

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

LUCIANO NEVES DOS SANTOS

Uso de habitats artificiais no manejo e conservação de recursos pesqueiros em  
reservatórios

Maringá

2008

LUCIANO NEVES DOS SANTOS

Uso de habitats artificiais no manejo e conservação de recursos pesqueiros em  
reservatórios

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  
Co-Orientador: Prof. Dr. Emili García-Berthou

Maringá

2008

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

S237u Santos, Luciano Neves dos, 1975-  
Uso de habitats artificiais no manejo e conservação de recursos pesqueiros em reservatórios / Luciano Neves dos Santos. -- Maringá, 2008.  
143 f. : il.

Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2008.

Orientador: Prof. Dr. Angelo Antonio Agostinho.

Co-Orientador: Prof. Dr. Emili García-Berthou.

1. Reservatórios - Ecologia - Recursos pesqueiros - Habitats artificiais - Brasil. 2. Recursos pesqueiros - Reservatórios - Conservação e manejo - Brasil. 3. Habitats artificiais - Reservatórios - Brasil. 4. Ictiofauna neotropical - Espécies invasoras - Reservatórios - Conservação e manejo. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em "Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais".

CDD 22. ed. -577.630981  
NBR/CIP - 12899 AACR/2

# FOLHA DE APROVAÇÃO

LUCIANO NEVES DOS SANTOS

Uso de habitats artificiais no manejo e conservação de recursos pesqueiros em reservatórios

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 Antônio Agostinho  
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup> Ilana Rosental Zalmon  
Universidade do Norte Fluminense (UENF)

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

Prof. Dr. Horacio Julio Junior  
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (UEM)

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

Aprovada em: 29 de agosto 2008.

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

## DEDICATÓRIA

Dedico esta tese a Alejandra, meu amor,  
a meus queridos pais, Rita e Antônio,  
a Fá, minha eterna maninha, e  
a minha avó Neuza.

## AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Angelo Antonio Agostinho, pela confiança depositada, boa vontade, orientação, e pelo apoio incondicional a todas as atividades que possibilitaram a elaboração desta tese;

Ao Prof. Dr. Emili García-Berthou, pela supervisão e apoio durante os 18 meses de estadia na Catalunha, pela revisão das análises estatísticas e do texto definitivo em inglês, pela amizade, companherismo e extrema simpatia, que tornaram esta primeira experiência no exterior tão produtiva e agradável;

A minha esposa Alejandra, companheira de todos os momentos, que nunca deixou de me apoiar e de me motivar, em especial nos momentos mais difíceis dessa jornada;

Aos professores doutores, e membros da comissão examinadora da tese, Ilana Rosental Zalmon, Horácio F. Julio Jr., Luiz Carlos Gomes e Mário Orsi, pelas valiosas sugestões que em muito contribuíram para a melhoria desta tese;

Ao CNPq, pela concessão da bolsa de doutorado no Brasil (CT-HIDRO) e pelo apoio financeiro, por meio do Edital Universal, indispensáveis à realização dos trabalhos de doutorado no país;

Ao Programa ALBan da União Européia, pela bolsa de doutorado sanduíche, que viabilizou a realização de todas as atividades no exterior;

A CAPES, pela concessão da bolsa durante os primeiros seis meses de doutorado;

A toda a equipe de campo do NUPELIA, João D. Latini, Valdir A. Capati, Francisco A. Teixeira, José R. Gonçalves e Valdecir R. Casaré, pela amizade, companheirismo, bom-humor e auxílio indispensável a realização dos trabalhos de campo no Reservatório de Itaipu;

Ao colega, apesar de muito “perna-de-pau”, Cássio Eduardo Martins de Oliveira, pelo auxílio na instalação das estruturas artificiais no Reservatório de Itaipu, e pelas coletas e análises da comunidade periférica;

Aos funcionários da ITAIPU BINACIONAL, em especial aos amigos Sandro A. Heil, Domingo R. Fernandez e Hélio M. Fontes Júnior, que forneceram suporte infra-estrutural e operacional cruciais para a realização dos trabalhos no Reservatório de Itaipu;

Ao pessoal da LIGHT S.E.S.A., em especial ao Sebastião Paulino, Ricardo Bichara, Luiz Antônio B. Grande, Hilton, Eucinédio, Mirinho, Josuel, Tião, Fabinho, Beto e Corrêa, grandes amigos sem os quais os trabalhos no Reservatório de Lajes não seriam realizados;

Aos professores e investigadores do NUPELIA, em especial aos doutores Sidnei M. Thomaz, Luiz C. Gomes, Horácio F. Julio Jr., pelo exemplo de profissionalismo e pela amizade; a Dra.

Janet Higuti, pela amizade e pelo auxílio nas coletas e conservação dos zoobentos; e a Dra. Liliana Rodrigues pela ajuda com as análises da comunidade periférica;

A secretária do PEA, Aldenir C. Oliveira, sempre atenciosa e disposta a ajudar;

A Rosi, pela extrema simpatia, apoio e boa vontade sempre;

Aos bibliotecários Salete Arita, João e Márcia, pela atenção, boa vontade e profissionalismo;

Aos casais Fábio Yamada e Pri, João Paulo e Carol Yamamura, Fernando Pelicice e Josi; e Sidnei Magela e Rosemara Fugi, Ciro e Elisa, pela amizade especial;

Aos companheiros do Kamikazes, o melhor time de futebol de todos os tempos e eternos campeões morais do INTERBIO: Fábio, João, Ciro, Carlinho, Breja, Padial, Renatão, Ricardo, Josué, Daniel, Luis, Dirceu.

Aos integrantes do PUTUS F.C., eternos rivais em campo, mas grandes amigos fora dele: João, Weferson, Rodrigo Fernandes, Rodrigo Gaúcho, Éder, Pita, Tica, Almir, Xande e Paranaguá.

Aos amigos pesquisadores da Universitat de Girona - UdG: Cristina Conchillo, Carles Alcaraz, Jordi Compte, Josep Benito, Rocío Lopez, Albert Ruhì, Stèphanie Gascón, Jordi Sala, Dani Boix, Pablo Tedesco, Silvie Tomanova, Quim Carol e Lluís Benejam, pelos momentos especiais durante a estância na Catalunha – “os echo a todos muchísimo de menos!”

Aos amigos Eliana Galdioli, Carlos Eduardo, Rosângela Inada, Christiano Schamber, Nandeyara Marques, Claudemir Soares, Priscila Gongôra, Jorge Takasusuki e Sandra Souza, pelo carinho durante as visitas ao Laboratório de Aqüicultura da UEM;

Aos meus pais, minha irmã e minha avó pelo amor, carinho e eterno apoio;

Aqueles cuja memória e pressa não me permitiram recordar por agora,

# Uso de habitats artificiais no manejo e conservação de recursos pesqueiros em reservatórios

## RESUMO

Experimentos com habitats submersos foram desenvolvidos em dois reservatórios brasileiros com a finalidade de investigar o potencial de estruturas artificiais no manejo e conservação de recursos pesqueiros. No capítulo I, seis tipos diferentes de habitats (rochas, troncos, tubos, arbustos, macrófitas artificiais e áreas não-estruturadas) instalados no Reservatório de Itaipu, Paraná, foram monitorados sistematicamente por censos visuais e redes de espera, a fim de se investigar o papel da arquitetura de habitats submersos na estruturação da ictiofauna, segundo as premissas da teoria de “*Habitat Template*”. Embora várias espécies fossem comuns aos distintos habitats, os atributos funcionais da história de vida das espécies, compilados de trabalhos previamente publicados, explicaram melhor os padrões de associação com os habitats que os valores de ocorrência, e dentre os atributos funcionais, os reprodutivos foram melhores preditores do que os tróficos e morfológicos. No capítulo II, recifes artificiais de mesmas dimensões e complexidade, mas de diferentes materiais (cerâmica, concreto e PVC) foram instalados no Reservatório de Itaipu, a fim de se determinar os efeitos do tipo de material e de mecanismos sucessionais na colonização ictiofaunística. Maiores biomassas, abundâncias e riqueza de peixes registradas nos tratamentos de cerâmica foram mais relacionadas a taxas elevadas de colonização e de substituição de espécies do que a efeitos do tamanho de cada espécie. Não obstante, algumas alterações temporais nas características da história de vida da ictiofauna também sugerem que mecanismos sucessionais modularam a colonização dos recifes. No Capítulo III, bancos rochosos naturais e artificiais, localizados, respectivamente, em áreas de pesca permitida e proibida no Reservatório de Lajes, Rio de Janeiro, foram amostrados com o objetivo de avaliar os efeitos interativos entre reservas de pesca × espécies de peixes invasoras sobre a ictiofauna nativa. Os Cichlidae nativos foram afetados tanto pela atividade pesqueira quanto pelas espécies invasoras, sendo que estas últimas mascararam os efeitos positivos das medidas de proteção contra a pesca. Os resultados sugerem que a manipulação de habitats submersos, por meio do uso de estruturas artificiais, é uma ferramenta promissora para a conservação e manejo da ictiofauna tropical.

**Palavras-chave:** Experimentos. Estruturas artificiais. Recifes. Espécies invasoras. Reservatório

# Fishery management and conservation in reservoirs through the use of artificial habitats

## *ABSTRACT*

Manipulation experiments of aquatic habitats were performed in two Brazilian reservoirs to investigate the potential of artificial structures in the management and conservation of fisheries resources. In Chapter I, six different types of habitats (rocks, logs, pipes, bushes, artificial macrophytes and structureless areas) in the Itaipu Reservoir, Paraná, were systematically surveyed by visual censuses and gillnets, with purpose to address the role of submerged habitat architecture in structuring fish assemblages based on the premises of habitat template theory. Despite some species were common to many different habitats, the functional attributes of species life history, which were compiled from published works, explained better the fish-habitat association patterns than the presence-absence data. Also, within the functional attributes, reproductive traits were better predictors than the trophic or morphological. In Chapter II, artificial reefs of same dimensions and complexity but of different materials (ceramic, concrete and PVC) were deployed in an area of the Itaipu Reservoir, aiming to investigate the effects of reef material and the successional mechanisms on fish colonization. Highest fish biomass, abundance and richness in the ceramic treatments appeared to be more related to high colonisation and species turnover rates than to species-specific size-effects. Also, temporal variations in life history traits of the fish composition indicate that successional mechanisms have modulated reef colonization. Finally, in Chapter III, natural and artificial rocky banks, located, respectively, in areas allowed and prohibited to fishing, were surveyed in Lajes Reservoir to evaluate the interactive effects of no-take reserves  $\times$  invasive species on native fish assemblages. The native Cichlidae were affected by fishing and invasive species but the later masked the positive effects of fishing restriction measures. The overall results suggest that submerged habitat manipulation, through the use of artificial structures, is a promising tool to protect and manage the tropical fishes.

**Key-words:** Experiments. Artificial structures. Reefs. Invasive species. Reservoir

Esta tese foi estruturada em três capítulos: Capítulo I – Elaborado e formatado conforme as normas de publicação científica *Freshwater Biology*. Disponível em:

<<http://www.blackwellpublishing.com/submit.asp?ref=0046-5070&site=1>>

Capítulo II – Elaborado e formatado conforme as normas de publicação científica *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. Disponível em:

<[http://pubs.nrc-cnrc.gc.ca/cgi-bin/rp/rp2\\_prog\\_e?cjfas\\_instruct\\_e.html](http://pubs.nrc-cnrc.gc.ca/cgi-bin/rp/rp2_prog_e?cjfas_instruct_e.html)

Capítulo III – Elaborado e formatado conforme as normas de publicação científica *Conservation Biology*. Disponível em:

<<http://conbio.net/publications/consbio/instructions/Style.cfm>>

## SUMÁRIO

Capítulo I - A arquitetura de habitats submersos como força estruturadora da ictiofauna de ambientes lênticos: experimentos de manipulação de habitats aplicados à teoria de “*Habitat Template*”

RESUMO	14
ABSTRACT	16
INTRODUÇÃO	18
MATERIAL E MÉTODOS	21
Área de estudo	21
Desenho experimental	22
Amostragens	24
História de vida das espécies de peixes	25
Tratamento de dados: remoção dos efeitos da autocorrelação espacial e da filogenia	27
Análise de dados: abordagens uni e multivariadas	29
RESULTADOS	31
Análises de gradientes diretos: associações espécies-habitat	31
Análises de gradientes indiretos: atributos de história de vida da ictiofauna	32
Associação espécies-habitats e relações com os atributos funcionais da ictiofauna	34
DISCUSSÃO	37
A arquitetura de habitats na estruturação da ictiofauna	37
Sensitividade dos atributos de história de vida	42
O desenho experimental e a abordagem analítica de dados	44
Conclusões e aplicações	46
REFERÊNCIAS	49
LISTA DE TABELAS	59
LEGENDAS DAS FIGURAS	66
FIGURAS	68

Capítulo II - Colonização ictiofaunística de recifes artificiais em um grande reservatório Neotropical: efeitos do material utilizado na construção dos recifes e de mecanismos sucessionais

RESUMO	77
ABSTRACT	78
INTRODUÇÃO	80
MATERIAL E MÉTODOS	82
Área de estudo	82
Desenho experimental e censos visuais	83
Análise de dados	85
RESULTADOS	86
Atributos de comunidade	86
Composição e estrutura da ictiofauna	87
Variações da ictiofauna com o tipo de material e o tempo	88
DISCUSSÃO	89
O material dos recifes e a colonização ictiofaunística	89
Variação temporal na colonização ictiofaunística	91
Implicações no manejo	93
REFERÊNCIAS	96
LISTA DE TABELAS	102
LEGENDAS DAS FIGURAS	105
FIGURAS	106

Capítulo III - Uso de habitats naturais e artificiais na detecção de efeitos interativos entre reservas de pesca × espécies invasoras sobre a ictiofauna nativa

RESUMO	113
ABSTRACT	114
INTRODUÇÃO	115
MATERIAL E MÉTODOS	117
Área de estudo	117

Desenho experimental e amostragens de peixes	119
Tratamento e análise de dados	121
<b>RESULTADOS</b>	123
Atributos de comunidade	123
Composição e estrutura da ictiofauna	123
Capturas com iscas artificiais	125
<b>DISCUSSÃO</b>	126
<b>REFERÊNCIAS</b>	131
<b>LISTA DE TABELAS</b>	136
<b>LEGENDAS DAS FIGURAS</b>	138
<b>FIGURAS</b>	139

## **Capítulo I**

**A arquitetura de habitats submersos como força estruturadora da  
ictiofauna de ambientes lênticos: experimentos de manipulação de habitats  
aplicados à teoria de “*Habitat Template*”**

**A arquitetura de habitats submersos como força estruturadora da ictiofauna de ambientes lênticos: experimentos de manipulação de habitats aplicados à teoria de “*Habitat Template*”**

**RESUMO**

Seis tipos distintos de habitats submersos (rochas, troncos, tubos, arbustos, macrófitas artificiais e áreas não-estruturadas), com arquitetura (forma e complexidade) diferenciada, foram monitorados, quanto ao seu uso pela ictiofauna, em uma área ambientalmente homogênea na zona lêntica de um grande reservatório neotropical. O principal objetivo desse trabalho foi investigar o papel da arquitetura de habitats submersos na estruturação da ictiofauna, e se, na ausência de forças hidráulicas, as relações espécies-habitats obedeceram às premissas da teoria de “*Habitat Template*”, na qual habitats diferenciados selecionam espécies com atributos funcionais de história de vida distintos. Censos visuais conjugados a capturas com redes de espera, realizados bimestralmente e durante um período de 13 meses, permitiram o registro de 41 espécies de peixes. Paralelamente, 22 atributos da história de vida dessas espécies (reprodutivos, tróficos e morfológicos) foram compilados de trabalhos previamente publicados. A Análise de Redundância (AR), baseada na ocorrência das espécies em cada habitat, distinguiu faunas de composição variada, influenciadas predominantemente pela complexidade estrutural dos habitats e, secundariamente, pelo tempo diferenciado de imersão dos mesmos. Várias espécies, no entanto, foram compartilhadas entre os distintos habitats. Os atributos reprodutivos foram melhor discriminados pelas Análises de Componentes Principais (ACP), que distinguiu as espécies de estratégia periódica de outras com estratégias oportunista ou de equilíbrio. Os atributos funcionais de história de vida das espécies explicaram melhor os padrões de associação com os habitats que os valores de presença-ausência das espécies. Segundo os Modelos Aditivos Generalizados (MAGs) os habitats rochosos selecionaram, predominantemente, espécies reofílicas ou territoriais de

grande porte, relacionadas às estratégias periódica e de equilíbrio, respectivamente, enquanto os habitats de troncos submersos selecionaram espécies noturnas e de dieta variada, que realizam algum tipo de migração. Os habitats de macrófitas artificiais, mais associados a espécies de corpo alto, sedentárias, de ovócito grande e cuidado parental, foram discriminados dos habitats de arbustos, que selecionaram espécies de corpo mais deprimido e hábito bentônico. Os habitats de tubos selecionaram espécies com histórias de vida variadas, apresentando grande compartilhamento de espécies com os demais, enquanto os habitats não estruturados selecionaram espécies noturnas, onívoras e sem cuidado parental. O presente trabalho é pioneiro na aplicação da teoria de “*Habitat Template*” à ictiofauna de ambientes lênticos sem a influência de forças hidráulicas, e na tentativa de relacionar atributos funcionais da história de vida das espécies com a arquitetura, em nível de microescala, de habitats submersos. Se os padrões de associação espécies-habitats observados forem validados em outros sistemas sob condições hidrológicas similares, informações ecológicas relevantes poderão ser utilizadas no manejo e conservação da ictiofauna de ambientes lênticos.

Palavras-chave: atributos funcionais, história de vida, habitats artificiais, manejo, reservatório, neotropical, Brasil

**Submerged habitat architecture as structuring force of fish assemblages in lentic systems: applying habitat manipulation essays to test the Habitat Template theory**

**ABSTRACT**

The patterns of fish association with six submerged habitats (rocks, logs, pipes, brushes, artificial macrophytes and structureless areas) of differentiated architecture (shape and complexity), were assessed in an environmentally homogeneous area located in the lacustrine zone of a large neotropical reservoir. The major purpose of this study was to investigate whether fish assemblages will be ruled by the architecture of submerged habitats, and whether the species-habitat relationships, recorded in an area free from effects of hydraulic forces, would conform to the premises of the Habitat Template theory, which predict that different habitats would select species with different life-history traits. Fish assemblages were assessed bimonthly for 13 months, through visual censuses and gillnets, resulting in 41 catalogued species. Concurrently, 22 life history traits (reproductive, trophic and morphological) of these fish species were compiled from published works. The Redundancy Analysis (RA) was performed from species occurrence data in each habitat and distinguished assemblages of varied composition, being largely effected by the habitat structural complexity, and, secondarily, by the differential immersion time of the habitats. The reproductive traits were better discriminated by Principal Component Analyses (PCAs), which distinguished species of periodic strategy from those of opportunistic and equilibrium ones. The functional attributes of the species life history were better predictors of fish-habitat associations than the species presence-absence values. According to Generalized Additive Models (GAMs), rocky habitats selected primarily reofilic or large-sized territorial species, which were related, respectively, to periodic and equilibrium strategies, whereas submerged logs selected nocturnal species of broad feeding habits, which displayed some kind of migration. Artificial macrophytes, which were more associated with deep-bodied and non-

migratory species, with large oocytes and parental care, were distinguished from brush habitats, which selected species of more slender shape and benthonic habit. The pipe habitats selected species of broad life history features, also showing a greater species partitioning to the other habitats, whilst the structureless habitats selected more nocturnal and omnivorous species, without parental care. The present study is innovative in applying the Habitat Template Theory to the fish assemblages of lentic systems without influence of a hydraulic force, as well as in attempting to relate the functional attributes of the species life history traits to the architecture of submerged habitats, at a micro-scale level. If the observed patterns of fish-habitat association would be validated to other systems of similar hydrological conditions, relevant ecological information may be applied to the management and conservation of the fish assemblages of lentic systems.

Key-words: functional attributes, life history, artificial habitats, management, reservoir, neotropical, Brazil

## INTRODUÇÃO

Muito sobre a ecologia das espécies pode ser inferido a partir de suas características de história de vida, sendo essa abordagem o ponto de partida das teorias funcionais que conectam atributos relevantes dos táxons aos fatores físicos e ambientais que modelam seus habitats (ex. Teoria do “*Habitat Template*”; Southwood, 1977; 1988; Townsend & Hildrew, 1994; Poff, 1997). Essas teorias fornecem a base estrutural para relacionar as características das espécies, em nível de comunidade, às variabilidades espaciais e temporais nas características dos habitats (Partridge & Harvey, 1988). Por exemplo, habitats similares devem, hipoteticamente, selecionar espécies com atributos de história de vida similares, segundo as premissas da teoria do “*Habitat Template*”. Análises funcionais, que fornecem uma descrição das biotas com base em características mais ecológicas e evolutivas, do que em taxonômicas, são eficazmente aplicadas para análises dos padrões de distribuição de numerosos táxons, incluindo mamíferos (Norberg, 1994), lagartos (Losos, 1992), peixes de água-doce e marinhos (Blanck, Tedesco & Lamouroux, 2007; Fulton, Bellwood & Wainwright, 2005) e insetos aquáticos (Lamouroux, Dolédec & Gayraud, 2004). Embora esses trabalhos tenham descrito, principalmente, relações entre espécies e habitats em escalas locais, relações funcionais também podem estar envolvidas em escalas de distribuição regional e continental (ex. Stutzner, Dolédec & Hugueny, 2004; Tomanová *et al.*, 2007; Tedesco *et al.*, 2008).

O papel da energia hidráulica como principal força estruturadora da ictiofauna em rios (relacionada à velocidade de corrente) e em recifes de coral (relacionada à energia das ondas) foi documentado, tendo como base atributos reprodutivos, tróficos e morfológicos da história de vida das espécies (Lamouroux, Poff & Angermeier, 2002; Bellwood *et al.*, 2002; Agostinho *et al.*, 2004; Fulton *et al.*, 2005; Blanck *et al.*, 2007). No presente trabalho, essa abordagem foi aplicada para a ictiofauna associada a habitats de natureza variada, de arquiteturas (forma e complexidade) distintas, e situados na zona lântica de um reservatório

neotropical, livre da influência de qualquer força estruturadora de origem hidráulica. Neste contexto, se espera que a seleção de habitats e os padrões de distribuição das espécies sejam funções interativas entre suas estratégias de vida e os atributos físicos do ambiente (ex. a arquitetura dos habitats). Até o momento, os padrões de distribuição de fauna de peixes têm sido comparados entre sistemas lênticos (e.g., Tonn & Magnuson, 1982; MacRae & Jackson, 2001; Irz *et al.*, 2002), porém, os atributos biológicos das espécies raramente têm sido considerados (Rodriguez & Lewis, 1997; Irz *et al.*, 2007).

A maioria dos pescadores sabe empiricamente que os melhores locais de pesca estão relacionados a estruturas submersas (ex. troncos, vegetação aquática e recifes). Neste contexto, habitats e recifes artificiais têm sido testados com propósitos pesqueiros e de conservação (Bolding, Bonar & Divens, 2004; Claudet & Pelletier, 2004; Santos, Araújo & Brotto, 2008), uma vez que, quando instalados em quantidade, formato e complexidade adequados, podem ser eficazmente utilizados como substitutivos de habitats naturais submersos (Bolding *et al.*, 2004; Wills, Bremigan & Hayes, 2004). A importância de determinados tipos de estruturas como habitats para peixes tem sido observada em trabalhos variados, sobre espécies isoladas ou em nível de comunidade, tanto em sistemas lênticos tropicais quanto em temperados (ex. rios de planície, lagos e reservatórios). Esses estudos, em geral, destacam a importância da estrutura, complexidade ou arquitetura dos diferentes tipos de habitats (amplamente baseados na vegetação aquática) como determinantes da estrutura, riqueza, abundância ou biomassa da ictiofauna (ex. Benson & Magnuson, 1992; Randall *et al.*, 1996; Weaver, Magnuson & Clayton, 1997; Grenouillet & Pont, 2001; Pratt & Smokorowski, 2003; Lewin, Okun & Mehner, 2004; Pelicice, Agostinho & Thomaz, 2005; Agostinho *et al.*, 2007b; Santos *et al.*, 2008). Esses estudos focam predominantemente a habilidade da vegetação aquática da zona litorânea, e menos comumente dos habitats rochosos, em fornecer maiores disponibilidades de alimentos (ex. Grenouillet & Pont, 2001;

Grenouillet, Pont & 2002; Thomaz *et al.*, 2008) e maior refúgio contra predadores para peixes de pequeno porte (ex. Chick & McIvor, 1997; MacRae & Jackson, 2001). Estruturas submersas também são amplamente reconhecidas pelo potencial uso como substratos para postura de ovos ou berçários (ex. estratégias reprodutivas de ciclídeos; Lowe-McConnell, 1987; Santos *et al.*, 2008). Estudos comparativos de habitats em um mesmo sistema lântico, avaliando associações ictiofaunísticas a distintos tipos de habitats (ex. habitats vegetados, rochosos ou sem estruturas submersas) também foram realizados (Keast, Harker & Turnbull, 1978; Weaver *et al.*, 1997; Pratt & Smokorowski, 2003; Mayo & Jackson, 2006; Santos *et al.*, 2008). No entanto, análises de padrões de distribuição que testem explicitamente associações entre grupos funcionais e tipos distintos de habitats em ambientes lânticos são desconhecidas até o presente. O tamanho dos peixes é o único atributo específico ocasionalmente considerado nos padrões de associação ictiofauna-habitat, geralmente destacando a importância do habitat como refúgio para espécies ou indivíduos de pequeno porte (ver Meerhoff *et al.*, 2003).

No presente estudo, foi investigada a associação espécies-habitats como função da arquitetura do habitat e dos atributos de história de vida da ictiofauna do Reservatório de Itaipu, localizado na bacia do alto Rio Paraná, Brasil. Assim, através da manipulação e instalação de diferentes tipos de habitats artificiais, de dimensões padronizadas, em uma zona ambientalmente homogênea e não-estruturada do reservatório, e após o controle da autocorrelação espacial entre esses habitats e das relações filogenéticas entre as espécies de peixes registradas, foram testadas associações particulares entre atributos de história de vida das espécies (características reprodutivas, tróficas e morfológicas) e a arquitetura dos habitats submersos. Foi hipotetizado que, se as premissas da teoria do “Habitat Template” são válidas para um ambiente lântico livre do efeito de forças hidráulicas (ex. fluxo e a velocidade de

corrente nulos), a ictiofauna não se distribui de forma aleatória, e as espécies são fortemente selecionadas pela arquitetura (ex. forma e complexidade) dos habitats submersos.

## MATERIAL E MÉTODOS

### *Área de estudo*

O Reservatório de Itaipu (24°05′–25°33′ S; 54°00′–54°37′ W) é um represamento de 1.350 km<sup>2</sup>, localizado no Rio Paraná na fronteira Brasil-Paraguai (Fig. 1), concluído em 1982 para produção de energia elétrica. Esse reservatório possui 151 km de comprimento, abrange uma bacia de drenagem de aproximadamente 820.000 km<sup>2</sup>, e apresenta uma profundidade média de 22 m. Com uma vazão afluente média de 8,200 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup>, o tempo médio de residência da água é de cerca de 40 dias no reservatório como um todo, mas de apenas 29 dias no canal principal (Agostinho *et al.*, 2007a). A região central do reservatório permanece estratificada termicamente da primavera ao verão (Brunkow, Andrade & Xavier, 1988). É um ambiente mesotrófico, segundo suas concentrações de fósforo (22 mg m<sup>-3</sup>) e clorofila (3.6 mg m<sup>-3</sup>) (Andrade *et al.*, 1988), mas seu estado trófico e produtividade são altamente variáveis entre as zonas e braços da represa (Pagioro, 1999). O reservatório apresenta um forte gradiente longitudinal, em que as características ambientais, incluindo a riqueza e composição da ictiofauna (Okada, Agostinho & Gomes, 2005), estão em concordância com as zonas fluvial, de transição, e lacustre propostas por Thornton, Kimmel & Payne (1990) (Fig. 1). Desde 1983, mais de uma centena de espécies de peixes foram registradas no Reservatório de Itaipu, especialmente nos habitats estruturalmente complexos e produtivos da zona litorânea (Agostinho *et al.*, 1999). As espécies dominantes nas pescarias experimentais são dois siluriformes (*Hypophthalmus edentatus* e *Aucheniperus nuchalis*) e a invasora corvina de água doce, *Plagioscion squamosissimus* (Agostinho *et al.*, 1999).

### ***Desenho experimental***

No total, seis modelos diferentes de habitats, tanto artificiais quanto naturais, e com distintas arquiteturas, foram testados quanto ao seu uso pela ictiofauna do reservatório (Fig. 1). Os habitats artificiais do tipo “arbustos” foram constituídos por oito pinheiros ornamentais (similar a *Pinus koraiensis*), cada um com aproximadamente 1,0 m de altura, que foram uniformemente distribuídos em uma base quadrangular de 1,0 m<sup>2</sup> de área (Fig. 1). Os habitats do tipo “macrófitas artificiais” foram elaborados a partir de estruturas laminares de polipropileno (filamentos flutuantes e verde-amarronzados de 40 cm de comprimento × 1 cm de largura × 1 mm de espessura), que após organizadas em tufos (15 filamentos = 1 tufo), foram atadas a 16 cabos de polietileno de 1,0 m de comprimento (10 tufos por cabo), uniformemente distribuídos em uma base (PVC + cabos de polietileno) de 1,0 m<sup>2</sup>, totalizando 160 tufos (ou 2600 filamentos) por m<sup>2</sup> (Fig. 1). O termo “macrófita” ou “vegetação artificial” tem sido empregado em estudos por outros autores (Hayse & Wissing, 1996; Bolding *et al.*, 2004; Santos *et al.*, 2008), e foi utilizado no presente trabalho devido a sua semelhança com bancos de vegetação aquática que abundam em zonas marginais do reservatório (ex. *Egeria* spp.). Os habitats artificiais do tipo “tubos” foram construídos pelo empilhamento de tubos de cerâmica de 1,0 m de comprimento x 0,15 m de diâmetro, formando uma estrutura piramidal (10 tubos em uma configuração 4:3:2:1, da base ao topo) (Fig. 1).

Além destes três tipos de habitats artificialmente elaborados, outros três tipos de habitats, naturalmente disponíveis no reservatório desde sua formação, também foram investigados quanto ao seu uso pela ictiofauna. Neste sentido, quadrados de 1,0 m<sup>2</sup> foram demarcados, diretamente sobre o substrato do reservatório, carente de qualquer estrutura submersa, e sobre locais com troncos e rochas submersas. Os troncos submersos estavam verticalmente orientados (entre 2-3 troncos de 5-7 m de comprimento x 0,3-0,5 m de diâmetro), representando fragmentos relitos da vegetação terrestre inundada pela formação do

reservatório. Os habitats rochosos, por outro lado, foram obtidos pela demarcação de 2-3 rochas quadrangulares, com cerca de 0,6-0,7 m de diâmetro, depositadas nas margens do reservatório quando da sua formação, para constituir parte do enrocamento que auxilia na estabilização estrutural da barragem. Desta maneira, um total de 18 habitats experimentais (três réplicas por tratamento) foi construído, no caso dos três modelos de estruturas intencionalmente elaboradas para o presente trabalho, ou demarcado, no caso dos habitats previamente disponíveis no reservatório, que apesar de apresentarem arquiteturas (ex. material, forma e complexidade) diferenciadas, possuíram dimensões similares e comparáveis entre si.

Uma área protegida e com acesso controlado, localizada próxima à barragem e situada na zona lacustre do reservatório, foi selecionada para a instalação e demarcação dos habitats experimentais (Fig. 1). Os locais em que os habitats artificiais foram instalados ou demarcados estavam totalmente livres de vegetação natural ou de outras estruturas submersas para além daquelas intencionalmente investigadas, e o substrato era composto principalmente de lama e areia. Devido à relativa proximidade dentro da área de estudo (< 1,5 km), as características ambientais variaram pouco entre esses locais, sendo a variação observada atribuída à dinâmica sazonal do reservatório (Tabela 1). Embora localizadas na região lacustre do reservatório, isenta do efeito da velocidade da corrente e de outras forças relacionadas (ex. como ocorre em rios), todas as unidades de habitats situaram-se bastante próximas do canal de migração (Fig. 1), mecanismo de transposição de espécies entre as regiões a jusante e montante do reservatório, o qual também permitiu, em teoria, o acesso e a colonização dos habitats experimentais por espécies de hábitos migratórios (Hahn *et al.*, 2007). Uma distância mínima de 25 m foi mantida entre os locais a fim de minimizar interações entre peixes e interferências ambientais entre tratamentos. Cada tratamento foi determinado aleatoriamente a cada local, recebendo uma bóia numerada atada a um lastro de concreto para facilitar a

localização e identificação. As coordenadas geográficas de cada réplica dentro de cada tratamento foram tomadas por meio de GPS.

### ***Amostragens***

Todos os peixes associados aos tratamentos foram amostrados por censos subaquáticos e por redes de espera. Esses métodos foram utilizados conjugadamente para aumentar a eficiência e representatividade das amostragens, uma vez que os censos subaquáticos são particularmente eficientes para quantificação de peixes de menor porte e de hábitos diurnos (Santos *et al.*, 2008), enquanto as redes de espera são mais seletivas para indivíduos de maior porte e para espécies de hábitos noturnos (Miranda, Agostinho & Gomes, 2000). As amostragens iniciaram-se em novembro de 2005, estendendo-se bimensalmente até novembro de 2006 ( $N = 7$ ). Nos censos visuais, dois mergulhadores autônomos, suportados por um barco com um compressor de ar e mangueiras, inspecionaram os tratamentos entre 09:30 e 16:30 a fim de otimizar a visibilidade e a identificação dos peixes. Os censos visuais obedeceram a metodologia proposta por Santos *et al.* (2008), ou seja, todo peixe situado até 1 m das estruturas foi considerado como associado aos habitats experimentais, sendo visualmente identificado e contado, e as informações registradas separadamente por cada mergulhador em uma prancheta de escrita subaquática. O comprimento total (CT) de cada indivíduo foi estimado visualmente, comparando o tamanho do peixe com uma régua milimetrada de 30 cm. Posteriormente, os tamanhos dos peixes foram convertidos em comprimento padrão (CP) a partir de equações de peso-comprimento previamente publicadas (Benedito-Cecílio, Agostinho & Velho, 1997b). Todos os peixes registrados nos censos visuais foram identificados até nível específico, de acordo com Graça & Pavanelli (2007).

