tão distante para nós biólogos que é o Direito. Pela experiência única de poder levar para tantas pessoas o nosso conhecimento e sobretudo por conseguir unir o Ministério Público, a Universidade e a Sociedade em prol de uma causa nobre. Necessitamos de um “louco” igual a você em cada parte desse Brasil. Avante!!!

Aos amigos Taise Miranda, Juliana Dias, Rosa Dias e Jean Ortega pelas valiosas contribuições na tese.

Aos amigos do Melhor Laboratório do mundo (MLDM): Rosa Dias, Raffael Tóffoli, Mirtha Angulo, Angela Guitierrez, Jean Ortega, Anielly Galego e Larissa Strictar. Obrigada pelos 4 anos de convivência, pelas inúmeras conversas, por partilhar muitas experiências felizes e as dificuldades da vida acadêmica. Por todas as vezes que fui ajudada e que tive o prazer de ajudar. Obrigada por terem participado da minha formação e me ajudado a construir a minha identidade profissional.

A Dr.^a Harumi Suzuki pela ajuda na classificação dos traços das espécies.

A Dr.^a Claudia Bonecker “Claudinha” pelo carinho, ajuda, respeito e incentivo durante esses anos.

Aos amigos do PEA Igor Affonso, Taise Miranda, Diogo Amaral, Priscilla Gambale, Jasciele Bortolini e Fabricio Oda por terem tornado os meus anos em Maringá mais felizes.

À Rosimeire Ribeiro, nosso braço direito no laboratório. Pela dedicação e excelência com que realiza seu trabalho, e pela delicadeza e atenção dispensados diariamente.

À Aldenir Cruz Oliveira e Jocemara C. dos Santos sempre tão solícitas na secretaria do PEA;

À Maria Salete R. Arita e João Fábio Hildebrandt pelo trabalho que realizam na biblioteca;

Aos mestres Tato, Tião, Tuti, Valdecir, Chiquinho, Gazo, João Dirço e Seu Nir por todo aprendizado em campo.

Aos demais colegas do PEA e Nupélia muito obrigada pela agradável convivência e toda troca de conhecimento.

Finalmente, agradeço imensamente aos meus dois pilares, minha mãe, Emília, e a minha avó, Amara pelo imensurável amor de toda uma vida, capaz de suportar a ausência física mesmo nos momentos mais difíceis e apenas deixar transparecer apoio e incentivo. Obrigada por sempre priorizarem meus estudos e com seus exemplos de honestidade mostrar que devo ser sempre justa em qualquer circunstância. Obrigada pela boa educação, pela boa vida e por todos os abraços. É tudo por vocês e pra vocês!

O sertão é dentro da gente. E esse sertão não é feito apenas de aridez e provocação, mas também de veredas, de estações de alívio e beleza em meio à solidão.

(JOÃO GUIMARÃES ROSA)

Sistemas de reservatórios em série: respostas ecológicas à fragmentação de *habitat* e alteração do regime de fluxo

RESUMO

O número de barragens tem aumentado significativamente nas últimas seis décadas, modificando a fisiografia dos rios e criando sistemas de reservatórios em série, com modificações severas nos parâmetros físico-químicos, padrões de conectividade, produtividade do sistema, serviços ecossistêmicos e estruturação de comunidades. A maior parte dos estudos em ecossistemas de água doce afetados tem focado em barragens isoladas, negligenciando o efeito cumulativo de múltiplas barragens em uma bacia hidrográfica. Investigou-se os efeitos das modificações impostas por reservatórios em cascatas sobre as comunidades biológicas. Buscou-se investigar se reservatórios dispostos em cascatas funcionam com filtros ambientais para traços de história de vida de peixes. Diferentes variáveis ambientais obtidas em escala local e regional foram utilizadas para caracterizar a variação longitudinal. Foram selecionados seis traços de história de vida para as espécies de peixes. Os resultados obtidos demonstraram uma maior influência das variáveis ambientais regionais, tais como posição do reservatório na cascata, área, comprimento e tempo de residência da água na determinação dos traços, sendo evidenciada uma redução de migradores e uma fauna predominantemente composta por peixes de pequeno porte nos reservatórios mais a jusante na cascata. Averiguou-se o papel relativo de diferentes preditores de alteração do regime hidrológico (mudanças nas variáveis físico-químicas, volume acumulado e ruptura na conectividade) sobre três comunidades biológicas. De acordo com o particionamento da variância a importância das variáveis preditoras estiveram associadas às comunidades analisadas. Variável ambiental e volume acumulado explicaram significativamente parte da variação na estrutura da comunidade do fitoplâncton, enquanto que para macroinvertebrados bentônicos não foram reportados efeitos significativos. Para a comunidade de peixes todas as variáveis preditoras foram significativas, apresentando valores expressivos das frações compartilhadas, indicando que de modo geral os efeitos são conjuntos.

Palavras-chave: Cascata de reservatórios. Barragens. Peixe. Fitoplâncton. Macroinvertebrados bentônicos. RLQ parcial. Particionamento da variância. Alteração hidrológica.

Serial reservoirs systems: ecological response to *habitat* fragmentation and alteration of the flow regime

ABSTRACT

The number of dams has had a significant increase in the last six decades, altering the physiography of rivers and creating systems of reservoirs in series, with severe modifications on physical-chemical parameters, connectivity patterns, system productivity, environmental services and communities structure. Most of the research of fresh water ecosystems affected have focus on isolated reservoirs, neglecting the cumulative effect of multiple dams in a hydrographic basin. The goal of this research was to investigate the effects of modifications imposed by reservoir cascades on biological communities. First, I aimed on investigating whether reservoirs disposed in a cascade function as environmental filters for fish life history tracts. Different environmental variables obtained at local and regional scales were used to characterize longitudinal variation. Six life history tracts were selected for fish species (diet, migration, fecundation, parental care, position on the water column and body size). The results pointed to a higher influence of regional environmental variables, such as the position of the reservoir in the cascade, area, length and time of water residence in the determination of tracts, with the evidence of reduction of migratory species and a fauna mainly composed by small sized fish on the reservoirs situated on the high portions of the cascade. Lastly, I aimed on investigating the relative role of different predictors of hydrologic regime alteration (changes of physical-chemical variables, Accumulated Volume and connectivity rupture) over three biologic communities. In accordance with partitioning variation, the relevance of the predictors variables varies depending on the community analyzed. Environmental and accumulated volume variables strongly explained part of the variation on community structure of phytoplankton, while for benthonic macroinvertebrates no important effects were reported. For fish communities all the predictor variables were important, presenting expressive values of shared fractions, indicating that, in general, effects are associated.

Keywords: Reservoir cascades. Dams. Fish. Phytoplankton. Bethonic macroinvertebrates. Partial RLQ. Partitioning variation. Hydrologic variation.

Tese elaborada e formatada conforme as normas das publicações científicas *Freshwater Biology e River Research and Applications*. Disponíveis em:

[http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/\(ISSN\)13652427/homepage/ForAuthors.html](http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)13652427/homepage/ForAuthors.html)

[http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1002/\(ISSN\)15351467/homepage/ForAuthors.html](http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1002/(ISSN)15351467/homepage/ForAuthors.html)

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO GERAL	12
REFERÊNCIAS	13
2 FILTROS AMBIENTAIS E TRAÇOS FUNCIONAIS PREDIZEM A ESTRUTURA DE COMUNIDADE DE PEIXES EM RESERVATÓRIOS EM CASCATA	14
RESUMO	14
2.1 INTRODUÇÃO.....	16
2.2 MATERIAL E MÉTODOS.....	19
2.2.1 Área de estudo	19
2.2.2 Amostragem	20
2.2.2.1 Variáveis ambientais.....	21
2.2.2.2 Dados bióticos.....	22
2.2.2.3 Traços de história de vida.....	24
2.2.3 Análise de dados	24
2.3 RESULTADOS	25
2.4 DISCUSSÃO	29
REFERÊNCIAS	33
3 OS EFEITOS CUMULATIVOS DE CASCATA DE RESERVATÓRIOS NEOTROPICAL SÃO MAIS FORTES EM PEIXES	39
3.1 INTRODUÇÃO.....	41
3.2 MATERIAL E MÉTODOS.....	43
3.2.1 Área de estudo	43
3.2.2 Coleta de dados.....	45
3.2.3 Análise de dados	48
3.3 RESULTADOS	50
3.3.1 Variáveis ambientais	50
3.3.2 Comunidades biológicas.....	52
3.4 DISCUSSÃO	57
REFERÊNCIAS	61
4 CONSIDERAÇÕES FINAIS	69
APÊNDICE 1 - Filtros ambientais e traços funcionais predizem a estrutura de comunidade de peixes em reservatórios em cascata?.....	71
APÊNDICE 2 - Os efeitos cumulativos de cascata de reservatórios Neotropical são mais fortes em peixes	85

1 INTRODUÇÃO GERAL

O número de barragens tem aumentado significativamente nas últimas seis décadas, sobretudo em países em desenvolvimento e de economias emergentes do Sudeste da Ásia, América do Sul e África. Desse modo, apenas uma pequena fração de rios no mundo permanece inalterada por essas ações antrópicas (Nilsson et al., 2005, Vorosmarty et al., 2010). Estimativas recentes apontam para números alarmantes, com aproximadamente 3700 grandes barragens hidroelétricas planejadas ou em construção (Zarfl et al., 2015). A rápida proliferação de novas barragens vem modificando a fisiografia dos rios e criando sistemas de reservatórios em série, resultando em sérios impactos sobre rios, incluindo ambientes prístinos que suportam altos níveis de diversidade e que fornecem fontes importantes de alimentos provenientes da pesca ou a agricultura (Grill et al 2015).

Particularmente, a ruptura desses padrões hidrológicos e ecológicos é mais drástica quando observados em escalas regionais, sobretudo em bacias fragmentadas por cascata de reservatórios. A maior parte dos estudos nos ecossistemas de água doce afetados tem focado em barragens isoladas, negligenciando o efeito cumulativo de múltiplas barragens em uma bacia hidrográfica (Castello & Macedo 2015). De modo similar, estudos avaliando as consequências das alterações hidrológicas tem focado em componentes específicos da biodiversidade, dando pouca atenção a estrutura mais ampla do ecossistema. Assim, a manutenção da integridade necessita de um entendimento mais holístico, levando em consideração as escalas regionais e locais e diversos níveis tróficos.

Desse modo investigou-se os efeitos das modificações impostas por reservatórios em cascata sobre as comunidades biológicas. Averiguou-se se reservatórios dispostos em série funcionam com filtros ambientais para traços de história de vida de peixes. Foram utilizados traços de história de vida das espécies. Tal abordagem é oportuna para prever mudanças na estrutura de comunidades decorrentes de distúrbios humanos, uma vez que as respostas às variáveis ambientais podem ser generalizadas a todas as espécies que exibem determinado traço, independentemente da taxonomia (Keck et al., 2014). Em uma outra abordagem, partiu-se do pressuposto que uma sucessão de reservatórios provoca mudanças longitudinais nos parâmetros físico-químicos, ruptura da conectividade longitudinal e grande acúmulo de água represada, resultando em um rio altamente regulado. Nesse contexto, buscou-se investigar o papel relativo de diferentes preditores de alteração do regime hidrológico sobre os distintos níveis tróficos em comunidades.

REFERÊNCIAS

- Castello, L. & Macedo, M.N. (2015) Large-scale degradation of Amazonian freshwater ecosystems. *Global Change Biology*, doi: 10.1111/gcb.13173.
- Grill, G., Lehner, B., Lumsdon, A. E., Macdonald, G. K., Zarfl, C. & Liermann, C. R. (2015) An index-based framework for assessing patterns and trends in river fragmentation and flow regulation by global dams at multiple scales. *Science*. doi:10.1088/1748-9326/10/1/015001.
- Keck, B.P., Marion, Z.H., Martin, D.J., Kaufman, J.C., Harden, C.P., Schwartz, J.S. & Richard J. (2014) Fish Functional Traits Correlated with Environmental Variables in a Temperate Biodiversity Hotspot. *Plos one*, 9 (3), e93237.
- Nilsson, C.; Reidy C. A.; Dynesius, M.; Revenga, C. (2005) Fragmentation and flow regulation of the world's large river systems. *Science*, 308:405-408.
- Vörösmarty Cj, McIntyre Pb, Gessner Mo, Dudgeon D, Prusevich A, Green P, Glidden S, Bunn Se, Sullivan Ca, Liermann Cr, Davies Pm. (2010) Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature*, 30:467:555-61.
- Zarfl C., Lumsdon, A. E., Berlekamp J., Tydecks, L., Tockner, K. (2015) A global boom in hydropower dam construction. *Aquatic Science*, 77:161–170

2 FILTROS AMBIENTAIS E TRAÇOS FUNCIONAIS PREDIZEM A ESTRUTURA DE COMUNIDADE DE PEIXES EM RESERVATÓRIOS EM CASCATA

RESUMO

A modificação do regime natural de fluxo por ações antrópicas pode levar a perda ou mudanças na composição de traços ao longo de gradientes longitudinais. Neste trabalho, foi testada a hipótese de que cascatas de reservatórios funcionam com filtros ambientais para traços de história de vida de peixes. Para testar a hipótese, dados obtidos em três bacias hidrográficas brasileiras foram utilizados. Diferentes variáveis ambientais obtidas em escala local e regional foram utilizadas para caracterizar a variação longitudinal ao longo das cascatas de reservatórios. Foram selecionados seis traços de história de vida para as espécies de peixes (dieta, migração, fecundação, cuidado parental, posição na coluna d'água e tamanho corporal). A análise RLQ parcial foi utilizada para relacionar variáveis ambientais e traços das assembleias de peixes. Os resultados confirmam a hipótese de que a construção de reservatórios em cascata resulta em uma seleção longitudinal de traços de história de vida nas assembleias de peixes, determinando assim a sua estrutura e composição. Foi verificada maior influência das variáveis ambientais regionais na determinação dos traços funcionais nas cascatas de reservatórios. Nas três bacias analisadas observamos a redução na proporção de migradores e uma fauna predominantemente composta por peixes de pequeno porte nos reservatórios mais a jusante na cascata. Os resultados observados indicam uma consistência no papel de filtros ambientais, principalmente regionais, na estruturação de comunidades de peixes em cascatas de reservatórios.

Palavras-chaves: relação traço-variável ambiental, RLQ parcial, impacto de barragens, estratégias, alteração hidrológica, peixes de água doce

ABSTRACT

The modification of natural flow regimes due to anthropogenic intervention may cause the loss of or changes in the composition of tracts along longitudinal gradients. We have tested the hypothesis that reservoir cascades function as an environmental filter for tracts of fish life history. To test the hypothesis, we used data obtained in three Brazilian hydrographic basins. Different environmental variables obtained at local and regional scales were used to characterize the longitudinal variation along reservoir cascades. Six life history tracts were selected for fish species (diet, migration, fecundation, parental care, position on the water column and body size). The RLQ partial analysis was used to relate environmental variables and tracts of fish assemblages. Our findings confirm the hypothesis that the construction of reservoirs in cascade results in the longitudinal selection of tracts of fish life history, therefore affecting assemblages' structure and composition. It was verified higher influence of regional environmental variables in the determination of functional tracts in reservoir cascades. In the three basins studied we have observed a reduction in the proportion of migratory species and a fauna mainly composed by small sized fish on the reservoirs situated on the high portions of the cascade. The observed results indicate a consistency on the role of environmental filters, especially regional ones, in the structuration of fish communities in reservoir cascades.

Key words: relation tract- environmental variable, RLQ partial, impact of dams, strategies, hydrologic alteration, freshwater fish

2.1 INTRODUÇÃO

Em ecossistemas de água doce, o regime hidrológico é o maior determinante na formação de atributos físicos e funcionamento dos rios (Poff, 1997, Bunn & Arthington, 2002), fatores diretamente relacionados com a composição das comunidades aquáticas. Nesse sentido, a hipótese do “Habitat Templet” (Southwood, 1977) propõe que estratégias de história de vida informam como a evolução tem moldado os organismos a fim de lidar com a variabilidade espacial e temporal de seus ambientes. Townsend & Hildrew (1994) (River Habitat Templet) utilizaram essa hipótese para prever como comunidades em ecossistemas fluviais mudavam em gradientes ambientais, e afirmam que os traços das espécies são determinados por interações autoecológicas entre os organismos e seu ambiente abiótico. Similarmente, Poff (1997) propôs o conceito “landscape filters” predizendo que a distribuição e abundância das espécies refletem traços biológicos específicos que permitem o estabelecimento após a seleção por diversos filtros ambientais.

Peixes de ecossistemas lóticos, têm suas estratégias de vida adaptadas a variabilidade hidrológica, sendo a magnitude e duração das cheias responsáveis por fornecer acesso longitudinal e lateral para a desova, recrutamento, *habitat* de forrageamento (Junk, Baylay & Sparks, 1989), a variabilidade e previsibilidade fundamentais para o sucesso de recrutamento das espécies (Agostinho *et al.*, 2007). Winemiller (1989) e Winemiller & Rose (1992) baseados em padrões de variabilidade de história de vida de peixes propuseram três estratégias reprodutivas em um modelo triangular (periódicas, oportunistas e de equilíbrio) que representa um contínuo entre a sobrevivência, crescimento, fecundidade e cuidado parental. Desse modo, o espaço ocupado por um peixe, indica a seleção ambiental impulsionada principalmente pela variação hidrológica.

A relação entre o fluxo natural e a composição de traços de história de vida em assembleias de peixes em ambientes lóticos, tem sido demonstrada em diversos estudos (Tedesco *et al.*, 2008; Mims & Olden, 2012) enfatizando principalmente o papel da variação, previsibilidade e sazonalidade na seleção de traços. Assim, uma vez que a variabilidade hidrológica é um dos principais preditores na seleção de estratégias de vida de peixes (Winemiller & Rose, 1992; Bunn & Arthington, 2002), a modificação do regime natural de fluxo por ações antrópicas, pode levar a perda ou mudanças na seleção de traços. Esse processo vem sendo recentemente reportado por trabalhos que mostram

que a composição de traços de história de vida de peixes é alterada em regiões a jusante de barragens, com presença de algumas estratégias (equilíbrio) em detrimento a outras (oportunistas) (Mims & Olden, 2013). Mais recentemente, McManamay & Frimpog (2014) reportaram padrão similar, sugerindo uma homogeneização de padrões de história de vida e estratégias reprodutivas devido a regulação do fluxo por barragens.

Represamentos são considerados uma das maiores ameaças globais para a diversidade biológica de rios e planícies de inundação (Agostinho, Pelicice & Gomes 2008; Winemiller *et al.*, 2016). O número de barragens tem aumentado significativamente nas últimas seis décadas, sobretudo em países em desenvolvimento e com economias emergentes do Sudeste da Ásia, América do Sul e África (Grill *et al.*, 2015). Dentre as consequências mais adversas da construção de barragens estão a fragmentação do sistema e a regulação do fluxo (Poff *et al.* 1997; Bunn & Arthington, 2002; Nilsson *et al.*, 2005).

O grau de alteração na estrutura da ictiofauna, em decorrência de represamentos, depende de características particulares de cada reservatório como morfologia, tamanho, idade, presença de tributários, atividades humanas, projeto da barragem e suas regras de operação (Agostinho *et al.*, 1999, 2008). Por exemplo, em relação às regras de operação, barragens de acumulação e fio d'água diferem em relação à estabilidade limnológica e hidrológica e, conseqüentemente, apresentam assembleias de peixes diferentes. Reservatórios a fio d'água causam grandes flutuações a jusante da barragem, enquanto que os de acumulação apresentam menor variação no tempo de residência e nível, provocando menor variabilidade ambiental (Naiman *et al.*, 2008). Somado a isso, o tempo de retenção da água tem influência direta sobre a reciclagem e o acúmulo de nutrientes, depósito de detritos e estado trófico do reservatório.

Características reprodutivas estão entre os traços mais conservados e que impõem limitações à colonização dos novos ambientes para muitas espécies. Assim, espécies de grande porte e migradoras (periódica; *sensu* Winemiller, 1989) são negativamente impactadas pelos represamentos, uma vez que as barragens podem obstruir rotas de migração, alterar áreas de desova e criadouros naturais (Kruk & Penczak, 2003, Agostinho *et al.*, 2007c). Por outro lado, espécies sedentárias, de pequeno tamanho corpóreo, elevada fecundidade (oportunistas; *sensu* Winemiller, 1989) e plasticidade alimentar apresentam aumentos consideráveis em suas abundâncias (Gomes & Miranda, 2001; Agostinho *et al.*, 2016). Portanto, de maneira geral, nos reservatórios mais antigos,

a fauna de peixes é composta, em sua maioria por espécies sedentárias, de pequeno a médio porte e de menor valor econômico (Hoeinghaus *et al.*, 2009; Agostinho *et al.*, 2016).

Quando esses reservatórios estão dispostos em cascata, é possível esperar modificações bióticas e abióticas mais pronunciadas, com influência direta nos processos de colonização e organização da ictiofauna tanto dentro dos reservatórios quanto ao longo da bacia (Miranda, Habrat & Miyazono 2008; Miranda & Dembkowski, 2015). Uma abordagem promissora para esse entendimento é a de considerar traços funcionais, onde as respostas às variáveis ambientais podem ser generalizadas a todas as espécies que exibem determinado traço, independentemente da taxonomia (Keck *et al.*, 2014). Abordagens que buscam estabelecer a relação entre fluxo e história de vida fornecem uma ferramenta promissora, porém pouco utilizada para generalizar os efeitos ecológicos da regulação de fluxo por barragens (Mims & Olden, 2013). Outro aspecto negligenciado são abordagens que avaliem modificações nas comunidades levando em consideração uma ampla escala em bacias hidrográficas altamente fragmentada por barragens. Assim nosso objetivo foi avaliar como a fragmentação de uma bacia por diversos reservatórios pode induzir mudanças nas frequências de traços de história de vida em cascatas de reservatórios.

Neste estudo, testamos a hipótese de que cascatas de reservatórios funcionam como filtros ambientais para traços de história de vida de peixes, sendo que esses filtros estão diretamente relacionados com as características regionais (posição do reservatório na bacia, idade, tempo de retenção, forma de operação, comprimento e área) e locais (variáveis físicas e químicas da água de cada reservatório) dos reservatórios. Dessa forma, busca-se responder a seguinte questão: que combinação de traços funcionais é selecionada em reservatórios dispostos em uma configuração de cascata? Esperamos encontrar uma maior abundância de espécies sedentárias, de pequeno porte, com plasticidade trófica e certa flexibilidade reprodutiva em reservatórios mais antigos, menores e localizados em posições inferiores da cascata de reservatórios. Partindo do pressuposto da ocorrência de alterações nas variáveis físicas e químicas da água no sentido montante-jusante, sobretudo aquelas relacionadas à retenção de sedimento e nutrientes, esperamos encontrar uma menor abundância de espécies detritívoras e uma maior abundância de espécies piscívoras em reservatórios nos trechos inferiores da cascata. Por fim, da mesma forma, esperamos encontrar maior proporção de espécies

migradoras em reservatórios localizados em posições superiores na cascata ou com grandes áreas e comprimento.

2.2 MATERIAL E MÉTODOS

2.2.1 Área de estudo

Os dados utilizados nesse estudo foram coletados em três grandes bacias hidrográficas brasileiras: bacia do rio São Francisco, bacia do rio Paranapanema e bacia do rio Iguaçu (Fig. 1, Tab. 1). As duas últimas bacias estão inseridas na Bacia do rio Paraná, o principal formador da bacia do Prata e o segundo maior em extensão da América do Sul, com área de drenagem de $2,8 \times 10^6 \text{ km}^2$ (Agostinho *et al.*, 2007b) drenando todo o centro-sul da América do Sul.

