

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

PITÁGORAS AUGUSTO PIANA

**Regulação populacional na ictiofauna da planície de inundação do alto rio
Paraná: aplicação da abordagem da ecologia preditiva em longas séries temporais de
seções transversais**

**Maringá
2008**

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

PITÁGORAS AUGUSTO PIANA

Regulação populacional na ictiofauna da planície de inundação do alto rio Paraná: aplicação da abordagem da ecologia preditiva em longas séries temporais de seções transversais

Tese apresentada ao programa de Pós-graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutor em Ciências Ambientais.
Área de concentração: Ciências Ambientais.

Orientador: Prof. Dr. Luiz Carlos Gomes

Maringá

2008

FOLHA DE APROVAÇÃO

PITÁGORAS AUGUSTO PIANA

Regulação populacional na ictiofauna da planície de inundação do alto rio Paraná: aplicação da abordagem da ecologia preditiva em longas séries temporais de seções transversais

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

Prof. Dr. Joilson Dias
Universidade Estadual de Maringá

Prof. Dr. Antonio Carlos Beaumord
Universidade do Vale do Itajaí (UNIVALI)

Prof. Dr. José Roberto Verani
Universidade Federal de São Carlos (UFSCAR)

Prof^a Dr^a Carolina Viviana Minte Vera
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Aprovada em: 01 de agosto de 2008.

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

DEDICATÓRIA

Aos meus pais, Lorides Piana e Veronisce Maria Piana, e irmãos, Lorides Piana Junior, Leandra Cristina Piana de Albuquerque, Juliana Piana dos Santos, Galileu Daniel Piana (in memorian) e Douglas Galileu Piana, pelo carinho, apoio e incentivo nos estudos.

À minha esposa, Amália Senger Piana, e filhos, Pedro Augusto Senger Piana e Sara Senger Piana, pelo companheirismo e amor compartilhado.

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Luiz Carlos Gomes pela orientação, auxílio na elaboração dos trabalhos e acima de tudo pela amizade.

Aos Pesquisadores da UEM, Drs. Angelo A. Agostinho, Sidinei M. Thomaz, Horácio F. Julio Jr., Claudia C. Bonecker, Norma S. Hahn, Liliane Rodrigues, Fabio A. Lansac-Tôha, Luiz F. M. Velho, Andréa Bialecki, Carla S. Pavanelli, Carolina V. Minte-Vera, Erasmo Renesto, Erivelto Goulart, Evanilde Benedito, Harumi I. Suzuki, João D. Latini, Ricardo M. Takemoto, Wladimir M. Domingues, Alberto J. Priori, Joilson Dias, pelo profissionalismo demonstrado na condução das pesquisas.

Aos colegas de pós-graduação, Rodrigo Fernandes e Eveline, Rodrigo S. da Costa, Éder e Geuza, Weferson e Karina, Alexandre e Dayani, Cíntia, Ricardo, Thiago e Du, Luciane, Geza, Fernando e Jôse, Paranaguá, Elaine, Aninha, Fabiana, Karla, Milza, Josi, Rosa, David e Ana Paula, David, Pepe, Ciro, Eliza, Almir, Solana, Luciano e Marisa pela amizade.

Aos bibliotecários Salete, João e Márcia, e as secretárias Aldenir e Rose.

Muito Obrigado!

Regulação populacional na ictiofauna da planície de inundação do alto rio Paraná: aplicação da abordagem da ecologia preditiva em longas séries temporais de seções transversais

RESUMO

Esta tese objetivou o fornecimento de modelos preditivos baseados numa abordagem de análise ainda pouco explorada em estudos ecológicos, a análise de dados em painel. Essa análise trata de relações funcionais entre variáveis preditoras e a resposta, controlando processos relacionados com as dimensões espacial e temporal dos dados. Tem a vantagem, sobre os métodos tradicionais empregados em ecologia, de possibilitar a utilização de séries temporais provenientes de diversos locais simultaneamente, o que aumenta os graus de liberdade e amplia as amplitudes de variação das variáveis analisadas, por englobar habitats com características distintas. Controles de processos auto-regressivos e variâncias desiguais entre as unidades espaciais também são possíveis, fornecendo estimativas de parâmetros robustas mesmo na presença destes processos. Assim, essa análise foi utilizada para construir modelos preditivos para o processo de regulação populacional na planície de inundação do alto rio Paraná. No primeiro artigo, o foco central foi a predição da abundância da categoria trófica dos piscívoros em função da intensidade de cheia no período reprodutivo, uma vez que esta variável é passível de manipulação, através da operação da cadeia de reservatórios existente à montante. Porém, como vários outros fatores são fontes potenciais de variações, como a disponibilidade de presas, temperatura da água, pH, transparência e condutividade elétrica, além do efeito da implantação da UHE Porto Primavera, tais variáveis foram controladas através das suas inclusões no modelo estatístico. No segundo artigo é construído um modelo preditivo para abundância de *P. lineatus*, uma espécie que vem apresentando declínio significativo em abundância no rio Paraná. Neste, as mesmas variáveis abióticas do primeiro artigo foram incluídas na análise, porém interações bióticas também foram consideradas, utilizando a abundância dos piscívoros para indexar a predação e a abundância da categoria de espécies iliófagas (exceto *P. lineatus*) para indexar a competição. Em ambos os artigos, é predito que cheias duradouras (próximas a três meses) com nível de água de no mínimo 450 cm na régua da estação fluviométrica de Porto São José, são necessárias para manutenção das abundâncias do guilda piscívoro e de *P. lineatus*.

Palavras-chave: Regulação populacional. Dados em painéis. Piscívoros. *P. lineatus*. Pulso de inundação.