As redes de espera de monofilamento, com 15 m de comprimento x 2 m de altura, foram operadas no período entre 17:30 e 8:30 hs. Cada rede foi construída pela união de três painéis

de 5 m, cada qual com malhas de 3, 5 e 7 mm entre nós opostos (sendo a maior malha do tipo “feiticeira”, conectada a uma adicional de 200 mm), conectados em uma seqüência aleatória a fim de se evitar ruídos amostrais. Os peixes capturados foram resfriados, em campo, em recipientes térmicos com gelo, e posteriormente transferidos para o laboratório de Ictiologia do Núcleo de Pesquisas em Ecologia, Ictiologia e Aquicultura (NUPELIA), da Universidade Estadual de Maringá (UEM), onde cada indivíduo foi identificado a nível específico (Graça & Pavanelli, 2007), anotando-se a data, método e o habitat.

### ***História de vida das espécies de peixes***

De acordo com a matriz de dados bióticos (presença de espécies) obtida nas amostragens com censos visuais e redes de espera, três classes de atributos da história de vida – reprodutivos, tróficos e morfológicos – foram obtidos para cada espécie de peixe. Onze atributos reprodutivos/ontogenéticos foram incluídos: (i) tipo de desova (1=total ou 2=parcelada); (ii) fecundidade absoluta (número de ovócitos vitelogênicos); (iii) estrutura em tamanho da população nas amostragens, codificada sequencialmente de 0 a 4 de acordo com a proporção percentual entre juvenis:adultos (0 = 100:0; 1 = 75:25; 2 = 50:50; 3 = 75:25; 4 = 100:0); (iv) tamanho (comprimento padrão CP, em mm) de primeira maturação sexual; (v) tamanho máximo (CP mm) registrado nas amostragens; (vi) atividade migratória (0 = sedentário; 1 = migrador de curta distância (< 100 km); 2 = migrador de longa distância (> 100 km); (vii) diâmetro do ovócito (mm); (viii) cuidado parental, calculado como em Winemiller (1989); (ix) duração do período reprodutivo (meses); (x) relação gonadossomática; (xi) comportamento territorial (0 = gregário; 1 = territorial). A maioria das informações sobre os atributos reprodutivos foi recompilada diretamente para cada espécie, de trabalhos publicados sobre a ictiofauna que ocorre na região (Vazzoler, 1996; Agostinho & Júlio Jr, 1999; Suzuki, Agostinho & Winemiller, 2000; Agostinho *et al.*, 2003b; Suzuki *et al.*, 2004; Charvet-Almeida, Araújo & Almeida, 2005). Uma pequena parte dessa matriz de dados

(< 5%) foi preenchida com informações até nível de gênero ou espécies próximas, disponíveis em Winemiller (1989) ou no site [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org). A matriz final de dados reprodutivos está apresentada na Tabela 2.

Quatro atributos tróficos foram incluídos no presente trabalho: (i) período de atividade alimentar (1 = diurno; 2 = diurno e noturno; 3 = noturno); (ii) posição da boca (1 = ventral; 2 = subterminal; 3 = terminal; 4 = dorsal); (iii) posição na coluna d'água (1 = bentônico; 2 = bentopelágico; 3 = pelágico); (iv) hábito alimentar predominante quando adulto (1 = detritívoro; 2 = herbívoro; 3 = onívoro; 4 = insetívoro; 5 = piscívoro). As informações sobre os atributos tróficos foram obtidas, predominantemente, de observações em campo e de análises, em laboratório, das espécies capturadas, as quais foram eventualmente complementadas com dados disponíveis em Hahn *et al.* (1998), Agostinho & Júlio Jr, (1999), Agostinho *et al.* (2003b) ou no site [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org).

Sete atributos morfológicos foram analisados: (i) altura da nadadeira caudal – medida transversalmente na base; (ii) altura do corpo – distância medida transversalmente na região mais alta do corpo; (iii) altura do pedúnculo caudal – distância medida transversalmente na parte mais estreita do pedúnculo caudal; (iv) comprimento da nadadeira caudal – distância da inserção do último raio da nadadeira anal até a extremidade da cauda; (v) comprimento do pedúnculo caudal – distância entre a inserção do último raio da nadadeira anal e a extremidade posterior da coluna vertebral; (vi) diâmetro do olho – maior distância longitudinal entre as bordas anterior e posterior do olho; (vii) posição do olho – distância vertical do olho à base da cabeça, na área de inserção do olho. Alguns atributos foram obtidos diretamente de fotos dos exemplares capturados nas amostragens, porém a maioria foi obtida de informações disponíveis em Cunico & Agostinho (2006) e em Graça & Pavanelli (2007). Todos os atributos morfológicos foram adimensionalizados, substituindo-se as medidas brutas, tomadas em mm, por proporções relativas ao comprimento padrão (atributos ii, iv e v),

altura do corpo (i e iii), comprimento da cabeça (vi) e a altura da cabeça na área de inserção do olho (vii). Tal procedimento tem sido aplicado em estudos similares (Willis, Winemiller & Lopez-Fernandez, 2005; Blanck *et al.* 2007), e visou remover o efeito de diferenças no tamanho dos indivíduos nas análises de história de vida das espécies. As matrizes finais de dados tróficos e morfológicos estão apresentadas na Tabela 3. As informações sobre os atributos morfológicos foram obtidas para a maioria das espécies, com exceção de quatro – *Eigenmannia virescens*, *Sternopygus macrurus*, *Potamotrygon falkneri* e *Potamotrygon motoro*, que, devido a conformações morfológicas particulares, foram excluídas, parcialmente (as duas primeiras) ou integralmente (as duas últimas), das análises posteriores.

#### ***Tratamento de dados: remoção dos efeitos da autocorrelação espacial e da filogenia***

Primeiramente, uma matriz de ocorrência foi construída para a ictiofauna registrada em cada bimestre, para cada tratamento e por cada método de amostragem em separado (censos visuais e redes de espera), atribuindo-se zero (0) para a ausência e um (1) para a presença de cada espécie. Os valores de presença foram então somados, entre os dois métodos, e divididos pelo número total de observações ( $N = 14$ ; censos visuais + redes de espera). Esse procedimento permitiu a análise de ambos os métodos em conjunto, como unidade amostral, que, além de mais representativa, do que análises por cada método em separado, sobre o grau de associação da ictiofauna com cada tratamento (ex. tipo particular de habitat), também removeu o provável efeito da seletividade de cada método, que afeta, sobremaneira, outros atributos de comunidade (ex. abundância ou biomassa). Entretanto, o nível de associação entre cada espécie e um tipo particular de habitat poderia sofrer interferência da distribuição espacial dos habitats submersos (ex. autocorrelação espacial; Legendre (1993)). Neste sentido, a possível interferência entre unidades de habitats (réplicas de tratamentos) adjacentes foi removida pela aplicação de metodologia proposta por Borcard & Legendre (2002), sobre a matriz de distância entre habitats (obtidas a partir de suas coordenadas geográficas). Assim,

uma Análise de Coordenadas Principais (ACoP), foi aplicada sobre a matriz transformada (“*double-centered*”) da distância euclidiana entre os habitats, seguido da aplicação de regressão linear múltipla (RLM) entre os valores de ocorrência de cada espécie e os respectivos escores das espécies (autovetores) extraídos para os três primeiros eixos da ACoP. Os resíduos obtidos das RLM, por representarem o nível de associação espécie-habitat corrigido para a autocorrelação espacial, substituíram, portanto, os valores de ocorrência originais na matriz de dados bióticos, sendo utilizados em todas as análises posteriores.

Com exceção da fecundidade absoluta e do diâmetro dos ovócitos, que foram transformados em  $\log_{10}$ , os demais atributos de história de vida não sofreram qualquer transformação inicial para a construção da matriz de características funcionais das espécies de peixes. Por outro lado, de maneira similar ao efeito da autocorrelação espacial entre habitats, os atributos da história de vida das espécies poderiam sofrer interferência de um componente filogenético, o qual contém a variância herdada de um ancestral, compartilhada pelas espécies e ponderada por sua distância filogenética (Diniz-Filho, De Sant’ana & Bini (1998), e, que, poderia confundir as análises sobre as relações estratégia de vida-habitat. Neste sentido, o método "*Phylogenetic Eigenvector Regression*" (PVR), descrito por Diniz-Filho *et al.* (1998), foi aplicado para remoção do efeito da filogenia sobre os atributos de história de vida.

Primeiramente, uma matriz de relações filogenéticas foi construída, a partir de informações contidas em Graça & Pavanelli (2007), para os pares de espécies, os quais foram atribuídos os seguintes valores, indicativos do grau de parentesco entre os taxa: 1 – mesmo gênero; 2 – mesma subfamília, mas gêneros diferentes; 3 – mesma família, mas gêneros diferentes; 4 – mesma família, mas subfamílias diferentes; 5 – mesma ordem, mas famílias diferentes; 6 – mesma classe, mas ordens diferentes; 7 – classes diferentes. Sobre essa matriz filogenética, um procedimento similar ao de remoção do efeito de autocorrelação espacial: transformação “*double-centered*”, seguido de uma ACoP e, depois, por RLMs entre cada variável de

interesse (atributos de história de vida) e os escores das espécies (autovetores) extraídos para os três primeiros eixos da ACoP (conforme Diniz-Filho *et al.* (1998)). Os resíduos obtidos das RLM, representativos dos valores dos atributos de história de vida corrigidos para a filogenia, substituíram, portanto, os valores originais nas três matrizes de características funcionais das espécies (reprodutivas, tróficas e morfológicas), sendo utilizados em todas as análises posteriores. Foram utilizados os pacotes estatísticos PERMANOVA (Anderson, 2005), para a transformação “*double-centered*” das matrizes de distância espacial e filogenética, MVSP (Kovach, 1999), para a execução das ACoPs, e SPSS 15 para a execução das RLMs.

### ***Análise de dados: abordagens uni e multivariadas***

As matrizes de associação espécies-habitat (valores de ocorrência, corrigidos para a autocorrelação espacial) e de características funcionais da ictiofauna (atributos reprodutivos, tróficos e morfológicos corrigidos para filogenia) foram primariamente analisadas por meio de técnicas de ordenação. A Análise de Redundância (AR), uma técnica de gradientes diretos, foi empregada para a análise dos dados corrigidos de ocorrência das espécies em cada tratamento. Essa técnica, similar à análise de correspondência canônica (ACC), força os resultados a serem uma relação linear das variáveis ambientais, fornecendo, assim, uma ordenação usando as matrizes ambiental (habitats) e biótica (ocorrência das espécies), simultaneamente, em uma única análise (McCune, 1997). Duas razões principais justificaram, o uso da AR: (i) essa análise, ao contrário da ACC, é mais indicada para quando a substituição de espécies não represente uma importante fonte de variância dos dados bióticos com os gradientes ambientais (ex. modelos de resposta unimodal); (ii) a ACC admite apenas matrizes de dados com valores positivos, enquanto a AR pode ser empregada para matrizes com valores positivos e negativos, como no caso dos resíduos obtidos para a matriz de dados de ocorrência, após a correção da autocorrelação espacial. Análises de componentes principais (ACP), uma técnica de gradientes indiretos, usualmente mais robusta que as técnicas de

gradientes diretos (McCune, 1997), foram empregadas para a análise dos atributos de história de vida das espécies (matrizes de características funcionais da ictiofauna corrigidas para a filogenia). Em total, foram aplicadas três ACPs, uma para cada característica funcional das espécies, em separado (atributos reprodutivos, tróficos e morfológicos). Tanto a AR quanto as ACPs foram executadas com o software CANOCO 4.5 (ter Braak & Šmilauer, 2002), minimizando o efeito de espécies raras, sendo retidos os dois primeiros eixos em cada análise, os quais, em geral, explicam a maior variabilidade dos dados, para interpretação dos resultados.

Modelos Aditivos Generalizados (MAGs), também disponíveis no software CANOCO 4.5, foram empregados para determinar as relações entre o nível de associação da espécies-habitat (ocorrência em cada tipo de habitat) com suas características funcionais de história de vida (atributos reprodutivos, tróficos e morfológicos). Neste sentido, os MAGs foram aplicados tanto para investigar as possíveis relações dos eixos da AR e os eixos das três ACPs, utilizando os escores das espécies, para cada análise, bem como para examinar as relações diretas entre as matrizes de associação espécie-habitat (ocorrência das espécies corrigidas para a autocorrelação espacial) e de estratégia de vida das espécies (valores dos atributos reprodutivos, tróficos e morfológicos, corrigidos para a filogenia). Os MAGs são uma extensão de Modelos Lineares Generalizados que não requerem a premissa de uma determinada relação funcional entre a distribuição de espécies e o gradiente ambiental (Lepš & Šmilauer, 2003). A complexidade do modelo dos MAGs foi escolhido segundo o procedimento de seleção passo-a-passo usando o Critério de Informação de Akaike (CIA) (distribuição normal e identidade como função de ligação, por “*default*”), também disponível no software CANOCO 4.5. Baseado no princípio da parcimônia, o CIA considera não somente o ajuste mas também a complexidade, penalizando modelos muito complexos (Burnham & Anderson, 1998).

## RESULTADOS

### *Análises de gradientes diretos: associações espécies-habitat*

No total, 41 espécies de peixes foram registradas nos diferentes tipos de habitats submersos (censos visuais + redes de espera), distribuídas em duas classes, seis ordens, 16 famílias e 32 gêneros (Tabela 2). O primeiro e segundo eixos da Análise de Redundância aplicada sobre a matriz de ocorrência das 41 espécies registradas nos habitats experimentais, modelaram 48,9% e 22,4% da variabilidade dos dados, respectivamente. O primeiro eixo foi negativamente correlacionado com os habitats rochosos (- 0,75) e positivamente com os habitats de troncos submersos (0,77). O segundo eixo foi negativamente correlacionado com os habitats de macrófitas artificiais (- 0,56) e de arbustos (- 0,37), e positivamente com as áreas não-estruturadas (0,84).

A ictiofauna associada aos habitats rochosos consistiu de dois Characiformes piscívoros (*S. brasiliensis* e *H. malabaricus*), de três espécies de Loricariidae (*H. ancistroides*, *H. strigaticeps* e *P. anisitsi*), e de Anostomidae de pequeno porte (*L. vittatus*, *L. octofasciatus* e *L. friderici*) (Fig. 2). Nos habitats de troncos submersos foi observado um número elevado de táxons associados. Contudo, exceto por *I. labrosus*, *L. platymetopon*, *P. pirinampu*, *P. galeatus*, *P. squamosissimus* e os dois únicos Gymnotiformes registrados (*S. macrurus* e *E. virescens*), as demais espécies, aparentemente, partilharam estes habitats com os de tubos (*P. lineatus*, *P. motoro*, *A. altiparanae*, *M. lippincotianus* e *G. knerii*) ou de macrófitas artificiais (*S. marginatus* e *L. rostratus*). Os habitats de arbustos e de macrófitas artificiais exibiram ictiofaunas mais similares, porém *L. obtusidens*, *L. elongatus*, *R. paranensis*, *S. brevipinna* e *P. ornatus* dominaram nos primeiros, enquanto os Cichlidae (*C. niederleinii*, *C. piquiti* e *S. pappaterra*) e *P. maculatus* predominaram nas macrófitas artificiais. *Pterodoras granulosus* foi a única espécie que apresentou alguma associação com as áreas não-estruturadas. Não foram identificados padrões evidentes de associação entre a ictiofauna e os habitats de tubos

(que se situaram próximos à origem dos eixos), pois, com exceção de *A. fasciatus*, *L. macrocephalus* e *S. nasutus*, a maioria das espécies associadas a esses habitats também compartilharam espécies, com maior ou menor intensidade, com os demais habitats estruturados (Fig. 2).

### ***Análises de gradientes indiretos: atributos de história de vida da ictiofauna***

Os dois primeiros eixos da ACP aplicada sobre a matriz de atributos reprodutivos de todas as 41 espécies de peixes, explicaram, cumulativamente, 54,9% da variabilidade dos dados, com 31,3% e 23,6% da variação sendo explicada, respectivamente, pelo primeiro e segundo eixos. O primeiro eixo foi relacionado, negativamente com a atividade migratória (-0,44), a fecundidade absoluta (-0,44), o comprimento máximo registrado nos habitats (-0,33) e o tamanho de primeira maturação sexual (-0,30), e positivamente com o cuidado parental (0,38), o tamanho do ovócito (0,31) e o comportamento territorial (0,26) (Fig. 3). O segundo eixo foi negativamente associado, com a relação gonadossomática (-0,40), a estrutura em tamanho da população (-0,35), e a duração do período reprodutivo (-0,32), e positivamente com o tamanho de primeira maturação sexual (0,45), o tamanho do ovócito (0,39), o cuidado parental (0,38) e o comprimento máximo registrado nos habitats (0,29). O primeiro eixo distinguiu, portanto, um gradiente de espécies de hábitos tipicamente reofílicos, associadas a escores negativos (ex. *P. pirinampu*, *S. brasiliensis*, *R. vulpinus* e *P. lineatus*), de outras espécies, associadas a escores positivos, e de hábitos mais sedentários, maior cuidado parental, maiores tamanhos de ovócitos, e eventual comportamento territorial (ex. todos os Loricaridae e Cichlidae registrados nas amostragens, e alguns Characidae e Anostomidae de menor porte) (Fig. 3). O segundo eixo, por sua vez, discriminou essas espécies mais sedentárias, em dois grupos: (i) espécies associadas a escores negativos, cujas populações foram compostas predominantemente de indivíduos adultos, e que apresentam extenso período reprodutivo e elevado investimento no desenvolvimento de gônadas (ex. Loricaridae

e alguns Characidae de pequeno porte); (ii) espécies associadas a escores positivos, que possuem ovócitos grandes e exibem intenso cuidado parental, mas cujas populações, nos habitats, foram constituídas principalmente por juvenis (ex. Cichlidae, Potamotrygonidae e Sternopygidae).

Os dois primeiros eixos da ACP aplicada sobre a matriz de atributos tróficos de todas as 41 espécies de peixes, explicaram, cumulativamente, 71,8% da variabilidade dos dados, com o primeiro eixo explicando 42,6% e o segundo 29,2%. O primeiro eixo foi positivamente correlacionado com o hábito alimentar (0,63), posição da boca (0,55) e a posição na coluna d'água (0,51) (Fig. 4). Esse eixo representou um gradiente, no qual espécies com boca ventral ou subterminal, de hábito predominantemente bentônico e dieta onívora-detritívora (ex. *A. affinis*, *S. brevipinna*, *P. lineatus* e *S. nasutus*) foram associadas a escores negativos, enquanto espécies insetívoras ou piscívoras, de hábito bentopelágico ou pelágico, e boca terminal ou dorsal (ex. *R. vulpinus*, *P. squamosissimus*, *P. galeatus* e *P. pirinampu*) foram relacionadas a escores positivos (Fig. 4). O segundo eixo, que foi relacionado, negativamente, com o período de atividade alimentar (-0,84) e, positivamente, com posição da boca (0,50), discriminou espécies, associadas a escores negativos, com hábitos alimentares variados, mas de atividade alimentar preferencialmente noturna (ex. Potamotrygonidae e Sternopygidae), de outras com atividade diurna (ex. todos os Cichlidae e alguns Characidae de pequeno porte), que foram associadas a escores positivos.

O primeiro e segundo eixos da ACP aplicada sobre a matriz de dados morfológicos de 39 espécies de peixes (ex. após a exclusão das duas espécies de *Potamotrygon*), foram retidos para análise, explicando 36,4% e 20,0% da variabilidade dos dados. O primeiro eixo foi negativamente correlacionado com o diâmetro do olho (-0,45), altura do corpo (-0,44), e comprimento da cauda (-0,40), e positivamente com o comprimento do pedúnculo (0,50) (Fig. 5). O segundo eixo foi negativamente associado com a altura do corpo (-0,39) e positivamente

com altura do pedúnculo (0,73) e comprimento da cauda (0,35). Uma vez que os atributos morfológicos foram proporções e, portanto, independentes do tamanho do corpo dos indivíduos, os gradientes morfológicos obtidos da ACP refletiram unicamente diferenças interespecíficas. Neste sentido, os escores positivos do eixo 1 foram associados sobretudo, a três espécies de Loricaridae (*L. platymetopon*, *L. prolixa* e *L. rostratus*), que reuniram conformações morfológicas extremas para corpo estreito e pedúnculo caudal longo (Fig. 5). Algumas espécies de Characiformes de corpo mais fusiforme e os Gymnotiformes também foram associados aos escores positivos desse eixo, porém mais relacionados a caudas mais altas (exceto os Gymnotiformes) e a posições mais superiores dos olhos na cabeça. As espécies associadas aos escores negativos do primeiro eixo, foram discriminadas em dois grupos: i) espécies de corpo mais alto e de olhos grandes, associadas aos escores negativos do segundo eixo e representadas principalmente pelos Serrasalminae *M. lippincotianus* e *S. marginatus*; e ii) espécies associadas a escores positivos do segundo eixo, representadas por *M. parananus*, *P. galeatus* e *P. gracilis*, com pedúnculos caudais mais altos e caudas mais compridas.

### ***Associação espécies-habitats e relações com os atributos funcionais da ictiofauna***

As curvas-respostas (MAGs) entre os escores dos dois primeiros eixos das ACPs (aplicadas sobre os atributos reprodutivos, tróficos e morfológicos da ictiofauna) e os escores dos dois primeiros da AR (aplicada sobre a matriz de ocorrência da ictiofauna registrada nos habitats experimentais), demonstraram padrões mais gerais de conexão entre o nível de associação espécies-habitats e os atributos de história de vida da ictiofauna (Fig. 6). O CIA selecionou uma relação não-linear entre os escores do primeiro eixo da AR e os escores do primeiro eixo das ACPs para os atributos tróficos ( $F_{1,40} = 7,0$ ;  $P = 0,01$ ) e morfológicos ( $F_{1,38} = 4,1$ ;  $P = 0,05$ ), e uma relação linear entre os escores do primeiro eixo da AR e os escores do segundo eixo das ACPs para os atributos morfológicos ( $F_{1,38} = 4,0$ ;  $P = 0,05$ ). Neste sentido,

espécies com uma dieta carnívora (insetívora ou piscívora), boca posicionada em regiões mais superiores da cabeça, distribuindo-se tanto no fundo quanto na coluna d'água (bentopelágicas), e de corpo alto, olhos grandes e caudas compridas foram mais associadas aos habitats situados próximos à origem do primeiro eixo da AR (arbustos, macrófitas artificiais e tubos). Os habitats de troncos foram, sobretudo, utilizados por espécies onívoras-detríticas, de hábito bentônico, boca posicionada mais ventralmente, que apresentaram corpo alto, porém com pedúnculo caudal comprido (Fig. 6). Os habitats rochosos suportaram espécies de pedúnculos caudais altos e caudas mais longas.

Para os escores do segundo eixo da AR, o CIA selecionou uma relação não-linear com os escores do primeiro eixo das ACPs para os atributos tróficos ( $F_{1,40} = 4,0$ ;  $P = 0,05$ ) e reprodutivos ( $F_{1,40} = 3,7$ ;  $P = 0,06$ ), assim como uma relação linear com os escores do segundo eixo das ACPs para os atributos tróficos ( $F_{1,40} = 7,2$ ;  $P = 0,01$ ) (Fig. 6). Essas relações indicaram que os habitats situados próximos à origem do segundo eixo da AR (rochas, troncos e tubos) também suportaram espécies de hábito carnívoro e bentopelágico, e com localização mais superior da boca, mas somente aquelas de hábitos reofílicos, de elevada fecundidade, que maturam mais tardiamente, e que exibiram maiores tamanhos nas amostragens (Fig. 6). Nos habitats de macrófitas artificiais e de arbustos, por outro lado, predominaram espécies sedentárias, com cuidado parental desenvolvido e ovócitos grandes, porém somente aquelas de hábitos diurnos e boca situada em regiões mais superiores da cabeça. A ictiofauna mais relacionada a áreas não-estruturadas foi caracterizada, sobretudo, por seus atributos tróficos, sendo constituída predominantemente de espécies noturnas, bentônicas, com dieta onívora-detrítica e boca situada mais ventralmente.

As curvas-respostas (MAGs) da ocorrência das espécies nos habitats (corrigida para a autocorrelação espacial) com os valores dos atributos reprodutivos, tróficos e morfológicos (Tabelas 2 e 3; corrigidos para a filogenia) foram fundamentais no refinamento das tendências

mais gerais obtidas pela comparação dos escores resultantes de análises multivariadas, aportando informações mais detalhadas sobre os diferentes tipos de associação habitat-estratégia de vida. O CIA selecionou modelos lineares e não-lineares entre os atributos reprodutivos das espécies e suas ocorrências em um determinado tipo de habitat (Fig. 7), com uma maior quantidade de modelos sendo selecionada para os habitats de tubos. Segundo o CIA, esses habitats foram compartilhados por espécies de desova tanto parcelada quanto total, de baixa fecundidade, que realizam algum tipo de migração e possuem ovócitos de tamanhos pequenos ou grandes, que não exibem cuidado parental e comportamento territorial, e apresentam períodos reprodutivos curtos e baixo investimento no desenvolvimento de gônadas (Fig. 7). Nas macrófitas artificiais, a ictiofauna foi constituída por indivíduos jovens, mas também de espécies que atingiram maior tamanho corporal nas amostragens, que exibem cuidado parental intenso, mas de período reprodutivo não muito amplo. Peixes juvenis também predominaram nos habitats rochosos, tanto de espécies migradoras de longa distância quanto de outras de comportamento territorial. Os habitats de troncos sustentaram indivíduos adultos e de espécies que realizam alguma migração. A ictiofauna associada aos habitats não-estruturados foi dominada por espécies que não maturam em grandes tamanhos, que não exibem cuidado parental, que possuem período reprodutivo variado, e que investem moderadamente no desenvolvimento de gônadas (Fig. 7).

O CIA também selecionou modelos lineares e não-lineares entre a maioria dos atributos tróficos das espécies e suas ocorrências nos habitats (Fig. 8). Os habitats de arbustos foram os mais evidenciados nesta categoria de atributos, sendo colonizados por espécies com atividade alimentar tanto diurna quanto noturna, boca situada mais ventralmente, e de hábitos predominantemente bentônicos. Os habitats de tubos e de troncos foram associados a espécies de hábitos diurnos e noturnos, respectivamente. Os habitats de macrófitas artificiais foram caracterizados por espécies com boca situada mais ventralmente mas também por outras cuja

boca situava-se em regiões mais superiores da cabeça, sendo este último atributo partilhado por espécies que ocorreram nos habitats não-estruturados. Nenhum modelo entre o hábito alimentar das espécies e sua ocorrência nos habitats foi selecionado pelo CIA.

Com relação aos atributos morfológicos, os modelos selecionados pelo CIA foram, em sua maioria, lineares (Fig. 9). A ictiofauna associada aos habitats rochosos foi constituída por espécies com cauda e corpo estreitos, olhos pequenos e posicionados em regiões mais superiores da cabeça. Espécies de olhos grandes, porém localizados em regiões mais inferiores da cabeça predominaram tanto nos habitats de troncos quanto nos de tubos, porém com caudas mais altas nos primeiros, e corpo mais alto e pedúnculo caudal curto nos últimos (Fig. 9). As macrófitas artificiais foram colonizadas por espécies de caudas mais longas, com pedúnculo caudal comprido, porém de altura variada, e olhos posicionados em regiões mais superiores da cabeça. Espécies de corpo mais achatado dorso-ventralmente e de altura moderada do pedúnculo foram associadas aos habitats de arbustos.

## **DISCUSSÃO**

### ***A arquitetura de habitats na estruturação da ictiofauna***

Os resultados obtidos no presente trabalho demonstram que, na zona lacustre de um ecossistema neotropical lêntico, de grandes dimensões e com elevada riqueza de espécies, na qual as características ambientais foram homogêneas e o fluxo e a velocidade de corrente nulos, a ictiofauna não se distribui de maneira aleatória, e as espécies são fortemente selecionadas pela arquitetura dos habitats submersos. O alto grau de especificidade na associação entre espécies e habitats não foi apenas verificado na composição e estrutura da ictiofauna (ex. ocorrência das espécies nas amostragens), mas também refletido nas características funcionais das espécies, com base em análises de 22 atributos de história de vida, distribuídos em três categorias (reprodutivos, tróficos e morfológicos). A teoria de “*Habitat Template*” vem sendo amplamente aplicada à ictiofauna de sistemas lóticos, onde se

têm atribuído às características hidráulicas (ex. velocidade da corrente) um papel mais importante do que às variáveis físicas e químicas (ex. temperatura e oxigênio dissolvido) e o nível de estruturação de habitats submersos na estruturação da ictiofauna (Lamouroux *et al.*, 2002, Cattaneo, 2005; Blanck *et al.*, 2007). Entretanto, não foi possível encontrar trabalhos similares que demonstrassem que, quando em sistemas lênticos e na ausência de forças hidráulicas ligadas ao escoamento, os atributos funcionais das espécies fossem fortemente selecionados e altamente influenciados por diferenças tão sutis, da ordem de micro-escala, na arquitetura de habitats submersos.

Mais do que a forma ou orientação em relação ao substrato (ex. vertical versus horizontal), a complexidade e o tempo de imersão dos habitats constituíram as principais variáveis que determinaram os padrões de associação e de seleção dos atributos de história de vida das espécies. A complexidade estrutural e o tempo de imersão de habitats têm sido apontados como variáveis importantes no uso de estruturas submersas pela ictiofauna (Wilbur, 1978; Basset, 1994; Santos *et al.* 2008). Neste contexto, o segundo eixo da AR (Fig. 2) distinguiu um gradiente de complexidade estrutural entre os habitats experimentais, em que as áreas não-estruturadas e os habitats de macrófitas artificiais representaram, respectivamente, os extremos dessa variação. Logo, os habitats de macrófitas artificiais e de arbustos, por serem estruturalmente mais complexos, partilharam espécies com histórias de vida mais parecidas, enquanto a ictiofauna associada aos habitats relativamente menos complexos, de rochas, troncos e tubos, apresentou características funcionais mais similares. O primeiro eixo da AR, por outro lado, aparentemente discriminou habitats artificiais manipulados recentemente (macrófitas artificiais, arbustos e tubos), de outras estruturas, naturais (troncos) ou artificiais (enrocamento), que foram submersas, e, portanto, disponibilizadas à colonização por peixes, por um período de tempo relativamente muito superior ao primeiro grupo. Uma vez que os

dados foram corrigidos para a autocorrelação espacial, os padrões observados não apresentaram qualquer relação com a distância entre os habitats.

Com relação às estruturas que foram submergidas desde o período da formação do reservatório, os habitats rochosos foram particularmente interessantes, pois selecionaram espécies de grandes comprimentos individuais nas amostragens, que apresentaram estratégias reprodutivas do tipo periódica (ex. espécies migradoras, com elevada capacidade natatória, como *S. brasiliensis* e alguns Anostomidae de pequeno porte), ou de equilíbrio (ex. espécies sedentárias e de comportamento mais territorial, como *H. ancistroides*, *H. strigaticeps*, *P. anisitsi* e *H. malabaricus*). A associação dessas espécies com estratégias reprodutivas distintas justificou a baixa capacidade preditiva dos atributos tróficos (ex. nenhum MAG claramente selecionado) e as divergências nas informações entre os MAGs selecionados de análises multivariadas (ex. escores AR versus ACP) daqueles selecionados de análises univariadas (ex. ocorrência no habitat versus valor do atributo). Não obstante, talvez a consideração de maior relevância ecológica seja o fato de que a maioria das espécies associadas aos habitats rochosos, no presente trabalho, utilizaram habitats similares nos períodos anteriores à formação do Reservatório de Itaipu, quando o sistema apresentava características tipicamente fluviais (Agostinho, Júlio Jr & Petrere, 1994; Agostinho, Vazzoler & Thomaz, 1995). Algumas destas espécies, inclusive, ainda apresentam considerável importância nas pescarias comerciais e de subsistência praticadas atualmente na região (Okada *et al.* 2005). Neste sentido, se as associações de algumas espécies com os habitats rochosos forem, de fato, governadas por relações de fidelidade, provavelmente de origem evolutiva e que independam da influência de forças hidráulicas (ex. velocidade de corrente), as rochas submersas desempenhariam, portanto, um papel crucial na manutenção de determinadas espécies após a transformação de um ambiente lótico em lêntico, pelo represamento de rios.

Nos habitats de troncos foi observado o maior número de táxons associados que, em sua grande maioria, foram representados por indivíduos adultos, de espécies migradoras de curta distância ou de hábitos sedentários, e cuja estratégia reprodutiva se aproximou mais daquelas do tipo equilíbrio. Embora os atributos tróficos não separassem, claramente, as espécies por suas histórias de vida, os MAGs obtidos para os atributos morfológicos e o diagrama de ordenação da AR indicaram que *L. platymetopon*, *L. rostratus*, *S. marginatus*, *P. galeatus* e *I. labrosus* foram as espécies mais fortemente associadas aos habitats de troncos. Uma vez que os indivíduos registrados nas amostragens foram representados, predominantemente, por adultos e que os troncos submersos podem sustentar comunidades de macroinvertebrados ricas e abundantes (McLachlan, 1970; Moring *et al.*, 1986), as associações entre a ictiofauna e esses habitats foram provavelmente governadas por relações de natureza trófica. *Pterodoras granulosus* foi a única espécie mais relacionada às áreas não-estruturadas, que poderia haver se beneficiado de tais habitats por exibir dieta onívora e extremamente diversificada (Luz *et al.*, 2002) e apresentar uma baixa vulnerabilidade a predação, devido aos poderosos espinhos serrilhados nas nadadeiras dorsal e peitorais, e a ossificações expandidas dos poros do sistema látero-sensorial, formando uma série de escudos providos de acúleo (Graça & Pavanelli, 2007).