A bacia do rio São Francisco possui uma área de drenagem de aproximadamente 636.420 km^2 e tem o seu potencial hidrelétrico bastante aproveitado, perfazendo uma área total inundada de $5.856,2 \text{ km}^2$. O complexo de reservatórios em cascata da bacia do rio São Francisco (Sobradinho, Itaparica, Moxotó, Paulo Afonso I, II, II, Paulo Afonso IV e Xingó) é o único da América Latina inserido em uma região semiárida (Fig. 1a), com variações sazonais marcantes no fluxo da água. Somado a isso, o uso de suas águas para as atividades de irrigação agrícola é alto.

A bacia do rio Paranapanema nasce na Serra do Paranapiacaba, tendo, aproximadamente, 500 km até sua foz no rio Paraná (Castro *et al.*, 2003), e bacia de drenagem com aproximadamente 920 km^2 (Sampaio, 1944). Em suas porções alta, média e inferior há uma cascata de reservatórios (Chavantes, Salto Grande, Canoas II, Canoas I, Capivara, Taquaraçu e Rosana) (Fig. 1b), que alaga aproximadamente 1.800 km^2 de sua bacia de drenagem (Agostinho, Gomes & Pelicice 2007a).

A bacia do rio Iguaçu possui uma área de $70,800 \text{ km}^2$ e perfaz um trajeto de mais de 1000 km, das suas nascentes até a sua foz no rio Paraná (Maack, 2002). O elevado desnível da bacia, a partir do terceiro planalto, constituiu-se em um atrativo para aproveitamentos hidroelétricos, o que resultou na construção de uma série de cinco barragens na calha principal do rio (Foz do Areia, Segredo, Salto Osorio, Salto Santiago e Caxias) (Fig. 1c).

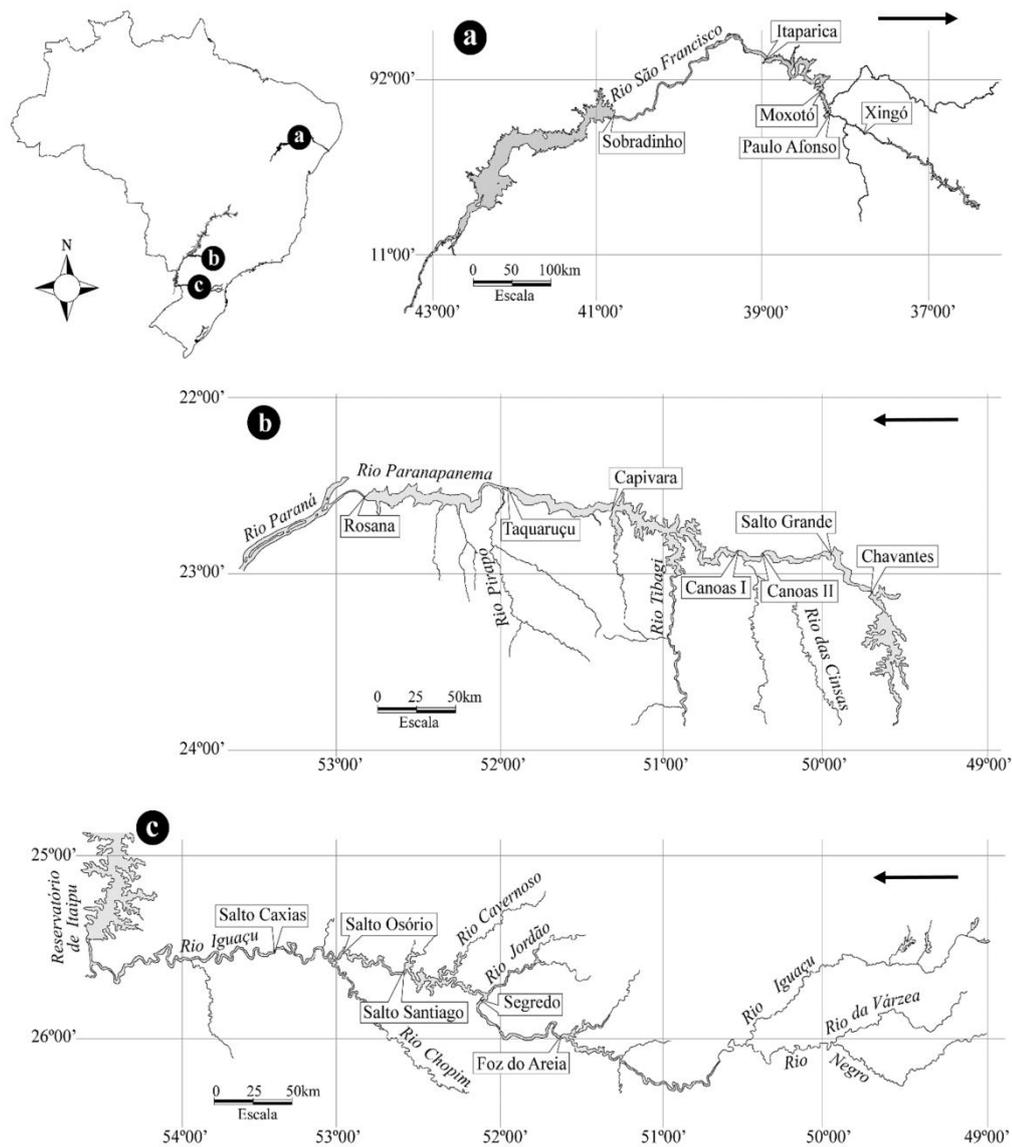


Figura 1: Mapa da área de estudo com a localização das bacias no território brasileiro: (a) bacia do rio São Francisco, (b) bacia do rio Paranapanema e (c) bacia do rio Iguaçu. Setas indicam a direção do fluxo do rio.

2.2.2 Amostragem

2.2.2.1 Variáveis ambientais

As variáveis ambientais foram divididas em locais e regionais. Para caracterizar as variáveis locais foram mensuradas as características limnológicas, enquanto que as variáveis regionais foram representadas pelas variáveis morfométricas e operacionais do reservatório (ver abaixo). Para as variáveis limnológicas foram realizadas campanhas trimestrais entre outubro de 2006 e julho de 2009 no reservatório de Sobradinho, e entre dezembro de 2007 e setembro de 2010 nos demais reservatórios da bacia do São

Francisco. Para as bacias dos rios Paranapanema e Iguaçú, as amostragens foram realizadas em julho e novembro de 2001. Em cada reservatório, as seguintes variáveis limnológicas foram mensuradas: temperatura (°C), oxigênio dissolvido (mg/L), turbidez (NTU), e clorofila-*a* ($\mu\text{g/L}$). Para a escala regional, foram utilizadas as seguintes variáveis: posição do reservatório na bacia, área (km^2), comprimento do reservatório (km) e idade (anos). Foram classificadas como variáveis operacionais aquelas relacionadas à operação e funcionamento das usinas hidrelétricas, tais como tipo de operação (acumulação ou fio d'água) e o tempo de residência da água (dias). A variável posição na bacia, aqui incluída, refere-se à localização de um determinado reservatório ao longo da cascata de reservatórios da bacia hidrográfica. Assim, foi atribuído um posto para as posições dos reservatórios na bacia, sendo 1 para o reservatório mais a montante, 2 para o reservatório localizado imediatamente a jusante do primeiro e assim sucessivamente. Os dados para as variáveis supracitadas foram obtidos de Pelicice *et al.* (2015). Os reservatórios foram classificados conforme a forma de operação, em reservatórios de acumulação ou fio d'água. Os de acumulação estão geralmente localizados nas regiões mais superiores dos rios, permitem o acúmulo de grande quantidade de água e funcionam como estoques a serem utilizados em períodos de estiagem. Já aqueles a fio d'água são reservatórios que operam com menores áreas alagadas e baixa flutuação de nível, sendo as vazões afluentes similares às efluentes (ANEL, 2002). Dados sobre idade do reservatório e forma de operação da usina hidroelétrica (acumulação e fio d'água) foram obtidos nos sites das companhias geradoras de energia (Companhia Hidro Elétrica do São Francisco, Duke Energy Brasil e Tractebel Energia).

Tabela 1: Localização e características dos reservatórios estudados. Pos = Posição; Comp = Comprimento; TemR = Tempo de residência; Id = Idade; TipO = Tipo de operação.

Reservatório	Rio	Pos	Área (km ²)	Comp (km)	TemR (dias)	Id (anos)	TipO
Sobradinho	São Francisco	1	4214	200	104,4	38	Acumulação
Itaparica	São Francisco	2	828	180	72	29	Acumulação
Moxotó	São Francisco	3	93	25	5	41	Fio d'água
Xingó	São Francisco	4	60	50	16	23	Fio d'água
Chavantes	Paranapanema	1	400	40	418	47	Acumulação
Salto Grande	Paranapanema	2	12	15	1.5	59	Fio d'água
Canoas II	Paranapanema	3	22,5	30	5.5	25	Fio d'água
Canoas I	Paranapanema	4	30,8	30	3.8	18	Fio d'água
Capivara	Paranapanema	5	576	110	119	42	Acumulação
Taquaraçu	Paranapanema	6	80,1	60	10	28	Fio d'água
Rosana	Paranapanema	7	220	90	18,6	31	Fio d'água
Foz do Areia	Iguaçu	1	139	60	102	37	Acumulação
Segredo	Iguaçu	2	84,8	70	47	25	Fio d'água
Salto Santiago	Iguaçu	3	208	70	50,8	38	Acumulação
Salto Osório	Iguaçu	4	62.9	35	16	43	Fio d'água
Caxias	Iguaçu	5	144.2	75	33	19	Fio d'água

2.2.2.2 Dados bióticos

Para a bacia do Rio São Francisco, as amostragens de peixes foram bimestrais e efetuadas entre novembro de 2006 e setembro de 2009, no reservatório de Sobradinho, e entre fevereiro de 2008 e dezembro de 2010 nos demais reservatórios. Não houve uma sobreposição entre os períodos de coletas das variáveis bióticas e limnológicas, sendo a obtenção dos dados limnológicos realizadas posteriormente aos dados bióticos. Nesse caso os dados foram pareados sempre entre os meses mais próximos. Foram utilizadas redes de espera com tamanhos de malha variados (1,2 a 9,0 cm medidos entre nós adjacentes). Para as bacias dos rios Paranapanema e Iguaçu, as assembleias de peixes foram realizadas nos meses de julho e novembro de 2001. Os peixes foram capturados com uso de redes de espera de diferentes malhas (2,4 cm a 14,0 cm entre nós adjacentes),

expostas por 24 horas em cada reservatório, com revistas às 8 h, 16 h e 22 h. Para todas as bacias a abundância foi expressa pela captura por unidade de esforço (CPUE) para cada unidade amostral, onde o número de indivíduos capturados é dividido pelo esforço amostral (m^2 de rede) e o resultado é multiplicado por 1000.

2.2.2.3 Traços de história de vida

Foram selecionados seis traços de história de vida para as espécies de peixes (Tabela 2). Os mesmos têm relações com a alimentação, uso de *habitat* e guildas reprodutivas, sendo as duas últimas determinadas com base no comportamento migratório para reprodução, tipo de fecundação e cuidado parental. As espécies foram categorizadas baseando-se em informações da literatura (ver apêndice 1) e, quando não foi possível, o dado para o gênero ao qual a espécie pertence foi utilizado. Para os dados da bacia do rio São Francisco, informações acerca da dieta foram obtidas a partir da análise dos estômagos das espécies em laboratório. Com objetivo de padronizar os dados de comprimento corporal, os valores foram obtidos através de consulta ao banco de dados global Fishbase (Froese & Pauly, 2014). Em seguida, os tamanhos foram classificados em: pequeno (≤ 200 mm), médio (200 - 400 mm) e grande (> 400 mm).

Tabela 2: Função vital, Traços, categoria e código dos traços de história de vida utilizados nas análises para as espécies de peixes.

Função vital	Traço	Categoria	Abreviação
Nível Trófico	Dieta	Detritívoro	Det
		Invertívoro	Inv
		Insetívoro	Ins
		Herbívoro	Herb
		Omnívoro	Omn
		Planctívoro	Plan
		Piscívoro	Pisc
Reprodução	Migração	Migrador	Mig
		Não Migrador	Nmig
	Fecundação	Fecundação externa	FecEx
		Fecundação Interna	FecIN
	Cuidado Parental	Com cuidado Parental	CCP
		Sem cuidado Parentar	SCP
<i>Habitat</i>	Posição na coluna d'água	Pelágico	Pel
		Bentopelágico	Bent
		Bentônico	Ben
Tamanho Corporal	Tamanho corporal	Grande	CpG
		Médio	CpM
		Pequeno	CpP

2.2.3 Análise de dados

Com o objetivo de verificar a resposta dos traços de história de vida ao gradiente das variáveis ambientais foi realizada uma análise RLQ (Dolédec *et al.*, 1996). A RLQ é uma técnica multivariada baseada na ordenação de três matrizes independentes (**R**, **L** e **Q**), resultando em escores para amostras, espécies, traços e variáveis ambientais ao longo de eixos ortogonais. Nesse estudo essas matrizes foram: **R** ($n \times m$) contendo dados de m variáveis ambientais para cada uma das n localidades (amostras), matriz **L** ($n \times p$) com dados de CPUE de p espécies por n locais e uma matriz **Q** ($p \times q$) contendo q traços funcionais para p espécies. A matriz **L**, contendo a CPUE das espécies, foi transformada por raiz quadrada e em seguida submetida a uma análise de correspondência (CA). A matriz **R**, contendo os descritores ambientais, foi submetida a uma análise de Hill-Smith (Hill & Smith, 1976) por possuir tanto variáveis contínuas quanto categóricas. Finalmente, a matriz **Q**, contendo os traços funcionais, foi analisada através de uma Análise de Correspondência Múltipla (MCA). O resultado final da RLQ é uma combinação linear de variáveis ambientais (matriz **R**) e traços (matriz **Q**) que maximiza a covariância entre esses grupos de variáveis, mediado pela abundância de espécies (matriz **L**).

Visto que a amostragem nos reservatórios foi repetida em diferentes anos, foi utilizada uma RLQ parcial (Wesuls, Oldeland & Dray 2012) para controlar a dependência temporal e diferenças biogeográficas entre as bacias. Essa análise tem como objetivo a partição da heterogeneidade ambiental na análise RLQ, controlando o efeito de covariáveis. Para a RLQ parcial é acrescentada uma matriz **W** contendo dados de covariáveis nas colunas, com as localidades nas linhas (Fig. 2). Assumimos como covariável (**W**), nesse estudo, a bacia hidrográfica e o ano (concatenadas em uma só variável). A RLQ parcial foi realizada em duas etapas. Primeiro, foram calculadas duas regressões multivariadas utilizando a Matriz **W** como matriz explanatória e as matrizes **R** e **L** como matrizes respostas. Os resíduos dos modelos são apresentados nas matrizes **R_r** e **L_r**, respectivamente. Essas matrizes residuais representam as variáveis ambientais e as abundâncias das espécies independente de efeitos biogeográficos ou temporais (Wesuls *et al.*, 2012). Em seguida foi realizada uma RLQ modificada utilizando a matriz **Q** original e as matrizes **R_r** e **L_r**. Foram interpretadas somente as variáveis com correlações maiores do que 0,5 com o primeiro ou segundo eixo da parcial RLQ. Todas as análises

foram realizadas no software R (R Development Core Team, 2012) utilizando o pacote “ade4” (Dray & Dufour, 2007).

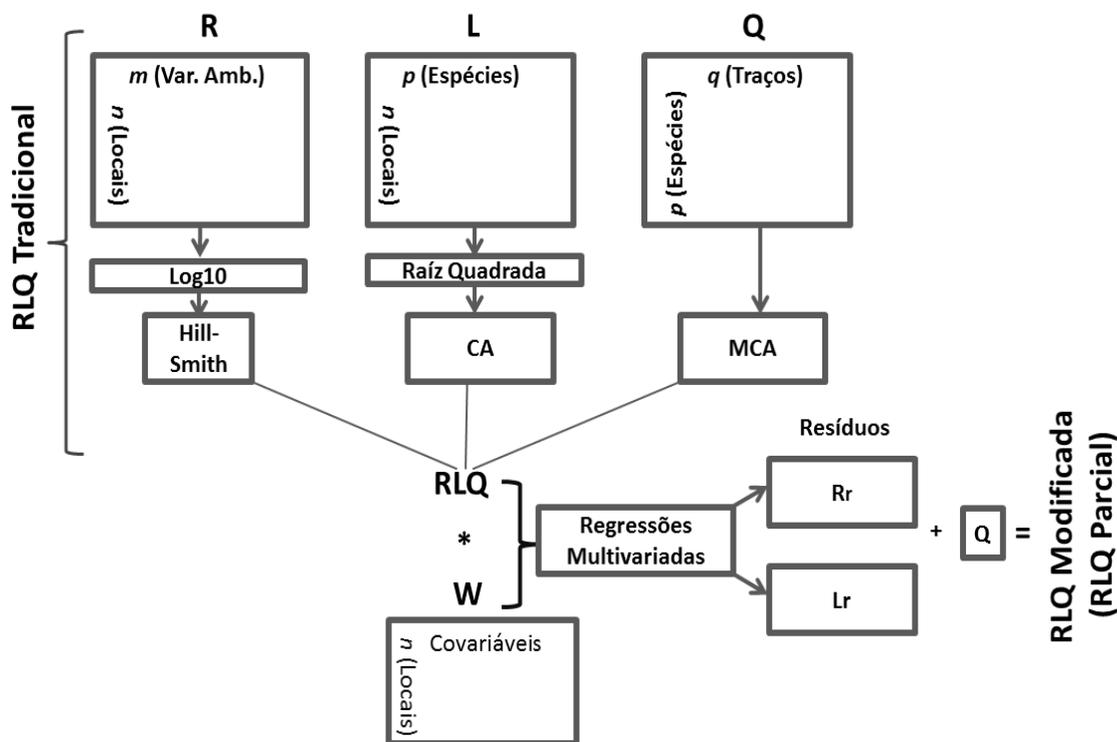


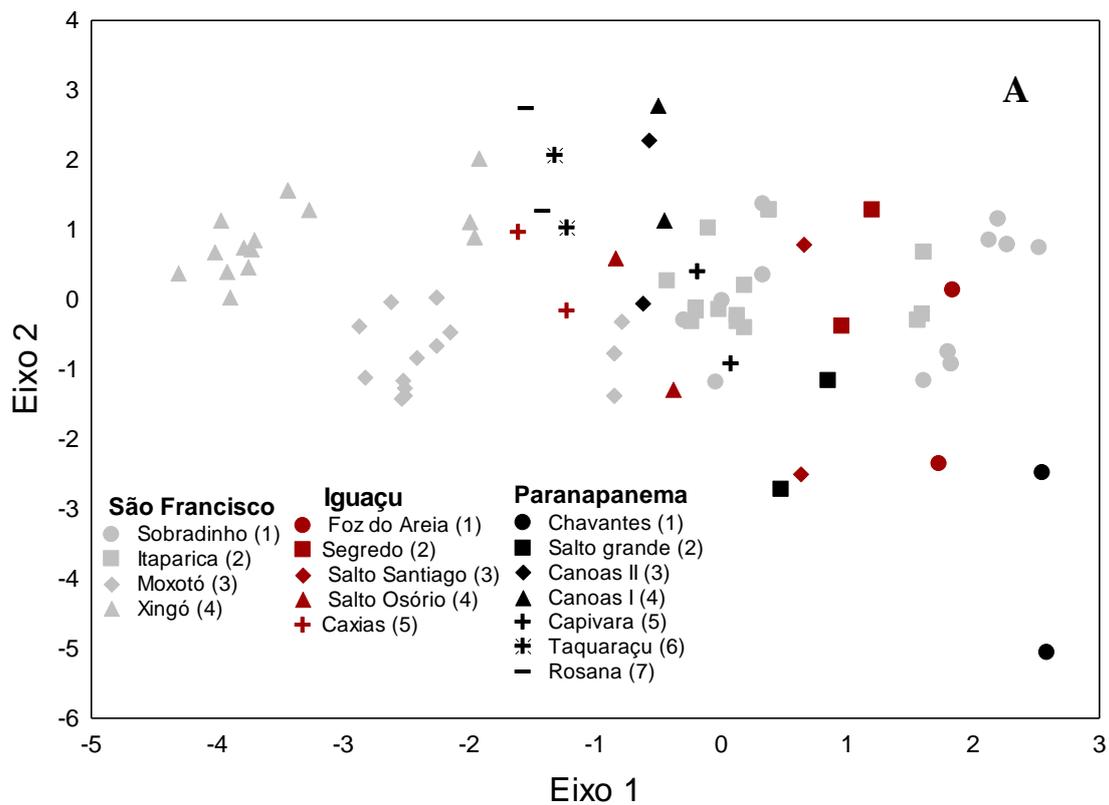
Figura 2: Desenho esquemático da análise RLQ parcial. O primeiro esquema mostra a RLQ tradicional. A matriz R contendo os dados ambientais é analisada através de uma análise de Hill-Smith. A matriz de abundância das espécies (L) é analisada por uma CA para sumarizar suas principais estruturas. A matriz Q contendo traços de história de vida é analisada através de uma Análise de Correspondência Múltipla (MAC). Em seguida é calculada a RLQ parcial, onde é adicionada uma matriz W com covariáveis. São calculadas duas regressões multivariadas utilizando a Matriz W e os resíduos dos modelos são apresentados nas matrizes R_r e L_r . Em seguida é realizada uma RLQ modificada utilizando a matriz Q original

2.3 RESULTADOS

O resultado da ordenação do primeiro e segundo eixo da RLQ parcial, para os locais, mostrou forte correlação com a posição dos reservatórios na cascata (Fig. 3A). O lado positivo do primeiro eixo foi representado por reservatórios localizados na região superior da cascata, tais como, Sobradinho, Itaparica, Foz do Areia, Segredo, Chavantes e Salto Grande. Por outro lado, os lados negativos tanto do primeiro quanto do segundo eixo estiveram representados por reservatórios localizados nas porções media (Moxotó, Salto Osório, Canoas II, Canoas I) e inferior (Xingó, Caxias, Capivara, Taquaruçu e Rosana) da cascata.

Os dois primeiros eixos da RLQ parcial contabilizaram 92,5 % da variação total (Tabela 3). A composição dos traços das assembleias locais está correlacionada com

diferentes variáveis ambientais (Fig. 3B,C). Positivamente, o primeiro eixo representa espécies migradoras e invertívoras, correlacionadas com as variáveis área, comprimento, tempo de residência e com a variável local turbidez (Tabela 3). Para o lado negativo do primeiro eixo, espécies não migradoras e piscívoras foram significativamente associadas com as variáveis posição e tipo de operação (Fio d'água). De acordo com o segundo eixo, espécies de pequeno porte, sem cuidado parental, com fecundação externa e bentopelágicas estiveram associadas com reservatórios mais antigos. A relação entre as variáveis ambientais e os traços de história de vida está sumarizada na Fig. 5.