*Population regulation in the ichthyofauna of the upper Paraná River floodplain:
application of predictive ecology approach on long cross section - time series*

ABSTRACT

The purpose of this dissertation was to construct predictive models based in panel data, a framework little considered in ecology. This analysis considers the functional relations between explanatory and response variables, controlling processes related to spatial and temporal dimensions of the data. It has the advantage over traditional methods employed in ecology because it allows the use of temporal data collected simultaneously in several locations. This leads to increase in degrees of freedom and in the amplitude of variation of considered variables, due to the use of habitats with distinct characteristics. Panel data analysis may also control autoregressive processes and heterogeneous variances among spatial units, favoring robust estimates of parameters even in the presence of these problems. Therefore, this analysis was used to build predictive models to describe the process of regulation of the guild piscivore and the population of *P. lineatus* in the upper Paraná River floodplain. In the first paper, the central focus was the prediction of the abundance of piscivores as function of flood intensity during the spawning period. This variable was chosen because it is possible to be manipulated, through changes in the operation of dams located upstream from the plain. However, several other factors may potentially affect abundances of this guild, such as prey availability, water temperature, pH, Secchi depth and electrical conductivity, as well as the closure of Porto Primavera Dam. All these variables were inserted in the model. In the second paper, a model was built to predict the abundance of *Prochilodus lineatus*. The abundance of this species is sharply decreasing in the Paraná River. The same variables considered in the first paper were also used here. However, it was added the abundance of piscivores to index predation on *P. lineatus* and the abundance of iliophagues to index competition with *P. lineatus*. In both papers, it was predict that long lasting floods (almost three months) with minimum water level of 450 cm in the fluviometric station of Porto São José, are necessary to maintain the integrity of the piscivore guild and the population of *P. lineatus*.

Keywords: population regulation. Panel data. Piscivores. *P. lineatus*. Flood pulse.

Tese elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Ecological Modelling*. Disponível em http://www.elsevier.com/wps/find/journaldescription.cws_home/503306/authorinstructions

SUMÁRIO

Artigo I	9
Predição da Abundância de Peixes Piscívoros na Planície de Inundação do Alto Rio Paraná: Aplicação da Análise de Dados em Painel Sobre Longas Séries Temporais de Seções Transversais	9
Resumo	9
Introdução	10
Material e Métodos	13
Área de Estudo e Amostragens	13
Banco de dados	14
Análise de dados	15
Resultados	17
Variáveis Explanatórias	17
Variável Resposta: Abundância da Ictiofauna de Piscívoros	19
Discussão	24
Considerações finais	28
Agradecimentos	29
Referências	29
Artigo II	35
Regulação populacional em <i>Prochilodus lineatus</i> (Pisces, Characiformes, Valenciennes, 1837): explorando o componente determinístico com uso da análise de dados em painel para longas séries temporais	35
Resumo	35
Introdução	36
Material e Métodos	38
Área de Estudo	38
Coleta e Análise de Dados	39
Resultados	41
Discussão	47
Considerações Finais	50
Agradecimentos	51
Referências	51
Anexo I – Enquadramento taxonômico das espécies de peixes que compuseram as três categorias tróficas utilizadas neste estudo: piscívoras, forrageiras (espécies presentes nas dietas dos piscívoros) e Iliófagas	56
Anexo II – Análise de Dados em Painel	59

Artigo I

Predição da Abundância de Peixes Piscívoros na Planície de Inundação do Alto Rio Paraná: Aplicação da Análise de Dados em Painel Sobre Longas Séries Temporais de Seções Transversais

Resumo

O presente estudo construiu um modelo preditivo para a configuração espaço-temporal da abundância da ictiofauna de piscívoros da planície de inundação do alto rio Paraná, em função da intensidade de cheia no período reprodutivo e de condições ambientais (abióticas e bióticas). Para isso, utilizou-se um banco de dados em que as abundâncias numéricas de peixes, de cinco locais desta planície, foram amostradas trimestralmente em três períodos distintos: 11/86-08/88, 05/92-02/95 e 02/00-11/02; série temporal fragmentada. A dimensão temporal permitiu avaliar condições diversas entre anos que apresentaram diferentes intensidades de cheias durante o período reprodutivo dos piscívoros. Já a dimensão espacial tornou possível comparação entre biótopos da planície de inundação com diferentes características limnológicas. A análise de dados em painel foi utilizada porque permite a exploração e controle de possíveis autocorrelações temporais [ou processos auto-regressivos (AR)] e de variâncias não homogêneas entre locais distintos, tornando as estimativas de parâmetros não viesadas. Além disto, a comparação entre efeitos fixos *versus* aleatórios foi realizada para verificar se as conclusões obtidas podem ser estendidas para demais locais não amostrados na planície. Com esse protocolo, foi construído um modelo preditivo para a abundância da ictiofauna de piscívoros, a partir do qual pôde-se inferir que, durante o período considerado, os piscívoros apresentaram: i) relação positiva com a abundância das espécies forrageiras; ii) variabilidade sazonal positivamente relacionada à temperatura da água; iii) variabilidade espacial relacionada com parâmetros físicos e químicos, especificamente a transparência (profundidade de Secchi) e a condutividade elétrica da água; iv) aumento em abundância após o fechamento da UHE Porto Primavera. Além disto, o modelo prediz que são necessárias cheias intensas e duradouras no período reprodutivo para que ocorra aumentos significativos na abundância dos piscívoros. É importante destacar que, devido a tais conclusões terem sido geradas a partir de um modelo construído sobre amplas séries temporais, de locais distintos, e não de simples correlações lineares, elas são independentes. Então, cada conclusão reflete o efeito esperado sobre a abundância dos piscívoros uma vez que as demais variáveis permaneçam constantes.

Palavras-chave: Ecologia preditiva, regulação populacional, predação, pulso de inundação.

Introdução

Estudos realizados em várias partes do mundo preconizam que a interação rio - planície de inundação é fundamental para a manutenção da integridade ecológica, geomorfológica e hidrológica desses sistemas (Lowe-McConnell, 1964; Welcomme, 1979, 1985; Junk et al., 1989; Winemiller, 1989; Neiff, 1990; Machado-Allison, 1990; Marmulla, 2001). Sobre essa interação versa o conceito de pulso de inundação (Flood Pulse Concept FPC; Junk et al., 1989; Neiff, 1990), o qual considera que a produtividade de um rio é derivada do interior de sua planície de inundação (área de transição terrestre-aquática) e não do transporte de nutrientes pelo rio, no sentido longitudinal, conforme proposto pelo conceito de continuidade em rios (Vannote et al., 1980). O FPC também considera que a previsibilidade de inundação da planície é a maior força direcionadora da diversidade e abundância do meio biótico, incluindo sua ictiofauna (Junk et al., 1989; Neiff, 1990; Thomaz et al., 1997).