Observações interessantes também podem ser extraídas dos padrões de associação entre a ictiofauna e os habitats artificiais que foram manipulados experimentalmente e submergidos um mês antes do início das amostragens. Os habitats de tubos foram aqueles que partilharam um maior número de espécies com os demais habitats, tanto aqueles submersos pouco tempo antes do início das amostragens como aqueles imersos desde a formação do reservatório. Por conseguinte, esses habitats situaram-se próximo à origem dos eixos da AR e informações pouco conclusivas puderam ser extraídas dos MAGs. Foi hipotetizado, durante a execução do presente trabalho, que os habitats rochosos e de tubos, devido às suas maiores semelhanças

quanto a forma, textura e complexidade, partilhariam espécies mais similares, tanto em nível de composição específica quanto no de atributos funcionais da ictiofauna. Em um experimento desenvolvido em paralelo (LN Santos et al., dados não-publicados), habitats artificiais construídos a partir de tubos de cerâmica, porém com diâmetros ligeiramente maiores (ex. 0,20 mm), foram colonizados inicialmente por espécies de estratégia reprodutiva mais oportunista (segundo Winemiller, 1989), que, com o passar do tempo, foram sendo substituídas por outras, sobretudo de Loricaridae, com estratégias mais próximas a do tipo equilíbrio. Neste sentido, estudos complementares são necessários para aclarar se, nos habitats de tubos, o elevado grau de compartilhamento de espécies está associado à capacidade desses habitats em selecionar espécies com estratégias de vida mais variadas ou a um padrão sucessional incompleto, devido ao pouco tempo relativo (13 meses) de colonização desses habitats.

Os habitats de arbustos e de macrófitas artificiais também apresentaram muitas espécies associadas em comum. No entanto, um exame integrado dos MAGs selecionados a partir de análises multivariadas e univariadas indica que algumas espécies de Anostomidae e Pimelodidae (ex. *L. obtusidens*, *L. elongatus*, *P. maculatus* e *P. ornatus*) foram mais associadas aos habitats de arbustos, enquanto os Cichlidae foram mais associados aos habitats de macrófitas artificiais. Embora carente de maiores detalhes sobre os padrões de associação dos Anostomidae e Pimelodidae com os habitats de arbustos, a elevada disponibilidade de recursos alimentares (ex. macroinvertebrados) nesses tipos de habitats (ver Bolding *et al.*, 2004) parece ser uma explicação razoável. Por outro lado, trabalhos prévios demonstraram uma forte associação entre Cichlidae e macrófitas, tanto naturais (Agostinho *et al.*, 2003a; Pelicice *et al.*, 2005) quanto artificiais (Santos *et al.*, 2008). As espécies desta família, de corpo comprimido lateralmente, hábitos não-migratórios e cujos progenitores dispensam um cuidado intenso à prole, parecem encontrar condições extremamente favoráveis para sua

sobrevivência (ex. disponibilidade de alimento e de refúgios efetivos contra predadores) quando associados a macrófitas aquáticas submersas (Lowe-McConnell, 1987).

Das três espécies de Cichlidae catalogadas no presente trabalho, *C. niederleinii* e *S. pappaterra* foram registrados em mais de 80% das amostragens realizadas por censos visuais, sendo observados desde juvenis de pequeno porte (< 20 mm CT) até adultos em fase de reprodução, enquanto *C. piquiti* foi registrado nos meses de verão e outono, e, em grande parte, na fase de juvenis do ano (< 150 mm CT). Neste sentido, a disponibilidade de macrófitas aquáticas submersas ou de habitats artificiais com forma e complexidade similares a esse tipo de vegetação parece ser uma condição importante para a sobrevivência e crescimento populacional de Cichlidade em sistemas lênticos.

#### ***Sensitividade dos atributos de história de vida***

A partir das 41 espécies registradas nos habitats experimentais, que corresponderam entre 65% (Oliveira, Goulart & Minte-Vera, 2004) e 75% (Benedito-Cecilio *et al.*, 1997a) da riqueza total registrada na zona lacustre do Reservatório de Itaipu, foi identificado um contínuo de padrões de história de vida, entre dois extremos de estratégias reprodutivas, as quais se assemelharam às estratégias periódica e oportunista descritas por Winemiller (1989) para peixes neotropicais (Fig. 3). O segundo eixo da ACP foi importante na separação de espécies que tendem a estratégia do tipo periódica, daquelas com estratégia mais oportunista ou de equilíbrio. Esse eixo discrimina bem espécies de estratégia tipicamente oportunista, que não dispõem cuidado à prole, apresentam ovócitos pequenos e possuem período reprodutivo prolongado (ex. *A. fasciatus*, *A. altiparanae*, *A. affinis*, *S. brevipinna* e *R. paranensis*), daquelas que possuem ovócitos de grandes tamanhos e dispõem cuidado parental intensivo, e que segundo Winemiller (1989), tendem à estratégia de equilíbrio (ex. Cichlidae e os Potamotrygonidae). Os Loricaridae representaram a principal divergência ao trabalho de Winemiller (1989), que os classificou como um grupo de estratégia do tipo equilíbrio, mas

que no presente trabalho apresentaram escores com valores mais próximos aos das espécies de estratégia oportunista. A interrelação de alguns atributos reprodutivos com o tamanho corporal das espécies (Winemiller, 1989) ou a influência do período reprodutivo prolongado da maioria dos Loricaridae registrados no presente trabalho sobre a ACP estão entre algumas possíveis explicações, não-mutuamente excludentes, sobre essa divergência.

Os atributos tróficos e morfológicos, por outro lado, não foram tão sensíveis quanto os reprodutivos na separação dos padrões de histórias de vida da ictiofauna. Apesar dos atributos tróficos, os dois únicos grupos de espécies mais claramente separados pela ACP foram aquelas de dieta insetívora ou piscívora, que se utilizam mais de recursos da coluna d'água, daquelas com dieta onívora ou detritívora, tipicamente bentônicas (Fig. 4). No entanto, muitas espécies permaneceram adensadas próximas à origem dos eixos da ACP, e um maior refinamento na caracterização dos atributos, como o uso de dados quantitativos no lugar de qualitativos (ex. categóricos codificados) para a execução das análises (Winemiller, 1989) ou um maior detalhamento das categorias tróficas (ex. como em Hahn *et al.*, 1998) poderiam aumentar a sensibilidade da ACP na separação dessa classe de atributos. A ACP aplicada sobre os atributos morfológicos foi efetiva na separação de algumas espécies com formato de corpo truncado, como *P. galeatus*, de outras de forma extremamente alongada, porém achatadas dorso-ventralmente (deprimida), representadas exclusivamente por *L. platymetopon*, *L. rostratus* e *L. prolixa*, ou daquelas com corpo achatado lateralmente (comprimido), representadas principalmente pelos Serrasalminae e por *P. lineatus* (Fig. 5). No entanto, muitas espécies permaneceram agregadas próximas à origem dos eixos da ACP, como ocorrido similarmente para os atributos tróficos, e outras não foram claramente discriminadas entre as formas truncada e comprimida (ex. *H. strigaticepis*, *P. maculatus* e *S. brevipinna*). Não obstante, foi observado uma considerável mistura entre espécies de corpo tipicamente fusiforme (ex. *S. brasiliensis*, *G. knerii* e *L. vittatus*) com outras de formato

especialmente alongado (ex. Sternopygidae e *R. vulpinus*). Neste sentido, a exclusão de algumas espécies que aportem mais ruídos que contribuições às análises, como os Gymnotiformes ou as três espécies de Loricaridae (ver Goldstein & Meador, 2004; Willis *et al.*, 2005), e a inclusão de atributos adicionais (ver Lamouroux *et al.*, 2002) poderiam contribuir para uma maior clarificação dos resultados.

### ***O desenho experimental e a abordagem analítica de dados***

Aparte dos atributos ecológicos específicos da ictiofauna do ecossistema estudado (ex. composição e estrutura), muitos outros fatores não-mutuamente excludentes podem influenciar as associações entre habitats-peixes, incluindo variáveis ambientais e a complexidade e o tamanho dos habitats, os quais, por afetarem a disponibilidade de refúgios contra predadores, alimento e substrato reprodutivo, podem confundir as análises (Walters, Lynch & Johnson, 1991; Rold, McComish & van Meter, 1996; Bolding *et al.*, 2004; Wills *et al.*, 2004). Com relação às variáveis ambientais, a temperatura, a profundidade, e a concentração de oxigênio merecem particular atenção pelos seus efeitos sobre a ictiofauna (Walters *et al.*, 1991; Wills *et al.*, 2004). No presente trabalho, contudo, os habitats experimentais foram instalados em uma região homogênea e ambientalmente similar, sem diferenças detectáveis em suas características físicas e químicas, e sem a ocorrência de valores extremadamente elevados ou baixos, que pudessem inibir a presença das espécies em algum habitat. O nível da água do reservatório, outro fator potencialmente importante que poderia ter exposto os habitats experimentais à dessecação, indisponibilizando seu uso pela ictiofauna (Santos *et al.*, 2008), não oscilou mais do que 2,0 m de amplitude durante todo o período, dispensando qualquer medida de realocação dos habitats.

Todos os habitats experimentais utilizados no presente trabalho também foram rigorosamente controlados quanto às dimensões individuais (~ 1,0 m<sup>3</sup> por unidade de hábitat), e as estruturas artificiais, construídas a partir de pinheiros ornamentais, de tubos de cerâmica e

de filamentos de polipropileno, foram manipuladas de maneira que se acercassem em arquitetura e função aos habitats naturais de arbustos, de rochas, e de macrófitas aquáticas submersas, respectivamente. Tais habitats foram, aparentemente, bem sucedidos na imitação dos respectivos habitats naturais quanto à sua forma e complexidade, no entanto, quando comparados aos habitats rochosos, os de tubos selecionaram ictiofaunas um tanto diferenciadas. Como comentando anteriormente, não foi possível determinar, a partir das informações extraídas do presente trabalho, o quanto as diferenças no tempo de colonização poderiam ter contribuído para tais divergências. Não obstante, embora o volume amostrado de cada tipo de habitat tenha sido rigorosamente controlado ( $\sim 1,0 \text{ m}^3$  por repetição), os habitats submergidos desde a formação do reservatório (rochas, troncos e áreas não estruturadas), possuem, quando examinados em uma escala espacial maior, áreas totais ocupadas no reservatório com valores muito superiores aos habitats manipulados e imersos recentemente.

O protocolo aplicado no tratamento e análise dos dados, por outro lado, foi aparentemente efetivo na resolução da maioria das possíveis interferências inerentes ao desenho experimental adotado. Primeiramente, as diferenças no tempo de imersão e nas escalas espaciais dos habitats (ex. embora tenham sido monitorados em quadrados de  $1,0 \text{ m}^2$ , o enrocamento e os troncos ocuparam áreas totais muito superiores a esta) foram minimizadas pelo uso conjugado de métodos de amostragens distintos (censos visuais + redes de espera), que cobriram um período relativamente longo (13 meses) para estudos sobre as associações espécies-habitats (ver Wills *et al.*, 2004; Willis *et al.*, 2005). Tal abordagem, embora não ampliando o número total de espécies registradas, uma vez que todas as 11 espécies catalogadas nos censos visuais foram contidas nas 41 espécies registradas com redes de espera, ponderou a participação dos Cichlidae e de alguns Gymnotiformes, que foram registrados massivamente nos censos visuais, com outras espécies, que foram registradas, sobretudo, por meio de redes de espera. A escolha da ocorrência das espécies ao invés de atributos de densidade, além de permitir a

análise conjunta de ambos os métodos de amostragem, também eliminou eventuais ruídos originados de flutuações populacionais das espécies – que teoricamente seriam mais sensíveis aos efeitos do tempo de imersão e das dimensões dos habitats em maior escala – intensificando, com isso, a robustez dos dados obtidos como indicativos do nível de associação entre espécies e habitats.

O controle dos efeitos da distância entre as unidades de habitats (ex. autocorrelação espacial) e do componente filogenético sobre os atributos de história de vida das espécies também foram relevantes para a eliminação de possíveis ruídos adicionais nas análises (Legendre, 1993; Diniz-Filho *et al.*, 1998; Borcard & Legendre, 2002). Sem o controle para a autocorrelação espacial não seria possível determinar o quanto as associações espécies-habitats teriam sido afetadas pela proximidade entre habitats adjacentes. O componente filogenético pode afetar significativamente as comparações dos atributos de história de vida entre as espécies de peixes (Alcaraz, Vila-Gispert & García-Berthou, 2005), e seu controle parece ter sido de grande relevância no presente trabalho, devido ao considerável número de análises relacionadas. Além disso, o controle da filogenia parece ter auxiliado na correção da provável colinearidade entre os atributos reprodutivos, uma vez que não foram registradas correlações superiores a 0,20, segundo a matriz de resultados extraídos do CANOCO para a AR. Para os demais atributos não foram esperados efeitos de colinearidade relevantes, uma vez que foram usadas variáveis categóricas codificadas (ex. atributos tróficos) ou adimensionalizadas (ex. atributos morfológicos).

### ***Conclusões e aplicações***

O presente trabalho é pioneiro em demonstrar que, na ausência de forças hidrológicas, a ictiofauna de um reservatório neotropical está associada, não somente com relação a seus caracteres estruturais (ex. composição de espécies), mas também com respeito a seus atributos funcionais (ex. história de vida), à arquitetura, em nível de microescala, de habitats

submersos. Para alcançar os resultados apresentados, foram realizados procedimentos laboriosos, que incluíram a manipulação experimental de habitats submersos, o monitoramento padronizado ao longo de 13 meses da ictiofauna associada, e a aplicação de um protocolo analítico complexo. Neste sentido, o uso de procedimentos de campo e analíticos diversificados, além de aportar maior robustez aos resultados e às conclusões mais gerais derivadas destes, também permite reflexões sobre a metodologia empregada e sobre algumas direções futuras.

Com relação aos procedimentos de campo, os habitats artificiais representam uma ferramenta promissora, tanto para a comprovação de teorias ecológicas mais gerais quanto na conservação da ictiofauna tropical. Os habitats artificiais, além do potencial virtualmente ilimitado de manipulação de suas características estruturais (ex. dimensão, forma, material e complexidade), podem ser elaborados de maneira a desempenharem funções similares aos habitats naturais, porém com a vantagem extra de poderem ser facilmente replicados, o que permite a realização de estudos comparativos entre ecossistemas variados. Neste sentido, os principais resultados e inferências ecológicas extraídas do presente trabalho poderiam ser testados quanto à sua validação em outros sistemas lênticos, localizados tanto em ambientes tropicais quanto temperados. Sobre suas possíveis aplicações na conservação da ictiofauna tropical, os habitats artificiais poderiam ser potencialmente interessantes na criação de novos habitats para algumas espécies de peixes. Segundo os resultados do presente trabalho, os habitats rochosos e de macrófitas artificiais, se manipulados em quantidades e complexidades adequadas, poderiam favorecer algumas espécies de peixes, em particular os Cichlidae e alguns Loricariidae.

Com relação aos procedimentos analíticos adotados, os atributos reprodutivos foram aqueles que apresentaram melhores respostas entre as três classes de atributos testados. Embora tendo apresentado um menor poder de explicação, os atributos tróficos e

morfológicos aportaram informações complementares valiosas, que contribuíram para a identificação de padrões mais detalhados sobre a associação espécies-habitats encontrados. Além disso, o uso integrado de MAGs, selecionados tanto a partir de análises multivariadas quanto univariadas, no lugar de regressões lineares tradicionais também foi de crucial importância nessa identificação. Nesse sentido, e como comentado anteriormente, um maior refinamento nos atributos tróficos e morfológicos poderia incrementar sua capacidade de resolução. Entretanto, também é possível que estes atributos sejam mais variáveis com o fenótipo ou com alterações ambientais, do que os atributos reprodutivos, que por serem mais conservativos, refletiriam melhor os efeitos das forças evolutivas. Trabalhos futuros são, portanto, necessários para clarificar essas hipóteses. Por fim, se os padrões de associação entre espécies e habitats caracterizados no presente trabalho forem testados e validados para outros sistemas lênticos sob condições hidrológicas similares, informações de grande abrangência e relevância ecológicas poderão ser utilizadas, tanto na predição dos impactos da degradação de habitats submersos sobre a ictiofauna, quanto para a proposição de medidas de manejo voltadas à mitigação desses impactos.

## **AGRADECIMENTOS**

O presente trabalho foi financiado pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, Brasil (bolsa de doutorado para LNS, código 210199/2006-7; Edital Universal, financiamento de projeto de pesquisa para AAA, código 478541/2004-0), Programa Alban da União Européia (Programa de Bolsas de Alto Nível para a América Latina, bolsa para LNS), e ao Governo da Catalunha (Prêmio de Distinção do Governo Catalão para Pesquisa Universitária 2004, para EGB). Nós agradecemos especialmente a V.A. Capatti, F.A. Teixeira, J.R. Gonçalves e a V. R. Casaré (Nupelia-UEM), pela assistência indispensável nos trabalhos de campo e a S.A. Heil, D.R. Fernandez e H.M. Fontes Jr (Itaipu-Binacional), pelo suporte infra-estrutural e operacional.

## REFERÊNCIAS

- Agostinho A.A., Gomes L.C., Julio Jr H.F. (2003a) Relações entre macrófitas e fauna de peixes. In: *Ecologia e Manejo de Macrófitas Aquáticas* (Eds S.M. Thomaz & L.M. Bini), pp. 261-279. EDUEM, Maringá.
- Agostinho A.A., Gomes L.C., Suzuki H.I. & Júlio Jr H.F. (2003b) Migratory Fishes of the Upper Parana River Basin, Brazil. In: *Migratory Fishes of South America: Biology, Fisheries and Conservation Status*. (Eds J. Carolsfeld, B. Harvey, C. Ross & A. Baer), pp. 19-99. World Fisheries Trust, Victoria.
- 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. & Júlio Jr H.F. (1999) Peixes da bacia do alto rio Paraná. In *Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais* (Ed. R. H. Lowe-McConnell), pp. 374-400. EDUSP, São Paulo.
- Agostinho A.A., Júlio Jr H.F. & Petrere Jr M. (1994) Itaipu Reservoir (Brasil): impacts of the impoundment on the fish fauna and fisheries. In *Rehabilitation of inland fisheries* (Ed. I.G. Cowx), pp. 171-184. Fishing News Books, Oxford.
- Agostinho A.A., Pelicice F.M., Petry A.C., Gomes A.C. & Julio Jr H.F. (2007a) Fish diversity in the upper Paraná River basin: habitat, fisheries, management and conservation. *Aquatic Ecosystem Health and Management*, **10**, 174-186.
- Agostinho A.A., Thomaz S.M., Gomes, L.C. & Baltar S.L.S.M.A. (2007b) Influence of the macrophyte *Eichhornia azurea* on fish assemblage of the Upper Parana River floodplain (Brazil). *Aquatic Ecology*, **41**, 611-619.
- Agostinho A.A., Thomaz S.M., Miranda L.E., Bini L.M., Gomes L.C., Suzuki H.I. (1999) Patterns of colonization in neotropical reservoirs, and prognoses on aging. In: *Theoretical*

- reservoir ecology and its applications* (Eds J.G. Tundisi & M. Straskraba), pp. 227-265. International Institute of Ecology, Backhuys Publishers, Brazilian Academy of Sciences, Rio de Janeiro.
- Agostinho A.A., Vazzoler A.E.A.M. & Thomaz S.M. (1995) The high River Paraná basin: limnological and ichthyological aspects. In: *Limnology in Brazil* (Eds J.G.Tundisi, C.E.M. Bicudo & T.M. Tundisi), pp. 59-103. Brazilian Academy of Sciences, Brazilian Limnological Society, São Paulo.
- Alcaraz C., Vila-Gispert A. & García-Berthou E. (2005) Profiling invasive fish species: the importance of phylogeny and human use. *Diversity and Distributions*, **11**, 289–298.
- Anderson M.J. (2005) *PERMANOVA: a FORTRAN Computer Program for Permutational Multivariate Analysis of Variance*. Department of Statistics: University of Auckland, New Zealand.
- Andrade L.F., Brunkow R.F., Xavier C.F. & Domingues L.L. (1988) Fitoplâncton e características físico-químicas do reservatório de Itaipu-Br. In *Limnologia e Manejo de Represas* (Ed J.G. Tundisi) pp. 205-268. Universidade de São Paulo, Academia de Ciências do Estado de São Paulo, São Paulo.
- Bassett C.E. (1994) Use and evaluation of fish habitat structures in lakes of the eastern United States by the USDA Forest- Service. *Bulletin of Marine Science*, **55**, 1137–1148.
- Bellwood D.R., Wainwright P.C., Fulton C. J. & Hoey A. (2002) Assembly rules and functional groups at global biogeographic scales. *Functional Ecology*, **16**, 557-562.
- Benedito-Cecílio E., Agostinho A.A., Júlio Jr H.F. & Pavanelli C.S. (1997a) Colonização ictiofaunística do reservatório de Itaipu e áreas adjacentes. *Revista Brasileira de Zoologia*, **14**, 1–14.

- Benedito-Cecílio E., Agostinho A.A. & Velho R.C.C.M. (1997b) Length-weight relationship of fishes caught in the Itaipu Reservoir, Parana, Brazil. *Naga The Iclarm Quarterly*, **20**, 57–61.
- Benson B.J. & Magnuson J.J. (1992) Spatial heterogeneity of littoral fish assemblages in lakes: relation to species diversity and habitat structure. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, **49**, 1493-1500.
- Blanck A., Tedesco P.A. & Lamouroux N. (2007) Relationships between life-history strategies of European freshwater fish species and their habitat preferences. - *Freshwater Biology*, **52**, 843-859.
- Bolding B., Bonar S. & Divens M. (2004) Use of artificial structure to enhance angler benefits in lakes, ponds, and reservoirs: a literature review. *Reviews in Fisheries Science*, **12**, 75–96.
- Borcard D., Legendre P., Avois-Jacquet C. & Tuomisto H. (2004) Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology*, **85**, 1826–1832.
- Brunkow R.F., Andrade L.F. & Xavier C.F. (1988) Processo de estratificação térmica e oxigênio dissolvido no reservatório de Itaipu. In *Limnologia e manejo de represas*. (Ed. J.G. Tundisi), pp. 269-298. Academia de Ciências do Estado de São Paulo, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Burnham K.P. & Anderson D.R. (1998) *Model selection and inference*. Springer-Verlag, New York.
- Cattanéo F. (2005) Does hydrology constrain the structure of fish assemblages in French streams? Regional scale analysis. *Archiv für Hydrobiologie*, **164**, 367–385.
- Charvet-Almeida P., Araújo M.L.G. & Almeida M. P. (2005) Reproductive Aspects of Freshwater Stingrays (Chondrichthyes: Potamotrygonidae) in the Brazilian Amazon Basin. *Journal of Northwestern Atlantic Fisheries Sciences*, **35**, 165-171.

- Chick J.H. & McIvor C.C. (1997) Habitat selection by three littoral zone fishes: effects of predation pressure, plant density and macrophyte type. *Ecology of Freshwater Fish*, **6**, 27-35.
- Claudet J. & Pelletier D. (2004) Marine protected areas and artificial reefs: a review of the interactions between management and scientific studies. *Aquatic Living Resources*, **17**, 129-138.
- Cunico A.M. & Agostinho A.A. (2006) Morphological patterns of fish and their relationships with reservoirs hydrodynamics. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, **49**, 125-134.
- Diniz-Filho J.A.F., De Sant'ana, C.E.R. & Bini, L.M. (1998) An eigenvector method for estimating phylogenetic inertia. *Evolution*, **52**, 1247–1262.
- Fulton C.J., Bellwood D.R. & Wainwright P.C. (2005) Wave energy and swimming performance shape coral reef fish assemblages. *Proceedings of the Royal Society of London*, **272**, 827-832.
- Goldstein R.M. & Meador M.R. (2005) Multilevel assessment of fish species traits to evaluate habitat degradation in streams of the Upper Midwest. *North American Journal of Fisheries Management*, **25**, 180–194.
- Graça W.J. & Pavanelli C.S. (2007) *Peixes da planície de inundação do alto Rio Paraná e áreas adjacentes*. Universidade Estadual de Maringá. EDUEM, Maringá.
- Grenouillet G. & Pont D. (2001) Juvenil fishes in macrophyte beds: influence of food resources, habitat structure and body size. *Journal of Fish Biology*, **59**, 939-959.
- Grenouillet G., Pont D. & Seip K.L. (2002) Abundance and species richness as a function of food resources and vegetation structure: juvenile fish assemblages in rivers. *Ecography*, **25**, 641-650.

- Hahn L, English K, Carosfeld J, Silva L.G.M., Latini, J.D., Agostinho A.A. & Fernandez D.R. (2007) Preliminary study on the application of radio-telemetry techniques to evaluate movements of fish in the Lateral canal at Itaipu Dam, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, **5**, 103–108.
- 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.
- Hayse J.W. & Wissin T.E. (1996) Effects of stem density of artificial vegetation on abundance and growth of age-0 bluegills and predation by largemouth bass. *Transactions of the American Fisheries Society*, **125**, 422–433.
- Irz P., Laurent A., Messad O., Pronier O. & Argillier C. (2002) Influence of site characteristics on fish community patterns in French reservoirs. *Ecology of Freshwater Fish*, **11**, 123-136.
- Irz P., Michonneau F., Oberdorff T., Whittier T.R., Lamouroux N., Mouillot D. & Argillier C. (2007) Fish community comparisons along environmental gradients in lakes of France and north-east USA. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 350-366.
- Keast A., Harker J. & Turnbull D. (1978) Nearshore fish habitat utilization and species associations in lake Opinicon (Ontario, Canada). *Environmental Biology of Fishes*, **3**, 173-184.
- Kovach W.L. (1999) *MVSP — A Multivariate Statistical Package for Windows, Version 3.10b*. Kovach Computing Services, Pentraeth, Wales.
- Kullander S.O. & Ferreira E.J.G. (2006) A review of the South American cichlid genus *Cichla*, with descriptions of nine new species (Teleostei: Cichlidae). *Ichthyological Explorations of Freshwaters*, **17**, 289-398.

- Lamouroux N., Dolédec S. & Gayraud, S. (2004) Biological traits of stream macroinvertebrate communities: effects of microhabitat, reach and basin filters. *Journal of the North American Benthological Society*, **23**, 449-466.
- Lamouroux N., Poff N.L. & Angermeier P.L. (2002) Intercontinental convergence of stream fish community traits along geomorphic and hydraulic gradients. *Ecology*, **83**, 1792-1807.
- Legendre P. (1993) Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*, **74**, 1659–1673.
- Lepš J & Šmilauer P. (2003) *Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lewin W.C., Okun N. & Mehner T. (2004) Determinants of the distribution of juvenile fish in the littoral area of a shallow lake. *Freshwater Biology*, **49**, 410-424.
- Losos J.B. (1992) Ecomorphology, performance capability, and scaling of west indian *Anolis* lizards: an evolutionary analysis. *Ecological Monographs*, **60**, 369-388.
- Lowe McConnell R.H. (1987). *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Luz K.D.G, 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*, **24**, 427–432.
- MacRae P.S.D. & Jackson D.A. (2001) The influence of smallmouth bass (*Micropterus dolomieu*) predation and habitat complexity on the structure of littoral zone fish assemblages. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **58**, 342-351.
- Mayo J.S. & Jackson D.A. (2006) Quantifying littoral vertical habitat structure and fish community associations using underwater visual census. *Environmental Biology of Fishes*, **75**, 395-407.

- McCune B. (1997) Influence of noisy environmental data on canonical correspondence analysis. *Ecology*, **78**, 2617–2623.
- McLachlan A.J. (1970) Submerged trees as a substrate for benthic fauna in the recently created Lake Kariba (central Africa). *Journal of Applied Ecology*, **7**, 253–256.
- Meerhoff M., Mazzeo N., Moss B. & Rodriguez-Gallego L. (2003) The structuring role of free-floating versus submerged plants in a subtropical shallow lake. *Aquatic Ecology*, **37**, 377–391.
- Miranda L.E., Agostinho A.A. & Gomes L.C. (2000) Appraisal of the selective properties of gillnets and implications for yield and value of the fisheries at the Itaipu Reservoir, Brazil-Paraguay. *Fisheries Research*, **45**, 105–116.
- Moring J.R., Eiler P.D., Negus M.T. & Gibbs K.E. (1986) Ecological importance of submerged pulpwood logs in a Maine reservoir. *Transactions of the American Fisheries Society*, **115**, 335–342.
- Norberg U.M. (1994) Wing design, flight performance, and habitat use in bats. In: *Ecological morphology: integrative organismal biology* (Eds P.C. Wainwright & S.M. Reilly), pp. 205–239. University of Chicago Press, Chicago.
- Okada E.K., Agostinho A.A. & Gomes L.C. (2005) Spatial and temporal gradients in artisanal fisheries of a large Neotropical reservoir, the Itaipu Reservoir, Brazil. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **62**, 714–724.
- Oliveira E.F., Goulart E. & Minte-Vera C.V. (2004) Fish diversity along spatial gradients in the Itaipu Reservoir, Paraná, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, **64**, 447–458.
- Pagioro T.A. (1999) *Variações espaço-temporais das características físicas e químicas da água, material em sedimentação e produtividade primária fitoplanctônica no Reservatório de Itaipu-PR-Brasil*. PhD thesis. Universidade Estadual de Maringá, Maringá.

- Partridge, L. & Harvey P.H. (1988) The ecological context of life history evolution. *Science*, **241**, 1449–1454.
- Pelicice F.M., Agostinho A.A & Thomaz S.M. (2005) Fish assemblages associated with *Egeria* in a tropical reservoir: investigating the effects of plant biomass and diel period. *Acta Oecologica*, **27**, 9-16.
- Poff N.L. (1997) Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of North American Benthological Society*, **16**, 391–409.
- Pratt T. C. & Smokorowski K.E. (2003) Fish habitat management implications of the summer habitats use by littoral fishes in a north temperate, mesotrophic lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **60**, 286-300.
- Randall R.G., Minns C.K., Cairns V.W. & Moore J.E. (1996) The relationship between an index of fish production and submerged macrophytes and other habitat features at three littoral areas in the Great Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **53**, 35–44.
- Rodriguez M.A. & Lewis Jr W.M. (1997) Structure of fish assemblages along environmental gradients in floodplain lakes of the Orinoco River. *Ecological Monographs*, **67**, 109–128.
- Rold R.E., McComish T.S. & van Meter D.E. (1996) A comparison of cedar trees and fabricated polypropylene modules of fish attractors in a strip mine impoundment. *North American Journal of Fisheries Management*, **16**, 223–227.
- Santos L.N., Araújo F.G. & Brotto D.S. 2008. Artificial structures as tools for fish habitat rehabilitation in a neotropical reservoir. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **18**: 896–908. DOI: 10.1002/aqc.931.
- Southwood T.R.E. (1977). Habitat, the templet for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology*, **46**, 337–365.

- Southwood T.R.E. (1988). Tactics, strategies and templets. *Oikos*, **52**, 3–18.
- Statzner B., Dolédec S. & Hugueny B. (2004) Biological trait composition of European stream invertebrate communities: assessing the effects of various trait filter types. *Ecography*, **27**, 470–488.
- Suzuki H.I., Agostinho A.A. & Winemiller K.O. (2000) Relationship between oocyte morphology and reproductive strategy in loricariid catfishes of the Paraná river, Brazil. *Journal of Fish Biology*, **57**, 791–807.
- Suzuki H.I., Pelicice F.M., Luiz E.A., Latini J.D. & Agostinho A.A. (2004) Reproductive strategies of the fish community of the Upper Paraná river floodplain. In: *Structure and functioning of the Paraná River and its floodplain* (Eds A.A. Agostinho, L. Rodrigues, L.C. Gomes, S.M. Thomaz & L.E. Miranda), pp. 125-130. EDUEM. Maringá.
- Tedesco P.A., Hugueny B., Oberdorff T., Durr H.H., Mérigoux S. & De Mérona B. (2008) River hydrological seasonality influences life history strategies of tropical riverine fishes. *Oecologia*, no prelo.
- ter Braak CJF, Šmilauer P. 2002. CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5). Microcomputer Power, Ithaca, New York.
- Thomaz S.M., Dibble E.D., Evangelista L.R., Higuti J. & Bini L.M. (2008) Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. *Freshwater Biology*, **53**, 358–367.
- Thornton K.W., Kimmel B.L. & Payne F.E. (1990) *Reservoir Limnology: Ecological Perspectives*. Wiley-Interscience, New York.
- Tomanová S., Tedesco P.A., Campero M., Van Damme P.A., Moya N. & Oberdorff T. (2007) Longitudinal and altitudinal changes of macro-invertebrate functional feeding groups in

- neotropical streams: a test of the River Continuum Concept. *Fundamental and Applied Limnology*, **170**, 233–241.
- Tonn W.M. & Magnuson J.J. (1982) Patterns in the Species Composition and Richness of Fish Assemblages in Northern Wisconsin Lakes. *Ecology*, **63**, 1149–1166.
- Townsend C.R. & Hildrew A.G. (1994) Species traits in relation to habitat templet for river systems. *Freshwater Biology*, **31**, 265–275.
- Vazzoler A.E.A.M. (1996) *Biologia de reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática*. EDUEM, Maringá.
- Walters D.A., Lynch W.E. & Johnson D.L. (1991) How depth and interstice size of artificial structures influence fish attraction. *North American Journal of Fisheries Management*, **11**, 319–329.
- Weaver M.J., Magnuson J.J. & Clayton M.K. (1997) Distribution of littoral fishes in structurally complex macrophytes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **54**, 2277–2289.
- Wilbur R.L. (1978) Two types of fish attractors compared in Lake Tohopekaliga, Florida. *Transactions of the American Fisheries Society*, **107**, 689–695.
- Willis S.C., Winemiller K.O. & Lopez-Fernandez H. (2005) Habitat structural complexity and morphological diversity of fish assemblages in a Neotropical floodplain river. *Oecologia*, **142**: 284–295
- Wills T.C., Bremigan M.T. & Hayes D.B. (2004) Variable effects of habitat enhancement structures across species and habitats in Michigan reservoirs. *Transactions of the American Fisheries Society*, **133**, 399–411.
- Winemiller K.O. (1989) Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia*, **81**, 225–241.

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Média e amplitude (entre parêntesis) das variáveis ambientais monitoradas bimensalmente, de novembro de 2005 a novembro de 2006, nos habitats submersos no Reservatório de Itaipu. n.a. = não amostrado.