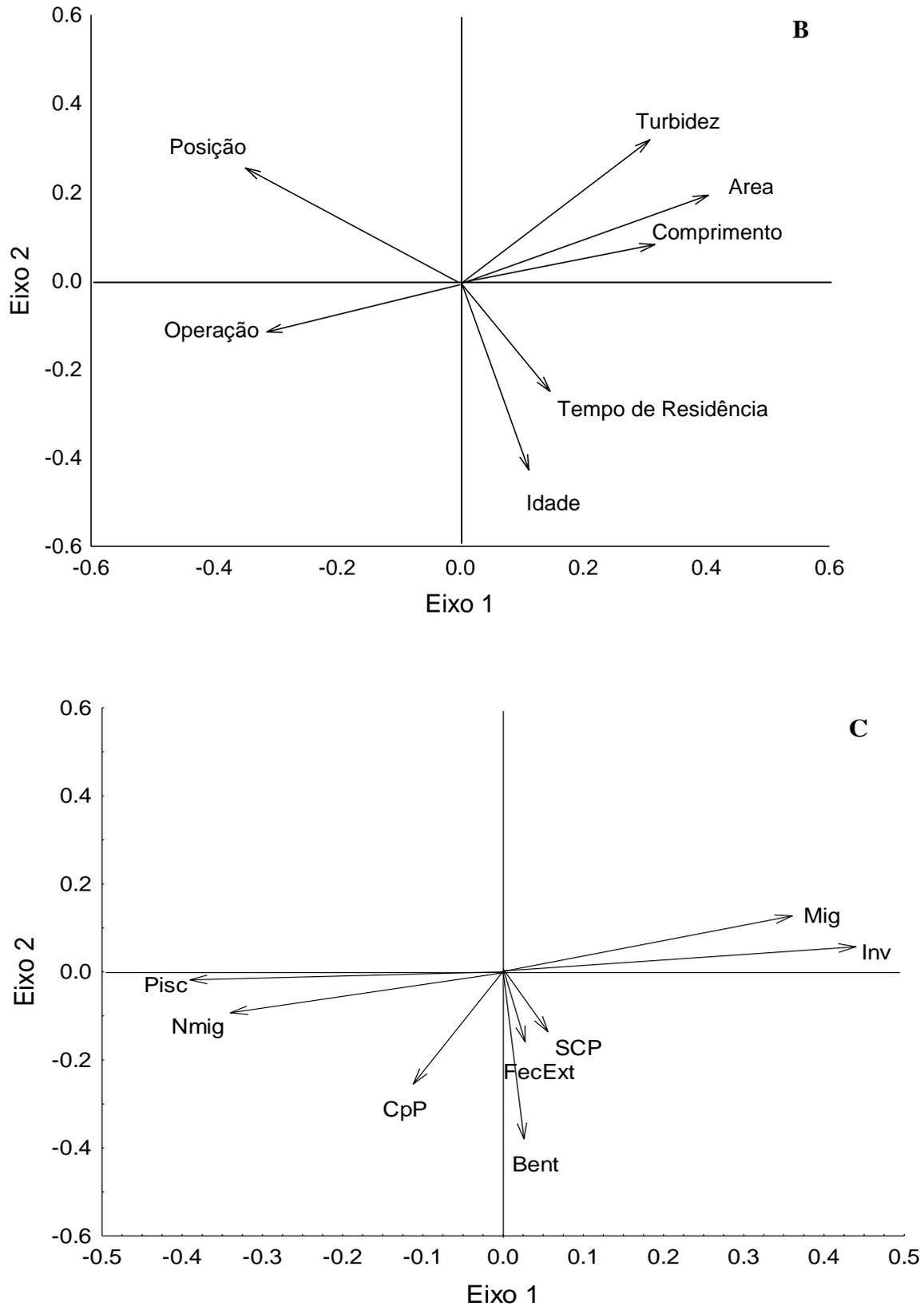


Figura 3. A) Escores dos locais dos dois primeiros eixos da RLQ parcial. A covariável considerada foi a bacia Hidrográfica/ano. Números entre parênteses indicam posição do reservatório na bacia. B) Ordenação variáveis ambientais da **RLQ parcial** realizada sobre as bacias Hidrográficas do São Francisco, Paranapanema e Iguaçu. C) Ordenação dos traços da parcial **RLQ** realizada sobre as bacias hidrográficas

do São Francisco, Paranapanema e Iguaçu. A Covariável considerada foi a bacia hidrográfica/ano. Inv = Invertívoro; Pisc = Piscívoro; Mig = Migrador; Nmig = Não Migrador; FecEx = Fecundação Externa; SCP = Sem cuidado Parental; Bent = Bentopelágico; CpP = Pequeno.

Tabela 3. Resumo das variáveis ambientais (A) e traços (B) mais importantes associadas de forma positiva e negativa (em negrito) na RLQ parcial para o conjunto de bacias hidrográficas analisadas. Foram interpretadas as variáveis com correlações acima de 0,5. C) Corresponde a Variância explicada que refere-se a porcentagem de co-inércia dos dados ambientais (R) e traços funcionais (Q) representada em cada eixo da RLQ parcial. ODS = Oxigênio dissolvido; Inv = Invertívoro; Pisc = Piscívoro; Ins = Insetívoro; Herb = Herbívoro; Omn = Omnívoro; Planc = Plancívoro; Det = Detritívoro; Mig = Migrador; Nmig = Não Migrador; FecEx = Fecundação Externa; FecIn = Fecundação Interna; CCP = Com Cuidado Parental; SCP = Sem cuidado Parental; Pel = Pelágico; Bent = Bentopelágico; Bem = Bentônico; CpG = Grande; CpM = Médio; CpP = Pequeno.

	Eixo 1	Eixo 2
A) Variáveis Ambientais		
Posição	-0,72	0,25
Idade	0,16	-0,54
Área	0,61	0,06
Comprimento	0,69	0,18
Tempo de residência	0,66	-0,24
Turbidez	0,53	0,42
Operação	-0,77	-0,08
Temperatura	-0,02	0,46
ODS	-0,05	-0,36
Clorofila <i>-a</i>	-0,05	0,45
B) Traços de história de vida		
Inv	0,52	-0,07
Pis	-0,53	-0,03
Ins	-0,27	-0,36
Herb	0,19	-0,00
Omn	0,20	0,34
Planc	-0,01	0,07
Det	0,09	0,16
Mig	0,59	0,18
Nmig	-0,59	-0,18
CCP	-0,19	0,51
SCP	0,19	-0,51
FecIn	-0,13	0,71
FecEx	0,13	-0,71
Bem	-0,06	0,82
Bent	0,01	-0,72
Pel	0,06	0,06

CpP	-0,28	-0,52
CpM	0,47	0,25
CpG	-0,22	0,38
C) Variância explicada (%)	79,88	12,67
Variância Acumulada (%)	79,88	92,46

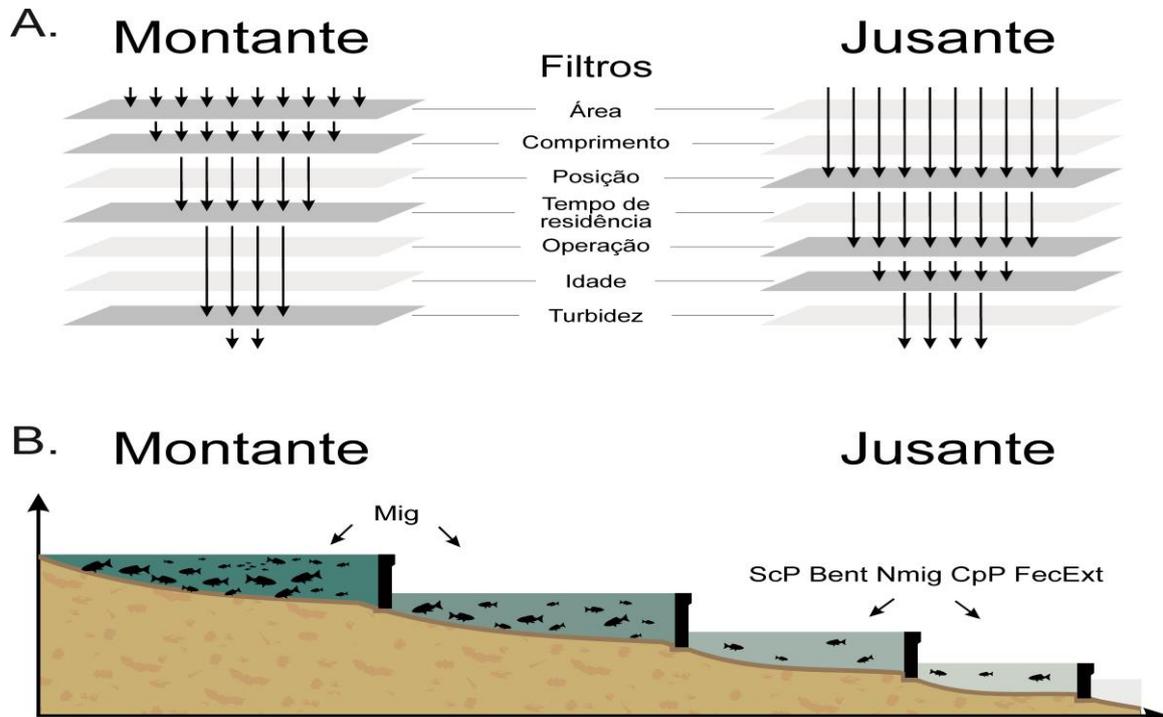


Figura 5. Esquema representando as correlações entre traços de história de vida e variáveis ambientais. A) Variáveis ambientais que atuaram na seleção dos traços no gradiente longitudinal da cascata de reservatórios. B) Traços de história de vida com maiores correlações com as variáveis ambientais. Na figura B, na parte superior (Montante) é apresentada a relação entre o traço migradores com as variáveis ambientais área, comprimento, turbidez e tempo de residência. Na parte inferior (Jusante) da cascata é evidenciada a relação entre os traços Sem cuidado parental, bentopelágico, Fecundação Externa, não migrador e comprimento corporal pequeno com as variáveis ambientais posição e operação. A variação na coloração da água indica processos de mudanças limnológicas, sobretudo a diminuição da turbidez acarretadas pela disposição de reservatórios em cascatas (Barbosa *et al.*, 1999). Ver tabela 2 para siglas correspondentes aos traços de história de vida.

2.4 DISCUSSÃO

Embora as três bacias hidrográficas apresentem diferentes composições regionais de espécies (Britski, Sato & Rosa, 1984; Baumgartner *et al.*, 2012), as variáveis posição do reservatório na cascata, área, comprimento e tempo de residência da água foram fortemente correlacionadas com traços de história de vida das espécies. Porém, a única variável ambiental local selecionada foi a turbidez, diretamente relacionada ao processo de oligotrofização (Ney, 1996) no sentido montante-jusante. Oligotrofização é um padrão recorrente em bacias hidrográficas com sistemas de reservatórios dispostos em

configuração de cascata (Straskraba, 1990; Barbosa *et al.*, 1999), resultante da diminuição de nutrientes e turbidez ao longo do gradiente longitudinal, em virtude da retenção de sólidos.

Os resultados obtidos evidenciam que a fragmentação de um rio por sucessivas barragens leva a uniformidade de traços ao longo do gradiente longitudinal. Traços de história de vida mais conservativos, sobretudo aqueles relacionados a aspectos reprodutivos (presença de comportamento migratório, de cuidado parental e o tipo de fecundação), foram os mais correlacionados com os gradientes ambientais. Resultados similares foram encontrados por trabalhos em outras regiões (Irz *et al.*, 2007; Eros *et al.*, 2009; Mims & Olden, 2013; McManamay *et al.*, 2014). Há evidências que traços relacionados a aspectos reprodutivos (ex. período de desova) das assembleias de peixes são os principais responsáveis por estruturações espaciais em lagos e reservatórios na França (Irz *et al.*, 2007) e Estados Unidos (Eros *et al.*, 2009).

Barragens reduzem a variabilidade e sazonalidade do fluxo (Poff *et al.*, 2007) geralmente reduzindo a frequência de grandes cheias e aumentando a frequência de pequenos pulsos (Magilligan & Nislow, 2005). Essas grandes cheias atuam na sincronização de eventos biológicos das espécies tais como migração, maturação gonadal, desova e desenvolvimento de formas iniciais (Junk *et al.*, 1989; Agostinho & Júlio Jr, 1999; Oliveira *et al.*, 2015). Essas mudanças podem levar à algumas mudanças bióticas, com favorecimento de alguns traços reprodutivos em detrimento a outros. Por exemplo, espécies com estratégia oportunista são favorecidas por frequentes e intensos distúrbios, as de estratégia de equilíbrio são caracterizadas por ciclos de vida diretamente relacionados a alta sazonalidade, enquanto que espécies de equilíbrio são favorecidas por *habitats* estáveis com baixa variabilidade ambiental (Winemiller & Rose, 1992).

A análise RLQ parcial apontou uma forte relação entre peixes migradores (periódicas, *sensu* Winemiller, 1989) com área, comprimento, tempo de residência e turbidez. Essa correlação foi mais forte em reservatórios localizados nos trechos superiores das três bacias, que operam na forma de acumulação e com maiores valores de turbidez. Na bacia do rio São Francisco, essas espécies estiveram correlacionadas com os reservatórios de Sobradinho e Itaparica, os primeiros da cascata. Ambos os reservatórios apresentam grandes extensões de trechos livres de barramento a montante, grandes comprimentos, área e a presença de tributários. Há três possíveis explicações para esse padrão. Primeiro, esses reservatórios estão localizados no início da cascata não possuindo

desse modo barreiras físicas, que bloqueiem abruptamente o movimento dos peixes, sobretudo dos reofílicos para trechos superiores (Petts, 1980; Liermann *et al.*, 2012; Pelicice, Pompeu & Agostinho, 2014). Segundo, por possuírem maiores áreas e extensão esses locais seriam favoráveis a permanência de migradores de curta distância. E terceiro, os maiores valores de turbidez são benéficos para as formas iniciais, sendo extremamente importante para a manutenção de diversos *habitats* como berçários e refúgios (Cerny *et al.*, 2003),

Tendência ecológica similar também é reportada para o reservatório de Itaipu no Brasil, que conta com trecho livre a montante, com aproximadamente 230 km (Agostinho *et al.*, 2016). Essa área abriga frações relevantes da biodiversidade, sendo caracterizada como essencial para manutenção do ciclo de vida de muitas espécies, sobretudo as migradoras, funcionando como grandes áreas de refúgios em meio a ambientes degradados (Agostinho *et al.*, 2004). Embora Miranda & Dembkowski (2015) tenham encontrado que a diversidade de peixes reofílicos aumentou no sentido jusante da cascata do rio Tennessee, dentro dos reservatórios foi observado uma maior abundância dessas espécies nas regiões superiores com características mais lólicas e com maior diversidade de *habitats*.

Espécies não migradoras e piscívoras foram mais abundantes em reservatórios localizados nos trechos inferiores das cascatas, cujos reservatórios são, em geral, do tipo fio d'água. Essa associação pode ser explicada considerando que reservatórios em trechos inferiores apresentam menores valores de turbidez, resultado das altas taxas de sedimentação a montante (Ney, 1996; Barbosa *et al.*, 1999). A turbidez tem relação direta com a disponibilidade de luz e adaptação sensorial dos peixes para predação (Tejerina-Garro *et al.*; 1998), favorecendo desse modo espécies piscívoras com tática de predação visual. Além disso, nas regiões analisadas, reservatórios localizados na porção inferior apresentam, em geral, menores áreas e comprimentos. Espécies piscívoras de ambientes lênticos têm maior sucesso em reservatórios de pequeno comprimento (Agostinho & Julio Jr, 1996).

Nós também encontramos uma associação entre espécies bentopelágicas, de pequeno porte, com fecundação externa e que não cuidam da prole com a variável idade do reservatório. Esses traços ocorreram, principalmente, nos reservatórios com idades superiores a 35 anos. Em geral, com o passar do tempo, após a fase de estabilização, é comum que a fauna de peixes de reservatórios seja composta, principalmente, por

espécies oportunistas (*sensu* Winemiller, 1989), com tamanho corporal pequeno, com rápido crescimento, maturação sexual precoce e adaptadas a viver em ambientes com perturbações frequentes (Winemiller, 2005) e que ocupam regiões litorâneas do reservatório (Agostinho *et al.*, 2016). Após a transformação de ambiente lótico para lêntico, espécies com adaptações para ambientes de rápido fluxo tendem a diminuir suas populações ou desaparecer (Agostinho *et al.*, 2008; 2016). Tal fato é resultado da ausência de pré-adaptações a vida lacustre nas assembleias de peixes dos trópicos (Fernando & Holcik, 1982; Gomes & Miranda, 2001), com exceção do leste da África, que possui uma alta diversidade de peixes adaptadas a vida lacustre (Fernando & Holčík, 1982).

Em relação a traços relacionados a padrões alimentares foram encontradas duas fortes correlações: o traço invertívoro com as variáveis ambientais área, comprimento, tempo de residência e turbidez, e piscívoro com posição e operação. É predito que a heterogeneidade de *habitat* aumenta com o tamanho da área (MacArthur & Wilson, 1967), oferecendo assim um maior número de nicho e conseqüentemente uma maior quantidade de recurso alimentar. Portanto reservatórios com maiores áreas suportaria uma maior abundancia de peixes invertívoros devido a maior disponibilidade de recursos, a exemplo uma maior diversidade de macroinvertebrados bentônicos (Santos *et al.*, 2016). Os resultados obtidos demonstraram que os filtros ambientais analisados não são importantes para os outros grupos tróficos, ocorrendo um maiores abundância em reservatórios com outras características ambientais. Em contraste, para cascatas de regiões temperadas foi observada uma heterogeneidade espacial na distribuição dos grupos tróficos, resultado dos gradientes longitudinais de níveis de nutriente, disponibilidade de presas e diferenças nas áreas litorâneas dos reservatórios (Miranda, 2008).

Assim, confirma-se a hipótese de que a construção de reservatórios em cascata resulta em uma seleção longitudinal de traços de história de vida nas assembleias de peixes, determinando assim a sua estrutura e composição. Estes filtros ambientais, principalmente os regionais, são determinantes na estruturação de comunidades de peixes em cascatas de reservatórios. Particularidades de cada bacia hidrográfica podem determinar os padrões longitudinais individuais para cada bacia. Porém, o sinergismo entre todos os aspectos supracitados reportou efeitos comuns entre as bacias.

Essa consistência na resposta da ictiofauna atenta que a construção de reservatórios em cascatas podem provocar perdas de serviços ecossistêmicos, mesmo em regiões temperadas e algumas regiões tropicais como o leste da África, que possuem peixes com características lacustres (Fernando & Holčík, 1982). Isso provavelmente incidirá nas atividades pesqueiras, a exemplo das regiões tropicais, onde há uma diminuição abrupta na captura das espécies economicamente mais importantes (Agostinho *et al.*, 2007; Hoeinghaus *et al.*, 2009). Sendo assim, foi possível a identificação de traços e variáveis ambientais específicas, responsáveis por marcantes padrões ecológicos. Por fim, encorajamos fortemente a realização de pesquisas em rios com configurações similares.

REFERÊNCIAS

- Agostinho, A.A. & Júlio Jr., H.F. (1999) Peixes da bacia do alto rio Paraná. In: *Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais* (Lowe-McConnell, R.H.). 535p. EDUSP, São Paulo.
- Agostinho, A.A., Miranda, L.E., Bini, L.M., Gomes, L.C., Thomaz, S.M. & Suzuki, H.I. (1999) Patterns of colonization in neotropical reservoirs, and prognoses on aging. In: *Theoretical reservoir ecology and its applications* (Tundisi, J.G. & M. Straskraba), pp. 227-265. São Carlos-.
- Agostinho, A.A., Gomes, L.C., Veríssimo, S. & Okada, E.K. (2004) Flood regime, dam regulation and fish in the Upper Paraná river: effects on assemblage attributes, reproduction and recruitment. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **14**: 11-19.
- Agostinho, A.A., Gomes, L.C. & Pelicice, F.M. (2007a) *Ecologia e manejo de recursos pesqueiros em reservatórios do Brasil*. Eduem, Maringá.
- Agostinho, A.A., Marques, E.E., Agostinho, C.S., Almeida, D.A., Oliveira, R.J. & Rodrigues, J.B.M. (2007b) Fish ladder of Lajeado Dam: migration on one way routes? *Neotropical Ichthyology*, **5**, 121–130.
- Agostinho, A.A., Pelicice, F.M., Petry, A.C., Gomes, L.C. & Júlio Jr., H.F. (2007c) Fish diversity in the upper Paraná River basin: habitats, fisheries, management and conservation. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, **10** (2), 174–186.
- Agostinho, A.A., Pelicice, F.M. & Gomes, L.C. (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.

- Agostinho, A.A., Gomes, L.C., Santos, N.C.L., Ortega, J.C.G. & Pelicice, F.M. (2016) Fish assemblages in Neotropical reservoirs: Colonization patterns, impacts and management. *Fisheries Research*, doi:10.1016/j.fishres.2015.04.006.
- ANEEL, Agência Nacional de Energia Elétrica (Brasil) (2002) Atlas de energia elétrica do Brasil / Agência Nacional de Energia Elétrica. 153p. ANEEL, Brasília.
- Barbosa, F.A.R., Padisák, J., Espindola, E.L.G., Borics, G. & Rocha, O. 1999. The cascading Reservoir Continuum Concept (CRCC) and its application to the River Tietê basin, São Paulo State, Brazil. In: *Theoretical reservoir ecology and its applications* (Tundisi, J.G. & Straskaba, M.), pp. 425-437. International Institute of Ecology, Brazilian Academy of Sciences and Backhuys Publishers, São Carlos.
- Baumgartner, G., Pavanelli, C.S., Baumgartner, D., Bifi, A.G., Debona, T. & Frana, V.A. (2012) Peixes do baixo rio Iguaçu. 203p., Eduem, Maringá.
- Britski, H.A., Sato, Y. & Rosa, A.B.S. (1984) *Manual de identificação de peixes da região de Três Marias (com chaves de identificação para os peixes da bacia do São Francisco)*, Brasília, câmara dos deputados/CODEVASF. 143p.
- Bunn, S.E. & Arthington, A.H. (2002) Basic principles and consequences of altered hydrological regimes for aquatic biodiversity. *Environmental Management*, **30**, 492-507.
- Castro, R.M.C., Lilian Casatti, Hertz F. Santos, Katiane M. Ferreira, Alexandre C. Ribeiro, Ricardo C. Benine, *et al.* (2003) Estrutura e composição da ictiofauna de riachos do rio Paranapanema, Sudeste e Sul do Brasil. *Biota Neotropica*, **3**, (1), 1-6.
- Cerny, J., Copp, G.H., Kova, V., Gozlan, R. & Vilizzi, L. (2003) Initial impact of the Gab ikovo hydroelectric scheme on the species richness and composition of 0+ fish assemblages in the Slovak flood plain, River Danube. *River Research and Applications*, **19**, 749-766.
- Dray, S. & Dufour, A.B. (2007) The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *Journal of Statistical Software*, **22** (4), 1-20.
- Dolédec, S., Chessel, D., Ter Braak, C. J. F. & Champely, S. (1996) Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics*, **3**, 143-166.
- Eros, T., Heino, J., Schmera, D. & Rask, M. (2009) Characterising functional trait diversity and trait–environment relationships in fish assemblages of boreal lakes. *Freshwater Biology*, **54**, 1788–1803.

- Fernando, C. H. & Holčík, J. (1982) The nature of fish communities: a factor influencing the fishery potential of tropical lakes and reservoirs. *Hydrobiologia*, **97**, 127–140.
- Froese, R. & Pauly, D (2014) FISHBASE 2014. World Wide Web electronic publication. Available at: <http://www.fishbase.org> (acessado em Fevereiro de 2015).
- Gomes, L. C. & Miranda, L. E. (2001) Riverine characteristics dictate composition of fish assemblages and limit fisheries in reservoirs of the upper Parana- River basin. *Regulated Rivers: Research & Management*, **17** (1), 67-76.
- Grill, G., Lehner, B., Lumsdon, A. E., Macdonald, G. K., Zarfl, C. & Liermann, C. R. (2015) An index-based framework for assessing patterns and trends in river fragmentation and flow regulation by global dams at multiple scales. *Science*. doi:10.1088/1748-9326/10/1/015001.
- Hill, M. O. & Smith A. J. E. (1976) Principal component analysis of taxonomic data with multi-state discrete characters. *Taxon*, **25**, 249–255.
- Hoeninghaus, D. J., Agostinho, A. A., Gomes, L. C., Pelicice, F. M., Okada, E. K., Latini, J. D. *et al.* (2009) Effects of river impoundment on 854 ecosystem services of large tropical rivers: embodied energy and market value of artisanal fisheries. *Conservation Biology*, **23**, 1222–1231.
- Irz, P., Michonneau, F., Oberdorff, T., Whittier, T.H., Lamouroux, N., Mouillot, D. & Argillier, C. (2007) Fish community comparison along environmental gradients in lakes of France and north-east USA. *Global Ecology and Biogeography*, **16** (3), 350-366.
- Junk, W.L., Baylay, P.B. & Sparks, R.E. (1989) The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **106**, 110-127.
- Keck, B.P., Marion, Z.H., Martin, D.J., Kaufman, J.C., Harden, C.P., Schwartz, J.S. & Richard J. (2014) Fish Functional Traits Correlated with Environmental Variables in a Temperate Biodiversity Hotspot. *Plos one*, **9** (3), e93237.
- Kruk, A. & Penczak, T. (2003) Impoundment impact on populations of facultative riverine fish. *International Journal of Limnology*, no. 39, p. 197–210.
- Liermann, C.R., Nilsson, C., Robertson, J. & Ng, R.Y. (2012) Implications of Dam Obstruction for Global Freshwater Fish Diversity. *BioScience*, **62** (6), 539-548.
- Maack, R. (2002) *Geografia física do Estado do Paraná*. 3.ed. Imprensa Oficial. Curitiba.
- Magilligan F.J. & Nislow K.H. (2005) Changes in hydrologic regime by dams. *Geomorphology*, **71**, 61–78.

- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- McManamay, R.A. & Frimpong, E.A. (2014) Hydrologic filtering of fish life history strategies across the US and implications for streamflow alteration. *Ecological Applications*, **25**, 243–263
- Mims, M.C. & Olden, J.D. (2012) Life history theory predicts fish assemblage response to hydrologic regimes. *Ecology*, **93**, 35–45.
- Mims, M.C. & Olden, J.D. (2013) Fish assemblages respond to altered flow regimes via ecological filtering of life history strategies. *Freshwater Biology*, **58**, 50–62.
- Miranda, L. E., Habrat, M. & Miyazono S. (2008) Longitudinal gradients along a reservoir cascade. *Transactions of the American Fisheries Society*, **137**, 1851-1865.
- Miranda, L. E. & Dembkowski, D. J. (2015) Evidence for Serial Discontinuity in the fish community of a heavily impounded river. *River Research and Applications*. DOI: 10.1002/rra.2936
- Ney, J.J. (1996). Oligotrophication and its discontents: effects of reduced nutrient loading on reservoir fisheries. In *Multidimensional approaches to reservoir fisheries management*, 16 (Miranda, L. E. & Devries, D. R. eds), pp. 285-295. Bethesda, American Fisheries Society Symposium.
- Nilsson, C., Reidy C. A., Dynesius, M. & Revenga, C. (2005) Fragmentation and flow regulation of the world's large river systems. *Science*, **308**, 405-408.
- Oliveira, A.G., Suzuki, H.I., Gomes, L.C. & Agostinho, A.A. (2015) Interspecific variation in migratory fish recruitment in the Upper Paraná River: effects of the duration and timing of floods. *Environmental Biology Fish*, **98**, 327–1337.
- Pelicice, F.M., Pompeu, P.S. & Agostinho, A.A. (2015) Large reservoirs as ecological barriers to downstream movements of Neotropical migratory fish. *Fish and Fisheries*. DOI: 10.1111/faf.12089.
- Petts, G. (1980) Long-term consequences of upsetram impoundment. *Environmental Conservation*, **7** (4), 325-332.
- Poff, N.L. (1997) Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, **16**, 391-409.

- Poff, N.L., Olden, J.D., Merritt, D.M. & Pepin, D.M. (2007) Homogenization of regional river dynamics by dams and global biodiversity implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104** (14), 5732-5737.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. (2012) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. www.r-project.org. Acessado 20 de abril de 2015.
- Sampaio, T. (1944) Relatório dos rios Itapetininga e Paranapanema. *Revista do Instituto Geológico*, **2** (3), 222-271.
- Santos, N.C.L., Santana, H.S., Dias, R.M., Borges, H.L.F., Melo, V.F., Severi, W. *et al.* (2016) Distribution of benthic macroinvertebrates in a tropical reservoir cascade. *Hydrobiologia*, **765** (1), 265-275.
- Southwood T.R.E. (1977) Habitat, the templet for ecological strategies?. *Journal of Animal Ecology*, **46**,337-365.
- Straskraba, M. (1990). Limnological particularities of multiple reservoir series. *Archiv Für Hydrobiologie – Beiheft, Ergebnisse der Limnologie*, **33**, 677-678.
- Tedesco, P., Hugueny, B., Oberdorff, T., Durr, H.H., Merigoux, S. & de Merona, B. (2008) River hydrological seasonality influences life history strategies of tropical riverine fishes. *Oecologia*, **156**, 691–702.
- Tejerina-Garro, F. L. (2008) Biodiversidade e impactos ambientais no estado de Goiás: o meio aquático. Pp. 15-47. In: *Cerrado, sociedade e meio ambiente: desenvolvimento sustentável em Goiás* (Rocha, C., F. L. Tejerina-Garro & J. P. Pietrafesa), pp15-47. Editora da UCG. Goiânia,
- Townsend C.R. & Hildrew A.G. (1994) Species traits in relation to habitat templet for river systems. *Freshwater Biology*, **31**, 265–275.
- Wesuls, D., Oldeland, J. & Dray, S. (2012) Disentangling plant trait responses to livestock grazing from spatio-temporal variation: the partial RLQ approach. *Journal of Vegetation Science*, **23**, 98–113.
- Winemiller, K.O. (1989) Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia*, **81**, 225–241
- Winemiller, K.O. & Rose, K.A. (1992) Patterns of life-history diversification in North American fishes: implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **49**, 2196-2218.

Winemiller K.O. (2005) Life history strategies, population regulation, and implications for fisheries management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **52**, 872–885.

Winemiller, K. O., McIntyre, P. B., Castello, L., Fluet-Chouinard, E., Giarrizzo, T., Nam, S., Baird, I. G., Darwall, W., Lujan, N. K., Harrison, I., Stiassny, M. L. J., Silvano, R. A. M., Fitzgerald, D. B., Pelicice, F. M., Agostinho, A. A., Gomes, L. C., Albert, J. S., Baran, E., Petreire Jr., M., Zarfl, C., Mulligan, M., Sullivan, J. P., Arantes, C. C., Sousa, L. M., Koning, A. A., Hoeninghaus, D. J., Sabaj, M., Lundberg, J. G., Armbruster, J., Thieme, M. L., Petry, P., Zuanon, J., Torrente Vilara, G., Snoeks, J., Ou, C., Rainboth, W., Pavanelli, C. S., Akama, A., van Soesbergen, A., Sáenz, L. (2016) Balancing hydropower and biodiversity in the Amazon, Congo, and Mekong. Basin-scale planning is needed to minimize impacts in mega-diverse rivers. *Science*, **351**, 128-129.

3 OS EFEITOS CUMULATIVOS DE CASCATA DE RESERVATÓRIOS NEOTROPICAL SÃO MAIS FORTES EM PEIXES

RESUMO

Reservatórios estão entre as maiores ameaças a diversidade biológica e integridade dos ecossistemas de água doce e vem modificando a fisiografia de grandes rios e provocando marcantes alterações ambientais em escala global. Partindo do pressuposto que os reservatórios em série provocam marcantes mudanças longitudinais de natureza física, química e biológica, as seguintes hipóteses foram testadas: 1) Não são unicamente as modificações impostas nos fatores físico-químicos que explicam a estrutura de comunidades em cascata de reservatórios, mas também a alteração do regime hidrológico e o impacto na conectividade; e 2) os efeitos dos reservatórios acumulam-se a jusante, ao longo da cascata, e afetam de forma distinta as diferentes comunidades biológicas. Amostragens de três comunidades aquáticas (fitoplâncton, macroinvertebrados bentônicos e peixes) foram realizadas durante três anos na cascata de reservatórios do rio São Francisco, Brasil. Foram utilizadas como variáveis preditoras as ambientais (variáveis físico-químicas), volume acumulado (volume de água acumulada a montante), variação longitudinal e distância entre reservatórios. Foi utilizada a análise de partição da variância para estimar o papel relativo dos preditores ambientais e espaciais na estrutura das comunidades aquáticas. A variável ambiental foi mais importante para a comunidade fitoplanctônica. Efeitos significativos não foram reportados para a comunidade de macroinvertebrados bentônicos para nenhuma das variáveis preditoras. Já as variáveis espaciais e volume acumulado foram mais importantes para a comunidade de peixes. Assim, as hipóteses foram corroboradas, evidenciando efeitos cumulativos ao longo da cascata, indicando que os efeitos são mais severos do que os reportados na literatura. Desse modo, recomendamos que reservatórios em cascata não deveriam ser considerados dada à amplificação dos efeitos negativos sobre a biota e variáveis físico-químicas.

Palavra-chaves: Partição da variância, barragens, RDA, diversidade, comunidades, peixe, fitoplâncton, macroinvertebrados

ABSTRACT

Dams are considered to be the main threat to biodiversity and integrity of freshwater ecosystems. Reservoirs change the physiography of large rivers, causing severe environmental modifications in a global scale. From the assumption that a series of reservoirs cause important longitudinal changes of physical, chemical and biological nature, the following hypothesis were tested: 1) The structure of biological communities in reservoir cascades is not affected only by physical-chemical modifications of water quality, but also by changes on hydrologic patterns and impacts on river connectivity; and 2) Reservoirs have cumulative effects along the upper parts of the cascade and affect different communities in distinctive ways. Samples from three aquatic communities (phytoplankton, benthonic macroinvertebrates and fish) were collected during a period of three years in the reservoir cascade of São Francisco River, Brazil. As predictable variables we used environmental variables (physical-chemical variables), accumulated volume (water in storage upstream), longitudinal variations and distance between reservoirs. We used partitioning variation analysis to estimate the relative role of environmental and spatial predictors in freshwater communities' structure. Environmental variables were the most important factor affecting the phytoplankton community. None of the predictable variables had relevant reported effects over the benthonic macroinvertebrates community. On the other hand, spatial variables and accumulated volume were important factors affecting the structure of fish community. Therefore, the hypothesis were confirmed, providing evidence of cumulative effects along the cascade, indicating that effects are more severe than what is reported in the literature. In this way, we recommend that development of reservoirs in cascade should not be considered, due to the amplification of their negative impacts on the biota and physical-chemical variables.

Keywords: Partitioning variation analysis, dams, RDA, diversity, communities, fish, phytoplankton, macroinvertebrates

3.1 INTRODUÇÃO

O papel do regime hidrológico na manutenção da integridade ecológica e padrões de biodiversidade têm sido amplamente documentados (Poff *et al.*, 1997; Bunn & Arthington, 2002; Poff & Zimmerman, 2010). A complexa interação entre o regime de fluxo e características físicas do habitat representa um dos principais determinantes nos padrões de distribuição, abundância e diversidade de organismos aquáticos fluviais (Townsend & Hildrew, 1994; Ward *et al.*, 1999; Poff *et al.*, 1997; Bunn & Arthington, 2002). Dentro de uma perspectiva ecológica, espécies aquáticas têm evoluído suas estratégias de vida principalmente em resposta ao regime hidrológico (Bunn & Arthington, 2002), sendo que eventos extremos, tais como cheias, exercem pressão seletiva sobre as populações aquáticas e predizem o relativo sucesso de diferentes espécies (Junk *et al.*, 1989; Poff *et al.*, 1997; Bunn & Arthington, 2002)

Distúrbios antropogênicos, em diversas escalas, têm sido apontados como causa de mudanças nesses padrões (Poff & Zimmerman, 2010; Ressayé *et al.*, 2015). Destacam-se entre as principais causas de distúrbios as barragens, que promovem profundas alterações na fisiografia de grandes rios (Rosenberg *et al.*, 2000) e são consideradas as maiores ameaças globais a diversidade e integridade dos ecossistemas de água doce (Votosmarty *et al.*, 2010, Winermiller *et al.*, 2016). O grande número de barragens em todo mundo, em geral para fins de geração de energia, têm criado uma configuração de reservatórios em série (cascatas) que altera, profundamente, a dinâmica hidrológica dos sistemas fluviais e promove, a partir do sinergismo entre os impactos de cada um, alterações drásticas ao longo de toda a bacia hidrográfica.

Duas das maiores consequências da construção de barragem são a fragmentação e regulação do fluxo, muitas vezes consideradas separadamente, embora interações entre as mesmas sejam conhecidas (Nilson *et al.*, 2005; Grill *et al.*, 2015). Fragmentação implica na perda de conectividade entre habitats, sendo especialmente danoso à migração e dispersão de organismos (Agostinho *et al.*, 2007; Ziv *et al.*, 2012), com implicações na estrutura das comunidades e nos padrões de biodiversidade em sistemas fluviais (Poff *et al.*, 1997). Por outro lado, a regulação do fluxo imposto pela operação da barragem promove mudanças na dinâmica hidrológica natural, sobretudo aquelas de reservatórios que possuem grandes áreas e capacidade de armazenamento (Grill *et al.*, 2015). Assim, a redistribuição das vazões dos sistemas fluviais resulta na diminuição da sazonalidade e variabilidade do fluxo (Poff *et al.*, 1997), eliminando picos de cheias e aumentando a frequência de pequenos pulsos (Magilligan & Nislow, 2005; Agostinho *et al.*, 2007). Isso

se traduz em reflexos negativos para muitas espécies aquáticas, que para completarem seus ciclos de vida, requerem uma série de diferentes tipos de habitats, cuja disponibilidade é regulada pelo regime hidrológico (Agostinho *et al.*, 2004; Bunn & Arthington, 2002).

A maior parte dos estudos em ecossistemas de água doce afetados tem focado em barragens isoladas, negligenciando o efeito cumulativo de múltiplas barragens em uma bacia hidrográfica (Castello & Macedo, 2015). Alguns padrões gerais para aspectos físico-químicos são reportados na literatura, durante e após a construção de reservatórios (Straskraba *et al.*, 1990), tais como alterações no transporte de partículas em suspensão e substâncias dissolvidas, retenção significativa de sedimentos e nutrientes, aumento de temperatura, diminuição da turbidez e do pH, além de efeitos indiretos nos processos químicos e biológicos, (redução do nível trófico e da produção primária) (Thornton, 1990; Straskraba *et al.*, 1990, Barbosa *et al.*, 1996), sendo esses processos exacerbados ao longo da cascata de reservatórios (Miranda & Dembkowski, 2015).

De maneira similar, estudos avaliando as consequências das alterações hidrológicas têm focado em componentes específicos da biodiversidade, dando pouca atenção a uma estrutura mais ampla do ecossistema. Algumas tendências têm sido evidenciadas para comunidades isoladamente. Por exemplo, para a comunidade fitoplanctônica, Silva *et al.* (2005) sugerem que a hidrodinâmica é o fator que mais afeta a estrutura das assembleias em reservatórios em cascata, enquanto Nogueira *et al.* (2010) reportam um efeito negativo das barragens na riqueza de espécies, atribuindo maiores valores associados a trechos não regulados. Para comunidade de macroinvertebrados bentônicos foi reportado a importância da heterogeneidade ambiental na determinação da composição e distribuição das assembleias ao longo da cascata de reservatórios, enfatizando uma relação com a posição do reservatório na bacia (Behrend *et al.*, 2012; Santos *et al.*, 2016). Por fim, para a comunidade de peixes em resposta as alterações hidrológicas e limnológicas, aliada à barreira física representada pelas barragens, são preditas mudanças em sua composição tanto dentro (Oliveira *et al.*, 2004; Ferrenze *et al.*, 2014; Miranda & Dembkowski, 2015) quanto entre os reservatórios (Chick *et al.*, 2006; Miranda, 2008; Ferrenze *et al.*, 2014; Miranda & Dembkowski, 2015).

Nesse contexto, os objetivos são 1) investigar o papel relativo de diferentes preditores de alteração do regime hidrológico [mudanças nas variáveis físico-químicas, modificações hidrológicas (medida como o volume de água acumulada a montante) e

ruptura na conectividade promovidos por reservatórios em série)] sobre distintos grupos taxonômicos e 2) avaliar as modificações das variáveis físico-químicas ao longo da cascata. Foram utilizadas três comunidades biológicas distintas (Fitoplâncton, macroinvertebrados bentônicos e peixes) e que respondem diferentemente ao gradiente ambiental. Assim, as hipóteses testadas são que: 1) Não são unicamente as modificações impostas nos fatores físico-químicos que explicam a estrutura de comunidades em cascata de reservatórios, mas também a alteração do regime hidrológico e o impacto na conectividade e 2) os efeitos dos reservatórios acumulam-se a jusante ao longo da cascata e afetam de forma distinta as diferentes comunidades biológicas. Espera-se que as modificações impostas pela alteração nas variáveis físico-químicas promovam modificações mais pronunciadas nas comunidades do fitoplâncton e macroinvertebrados bentônicos, uma vez que parâmetros físico-químicos tais como temperatura, nutrientes e sedimentos são preditos como importantes na estruturação dessas comunidades. Por outro lado, espera-se que os efeitos do volume acumulado ao longo da cascata e da ruptura da conectividade sejam maiores na comunidade de peixes, uma vez que o grupo é o mais afetado pelas barreiras físicas e hidrológicas impostas pelas barragens, incidindo negativamente em processos como migração e dispersão.

3.2 MATERIAL E MÉTODOS

3.2.1 Área de estudo

O estudo foi conduzido na bacia do Rio São Francisco (latitudes 7° 00' e 21°00' S e longitudes 35°00' e 47°40'), terceira maior bacia hidrográfica brasileira, com uma área de drenagem de aproximadamente 636.420 km², ocupando cerca de 8% do território brasileiro. Percorre aproximadamente 2.900 km e é classificado como 31° maior rio do mundo (Welcomme, 1985). Destaca-se que o terço médio e inferior da bacia está inserida dentro da região conhecida como Polígono das Secas, situado no Nordeste brasileiro, sujeito a longos períodos de estiagem sendo considerada a região semiárida mais populosa do mundo. Dotado de clima semi-árido, com período chuvoso de janeiro a abril e precipitação média anual de 350 mm, podendo chegar a 800 mm (Silva & Molion, 2004).

Nas últimas décadas, o rio São Francisco foi submetido a sucessivos represamentos visando à geração de energia e navegação. A primeira grande barragem foi a de Três Marias, construída em 1961. A partir da década de 70, foram construídas mais seis grandes barragens (Sobradinho, Itaparica, Moxotó, Paulo Afonso I-III, Paulo

Afonso IV e Xingó) (Tabela 1), nas regiões média, submédia e baixa do rio, formando uma sequência de reservatórios ao longo do trecho médio e baixo da bacia (Godinho & Godinho, 2003). Atualmente essa bacia tem o seu potencial hidrelétrico bastante aproveitado, com área total inundada de 5.856,2 km² (IBGE, 1999), sendo considerada a segunda maior em capacidade instalada de geração de energia no país.

Tabela 1: Características dos reservatórios estudados na cascata de reservatórios da bacia do rio São Francisco

Reservatório	Altitude (metros acima nível mar)	Área do reservatório (km²)	Volume (hm³)	Idade (Anos)	Tipo de Operação
Sobradinho	388	4214	34,116	36	acumulação
Itaparica	294	828	10,782	27	acumulação
Moxotó	241	93	1,150	39	Fio d'água
Paulo Afonso I,II,III	218	4,8	26,0	67	Fio d'água
Paulo Afonso IV	239	12,9	127,5	36	Fio d'água
Xingó	116	60	3,800	21	Fio d'água

Os seis reservatórios estudados estão inseridos nas regiões do médio (Sobradinho), submédio (Itaparica, Moxotó, Paulo Afonso I, II, III (PA I-III) e Paulo Afonso IV (PA IV)) e baixo São Francisco (Xingó) (Fig. 1), sendo os dois superiores operados em sistema de acumulação e os demais a fio d'água. Por este motivo, em função de sua posição na cascata e forma de operação, estão sujeitos a diferentes amplitudes de variação de nível e tempo médio de residência da água.

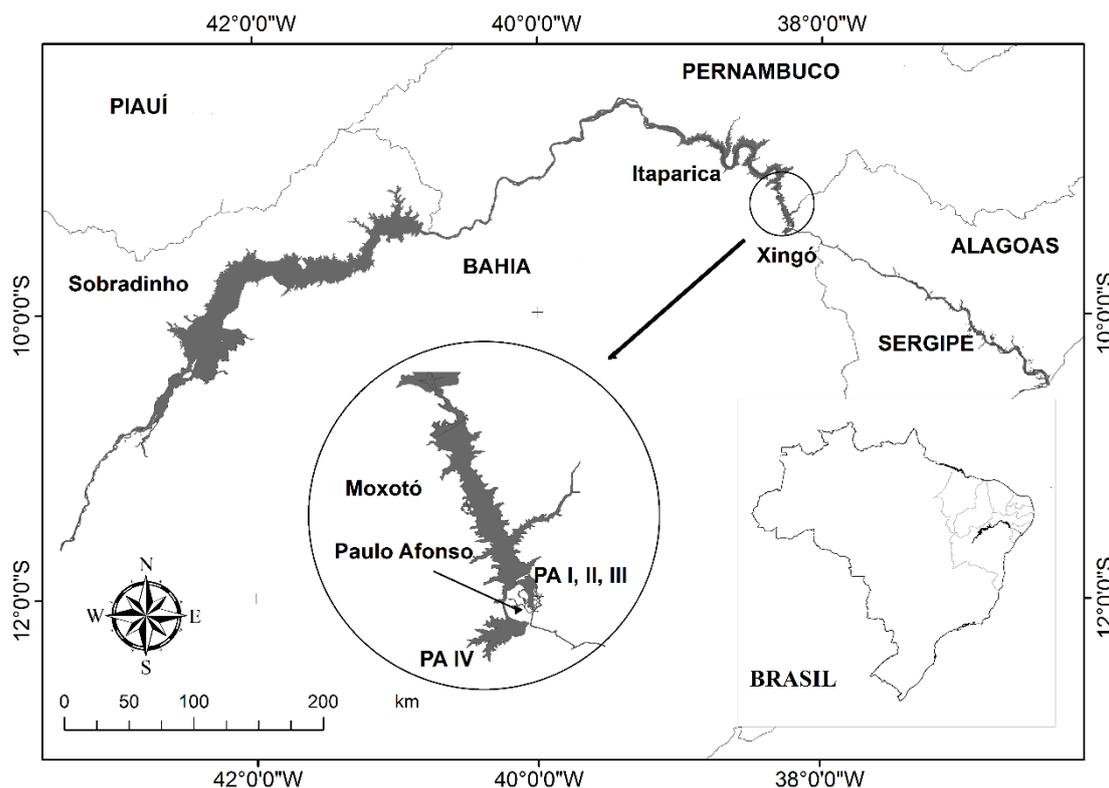


Figura 1. Mapa da área de estudo com a localização da cascata de reservatórios na bacia do rio São Francisco e a posição de cada reservatório na cascata.

3.2.2 Coleta de dados

3.2.2.1 Variáveis ambientais

Foram amostradas variáveis físicas e químicas ao longo da cascata de reservatórios, em campanhas trimestrais, entre outubro de 2006 e julho de 2009 no reservatório de Sobradinho, e entre dezembro de 2007 e setembro de 2010 nos demais reservatórios. Um total de 16 variáveis físico-químicas e três variáveis de composição granulométrica foram mensuradas. Temperatura ($^{\circ}\text{C}$), oxigênio dissolvido (mg L^{-1}), pH, salinidade, sólidos totais dissolvidos (STD; mg L^{-1}) e condutividade elétrica ($\mu\text{S cm}^{-1}$) foram medidos com o auxílio de um analisador multiparâmetro. A transparência da água (m) foi estimada através da leitura da profundidade do disco de Secchi, enquanto que a turbidez foi analisada através de turbidímetro (NTU).