O papel que a planície de inundação exerce nas populações de peixes de rios é bem conhecido, sugerindo que nela, as espécies de peixes encontram ambientes propícios para o sucesso reprodutivo, proteção contra predação e alimento para as diversas fases dos ciclos de vida (Junk et al., 1989; Neiff, 1990; Vazzoler, 1996; Agostinho e Zalewski, 1996; Gomes e Agostinho, 1997; Agostinho et al., 2000; Agostinho et al., 2001). Na planície de inundação do alto rio Paraná (referida pelo acrônimo PIARP nesse trabalho), acredita-se que o início da cheia promova o carreamento dos nutrientes contidos na planície de inundação para calha principal do rio (Agostinho e Zalewski, 1995). Posteriormente, a decomposição e a recolonização da vegetação inundada resulta novamente no enriquecimento nutricional da água (Pagioro e Thomaz, 1999). A produtividade primária responde positivamente ao aumento dos nutrientes (Bini, 1996; Rodrigues e Campos Bicudo, 2004; Train e Rodrigues, 2004), com reflexo nas assembleias zooplanctônicas (Lansac-Tôha et al., 2004). A cheia também é responsável pela homogeneização dos atributos físicos, químicos e bióticos desse sistema rio - planície de inundação (Veríssimo, 1999; Agostinho et al., 2000; Thomaz et al., 2004, 2007). Porém, com o início do período de águas baixas, os fatores locais, que agem em escalas menores, como o vento, chuvas locais, pequenos tributários e diferentes graus de influência externa, contribuem para elevar a heterogeneidade espacial dos ambientes aquáticos da planície, principalmente em relação às variáveis limnológicas (Thomaz et al.,

2007). Tal heterogeneidade vai se acentuando na medida em que o tempo decorrido desde a última inundação aumenta, colaborando para formação de assembléias com atributos (riqueza, diversidade e equitabilidade) distintos entre os ambientes da planície (Agostinho et al., 2000; Bulla et al., 2006). O tempo de resposta frente à presença de cheias também é diferenciado entre as espécies de diferentes categorias tróficas (Agostinho e Zalewski, 1995; Luz-Agostinho et al., 2008).

Nas planícies aluviais, o processo de regulação populacional (ou guilda) além de complexo é dinâmico, uma vez que os fatores determinantes se alternam no tempo e no espaço (Matthews, 1998). Por exemplo, durante épocas de águas altas, as condições abióticas como baixas concentrações de oxigênio, podem determinar a presença ou não de uma espécie; por outro lado, em períodos de secas prolongadas, a quantidade de piscívoros em lagoas isoladas pode ser um determinante das estruturas das assembléias de peixes, conforme observado por Okada et al. (2003), Piana et al. (2006a e b) e Petry (2006). Características abióticas locais, em especial a turbidez, também são determinantes das comunidades aquáticas, uma vez que possuem a capacidade de alterar as dinâmicas de predação (Rodriguez e Lewis, 1997; De Robertis et al. 2003; Pekcan-Hekim, 2007). Hixon et al. (2002), em revisão dos processos de regulação populacional, elencam a predação e a competição (interações biológicas) como potenciais determinantes das densidades populacionais.

As interações biológicas e as cadeias alimentares dos corpos de água de regiões Neotropicais são complexas, resultado da elevada diversidade biológica, alto número de espécies de pequeno porte e alta plasticidade na dieta dos piscívoros (Lowe-McConnell, 1987; Moyle & Cech Jr, 1988; Wootton, 1990; Hahn et al., 1997; Matthews, 1998). Dessa forma, a elucidação de inter-relações, como as que ocorrem entre presas e predadores, torna-se um tanto difícil. Porém, tais relações podem ser inferidas através do agrupamento das espécies segundo categorias tróficas ou guildas ambientais, sem perdas significativas de informações (Murdoch et al., 2002).

Cabe ressaltar, também, que a implantação de reservatórios em cascata trás alterações inevitáveis na fauna aquática (Ward e Stanford, 1995), como é o caso da PIARP, que foi negativamente impactada pela cadeia de reservatórios existentes nesse rio (Agostinho et al., 2000, 2003, 2004), devido as intensas alterações no regime hídrico após a implantação da UHE Porto Primavera em 1998 (Agostinho et al., 2007). Portanto, são necessárias medidas que visem minimizar os impactos negativos de reduções nas abundâncias das espécies, bem como da perda de diversidade biológica. E, como as características ecológicas e sociais das planícies de inundação de rios são altamente variáveis, as soluções demandam ações de

manejo apropriadas e adaptadas às peculiaridades locais (Welcomme, 1985; Miranda, 2001). Porém, informações detalhadas sobre as respostas da assembléia de peixes frente às variações de nível e às condições ambientais impostas ainda não estão claramente definidas, o que tem dificultado a elaboração de um plano de manejo adequado (Agostinho et al., 2004).

Então, conhecer os impactos das ações antropogênicas sobre a fauna aquática é um dos temas primordiais em ecologia (Ornellas e Coutinho, 1998). Também há necessidade de prever os resultados das manipulações passíveis de serem realizadas no sistema, visando à tomada de decisões em prol de ações de manejo que mitiguem os impactos negativos. Explicar as variações espaciais e temporais no tamanho e distribuição das populações é o primeiro desafio a ser vencido (Pegg e McClelland, 2004). Para tanto, é necessário o monitoramento continuado das populações, sendo amplamente reconhecida a importância que as longas séries temporais de ampla escala espacial possuem no processo de elaboração de modelos preditivos (Thomas, 1996).