<b>Variável ambiental</b>	<b>Média global</b>	<b>Novembro 2005</b>	<b>Janeiro</b>	<b>Março</b>	<b>Maiο</b>	<b>Junho</b>	<b>Setembro</b>	<b>Novembro 2006</b>
Profundidade (m)	3,17 (1,7 – 5,0)	3,54 (2,5 – 5,0)	3,63 (2,3 – 5,0)	n.a.	3,22 (2,3 – 4,6)	2,91 (2,0 – 4,2)	2,88 (1,7 – 4,1)	2,83 (1,7 – 3,9)
Transparência (m)	2,13 (0,5 – 3,5)	0,74 (0,4 – 0,9)	2,82 (2,4 – 3,5)	2,81 (2,3 – 3,4)	1,93 (1,4 – 2,3)	1,76 (1,1 – 2,5)	2,05 (1,4 – 3,0)	2,75 (1,7 – 3,3)
Temperatura (°C)	25,63 (21,2 – 29,7)	28,12 (27,2 – 28,7)	28,70 (28,0 – 29,3)	29,55 (29,3 – 29,7)	22,46 (22,0 – 23,0)	21,58 (21,2 – 22,2)	22,48 (21,9 – 23,3)	26,64 (26,2 – 27,0)
Oxigênio (mg L <sup>-1</sup> )	7,77 (6,1 – 9,3)	8,50 (7,6 – 9,3)	6,39 (6,1 – 7,3)	6,95 (6,7 – 7,3)	8,41 (8,0 – 8,9)	8,37 (7,9 – 10,6)	8,60 (8,3 – 9,2)	7,35 (6,8 – 7,9)
Oxygênio (%)	94,85 (78,3 – 119,9)	108,74 (95,0 – 119,9)	82,70 (78,3 – 94,7)	91,98 (88,4 – 96,5)	96,81 (91,8 – 103,9)	94,97 (88,9 – 119,0)	99,29 (95,4 – 105,6)	91,57 (84,2 – 98,8)
pH	7,36 (6,4 – 8,3)	7,78 (7,6 – 8,0)	6,62 (6,4 – 6,8)	6,88 (6,8 – 7,0)	7,34 (7,1 – 7,7)	7,21 (6,8 – 7,8)	8,02 (7,8 – 8,3)	7,71 (7,6 – 7,8)
Condutividade (μs cm <sup>-1</sup> )	54,45 (48,6 – 57,8)	56,89 (56,6 – 57,4)	55,24 (54,3 – 56,4)	56,90 (56,0 – 57,8)	56,28 (56,1 – 56,4)	55,80 (55,2 – 57,0)	51,15 (50,5 – 51,4)	49,04 (48,6 – 49,4)

Tabela 2. Atributos reprodutivos das 41 espécies de peixes registradas, entre novembro de 2005 e novembro de 2006, no Reservatório de Itaipu, associadas a 06 tipos de habitats submersos de configuração espacial distinta. DES = tipo de desova; FEC = fecundidade absoluta (número de ovócitos); IDA = estrutura em tamanho da população; MAT = comprimento padrão (mm) de primeira maturação sexual; MAX = comprimento padrão máximo (mm) registrado nas amostragens; MIG = atividade migratória; OVO = diâmetro do ovócito (mm); PAR = cuidado parental; REP = duração do período reprodutivo (meses); RGS = relação gonadossomática; TER = comportamento territorial.

Espécie	código	Atributos reprodutivos										
		DES	FEC	IDA	MAT	MAX	MIG	OVO	PAR	REP	RGS	TER
<i>Apareiodon affinis</i>	Aaf	1	6.500	4	79	103	1	0,97	0	3	27,46	0
<i>Astyanax altiparanae</i>	Aal	1	3.200	4	42	116	1	0,78	0	7	16,46	0
<i>Astyanax fasciatus</i>	Afa	1	10.000	4	48	90	1	0,79	0	6	18,43	0
<i>Cichla piquiti</i>	Cpi	1	33.786	1	200	212	0	2,69	6	5	6,00	1
<i>Crenicichla niederleinii</i>	Cni	1	1.786	3	73	252	0	2,34	6	3	7,52	1
<i>Eigenmannia virescens</i>	Evi	1	1.332	4	125	303	0	1,95	2	2	10,81	1
<i>Galeocharax knerii</i>	Gkn	1	130.000	1	160	195	1	1,11	0	3	18,54	0
<i>Hoplias aff. malabaricus</i>	Hma	1	61.000	3	164	306	0	2,45	3	6	9,58	1
<i>Hypostomus ancistroides</i>	Han	0	2.802	3	67	182	0	5,00	4	11	23,58	1
<i>Hypostomus strigaticeps</i>	Hst	0	2.802	3	67	203	0	5,00	4	11	23,58	1
<i>Iheringichthys labrosus</i>	Ila	1	215.503	3	128	232	1	0,97	0	4	9,62	0
<i>Leporellus vittatus</i>	Lvi	0	34.600	4	98	222	1	1,21	0	3	14,42	0
<i>Leporinus elongatus</i>	Lel	0	1.800.000	4	199	285	2	1,10	0	2	11,06	0
<i>Leporinus friderici</i>	Lfr	0	194.000	4	162	303	1	1,06	0	4	22,83	0

Continuação da Tabela 2.

Espécie	código	DES	FEC	IDA	Atributos reprodutivos							
					MAT	MAX	MIG	OVO	PAR	REP	RGS	TER
<i>Leporinus macrocephalus</i>	Lma	0	246.940	4	216	385	1	0,80	0	2	8,72	0
<i>Leporinus obtusidens</i>	Lob	0	212.907	4	216	230	2	1,01	0	2	8,72	0
<i>Leporinus octofasciatus</i>	Loc	0	194.000	3	132	226	1	1,36	0	4	8,02	0
<i>Loricaria prolixa</i>	Lpr	1	547	4	150	258	0	2,96	4	3	11,30	0
<i>Loricariichthys platymetopon</i>	Lpl	1	1.451	2	157	246	0	3,20	4	6	13,52	0
<i>Loricariichthys rostratus</i>	Lro	1	619	4	132	223	0	2,81	4	6	14,75	0
<i>Megalancistrus parananus</i>	Mpa	0	13.022	3	175	380	0	4,79	4	3	14,06	1
<i>Metynnis lippincotianus</i>	Mli	1	2.000	3	120	158	1	2,10	0	6	12,70	0
<i>Parauchenipterus galeatus</i>	Pga	1	10.330	4	113	187	0	1,62	3	4	16,26	0
<i>Pimelodella gracilis</i>	Pgc	1	10.955	4	78	124	1	0,64	1	5	9,88	0
<i>Pimelodus maculatus</i>	Pma	1	413.800	2	159	255	2	0,77	0	6	9,84	0
<i>Pimelodus ornatus</i>	Por	1	17.206	4	159	212	2	0,80	0	6	1,50	0
<i>Pinirampus pirinampu</i>	Ppi	0	256.387	3	301	450	2	0,85	0	2	2,70	0
<i>Plagioscion squamosissimus</i>	Psq	1	235.000	2	198	504	1	0,52	0	4	3,34	0
<i>Potamotrygon cf. falkneri</i>	Pfa	1	8	4	160	235	1	35,00	8	3	1,20	0
<i>Potamotrygon cf. motoro</i>	Pmo	1	11	0	390	283	1	35,00	8	4	1,20	0
<i>Prochilodus lineatus</i>	Pli	0	1.600.000	4	222	503	2	1,45	0	4	20,11	0
<i>Pterodoras granulosus</i>	Pgn	1	296.000	0	337	238	2	1,06	0	4	7,81	0
<i>Pterygoplichthys anisitsi</i>	Pan	1	763	0	243	207	0	3,50	4	3	18,00	0
<i>Rhaphiodon vulpinus</i>	Rvu	0	348.500	3	263	455	2	1,14	0	3	15,24	0
<i>Roeboides paranensis</i>	Rpa	1	280	2	43	72	1	0,92	0	6	16,45	0

Continuação da Tabela 2.

Espécie	código	DES	FEC	IDA	Atributos reprodutivos							
					MAT	MAX	MIG	OVO	PAR	REP	RGS	TER
<i>Salminus brasiliensis</i>	Sbs	0	2.600.000	0	351	338	2	1,35	0	4	16,21	0
<i>Satanoperca pappaterra</i>	Spa	1	1.646	1	86	163	0	2,03	6	4	3,70	1
<i>Schizodon nasutus</i>	Sna	0	77.000	4	160	290	1	1,23	0	3	15,38	0
<i>Serrasalmus marginatus</i>	Smg	1	3.676	2	122	156	0	1,82	2	8	10,00	1
<i>Steindachnerina brevipinna</i>	Sbv	0	3.528	4	70	94	1	0,83	0	6	28,39	0
<i>Sternopygus macrurus</i>	Smc	1	1.639	0	280	245	0	2,30	2	3	9,42	1

Nota: Ver Material e Métodos para maiores informações sobre os atributos reprodutivos.

Tabela 3. Atributos tróficos e morfológicos (adimensionais) das 41 espécies de peixes registradas, entre novembro de 2005 e novembro de 2006, no Reservatório de Itaipu, associadas a 06 tipos de habitats submersos de configuração espacial distinta. ATI = período de atividade alimentar; BOC = posição da boca; POS = posição na coluna d'água; TRO = hábito alimentar; ACA = altura da nadadeira caudal; ACO = altura do corpo; APE = altura do pedúnculo caudal; CCA = comprimento da nadadeira caudal; CPE = comprimento do pedúnculo caudal; DOL = diâmetro do olho; POL = posição do olho.

Espécie	código	Atributos tróficos				Atributos morfológicos						
		ATI	BOC	POS	TRO	ACA	ACO	APE	CCA	CPE	DOL	POL
<i>A. affinis</i>	Aaf	1	2	1	1	1,03	0,23	0,45	0,20	0,10	0,26	0,60
<i>A. altiparanae</i>	Aal	1	4	2	4	0,88	0,43	0,28	0,26	0,12	0,29	0,63
<i>A. fasciatus</i>	Afa	1	4	2	4	0,94	0,32	0,29	0,25	0,09	0,44	0,65
<i>C. niederleinii</i>	Cni	1	3	1	4	0,75	0,24	0,47	0,21	0,13	0,23	0,84
<i>C. piquiti</i>	Cpi	1	3	2	5	0,84	0,29	0,37	0,21	0,14	0,21	0,84
<i>E. virescens</i>	Evi	3	2	1	4	–	0,16	–	–	0,27	0,16	0,80
<i>G. knerii</i>	Gkn	2	3	3	5	1,03	0,30	0,26	0,15	0,10	0,24	0,62
<i>H. ancistroides</i>	Han	3	1	1	1	1,03	0,22	0,45	0,28	0,32	0,14	0,74
<i>H. malabaricus</i>	Hma	2	3	1	5	1,01	0,22	0,59	0,20	0,13	0,17	0,84
<i>H. strigaticeps</i>	Hst	3	1	1	1	1,16	0,22	0,51	0,33	0,31	0,22	0,77
<i>I. labrosus</i>	Ila	3	2	1	4	1,15	0,23	0,32	0,21	0,16	0,26	0,61
<i>L. elongatus</i>	Lel	1	2	1	3	1,08	0,30	0,38	0,24	0,13	0,30	0,44
<i>L. friderici</i>	Lfr	1	3	1	3	1,20	0,27	0,37	0,25	0,10	0,28	0,53
<i>L. macrocephalus</i>	Lma	1	3	1	3	0,85	0,31	0,38	0,16	0,17	0,30	0,50

Continuação da Tabela 3.

Espécie	código	Atributos tróficos				Atributos morfológicos						
		ATI	BOC	POS	TRO	ACA	ACO	APE	CCA	CPE	DOL	POL
<i>L. obtusidens</i>	Lob	1	3	1	3	1,24	0,30	0,37	0,21	0,12	0,36	0,44
<i>L. octofasciatus</i>	Loc	1	3	1	3	0,78	0,27	0,40	0,24	0,11	0,24	0,63
<i>L. platymetopon</i>	Lpl	3	1	1	1	1,75	0,09	0,23	0,12	0,51	0,08	0,83
<i>L. prolixa</i>	Lpr	3	1	1	1	1,31	0,09	0,18	0,13	0,52	0,13	0,85
<i>L. rostratus</i>	Lro	3	1	1	1	0,90	0,11	0,21	0,13	0,52	0,17	0,82
<i>L. vittatus</i>	Lvi	1	3	1	4	1,06	0,24	0,39	0,14	0,19	0,21	0,72
<i>M. lippincotianus</i>	Mli	2	3	2	2	0,66	0,71	0,15	0,24	0,05	0,39	0,73
<i>M. parananus</i>	Mpa	3	1	1	1	1,25	0,23	0,70	0,29	0,27	0,18	0,82
<i>P. anisitsi</i>	Pan	3	1	1	1	1,14	0,22	0,51	0,27	0,28	0,14	0,71
<i>P. falkneri</i>	Pfa	3	1	1	4	–	–	–	–	–	–	–
<i>P. galeatus</i>	Pga	3	3	2	4	1,06	0,27	0,53	0,26	0,04	0,20	0,81
<i>P. gracilis</i>	Pgc	3	3	1	4	0,93	0,18	0,73	0,18	0,19	0,32	0,79
<i>P. granulatus</i>	Pgn	3	3	1	3	0,79	0,27	0,27	0,21	0,13	0,27	0,78
<i>P. lineatus</i>	Pli	1	3	1	1	1,06	0,36	0,22	0,17	0,08	0,20	0,40
<i>P. maculatus</i>	Pma	3	3	1	3	0,93	0,26	0,35	0,27	0,12	0,23	0,45
<i>P. motoro</i>	Pmo	3	1	1	4	–	–	–	–	–	–	–
<i>P. ornatus</i>	Por	3	3	1	3	0,64	0,25	0,33	0,20	0,13	0,20	0,56
<i>P. pirinampu</i>	Ppi	3	3	1	5	1,35	0,19	0,47	0,26	0,20	0,12	0,78
<i>P. squamosissimus</i>	Psq	3	3	2	5	0,60	0,33	0,27	0,16	0,21	0,20	0,81
<i>R. paranensis</i>	Rpa	1	4	2	4	0,77	0,41	0,19	0,21	0,08	0,32	0,75
<i>R. vulpinus</i>	Rvu	2	4	3	5	0,85	0,18	0,34	0,13	0,08	0,22	0,70

Continuação da Tabela 3.

Espécie	código	Atributos tróficos				Atributos morfológicos						
		ATI	BOC	POS	TRO	ACA	ACO	APE	CCA	CPE	DOL	POL
<i>S. brasiliensis</i>	Sbs	2	3	2	5	1,13	0,27	0,32	0,19	0,11	0,17	0,77
<i>S. brevipinna</i>	Sbv	1	3	1	1	0,88	0,34	0,39	0,28	0,11	0,31	0,53
<i>S. macrurus</i>	Smc	3	3	1	4	–	0,11	–	–	0,27	0,09	0,77
<i>S. marginatus</i>	Smg	2	3	2	5	0,72	0,54	0,15	0,18	0,07	0,30	0,77
<i>S. nasutus</i>	Sna	1	2	1	2	0,90	0,27	0,35	0,25	0,12	0,24	0,49
<i>S. pappaterra</i>	Spa	1	3	1	4	0,94	0,39	0,39	0,29	0,14	0,26	0,81

Nota: Ver Material e Métodos para maiores informações sobre os atributos tróficos e morfológicos.

## LEGENDAS DAS FIGURAS

Figura 1. Localização geográfica do Reservatório de Itaipu (Brasil), onde os habitats experimentais foram instalados e delimitados. A configuração final dos habitats de arbustos (A), de macrófitas artificiais (M) e de tubos (T), assim como os locais em que estes e os habitats rochosos (R), de troncos (P) e não-estruturados (C) foram monitorados também são apresentados.

Figura 2. Análise de Redundância (AR) da composição da ictiofauna (ocorrência) associada aos habitats experimentais (■ = escores dos habitats, + = escores das espécies).

Figura 3. Autovetores dos dois primeiros eixos da Análise de Componentes Principais (ACP) baseadas nos valores dos 11 atributos reprodutivos das 41 espécies (+) catalogadas nos habitats experimentais. Os nomes completos dos atributos e das espécies estão listados na Tabela 2, em Material e Métodos. A direção/comprimento dos vetores representam os autovetores dos atributos reprodutivos para cada eixo.

Figura 4. Autovetores dos dois primeiros eixos da Análise de Componentes Principais (ACP) baseadas nos valores dos 4 atributos tróficos das 41 espécies (+) catalogadas nos habitats experimentais. Os nomes completos dos atributos e das espécies estão listados na Tabela 3, em Material e Métodos. A direção/comprimento dos vetores representam os autovetores dos atributos reprodutivos para cada eixo.

Figura 5. Autovetores dos dois primeiros eixos da Análise de Componentes Principais (ACP) baseadas nos valores dos 4 atributos morfológicos das 41 espécies (+) catalogadas nos habitats experimentais. Os nomes completos dos atributos e das espécies estão listados na

Tabela 3, em Material e Métodos. A direção/comprimento dos vetores representam os autovetores dos atributos reprodutivos para cada eixo.

Figura 6. Relação dos escores dos eixos das Análises de Componentes Principais (ACPs) obtidas para os atributos reprodutivos (R), tróficos (T) e morfológicos (M) com os escores do primeiro (painel esquerdo) e segundo (painel direito) eixos da Análise de Redundância (AR) aplicada sobre a ocorrência das espécies nos habitats experimentais. O número após o código do atributos (R, T ou M) indica o primeiro (1) ou segundo (2) eixo da ACPs. As linhas são os modelos aditivos generalizados (MAG) selecionados pelo critério de informação Akaike (CIA).

Figura 7. Relação dos atributos reprodutivos (corrigidos para a filogenia) e a ocorrência das espécies nos habitats experimentais (corrigida para a autocorrelação espacial). As linhas são os modelos aditivos generalizados (MAG) selecionados pelo critério de informação Akaike (CIA). Os nomes completos dos atributos estão listados na Tabela 2, em Material e Métodos.

Figura 8. Relação dos atributos tróficos (corrigidos para a filogenia) e a ocorrência das espécies nos habitats experimentais (corrigida para a autocorrelação espacial). As linhas são os modelos aditivos generalizados (MAG) selecionados pelo critério de informação Akaike (CIA). Os nomes completos dos atributos estão listados na Tabela 3, em Material e Métodos. Nenhum MAG foi selecionado para o hábito alimentar.

Figura 9. Relação dos atributos morfológicos (corrigidos para a filogenia) e a ocorrência das espécies nos habitats experimentais (corrigida para a autocorrelação espacial). As linhas são os modelos aditivos generalizados (MAG) selecionados pelo critério de informação Akaike (CIA). Os nomes completos dos atributos estão listados na Tabela 3, em Material e Métodos.

## FIGURAS

Fig. 1.

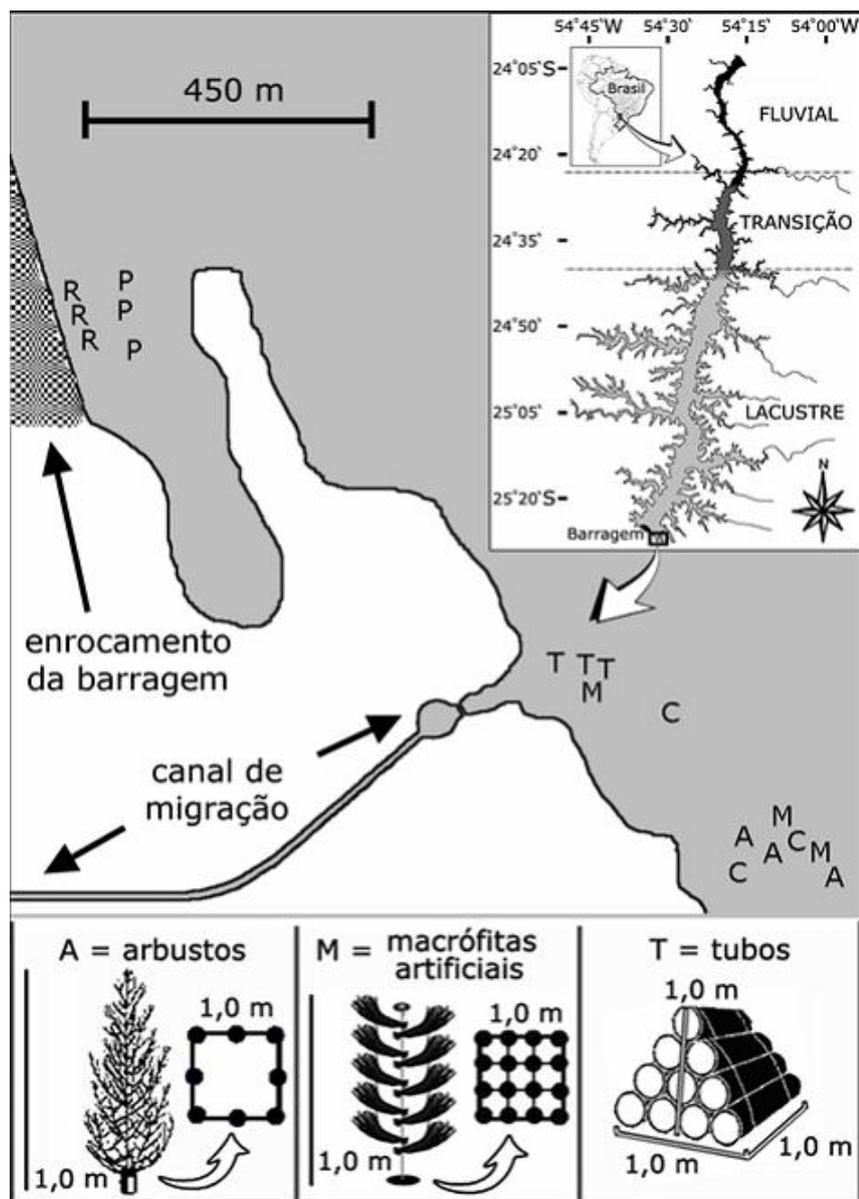


Fig. 2.

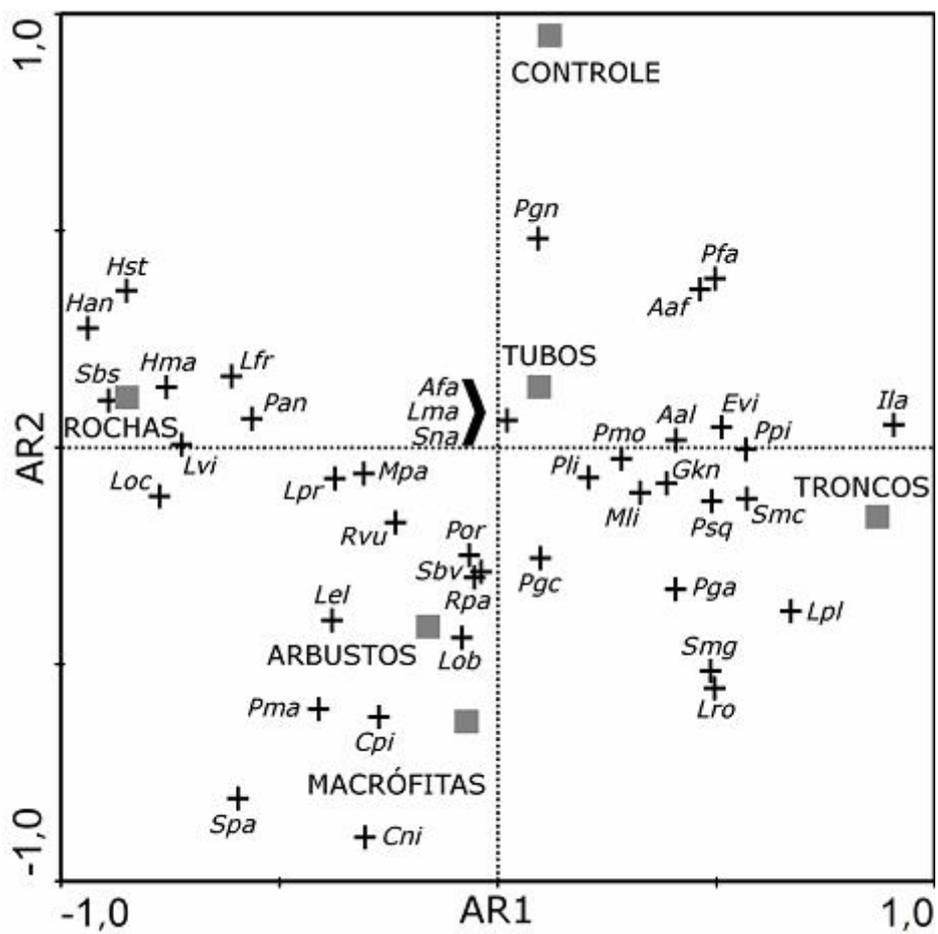


Fig.3.

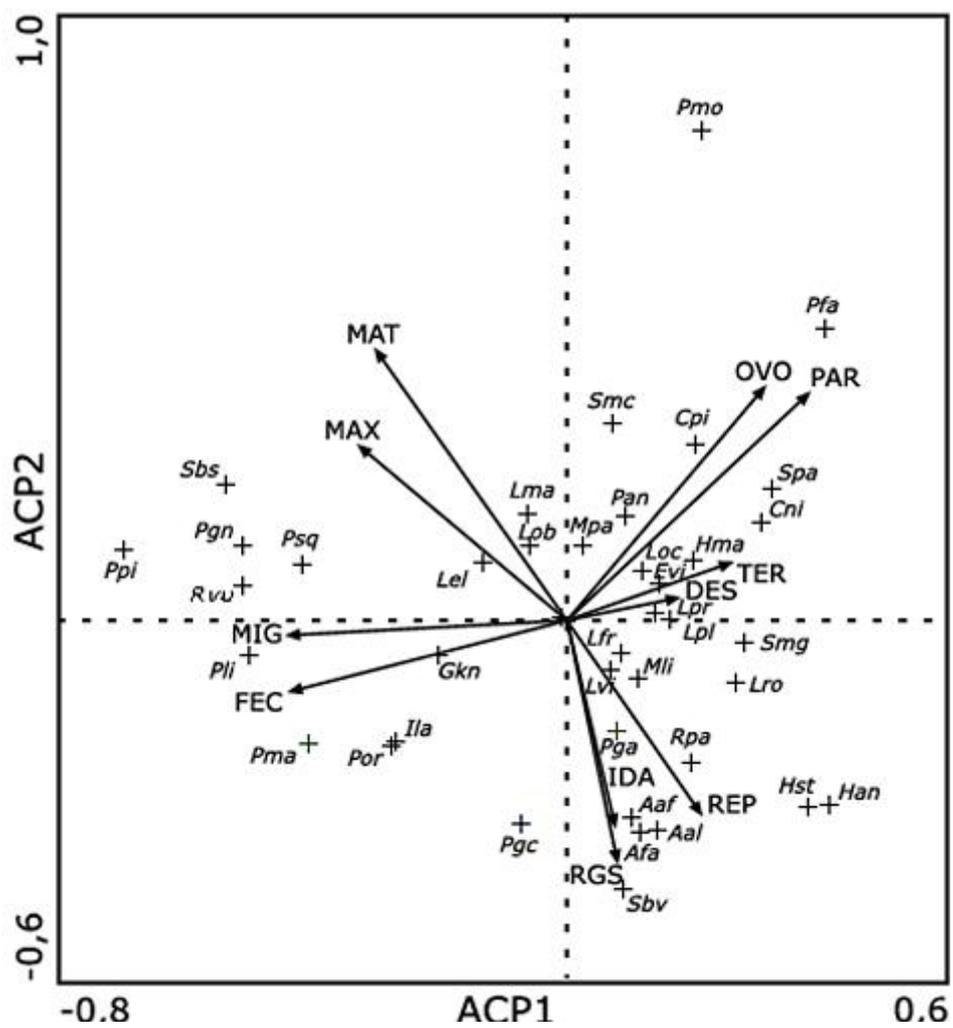




Fig.5.

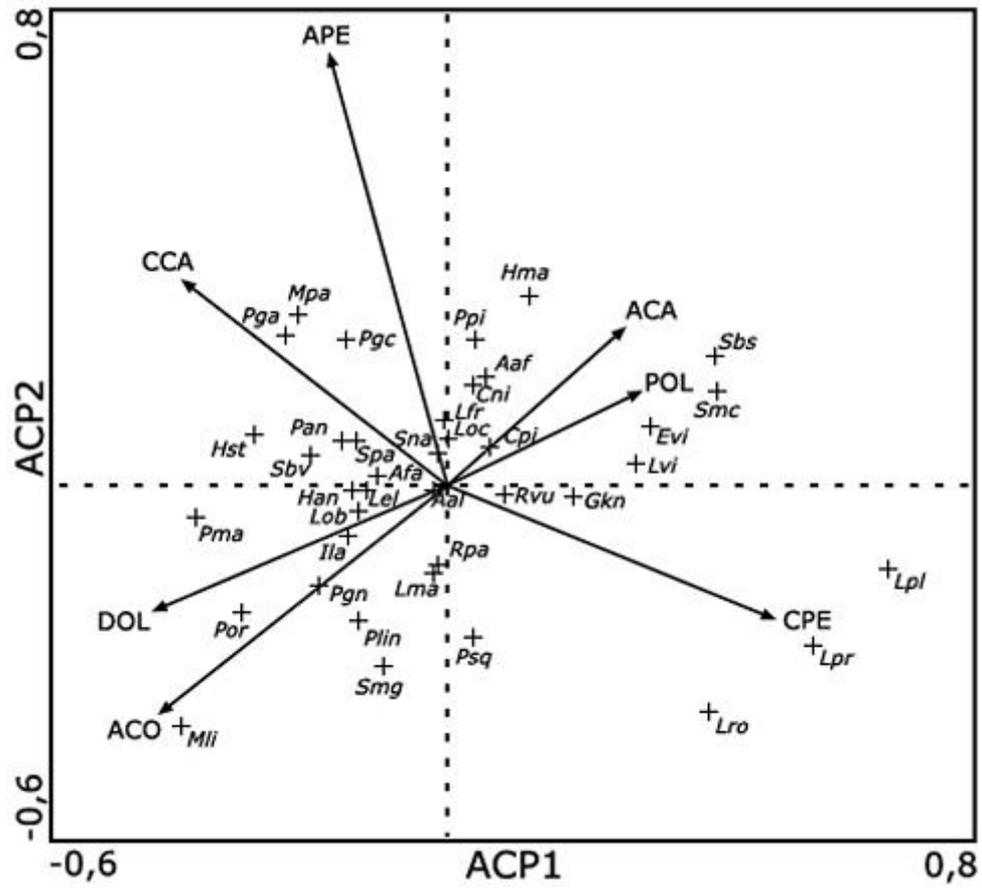


Fig. 6.

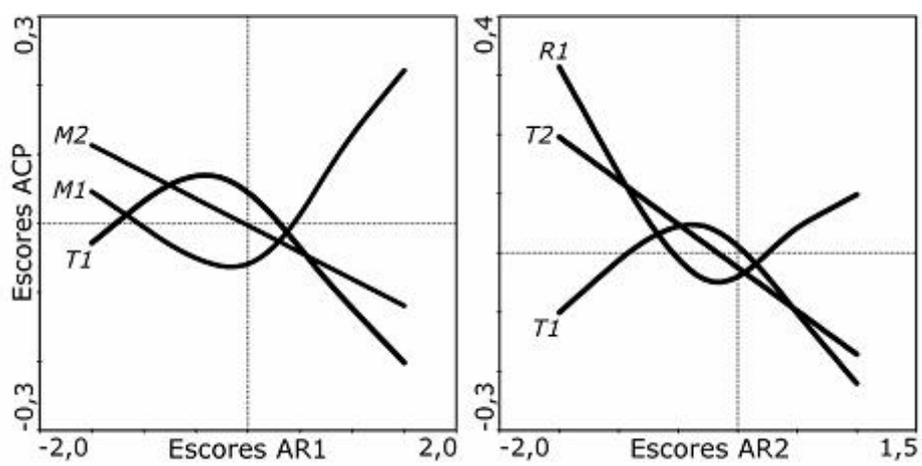


Fig. 7.

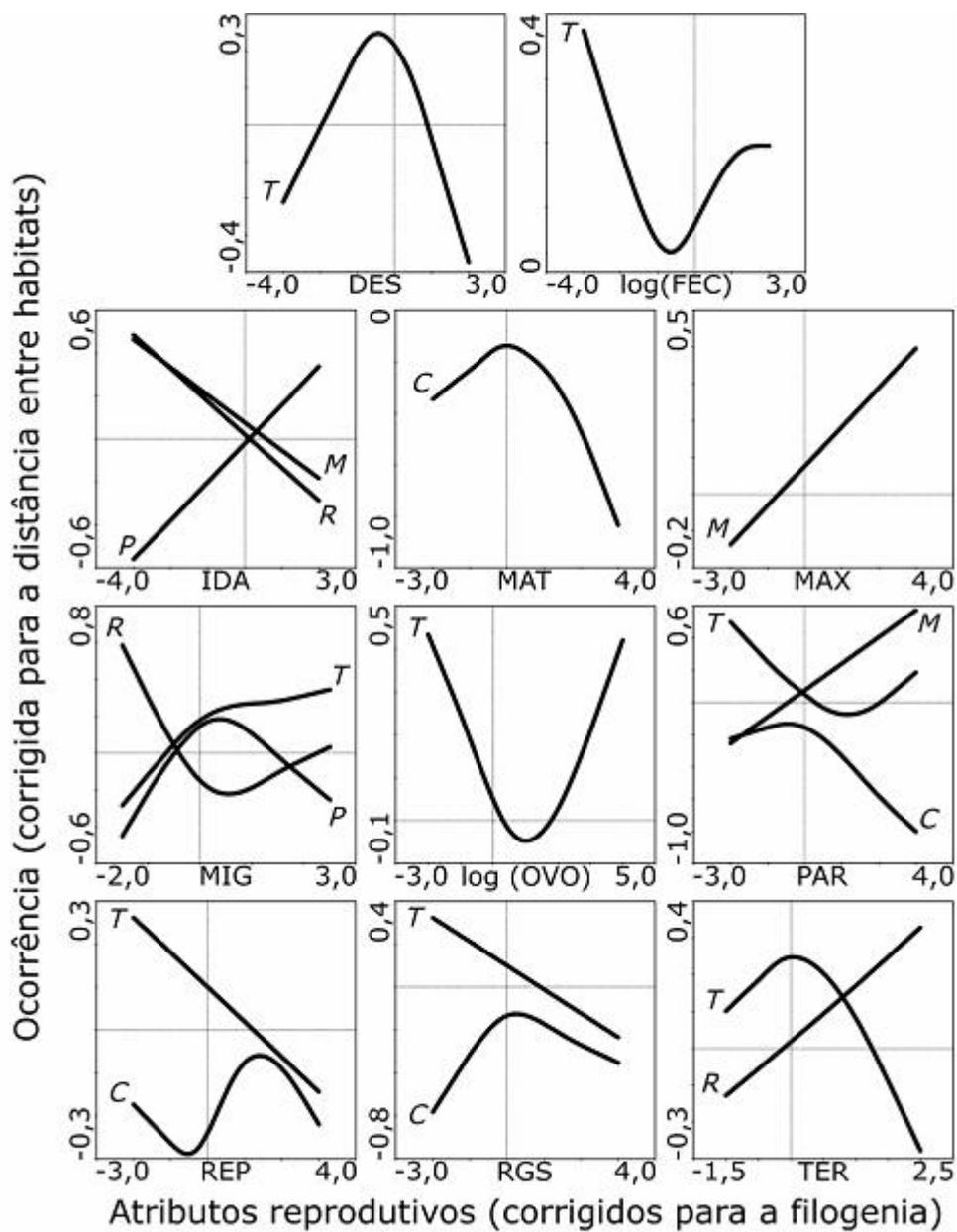


Fig. 8.