Amostras de água para determinação das demais variáveis foram coletadas com uma garrafa de Van Dorn, com capacidade de 2,5 L. Fósforo total ($\mu\text{g L}^{-1}$), fosfato inorgânico ($\mu\text{g L}^{-1}$), fosfato total ($\mu\text{g L}^{-1}$) e cloretos (Cl) foram mensurados de acordo com metodologia proposta por APHA (2005). A alcalinidade total (CaCO_3) e a dureza total (CaCO_3) foram

determinadas segundo Goltermann et al. (1978). Nitrogênio inorgânico total – NIT ($\mu\text{g L}^{-1}$) (Nitrato (N-NO_3), nitrogênio amoniacal ($\text{mg L}^{-1} \text{N}$) e nitrito (N-NO_2)) foram mensurados segundo Mackereth *et al.* (1978) e Koroleff (1976). Por fim, as concentrações de pigmentos (clorofila-*a* e + feofitina) ($\mu\text{g L}^{-1}$) foram determinadas através do método proposto por Nusch (1980) e recomendações de Wetzel & Likens (2000). As classificações da textura do sedimento e da matéria orgânica foram feitas de acordo com Reichardt (1990) e EMBRAPA (1999).

3.2.2.2 Comunidades biológicas

Para testar as hipóteses propostas, foram realizadas amostragens de três grupos biológicos: fitoplâncton, macroinvertebrados bentônicos e peixes. As coletas foram realizadas nos seis reservatórios que compõem a cascata, sendo efetuadas em pontos distintos para cada comunidade.

Fitoplâncton

As amostragens dessa comunidade foram realizadas trimestralmente no mesmo período em que as variáveis físicas e químicas foram aferidas. Visando melhor representar a variabilidade espacial em cada reservatório foram selecionados trinta pontos de amostragem em Sobradinho (sendo 19 dentro do corpo do reservatório e 11 pontos a jusante em um trecho lótico até o reservatório de Itaparica), doze em Itaparica, oito em Moxotó, dois em PA I-III, quatro em PA IV e onze em Xingó.

As amostras quantitativas de fitoplâncton foram obtidas com frascos de vidro âmbar de 100 ml à sub-superfície da coluna de água e fixadas com solução de lugol acético. Inicialmente, a análise da comunidade fitoplanctônica foi realizada a partir da confecção de lâminas semi-permanentes e lâminas permanentes para a identificação de diatomáceas, confeccionadas a partir da metodologia proposta por Simonsen (1979), modificada por Moreira-Filho & Valente-Moreira (1981). A identificação e enquadramento taxonômico dos organismos foram realizados com chaves de identificação e as seguintes referências bibliográficas: Prescott & Vinyard (1982) e Komárek & Fott (1983), para as clorófitas; Komárek & Anagnostidis (1986, 2005) e Anagnostidis & Komárek (1988, 1990), para as cianobactérias; Popovský & Pfiester (1990), para os dinoflagelados; Krammer & Lange-Bertalot (1991) para as diatomáceas; e John *et al.* (2002), para os outros fitoflagelados. A

análise quantitativa foi realizada através da determinação da densidade dos organismos (ind. L⁻¹), segundo o método de Utermohl (Hasle, 1958).

Macroinvertebrados bêntonicos

As amostragens foram realizadas trimestralmente no mesmo período daquelas do fitoplâncton, utilizando pegador de fundo tipo Petersen modificado (0,0345 m²). Em cada local de amostragem, foram realizadas duas coletas; uma no corpo principal do reservatório (área limnética) e outra próxima às margens (área litorânea). No reservatório de Sobradinho, foram estabelecidos doze pontos de amostragem (seis na área limnética e seis na litorânea); oito em Itaparica (quatro na área limnética e quatro na área litorânea); seis em Moxotó (três na área limnética e três na litorânea); duas em PA I-III (uma na área limnética e uma na litorânea); quatro em PA IV (duas na área limnética e duas na litorânea); e oito em Xingó (quatro na área limnética e quatro na litorânea).

Em cada local, três amostras foram obtidas, armazenados em sacos plásticos e fixados em formalina a 4%. Em laboratório, o material biológico foi lavado com água, em uma série de crivos nos tamanhos de malha 2,0; 1,0 e 0,2 mm. Os animais retidos pelos dois primeiros crivos foram imediatamente removidos e conservados em etanol a 70%, e todos os sedimentos retidos pelo crivo de 0,2 milímetros foram preservados em álcool puro. Este último sedimento foi sujeito a flotação numa solução saturada de NaCl para separar o conteúdo orgânico do inorgânico e facilitar a quantificação e identificação de macroinvertebrados.

Os macroinvertebrados foram identificados até o menor nível taxonômico possível com base em publicações especializadas (Perez, 1988; Trivinho-Strixino & Strixino, 1995; Merritt & Cummins, 1996; Dominguez & Fernandez, 2001; Thorp & Covich, 2001) e conservados em etanol a 70%.

Peixes

As amostragens foram bimestrais e efetuadas entre novembro de 2006 e setembro de 2009 no reservatório de Sobradinho, e entre fevereiro de 2008 e dezembro de 2010 nos demais. Também foi amostrada a região fluvial, que corresponde a um trecho livre de barragens entre os reservatórios de Sobradinho e Itaparica. Foram utilizadas redes de espera com tamanhos de malha variados (12, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 50, 60, 70, 80 e 90 mm medidos entre nós adjacentes), com comprimento total de 50 m e altura variando

entre 1,44 e 4,00 m. As redes foram distribuídas em diferentes regiões dos reservatórios, considerando-se as zonas tradicionais de pesca e aquelas que apresentaram melhores condições de armação dos apetrechos nos diferentes biótopos existentes. Os pontos amostrais foram escolhidos com objetivo de representar a variabilidade do reservatório, ou seja, em decorrência da extensão da área monitorada no reservatório e da variação sazonal de seu volume, sendo os reservatórios de maiores extensões (Sobradinho e Itaparica) amostrados nas três diferentes zonas (Fluvial, Transição e Lacustre; sensu Thornton *et al.*, 1990) sendo um ponto em cada zona, enquanto que os menores reservatórios (Moxotó, PA I-III, PAIV e Xingó) foram amostrados nas imediações da barragem e na área de transição. As redes foram instaladas sempre ao anoitecer e recolhidas na manhã seguinte, com exposição de aproximadamente 12 h. Após a retirada das redes, os indivíduos foram identificados com base em Britski *et al.* (1984), pesados (peso total em gramas) e medidos (comprimento padrão em mm).

3.2.3 Análise de dados

O padrão de distribuição das variáveis físicas e químicas e dos pigmentos (clorofila- *a* e feofitina), entre os reservatórios, foi avaliado por meio de uma Análise de Componentes Principais (PCA). Para reduzir a amplitude dos valores e minimizar efeitos de escala, todas as variáveis, exceto pH, foram transformadas utilizando logaritmo natural. Essa transformação também foi utilizada para linearizar as variáveis, fato que melhora a performance da PCA.

Foi utilizada a análise de partição da variância (Fig. 2) para estimar o papel relativo dos preditores ambientais e espaciais na estrutura das comunidades aquáticas (Borcard *et al.*, 1992; Legendre & Legendre, 1998). A partição da variância utiliza uma série de análises de regressões parciais para estimar o quanto de variação da variável resposta é explicado por um conjunto de variáveis preditoras, enquanto controla um outro conjunto (Legendre & Legendre, 1998). Para as matrizes respostas, foram utilizados dados de abundância para todas as comunidades, sendo submetida a transformação de Hellinger para padronização dos dados (Legendre & Gallagher, 2001). A variação total nos dados das comunidades foi decomposta em componentes únicos e compartilhados do conjunto das matrizes preditoras ambientais e espaciais, segundo o método proposto por Borcard *et al.* (1992).

Quatro conjuntos de variáveis explanatórias foram utilizados: matriz ambiental, vetor volume acumulado, matriz variação longitudinal e matriz distância reservatórios. A matriz ambiental foi composta pelas variáveis físico-químicas anteriormente citadas, sendo acrescentadas as variáveis granulométricas para a comunidade de macroinvertebrados bentônicos.

Foram conduzidas diferentes estratégias para verificar o papel dos preditores de modificações hidrológicas. A primeira variável considerada foi o vetor volume acumulado, utilizada como um indicador (*Proxy*) para verificar o efeito do volume de água regulado ao longo da cascata. A mesma tem dados do volume represado acumulado pelos reservatórios a montante de cada local de amostragem ao longo da bacia, sendo a principal variável indicadora do efeito cumulativo dos reservatórios. O volume de água represada para cada reservatório foi obtido no site da Companhia Hidroelétrica do São Francisco (<http://www.chesf.gov.br/>).

A matriz variação longitudinal é indicadora da variação espacial ao longo da cascata e contém as distâncias de cada ponto de coleta até a foz e altitude. Por fim, a matriz distância reservatórios contém dados de distância dos locais de amostragem localizados no trecho lótico entre os reservatórios (apenas entre Sobradinho e Itaparica há presença de trecho lótico na cascata) até reservatório a montante e a jusante mais próximo. Essa matriz de distância reservatórios foi utilizada como *proxy* para avaliar a conectividade das comunidades em locais com fluxo livre. As distâncias e altitude de cada local de amostragem foram calculadas usando o Google Earth (<http://earth.google.com/>). Para a comunidade de macroinvertebrados bentônicos foram utilizadas apenas as matrizes ambiental, volume acumulado e longitudinal, uma vez que para esse grupo taxonômico não foi amostrado nas regiões lóticas entre os reservatórios.

Ainda, foi realizada a partição da variância utilizando a matriz ambiental como variável resposta e as demais como predictoras (volume acumulado, variação longitudinal e distância reservatórios) afim de verificar a importância relativas dos preditores na variação limnológica ao longo da cascata.

Devido ao fato de usar quatro matrizes explanatórias para as comunidades do fitoplâncton e peixes, dezesseis componentes de variância (ou frações de variação na análise canônica) foram gerados na partição da variância. No caso da comunidade de Macroinvertebrados bentônicos e da matriz Ambiental, que foram utilizadas apenas três matrizes predictoras no particionamento, oito componentes de variância foram gerados. A

decomposição dessas matrizes foi avaliada através do particionamento da variação, usando a função "varpart" do pacote "vegan" (Oksanen *et al.*, 2012) a partir do software R. Todas as análises foram realizadas no software estatístico livre R (R Core Team, 2012), com a utilização do pacote "vegan".

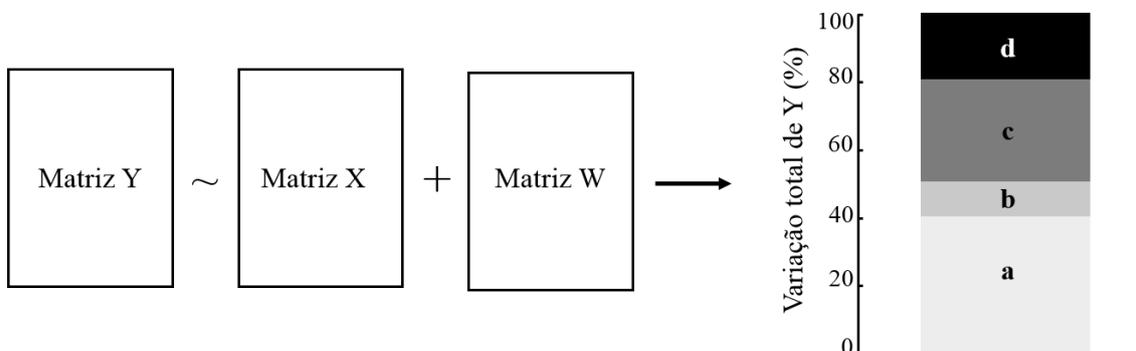


Figura 2 Partição da variância do conjunto de dados resposta (matriz Y) em função das matrizes explanatórias (X e W). A fração [a] representa a variação explicada puramente pela matriz X; a fração [b] é a variação explicada conjuntamente pelas matrizes X e W; a fração [c] é variação explicada puramente pela matriz W e a fração [d] é variação não explicada por nenhuma das matrizes.

A porcentagem da variação atribuída a cada uma das frações foi avaliado pelos valores do R^2 ajustado (Beisner *et al.*, 2006; Peres-Neto *et al.*, 2006). O uso do R^2 ajustado é mais adequado para este tipo de análise, visto que tais valores são independentes do tamanho da amostra e do número de variáveis explanatórias, e também possibilitam que os resultados sejam comparáveis (Peres-Neto *et al.*, 2006). A significância dos componentes puros da partição foi avaliada através de testes de Monte Carlo com 999 aleatorizações (Borcard *et al.*, 1992), utilizando a função "anova.cca" do programa R. Adicionalmente, uma Análise de redundância (RDA) foi utilizada para ajudar a explicar o efeito das variáveis volume acumulado e distância reservatórios (conectividade) na comunidade de peixes.

3.3 RESULTADOS

3.3.1 Variáveis ambientais

A análise de componentes principais representou 46,48 % da variabilidade total dos dados. Foi evidenciada uma separação entre os reservatórios, especialmente o

reservatório de Sobradinho, influenciado negativamente, se considerado o primeiro eixo, pelas variáveis turbidez (-0,848), fósforo (-0,616), fosfato total (-0,802) e nitrogênio inorgânico total (-0,508), e positivamente, no segundo eixo, pelas variáveis pigmentos (0,564) e fosfato inorgânico (0,469). Os demais reservatórios a jusante da cascata foram influenciados positivamente, no primeiro eixo, pelo pH (0,432) e oxigênio dissolvido (0,533) e também positivamente no segundo eixo pela condutividade (0,845) (Fig. 3).

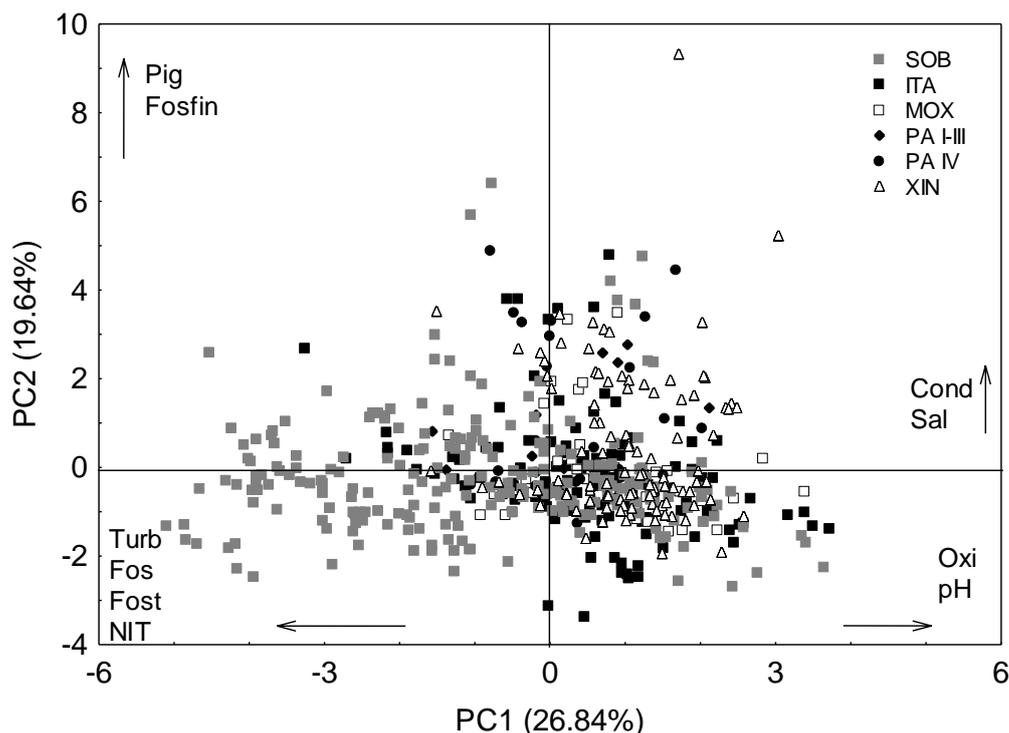


Figura 3: Diagrama da análise de componentes principais (PCA) dos parâmetros Físico-químicos nos seis reservatórios da cascata do rio São Francisco. SOB= Sobradinho; ITA = Itaparica; MOX = Moxotó; PAI-III = Paulo Afonso I, II, III; PAIV = Paulo Afonso IV; XIN = Xingó. Turb = turbidez; fos = Fósforo; Fost = fosfato total; Fosfin = fosfato inorgânico; NIT = nitrogênio inorgânico total; Pig = pigmentos; Cond = condutividade; Sal = salinidade; Oxi =oxigênio dissolvido

A partição da variância para a matriz ambiental e os três conjuntos de variáveis preditoras estudados mostrou que todos os efeitos puros foram significativamente correlacionados com as variáveis físico-químicas ao longo da cascata de reservatórios (Fig. 4). O maior valor de R^2 ajustado foi obtido para a variação longitudinal (0,07). Porém, a fração compartilhada entre as variáveis volume acumulado e variação longitudinal (0,15) revelou uma maior importância na variação dos parâmetros físico-químicos, apesar dessa fração não ser testável.

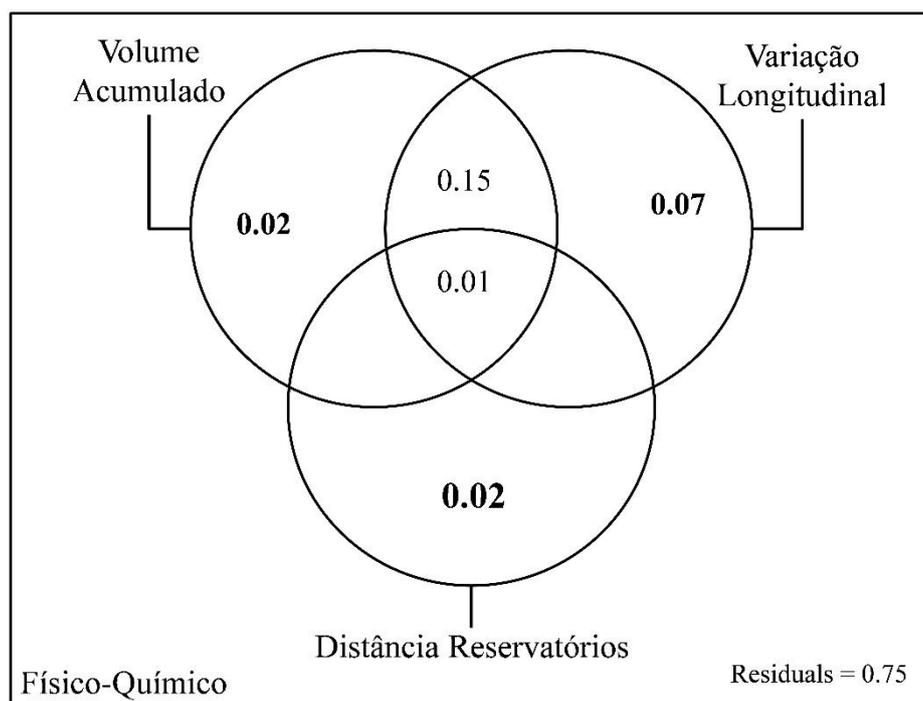


Figura 4: Partição da variância (R^2 ajustado) para as variáveis físicas e químicas da cascata de reservatórios da bacia do rio São Francisco, entre os três conjuntos de dados explicativos: Volume Represado, Variação Longitudinal e Distância Reservatórios. Ver seção análise de dados em Material e Métodos para as variáveis utilizadas em cada matriz. Os valores utilizados foram R^2 ajustado. Valores em negrito indicam efeitos significativos (testes de permutação, $p < 0,05$); As frações compartilhadas não são testáveis.

3.3.2 Comunidades biológicas

As partições da variância diferiram de acordo com a comunidade analisada. Para o fitoplâncton, as variáveis ambiental (R^2 ajustado = 0,08; $P = 0,005$) e volume acumulado (R^2 ajustado = 0,02; $P = 0,003$) explicaram significativamente parte da variação na estrutura dessa comunidade. Não foram observados efeitos significativos para a variação longitudinal e distância reservatórios. Efeitos significativos não foram reportados para a comunidade de macroinvertebrados bentônicos para nenhuma das variáveis preditoras. Embora não significativa, a variável ambiental foi a que mais explicou a estrutura do grupo (R^2 ajustado = 0,09; $P = 0,16$), sendo este resultado o maior valor de coeficiente de determinação para a variável ambiental entre as comunidades.

Para a comunidade de peixes todas as variáveis preditoras foram significativas. Variação longitudinal (R^2 ajustado = 0,04; $P = 0,001$) e distância reservatórios (R^2 ajustado = 0,03; $P = 0,001$) apresentaram os maiores valores de coeficiente de determinação para essa comunidade, explicando puramente 11% da variação na comunidade cada uma. Já

as variáveis ambiental (R^2 ajustado = 0,01; $P = 0,001$) e volume acumulado (R^2 ajustado = 0,02; $P = 0,025$) explicaram 8% e 7% respectivamente. A variável volume acumulado apresentou importantes frações compartilhadas com outras variáveis preditoras, como por exemplo, com a distância reservatórios (R^2 ajustado = 0,05) e variação longitudinal (R^2 ajustado = 0,03) (Fig. 7). De maneira semelhante, importantes frações compartilhadas foram observadas entre outras variáveis preditoras, tais como, variação longitudinal, ambiental e distância reservatórios (R^2 ajustado = 0,05) e variação longitudinal e variável ambiental (R^2 ajustado = 0,03), indicando que, de maneira geral, os efeitos são conjuntos.

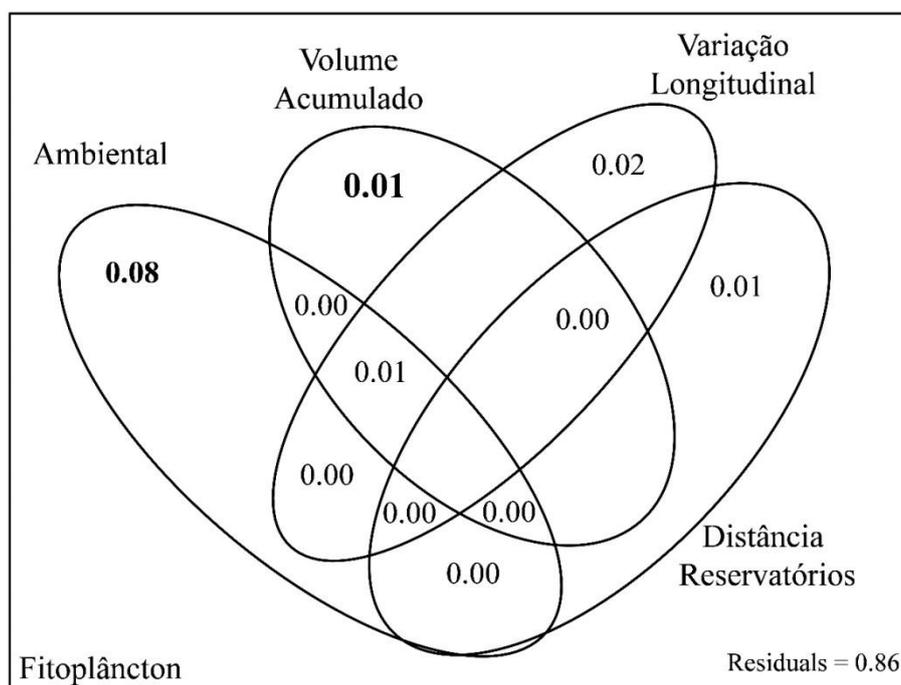


Figura 5. Partição da variação (R^2 ajustado) para a comunidade de fitoplâncton entre os quatro conjuntos de dados explicativos: variáveis Ambiental, Volume acumulado, Variação Longitudinal e Distância Reservatórios. Ver seção análise de dados em Material e Métodos para as variáveis utilizadas em cada matriz. Os valores utilizados foram do R^2 ajustado. Valores em negrito indicam efeitos significativos (testes de permutação, $p < 0,05$); As frações compartilhadas não são testáveis.