A modelagem estatística é uma ferramenta poderosa que auxilia as ações de manejo, por prever respostas em função de cenários distintos (Hilborn e Mangel, 1997). Geralmente, a base de dados utilizada na modelagem em ecologia combina amostras temporais e espaciais. No entanto, grande parte dos estudos realizados não leva em consideração, ou omite um desses componentes para avaliar o outro, através de técnicas relacionadas a séries temporais ou regressões múltiplas, respectivamente. A análise de dados em painel tem a vantagem de levar em consideração esses dois eixos de variação simultaneamente, possibilitando controlar fontes de variação que, em análises espaciais e temporais preditivas, realizadas separadamente, não são possíveis. Essa é uma técnica avançada em estudos econômicos preditivos (Greene, 2003), porém ainda inexplorada em estudos ecológicos de águas continentais.

Assim, este trabalho foi o primeiro a considerar a análise de dados em painel na construção de um modelo preditivo para as flutuações de abundância da ictiofauna de piscívoros na PIARP. O foco central do estudo foi a quantificação da influência da intensidade de cheia, durante o período reprodutivo (outubro a março) sobre a abundância dos piscívoros, uma vez que esta variável é passível de manipulação, através da operação da cadeia de reservatórios existente à montante da PIARP. Porém, conforme descrito anteriormente, vários outros fatores podem atuar como fontes de variações. Nesse trabalho foram consideradas as possíveis relações da abundância de espécies de peixes piscívoros com variáveis locais, como a disponibilidade de presas, temperatura da água, pH, transparência (profundidade de Secchi) e condutividade elétrica, além do efeito da construção da UHE

Porto Primavera (concluída em 1998). Todas essas variáveis foram controladas através da suas inclusões no modelo estatístico. Esse foi construído sobre uma base de dados em painel, formado por cinco locais da PIARP, amostrados de novembro de 1986 a novembro de 2002. Posteriormente à identificação do modelo preditivo, as relações significativas foram exploradas quanto à natureza da variabilidade que representaram, ou seja, espaciais ou temporais. Por fim, foi discutida a possibilidade de manipulação de nível visando o incremento na abundância de piscívoros.

Material e Métodos

Área de Estudo e Amostragens

O remanescente da PIARP ($22^{\circ}00'$ - $23^{\circ}00'S$; $53^{\circ}00'$ - $53^{\circ}45'$ O; Fig. 1) está localizado entre a jusante da Usina Hidrelétrica (UHE) Engenheiro Sérgio Motta (Porto Primavera; concluída em 1998) e à montante do reservatório da UHE Binacional Itaipu (concluída em 1982). Possui uma extensão de 230 km que representa o último segmento do rio Paraná livre de barragens em território brasileiro, tendo um papel fundamental na continuidade da pesca e manutenção da diversidade biológica aquática regional (Agostinho e Zalewski, 1996; Agostinho et al., 2000, 2001).

Situada na margem direita do rio Paraná, a PIARP é caracterizada por elevada diversidade de habitats. Alguns exemplos são, amplas várzeas, ilhas, lagoas com diferentes graus de conectividade e canais, os quais estão submetidos às variações de nível do rio Paraná e de seus dois afluentes da margem direita, os rios Baía e Ivinhema (Thomaz et al., 2004).

O rio Ivinhema, diferentemente dos rios Paraná e Baía, ainda é um rio que não possui barragens e, dessa forma, as variações do nível de água não são artificialmente controladas. Porém, na medida em que esse rio flui em direção ao rio Paraná, pelo seu canal principal através do interior da planície de inundação, recebe influência das variações de nível do rio Paraná. Assim, embora os rios Baía e Ivinhema possam inundar parcialmente a planície devido a chuvas locais, o maior responsável por grandes inundações ainda é o rio Paraná (Comunello, 2001). No entanto, as séries históricas de nível hidrométrico na região da PIARP revelam que as amplitudes anuais das médias mensais foram sendo gradativamente reduzidas com as implantações sucessivas das Usinas Hidrelétricas (UHE) Jupia em 1967, Rosana em

1986 (no rio Paranapanema, grande tributário da margem esquerda) e Porto Primavera em 1998 (Agostinho et al., 2007). Além disto, após a formação de Porto Primavera, as amplitudes de variações diárias de nível tornaram-se maiores, resultando em alterações consideráveis no componente físico da PIARP (Souza Filho et al., 2004).

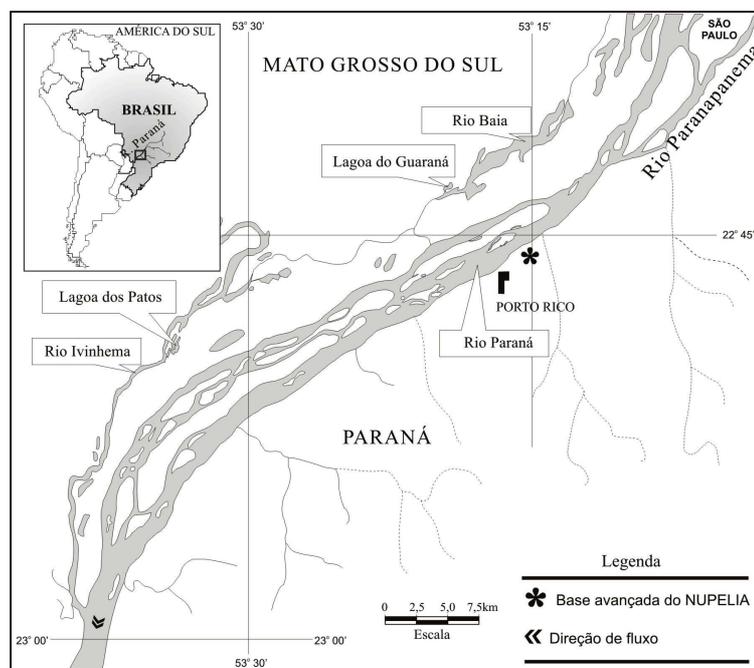


Figura 1 – Estações de amostragem na planície de inundação do alto rio Paraná.