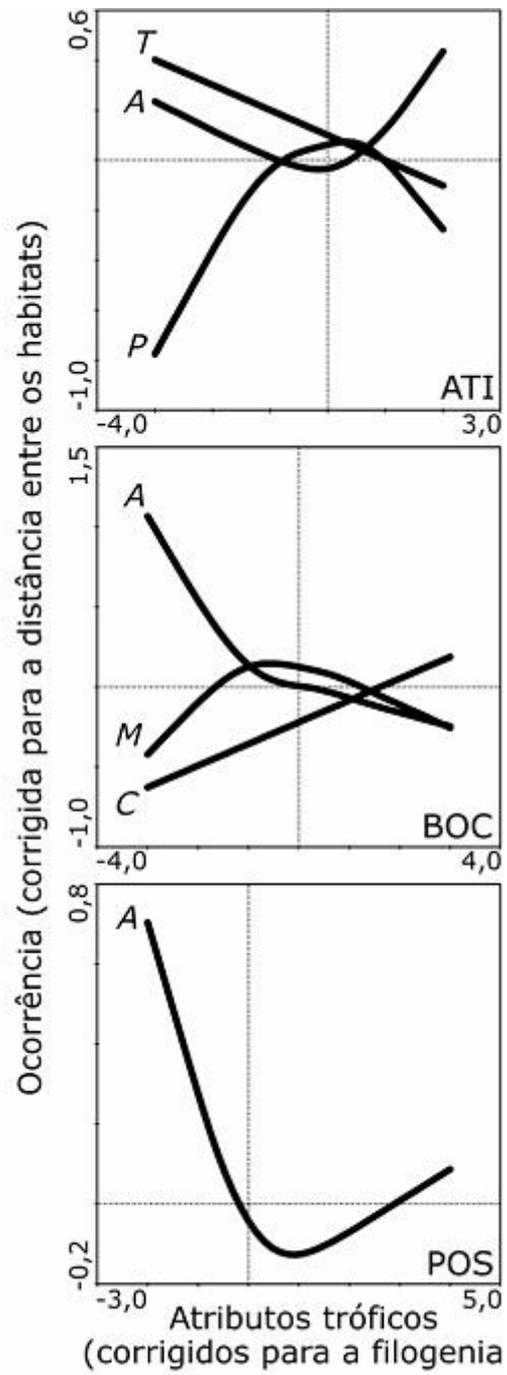
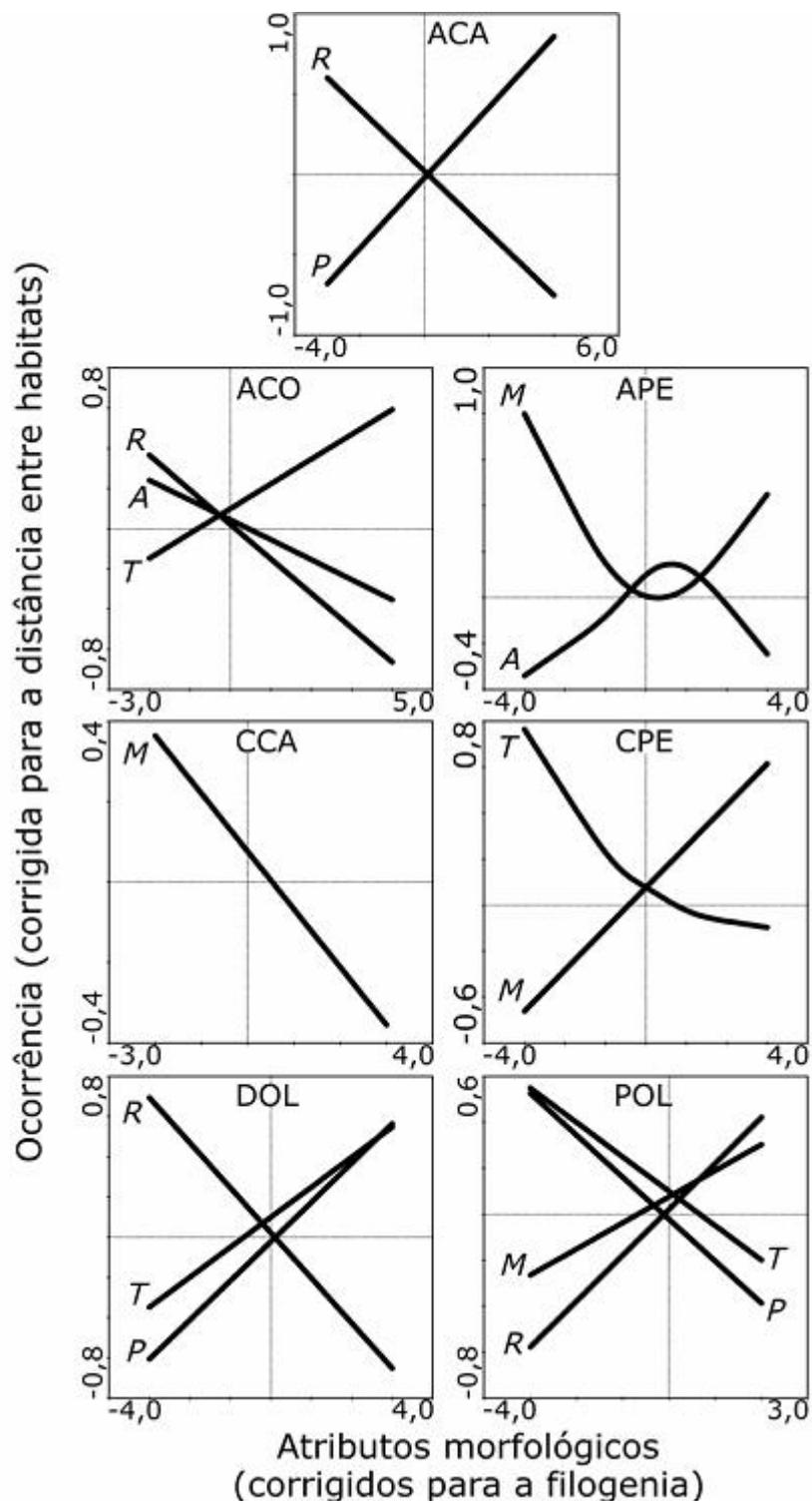


Fig. 9.



## **Capítulo II**

**Colonização ictiofaunística de recifes artificiais em um grande reservatório**

**Neotropical: efeitos do material utilizado na construção dos recifes e de  
mecanismos sucessionais**

**Colonização ictiofaunística de recifes artificiais em um grande reservatório Neotropical: efeitos do material utilizado na construção dos recifes e de mecanismos sucessionais**

**RESUMO**

Recifes artificiais são pouco utilizados em reservatórios Neotropicais, apesar do potencial como ferramenta de manejo para a criação de novos habitats e também para o conhecimento sobre a ecologia de peixes. O presente estudo testou, experimentalmente, o quanto o tipo de material utilizado na construção dos recifes (cerâmica, concreto e PVC) e o tempo modularam a colonização ictiofaunística de recifes artificiais instalados no Reservatório de Itaipu, um represamento de 1.350 km<sup>2</sup> do leito principal do Rio Paraná, localizado ao longo da fronteira entre Brasil-Paraguai. A riqueza, abundância e biomassa de peixes foram significativamente maiores nos tratamentos com recifes artificiais do que nos controles experimentais. Entre os recifes experimentais, os tratamentos de cerâmica seguidos dos de concreto foram aqueles mais efetivamente colonizados, sustentando a maioria das treze espécies de peixes registradas. Maiores biomassas, abundâncias e riqueza de peixes registradas nos tratamentos de cerâmica foram mais relacionadas a taxas elevadas de colonização e de substituição de espécies do que a incrementos em tamanho dos indivíduos. Independentemente do tipo de material, algumas características da história de vida alteraram temporalmente com a composição específica da ictiofauna, com as primeiras espécies a povoar os recifes exibindo estratégia mais oportunista e aquelas colonizando mais tardiamente os recifes apresentaram estratégias mais próximas do tipo equilíbrio. Em geral, o presente trabalho sugere que recifes experimentais são uma ferramenta promissora para a compreensão e preservação da ictiofauna de reservatórios tropicais.

**Palavras-chave:** represamento, reservatório, manejo pesqueiro, Rio Paraná, Brasil.

## **Assessing fish colonization of artificial reefs in a large Neotropical reservoir: the role of reef material and underlying successional mechanisms**

### **ABSTRACT**

Artificial reefs have barely been used in Neotropical reservoirs, despite its potential as a fishery management tool to create new habitats and also to understand fish ecology. I experimentally tested whether reef material (ceramic, concrete, and PVC) and time modulate fish colonization of artificial reefs deployed in Itaipu Reservoir, a 1,350 km<sup>2</sup> Brazilian-Paraguayan impoundment of the main Paraná River channel. Fish species richness, abundance and biomass were significantly greater in reef treatments than in control sites. Among the experimental reefs, ceramic followed by concrete treatments were the most effectively colonized, harbouring the majority of the thirteen fish species recorded. Highest fish biomass, abundance and species richness in the ceramic treatments were more related to high colonization and species turnover rates than to species-specific size-effects. Independently of the reef material, some life history traits changed temporally with fish species composition, with the first species to populate the reefs displaying a more opportunistic strategy and those colonizing later a more equilibrium strategy. Overall, this study suggests that experimental reefs are a promising tool to understand and preserve fish assemblages of tropical reservoirs.

Key words: impoundment, succession, fishery management, Paraná River, Brazil.

## INTRODUÇÃO

A perda de habitats, a introdução de espécies não-nativas, e as alterações hidrológicas constituem as principais ameaças a biodiversidade dulcícola (Saunders et al. 2002). Os represamentos representam uma das principais causas da perda de diversidade em peixes de água doce devido às dramáticas alterações físicas, químicas e biológicas promovidas aos ecossistemas aquáticos (Agostinho et al. 2005). Por outro lado, os reservatórios também são de grande importância econômica e recreativa, já que, embora construídos primeiramente com propósitos hidroelétricos, são cada vez mais utilizados no abastecimento de água, no fornecimento de alimento, e como meio de suporte de esportes aquáticos e atividades relacionadas (Agostinho & Gomes 1997). Por conseguinte, nas bacias hidrográficas reguladas da América do Sul, diversas medidas de manejo são colocadas em prática com o intuito de minimizar os impactos ecológicos oriundos do barramento dos rios. No Brasil, onde existem mais de 700 reservatórios de grandes dimensões (Agostinho et al. 2007a), as medidas de manejo pesqueiro têm-se baseado na construção de passagens para peixes, em restrições à pesca, e na estocagem de peixes para a mitigação dos impactos adversos dos represamentos à diversidade ictiofaunística, especialmente sobre as espécies migradoras de longa distância (Agostinho et al., 2007b; Pelicice & Agostinho 2008). Tais ações também têm visado o incremento do potencial pesqueiro, uma vez que a pesca representa uma importante atividade econômica e uma importante fonte de proteína para muitas comunidades locais tradicionais (Okada et al. 2005).

O potencial de recifes artificiais como atratores e mantenedores de peixes está reconhecido desde longa data pelos profissionais e agências voltadas ao manejo pesqueiro. Desde 1930, os recifes artificiais vêm sendo amplamente utilizados, especialmente na América do Norte, onde numerosos estudos têm sido desenvolvidos, sobretudo para elucidar o papel de estruturas artificiais na atração, concentração e captura de recursos pesqueiros (Bolding et al. 2004;

Wills et al. 2004). Atualmente, o uso de recifes artificiais na restauração de habitats para peixes tem aumentado, particularmente com relação ao incremento da sobrevivência de peixes juvenis ou de espécies de pequeno porte (Lindberg 1997; Nash et al. 1999; Sandström & Karas 2002). Contudo, o conhecimento de quanto os recifes artificiais são efetivos em atrair recursos pesqueiros ou restaurar habitats para peixes em reservatórios têm sido amplamente limitado pelas dificuldades em controlar os fatores estocásticos, inerentes de experimentos realizados em sistemas naturais. Por exemplo, a profundidade, temperatura e outras variáveis dos locais em que os recifes são instalados podem ser determinantes para sua efetividade (Walters et al. 1991). O tipo de material, o tamanho e a complexidade dos recifes também são importantes fatores que afetam a colonização ictiofaunística (Wills et al. 2004). Desta maneira, a maioria dos experimentos com recifes artificiais carece de inferências sobre como os padrões sucessionais subjacentes afetam a colonização ictiofaunística, apesar de sua importância aplicada no manejo pesqueiro e reabilitação ecológica.

Poucos estudos têm investigado o uso de recifes artificiais em reservatórios neotropicais (Freitas & Petrere 2001; Braga 2002; Freitas et al. 2002, 2005; Santos *et al.* 2008), e a maioria destes tem apenas descrito o uso geral de estruturas artificiais pela ictiofauna. Os reservatórios brasileiros são um tanto distintos daqueles em regiões temperadas, principalmente devido a uma maior constância de variáveis ambientais e a ictiofaunas mais diversificadas (Lowe-McConnell 2002). Embora as medidas de manipulação de habitats representem uma interessante oportunidade para mitigar os impactos da construção e rotinas de operação de represas (Agostinho & Gomes 1997), o uso de recifes artificiais tem recebido pouca atenção. O Rio Paraná é o décimo maior rio em extensão no mundo, o segundo na América do Sul, e um “*hot-spot*” de megadiversidade, abrigando mais do que 270 espécies de peixes em seus trechos superiores (Agostinho et al. 2005). Esse rio vem sendo dramaticamente alterado por reservatórios hidroelétricos, os quais afetaram negativamente sua diversidade e recursos

pesqueiros (Agostinho et al. 2007a). Na Bacia do Alto Rio Paraná (com aproximadamente 891,000 km<sup>2</sup> de área de drenagem), as atividades pesqueiras mais importantes ocorrem no Reservatório de Itaipu, iniciando-se 28 meses após o fechamento da barragem (Agostinho et al. 1994; Okada et al. 2005).

No presente estudo, os padrões de colonização ictiofaunística associados a recifes artificiais instalados no Reservatório de Itaipu foram descritos. Os objetivos do presente trabalho foram: (i) acessar experimentalmente quanto o tipo de material usado na construção dos recifes e o tempo governam a colonização de recifes artificiais pela ictiofauna; e (ii) investigar o quanto a variação temporal na colonização dos recifes corresponde aos padrões usualmente observados em sucessões ecológicas. Foi hipotetizado que alguns atributos da ictiofauna, tais como riqueza, abundância, biomassa e tamanho, aumentem com o tempo, mas que dependam do tipo de material utilizado na construção dos recifes.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### ***Área de estudo***

O Reservatório de Itaipu (24°05′–25°33′ S; 54°00′–54°37′ W) é um represamento de 1.350 km<sup>2</sup> do Rio Paraná, localizado na fronteira Brasil-Paraguai (Fig. 1), que foi construído em 1982 para propósitos hidroelétricos. Esse lago artificial possui 151 km de comprimento, abrange uma bacia de drenagem de aproximadamente 820.000 km<sup>2</sup>, e apresenta uma profundidade média de 22 m. Com uma vazão afluyente média de 8.200 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup>, o tempo de residência da água é de cerca de 40 dias no reservatório como um todo, mas de apenas 29 dias no canal principal (Agostinho et al. 2007b). A região central do reservatório permanece estratificada termicamente da primavera ao verão (Brunkow et al. 1988). É um ambiente mesotrófico, segundo suas concentrações de fósforo (22 mg m<sup>-3</sup>) e clorofila (3.6 mg m<sup>-3</sup>) (Andrade et al. 1988), mas seu estado trófico e produtividade é altamente variável entre as

zonas e braços da represa (Pagioro 1999). O reservatório apresenta um forte gradiente longitudinal, em que as características ambientais, incluindo a riqueza e composição da ictiofauna (Okada et al. 2005), concordam bem com as zonas fluvial, de transição, e lacustre propostas por Thornton et al. (1990) (Fig. 1). Desde 1983, mais de uma centena de espécies de peixes foram registradas no Reservatório de Itaipu, especialmente nos habitats estruturalmente complexos e produtivos da zona litorânea (Agostinho et al. 1999). As espécies dominantes nas pescarias experimentais são dois siluriformes (*Hypophthalmus edentatus* e *Aucheniperus nuchalis*) e a invasora corvina de água doce, *Plagioscion squamosissimus* (Agostinho et al. 1999).

### ***Desenho experimental e censos visuais***

Três materiais foram experimentalmente testados como recifes artificiais: cerâmica, concreto e policloreto-de-vinila (PVC). Cada recife artificial foi construído pelo empilhamento de tubos com 1,0 m de comprimento x 0,3 m de diâmetro, formando uma estrutura piramidal (10 tubos em um arranjo 4:3:2:1, da base ao topo), com 0,72 m<sup>3</sup> de volume total (Fig. 1). Uma vez controlados quanto às dimensões e à complexidade, um total de nove recifes experimentais (três réplicas por tratamento) foi construído para investigar a colonização por peixes.

Uma área protegida localizada próxima à barragem e situada na zona lacustre do reservatório foi selecionada para a instalação dos recifes (Fig. 1). Essa área estava inserida em uma reserva onde a pesca é proibida (Refúgio Bela Vista), que era constantemente inspecionada pelos funcionários da companhia hidroelétrica, favorecendo, desta maneira, o monitoramento e prevenindo a interferência de pessoas não-autorizadas. Os locais em que os recifes artificiais foram instalados estavam totalmente livres de vegetação natural ou de outras

estruturas submersas, e o substrato era composto de lama e areia. As características ambientais desses locais são apresentadas na Tabela 1.

Os recifes artificiais foram instalados no reservatório entre 11 e 20 de outubro de 2005 por mergulhadores autônomos. Os tubos de cerâmica e de concreto foram empilhados diretamente, um por um, sobre o substrato do reservatório até alcançarem a estrutura piramidal anteriormente descrita. Os tubos de PVC foram unidos previamente, com o auxílio de grampos metálicos, em uma disposição 4:3:2:1, sendo, então, instalados em conjunto sobre o substrato. Além disso, três locais naturalmente não-estruturados e localizados na mesma área foram também estabelecidos como tratamentos de referência (controles experimentais) (Fig. 1). Uma distância mínima de 30 m foi mantida entre os locais a fim de minimizar interações entre peixes e interferências ambientais entre tratamentos. Cada tratamento foi determinado aleatoriamente a cada local, recebendo uma bóia numerada atada a um lastro de concreto para facilitar a localização e identificação.

Todos os peixes associados aos tratamentos foram identificados e quantificados por censos subaquáticos. Os censos visuais iniciaram-se em novembro de 2005, mas para facilitar a colonização por peixes e perifíton, o programa formal de amostragem iniciou-se em janeiro de 2006, estendendo-se mensalmente até dezembro de 2006. Dois mergulhadores autônomos, suportados por um barco com um compressor de ar e mangueiras, inspecionaram os tratamentos entre 09:30 e 16:30 a fim de otimizar a visibilidade e a identificação dos peixes. A ordem em que os locais foram amostrados em cada mês foi determinada ao acaso. As amostragens de peixes obedeceram basicamente a metodologia proposta por Santos et al. (2008): todo peixe situado até 1 m das estruturas foi considerado como associado aos recifes artificiais, sendo visualmente identificado e contado, e registrado separadamente por cada mergulhador em uma prancheta de escrita subaquática. O comprimento total (CT) de cada indivíduo foi estimado visualmente, comparando o tamanho do peixe com objetos adjacentes

de distância conhecida. Exceto para *Cichla* sp., todos os peixes foram identificado ao nível de espécies (de acordo com Pavanelli & Graça (2007)), e as contagens de peixes obtidas dos dois mergulhadores foram mediadas (para cada réplica dentro de cada tratamento, e por mês e espécie) para análises posteriores. O peso dos peixes foi calculado para cada indivíduo a partir de equações de peso-comprimento previamente publicadas (Benedito-Cecílio et al. 1997b).

### ***Análise de dados***

A riqueza, a abundância, a biomassa (gr) e o tamanho (mm CT) dos peixes foi comparada entre os tratamentos e com o tempo por meio de Equações de Estimação Generalizadas (EEGs), que são uma extensão dos Modelos Lineares Generalizados para acomodar desenhos experimentais com medidas repetidas (Diggle et al., 2002). EEGs foram executados com o pacote estatístico SPSS 15. Os efeitos dos tratamentos e do tempo na composição específica da ictiofauna associada aos recifes experimentais foram avaliados por meio de análise de correspondência canônica (ACC). Essa técnica força os resultados a serem uma relação linear das variáveis ambientais, fornecendo, assim, uma ordenação usando as matrizes ambiental e de composição da ictiofauna, simultaneamente, em uma única análise (McCune 1997). ACC foi executada com CANOCO 4.5 (ter Braak & Šmilauer 2002), minimizando o efeito de espécies raras e testando o efeito das variáveis ambientais com o teste de permutação de Monte Carlo (499 permutações).

Modelos Aditivos Generalizados (MAGs), disponíveis no software CANOCO 4.5, foram também empregados para estimar a influência temporal da colonização dos recifes artificiais no tamanho, riqueza, abundância e biomassa dos peixes, assim como em seis atributos reprodutivos (compilados de Lowe-McConnell 2002; Agostinho et al. 2003 e Suzuki et al. 2004): tipo de desova (parcelada ou total), diâmetro do ovócito (mm), fecundidade total (número de ovócitos vitelogênicos), tamanho (comprimento total CT) de primeira maturação

sexual (mm), relação gonadossomática (RGS), e cuidado parental (calculado como em Winemiller (1989)). MAGs são uma extensão de Modelos Lineares Generalizados que não requerem a premissa de uma determinada relação funcional entre as distribuição de espécies e o gradiente ambiental (Lepš & Šmilauer 2003). A complexidade do modelo dos MAGs foi escolhido segundo o procedimento de seleção passo-a-passo usando o Critério de Informação Akaike (CIA) (distribuição normal e identidade como função de ligação, por “*default*”), também disponível no software CANOCO 4.5. Seguindo o princípio da parcimônia, o CIA considera não somente o ajuste mas também a complexidade, penalizando modelos muito complexos (Burnham & Anderson 1998). Os dados de fecundidade total e o tamanho de primeira maturidade foram transformados em  $\log_{10}$  para as análises.

## RESULTADOS

### *Atributos de comunidade*

A riqueza (EEG:  $F_{3, 156} = 63,6$ ;  $P < 0,01$ ), a abundância (EEG:  $F_{3, 156} = 89,5$ ;  $P < 0,01$ ) e a biomassa (EEG:  $F_{3, 156} = 179,2$ ;  $P < 0,01$ ) de peixes variaram significativamente entre tratamentos. A colonização por peixes foi muito mais intensa nos recifes artificiais do que nos tratamentos de referência (controles), nos quais apenas dois indivíduos (um *C. niederleinii* e um *H. strigaticeps*) foram registrados. Por conseguinte, a riqueza, a abundância e a biomassa de peixes foram significativamente maiores nos recifes do que nos controles (EEG post-hoc contrastes:  $P < 0,01$  para todos) (Fig. 2). Esses atributos também variaram significativamente entre os tratamentos recifais. A riqueza diferiu significativamente entre tratamentos recifais (EEG:  $F_{2, 117} = 15,1$ ;  $P < 0,01$ ), com valores mais elevados registrados nos de cerâmica (média = 1,82 espécies/m<sup>3</sup>), valores intermediários nos de concreto, e menores nos de PVC (0,78 espécies/m<sup>3</sup>) (Fig. 2). Uma tendência similar foi observada para a biomassa ( $F_{2, 117} = 12,0$ ;  $P < 0,01$ ), com os tratamentos de cerâmica alcançando até 250 gr/m<sup>3</sup> em média,

enquanto os tratamentos de concreto e PVC atingiram somente 100 e 50 gr/m<sup>3</sup>, respectivamente. A abundância também diferiu significativamente entre o material dos recifes (EEG:  $F_{2, 117} = 8,2$ ;  $P = 0,02$ ), mas diferenças ocorreram somente entre os recifes de cerâmica (4,30 indivíduos/m<sup>3</sup>) e os outros dois tratamentos ( $< 2,5$  indivíduos/m<sup>3</sup>) (Fig. 2).

Mudanças desses atributos de comunidade com o tempo não foram tão claros, embora tenham sido significantes para a abundância (EEG:  $F_{1, 117} = 30,3$ ;  $P < 0,01$ ) e biomassa ( $F_{1, 117} = 28,8$ ;  $P < 0,01$ ), mas não para a riqueza ( $F_{1, 117} = 2,0$ ,  $P = 0,16$ ). Nenhum MAG foi selecionado pelo CIA para os recifes de PVC e modelos significantes foram registrados apenas para biomassa nos tratamentos de cerâmica ( $F_{1, 11} = 9,6$ ;  $P = 0,01$ ) e concreto ( $F_{1, 11} = 14,4$ ;  $P < 0,01$ ), com uma tendência de crescimento exponencial com o tempo (Fig. 3). Para os recifes de concreto, as curvas-resposta de riqueza e abundância (não-linear  $F_{1, 11} = 3,0$ ;  $P = 0,12$  para ambos) também sugerem um progressivo aumento desses valores com o tempo. Por outro lado, as curvas-resposta para os recifes de cerâmica indicaram uma estabilização da riqueza (não-linear  $F_{1, 11} = 4,4$ ;  $P = 0,06$ ) e uma resposta unimodal da abundância (não-linear  $F_{1, 11} = 4,0$ ;  $P = 0,07$ ) com o tempo (Fig. 3).

### ***Composição e estrutura da ictiofauna***

No total, 261 indivíduos pertencentes a treze espécies foram registrados nos recifes artificiais (Tabela 2). O grupo mais diversificado foram os Siluriformes (53,8%, 7 species), os quais responderam por apenas 23,6% da abundância total, enquanto os Perciformes, representados por três espécies de ciclídeos, responderam por 74,1% da abundância total. *Crenicichla niederleinii* foi a espécie mais abundante, seguido por *Hypostomus strigaticeps*, *Pimelodella gracilis*, *Megalancistrus parananus* e *Satanoperca pappaterra*, que juntos responderam por 95,4% da abundância total (Tabela 2).

O tamanho dos peixes associados aos recifes artificiais variou de 30 mm (*S. pappaterra*) a 350 mm (*M. parananus*) de CP (Tabela 2), mas a maioria dos indivíduos situou-se entre 50–150 mm de comprimento (Fig. 4). O tamanho dos peixes não variou significativamente entre tratamentos (EEG:  $F = 2,117 = 0,7$ ;  $P = 0,71$ ), mas as curvas-respostas (MAGs) do tamanho dos peixes com o tempo variaram entre recifes (Fig. 4). Uma tendência linear de incremento do tamanho dos peixes com o tempo foi registrada para os tratamentos de cerâmica (CIA; linear  $F_{1,121} = 5,7$ ;  $P = 0,02$ ). Uma resposta não-linear foi observada nos tratamentos de concreto (CIA; não-linear  $F_{1,66} = 22,5$ ;  $P < 0,01$ ), com o tamanho inicialmente aumentando com o tempo, mas tornando-se extremamente variável a partir de outubro. Uma relação similar, porém ainda mais unimodal, foi detectada para os tratamentos de PVC (CIA; não-linear  $F_{1,65} = 64,0$ ,  $P < 0,01$ ).

#### ***Variações da ictiofauna com o tipo de material e o tempo***

A relação da ictiofauna com os recifes artificiais e o tempo foi demonstrada pelos dois primeiros eixos da ACC (Monte Carlo permutation test,  $P = 0,03$ ). Esses eixos explicaram 82,6% (eigenvalue = 0,26) e 11,4% (eigenvalue = 0,04) da composição específica da ictiofauna (inércia total da matriz de dados bióticos = 6,1). O primeiro eixo da ACC, com uma correlação espécie-ambiente de 0,62, evidenciou que os recifes de cerâmica e de concreto exibiram ictiofaunas similares e que a maioria das variações na composição de espécies foram devidas a mudanças temporais na colonização (Fig. 5). *P. gracilis*, *S. pappaterra* e *E. virescens* foram as espécies típicas que partilharam ambos os recifes de cerâmica e de concreto com equidade. O segundo eixo da ACC, com uma correlação espécie-ambiente de 0,26, distinguiu mais claramente as espécies que ocorreram com exclusividade nos recifes de PVC, nomeadamente *R. paranensis* e *H. ancistroides*. A única espécie registrada ao longo de todo o ano e em todos os tratamentos foi *C. niederleinii*.

O diagrama biplot da ACC também mostrou os efeitos temporais na colonização ictiofaunística (Fig. 5). O caracídeo *R. paranensis* foi a primeira espécie a colonizar os recifes, sendo subsequentemente substituída por uma miscelânea de espécies, entre essas ciclídeos (*C. niederleinii*, *S. pappaterra* e juvenis de *Cichla* sp.), doradídeo (juvenis de *P. granulatus*) e um heptapterídeo de pequeno porte (*P. gracilis*). Os gymnotiformes *E. virescens* e *S. macrurus* apareceram logo em seguida, enquanto os loricarídeos foram as últimas espécies a colonizar os recifes. As curvas-respostas (MAGs) dos dados sobre os seis atributos reprodutivos compilados da literatura (Tabela 3) com o tempo confirmaram esse padrão sucessional (Fig. 6). O CIA selecionou uma relação linear negativa entre o tipo de desova e o tempo ( $F_{1,11} = 6,0$ ;  $P = 0,02$ ), indicando que a desova total foi atributo mais comum das espécies que colonizaram os recifes por último (Fig. 6). De acordo com o CIA, o diâmetro dos ovócitos, o comprimento de primeira maturação sexual e a RGS foram linearmente e positivamente relacionados com o tempo, com uma relação significativa para o diâmetro dos ovócitos ( $F_{1,11} = 4,2$ ;  $P < 0,05$ ) mas não para o comprimento de primeira maturação sexual ( $F_{1,11} = 2,5$ ;  $P = 0,12$ ) ou a RGS ( $F_{1,11} = 2,0$ ;  $P = 0,16$ ). O CIA também selecionou uma relação não-linear entre a fecundidade total e o tempo ( $F_{1,11} = 3,2$ ;  $P = 0,08$ ), que junto com o diâmetro do ovócito, o comprimento de primeira maturação sexual e o RGS, evidenciaram que o investimento reprodutivo foi maior para espécies que colonizaram tardiamente os recifes (Fig. 6). Nenhuma modelo entre o cuidado parental e o tempo foi selecionado pelo CIA.

## DISCUSSÃO

### *O material dos recifes e a colonização ictiofaunística*

Os recifes de cerâmica foram mais efetivos em sustentar peixes do que os recifes de concreto e PVC em relação à riqueza, abundância e biomassa. Contudo, a eficiência de um

dados tratamento foi relacionada à colonização seletiva e ao uso temporal das 13 espécies de peixes observadas nos recifes, as quais responderam por cerca de 23,6% da riqueza total registrada na zona lacustre do Reservatório de Itaipu (Benedito-Cecilio et al. 1997a). O uso seletivo de estruturas artificiais em reservatórios, pela ictiofauna, tem sido documentado em diversos estudos, no qual o uso de estruturas artificiais por peixes depende da composição específica da ictiofauna e de suas abundâncias (Bolding et al. 2004). Santos et al. (2008), usando o mesmo tipo de metodologia amostral, propôs que os ciclídeos, como os centrarchídeos em sistemas temperados, poderiam ser usados como espécies-alvo para avaliação de estruturas artificiais como habitats para peixes em ecossistemas neotropicais. O ciclídeo *C. niederleinii* foi, sem dúvida, a espécie prevalente no presente estudo, sendo registrada ao longo de todo o ano e em todos os recifes experimentais. Contudo, três espécies de Siluriformes (*H. strigaticeps*, *M. parananus*, e *P. gracilis*) também usaram, consistentemente, os recifes artificiais, respondendo por 21,6% da abundância total e individualmente superando *S. pappaterra*, o segundo ciclídeo mais abundante nos recifes. Em reservatórios temperados, outros siluriformes (*Ictalurus* spp. e *Ameiurus* spp.) utilizam frequentemente diversos tipos de estruturas artificiais (incluindo pilhas de arbustos, vegetação artificial e recifes de tubos), mas exceto por Wilbur (1978), no qual farinha de soja foi usada na atração de peixes, esses peixes nunca responderam por mais de 2% da abundância total (Walters et al. 1991; Rold et al. 1996). Desta maneira, os resultados aqui encontrados sugerem que, além dos ciclídeos, outras espécies poderiam ser usadas para avaliar a colonização e o uso de estruturas artificiais por peixes. Não obstante, a elevada prevalência de siluriformes em nossos recifes de tubos, em contraste com as baixas abundâncias (< 0,1%) e ocorrências (0,5%) totais desse grupo nas estruturas de vegetação artificial usadas por Santos et al. (2008), sugerem que a seleção de espécies-alvo para a avaliação dos recifes em água doce depende,

além da composição de espécies no ecossistema de estudo, do tipo de material usado na construção dos recifes.

O fato de que os recifes de cerâmica foram mais efetivos em sustentar peixes de que os demais tratamentos poderia estar relacionado a várias causas não-mutuamente excludentes. Além dos atributos ecológicos específicos da ictiofauna do ecossistema estudado, muitos fatores influenciam o uso de recifes de água doce por peixes, incluindo variáveis ambientais e a complexidade e o tamanho dos recifes, os quais, por afetarem a disponibilidade de refúgios contra predadores, alimento e substrato reprodutivo, podem confundir as análises (Walters et al. 1991; Rold et al. 1996; Bolding et al. 2004; Wills et al. 2004). No entanto, as dimensões e a complexidade dos recifes foram rigorosamente controladas nesse estudo sobre a colonização por peixes. Os recifes também foram instalados em uma região homogênea e ambientalmente similar, sem diferenças detectáveis em suas características físicas e químicas. Embora experimentos adicionais sejam necessários para esclarecer, em definitivo, por que os recifes de cerâmica foram mais efetivos em sustentar peixes, os tratamentos de cerâmica e concreto foram mais rapidamente e intensamente colonizados por perifíton que os de PVC (LN Santos, observação pessoal). A importância das comunidades perifíticas e de macroinvertebrados no uso de estruturas artificiais por peixes tem sido notada em trabalhos anteriores (Pardue 1973; Moring et al. 1986; Santos et al, 2008).