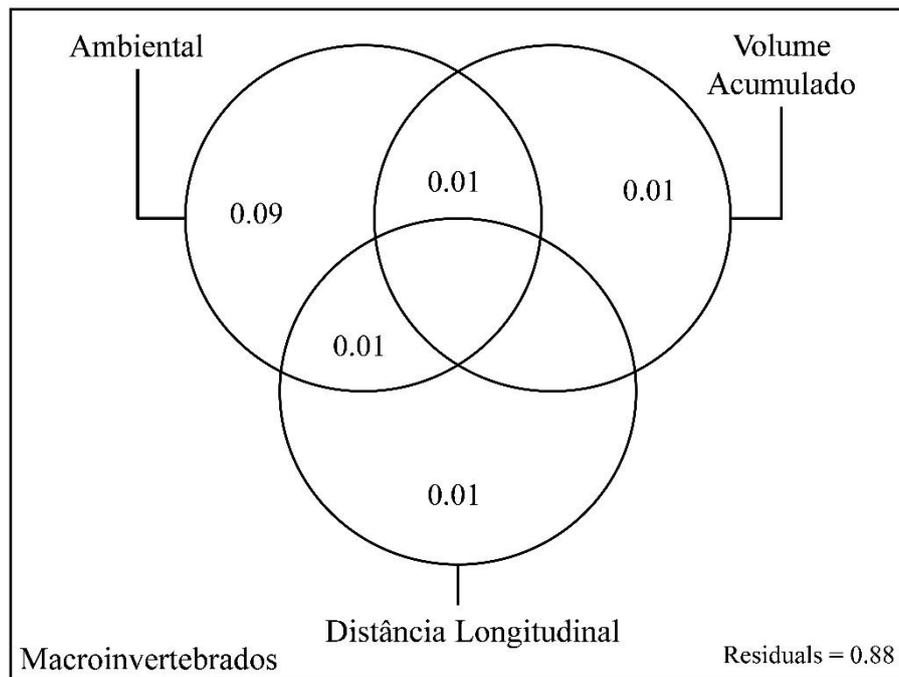


Figura 6. Partição da variação para a comunidade (R^2 ajustado) de macroinvertebrados bentônicos entre três conjuntos de dados explicativos: variáveis Ambiental, Volume acumulado e Variação Longitudinal. Ver seção análise de dados em Material e Métodos para as variáveis utilizadas em cada matriz. Os valores utilizados foram do R^2 ajustado. Valores em negrito indicam efeitos significativos (testes de permutação, $p < 0,05$); As frações compartilhadas não são testáveis.

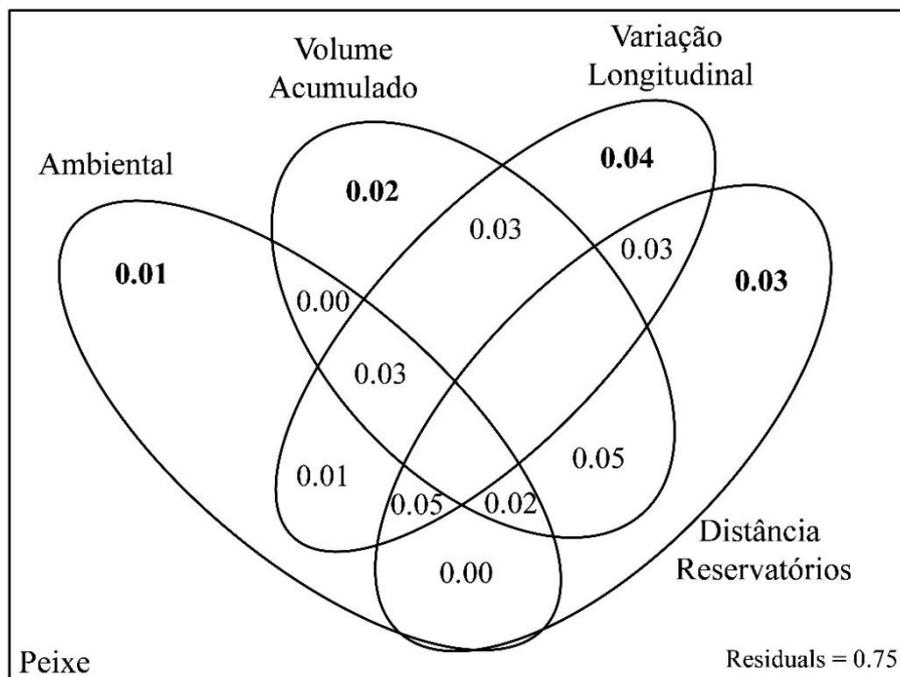


Figura 7. Partição da variação (R^2 ajustado) para a comunidade de peixes entre os quatro conjuntos de dados explicativos: variáveis ambiental, volume acumulado, variação longitudinal e distância reservatórios. Ver seção análise de dados em Material e Métodos para as variáveis utilizadas em cada matriz. Os valores utilizados foram do R^2 ajustado. Valores em negrito indicam efeitos significativos (testes de permutação, $p < 0,05$); As frações compartilhadas não são testáveis.

Para investigar a relativa contribuição das variáveis preditoras volume acumulado e distância reservatório na comunidade de peixes foram realizadas análises de redundância (RDA). O eixo 1 do volume acumulado (Fig. 8) explicou 7% da variação na comunidade de peixe e apresentou relação com a composição de espécies. Espécies como *Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840), *Moenkhausia costae* (Steindachner, 1907), *Thriportheus guentheri* (Garman, 1890), *Curimatella lepidura* (Eigenmann & Eigenmann, 1889), *Tetragonopterus chalceus* (Spix & Agassiz; 1829), *Leporinus reinhardtii* (Lütken, 1874), *Serrasalmus brandtii*, Reinhardt, 1874, *Metynnis maculatus* (Kner, 1858) e *Eigenmannia virescens* (Valenciennes, 1842) foram mais abundantes em reservatórios com menores valores de volume acumulados a montante. Ao contrário, as espécies *Bryconopsis affinis* (Günther, 1864) e *Acestrorhynchus britskii* Menezes, 1969, foram diretamente relacionadas com os maiores valores de volume acumulado.

Para a variável explanatória distância reservatórios a análise revelou uma relação de espécies como *Thriportheus guentheri*, *Curimatella lepidura*, e *Plagioscion squamosissimus* com reservatórios localizados mais a montante da cascata de reservatórios, enquanto que espécies como *Acestrorhynchus britskii*, *Bryconopsis affinis* e *Moenkhausia costae* foram associadas a reservatórios mais a jusante (Fig. 9).

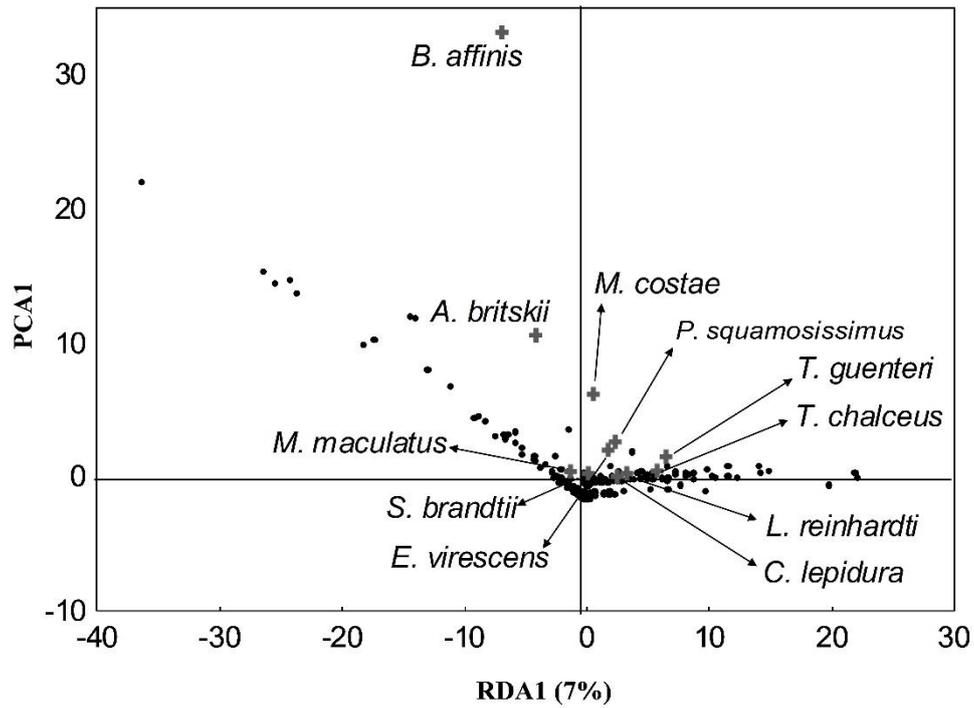


Figura 8: Análise de redundância (RDA) entre a variável volume acumulado e as espécies de peixes na cascata de reservatórios da bacia do rio São Francisco. Valores de volume acumulado são crescentes para a esquerda da figura. Os pontos pretos correspondem aos escores dos locais.

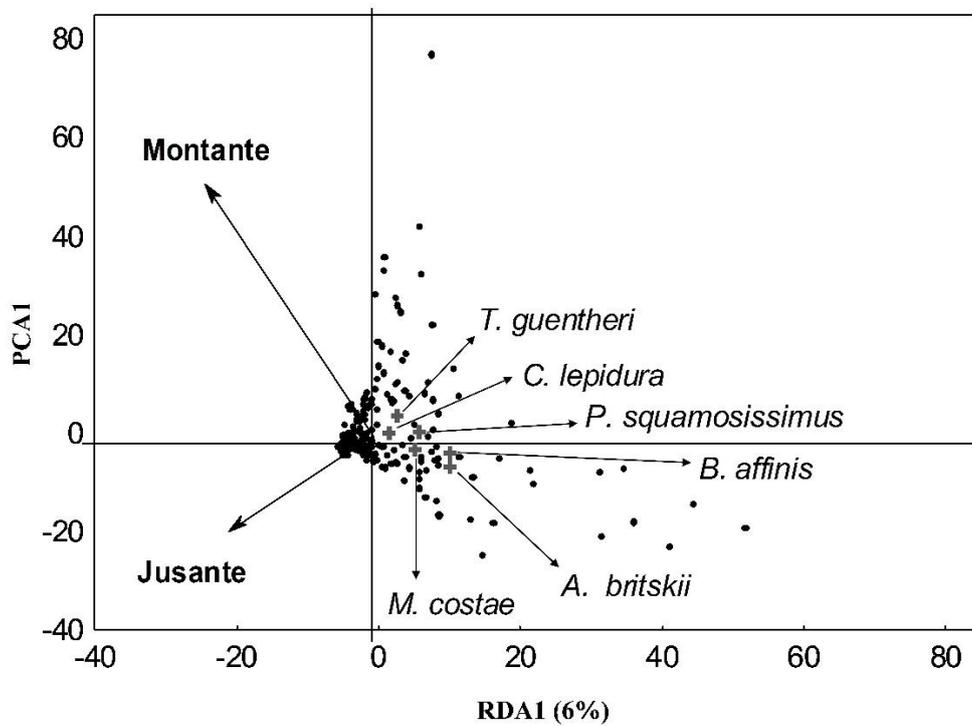


Figura 9: Análise de redundância (RDA) entre a variável distância reservatórios e as espécies de peixes na cascata de reservatórios da bacia do rio São Francisco. Os pontos pretos correspondem aos escores dos locais.

3.4 DISCUSSÃO

A expectativa de que não apenas as mudanças impostas pelas variáveis ambientais fossem responsáveis pelas modificações nas comunidades na cascata de reservatórios foi parcialmente suportada. Essa premissa foi aceita para as comunidades do fitoplâncton, que reportou a importância também do volume acumulado e para peixes, onde a variação na estrutura da comunidade foi explicada pelo volume acumulado, variação longitudinal e distância dos reservatórios. Porém para a comunidade de macroinvertebrados bentônicos não foi evidenciado nenhum efeito significativo da partição para nenhuma das variáveis preditoras. Esses resultados vão de acordo com outros estudos que avaliaram o papel da dispersão e das variáveis ambientais locais para as comunidades aquáticas (Beisner *et al.*, 2006; Fernandes *et al.*, 2013; Padial *et al.*, 2014; Petsch *et al.*, 2015), destacando a importância das variáveis espaciais e não só das variáveis ambientais.

No que se refere às variáveis Ambientais foi observado uma mudança longitudinal na cascata de reservatórios, evidenciada pela nítida separação mostrada pela PCA. O reservatório de Sobradinho, o primeiro da sequência, foi separado dos demais devido a maior influência das variáveis turbidez, fosforo total, fosfato inorgânico, fosfato total, nitrogênio inorgânico total e pigmentos fotossintetizantes. Reservatórios destinados a acumulação, como Sobradinho, usualmente têm moderada a grande capacidade de armazenamento, localização no trecho médio do rio e amplas áreas de inundação (Kennedy, 1999; Nogueira *et al.*, 2005). Essas características fazem com que esses reservatórios sejam responsáveis por altas taxas de sedimentação de material particulado orgânico grosso e fino (CPMO / FPMO) e retenção significativa de nutrientes. Desse modo, apresentam elevados valores de turbidez e nutrientes em relação aos demais reservatórios da cascata.

Os demais reservatórios foram influenciados pelas variáveis oxigênio dissolvido, pH e condutividade. Esse resultado deve-se principalmente a diminuição dos valores de oxigênio dissolvido ao logo da cascata, ocasionado principalmente pela retenção de nutrientes nos reservatórios a montante, o que limitaria a produtividade primária. Assim, essa retenção de nutrientes explicaria uma maior concentração de pigmentos fotossintetizantes (clorofila-*a* e feotifina) nos reservatórios a montante, uma vez que, nutrientes são fatores-chave para explicar a variação clorofila-*a* (Urrea-Clos *et al.*, 2014).

Desse modo, os reservatórios apresentam um processo de oligotrofização ao longo da cascata, padrão teórico descrito por Straskraba (1990) e Barbosa *et al.* (1999), resultante da diminuição de nutrientes e turbidez, em virtude da retenção de sólidos.

A partição de variância mostrou que as variáveis físico-químicas foram fortemente relacionadas com o efeito compartilhado entre o volume acumulado e a variação longitudinal. Esse resultado evidencia a colinearidade dos efeitos dos represamentos ao longo da cascata. Muito embora o rio apresente um gradiente contínuo de condições ambientais (Vannote *et al.*, 1980), com variações longitudinais na sua estrutura e funcionamento (Thorpe *et al.*, 1994, 2006; Humphries *et al.*, 2014), barragens sobretudo em série, promovem ruptura desse gradiente (Ward & Stanford, 1983, 1995), sendo a direção e a extensão desse deslocamento dependente de diversos fatores, tais como características específicas relacionadas ao tamanho, profundidade, posição da tomada d'água, tempo de retenção e posição do reservatório na bacia (Straskraba *et al.*, 1993). Portanto, o aumento do volume de água regulada imposto pelos sucessivos barramentos, intensifica a modificação longitudinal das variáveis físico-químicas.

As partições de variância para as comunidades biológicas suportam a nossa hipótese de que os efeitos das variáveis preditoras são distintos, variando de acordo com a comunidade analisada. Nós observamos de fato que o volume acumulado, distância reservatórios e variação longitudinal foram variáveis mais importantes para a explicação da estrutura da comunidade de peixes, e que conjuntamente o cenário espacial (variação longitudinal), volume represado e conectividade (distância reservatórios) obtiveram o maior poder explicativo. Variável ambiental foi especialmente importante na estruturação da comunidade do fitoplâncton. Muito embora não mensurado nesse estudo, capacidade de dispersão e tamanho do corpo podem também estar dirigindo a organização dessas comunidades ao longo da cascata, fato reportado por estudos de estrutura de metacomunidades em diversos ambientes (Beisner *et al.*, 2006; De Bie *et al.*, 2012; Padial *et al.*, 2014). Esses autores encontraram que a estruturação de comunidades de grupos com grande capacidade de dispersão e pequenos tamanhos corporais, tais como Fitoplâncton é influenciada principalmente por variáveis ambientais, enquanto que variáveis espaciais são mais importantes para prever variação em grupos com baixa capacidade de dispersão e tamanho corporal grande. Nós assumimos em nosso estudo que peixes possuem essa característica.

A variável ambiental foi especialmente importante na estruturação da comunidade de fitoplâncton. Esse resultado corrobora com diversos trabalhos que apontam para variáveis ambientais como maiores responsáveis pela estruturação da comunidade (Urrea-Clos *et al.*, 2014; Padial *et al.*, 2014). É predito que o fitoplâncton é regulado por uma combinação de efeitos de regime termal (temperatura) e disponibilidade de recursos, principalmente concentração de nutrientes e disponibilidade de luz (Temponemas *et al.*, 2010; Lv *et al.*, 2014). Em adição, alguns estudos apontam para uma maior importância nas mudanças de concentração de nutrientes na dinâmica da comunidade fitoplanctônica (Salmaso 2010; Dong *et al.*, 2012). Desse modo, a retenção de nutrientes ao longo da cascata, com mudança longitudinal do gradiente trófico (Lima & Severi, 2014), pode ser o fator chave na estruturação dessa comunidade.

Porém, em reservatórios outros fatores, tais como hidrologia, podem também dirigir a dinâmica e estrutura do fitoplâncton por afetarem a disponibilidade de luz e nutrientes (Reynolds, 1993; Wu *et al.*, 2013). Isso está de acordo com os resultados, onde o volume acumulado também foi importante para prever a estruturação da comunidade. Isso pode significar que com o aumento do volume acumulado ao longo do gradiente longitudinal, maiores são as modificações impostas pela regulação do fluxo nas variáveis físico-químicas e conseqüentemente na comunidade. Similarmente, Silva *et al.* (2005) sugerem que a hidrodinâmica específica de cada reservatório seja o principal fator a influenciar a estrutura do fitoplâncton em uma cascata de reservatórios no Brasil. No sistema estudado, os reservatórios localizados a montante operam como acumuladores, enquanto que os demais operam a fio d'água. Assim, para a comunidade fitoplanctônica numa sucessão de reservatórios, a influência de parâmetro físico, tais como disponibilidade de luz, pode ser mais importante em reservatórios a montante, que não possuem nutrientes como fator limitante. Em contraste, nutrientes seriam mais importantes a jusante. Porém, a presença de tributários e mudanças no entorno dos reservatórios, tais como usos múltiplos podem reger padrões locais.

Nenhuma variável preditora explicou uma significativa proporção do total da variação na estrutura da comunidade de Macroinvertebrados bentônicos. A falta de uma forte evidência para o efeito das variáveis preditoras, sobretudo para a variável Ambiental, contraria nossas expectativas. Muitos estudos reportam a importância do papel das variáveis ambientais na estruturação dessa comunidade (Peeters *et al.*, 2004; Santos *et al.*, 2016), uma vez que assembleias de Macroinvertebrados bentônicos refletem

claramente as condições locais (Callisto *et al.*, 2005). O baixo poder de explicação pode estar associado a ausência de importantes variáveis explanatórias, tais como variabilidade hidrológica ou variáveis morfométricas (ex. conectividade hidrológica, fluxo e área) (Heino, 2000; Gallardo *et al.*, 2008; Obolewski, 2011; Holt *et al.*, 2015). Isso decorre do fato de que a regulação do fluxo, sobretudo em série, promove mudanças acentuadas em diversas condições de cada reservatório (matéria orgânica particulada, pH, temperatura, tipo de sedimentos, profundidade e quantidade de cascalho) consideradas importantes na estrutura das assembleias (Santos *et al.*, 2016).

O papel das variáveis variação longitudinal, volume acumulado e distância reservatórios foram mais fortes na comunidade íctica. Isso está de acordo com trabalhos que mostram que para esse grupo variáveis espaciais são mais importantes nos processos de estruturação da comunidade (Beisner *et al.*, 2006, Padial *et al.*, 2014). A variação na estrutura da comunidade foi fortemente relacionada com os efeitos compartilhados. Os resultados não suportam que a estruturação da comunidade seria explicada separadamente apenas por um dos quatro preditores. Isso indica que há um sinergismo entre os efeitos dos represamentos ao longo da cascata e que afeta de forma mais pronunciada a ictiofauna. Dentre as frações puras a distância longitudinal foi a que obteve o maior valor de explicação. Tal fato pode ser explicado pela intensificação das modificações ao longo do gradiente longitudinal entre os reservatórios, que resultaria na reestruturação da ictiofauna ao longo da cascata. Miranda (2015) em seu conceito “sawtooth wave” sugere que ondas criadas por sucessões de barragens provocam mudanças nos padrões longitudinais da ictiofauna devido as condições lacustres criadas pelas barragens ao longo do rio.

Distância reservatórios representou fração pura significativa e valores expressivos de frações compartilhadas para a comunidade. De modo direto isso reflete processos de conectividade do sistema, uma vez que essa variável representa pontos em trecho livre de represamentos entre os reservatórios. Esse trecho compreende aproximadamente 300 km entre os reservatórios de Sobradinho e Itaparica, que representa uma área relevante para a manutenção da diversidade de peixes, uma vez que propicia grandes áreas de refúgios e berçário em meio a ambientes degradados, tornando-se essencial para manutenção do ciclo de vida de muitas espécies, sobretudo as migradoras (Agostinho *et al.*, 2004; Miranda & Dembkowski, 2015).

Por fim Volume acumulado obteve grande representatividade nas frações compartilhadas com a demais variáveis preditoras. Esse resultado seria mais um indicativo do sinergismo dos efeitos no gradiente longitudinal. Quanto maior o volume de água acumulado a montante do sistema menor conectividade, maior fragmentação de *habitat* e maiores modificações físico-químicas, culminando em um quadro crítico para a ictiofauna (Agostinho *et al.*, 2007, Gubiani *et al.*, 2009). Isso é suportado pelos resultados das análises de redundância para volume acumulado e distância reservatórios, que mostram que a maior diversidade de peixes está a montante e em menores volumes acumulados. Ainda nesse sentido, o volume acumulado traduz-se em um longo trecho de rio regulado artificialmente e supressão dos pulsos naturais, evento com o qual grande parte das espécies apresenta dependência para processos de migração, maturação gonadal, desova e desenvolvimento de formas iniciais (Agostinho *et al.* 1999; Oliveira *et al.*, 2015).

Como conclusão, pela análise de dados de diferentes grupos biológicos, corroboramos a hipótese de que os efeitos negativos de uma cascata de reservatórios não são unicamente atribuídos as modificações físico-químicas ao longo do gradiente, mas há um conjunto que inclui variáveis espaciais e volume acumulado de água. Foi demonstrado também que o efeito das variáveis preditoras varia de acordo com a comunidade, sendo a variável ambiental com maior poder de explicação para o Fitoplankton, enquanto variáveis espaciais tais, como variação longitudinal e distância reservatórios, com efeito mais pronunciado na comunidade ictiológica. Somado a isso, valores expressivos de frações compartilhadas entre as variáveis foram reportados, evidenciando uma associação dos efeitos ao longo da cascata, indicando que os efeitos são mais severos do que os reportados na literatura. Desse modo, recomendamos que reservatórios em cascata não deveriam ser considerados dada à amplificação dos efeitos negativos sobre a biota e variáveis físico-químicas. Por fim, sugere-se que planos de manejo e conservação devem considerar a manutenção de trechos livres entre os reservatórios ou tributários para a manutenção da conectividade longitudinal.