Banco de dados

No remanescente da PIARP, o Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aqüicultura – Nupélia conduz estudos desde 1986, dispondo de um banco de dados com informações dos componentes físicos, químicos e biológicos de diversos habitats. Desse banco de dados, foram selecionadas as amostras de peixes coletadas trimestralmente, em regiões marginais de cinco locais (rios Paraná, Baía e Ivinhema e lagoas abertas do Guaraná e dos Patos; Fig. 1), em três períodos ao longo de 16 anos (11/86-08/88, 05/92-02/95 e 02/00-11/02; série temporal fragmentada), conduzidas com redes de espera de 20 m de comprimento, com malhas 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 12, 14 e 16 cm entre nós opostos. Dessa maneira, a abundância das espécies foi indexada pela captura por unidade de esforço (CPUE; indivíduos/100 m² de rede em 24 h). Os locais, intervalos de tempo e aparelhos de coleta

foram selecionados para obter uma padronização espacial, temporal e de esforço aplicado ao longo de todo período analisado.

Simultaneamente às capturas, foram efetuadas medidas de algumas variáveis abióticas, como a temperatura da água (°C), profundidade do disco de Secchi (m), condutividade elétrica ($\mu\text{S}/\text{cm}$) e pH. Valores diários do nível da água do rio Paraná também foram fornecidos pelo Nupélia, sendo obtidas as médias de nível acima da cota de 350 cm (régua da estação fluviométrica de Porto São José), entre o início de outubro e o final de março, sendo chamado de cheia ao longo do trabalho. Esse valor de nível é considerado aquele em que a interação entre o rio Paraná e a planície se intensifica (Thomaz et al., 1997), e o intervalo de tempo corresponde ao período reprodutivo da maioria dos piscívoros avaliados (Vazzoler, 1996).

As espécies capturadas foram identificadas e categorizadas (Anexo I) de acordo com o hábito alimentar em piscívoras (peixes que se alimentam principalmente de outros peixes) e forrageiras (peixes que compõem a dieta dos piscívoros), tendo por base informações contidas em Hahn et al. (1997; 2004). Em seguida, as CPUEs de cada amostragem, dentro de cada categoria, foram somadas e posteriormente transformadas em $\ln(\text{CPUE}+1)$.

Análise de dados

Inicialmente foi feita uma análise descritiva e exploratória das informações, seguida com a adoção da abordagem de análise de dados em painel (Greene, 2003; ver Anexo II). Essa análise leva em consideração as possibilidades de autocorrelações temporais e de heterocedasticidade das variâncias entre os locais de coleta. Consiste, basicamente, em agrupar todas as observações disponíveis, no tempo e no espaço, e proceder da maneira usual de regressão linear múltipla, verificando-se os pressupostos do modelo através da checagem dos resíduos com testes (normalidade, homocedasticidade, independência temporal e especificação do modelo) e gráficos de diagnóstico (variáveis adicionadas, resíduos *versus* variáveis explanatórias e valores preditos, entre outros). Porém, a principal vantagem da técnica de análise em painel, sobre os métodos tradicionais empregados em ecologia é que, as dimensões espacial e temporal dos dados são explicitadas no modelo e, quando algum dos pressupostos (normalidade, autocorrelação temporal e/ou heterocedasticidade espacial, p.e.) não é alcançado, técnicas de transformação das variáveis originais podem ser utilizadas, de maneira que as novas estatísticas geradas tornam-se robustas.

Assim, foram realizadas regressões múltiplas utilizando como variável resposta o $\ln(\text{CPUE}+1)$ da abundância numérica de piscívoros (**P**; indivíduos/100 m² de rede/dia) e como

variáveis explanatórias o ln (CPUE+1) da abundância numérica de espécies forrageiras (F ; indivíduos/100 m² de rede/dia), temperatura da água (T ; °C), pH, transparência da água (TS ; profundidade do disco de Secchi, em metros), condutividade elétrica (CE ; µs/cm), implantação da UHE Porto Primavera (UHE ; variável indicadora: 0 para períodos anteriores ao fechamento e 1 para posteriores) e a intensidade de cheia no período reprodutivo (C ; média das cotas acima de 350 cm na estação fluviométrica de Porto São José, rio Paraná, utilizado para as coletas que se seguiram ao longo do ano corrente):

$$P_{i,t} = \alpha_i + \beta_1 F_{i,t} + \beta_2 T_{i,t} + \beta_3 pH_{i,t} + \beta_4 TS_{i,t} + \beta_5 CE_{i,t} + \beta_6 UHE_{i,t} + \beta_7 C_{i,t} + \varepsilon_{i,t}$$

Onde i é a dimensão espacial, t é a dimensão temporal, α e β são parâmetros do modelo e ε é o resíduo (com pressupostos de distribuição normal, variância homogênea e independência temporal). Possíveis tendências quadráticas entre as variáveis explanatórias e a resposta foram checadas através de gráficos de variáveis adicionadas, também conhecido como regressões parciais e, para aquelas significativas, o termo ao quadrado da variável explanatória foi inserido no modelo.

O procedimento adotado para a escolha do modelo final foi o de iniciar com todas as variáveis, sendo excluídas, progressivamente, aquelas menos significativas ($p > 0,05$), até encontrar o modelo mais simples (método *Backward Stepwise*), sem que houvesse variações sistêmicas nos resíduos. A cada passo desse processo foram avaliadas as possibilidades de efeitos espaciais (modelos de efeitos aleatórios *versus* efeitos fixos) pelos testes de Hausman para especificação do modelo (Hausman, 1978) e do Multiplicador de Lagrange para efeitos randômicos (Breusch e Pagan, 1980) e temporais (inter-anuais e sazonais) pelo teste F.