### **Variação temporal na colonização ictiofaunística**

Eventuais diferenças na bioincrustação entre tratamentos também poderiam explicar, ao menos parcialmente, as alterações temporais na colonização dos recifes de água-doce pela ictiofauna. Além do potencial efeito da comunidade incrustante, existem evidências adicionais de que a colonização dos recifes, no Reservatório de Itaipu, foi governada por mecanismos sucessionais. As curvas-respostas (MAGs) da riqueza e abundância indicaram seus

progressivos aumentos com o tempo nos recifes de concreto, contrastado com um padrão de estabilização observado para os recifes de cerâmica. A abundância e a biomassa de peixes, e a taxa geral de substituição de espécies também foram maiores nos recifes de cerâmica do que nos demais tratamentos (EEGs e ACC). Um estágio sucessional mais estável aparentemente foi alcançado pela ictiofauna associada aos recifes de cerâmica, enquanto a sucessão foi incompleta ou menos avançada nos recifes de concreto e PVC. Os tratamentos de cerâmica e de concreto também diferiram significativamente com relação à biomassa de peixes (cerâmica > concreto), corroborando a hipótese anterior. Tais diferenças na biomassa poderiam ser dependentes do tamanho e das espécies de peixes associadas aos recifes, e isso poderia confundir as análises de colonização (Golani & Diamant, 1999; Lindberg et al. 2006). Entretanto, o comprimento dos peixes no Reservatório de Itaipu não diferiu significativamente entre os tratamentos recifais e os MAGs demonstraram um incremento linear no tamanho dos peixes com o tempo, contrastando com uma tendência não-linear parabólica para os demais tratamentos, em que um decréscimo no tamanho dos peixes ocorreu após um aumento inicial.

As mudanças temporais nos atributos da história de vida das espécies constituem uma outra evidência de que a colonização ictiofaunística dos recifes artificiais no Reservatório de Itaipu obedeceu a mecanismos sucessionais. As curvas-respostas dos atributos de história de vida com o tempo mostraram que as primeiras espécies a povoar os recifes corresponderam àquelas com uma estratégia oportunista, segundo a proposta de Suzuki et al. (2004) para a Bacia do Alto Rio Paraná, enquanto aquelas que colonizaram os recifes mais tardiamente enquadraram-se mais as de uma estratégia de equilíbrio (Winemiller 1989). O tipo de desova e o diâmetro do ovócito foram os atributos que melhor explicaram as mudanças na estratégia reprodutiva (ex. de oportunista para equilíbrio) das espécies associadas aos recifes artificiais, e esses resultados concordam com estudos prévios sobre a colonização ictiofaunística com a

idade de reservatórios neotropicais (Agostinho et al. 1999) e com as mudanças fenotípicas no tamanho dos ovócitos da tilápia-do-nilo *Oreochromis niloticus*, em resposta a modificação experimental da complexidade de habitats (Duponchelle & Legendre 2002). Embora estudos adicionais sejam requeridos para investigar em que grau os padrões encontrados podem ser generalizados, bem como para determinar os mecanismos específicos (ex. facilitação, competição) que regulam a colonização ictiofaunística de substratos novos ou artificiais, os resultados aqui encontrados sugerem que os recifes experimentais são uma ferramenta promissora para o manejo e preservação da ictiofauna de reservatórios tropicais.

### ***Implicações ao manejo***

O presente artigo é o primeiro a experimentalmente demonstrar que a sucessão ecológica pode desempenhar um importante papel na colonização ictiofaunística de recifes de água doce. Baseado nos resultados fornecidos por esse estudo, ecólogos poderiam prever os padrões de recolonização de habitats submersos por peixes após episódios severos de perturbação ambiental (ex. após o represamento de um rio, uma contaminação ambiental ou remoções intencionais de peixes). Não obstante, os experimentos desenvolvidos no Reservatório de Itaipu abrangeram um período total de 14 meses, e investigações adicionais, e em maior escala temporal, sobre a colonização e sucessão ictiofaunística em recifes de água doce são necessárias para corroborar os resultados e extrapolar nossas hipóteses a outros reservatórios tropicais e temperados.

O presente trabalho também fornece contribuições práticas para os setores e profissionais voltados ao manejo pesqueiro. No Reservatório de Itaipu, a colonização ictiofaunística foi muito mais intensa nos recifes artificiais do que nos tratamentos-controle, de acordo com as marcadas diferenças significativas registradas para a riqueza, abundância e biomassa. Mas quanto a adição de estruturas complexas em reservatórios poderia beneficiar a ictiofauna?

Sobrepesca, retardos no crescimento dos peixes e toxicidade são alguns dos efeitos adversos que podem ocorrer aos peixes pela instalação de estruturas artificiais (Bolding *et al.* 2004). Por outro lado, estruturas artificiais em reservatórios homogêneos e não-estruturados podem funcionar de maneira similar a habitats naturais submersos no fornecimento de abrigos e no aumento da sobrevivência de peixes de pequeno porte (Winfield 1986; Hayse & Wissing 1996; Sandström & Karas 2002).

O tema atração *versus* produção, apesar de exaustivamente debatido para recifes marinhos (Grossman *et al.* 1997; Bortone 1998; Brickhill *et al.* 2005), é uma outra questão controversa que tem sido investigada superficialmente para os recifes em água-doce (Johnson & Stein 1979; Bassett 1994). Santos *et al.* (2008) demonstraram que a instalação de estruturas artificiais, similares a macrófitas submersas em forma e complexidade, em um reservatório oligotrófico, não-estruturado e dominado por ciclídeos no Brasil, poderia levar a um aumento real da abundância populacional de ciclídeos de pequeno porte (< 150 mm CT). Exceto pelo ciclídeo de hábitos territoriais *C. niederleinii* e pelo heptapterídeo de pequeno porte *P. gracilis*, parece razoável esperar que os recifes experimentais apresentem um potencial pequeno ou nulo para o aumento da sobrevivência ou abundância de peixes na região lacustre do Reservatório de Itaipu. O grande tamanho dos espaços intersticiais (ex. 300 mm de diâmetro) foi provavelmente a principal causa por que os recifes experimentais falharam em fornecer refúgios para peixes pequenos (Lynch & Johnson, 1989; Walters *et al.* 1991). Corroborando essa hipótese, *C. niederleinii* e *P. gracilis*, junto com outras espécies menos abundantes, foram comumente registradas no interior dos interstícios menores (ex. < 100 mm de diâmetro), formados entre tubos adjacentes e entre tubos e o substrato do reservatório, os quais foram originados, secundariamente, pelo empilhamento das estruturas (LN Santos; observação pessoal).

Mais do que providenciar refúgios para peixes pequenos, os recifes experimentais foram aparentemente mais efetivos em abrigar indivíduos de *M. parananus* e *R. aspera*, duas espécies litofílicas exploradas pelas pescarias locais. A atividade pesqueira mais destacada que se desenvolve atualmente na Bacia do Alto Rio Paraná ocorre no Reservatório de Itaipu, constituindo uma atividade econômica significativa e uma importante fonte de proteína para muita gente (Okada et al. 2005). Atualmente, *M. parananus* e *R. aspera* são comercialmente capturados apenas em áreas restritas situadas na zona fluvial do reservatório, mas seus estoques e taxas de capturas foram provavelmente afetados pelo represamento, que aumentou a profundidade e sedimentou os substratos naturais (bancos rochosos) onde estas espécies frequentemente ocorreram (Okada et al. 2005). Neste contexto, parece razoável esperar que a instalação de recifes artificiais similares aos tratamentos de cerâmica poderia aumentar as capturas de *M. parananus* e *R. aspera*, tanto pela expansão dos habitats em que essas espécies usualmente preferem quanto pelo efeito atrator sobre essas espécies e aumento da susceptibilidade de suas capturas. No entanto, para que um programa de recifes artificiais em larga-escala seja desenvolvido, os objetivos de manejo precisam ser claramente definidos antes de qualquer intervenção no ecossistema, a fim de potencializar os efeitos positivos (ex. incremento de habitats para espécies nativas e aumento das taxas de captura) e de minimizar os riscos de conseqüências adversas (ex. sobrepesca, redução da qualidade da água e prejuízos à navegação).

## **AGRADECIMENTOS**

O presente trabalho foi financiado pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, Brasil (bolsa de doutorado para LNS, código 210199/2006-7; Edital Universal, código 478541/2004-0), Programa Alþan da União Européia (Programa de Bolsas de Alto Nível para a América Latina, bolsa para LNS), e ao Governo da Catalunha (Prêmio de

Distinção do Governo Catalão para Pesquisa Universitária 2004, para EGB). Nós agradecemos especialmente V.A. Capatti, F.A. Teixeira, J.R. Gonçalves e V. R. Casaré (Nupelia-UEM), pela assistência indispensável nos trabalhos de campo e a S.A. Heil, D.R. Fernandez e H.M. Fontes Jr (Itaipu-Binacional), pelo suporte infra-estrutural e operacional.

## REFERÊNCIAS

- Agostinho, A.A., Gomes, L.C., and Pelicice, F.M. 2007a. Ecologia e Manejo de Recursos Pesqueiros em Reservatórios do Brasil. Maringá - Paraná: EDUEM.
- Agostinho, A.A., Gomes, L.C., Suzuki H.I., and Júlio Jr, H.F. 2003. Migratory Fishes of the Upper Parana River Basin, Brazil. In: Carolsfeld J, Harvey B, Ross C, Baer A. (eds). Migratory Fishes of South America: Biology, Fisheries and Conservation Status. 1 ed. Victoria: World Fisheries Trust; 19–99.
- Agostinho, A.A., Gomes L.C. 1997. Manejo e monitoramento de recursos pesqueiros: perspectivas para o reservatório de Segredo. In Reservatório de Segredo: bases ecológicas para o manejo, Agostinho AA, Gomes LC (eds). EDUEM: Maringá; 319–364.
- Agostinho AA, Júlio Jr HF, Petrere Jr M. 1994. Itaipu Reservoir (Brasil): impacts of the impoundment on the fish fauna and fisheries. In IG Cowx (ed). Rehabilitation of inland fisheries. Fishing News Books, Osney Mead, Oxford; 171–184.
- Agostinho AA, Thomaz SM, Gomes LC. 2005 The conservation of the biodiversity waters. Conservation Biology, Blackwell, 19: 646–652.
- Agostinho AA, Thomaz SM, Miranda LE, Bini LM, Gomes LC, Suzuki HI. 1999. Patterns of colonization in neotropical reservoirs, and prognoses on aging. In: Tundisi JG, Straskraba M (eds). Theoretical reservoir ecology and its applications. Rio de Janeiro: International Institute of Ecology; Backhuys Publishers; Brazilian Academy of Sciences; 227–265.

- Agostinho, AA, Pelicice, FM; Petry, A.C.; Gomes, A.C.; Julio Jr, H.F. 2007b. Fish diversity in the upper Paraná River basin: habitat, fisheries, management and conservation. *Aquatic Ecosystem Health and Management*, 10:174-186.
- Andrade LF, Brunkow RF, Xavier CF, Domingues LL. 1988. Fitoplâncton e características físico-químicas do reservatório de Itaipu-Br. In: Tundisi JG (ed). *Limnologia e Manejo de Represas*. São Paulo, Brazil: Universidade de São Paulo, Academia de Ciências do Estado de São Paulo: pp. 205–268.
- Bassett CE. 1994. Use and evaluation of fish habitat structures in lakes of the eastern United States by the USDA Forest- Service. *Bulletin of Marine Science* 55: 1137–1148.
- Benedito-Cecílio E, Agostinho AA, Júlio Jr HF, Pavanelli CS. 1997a. Colonização ictiofaunística do reservatório de Itaipu e áreas adjacentes. *Revista Brasileira de Zoologia* 14: 1–14.
- Benedito-Cecílio E, Agostinho AA, Velho RCCM. 1997b. Length-weight relationship of fishes caught in the Itaipu Reservoir, Parana, Brazil. *Naga The Iclarm Quarterly, Makati-Phillippines*, 20: 57–61.
- Bolding B, Bonar S, Divens M. 2004. Use of artificial structure to enhance angler benefits in lakes, ponds, and reservoirs: a literature review. *Reviews in Fisheries Science* 12: 75–96.
- Bortone SA. 1998. Resolving the attraction-production dilemma in artificial reef research: some years and nays. *Fisheries* 23 (3): 6–11.
- Braga FMS. 2002. O estudo de recifes artificiais como atratores de peixes no reservatório de Volta Grande, Rio Grande (MG-SP). *Acta Limnologica Brasiliensis* 14: 65–76.
- Brickhill MJ, Lee SY, Connolly RM. 2005. Fishes associated with artificial reefs: attributing changes to attraction or production using novel approaches. *Journal of Fish Biology* 67: 53–71.

- Brunkow RF, Andrade LF, Xavier CF. 1988. Processo de estratificação térmica e oxigênio dissolvido no reservatório de Itaipu., in J. G. Tundisi (ed). Limnologia e manejo de represas. Academia de Ciências do Estado de São Paulo/Universidade de São Paulo, São Paulo, Brazil: 269–298.
- Burnham KP, Anderson DR. 1998. Model selection and inference. Springer-Verlag. New York.
- Diggle PJ, Heagerty P, Liang KY, Zeger SL. 2002. The analysis of Longitudinal Data, 2 ed. Oxford: Oxford University Press.
- Duponchelle F, Legendre M. 2002. Rapid phenotypic changes of reproductive traits in response to experimental modifications of spatial structure in Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*. Aquatic Living Resources 14: 145–152.
- Freitas CEC, Petrere M, Abuabara MAP. 2002. Artificial reefs and their effects on fish assemblages in a Brazilian reservoir and tailrace. Ecohydrology & Hydrobiology 2: 305–313.
- Freitas CEC, Petrere Jr M, Barrella W. 2005. Natural and artificially-induced habitat complexity and freshwater fish species composition. Fisheries Management and Ecology 12: 63–67.
- Freitas CEC, Petrere Jr M. 2001. Influence of artificial reefs on fish assemblage of the Barra Bonita Reservoir (São Paulo, Brazil). Lakes and Reservoirs: Research and Management 6: 273–278.
- Golani D, Diamant A. 1999. Fish colonization of an artificial reef in the Gulf of Elat, northern Red Sea. Environmental Biology of Fishes 54: 275–282.
- Graça WJ. 2004. Caracterização morfológica dos peixes da planície de inundação do alto rio Paraná-MS. Master thesis. Universidade Estadual de Maringá, Maringá, PR, Brazil. 259 p.

- Grossman GD, Jones GP, Seaman WJJ. 1997. Do artificial reefs increase regional production? *Fisheries* 22: 17–23.
- Hayse JW, Wissing TE. 1996. Effects of stem density of artificial vegetation on abundance and growth of age-0 bluegills and predation by largemouth bass. *Transactions of the American Fisheries Society* 125: 422–433.
- Johnson DL, Stein RA. 1979. Response of fish to habitat structure in standing water. American Fisheries Society, North Central Division, Bethesda, Maryland.
- Lepš J, Šmilauer P. 2003. *Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lindberg WJ, Frazer TK, Portier KP, Vose F, Loftin J, Murie D, Mason DM, Nagy B, Hart M. 2006. Density-dependent habitat selection and performance by a large mobile reef fish. *Ecological Applications* 16:731–746.
- Lindberg WJ. 1997. Can science resolve the attraction–production issue? *Fisheries* 22: 10–13.
- Lynch WE, Johnson DL. 1989. Influences of interstice size, shade, and predators on the use of artificial structures by bluegills. *North American Journal of Fisheries Management* 9: 219–225.
- McCune B. 1997. Influence of noisy environmental data on canonical correspondence analysis. *Ecology* 78: 2617–2623.
- Moring JR, Eiler PD, Negus MT, Gibbs KE. 1986. Ecological importance of submerged pulpwood logs in a Maine reservoir. *Transactions of the American Fisheries Society* 115: 335–342.
- Nash KT, Hendry K, Cragg-Hine D. 1999. The use of brushwood bundles as fish spawning media. *Fisheries Management and Ecology* 6: 349–355.

- Okada EK, Agostinho AA, Gomes LC. 2005. Spatial and temporal gradients in artisanal fisheries of a large Neotropical reservoir, the Itaipu Reservoir, Brazil. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62: 714–724.
- Pagioro TA. 1999. Variações espaço-temporais das características físicas e químicas da água, material em sedimentação e produtividade primária fitoplanctônica no Reservatório de Itaipu-PR-Brasil. PhD thesis. Universidade Estadual de Maringá, Maringá, PR, Brazil. 80 p.
- Pardue GB. 1973. Production response of the bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus* Rafinesque, to added attachment surface for fish-food organisms. *Transactions of the American Fisheries Society* 3: 622–626.
- Pelicice FM, Agostinho AA. 2008. Fish-passage facilities as ecological traps in large neotropical rivers. *Conservation Biology* 22: 180–188.
- Rold RE, McComish TS, van Meter DE. 1996. A comparison of cedar trees and fabricated polypropylene modules of fish attractors in a strip mine impoundment. *North American Journal of Fisheries Management* 16: 223–227.
- Sandström A, Karas P. 2002. Tests of artificial substrata as nursery habitat for young fish. *Journal of Applied Ichthyology* 18: 102–105.
- Santos LN, Araújo FG, Brotto DS. 2008. Artificial structures as tools for fish habitat rehabilitation in a neotropical reservoir. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 18: 896–908. DOI: 10.1002/aqc.931.
- Saunders DL, Meeuwig JJ, Vincent ACJ. 2002. Freshwater protected areas: strategies for conservation. *Conservation Biology* 16: 30–41.
- Suzuki HI, Pelicice FM, Luiz EA, Latini JD, Agostinho AA. 2004. Reproductive strategies of the fish community of the Upper Paraná river floodplain. In: Agostinho AA, Rodrigues L,

- Gomes LC, Thomaz SM, Miranda LE (eds). Structure and functioning of the Paraná River and its floodplain. Maringá - PR: EDUEM. 125–130.
- ter Braak CJF, Šmilauer P. 2002. CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5). Microcomputer Power, Ithaca, New York.
- Thornton KW, Kimmel BL, Payne FE. 1990. Reservoir Limnology: Ecological Perspectives. Wiley-Interscience: New York, USA.
- Walters DA, Lynch WE, Johnson DL. 1991. How depth and interstice size of artificial structures influence fish attraction. North American Journal of Fisheries Management 11: 319–329.
- Wilbur RL. 1978. Two types of fish attractors compared in Lake Tohopekaliga, Florida. Transactions of the American Fisheries Society 107: 689–695.
- Wills TC, Bremigan MT, Hayes DB. 2004. Variable effects of habitat enhancement structures across species and habitats in Michigan reservoirs. Transactions of the American Fisheries Society 133: 399–411.
- Winemiller KO. 1989. Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. Oecologia 81:225–241.
- Winfield IJ. 1986. The influence of simulated aquatic macrophytes on the zooplankton consumption rate of juvenile roach (*Rutilus rutilus*), rudd (*Scardinius erythrophthalmus*) and perch (*Perca fluviatilis*). Journal of Fish Biology 29 (Suppl. A): 37–48.

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Média e amplitude (entre parêntesis) das variáveis ambientais monitoradas bimensalmente, de novembro de 2005 a novembro de 2006, nas estações experimentais no Reservatório de Itaipu.

<b>Variável ambiental</b>	<b>Média global</b>	<b>Novembro 2005</b>	<b>Janeiro</b>	<b>Março</b>	<b>Maió</b>	<b>Junho</b>	<b>Setembro</b>	<b>Novembro 2006</b>
Profundidade (m)	3,17 (1,7 – 5,4)	3,53 (2,6 – 5,0)	3,83 (3,0 – 5,4)	3,41 (2,7 – 5,1)	3,21 (2,3 – 4,8)	2,76 (1,7 – 4,2)	2,67 (1,7 – 4,1)	2,69 (1,8 – 4,0)
Transparência (m)	2,16 (0,6 – 3,4)	0,81 (0,6 – 0,9)	2,77 (2,5 – 3,1)	2,84 (2,4 – 3,4)	2,22 (2,1 – 2,3)	1,90 (1,4 – 2,6)	2,20 (1,4 – 3,3)	2,55 (1,8 – 3,4)
Temperatura (°C)	25,67 (21,3 – 29,8)	28,23 (28,0 – 28,7)	28,95 (28,5 – 29,8)	29,53 (29,4 – 29,6)	22,38 (22,2 – 22,6)	21,57 (21,3 – 21,7)	22,27 (21,9 – 22,9)	26,77 (26,5 – 27,1)
Oxigênio (mg L <sup>-1</sup> )	7,85 (6,2 – 11,6)	8,84 (8,3 – 11,6)	6,53 (6,2 – 7,4)	6,99 (6,7 – 7,2)	8,32 (7,9 – 8,8)	8,39 (8,2 – 8,6)	8,47 (8,2 – 9,2)	7,19 (6,8 – 7,6)
Oxygênio (%)	95,89 (79,6 – 149,0)	113,44 (106,3 – 149,0)	84,71 (79,6 – 95,2)	92,52 (88,9 – 95,6)	95,78 (90,8 – 101,4)	95,14 (93,0 – 97,8)	97,43 (93,6 – 106,3)	89,81 (84,2 – 94,9)
pH	7,35 (6,4 – 8,3)	7,75 (7,5 – 8,0)	6,60 (6,4 – 6,7)	6,92 (6,7 – 7,0)	7,24 (7,2 – 7,5)	7,16 (7,1 – 7,4)	7,91 (7,7 – 8,3)	7,75 (7,7 – 7,8)
Condutividade (µs cm <sup>-1</sup> )	54,42 (48,7 – 57,8)	56,80 (56,3 – 57,4)	54,93 (54,3 – 55,8)	56,71 (56,0 – 57,8)	56,30 (55,9 – 56,5)	55,83 (55,6 – 56,1)	51,22 (50,5 – 51,6)	48,88 (48,7 – 49,1)

Tabela 2. Espécies de peixes registradas por meio de mergulhos autônomos realizados nos recifes experimentais no Reservatório de Itaipu, de novembro de 2005 a dezembro de 2006. A abundância total e as faixas de tamanho também são apresentadas para cada espécie.

Espécie	Abundância total	Comprimento total (mm)
CHARACIDAE		
<i>Roeboides paranensis</i> Pignalberi, 1975	3	100
STERNOPYGIDAE		
<i>Eigenmannia virescens</i> (Valenciennes, 1842)	2	180
<i>Sternopygus macrurus</i> (Bloch & Schneider, 1801)	1	150
HEPTAPTERIDAE		
<i>Pimelodella gracilis</i> (Valenciennes, 1836)	13	120 – 180
DORADIDAE		
<i>Pterodoras granulosus</i> (Valenciennes, 1821)	1	200
LORICARIIDAE		
<i>Hypostomus ancistroides</i> (Ihering, 1911)	1	180
<i>Hypostomus strigaticeps</i> (Regan, 1908)	31	50 – 250
<i>Loricariichthys rostratus</i> Reis & Pereira, 2000	1	120
<i>Megalancistrus parananus</i> (Peters, 1881)	12	170 – 350
<i>Rhinelepis aspera</i> Spix & Agassiz, 1829	3	180 – 200
CICHLIDAE		
<i>Cichla</i> sp.	1	120
<i>Crenicichla niederleinii</i> (Holmberg, 1891)	182	45 – 300
<i>Satanoperca pappaterra</i> (Heckel, 1840)	10	30 – 150
TOTAL	261	

Tabela 3. Tipo de desova, diâmetro do ovócito, fecundidade total, tamanho (CP) de primeira maturação sexual, relação gonadossomática (RGS) e cuidado parental (codificado como em Winemiller 1989) para cada espécie de peixe registrada nos recifes experimentais.

Espécie	Tipo de desova	Diâmetro do ovócito (mm)	Fecundidade total	tamanho de 1 <sup>a</sup> maturação (mm)	RGS	Cuidado parental
<i>R. paranensis</i>	multipla	0,92	280	43	16,45	0
<i>E. virescens</i>	multipla	1,95	1.332	125	10,81	2
<i>S. macrurus</i>	multipla	2,30	1.639	280	9,42	2
<i>P. gracilis</i>	multipla	0,64	10.955	78	9,88	1
<i>P. granulatus</i>	multipla	1,06	296.000	337	7,81	0
<i>H. ancistroides</i>	total	5,00	2.802	67	23,58	4
<i>H. strigaticeps</i>	total	5,00	2.802	67	23,58	4
<i>L. rostratus</i>	multipla	2,81	619	132	14,75	4
<i>M. parananus</i>	total	4,79	13.022	175	14,06	4
<i>R. aspera</i>	total	1,34	181.200	200	16,46	0
<i>Cichla</i> sp.	multipla	2,69	33.786	200	6,00	6
<i>C. niederleinii</i>	multipla	2,34	1.786	73	7,52	6
<i>S. pappaterra</i>	multipla	2,03	1.646	86	3,70	6

## LEGENDAS DAS FIGURAS

Figura 1. Localização geográfica do Reservatório de Itaipu (Brasil), onde os recifes experimentais foram instalados. O arranjo tetraédrico final das réplicas recifais e os locais onde os controles experimentais (©) e os tratamentos de cerâmica (▲), concreto (△) e PVC (△) foram monitorados também são apresentados.

Figura 2. Valores médios da riqueza (barras brancas), abundância (cinzas) e biomassa (negras) registradas nos recifes experimentais. Linhas verticais representam o erro padrão.

Figura 3. Respostas da riqueza, abundância e biomassa de peixes com o tempo nos recifes de cerâmica e de concreto. As linhas são os modelos aditivos generalizados (MAG) selecionados pelo critério de informação Akaike (CIA).

Figura 4. Relação entre o tamanho dos peixes e o tempo nos tratamentos de cerâmica, concreto e PVC. As linhas são os modelos aditivos generalizados (MAG) selecionados pelo critério de informação Akaike (CIA).

Figura 5. Análise de correspondência canônica (ACC) da composição da ictiofauna (numero/m<sup>3</sup>) com o tratamento recifal (▲ = cerâmica, △ = concreto, e △ = PVC) e o tempo.

Figura 6. Relação entre o tipo de desova (0 = parcelada, 1 = total), diâmetro do ovócito, fecundidade total ((log<sub>10</sub> (numero de ovócitos vitelogênicos)), tamanho de primeira maturação sexual (log<sub>10</sub>(CT)), relação gonadossomática (RGS) e cuidado parental com o tempo (meses). Os pontos representam os atributos reprodutivos para cada espécie registrada nos tratamentos recifais em um dado mês. As linhas são os modelos aditivos generalizados (MAG) selecionados pelo critério de informação Akaike (CIA).

Fig. 1

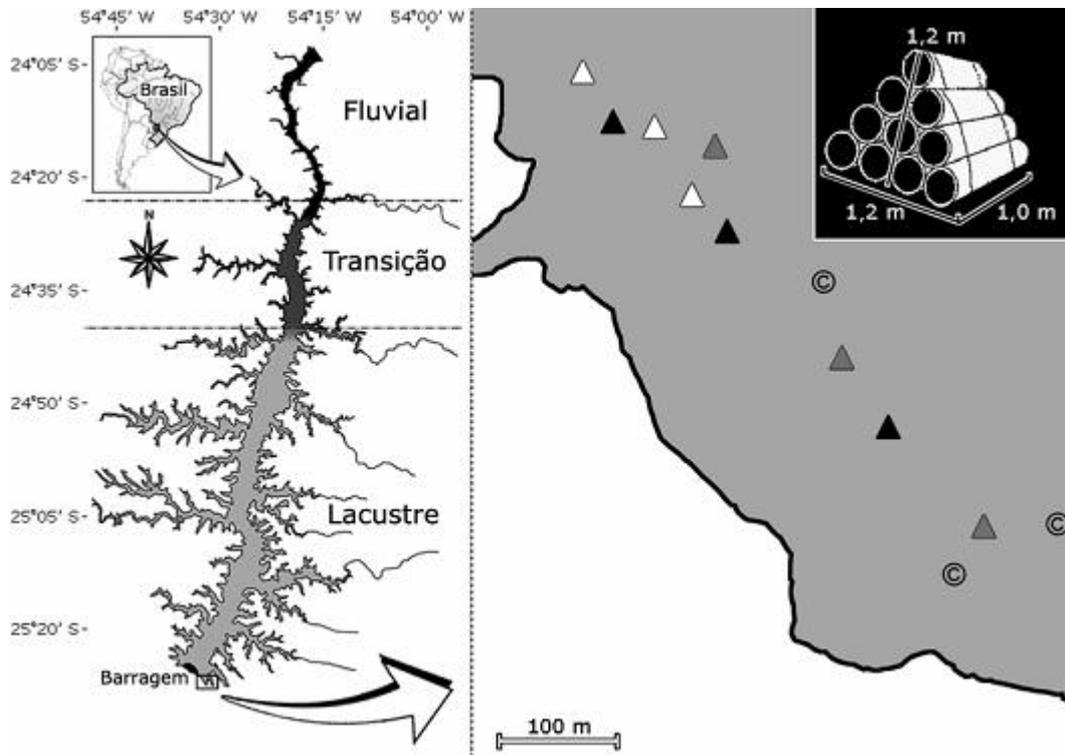


Fig 2.

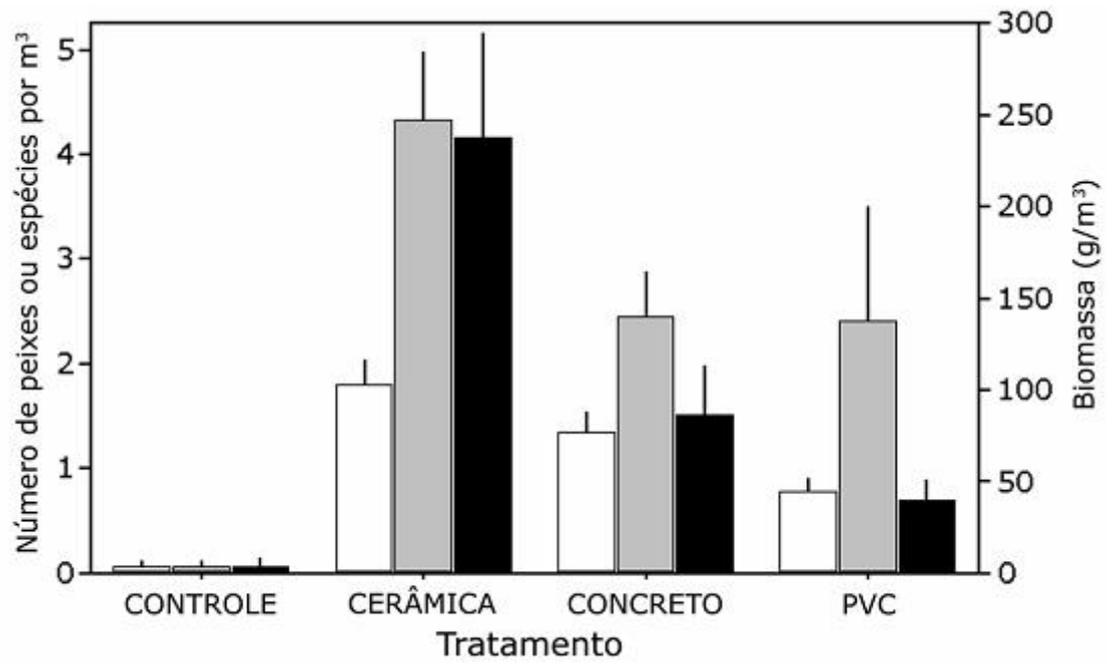


Fig 3.

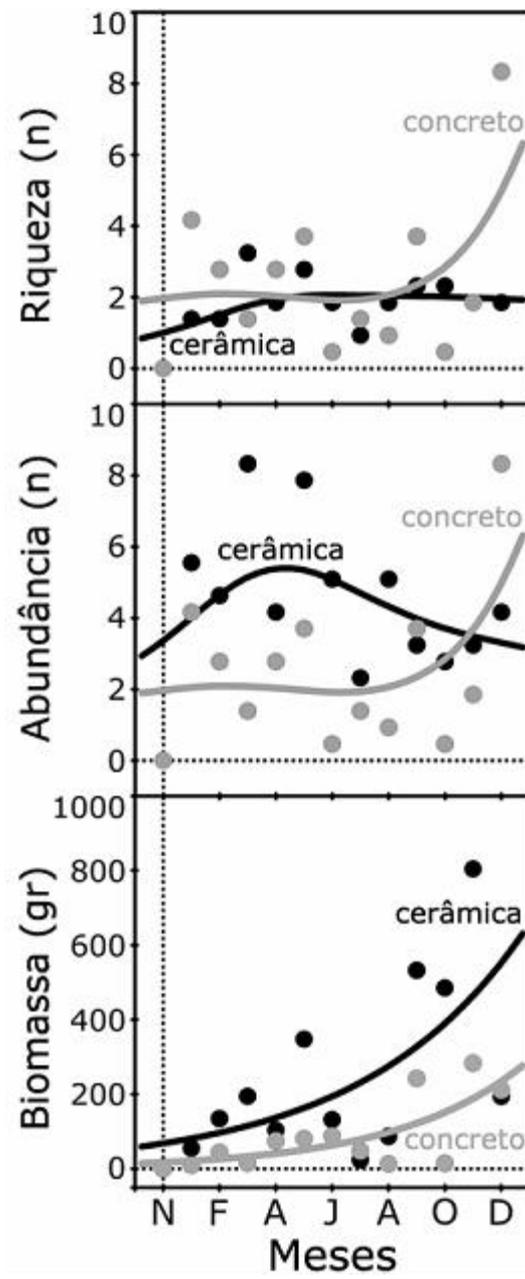


Fig 4.