REFERÊNCIAS

Agostinho AA, Miranda LE, Bini, LM, Gomes LC, Thomaz SM, Suzuki HI. 1999. Patterns of colonization in neotropical reservoirs, and prognoses on aging. In Theoretical reservoir ecology and its applications, Tundisi J G, Straskaba M (eds), pp. 227-265. International Institute of Ecology, Brazilian Academy of Sciences and Backhuys Publishers, São Carlos

- Agostinho AA, Gomes LC, Veríssimo S, Okada EK. 2004. Flood regime, dam regulation and fish in the Upper Paraná River: effects on assemblage attributes, reproduction and recruitment. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **14**: 11-19
- Agostinho AA, Gomes LC, Pelicice FM. 2007. Ecologia e manejo de recursos pesqueiros em reservatórios do Brasil. Maringá: Eduem, 501 p.
- Anagnostidis K, Komarek J, 1988. Modern approach to the classification system of Cyanophytes 3 – Oscillatoriales. *Algological stud.* 50-53, 327–472. Popovský & Pfiester.
- APHA, AWWA, WEF. 2005. Standard methods for the examination of water and wastewater, 21ed. American Public Health Association, Washington, d. c.
- Barbosa F AR, Padisák J, Espindola E L G, Borics G, Rocha O. 1999. The cascading Reservoir Continuum Concept (CRCC) and its application to the River Tietê basin, São Paulo State, Brazil. In *Theoretical reservoir ecology and its applications*, Tundisi J G, Straskaba M (eds), pp. 425-437. International Institute of Ecology, Brazilian Academy of Sciences and Backhuys Publishers, São Carlos.
- Beisner BE, Peres-Neto PR, Lindstrom ES, Barnett A, Longhi ML. 2006. The role of environmental and spatial processes in structuring lake communities from bacteria to fish. *Ecology* **87**: 2985-2991.
- Borcard D, Legendre P, Drapeau P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* **73**:1045–1055.
- Britski HA, Sato Y, Rosa ABS. 1984. Manual de identificação de peixes da região de Três Marias (com chaves de identificação para os peixes da bacia do São Francisco), Brasília, câmara dos deputados/CODEVASF. 143p.
- Bunn SE, Arthington AH. 2002. Basic principles and consequences of altered hydrological regimes for aquatic biodiversity. *Environmental Management*, **30**: 492-507.
- Castello L, Macedo MN. 2015. Large-scale degradation of Amazonian freshwater ecosystems. *Global Change Biology* doi: 10.1111/gcb.13173.
- Callisto M, Goulart M, Barbosa F A R, Rocha O. 2005. Biodiversity assessment of benthic macroinvertebrates along a reservoir cascade in the lower São Francisco river (northeastern Brazil). *Brazilian Journal Biology* **2**: 229–240.

- Chick JH, Pegg MA, Koel TM. 2006. Spatial patterns of fish communities in the Upper Mississippi River system: assessing fragmentation by lowhead dams. *River Research and Applications* **22**: 413–427.
- Dominguez E, Fernandez HR. 2001. Guia para la determinacion de los artrópodos bentônicos sudamericanos. Tucuman, Universidad Nacional de Tucuman, Facultad de Ciencias Naturales e instituto m. lillo. Argentina
- Dong XH, Bennion H, Maberly SC, Sayer CD, Simpson GL, Battarbee RW. 2012. Nutrients exert a stronger control than climate on recent diatom communities in Esthwaite Water: evidence from monitoring and palaeolimnological records. *Freshwater Biology* **57**:2044–2056.
- EMBRAPA. 1999. Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes. Brasília, EMBRAPA/Embrapa Solos/Embrapa Informática
- Fernandes IM, Henriques-Silva, R, Penha J, Zuanon J, Peres-Neto PR. 2013. Spatiotemporal dynamics in a seasonal metacommunity structure is predictable: the case of floodplain-fish communities. *Ecography* **37**: 001–012.
- Ferrezeze M, Casatti L, Nogueira MG. 2014. Spatial heterogeneity affecting fish fauna in cascade reservoirs of the Upper Parana´ Basin, Brazil. *Hydrobiologia* **738**:97–109
- Gallardo B, García M, Cabezas A, González E, González M, Ciancarelli C, Comín FA. 2008. Macroinvertebrate patterns along environmental gradients and hydrological connectivity within a regulated river-floodplain. *Aquatic Science* **70**: 248 – 258
- Godinho HP, Godinho AL .2003. Águas, peixes e pescadores do São Francisco das Minas Gerais. PUC Minas, Belo Horizonte
- Grill G, Lehner B, Lumsdon AE, Macdonald GK, Zarfl C, Liermann CR. 2015. An index-based framework for assessing patterns and trends in river fragmentation and flow regulation by global dams at multiple scales. *Science* doi:10.1088/1748-9326/10/1/015001.
- Gubiani EA, Gomes LC, Agostinho AA, Okada KO. 2007. Persistence of fish populations in the upper Paraná River: Effects of water regulation by dams. *Ecology of Freshwater Fish*, 16:191 - 197
- Hasle GR. 1978. The inverted-microscope methods. Pp. 88-96. In: A. Sournia (ed.). *Phytoplankton Manual*. Paris, UNESCO.

- Heino J. 2000. Lentic macroinvertebrate assemblage structure along gradients in spatial heterogeneity, habitat size and water chemistry. *Hydrobiologia* **418**: 229–242.
- Holt CR, Pfitzer D, Scalley C, Caldwell BA, Batzer DP. 2015. macroinvertebrate community responses to annual flow variation from river regulation: an 11-year study. *River Research and Application* **31**: 798–807.
- Humphries P, Keckeis H, Finlayson B. 2014. The river wave concept: integrating river ecosystem models. *BioScience* **64**: 870–882.
- IBGE – instituto brasileiro de geografia e estatística. Anuário estatístico do Brasil 59:1/1-8/29, 1999.
- John DM, Whitton BA, Brook AJ. 2002. The freshwater algal flora of the British Isles. Cambridge University, Cambridge, United Kingdom.
- Junk WL, Baylay PB, Sparks RE. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **106**: 110-127.
- Kennedy RH. 1999. Reservoir design and operation: limnological implications and management opportunities. In: Tundisi JG, Straškraba M. (Eds.). Theoretical reservoir ecology and its applications. São Carlos: International Institute of Ecology; Brazilian Academy of Sciences & Backhuys Publishers, p.1-28
- Komárek J, Fott B. 1983. Chlorophyceae (Grün Algen), ordnung: Chlorococcales. in: Huber-Pestalozzi G. (ed.), das phytoplankton des süßwassers, die binnengewässer 16, 7/1, pp. 1-1044.
- Komárek J, Anagnostidis K. 1986. Modern approach to the classification system of Cyanophytes, 2 - Chroococcales. *Arch. Hydrobiol./algolog. Stud.* 43: 157-226.
- Komárek J, Anagnostidis K. 2005. Cyanoprokaryota-2. teil: Oscillatoriales. Elsevier GMBH, Heifelberg, pp. 354–363.
- Krammer K, Lange-Bertalot H. 1991. Bacillariophyceae: Achnanthaceae. Kritische Ergänzungen zu Navicula (Lineolatae) Und Gomphonema. in (eds.) (Ettl, H., Gärtner, G Gerloff, J Heynig, H Mollenhauer, D.). Süßwasserflora Von mitteleuropa. *Gustav Fischer Verlag, Stuttgart*, 437 p.
- Koroleff F. 1976. Determination of nutrients. In: Grasshoff, K. (ed.) Methods of seawater analysis. *Verlag Chemie Weinheim*. 117-187.

- Legendre P, Legendre L. 1998 Numerical ecology, Elsevier.
- Legendre P, Gallagher E. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* **129**:271-280
- Magilligan FJ, Nislow KH. 2005. Changes in hydrologic regime by dams. *Geomorphology* **71**:61–78.
- Mackereth FJH, Heron J, Talling JF. 1978. Water analysis: some revised methods for limnologists. London, Scient. Public., 36. 121p.
- Merritt R. W, Cummins KW. 1996. An introduction to the aquatic insects of North America.3rd. ed. Dubuque, Kendall/ Hunt Publishing Company.
- Miranda LE. 2008. Longitudinal gradients along a reservoir cascade. *Transactions of the American Fisheries Society* **137**:1851-1865.
- Miranda LE, Dembkowski DJ. 2015. Evidence for Serial Discontinuity in the fish community of a heavily impounded river. *River Research and Applications*. DOI: 10.1002/rra.2936
- Moreira Filho, H, Valente-Moreira IM. 1981. Avaliação taxonômica e ecológica das diatomáceas (Bacillariophyceae) epífitas em algas pluricelulares obtidas nos litorais dos estados do Paraná, Santa Catarina e São Paulo. Boletim do Museu botânico municipal, 47:1-17.
- Nilsson C, Reidy CA, Dynesius M, Revenga C. 2005. Fragmentation and flow regulation of the world's large river systems. *Science* **308**:405-408.
- Nogueira MG, Jorcin A, Vianna NC, Britto YCT. 2005. Reservatórios em cascata e os efeitos na limnologia e organização das comunidades bióticas (Fitoplâncton, zooplâncton e zoobentos):um estudo de caso no Rio Paranapanema (SP/PR). In: Nogueira, M. G.; Henry, R.; Jorcin, A. (Orgs.). Ecologia de reservatórios: impactos potenciais, ações de manejo e sistemas em cascata. São Carlos: Rima, p.83-125
- Nogueira MG, Ferrareze M, Moreira ML, Gouvêa RM. 2010. Phytoplankton assemblages in a reservoir cascade of a large tropical – subtropical river (SE, Brazil). *Brazilian Journal of Biology* **70**: 781-793
- Nusch EA. 1980. Comparison of different methods for chlorophyll and phaeopigment determination. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* **14**: 14-36.

- Obolewsk K. 2011. Macrozoobenthos patterns along environmental gradients and hydrological connectivity of oxbow lakes. *Ecological Engineering* **37**:796-805
- Oksanen J, Blanchet G, F., Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Henry M, Stevens H, Wagner H, 2012. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.05.<http://CRAN.R0-project.org/package=vegan>Peierls
- Oliveira EF, Goulart E, Minte-Vera CV. 2004. Fish diversity along spatial gradients in the Itaipu Reservoir, Paraná, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* **64**: 447–458.
- Oliveira AG, Suzuki HI, Gomes LC, Agostinho AA. 2015. Interspecific variation in migratory fish recruitment in the Upper Paraná River: effects of the duration and timing of floods. *Environmental Biology Fish* **98**:327–1337.
- Padial AA, Ceschin F, Declerck SAJ, Meester L, Bonecker CC, Lansac-Toha FA, Rodrigues L, Rodrigues LC, Train S, Velho LFM, Bini LM. 2014. Dispersal Ability Determines the Role of Environmental, Spatial and Temporal Drivers of Metacommunity Structure. *PLOS ONE*, **9** (10) e111227.
- Perez GR. 1988. Guia para elestudio de los macroinvertebrados acuaticos del departamento de Antioquia. Bogota, Universidad de Antioquia
- Peres-Neto PR, Legendre P, Dray S, Borcard D. 2006. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology*, **87**:2614–2625.
- Petsch DK, Pinha GD, Dias JD, Takeda AM. 2015. Temporal nestedness in Chironomidae and the importance of environmental and spatial factors in species rarity. *Hydrobiologia* DOI 10.1007/s10750-014-2105-0
- Popovský j, Pfiester LA. 1990. Dinophyceae (Dinoflagellida). in: Ettl, H.; Gerloff, J. & Mollenhauer, D. (eds). Süswasserflora Von Mitteleuropa. Gustav Fischer.
- Poff NL, Allan JD, Bain MB, Karr JR, Prestegard KL, Richter BD 1997. The natural flow regime. *BioScience*, **47**:769–784.
- Poff NL Zimmerman JKH 2010. Ecological responses to altered flow regimes: a literature review to inform the science and management of environmental flows. *Freshwater Biology*, **55**:194–205.
- Prescott GW, Bicudo CEM, Vinyard WC. 1982. A synopsis of North American desmids. part ii: Desmidiaceae: Placodermae section 4. University of Nebraska press, London.

- Reichardt K. 1990. A água em sistemas agrícolas. Editora Manole LTDA. São Paulo, Brasil. 188 p,
- R Development Core Team. R: 2012. A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria,
- Rosenberg DM, McCully P, Pringle CM. 2000. Global-Scale Environmental Effects of Hydrological Alterations: Introduction. *BioScience* **50**: 746-751.
- Reynolds CS 1993. Scales of disturbance and their roles in plankton ecology. *Hydrobiologia* **249**:151–171.
- Salmaso N. 2010. Long-term phytoplankton community changes in a deep subalpine lake: responses to nutrient availability and climatic fluctuations. *Freshwater Biology* **55**:825–846
- Santos NCL, Santana HS, Dias RM, Borges HLF, Melo VF, Severi W, Gomes LC, Agostinho AA 2016 Distribution of benthic macroinvertebrates in a tropical reservoir cascade. *Hydrobiologia* **765**:265-275.
- Silva DF, Molion L. 2004. Influência da variabilidade climática interanual na hidrologia da bacia do rio São Francisco. *Proceedings of Congresso Brasileiro de Meteorologia XIII*, Fortaleza
- Silva CA, Train S, Rodrigues LC 2005. Phytoplankton Assemblages in a Brazilian Subtropical cascading reservoir system. *Hydrobiologia* **537**:99-109.
- Simonsen R. 1979. The diatom system: ideas on phylogeny. *Bacillaria* **2**: 9-71.
- Simões NR, Nunes AH., Dias JD, Lansac-Tôha FA, Machado-Velho L F Bonecker CC. 2015. Impact of reservoirs on zooplankton diversity and implications for the conservation of natural aquatic environments. *Hydrobiologia* **758**:3-17.
- Straskraba M. 1990. Limnological particularities of multiple reservoir series. *Archiv Für Hydrobiologie – Beiheft, Ergebnisse der Limnologie* **33**:677-678.
- Thorp JH, DeLong MD. 1994. The riverine productivity model: an heuristic view of carbon sources and organic processing in large river ecosystems. *Oikos* **70**: 305–308
- Thorp JH, Covich AP. 2001. Ecology and classification of north american freshwater invertebrates. 2nd. ed. San Diego, Academic press.

- Thorp JH, Thomas MC, DeLong MD. 2006. The riverine ecosystem synthesis: biocomplexity in river networks across space and time. *River Research and Applications* **22**: 123–147.
- Thornton KW. 1990 Perspectives on reservoir limnology. In: Thornton KW, Kimmel BL, Payne FE. (eds.) Reservoir limnology: ecological perspectives. Wiley-Interscience Publ., New York. p.1-13.
- Townsend CR, Hildrew AG. 1994. Species traits in relation to habitat template for river systems. *Freshwater Biology* **31**:265–275.
- Trivinho-Strixino S, Strixino G. 1995. Larvas de chironomidae (Diptera) do estado de São Paulo – guia de identificação e diagnose dos generos. São Carlos, UFSCAR.
- Ward JV, Tockner K, Schiemer F. 1999. Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity. *Regulated Rivers: Research and Management* **15**:125-139.
- Ward JV, Stanford JA. 1983. The serial discontinuity concept of lotic ecosystems. In Dynamics of Lotic Ecosystems, Fontaine TD, Bartell SM (eds). *Ann Arbor Science: Ann Arbor, MI*; 29–42.
- Welcomme RL. 1985. River fisheries. FAO fisheries technical papers, 262, Rome
- Wetzel RG, Likens GE. 2000. Limnological analyses. New York, Springer-Verlag. 429p.
- Winemiller KO, McIntyre PB, Castello L, Fluet-Chouinard E, Giarrizzo T, Nam S, Baird IG, Darwall W, Lujan NK, Harrison I, Stiassny MLJ, Silvano RAM, Fitzgerald DB, Pelicice FM, Agostinho AA, Gomes LC, Albert JS, Baran E, Petrere Jr M, Zarfl C, Mulligan M, Sullivan JP, Arantes CC, Sousa LM, Koning AA, Hoeninghaus DJ, Sabaj M, Lundberg JG, Armbruster J, Thieme ML, Petry P, Zuanon J, Torrente Vilara G, Snoeks J, Ou C, Rainboth W, Pavanelli CS, Akama A, Van Soesbergen A, Sáenz L. 2016. Balancing hydropower and biodiversity in the Amazon, Congo, and Mekong. Basin-scale planning is needed to minimize impacts in mega-diverse rivers. *Science* **351**: 128-129.
- Temponeras M, Kristiansen J, Moustaka-Gouni M. 2000. Seasonal variation in phytoplankton composition and physical-chemical features of the shallow Lake Doirani, Macedonia, Greece. *Hydrobiologia* **424**:109–122

Urrea-Clos G, García-Berthou, E, Sabater S. 2014. Factors explaining the patterns of benthic chlorophyll-a distribution in a large agricultural Iberian watershed (Guadiana river). *Ecological Indicators* **36**: 463–469

Vannote RR, Minshall GW, Cummins KW, Sedell JR, Cushing CE. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **37**: 130–137.

Vörösmarty Cj, Mcintyre Pb, Gessner Mo, Dudgeon D, Prusevich A, Green P, Glidden S, Bunn Se, Sullivan Ca, Liermann Cr. 2010. Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature* **30:467**:555-61.

Wu TF, Qin BQ, Zhu GW, Luo LC, DingYQ, Bian GY. 2013. Dynamics of cyanobacterial bloom formation during short-term hydrodynamic fluctuation in a large shallow, eutrophic, and wind-exposed Lake Taihu, China. *Environ Sci Pollut Res* **20**:8546–8556.

Ziv G, Baran E, Nam S, Rodríguez-Iturbe I, Levin SA. 2012. Trading-off fish biodiversity, food security, and hydropower in the Mekong River Basin. *PNAS* **109**: 5609–5614.

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Esta tese de doutorado visou investigar os efeitos das modificações impostas por reservatórios em cascata sobre as comunidades biológicas. Assim as duas abordagens utilizadas (traços funcionais e partição da variância) permitiram a identificação de fortes padrões ecológicos das comunidade analisadas ao longo da cascata de reservatórios.

Por incluir variáveis ambientais e traços em uma mesma abordagem em nível de comunidade, foi possível a identificação de traços e variáveis ambientais específicas, responsáveis por marcantes padrões ecológicos, confirmando assim que filtros ambientais, principalmente regionais são determinantes na estruturação de comunidades de peixes em cascatas de reservatórios. O principal padrão demonstrado foi uma diminuição de espécies migradoras nos reservatórios a montante da cascata e uma maior abundância de espécies de pequeno porte a jusante. Adicionalmente demonstramos que os

efeitos negativos de uma cascata de reservatórios sobre as comunidades biológicas não são unicamente devido a alterações nas variáveis físico-químicas, mas também devido a um conjunto de fatores espaciais e volume de água regulado. Destaca-se que os efeitos conjuntos dessas variáveis amplificam os efeitos negativos da construção de barragens.

Desse modo, concluímos que os efeitos desse fatores sobre as comunidades biológicas na cascata de reservatórios é de fato mais severo do que reportado na literatura. Diante disso, não é recomendável a construção de barragens com essa configuração. Ainda, enfatizamos a necessidade da manutenção de trechos livres ou tributários para a manutenção de diversos processos e manutenção do ciclo de vida das espécies. Por fim, encorajamos fortemente estudos em bacias com configuração de cascata, afim de abordar novos aspectos ecológicos e avançar no entendimento dos diversos processos que regem a estrutura de comunidades em cascata de reservatórios.

Tabela 1 Continuação

	Traços de história de vida																		
	Inv	Pisc	Ins	Herb	Omn	Planc	Det	Mig	NMig	CP	SCP	FecIn	FecExt	Bem	Bent	Pel	CpP	CpM	CpG
<i>Astyanax altiparanae</i>			x						x		x		x		x		x		
<i>Astyanax bifasciatus</i>			x						x		x		x		x		x		
<i>Astyanax dissimilis</i>					x				x		x		x		x		x		
<i>Astyanax eigenmanniorum</i>			x						x		x		x		x		x		
<i>Astyanax fasciatus</i>	x								x		x		x		x			x	
<i>Astyanax gymnodontus</i>			x						x		x		x			x	x		
<i>Astyanax lacustris</i>			x						x		x		x		x		x		
<i>Astyanax minor</i>			x						x		x		x		x		x		
<i>Bergiaria westermanni</i>					x				x		x		x	x			x		
<i>Brycon orthotaenia</i>					x			x			x		x		x				x
<i>Bryconops cf. affinis</i>			x						x		x		x		x		x		
<i>Bryconamericus ikaa</i>				x					x		x		x		x		x		
<i>Bryconamericus sp.</i>				x					x		x		x		x				x
<i>Cichla monoculus</i>		x							x	x			x		x				x
<i>Cichla spp.</i>		x							x	x			x		x			x	
<i>Cichlasoma aff. facetum</i>		x							x	x			x		x		x		
<i>Cichlasoma sanctifranciscense</i>		x							x	x			x		x		x		
<i>Corydoras aff. paleatus</i>					x				x		x		x	x			x		
<i>Colossoma macropomum</i>					x			x			x		x		x				x

Tabela 1: Continuação

	Traços de história de vida																		
	Inv	Pisc	Ins	Herb	Omn	Planc	Det	Mig	NMig	CP	SCP	FecIn	FecExt	Bem	Bent	Pel	CpP	CpM	CpG
<i>Colossoma macropomum</i>					X			X			X		X		X				X
<i>Conorhynchos conirostris</i>	X							X			X		X	X					X
<i>Crenicichla britskii</i>			X					X	X			X		X			X		
<i>Crenicichla haroldoi</i>			X					X	X			X		X			X		
<i>Crenicichla iguassuensis</i>			X					X	X			X		X			X		
<i>Crenicichla lepidota</i>			X					X	X			X		X			X		
<i>Crenicichla niederleinii</i>			X					X	X			X		X				X	
<i>Crenicichla sp2</i>			X					X	X			X		X				X	
<i>Ctenopharyngodon idella</i>				X				X		X		X		X				X	
<i>Curimatella lepidura</i>							X	X		X		X		X			X		
<i>Cyphocharax cf. santacatarinae</i>							X	X		X		X		X				X	
<i>Cyprinus carpio</i>			X					X		X		X		X					X
<i>Duopalatinus emarginatus</i>					X			X		X		X		X			X		
<i>Eigenmannia virescens</i>	X							X		X		X		X				X	
<i>Franciscodoras marmoratus</i>					X			X		X	X			X					X
<i>Galeocharax knerii</i>		X						X		X		X		X				X	
<i>Geophagus brasiliensis</i>					X			X		X		X		X				X	
<i>Glanidium ribeiroi</i>					X			X	X		X			X			X		
<i>Gymnotus carapo</i>			X					X	X		X					X			X

Tabela 1: Continuação

	Traços de história de vida																		
	Inv	Pisc	Ins	Herb	Omn	Planc	Det	Mig	NMig	CP	SCP	FecIn	FecExt	Bem	Bent	Pel	CpP	CpM	CpG
<i>Hemigrammus marginatus</i>				x					x		x		x		x		x		
<i>Hoplias aff. malabaricus</i>		x							x	x			x		x				x
<i>Hoplias intermedius</i>		x							x	x			x		x				x
<i>Hoplosternum littorale</i>	x								x	x			x	x				x	
<i>Hypophthalmus edentatus</i>						x			x		x		x			x			x
<i>Hypostomus ancistroides</i>								x	x	x			x	x				x	
<i>Hypostomus cf. auroguttatus</i>								x	x	x			x	x				x	
<i>Hypostomus commersoni</i>								x	x	x			x	x					x
<i>Hypostomus derbyi</i>								x	x	x			x	x					x
<i>Hypostomus hermani</i>								x	x	x			x	x				x	
<i>Hypostomus myersi</i>								x	x	x			x	x					x
<i>Hypostomus nigromaculatus</i>								x	x	x			x	x				x	
<i>Hypostomus regani</i>								x	x	x			x	x				x	
<i>Hypostomus sp1</i>								x	x	x			x	x				x	
<i>Hypostomus spp</i>								x	x	x			x	x				x	
<i>Hypostomus strigaticeps</i>								x	x	x			x	x				x	
<i>Iheringichthys labrosus</i>	x								x		x		x	x					x
<i>Leporellus vittatus</i>	x								x		x		x		x				x
<i>Leporinus amblyrhynchus</i>					x			x			x		x		x			x	