A possibilidade de variâncias não homogêneas entre os locais foi examinada com o teste modificado de Wald, segundo Greene (2003); e a possibilidade de autocorrelação temporal, com os testes de correlação serial de primeira ordem, segundo Wooldridge (2002), Drukker (2003) e Baltagi-Li (1991), além da dispersão da série temporal de resíduos. Em seguida, o modelo de regressão de Prais-Winsten foi ajustado aos dados considerando a forma da variância e da autocorrelação indicada pelos testes (ver Greene, 2003). Por fim, possíveis multicolinearidades foram checadas através do fator de inflação de variância (VIF) e análises de resíduos foram efetuadas para checar os pressupostos de normalidade (teste W de Shapiro-Wilk), homocedasticidade (teste de Breusch-Pagan/Cook-Weisberg) e de especificação do modelo (teste RESET de Ramsey, gráfico de resíduo padrão *versus* valores preditos e

variáveis explanatórias) (Greene, 2003). Todas análises foram efetuadas no software Stata 8.0[®], considerando um nível de 5% de significância.

Resultados

Variáveis Explanatórias

O grupo de forrageiras foi formado por 44 espécies (Anexo I), sendo que elas apresentaram estratégias reprodutivas variadas, com gêneros de pequeno (principalmente *Astyanax*, *Leporellus*, *Schizodon*, *Cyphocharax*, *Steindachnerina*, *Apareiodon*, *Eigenmannia*, *Parauchenipterus*, *Trachydoras*, *Loricariichthys* e *Hypostomus*), e de médio a grande porte (principalmente *Leporinus*, *Prochilodus* e *Gymnotus*). A partir da análise exploratória dos dados, foi verificado que esse grupo apresentou flutuações cíclicas, com o comprimento de um ciclo correspondendo a um ano de coleta. Porém, foi notado que as amplitudes e tendências de variação foram diferenciadas para cada ano e local da planície (Fig. 2A). Variações cíclicas também foram observadas para a temperatura. O ciclo anual de temperatura média da água variou pouco de um ano para outro, bem como entre os distintos locais da planície de inundação, porém, a variação sazonal foi evidente, oscilando entre aproximadamente 16 e 32 °C (Fig. 2B).

A transparência da água não apresentou padrões de variação quanto ao espaço e ao tempo, no entanto, verificou-se que, no rio Paraná, esta variável foi relativamente superior ao de outros locais e com tendência crescente ao longo dos anos (Fig. 2C). Os valores de condutividade também foram superiores para o rio Paraná, enquanto que, nas lagoas, a tendência de variação seguiu aproximadamente o de temperatura (Fig. 2D). O pH variou em uma faixa próxima a de neutralidade, entre 5,5 e 8,0, com duas exceções, uma próxima a 5 para o rio Ivinhema, e outra próxima a 9 para a lagoa dos Patos. Novamente, o rio Paraná apresentou, em média, os maiores valores, enquanto que a lagoa do Guaraná apresentou os valores mais baixos (Fig. 2E).

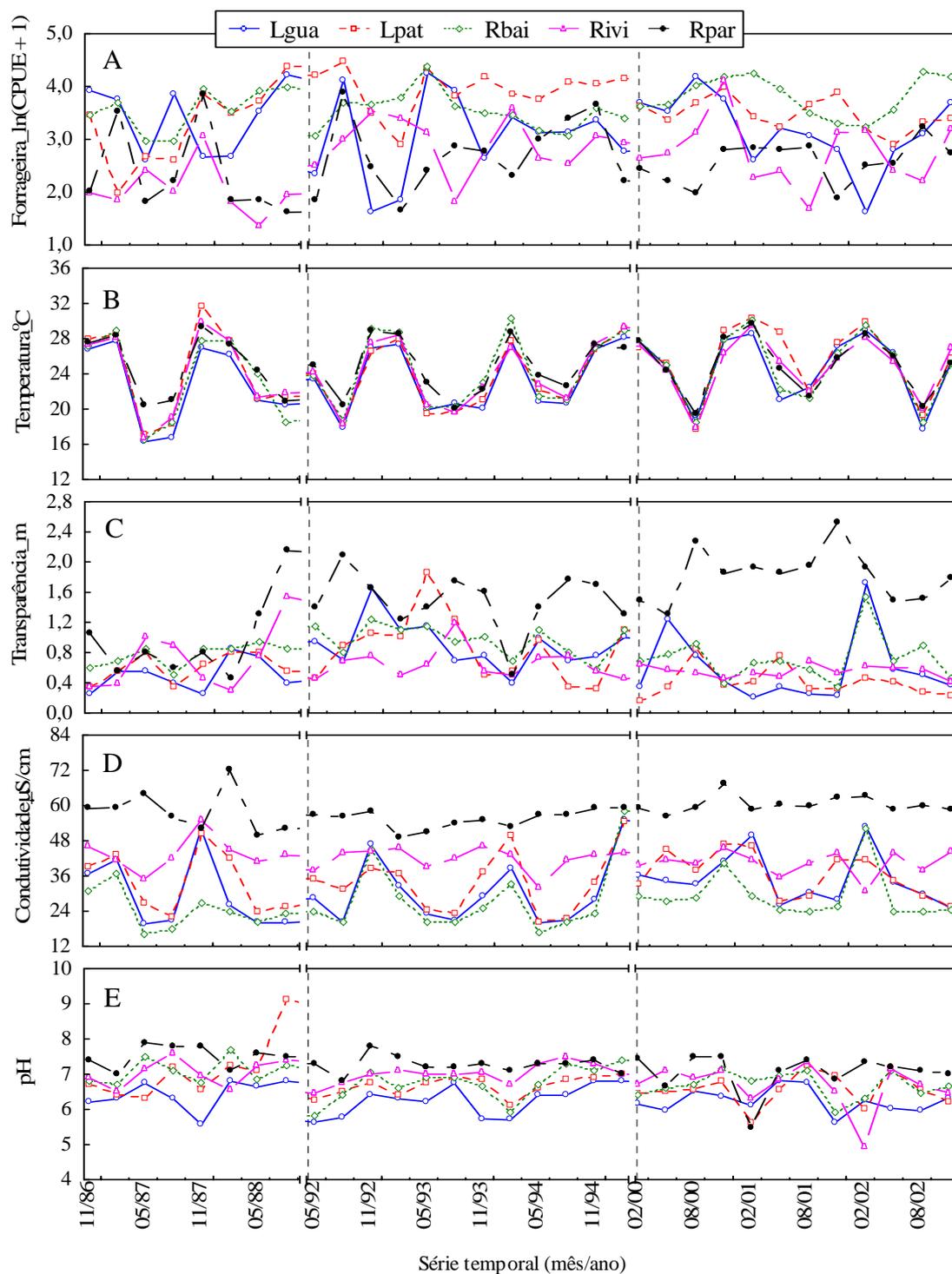


Figura 2 – Variação temporal de presas (A), temperatura da água (B), transparência (C), condutividade elétrica (D) e pH (E) nos locais de amostragens: lagoa do Guaraná (Lgua), lagoa dos Patos (Lpat), rio Baía (Rbai), rio Ivinhema (Rivi) e rio Paraná (Rpar).