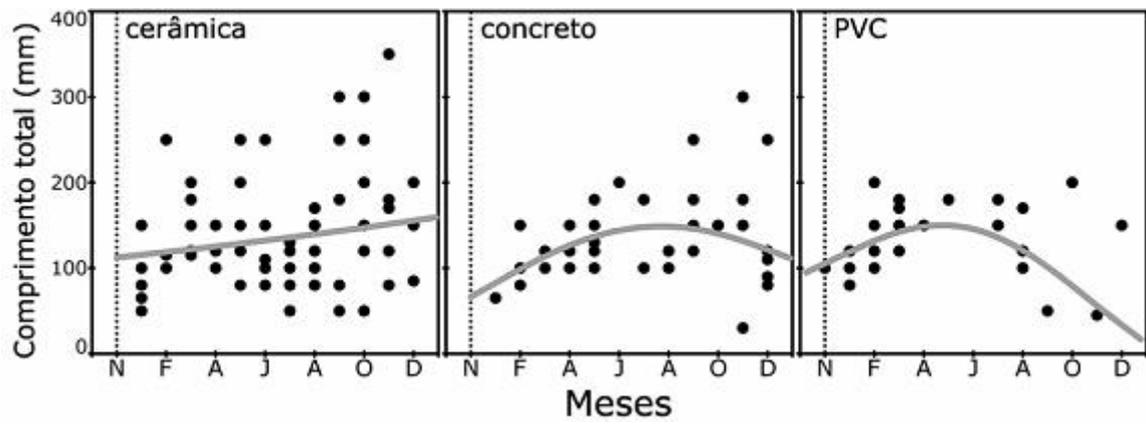


Fig. 5

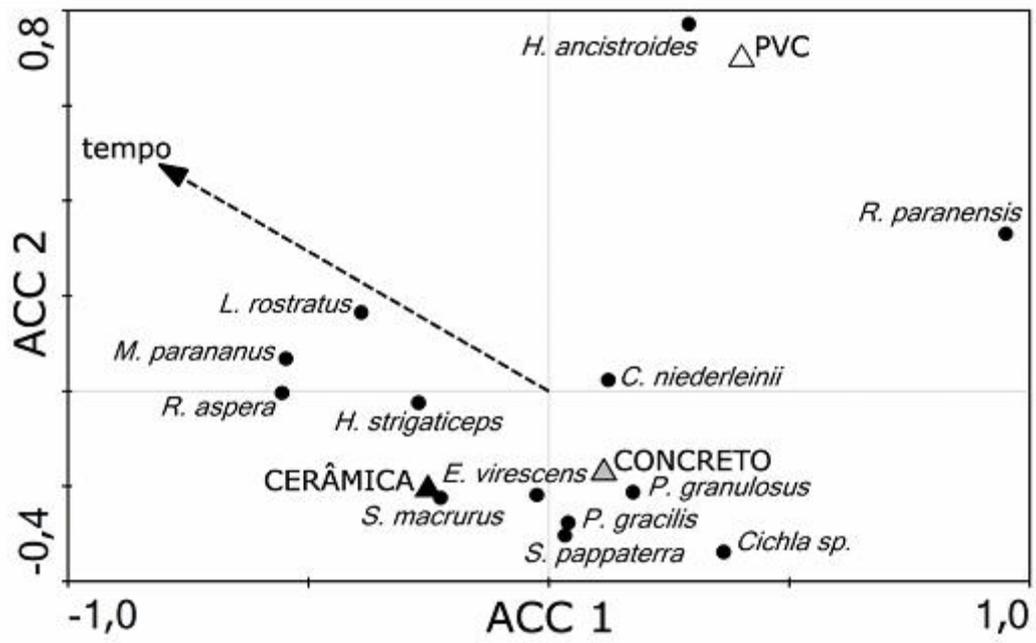
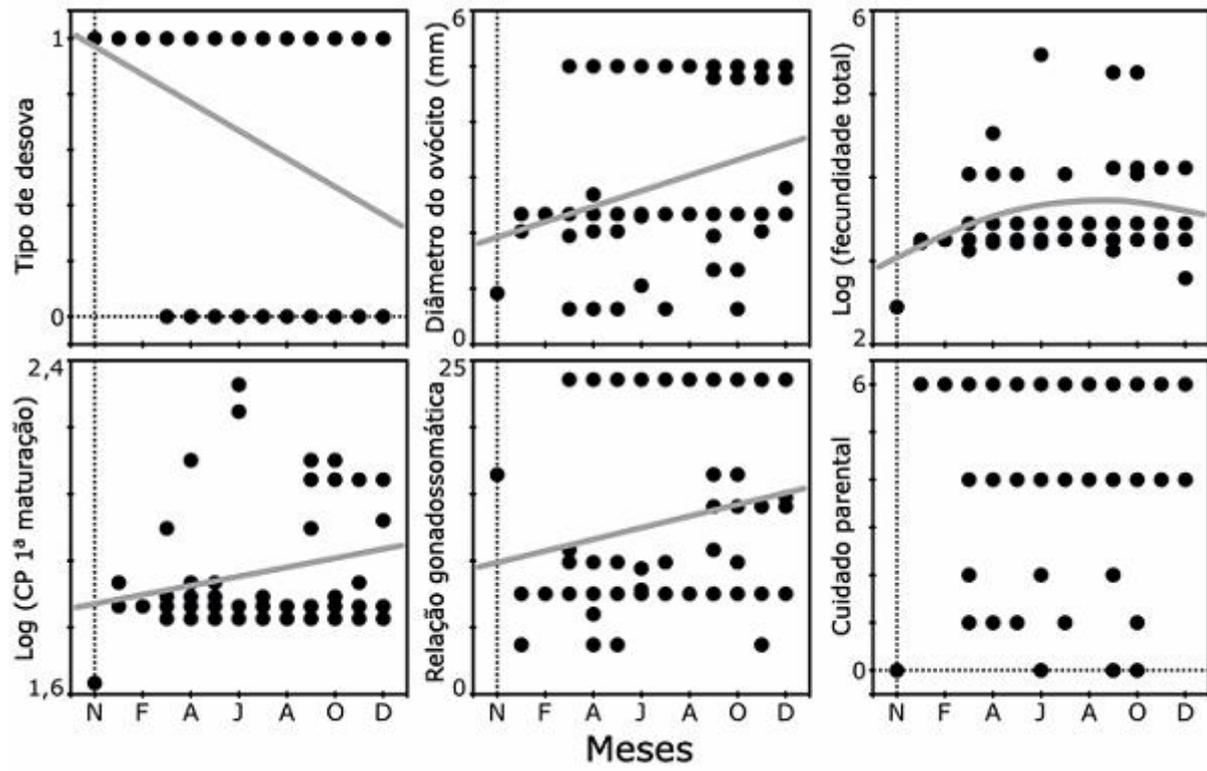


Fig. 6



## **Capítulo III**

**Uso de habitats naturais e artificiais na detecção de efeitos interativos entre  
reservas de pesca × espécies invasoras sobre a ictiofauna nativa**

## Uso de habitats naturais e artificiais na detecção de efeitos interativos entre reservas de pesca × espécies invasoras sobre a ictiofauna nativa neotropical

### RESUMO

Apesar do crescente uso, como ferramenta para conservação de estoques pesqueiros, a criação de reservas de pesca ainda é uma prática pouco freqüente em represamentos neotropicais. As áreas situadas próximas às barragens, embora não tenham sido criadas intencionalmente para essa finalidade, podem atuar como zonas de refúgio à ictiofauna, uma vez que, por medidas de segurança, nenhuma atividade pesqueira é permitida nesses locais. O presente trabalho visou investigar o efeito de uma área de pesca proibida sobre a ictiofauna do Reservatório de Lajes, um represamento neotropical dominado por espécies introduzidas que sustentam a maioria das pescarias locais. Visando minimizar os efeitos da carência de replicação espacial e da variabilidade de habitats submersos, que, embora típicos dessas áreas, poderiam confundir as análises, foram utilizadas apenas os dados das populações de Cichlidae associadas a bancos rochosos com dimensões e complexidade similares, juntamente com os resíduos das variáveis bióticas de interesse, livres do efeito da autocorrelação espacial. A área interdita à pesca afetou positivamente e de maneira similar o tamanho médio das quatro espécies de Cichlidae registradas no reservatório. No entanto, a abundância de Cichlidae nativos foi sensivelmente menor (ex. *C. lacustris*) ou pouco variou (ex. *G. brasiliensis*) nessa área, do que em outra submetida à pressão de pesca. Tal padrão foi atribuído aos efeitos adversos das espécies de Cichlidae introduzidas, em especial *C. kelberi*, cujas populações sofreram um aumento significativo na área isenta de pescarias. A partir de tais resultados, pode-se inferir sobre a importância da adoção conjunta de medidas de controle da ictiofauna invasora (ex. pesca seletiva) para que as reservas de pesca alcancem suas premissas originais de conservação da ictiofauna nativa.

Palavras-chave: reservatório, Cichlidae, interações ecológicas, manejo pesqueiro, Brasil.

**Use of natural and artificial habitats to detect fishing reserves × invasive species  
interactive effects on neotropical native fishes**

**ABSTRACT**

Despite its increased use as tool for conservation of native fish, the creation of fishing reserves still is uncommon in neotropical impoundments. Although not intentionally created for conservation purposes, areas located near dams could function as fish sanctuaries, since no fishing activity is allowed in these sites for security reasons. The present study investigated the effect of a fishing restricted area in Lajes Reservoir, a neotropical impoundment dominated by invasive species, which hold mostly of local fisheries. Aiming to control the typical bias inherent to these areas, such as the lack of spatial replication and the variance on the architecture of submerged habitats, which may confound fish analyses, only those populations of Cichlidae associated with rocky banks of similar size and complexity together with the residuals of dependent variables, already corrected for spatial autocorrelation, were assessed. The fishing prohibited area affected positively and similarly the average size of the four Cichlidae species recorded in the reservoir, however, the abundance of native Cichlidae was significantly lower (e.g. *C. lacustris*) or changed little (e.g. *G. brasiliensis*) in this area, in contrast to another one allowed to fishing. This trend was related to the adverse effects of introduced Cichlidae, namely *C. kelberi*, which populations experienced a significant increase in the fishing restricted area. These results suggest that measures of demographic control on invasive fish must be carried out prior to the no-take reserves will reach their initial premises on the native fish conservation.

**Key words:** reservoir, Cichlidae, ecological interactions, fishery management, Brazil.

## INTRODUÇÃO

A regulação de vazões, a degradação de habitats e o estabelecimento de espécies não-nativas representam, nos dias atuais, as principais ameaças à biodiversidade e ao funcionamento dos ecossistemas aquáticos continentais (Clavero & García-Berthou 2005; Dudgeon et al. 2006). Os represamentos assumem crucial relevância nesse cenário, uma vez que constituem um dos poucos empreendimentos antropogênicos que desencadeiam, direta ou indiretamente, todos estes três tipos de ameaças (Saunders et al. 2002). Entre os diferentes grupos de organismos aquáticos afetados pelo barramento dos rios, a ictiofauna merece especial destaque, não somente pela magnitude dos impactos, mas, também pela variedade de espécies afetadas, muitas das quais apresentam elevada importância ecológica e econômica (Agostinho et al. 2004).

Além das dramáticas alterações físicas, químicas e biológicas promovidas aos ecossistemas aquáticos, os represamentos também têm sido apontados como agentes facilitadores da dispersão e estabelecimento de espécies de peixes invasoras (Lytle & Poff 2004; Agostinho et al. 2005; Lasne et al. 2007). Diversas espécies de peixes não-nativas se estabeleceram em ecossistemas represados, em decorrência de programas de estocagem que, com a finalidade de mitigar os impactos dos represamentos aos estoques pesqueiros nativos do ecossistema original, predominaram em âmbito global e em um passado bem recente (Agostinho & Julio Jr. 1996; Kolar & Lodge 2001; Bache et al. 2004). Na América do Sul, muitas espécies sedentárias, de médio a grande porte, foram intencionalmente introduzidas nos reservatórios hidroelétricos com o objetivo de substituir as espécies reofílicas nativas afetadas pelo represamento (Agostinho et al. 2006). Entre as numerosas espécies de peixes introduzidas, que encontraram nos reservatórios neotropicais condições altamente propícias à sua dispersão e estabelecimento, destacam-se os tucunarés *Cichla* spp., originários da Bacia Amazônica, e as tilápias *Tilapia rendalli* e *Oreochromis niloticus*, oriundas da África, que devido ao seu

excepcional êxito como invasores, são atualmente registradas na maioria dos ecossistemas represados brasileiros, muitas vezes como espécies dominantes destes ecossistemas (Agostinho & Júlio Jr 1996; Agostinho et al. 2007a).

Os reservatórios, por outro lado, também são de grande importância econômica e recreativa, já que embora construídos primeiramente com propósitos hidrelétricos, são cada vez mais utilizados no abastecimento de água, no fornecimento de alimento, e como meio de suporte de esportes aquáticos e atividades relacionadas (Agostinho & Gomes 1997). Por conseguinte, nas bacias hidrográficas reguladas da América do Sul, e em particular no Brasil, onde existem mais de 700 reservatórios de grandes dimensões (Agostinho et al. 2007a), diversas medidas de manejo vem sendo colocadas em prática com o intuito de minimizar os impactos ecológicos oriundos do barramento dos rios. Essas medidas de manejo pesqueiro têm-se baseado, sobretudo, na construção de passagens para peixes, em medidas de restrição à pesca, e em programas de estocagem de peixes para a mitigação dos impactos adversos dos represamentos à diversidade ictiofaunística, especialmente sobre as espécies migradoras de longa distância (Agostinho et al. 2007b; Pelicice & Agostinho 2008). Tais ações também têm visado o incremento do potencial pesqueiro, uma vez que a pesca representa uma importante atividade econômica e uma importante fonte de proteína para muitas comunidades locais tradicionais (Agostinho et al. 2007a).

Apesar de amplamente aplicada e de eficácia reconhecida na recuperação de estoques pesqueiros sobre-explotados em ecossistemas marinhos, a criação de reservas de pesca ainda é uma medida de manejo pouco freqüente em ecossistemas aquáticos continentais (Saunders et al. 2002). No Brasil, poucos reservatórios brasileiros possuem áreas destinadas especificamente para essa finalidade (Agostinho et al. 2007a; b), embora algumas áreas situadas próximas às barragens, onde a pesca é coibida primariamente por razões de segurança, possam vir a desempenhar funções similares. Entretanto, o efeito das áreas

localizadas próximas às barragens e protegidas contra a pesca sobre a ictiofauna ainda é virtualmente desconhecido, em parte por que a maioria dessas áreas carece de replicação espacial e está estruturada por habitats submersos de arquitetura peculiar (ex. enrocamentos artificiais), dificultando sua comparação com outras áreas de referência, sob o efeito da pesca. Tal conhecimento é de elevada importância prática a programas de manejo pesqueiro, uma vez que essas áreas de pesca proibida são consideradas, em geral, como zonas efetivas de refúgio para a ictiofauna nativa, apesar de que, nestas zonas, as espécies invasoras também não sofrem qualquer pressão de pesca e a magnitude de seus impactos sobre espécies nativas depende de efeitos interativos com o tipo de habitat disponíveis (Kolar & Lodge 2001; Didham et al. 2007).

No presente estudo, foram investigados os efeitos de uma área protegida contra a pesca, situada próxima à barragem de um reservatório neotropical, estruturalmente homogêneo, sobre a ictiofauna, utilizando abordagens de campo e analíticas que minimizaram os efeitos da carência de replicação espacial e de diferentes arquiteturas de habitats submersos. Os objetivos do presente trabalho foram: (i) comparar a abundância, riqueza e tamanho dos Cichlidae associados a bancos rochosos no Reservatório de Lajes, entre áreas protegidas e liberadas à pesca; (ii) estimar os efeitos interativos da proibição da pesca  $\times$  ictiofauna invasora sobre as espécies de Cichlidae nativos. Foi hipotetizado que a ictiofauna nativa tenha sido beneficiada pela coibição da pesca, mas que os efeitos positivos potencialmente aportados às populações de espécies invasoras tenham mascarado esses benefícios às espécies nativas.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### ***Área de estudo***

O Reservatório de Lajes (22°42′–22°50′ S; 43°53′–44°05′ W) possui 30 km<sup>2</sup> de área inundada e está situado no Estado do Rio de Janeiro (Fig. 1), a c.a. 415 m acima do nível do

mar, nas vertentes da Serra do Mar, região Sudeste do Brasil. O reservatório foi formado entre 1905 e 1908 principalmente para propósitos hidroelétricos, pelo represamento de riachos e o desvio de rios de pequeno porte da Bacia Hidrográfica do Leste (Araújo & Santos 2001). Devido às baixas concentrações de nitrogênio ( $<10 \text{ mgL}^{-1}$ ), fósforo ( $<120 \text{ mgL}^{-1}$ ) e clorofila a ( $<2.5 \text{ mgL}^{-1}$ ), o Reservatório de Lajes também é intensivamente utilizado para o abastecimento de água e na recreação por pescadores esportivos (Santos et al. 2004). Após 1950, muitas espécies de peixes foram introduzidas nesse reservatório (Araújo & Santos 2001). O tucunaré-amarelo *Cichla kelberi* (equivocadamente identificado como *Cichla monoculus* antes da recente revisão taxonômica por Kullander & Ferreira (2006)), e a tilápia *Tilapia rendalli* são as espécies invasoras mais importantes, devido ao seus impactos ecológicos e sócioeconômicos. Santos et al. (2001) sugeriram que os hábitos predatórios de *C. kelberi* ao longo de 50 anos após sua introdução, resultaram em efeitos adversos à ictiofauna nativa. No entanto, desde 1970, *C. kelberi* é a principal espécie capturada pelos ~2.000 afiliados do clube de pesca local, e uma medida legal proibindo o abate de indivíduos menores de 300 mm de comprimento total (CT) e de mais de cinco indivíduos por dia, e a captura de qualquer indivíduo durante sua estação reprodutiva (outubro–fevereiro) ainda existe no reservatório para o incremento das pescarias locais (Santos et al. 2008). *Tilapia rendalli*, devido à sua elevada prolificidade e abundância, também figura como uma das espécies mais pescadas no reservatório, sobretudo durante o período de defeso de *C. kelberi* (LN Santos; dados não publicados).

O Reservatório de Lajes apresenta níveis reduzidos de complexidade estrutural de habitats, resultantes da remoção da cobertura vegetal antes do enchimento do reservatório e da ampla oscilação sazonal do nível da água, que impede o crescimento de macrófitas aquáticas e a manutenção de outras estruturas naturais submersas (Araújo & Santos 2001). Exceto por troncos e rochas esparsos, e de faixas de vegetação terrestre esporadicamente alagadas durante

os níveis mais elevados da água, áreas fisicamente homogêneas e não-estruturadas, de substrato composto essencialmente por silte e, em menor proporção, por argila, constituem o habitat submerso predominante no reservatório (Santos et al. 2008).

### ***Desenho experimental e amostragens de peixes***

Duas áreas, ambas localizadas próximas à barragem e situadas na zona lacustre do reservatório, foram selecionadas (Fig. 1). Por medidas de segurança, a pesca era terminantemente proibida na área localizada nas imediações da barragem, sendo constantemente inspecionada pelos funcionários da companhia hidroelétrica, enquanto na outra área a pesca era permitida, sendo praticada, sobretudo, pelos afiliados do clube de pesca local. Em cada área, três bancos rochosos, constituídos predominantemente (>95%) por rochas de tamanho variado (ex. entre 0,5–1,5 m de diâmetro) e distanciados um mínimo de 50 metros entre si, foram demarcados para o monitoramento da ictiofauna associada (Fig. 1). Troncos e arbustos esparsos representaram uma pequena fração desses habitats (<5%), sendo que, na área de pesca proibida, os bancos rochosos foram representados por enrocamentos artificiais construídos para aportar maior estabilidade física à barragem, enquanto que na área de pesca permitida, estes foram representados por afloramentos naturais de rochas basálticas. As características ambientais e estruturais desses dois locais, que foram medidas imediatamente após o monitoramento da ictiofauna, estão apresentadas na Tabela 1.

A ictiofauna associada aos bancos rochosos foi monitorada por meio de censos visuais trimestrais, iniciados em novembro de 2005 (primavera) e finalizados em novembro do ano seguinte (primavera), contemplando uma amostragem para cada estação do ano compreendida no período ( $N = 5$ ). Exceto pela primeira amostragem, quando apenas duas unidades (repetições) de bancos rochosos foram monitoradas na área de pesca proibida, todas as três repetições, de ambas as áreas demarcadas, foram inspecionadas em cada ocasião de amostragem. Os censos visuais foram realizados por um mergulhador equipado com máscara,

snorkel e nadadeiras, que percorria toda a extensão de cada banco rochoso, realizando dois transectos em paralelo – o primeiro à isóbata de 2,5–3,0 m e o segundo à de 4,5–5,0 m, conforme metodologia modificada de Wills et al. (2004). Os transectos cobriram toda a extensão dos bancos rochosos, sendo esta estimada por meio de sistema de posicionamento global (GPS), de acordo com o deslocamento de uma embarcação de apoio, em paralelo à margem. A profundidade dos transectos foi controlada a partir de cabos com comprimento conhecido, atados a um lastro de 1,0 kg e a um flutuador em cada uma de suas extremidades. Os bancos rochosos foram inspecionados entre 09:30 e 16:30 a fim de otimizar a visibilidade e a identificação dos peixes, e a ordem em que os locais e as repetições foram amostrados em cada trimestre foi determinada ao acaso. Todos os peixes observados nos transectos foram identificados, contados, e registrados em uma prancheta de escrita subaquática. O comprimento total (CT) de cada indivíduo foi estimado visualmente, comparando o tamanho do peixe com objetos adjacentes de distância conhecida. Todos os peixes foram identificados ao nível de espécies, e as contagens dos dois transectos foram somadas e registradas para cada repetição dentro de cada área, e para cada estação e espécie, para análises posteriores.

Pescarias com vara e iscas artificiais também foram executadas, em cada unidade de banco rochoso e no dia anterior à realização dos censos visuais, com finalidade de quantificar os indivíduos de *C. kelberi* de maior porte (> 300 mm CT) e piscívoros, que usualmente não são registrados por censos visuais ou capturados com redes de espera (Santos et al. 2001; Santos et al. 2008). As pescarias foram realizadas com auxílio de embarcação e com esforço de pesca padronizados (15–20 minutos por unidade de banco rochoso), sendo executadas entre 16:00 e 18:30, horário em que *C. kelberi* apresenta atividade alimentar mais intensa (Santos et al. 2001). Todos os peixes capturados com esse método foram sacrificados e os indivíduos testemunho estão depositados na Coleção Ictiológica do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aqüicultura da Universidade Estadual de Maringá.

### ***Tratamento e análise de dados***

Antes da análise efetiva de dados, um protocolo de medidas foi adotado visando a prevenção de ruídos amostrais e o aumento da robustez dos resultados. Anteriormente, todos os habitats rochosos foram rigorosamente selecionados, de maneira que apenas a prática ou não de atividades pesqueiras fosse o principal diferencial entre as áreas de amostragem e que, portanto, as demais características ambientais e estruturais desses habitats permanecessem altamente similares e comparáveis entre si (Tabela 1). Com o mesmo propósito, apenas os Cichlidae foram utilizados nas comparações espaciais e temporais (ex. estações do ano) da ictiofauna, dado que poderiam existir outras diferenças entre essas duas áreas, não diretamente associadas aos habitats rochosos e, portanto, não facilmente detectáveis.

Caracterizado pelo comportamento territorial exacerbado e pelos hábitos tipicamente não-migratórios (Lowe-McConnell 1987), os Cichlidae apresentam uma elevada associação com estruturas submersas (Santos et al. 2008), que no Reservatório de Lajes se ajustam a padrões de distribuição metapopulacionais (LN Santos; dados não publicados). Dessa maneira, a escolha dos Cichlidae como espécies-alvo, junto com o rigoroso controle na seleção e caracterização dos habitats submersos permitiu, portanto, que cada unidade de banco rochoso funcionasse como uma verdadeira réplica, eliminando a necessidade de um número maior de áreas para análise dos efeitos da atividade pesqueira sobre a ictiofauna.

Além destas, medidas adicionais também foram aplicadas na remoção dos efeitos da pseudo-replicação espacial. Neste sentido, os eventuais efeitos da distância entre os habitats submersos e seu uso pela ictiofauna (autocorrelação espacial; Legendre (1993)) também foram removidos pela aplicação de metodologia proposta por Borcard & Legendre (2002). Assim, uma Análise de Coordenadas Principais (ACoP), foi aplicada sobre a matriz transformada (“*double-centered*”) da distância euclidiana entre os habitats (ex. obtida a partir de suas coordenadas geográficas), seguido da aplicação de regressão linear múltipla (RLM)

entre as variáveis bióticas de interesse e os respectivos escores (autovetores) extraídos para os três primeiros eixos da ACoP. Os resíduos obtidos das RLM, por representarem os valores das variáveis bióticas de interesse, já corrigidos para a autocorrelação espacial, substituíram, portanto, os valores originais na matriz de dados bióticos, sendo utilizados em todas as análises posteriores. Antes da remoção dos efeitos da autocorrelação espacial, todos os dados obtidos dos censos visuais foram previamente ajustados às dimensões lineares de cada repetição de habitat rochoso, enquanto as capturas de *C. kelberi* com iscas artificiais foram convertidas em número de indivíduos capturados por hora.

A riqueza, abundância e o tamanho (mm CT) dos Cichlidae, separados entre espécies nativas e introduzidas, foram comparados espacial e temporalmente por meio de Equações de Estimção Generalizadas (EEGs), que são uma extensão dos Modelos Lineares Generalizados para acomodar desenhos experimentais com medidas repetidas (Diggle et al. 2002). EEGs foram também empregados para comparar a abundância e o tamanho de cada espécie de peixe entre tratamento e o tempo. Todas as EEGs foram executadas com o pacote estatístico SPSS 15, usando-se, para todas as análises, distribuição normal e identidade como função de ligação. Modelos Aditivos Generalizados (MAGs), disponíveis no software CANOCO 4.5 (ter Braak & Šmilauer 2002), foram também empregados para estimar as relações entre a abundância de *C. kelberi* capturados com vara e iscas artificiais e a abundância e o tamanho das demais espécies de Cichlidae, registrados nos censos visuais. Os MAGs são uma extensão de Modelos Lineares Generalizados que não requerem a premissa de uma determinada relação funcional entre as distribuição de espécies e o gradiente ambiental (Lepš & Šmilauer 2003). A complexidade do modelo dos MAGs foi escolhido segundo o procedimento de seleção passo-a-passo usando o Critério de Informação Akaike (CIA), (distribuição normal e identidade como função de ligação, por “*default*”), também disponível no software CANOCO 4.5. O CIA considera não somente o ajuste mas também a complexidade, penalizando modelos

muito complexos (ex. princípio da parcimônia; Burnham & Anderson 1998). Exceto para os MAGs, os demais gráficos foram elaborados com os dados brutos, ou seja, antes da remoção do efeito da autocorrelação espacial, a fim de facilitar sua compreensão.

## **RESULTADOS**

### ***Atributos de comunidade***

A riqueza de espécies nativas e introduzidas e a abundância de espécies introduzidas variaram significativamente entre locais, enquanto todos os três atributos de comunidade testados, tanto de espécies nativas quanto de introduzidas, variaram significativamente com o tempo (Tabela 2a). Não obstante, exceto pela abundância de espécies introduzidas, foi detectada uma interação significativa local  $\times$  tempo para os demais atributos de comunidade testados (Tabela 2a). A riqueza de espécies nativas foi, em geral, ligeiramente superior nos bancos rochosos da área livres de pescarias, sobretudo nas duas últimas estações do ano amostradas (EEGs post-hoc contrastes; Fig. 2). A riqueza de espécies introduzidas, no entanto, foi notadamente superior nos bancos rochosos da área livre de pescarias, durante todo o período amostrado. A abundância de espécies nativas foi ligeiramente superior nos bancos rochosos da área sob efeito da pesca, exibindo, porém, padrões pouco evidentes de variações temporais (EEGs post-hoc contrastes; Fig. 2), enquanto a abundância de espécies introduzidas foi comparativamente mais elevada na época do verão e outono, sem diferenças entre os locais de amostragem. Embora marginalmente não-significativos entre locais (Tabela 2a), o tamanho médio das espécies nativas e introduzidas foi mais elevado no verão, inverno, e durante a primavera de 2006 nos bancos rochosos da área livre de pescarias (EEGs post-hoc contrastes; Fig. 2).

### ***Composição e estrutura da ictiofauna***

No total, 1548 indivíduos, pertencentes a quatro espécies de Cichlidae, foram registrados nos bancos rochosos por meio de censos visuais. *C. kelberi* foi a espécie mais abundante ( $N = 982$ ), seguido por *Crenicichla lacustris* ( $N = 337$ ), uma espécie nativa recém re-estocada no reservatório, e por *T. rendalli* ( $N = 202$ ). *Geophagus brasiliensis*, uma outra espécie nativa de Cichlidae, foi registrada em abundâncias muito baixas ( $N = 27$ ). *Cichla kelberi* foi a única das quatro espécies de Cichlidae cuja abundância não variou espacial e temporalmente ou apresentou interação significativa entre local  $\times$  tempo (Tabela 2b). O tamanho médio de *C. kelberi*, no entanto, foi amplamente dependente de variações temporais, com interações significativas entre local  $\times$  tempo (Tabela 2c). Nesse sentido, e exceto pelo outono e inverno quando os valores foram similares para as duas áreas, o tamanho médio de *C. kelberi* foi comparativamente maior nos bancos rochosos na área protegida de pescarias, superando, em geral, os 150 mm de CT (EEGs post-hoc contrastes; Fig. 3).

A abundância de *C. lacustris* variou significativamente entre locais e com o tempo, sendo também detectada uma forte interação significativa local  $\times$  tempo (Tabela 2b). Exceto na primavera de 2005, quando os valores foram similares para as duas áreas, *C. lacustris* foi mais abundante nos bancos rochosos situados na área de pescarias permitidas do que naqueles localizados na área protegida desta atividade (EEGs post-hoc contrastes; Fig. 3). O tamanho desta espécie variou significativamente com o tempo, sendo influenciado por uma interação significativa local  $\times$  tempo (Tabela 2c), na qual indivíduos com CT superiores a 150 mm foram registrados apenas nos bancos rochosos inseridos na área protegida de pescarias, e somente durante o verão e a primavera do segundo ano (EEGs post-hoc contrastes; Fig. 3).

A abundância de *T. rendalli* variou significativamente com o tempo, porém uma forte interação significativa local  $\times$  tempo foi detectada (Tabela 2b), na qual, exceto pelo verão, a abundância desta espécie foi mais elevada nos bancos rochosos da área protegida de pescarias (EEGs post-hoc contrastes; Fig. 3). O tamanho desta espécie variou espacial e temporalmente,

e uma forte interação significativa local  $\times$  tempo foi detectada (Tabela 2c), na qual o comprimento médio dos indivíduos foi maior durante a primavera de ambos os anos nos bancos rochosos na área protegida de pescarias, e nas demais estações do ano nos bancos rochosos na área em que as pescarias eram permitidas (EEGs post-hoc contrastes; Fig. 3).

A abundância de *G. brasiliensis* também variou entre locais e com o tempo, com uma marcada interação significativa local  $\times$  tempo (Tabela 2b). Da primavera do primeiro ano até o outono, *G. brasiliensis* exibiu tendências espaciais e temporais para a abundância similares àquelas observadas para *T. rendalli*, porém a partir de então os padrões se diferenciaram na área sujeita a pescarias, mantendo uma tendência de diminuição com o tempo, enquanto na área protegida de pescarias, a abundância sofreu um aumento progressivo com o tempo (EEGs post-hoc contrastes; Fig. 3). Variações significativas no tamanho de *G. brasiliensis* foram detectadas apenas com relação às estações do ano, em parte devido ao pequeno número de indivíduos amostrados e pela baixa ocorrência das espécies em ambas as áreas de amostragem durante uma mesma estação do ano (Tabela 2c; Fig. 3). Esta espécie, no entanto, apresentou  $CT \geq 200$  mm, em média, nos bancos rochosos da área protegida de pescarias, independentemente da estação do ano em que a espécie foi registrada, enquanto na área em que a pesca era permitida, o tamanho desta espécie não superou 160 mm de CT (Fig. 3).

### ***Capturas com iscas artificiais***

No total, 67 indivíduos de *C. kelberi*, com CT médio de 304 mm (122 – 450 mm) foram capturados nas pescarias com vara e iscas artificiais. Embora tenha sido dispendido um total de 180 minutos e de 253 minutos nos bancos rochosos situados na área de pesca permitida e proibida, respectivamente, todos os indivíduos de *C. kelberi* capturados procederam da última área de amostragem, fato que demandou mais tempo de manipulação e explica, pelo menos em parte, as diferenças de esforço total observadas. Segundo o EEG, a abundância de *C.*

*kelberi* não variou significativamente entre estações do ano ( $F_{4, 30} = 3,0$ ;  $P = 0,55$ ), devido, provavelmente, a uma ampla variabilidade nas capturas (Fig. 4). A abundância de *C. kelberi*, no entanto, oscilou entre nenhum indivíduo capturado, na primavera do primeiro ano, a mais de 8,0 indivíduos capturados por hora de pescaria, na primavera do ano seguinte, obedecendo a uma tendência de incremento com o tempo (Fig. 4). Por outro lado, curvas-tendências (MAGs) foram obtidas entre as capturas de *C. kelberi* e as abundâncias de *C. lacustris* e de espécies nativas, e o tamanho de *T. rendalli* (Fig. 5). Uma relação não-linear foi observada entre as capturas de *C. kelberi* e as abundâncias de *C. lacustris* (CIA;  $F_{4, 15} = 3,7$ ;  $P = 0,08$ ) e de espécies nativas (CIA;  $F_{1, 15} = 3,5$ ;  $P = 0,09$ ), indicando uma tendência de decréscimo nos valores desses atributos com o aumento moderado na abundância de *C. kelberi*. Constatou-se, porém, uma inversão deste padrão quando a abundância de *C. kelberi* superou um determinado limite (Fig. 5). Não obstante, o CIA selecionou uma tendência linear de incremento do tamanho de *T. rendalli* com abundância de *C. kelberi* ( $F_{4, 15} = 4,4$ ;  $P = 0,06$ ).