Tabela 1: Continuação

	Traços de história de vida																		
	Inv	Pisc	Ins	Herb	Omn	Planc	Det	Mig	NMig	CP	SCP	FecIn	FecExt	Bem	Bent	Pel	CpP	CpM	CpG
<i>Leporinus elongatus</i>					X			X			X		X		X			X	
<i>Leporinus friderici</i>					X			X			X		X		X			X	
<i>Leporinus lacustris</i>					X				X		X		X		X			X	
<i>Leporinus macrocephalus</i>				X				X			X		X		X				X
<i>Leporinus melanopleura</i>				X				X			X		X		X			X	
<i>Leporinus obtusidens</i>					X			X			X		X		X			X	
<i>Leporinus octofasciatus</i>					X				X		X		X		X			X	
<i>Leporinus piau</i>					X			X			X		X		X			X	
<i>Leporinus reinhardti</i>					X			X			X		X		X		X		
<i>Leporinus sp1</i>					X				X		X		X		X			X	
<i>Leporinus sp2</i>					X				X		X		X		X			X	
<i>Leporinus taeniatus</i>					X			X			X		X		X			X	
<i>Lophiosilurus alexandri</i>		X						X			X		X		X				X
<i>Loricariichthys platymetopon</i>							X		X	X			X		X			X	
<i>Megalancistrus barrae</i>							X		X	X			X		X			X	
<i>Megalancistrus parananus</i>							X		X	X			X		X				X
<i>Metynnis maculatus</i>				X				X			X		X			X	X		
<i>Metynnis spp.</i>				X				X			X		X			X	X		
<i>Moenkhausia costae</i>					X			X			X		X		X			X	

Tabela 1: Continuação

	Traços de história de vida																		
	Inv	Pisc	Ins	Herb	Omn	Planc	Det	Mig	NMig	CP	SCP	FecIn	FecExt	Bem	Bent	Pel	CpP	CpM	CpG
<i>Moenkausia intermedia</i>					X				X		X		X		X		X		
<i>Myleus micans</i>				X					X		X		X			X		X	
<i>Odontesthes bonariensis</i>		X							X		X		X			X		X	
<i>Oligosarcus longirostris</i>		X							X		X		X		X		X		
<i>Oreochromis cf. niloticus</i>							X		X		X		X		X		X		
<i>Orthospinus franciscensis</i>	X								X		X		X		X				X
<i>Pachyurus francisci</i>		X							X		X		X		X				X
<i>Pachyurus squamipennis</i>		X							X		X		X		X				X
<i>Parauchaenipterus galeatus</i>					X				X	X		X		X					X
<i>Pimelodella sp.</i>	X								X		X		X		X				X
<i>Phenacogaster franciscoensis</i>						X			X		X		X		X				X
<i>Pimelodus absconditus</i>	X								X		X		X		X				X
<i>Pimelodus maculatus</i>					X				X		X		X		X				X
<i>Pimelodus ortanus</i>					X			X			X		X		X				X
<i>Pimelodus britskii</i>	X								X		X		X		X				X
<i>Pimelodus ortmanni</i>	X								X		X		X		X		X		
<i>Pimelodus spp.</i>	X								X		X		X		X				X
<i>Pininampus pirinampu</i>		X						X			X		X		X				X
<i>Plagioscion squamosissimus</i>		X							X		X		X		X				X

Tabela 1: Continuação

	Traços de história de vida																		
	Inv	Pisc	Ins	Herb	Omn	Planc	Det	Mig	NMig	CP	SCP	FecIn	FecExt	Bem	Bent	Pel	CpP	CpM	CpG
<i>Salminus brasiliensis</i>		x						x			x		x		x				x
<i>Salminus franciscanus</i>		x						x			x		x			x			x
<i>Schizodon Knerii</i>				x					x		x		x		x			x	
<i>Satanoperca pappaterra</i>	x								x		x		x		x		x		
<i>Schizodon borellii</i>				x					x		x		x		x			x	
<i>Schizodon nasutus</i>				x					x		x		x		x			x	
<i>Serrasalmus brandtii</i>		x							x	x			x		x			x	
<i>Serrasalmus maculatus</i>		x							x	x			x		x			x	
<i>Serrasalmus marginatus</i>		x							x	x			x		x			x	
<i>Steindachnerina brevipinna</i>								x	x		x		x		x		x		
<i>Steindachnerina elegans</i>								x	x		x		x		x		x		
<i>Steindachnerina sp.</i>								x	x		x		x		x			x	
<i>Sternopygus macrurus</i>	x								x		x		x		x				x
<i>Synbranchus marmoratus</i>	x								x	x			x		x				x
<i>Tatia jaracatia</i>					x				x	x		x		x			x		
<i>Tatia neivai</i>					x				x	x		x		x			x		
<i>Tetragonopterus chalceus</i>	x								x		x		x		x		x		
<i>Tilapia rendalli</i>								x	x	x			x		x			x	
<i>Triportheus angulatus</i>				x					x		x		x		x		x		
<i>Triportheus guentheri</i>	x								x		x		x		x			x	

REFERÊNCIAS

- Abelha, M. C. F., Kashiwaqui, E. A. L. & Goulart, E. (2012) Estrutura populacional, condição e dieta de *Oligosarcus paranensis* (Menezes and Gery, 1983) (Osteichthyes: Characidae) em dois reservatórios do sul do Brasil. *Biota Neotropical*, vol. 12, no. 1
- Abelha, M.C.F., Goulart, E. & Peretti, D. (2005) Estrutura trófica e variação Sazonal do espectro alimentar da Assembleia de peixes do reservatório de Capivari, Paraná, Brasil. In: Rodrigues, L., Thomaz, S.M., Agostinho, A.A. e Gomes, L.C. *Biocenones em Reservatórios: Padrões espaciais e temporais*. Rima, 333p.
- Alvim, M. C. C. & Peret, A. C. (2004) Food resources sustaining the fish fauna in a section of the upper São Francisco river in Três Marias, mg, Brazil. *Brazilian Journal Biology*, **64**(2), 195-202.
- Andrian, I. F., Dória, C. R. C., Torrente, G & Ferretti, C. M. L. (1994) Espectro alimentar esimilaridade na composição da dieta de quatro espécies de Leporinus (Characiformes, Anostomidae) do rio Paraná (22°10'-22°50'S-53°10'-53°40'W), Brasil. *Revista Unimar*, **16**, 97-106.
- Barbieri G., Barbieri M.C. (1988) Curva de maturação, tamanho de primeira maturação gonadal e fecundidade de *Astyanax bimaculatus* e *A. fasciatus*, da represa do Lobo, Estado de São Paulo (Osteichthyes, Characidae). *Revista Ceres*, **35**, 64– 77
- Barbieri, G. (1989) Dinâmica da reprodução e crescimento de *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) (Osteichthyes, Erythrinidae) da Represa do Monjolinho, São Carlos/SP. *Revista Brasileira de zoologia*, **6**, 223–233
- Barbieri, G. (1994) Dinâmica de reprodução do cascudo, *Rineloricaria latirostris* Boulenger (Siluriformes, Loricariidae) do rio Passa Cinco, Ipeúna, São Paulo. *Revista Brasileira de Zoologia*, **11**(4), 605-615.
- Baumgartner, G., Baumgartner, D., Pavanelli, C.S., Bifi, A.G., DEBONA, T. & FRANA, V. A. (2012) *Peixes do baixo rio Iguaçu*. 1. ed. Maringá: EDUEM, v. 1. 196p.
- Bulla, K., Gomes, L. C., Miranda, L. E. & Agostinho, A. A. (2011) The ichthyofauna of drifting macrophyte mats in the Ivinhema River, upper Paraná River basin, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, **9**(2), 403-409.
- Cantanhêde, G., Hahn, N. S., Fugi, R. & Gubiani, É. A. (2008) Alterations on piscivorous diet following change in abundance of prey after impoundment in a Neotropical river. *Neotropical Ichthyology*, **6**(4), 631-636.

- Crampton, W. G. R. & Hopkins, C. D. (2005) Nesting and parental care in the weakly electric fish *Gymnotus* (Gymnotiformes: Gymnotidae) with descriptions of larval and adult electric organ discharges of two species. *Copeia*, (1), 48-60.
- Braga, A.L.C., Pompeu, P.S., Carvalho, R.F. & Ferreira, R. L. (2008) Dieta e crescimento de *Synbranchus marmoratus* (Bloch, 1975) (Pisces, Synbranchiformes) durante período de pré-estivação em uma lagoa marginal da bacia do São Francisco, Minas Gerais. *Revista Brasileira de Zootecias* **10** (2), 133-138.
- Carolsfeld, J., Harvey B., Ross C. & Baer, A. (2003) Migratory fishes of South America. World Fisheries Trust/The World Bank/International Development Research Centre, Ottawa.
- Cognato, D.P. & Fialho, C.P. (2006) Reproductive biology of a population of *Gymnotus aff. Carapo* (Teleostei: Gymnotidae) from southern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, **4**(3), 339-348.
- Deus, C.P. & Petreire JR., M. (2003) Seasonal diet shifts of seven fish species in an Atlantic rainforest stream in southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, **63**, 579-588.
- F, E., Vieira, Isaac, V.J. & Fabré, N.N. (1999) Biologia reprodutiva do tambaqui, *Colossoma macropomum* Cuvier, 1818 (Teleostei, Serrasalminidae), no baixo amazonas, Brasil. *Acta Amazonica*, **29** (4), 625-638.
- Esteves, K. E. & Pinto Lobo, A. V. (2001) Feeding pattern of *Salminus maxillosus* (Pisces, Characidae) at Cachoeira das Emas, Mogi-Guaçu River (São Paulo State, Southeast Brazil). *Revista Brasileira de Biologia*, **61**, p. 267-276.
- FADURPE. (2009) Programa de inventário dos ecossistemas aquáticos do reservatório de Sobradinho. Relatório trianual das atividades. Recife. PE.
- FADURPE. (2010) Programa de inventário dos ecossistemas aquáticos do reservatório de Itaparica. Relatório trianual das atividades. Recife. PE.
- FADURPE. (2010) Programa de inventário dos ecossistemas aquáticos do reservatório do Complexo de Paulo Afonso. Relatório trianual das atividades. Recife. PE.
- Ferraz de Lima, J.A., Barbieri G. & Verani, J.R. (1984) Período de reprodução, tamanho e idade de primeira maturação gonadal do pacu, *Colossoma mitrei*, em ambiente natural (rio Cuiabá-Pantanal de Mato Grosso). In: Anais III Simpósio Brasileiro de Aquicultura, São Carlos.

- Fugi, R., Hahn, N. S., Novakowski, G. C. & Balassa, G. C. (2007) Ecologia alimentar da corvina, *Pachyurus bonariensis* (Perciformes, Sciaenidae) em duas baías do Pantanal, Mato Grosso, Brasil. *Iheringia, Série Zoológica*, **97**,343-347.
- Fugi, R., Luz-Agostinho, K. & Agostinho, A. A. (2008) Trophic interaction between an introduced (peacock bass) and a native (dogfish) piscivorous fish in a Neotropical impounded river. *Hydrobiologia*, **607**:143–150
- Gaspar da Luz, K. D., Fugi, R., Abujanra, F. & Agostinho, A. A. (2002) Alterations in the *Pterodoras granulosus* (Valenciennes, 1833) (Osteichthyes, Doradidae) diet due to the abundance variation of a bivalve invader species in the Itaipu reservoir, Brazil. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, **24** (2) 427-432.
- Godinho, A.L., Kynard, B. & Godinho, H.P. (2007) Migration and spawning of female surubim (*Pseudoplatystoma corruscans*, Pimelodidae) in the Sao Francisco river, Brazil. *Environmental Biology fishes*, **80**:421–433. doi:10.1007/s10641- 006-9141-1
- Golding, M. & Carvalho, M.L. (1982) Life history and management of the Tambaqui (*Colossoma macropomum*, Characidae): An important amazonian food fish. *Revista Brasileira de Zoologia*.**1**(2),1007-133
- Gomes, J.H.C. & Verani, J.R. (2003) Alimentação de espécies de peixes do reservatório de Três Marias. In: In: Godinho HP, Godinho AL (eds) *Águas, peixes e pescadores do São Francisco das Minas Gerais*. PUC Minas, Belo Horizonte, p. 195-227
- Godinho, A. L. & Godinho, H. P. (2003) Breve visão do São Francisco. In: *Águas, peixes e pescadores do São Francisco das Minas Gerais*. Belo Horizonte: PUC Minas, 468p.
- Hahn, N. S., Andrian, I. F.; Fugi, R. & Almeida, V. L. L. (1997) Ecologia trófica. In: Vazzoler, A. E. A. M.; Agostinho, A. A.; Hahn, N. S. (Ed.). *A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e sócio-econômicos*. Maringá: Eduem, p. 209-228.
- Hahn, N. S., Fugi, R., Almeida, V. L. L., Russo, M. L. & Loureiro, V. E. (1997) Dieta e atividade alimentar de peixes do reservatório de Segredo. In *Reservatório de Segredo - Bases Ecológicas para o Manejo* (Agostinho, A. A.; Gomes, L. C. eds.), pp. 141-162. Nupelia – EDUEM: Maringá.
- Hahn, N. S.; Agostinho, A. A.; Gomes, L. C. & Bini, L. M. (1998) Estrutura trófica da ictiofauna do reservatório de Itaipu (Paraná, Brasil) nos primeiros anos de sua formação. *Interciência*, **23**, 299-305.

- Kolm N, Goodwin NB, Balshine S, Reynolds JD (2006) Life history evolution in cichlids 1: revisiting the evolution of life history in relation to parental care. *J. Evol. Biol* 19:6675. doi:10.1111/j.1420-9101.2005.00984
- Kubitzki, K. & Ziburski, A. (1994) Seed Dispersal in Flood Plain Forests of Amazonia. *Biotropica*, **26**(1):30-43.
- Luz-Agostinho, K.D.G. Agostinho, A.A., Gomes, L.C., Júlio Jr, H.F. & Fugi, R. (2009) Effects of flooding regime on the feeding activity and body condition of piscivorous fish in the Upper Paraná River floodplain. *Brazilian Journal Biology*, **69**, 481-490.
- Machado-Allison, A.J. & Zaret, T.M. (1984) Datos sobre la biología reproductiva de *Hoplosternum littorale* (Siluriformes— Callichthyidae) de Venezuela. *Acta Científica Venezolana*, **35**:142–146
- Marçal-Simabuku, M.A. & A.C. PERET. (2002) Alimentação de peixes (Osteichthyes, Characiformes) em duas lagoas de uma planície de inundação brasileira da bacia do rio Paraná. *Interciencia* **27** (6): 299-306.
- Mazzoni, R. & Caramaschi, E.P. (1997) Observations on the reproductive biology of female *Hypostomus luetkeni* Lacépède 1903. *Ecology of Freshwater fish*. **6**:53-56.
- Medeiros, T.N., Rocha, A.A.F., Santos, N.C.L. & Severi, W. (2014) Influência do nível hidrológico sobre a dieta de *Leporinus reinhardtii* (Characiformes, Anostomidae) em um reservatório do semiárido brasileiro *Iheringia, Série Zoologia*, **104**(3):290-298.
- Mendonça, F. P., Hahn, N. S. & Loureiro-Crippa, V.E. (2004) Feeding aspects of *Leporinus amblyrhynchus* (Characiformes: Anostomidae) in the first stages of formation of a Neotropical reservoir, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, **2**,145-150.
- Nanjappa, P., Brand, L. & Lannoo, M.J. (2000) Swimming patterns associated with foraging in phylogenetically and ecologically diverse American weakly electric teleosts (Gymnotiformes). *Environmental Biology of Fishes*. **58**, 97-104.
- Nogueira, B.P., Bazzoli, N., Santos, J.E. & Barros, M.D.M. (1997) Biología reproductiva do *Bryconops cf. affinis* = *Cretochanes affinis* (Gunther, 1864) (Teleostei: Characiformes) na lagoa do Pantaninho, Lagoa da Prata, Minas Gerais. *Bios* **5**:43–51
- Novakowski, G.C., Hahn, N. S. & Fugi, R. (2007) Alimentação de peixes piscívoros antes e após a formação do reservatório de Salto Caxias, Paraná, Brasil. *Biota Neotropica*, **7**, 149-154.
- Novakowski, G.C., Hahn, N. S. & Fugi, R. (2008) Diet seasonality and food overlap of the fish assemblage in a pantanal pond. *Neotropical Ichthyology*, **6**(4),567-576.

- Pelicice, F.M. & Agostinho, A. A. (2006) Feeding ecology of fishes associated with *Egeria* spp. patches in a tropical reservoir, Brazil. *Ecology of Freshwater Fish*, **15**, 10–19.
- Pinto, G.A., Rocha, A.A.F., Santos, N.C.L., Medeiros, T.N.M & Severi, W. (2011) Variação sazonal na dieta de *Triportheus guentheri* (garman, 1890) (Actinopterygii: Characidae), no reservatório de Sobradinho, rio São Francisco, BA. *Boletim do Instituto de Pesca*, **37**(3),295-306.
- Pompeu, P.S. (1999) Dieta da pirambeba *Serrasalmus branditi* Reinhardt (Tegeostei, Characidae) em quatro lagoas marginais do rio São Francisco, Brasil. *Revista brasileira de Zoologia*, **16**,19-26.
- Pompeu, P.S. & Godinho, H.P. (2003) Dieta e estrutura trófica das comunidades de peixes de três lagoas marginais do médio São Francisco. In: In: Godinho HP, Godinho AL (eds) *Águas, peixes e pescadores do São Francisco das Minas Gerais*. PUC Minas, Belo Horizonte, 468p.
- Rocha, A.A.F., Santos, N.C.L., Pinto, G.A., Medeiros, T.N. & Severi, W. (2011) Diet composition and food overlap of *Acestrorhynchus britskii* and *A. lacustris* (Characiformes: Acestrorhynchidae) from Sobradinho reservoir, São Francisco river, Bahia State. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, **33** (4),407-415.
- Santos, N.C.L., Medeiros, T.N., Rocha, A.A.F., Dias, R.D. & Severi, W. (2014) Uso de recursos alimentares por *Plagioscion squamosissimus* - piscívoro não-nativo no reservatório de Sobradinho-BA, Brasil. *Boletim do Instituto de Pesca*. **40**: 397–408.
- Sato, Y., Fenerich-Verani, N., Pires, A., Nuñez, O. & Godinho, H.P., Verani, J.R. (2003) Padrões Reprodutivos De Peixes Da Bacia Do São Francisco. In: In: Godinho HP, Godinho AL (eds) *Águas, peixes e pescadores do São Francisco das Minas Gerais*. PUC Minas, Belo Horizonte.
- Suzuki, H. I., Pelicice, F. M., Luiz, E. A., Latini, J. D. & A. A. Agostinho. (2004a) Reproductive strategies of the fish community of the Upper Paraná river floodplain. In Agostinho, A. A., L. Rodrigues, L. C. Gomes, S. M. Thomaz & L. E. Miranda (eds) *Structure and functioning of the Paraná river and its floodplain: LTER - site 6 - (PELD sítio 6)*. EDUEM, Maringá: 125-130.
- Suzuki, H. I., Vazzoler, A. E. A. De M., Marques, E. E., Lizama, M. De Los A. P. & Inada, P. (2004b) Reproductive ecology of the fish assemblage. In: Thomaz, S. M.; Agostinho, A. A.; Hahn, N. S. (Ed.). *The Upper Paraná River and its floodplain: physical*

aspects, ecology and conservation. Leiden, The Netherlands: Backhuys Publishers, p. 271-292.

Teresa F. B. & Freitas. E. G. (2011) Reproductive behavior and parental roles of the cichlid fish *Laetacara araguaiaae*. *Neotropical Ichthyology*, **9** (2):355-362.

Vazzoler, A.E.A. de M. & Menezes, N.A. (1992) Síntese de conhecimentos sobre o comportamento reprodutivo dos Characiformes da América do Sul (Teleostei, Ostariophysi). *Revista Brasileira de Biologia*, **52** (4): 627-640.

Tófoli, R. M., Hahn, N.S., Alves, G. H. Z. & Novakowski, G. C. (2010) Uso do alimento por duas espécies simpátricas de *Moenkhausia* (Characiformes, Characidae) em um riacho da Região Centro-Oeste do Brasil. *Iheringia, Série Zoológica*, **100**,201-206

Zaret, T.M. (1980) Life history and growth relationships of *Cichla ocellaris*, a predator South American cichlid. *Biotropica* **12**:144–157

APÊNDICE 2 - Os efeitos cumulativos de cascata de reservatórios Neotropical são mais fortes em peixes

Tabela 2: Resumo das variáveis ambientais medidas ao longo da cascata de reservatórios da bacia do rio São Francisco, A transformação utilizada (quando necessário) para cada variável é dada, a = mínimo de detecção. Média= valor médio das variáveis, Mínimo = Valor mínimo das variáveis, SD = Desvio padrão. A variável alcalinidade foi utilizada apenas para a comunidade de peixe.

Variáveis ambientais	Unidade	Transformação	Físico-Químico			Macroinvertebrados			Fitoplâncton			Peixe		
			(n = 720)			(n = 394)			(n = 720)			(n = 305)		
			Média	Mínimo	SD	Média	Mínimo	SD	Média	Mínimo	SD	Média	Mínimo	SD
Variáveis Físico-químicas														
NIT	µg L ⁻¹	log ₁₀ x + a	77,25	3,56	59,48	71,14	1,66	60,09	77,25	3,56	59,48	70,7	0,06	55,62
Pigmentos	µg L ⁻¹	log ₁₀ x + a	5,98	0,56	6,1	6,65	0,68	8,84	5,98	0,56	6,1	5,26	0,561	2,67
Fosfato Inorgânico	µg L ⁻¹	log ₁₀ x	7,75	1,41	4,46	11,51	1,31	15,84	7,75	1,41	4,46	7,44	1,406	5,41
Fosfato Total	µg L ⁻¹	log ₁₀ x	21,27	2,09	13,5	31,69	5,86	32,65	21,27	2,09	13,5	19,61	5,86	10,71
Fósforo Total	µg L ⁻¹	log ₁₀ x	62,23	4,96	49,95	48,88	9,91	28,06	62,23	4,96	49,95	59,82	7,43	36,79
Alcalinidade	mg L ⁻¹ CaCO ₃	log ₁₀ x	-	-	-	28,7	12,5	11,33	-	-	-	26,96	11,01	7,68
Dureza Total	mg L ⁻¹ CaCO ₃	log ₁₀ x	24,22	8,21	4,72	25,64	12,4	11,85	24,22	8,21	4,72	24,1	6,17	4,84
Cloreto	mg L ⁻¹ Cl	log ₁₀ x + a	20,49	1,66	6,11	17,42	0,58	11,7	20,49	1,66	6,11	20,83	1,72	6,44
Turbidez	UNT	log ₁₀ x + a	9,48	0,8	11,88	10,42	0,7	9,64	9,48	0,8	11,88	8,72	0,11	11,22
Temperatura	°C	log ₁₀ x	27,03	22,3	1,88	26,73	22,34	1,88	27,03	22,3	1,88	26,66	7,58	2,42
pH	-	-	7,97	6,97	0,41	7,78	2,55	0,99	7,97	6,97	0,41	8,01	6,73	0,43
Condutividade Elétrica	µS cm ⁻¹	log ₁₀ x	63,82	36,00	19,84	85,57	45	70,65	63,82	0,05	26,96	-	-	-
Oxigênio Dissolvido	mg L ⁻¹	log ₁₀ x + a	7,58	5,26	0,7	7,2	0,75	1,54	7,58	5,26	0,7	7,57	0,3	0,96
Salinidade		log ₁₀ x + a	0,03	0,02	0,01	0,04	0,02	0,05	0,03	0,02	0,01	0,04	0,02	0,01
STD	g L ⁻¹	log ₁₀ x	0,05	0,03	0,01	-	-	-	0,05	0,03	0,01	0,08	0,03	0,29
Secchi	m	log ₁₀ x + a	2,27	0,1	1,67	-	-	-	2,27	0,1	1,67	2,23	0,1	1,84
Variáveis granulométricas														
Argila	%	-	-	-	-	37,25	0,7	23,98	-	-	-	-	-	-
Matéria Orgânica	%	-	-	-	-	2,61	0,02	2,82	-	-	-	-	-	-
Silte	%	-	-	-	-	28,83	0,04	19,26	-	-	-	-	-	-