Para o nível médio da água do rio Paraná, os maiores valores (cheias mais pronunciadas) ocorreram em 1991, 1992 e 1994 (acima de 450 cm), enquanto que os menores foram registrados em 1986 e 2000 (Fig. 3).

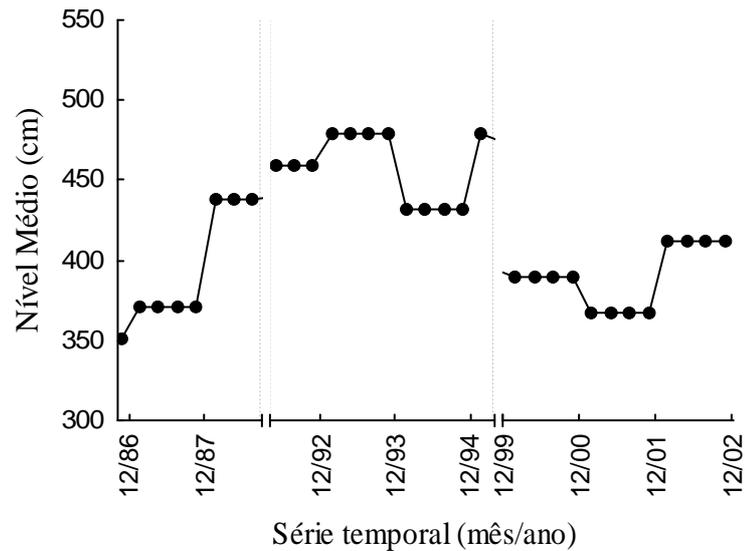


Figura 3 – Nível médio da água do rio Paraná acima da cota de 350 cm na estação fluviométrica de Porto São José durante os meses de outubro a março (cheia).

Variável Resposta: Abundância da Ictiofauna de Piscívoros

A ictiofauna de piscívoros dos locais amostrados da PIARP foi composta por 22 espécies que, de acordo com Suzuki et al. (2004), possuem diferentes estratégias de vida (Anexo I). Entre estas, encontram-se espécies de grande porte, que necessitam migrar para completar seus ciclos reprodutivos e que utilizam a PIARP como locais de desenvolvimento das formas iniciais, como é o caso do *Pseudoplatystoma corruscans*, *Pinirampus pirinampu*, *Raphiodon vulpinus*, *Salminus brasiliensis* e *Sorubim lima*. Espécies não migradoras ou de curta distância, com portes menores, como *Serrasalmus maculatus*, *Serrasalmus marginatus*, *Hoplias aff. malabaricus*, *Acestrorhynchus lacustris*, *Erythrinus erythrinus* e *Hoplerythrinus unitaeniatus*, foram as mais abundantes. Espécies exóticas, como *Astronotus crassipinnis*, *Cichla kelberi* e *Plagioscion squamosissimus*, também tiveram participação neste grupo, principalmente nas amostras mais recentes.

Na identificação do modelo, apenas o pH não apresentou efeito significativo ($p \cong 0,50$) e foi removido. As demais variáveis foram linearmente relacionadas à ictiofauna de piscívoros, com exceção da cheia, que apresentou relação de forma semi-quadrática (Fig. 4). A disponibilidade de forrageiras influenciou positivamente a abundância dos piscívoros. A temperatura da água também influenciou positivamente os piscívoros e se relacionou com a variabilidade sazonal destes (se a temperatura for retirada do modelo, os resíduos tornam-se correlacionados com os meses de coleta, Fig. 4).

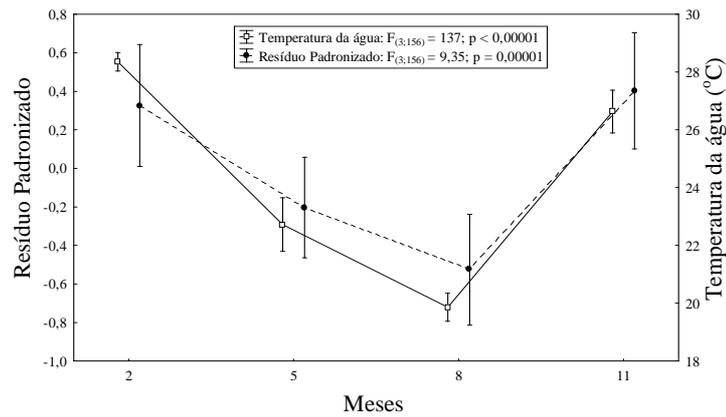


Figura 4 – Médias \pm 95% de intervalo de confiança para temperatura da água e para os resíduos padronizados da regressão múltipla ajustada sem considerar esta variável ($P_{i,t} = \alpha_i + \beta_1 F_{i,t} + \beta_2 TS_{i,t} + \beta_3 CE_{i,t} + \beta_4 UHE_{i,t} + \beta_5 C_{i,t} + \beta_6 C^2_{i,t}$), ambos categorizados pelos meses de coleta.

Efeitos fixos referentes aos locais de amostragem não foram significativos (teste de Hausman: $\chi^2_{(6)} = 5,76$; $p = 0,57$), indicando que as diferenças observadas nas abundâncias da ictiofauna de piscívoros, entre os locais da planície de inundação, foram explicadas pelas variáveis limnológicas incluídas no modelo, permitindo a extrapolação dos resultados para os demais locais da PIARP não amostrados. De fato, se as variáveis transparência e condutividade da água forem removidas, as quais influenciaram negativamente a abundância dos piscívoros, as diferenças locais tornam-se significativas (resíduos correlacionados com os locais, Fig. 5). Tal resultado foi corroborado pela alta porcentagem de explicação da variabilidade das médias locais pelo modelo de efeitos randômicos (93%).