## DISCUSSÃO

O presente trabalho é pioneiro em demonstrar, por meio de investigações de campo com habitats naturais e artificiais submersos, que a presença de espécies invasoras pode comprometer a eficiência das reservas de pesca na preservação da ictiofauna nativa. Essa limitação no estabelecimento das reservas é inferida, nesse trabalho, a partir de variações na abundância e tamanho dos Cichlidae em habitats protegidos e vulneráveis à pesca no Reservatório de Lajes. Neste sentido, todas as espécies de Cichlidae, tanto nativas quanto introduzidas, apresentaram, em geral, maiores tamanhos na área protegida contra pescarias, obedecendo a um padrão, devido à remoção seletiva dos indivíduos de maior porte pelos pescadores, documentado por Petrere Jr. et al. (1998) para sistemas na África e Amazônia Central. Embora a riqueza não tenha sido um bom preditor das variações espaciais e

temporais da ictiofauna, provavelmente em função do reduzido número de espécies envolvidas, os Cichlidae nativos foram, em geral, mais abundantes na área sujeita a pescarias, enquanto a abundância dos Cichlidae invasores foi igual ou maior na área protegida contra a pesca. Quando contrastados, esses padrões indicam que os Cichlidae nativos são afetados tanto pela atividade pesqueira quanto pela presença de espécies invasoras, sendo que estas últimas, por meio de prováveis interações negativas com a ictiofauna nativa (ex. predação por *C. kelberi*), parecem haver mascarado os efeitos positivos das medidas de proteção contra a pesca.

Os efeitos interativos entre a proibição da pesca × espécies invasoras sobre a ictiofauna nativa são ainda mais evidentes, contudo, pela análise dos atributos populacionais de cada espécie de Cichlidae em separado. Originária da região Amazônica, onde pode superar 600 mm de CT (Kulander & Ferreira 2006), *C. kelberi* é um piscívoro voraz que foi introduzido no Reservatório de Lajes há mais de 50 anos, visando o incremento da pesca esportiva (Santos & Araújo 2001; Santos et al. 2008). Uma vez que a maioria das pescarias realizadas no reservatório, praticada por mais de 2.000 afiliados do clube de pesca local, está concentrada na captura de *C. kelberi*, a área protegida contra a pesca resultou em maiores benefícios a essa espécie, como refletido nas maiores abundâncias e tamanho médios registrados. Esse efeito positivo da área de pesca proibida sobre *C. kelberi* é ainda mais surpreendente quando se considera a quantidade de indivíduos de maior porte capturados com iscas artificiais. Nos bancos rochosos da área protegida contra a pesca, *C. kelberi* atingiu um pico máximo de captura de cerca de nove indivíduos por hora, uma taxa considerada bastante elevada, inclusive quando comparada com as metas de captura de Centrarchidae de interesse pesqueiro em lagos Norte Americanos (Johnson and Lynch 1992; Bolding et al. 2004; Wills et al. 2004). A pressão de pesca sobre essa espécie é tão intensa no Reservatório de Lajes, que nenhum indivíduo foi capturado nos bancos rochosos na área liberada à pesca, embora indivíduos de

menor porte (< 150 mm CT) tenham sido observados perseguindo as iscas artificiais ou foram registrados nos censos visuais nessa área.

Espécie nativa da bacia do Rio Paraíba do Sul, que foi re-introduzida no reservatório entre 2001 e 2002, *C. lacustris* não alcançou os 350 mm de CT, e raramente superou os 180 mm de CT nas amostragens. Embora esporadicamente capturada, *C. lacustris* não representa o principal alvo dos pescadores locais, que depois de *C. kelberi*, concentram suas ações sobre as populações de *T. rendalli* e de *G. brasiliensis* durante o dia, e de *Hoplias malabaricus* durante a noite (LN Santos; dados não publicados). Como consequência, apenas o tamanho médio de *C. lacustris* foi afetado negativamente pelas pescarias praticadas no reservatório, devido à remoção seletiva dos indivíduos de maior porte, na área desprotegida contra a pesca. *C. lacustris* foi surpreendentemente mais abundante nas áreas liberada à pesca do que na área protegida, e esse padrão esteve aparentemente relacionado a interações negativas com *C. kelberi*. O gênero *Cichla*, embora naturalmente ausente nos ecossistemas pertencentes à Bacia Hidrográfica do Leste, no qual se insere o Reservatório de Lajes, comparte com o gênero *Crenicichla*, diversos ecossistemas e habitats na região amazônica, assemelhando-se bastante em morfologia e hábitos quando juvenis (Zaret 1977; Lowe-McConnell 1987). Em um experimento, Zaret (1977) verificou que juvenis de ambos os gêneros são consumidos por *Cichla cf. ocellaris* de maior porte (> 250 mm CT), até que juvenis dessa espécie desenvolvessem o ocelo característico na cauda (ex. a partir de 100 mm de CT). Pouco depois da re-introdução de *C. lacustris* no Reservatório de Lajes, Gonzalez (2003) registrou o consumo dessa espécie por *C. kelberi*, o que também foi confirmado por algumas análises estomacais dos indivíduos capturados com iscas artificiais no presente trabalho (LN Santos; dados não publicados). Neste sentido, a pressão de predação exercida pelos indivíduos de *C. kelberi* de maior porte (> 300 mm CT) justificaria as menores abundâncias de *C. lacustris* na área protegida contra a pesca. A partir do outono, no entanto, quando os juvenis de *C. kelberi*

tornaram-se bastante abundantes, a pressão de predação sobre *C. lacustris* foi atenuada pelo incremento da atividade canibal por *C. kelberi*, cujas taxas são extremamente elevadas nesse tipo de ecossistema (Santos et al. 2001; Luz-Agostinho et al. 2006; Fugi et al. 2008; LN Santos; dados não publicados). Esta atenuação na pressão de predação sobre *C. lacustris* foi detectada pelos MAGs, contudo nenhum modelo foi selecionado para a abundância de *C. kelberi*, entre os indivíduos capturados com iscas artificiais e aqueles registrados nos censos visuais.

Introduzida no reservatório no mesmo período que *C. kelberi*, visando o controle de vegetação aquática e o aumento da população de espécies forrageiras, *T. rendalli* figura como segunda espécie em importância nas capturas dos pescadores esportivos do reservatório. Os efeitos positivos da área isenta de pescarias pôde ser notado, tanto na abundância quanto no tamanho desta espécie, mas sobretudo durante a primavera, que corresponde ao período de defeso de *C. kelberi* e que o esforço de captura sobre *T. rendalli* é intensificado ao máximo. Não foi encontrada qualquer explicação concreta sobre a tendência de incremento linear no tamanho de *T. rendalli* com a abundância de *C. kelberi* capturados com iscas artificiais. Incrementos da atividade reprodutiva e fecundidade nos indivíduos de maior porte de *T. rendalli*, que, por conseguinte, poderiam aumentar a oferta de juvenis dessa espécie, (ex. uma das presas mais consumidas por *C. kelberi* no reservatório), poderia, no entanto, justificar essa tendência. Não foram detectadas interações negativas evidentes entre *T. rendalli* e *G. brasiliensis*, porém em numerosas ocasiões foram observados ataques furtivos de *C. lacustris* (80-150 mm CT), efetuados por indivíduos isolados ou pequenos grupos ( $N < 10$ ), a ovos e larvas de *T. rendalli*, quando os progenitores eram afastados dos ninhos.

*Geophagus brasiliensis* foi a espécie menos abundante nas amostragens, cujas populações, quando comparadas às de trabalhos anteriores (Oliveira et al 1986; Santos & Araújo 2001, Santos et al. 2001) poderiam estar em declínio no reservatório. Essa espécie sofre uma forte

pressão de pesca, sobretudo nos meses de inverno e primavera, quando as capturas de *C. kelberi* diminuem devido à redução da temperatura da água e da vigência do período de defeso, respectivamente. Interações negativas com espécies invasoras, no entanto, também poderiam contribuir para o declínio de *G. brasiliensis* no reservatório, apesar de não terem sido investigadas com maior detalhe no presente trabalho, devido à participação reduzida da espécie nas amostragens. Mesmo assim, foram registrados nos censos visuais, e em pelo menos três ocasiões, cardumes de 50 a 150 juvenis de *C. kelberi* (< 150 mm CT), atacando em grupo ovos e larvas de *G. brasiliensis*, mesmo na presença dos progenitores. Também foi observado, na área protegida contra a pesca, um incremento na abundância de *G. brasiliensis* – em sua maioria indivíduos de maior porte (> 200 mm CT) e em período de acasalamento e reprodução – com o declínio na abundância de *C. kelberi* de menor porte. Se realmente forem importantes, as taxas de predação de juvenis de *C. kelberi* sobre ovos e larvas de *G. brasiliensis* poderiam justificar a completa ausência de juvenis de *G. brasiliensis* (CT < 80 mm) nas amostragens por censos visuais.

Em resumo, a área de pesca proibida afetou de maneira similar o tamanho médio das quatro espécies de Cichlidae registradas no Reservatório de Lajes, o qual, em geral, foi maior na reserva de pesca do que na área explorada por pescadores locais. A abundância de Cichlidae nativos, no entanto, foi sensivelmente menor (ex. *C. lacustris*) ou pouco variou (ex. *G. brasiliensis*) na área de reserva, quando contrastada com os valores obtidos na área submetida à pressão de pesca. Tal padrão, que diverge das premissas básicas da criação de reservas de pesca (Saunders et al. 2002), foi atribuído aos efeitos adversos das espécies de Cichlidae introduzidas, em especial *C. kelberi*, que tiveram suas populações significativamente aumentadas na área isenta de pescarias. O presente trabalho, portanto, questiona o papel das reservas de pesca como uma ferramenta estática e definitiva para a proteção de espécies nativas, ressaltando a importância da adoção conjunta de medidas de

controle da ictiofauna invasora para que as reservas de pesca alcancem suas expectativas de conservação idealizadas. Apesar de que, após o seu estabelecimento no ecossistema, a completa extirpação da ictiofauna invasora seja virtualmente impossível, a pesca seletiva, intensiva e continuada poderia constituir uma medida bastante promissora no controle demográfico dessas espécies (Johnson and Lynch 1992; Rogers and Bergersen 1999; Balirwa et al. 2003). Não obstante, medidas de manejo voltadas à recuperação dos estoques de espécies nativas, também poderiam auxiliar na redução da abundância de espécies ícticas invasoras, como no caso da predação de *T. rendalli* por *C. lacustris* (observações pessoais) e de *C. kelberi* por *Oligosarcus hepsetus* (Araújo et al. 2005).

## AGRADECIMENTOS

O presente trabalho foi financiado pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, Brasil (bolsa de doutorado para LNS, código 210199/2006-7; Edital Universal, código 478541/2004-0), Programa Alþan da União Européia (Programa de Bolsas de Alto Nível para a América Latina, bolsa para LNS), e ao Governo da Catalunha (Prêmio de Distinção do Governo Catalão para Pesquisa Universitária 2004, para EGB). Nós agradecemos especialmente a F. Gomes, S. Lourenço, e J. Oliveira pela assistência indispensável nos trabalhos de campo e a LAB Grande e R. Bichara (Light S.E.S.A), pelo suporte infra-estrutural e operacional.

## REFERÊNCIAS

- Agostinho, A.A., Gomes, L.C., and Pelicice, F.M. 2007a. Ecologia e Manejo de Recursos Pesqueiros em Reservatórios do Brasil. EDUEM, Maringá, Paraná, Brazil.
- Agostinho, A.A., Pelicice, F.M.; Petry, A.C.; Gomes, A.C.; Julio Jr, H.F. 2007b. Fish diversity in the upper Paraná River basin: habitat, fisheries, management and conservation. Aquatic Ecosystem Health and Management, **10**:174-186.

- Agostinho, A.A., Pelicice, F.M. & Júlio Jr., H.F. 2006. Biodiversidade e introdução de espécies de peixes: unidades de conservação. Pages 95-119. In: João, B.C., Márcia, G.P.T. & Carolina, R.C.M., eds. Unidades de conservação: ações para valorização da biodiversidade. Instituto Ambiental do Paraná, Curitiba, PR, Brasil.
- Agostinho A.A., Thomaz S.M., Gomes L.C. 2005. The conservation of the biodiversity waters. *Conservation Biology*, **19**: 646–652.
- Agostinho, A.A., Thomaz, S.M. & Gomes, L.C. 2004. Threats for biodiversity in the floodplain of the Upper Paraná River: effects of hydrological regulation by dams. *Ecohydrology & Hydrobiology* **4**: 255-268.
- Agostinho, A.A., Gomes L.C. 1997. Manejo e monitoramento de recursos pesqueiros: perspectivas para o reservatório de Segredo. Pages 319-364. In Reservatório de Segredo: bases ecológicas para o manejo, Agostinho AA, Gomes LC (eds). EDUEM: Maringá, Paraná, Brazil.
- Agostinho, A.A. & Júlio Jr. 1996. Ameaça ecológica: peixes de outras águas. *Revista Ciência Hoje* **124**: 36-44.
- Araújo, F. G., Andrade, C. C., Santos, R. N., Santos, A. F. G. N.; Santos, L. N. 2005. Spatial and seasonal changes in the diet of *Oligosarcus hepsetus* (Characiformes, Characidae) in a Brazilian reservoir. *Brazilian Journal of Biology* **65**: 1-8.
- Araújo F.G. & Santos L.N. 2001. Distribution and composition of fish assemblages in Lajes Reservoir, Rio de Janeiro, Brazil. *Revista Brasileira Biologia* **61**: 563–576.
- Bacheler, N.M., Neal, J.W. & Noble, R.L. 2004. Diet overlap between native bigmouth sleepers (*Gobiomorus dormitor*) and introduced predatory fishes in a Puerto Rico reservoir. *Ecology of Freshwater Fish* **13**: 111–118.
- Balirwa, J. S.; Chapman C. A.; Chapman, L. J.; Cowx, I. G.; Geheb, K.; Kaufman, L.; Lowe-McConnell, R. H.; Seehausen, O.; Wanink, J. H.; Welcomme, R. L.; Witte F. 2003.

- Biodiversity and fishery sustainability in the Lake Victoria Basin: An unexpected marriage? *BioScience* **53**: 703–715.
- Borcard, D., Legendre, P., Avois-Jacquet, C. & Tuomisto, H. 2004. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology*, **85**, 1826–1832.
- Bolding B, Bonar S, Divens M. 2004. Use of artificial structure to enhance angler benefits in lakes, ponds, and reservoirs: a literature review. *Reviews in Fisheries Science* **12**: 75–96.
- Burnham KP, Anderson DR. 1998. Model selection and inference. Springer-Verlag. New York.
- Clavero, M. & García-Berthou, E. 2005. Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends in Ecology and Evolution* **20**:110.
- Didham R. K.; Tylianakis J. M.; Gemmill N. J.; Rand T. A.; Ewers R. M. 2007. Interactive effects of habitat modification and species invasion on native species decline. *Trends in Ecology & Evolution* **22**: 489–496.
- Diggle PJ, Heagerty P, Liang KY, Zeger SL. 2002. The analysis of Longitudinal Data, 2 ed. Oxford University Press, Oxford.
- Dudgeon, D., A. H. Arthington, M. O. Gessner, Z. I. Kawabata, D. J. Knowler, C. Leveque, R. J. Naiman, A. H. Prieur-Richard, D. Soto, M. L. J. Stiassny and C. A. Sullivan, 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews* **81**: 163–182.
- Fugi, R.; Luz-Agostinho, K.D.G.; 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
- Gonzalez, A.F. 2003. Alimentação e ecologia trófica do tucunaré-amarelo *Cichla monoculus* (Spix, 1829) no reservatório de Lajes, RJ. 2003. Master Dissertation, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica.

- Johnson, D. L. and W. L. Lynch, 1992. Panfish use of and angler success at evergreen tree, brush, and stake-bed structures. *North American Journal of Fisheries Management* **12**: 222–229.
- Kolar, C.S. & Lodge, D.M. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution* **16**:199–204.
- Kullander S.O., Ferreira E.J.G. 2006. A review of the South American cichlid genus *Cichla*, with descriptions of nine new species (Teleostei: Cichlidae). *Ichthyological Explorations of Freshwaters* **17**: 289–398.
- Lasne, E., Llek, S. & Laffaille, P. 2007. Patterns in fish assemblages in the loire floodplain: the role of hydrological connectivity and implications for conservation. *Biological Conservation* **139**: 258-268.
- Legendre, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*, 74: 1659–1673.
- Lepš J, Šmilauer P. 2003. *Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lowe McConnell, R. H. 1987. *Ecological studies in tropical fish communities*. - Cambridge University Press.
- Luz-Agostinho, K.D.G.; Bini, L.M.; Fuji, R.; Agostinho, A.A.; Julio Jr., H. 2006 Food spectrum and trophic structure of the ichthyofauna of Corumbá reservoir, Paraná river Basin, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, **4**: 61-68
- Lytle, D.A. & Poff, N.L. 2004. Adaptation to natural flow regimes. *Trends in Ecology and Evolution* **19**: 94–100.
- Pelicice FM, Agostinho AA. 2008. Fish-passage facilities as ecological traps in large neotropical rivers. *Conservation Biology* **22**: 180–188.

- Petrere Jr, M.; Welcomme, R. L.; Payne, A. I. 1998. Comparing river basins world-wide and contrasting inland fisheries in Africa and Central Amazonia. *Fisheries Management and Ecology* **5**: 97–106.
- Rogers, K. B. and E. P. Bergersen, 1999. Utility of synthetic structures for concentrating adult northern pike and largemouth bass. *North American Journal of Fisheries Management* **19**: 1054–1065.
- Santos L.N., Araújo F.G., Brotto D.S. 2008. Artificial structures as tools for fish habitat rehabilitation in a neotropical reservoir. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **18**: 896–908. DOI: 10.1002/aqc.931..
- Santos A.F.G.N., Santos L.N., Araújo F.G. 2004. Water level influences on body condition of *Geophagus brasiliensis* (Perciformes, Cichlidae) in a Brazilian oligotrophic reservoir. *Neotropical Ichthyology* **2**: 151–156.
- Santos L.N., Gonzalez A.F., Araújo F.G. 2001. Dieta do tucunaré-amarelo *Cichla monoculus* (Bloch & Schneider) (Osteichthyes, Cichlidae), no reservatório de Lajes, Rio de Janeiro, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* **18**: 191–204.
- Saunders DL, Meeuwig JJ, Vincent ACJ. 2002. Freshwater protected areas: strategies for conservation. *Conservation Biology* **16**: 30–41.
- ter Braak CJF, Šmilauer P. 2002. CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5). Microcomputer Power, Ithaca, New York.
- Wills TC, Bremigan MT, Hayes DB. 2004. Variable effects of habitat enhancement structures across species and habitats in Michigan reservoirs. *Transactions of the American Fisheries Society* **133**: 399–411.
- Zaret, T. M. 1977. Inhibition of cannibalism in *Cichla ocellaris* and hypothesis of predator mimicry among South American fishes. *Evolution, Lancaster* **31**: 421-437.

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Variáveis ambientais (média e amplitude) tomadas trimensalmente nas estações experimentais no Reservatório de Lajes, de novembro de 2005 a novembro de 2006. (+) e (-) indicam, respectivamente, os locais onde a pesca é permitida e proibida.

Variável Ambiental	Afloramento natural (+)		Enrocamento artificial (-)	
	Média	Amplitude	Média	Amplitude
Extensão inundada (m)	38,33	25,0 – 55,0	46,67	35,0 – 55,0
Profundidade (m)	3,62	2,5 – 5,0	3,38	2,5 – 5,0
Transparência (m)	3,20	2,2 – 4,4	3,21	1,9 – 4,2
Temperatura (°C)	24,79	21,4 – 27,9	24,81	21,8 – 27,2
Oxigênio (mg L <sup>-1</sup> )	8,07	6,7 – 9,2	8,11	5,7 – 9,2
Oxigênio (% saturação)	96,10	85,6 – 110,8	96,94	72,3 – 110,3
pH	7,91	6,6 – 9,0	7,73	6,3 – 8,6
Condutividade (µs cm <sup>-1</sup> )	30,08	26,1 – 34,0	29,71	27,9 – 31,5

Tabela 2. Variações temporais e entre locais de amostragem nos atributos de comunidade (a), e na abundância (b) e tamanho (c) dos peixes registrados por censos visuais nos habitats rochosos no Reservatório de Lajes, de novembro de 2005 a novembro de 2006. Valores de  $F$ , graus de liberdade e significância das equações de estimação generalizadas (EEG) são apresentadas. (N) = nativa; (I) = introduzida. n.a. = não aplicável para quando uma dada espécie não partilha dois ou mais habitats em um mesmo período de tempo.

Variáveis bióticas	Local			Estação do ano			Local × Estação do ano		
	$F$	df	$P$	$F$	df	$P$	$F$	df	$P$
a) Atributos de comunidade									
Riqueza (N)	7,1	1, 29	< 0,01	755,0	4, 29	< 0,01	901,0	4, 29	< 0,01
Riqueza (I)	7,8	1, 29	< 0,01	369,8	4, 29	< 0,01	278,0	4, 29	< 0,01
Abundância (N)	21,8	1, 29	< 0,01	89,9	4, 29	< 0,01	4575,4	4, 29	< 0,01
Abundância (I)	1,2	1, 29	0,28	13,1	4, 29	0,01	1,0	4, 29	0,92
Tamanho (N)	3,6	1, 28	0,06	5131,7	4, 28	< 0,01	1550,4	4, 28	< 0,01
Tamanho(I)	3,5	1, 29	0,06	94,4	4, 29	< 0,01	27,7	4, 29	< 0,01
b) Abundância									
<i>C. kelberi</i>	0,8	1, 29	0,37	7,3	4, 29	0,12	2,1	4, 29	0,71
<i>C. lacustris</i>	19,6	1, 29	< 0,01	81,2	4, 29	< 0,01	1183,1	4, 29	< 0,01
<i>G. brasiliensis</i>	11,7	1, 29	< 0,01	161,5	4, 29	< 0,01	170,4	4, 29	< 0,01
<i>T. rendalli</i>	2,9	1, 29	0,09	1,6 x 10 <sup>6</sup>	4, 29	< 0,01	378673,5	4, 29	< 0,01
c) Tamanho									
<i>C. kelberi</i>	3,3	1, 26	0,07	69,4	4, 26	< 0,01	10,6	3, 26	0,01
<i>C. lacustris</i>	1,6	1, 28	0,21	431,2	4, 28	< 0,01	239,0	4, 28	< 0,01
<i>G. brasiliensis</i>	0,3	1, 11	0,57	254,6	3, 11	< 0,01	n.a.	n.a.	n.a.
<i>T. rendalli</i>	8,7	1, 24	< 0,01	464,9	4, 24	< 0,01	207,1	4, 24	< 0,01

## LEGENDAS DAS FIGURAS

Figura 1. Localização geográfica do Reservatório de Lajes (Brasil), com indicação da barragem (*B*) e dos locais onde os bancos rochosos foram amostrados. As réplicas dos bancos rochosos monitorados nas áreas de pesca proibida (*R*) e permitida (*P*) também são apresentadas.

Figura 2. Valores médios da riqueza, abundância e tamanho (CT) registrados, por censos visuais, para a ictiofauna nativa (esquerda) e introduzida (direita), nas áreas em que a pesca é proibida (■) e permitida (○). Linhas verticais representam o erro padrão.

Figura 3. Número (esquerda) e tamanho (CT; direita) médio dos peixes registrados por censos visuais para as quatro espécies de Cichlidae associadas a bancos rochosos no Reservatório de Lajes (■ = pesca proibida; ○ = pesca permitida). Linhas verticais correspondem ao erro padrão.

Figura 4. Número de *C. kelberi* capturados com vara e iscas artificiais nos bancos rochosos localizados na área de pesca proibida no Reservatório de Lajes. Linhas verticais correspondem ao erro padrão.

Figura 5. Relação da abundância de peixes nativos e de *C. lacustris*, e do tamanho (CT; mm) de *T. rendalli*, registrados por censos visuais, com o número de *C. kelberi* capturados com vara e iscas artificiais nos bancos rochosos localizados na área de pesca proibida no Reservatório de Lajes. As linhas são os modelos aditivos generalizados (MAG) selecionados pelo critério de informação Akaike (CIA).

## FIGURAS

Fig. 1

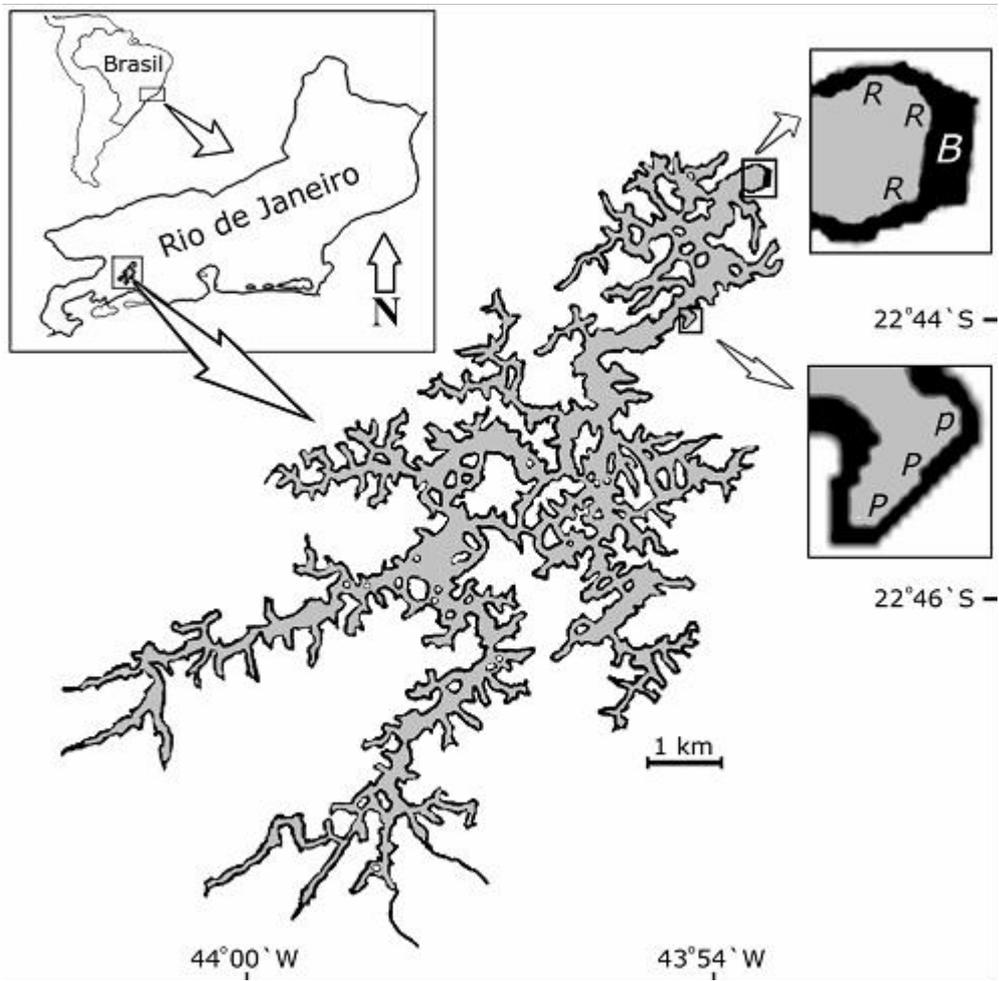


Fig 2.

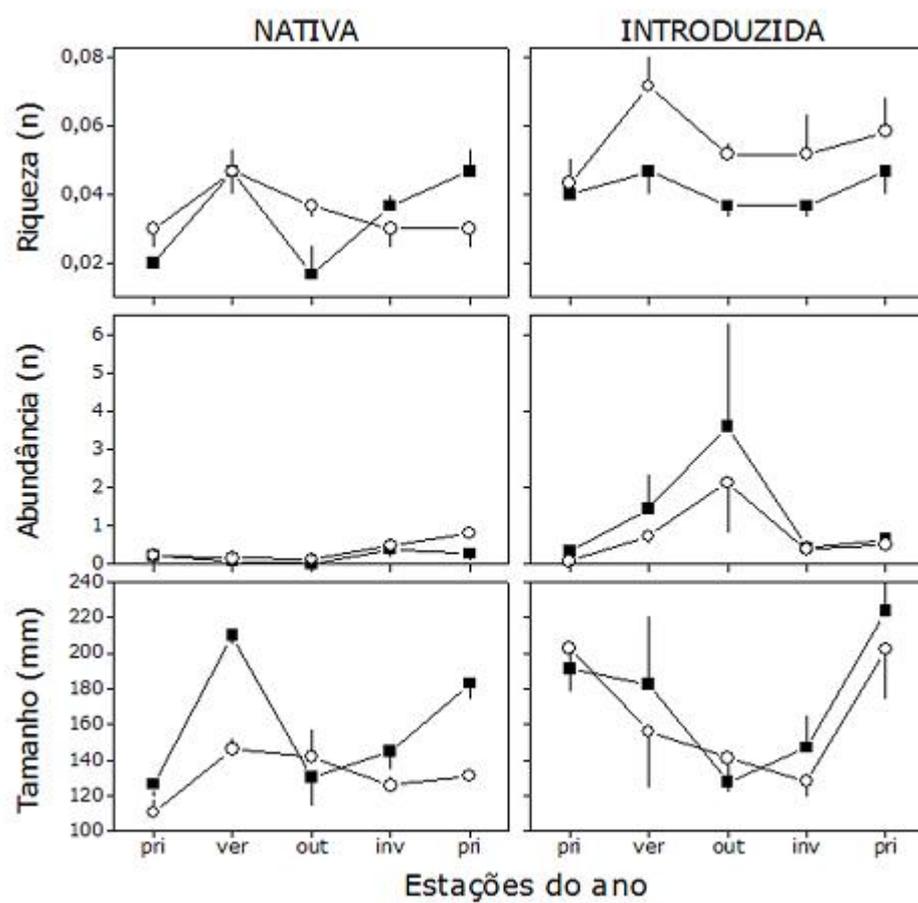


Fig 3.

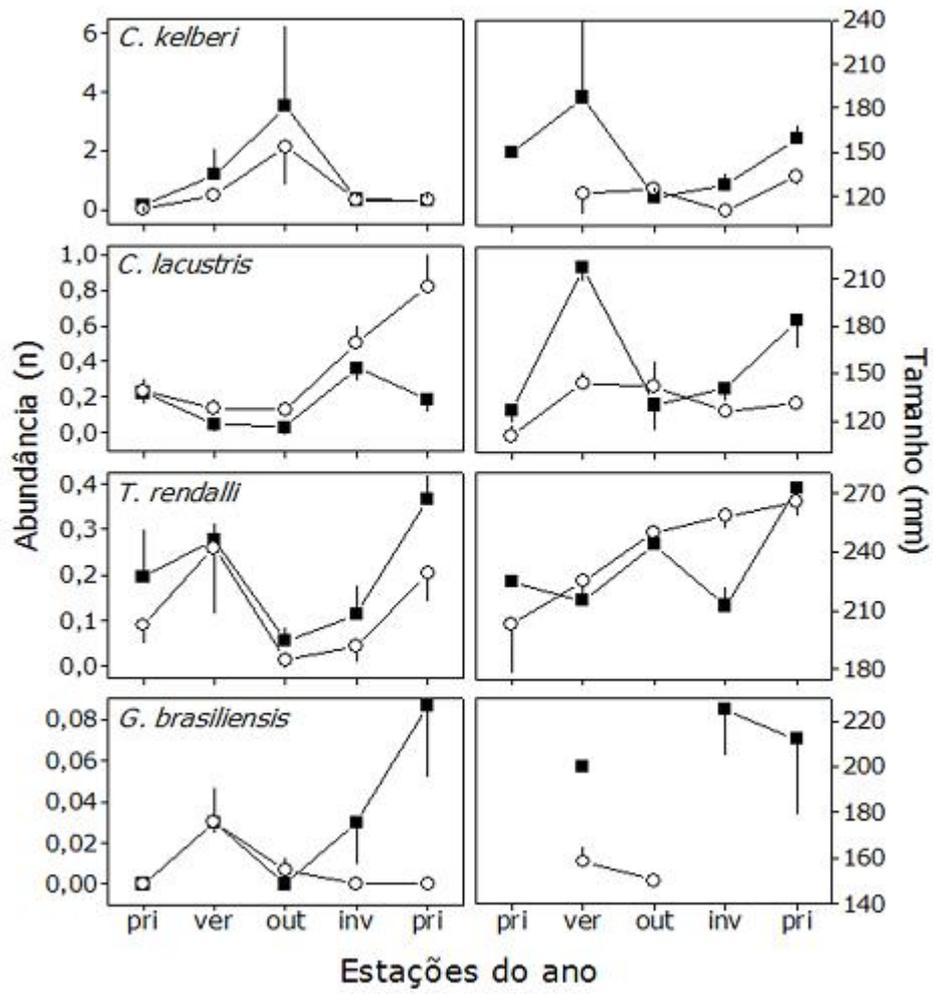


Fig 4.

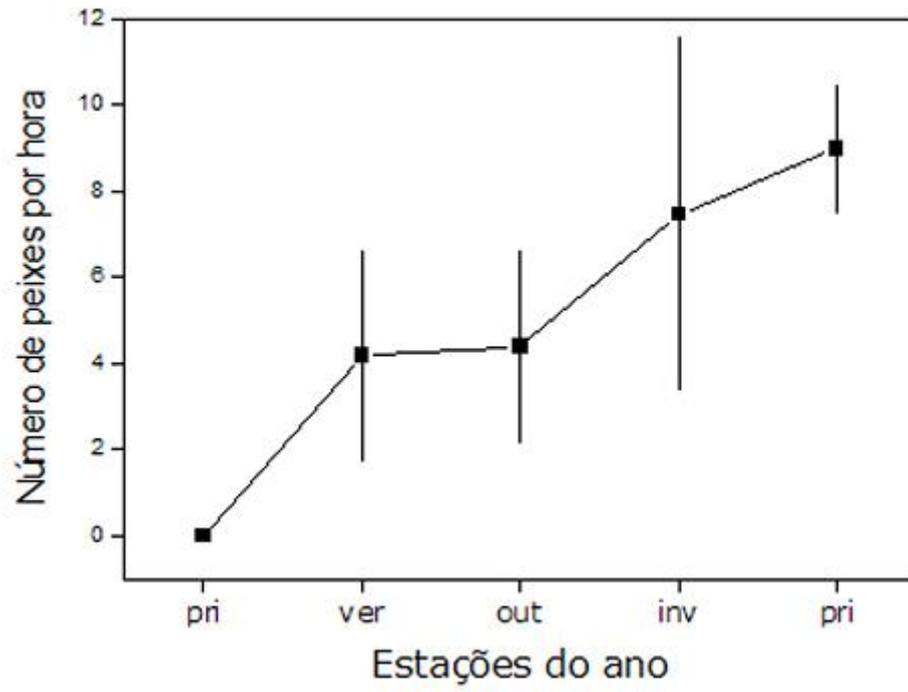


Fig. 5