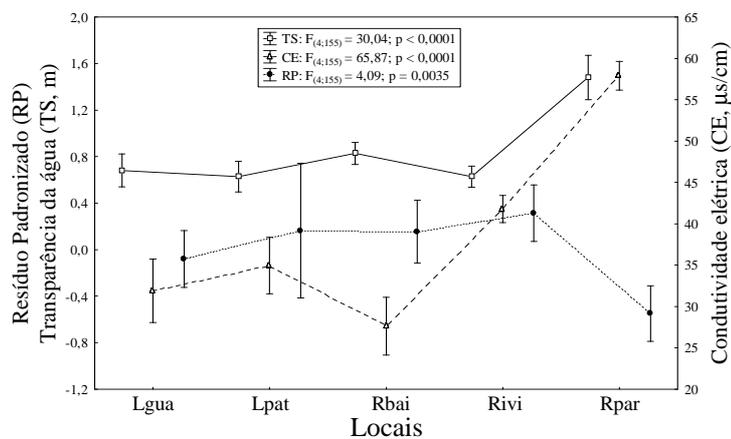


Figura 5 – Médias \pm 95% de intervalo de confiança para condutividade elétrica, transparência e para os resíduos padronizados da regressão múltipla ajustada sem considerar estas variáveis ($P_{i,t} = \alpha_i + \beta_1 F_{i,t} + \beta_2 T_{i,t} + \beta_4 UHE_{i,t} + \beta_5 C_{i,t} + \beta_6 C^2_{i,t}$), ambos categorizados pelos locais de coleta.

Já a variável de maior interesse nesse estudo, ou seja, a cheia no período reprodutivo, absorveu parte significativa das diferenças interanuais observadas (se a cheia for retirada do modelo, os resíduos tornam-se correlacionados com os anos, Fig. 6). Além dessas relações, a implantação da UHE Porto Primavera mostrou efeito positivo sobre a abundância dos piscívoros (variável indicadora significativa; Fig. 7).

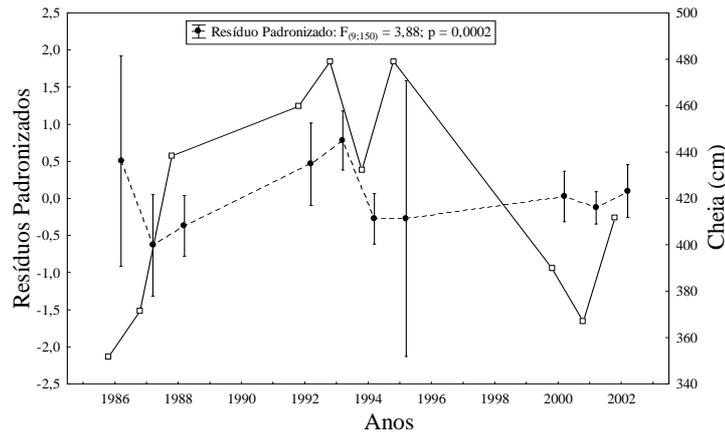


Figura 6 – Valores médios nível acima da cota de 350 cm na estação fluviométrica de Porto São José (cheia) e médias \pm 95% de intervalo de confiança para os resíduos padronizados da regressão múltipla ajustada sem considerar esta variável ($P_{i,t} = \alpha_i + \beta_1 F_{i,t} + \beta_2 T_{i,t} + \beta_5 TS_{i,t} + \beta_6 CE_{i,t}$), ambos categorizados pelos anos de coleta.

No processo de diagnóstico do modelo não foram detectados processos auto-regressivos de primeira ordem (AR(1)). As variâncias mostraram-se heterocedásticas para os locais e, pela inspeção da dispersão dos resíduos, foi evidente que seis observações provenientes da lagoa dos Patos (fora da faixa de 95% de intervalo de predição) foram as que influenciaram esse resultado (Fig. 7). Quatro destas observações (novembro de 1986, fevereiro de 1987, agosto de 1992 e novembro 93) foram caracterizadas pela ocorrência de cardumes de *Serrassalmus* spp, enquanto que as outras duas foram caracterizadas, uma (novembro de 1987) pela ausência de espécies piscívoras e a outra (em fevereiro de 1995) pela presença de poucos indivíduos de *Hoplias* aff. *malabaricus* e *Hoplerythrinus unitaeniatus*.

Assim, o modelo final ajustado foi o de efeitos randômicos, considerando variâncias distintas entre os locais, sem processos auto-regressivos, cujas predições são apresentadas na figura 8 (regressão de Prais-Winsten sem autocorrelação, mas corrigido para variâncias espacialmente heterocedásticas). Esse modelo, apresentado a seguir, respondeu por aproximadamente 50% da variabilidade observada nos dados:

$$P = 15,895 + 0,424F + 0,089T - 0,289TS - 0,015CE + 0,500UHE + (-0,086C + 0,00011C^2)$$

(S.E.; z) (0,078; 5,42) (0,015; 5,92) (0,119; -2,43) (0,005; -3,00) (0,129; 3,86) (0,032; -2,69) (0,00004; 2,89)

onde:

$P = \ln(\text{CPUE}+1)$ da ictiofauna de piscívoros;

F = disponibilidade de forrageiras ($\ln(\text{CPUE}+1)$; indivíduos/100 m² de rede/dia);

T = temperatura da água (°C);

TS = transparência da água (profundidade do disco de Secchi; m);

CE = condutividade elétrica da água (μs/cm);

UHE = variável indicadora: 0 para períodos anteriores ao fechamento da UHE Porto Primavera em 1998 e 1 para períodos posteriores;

C = intensidade de cheia no período reprodutivo (média das cotas acima de 350 cm na estação fluviométrica de Porto São José, rio Paraná; m).

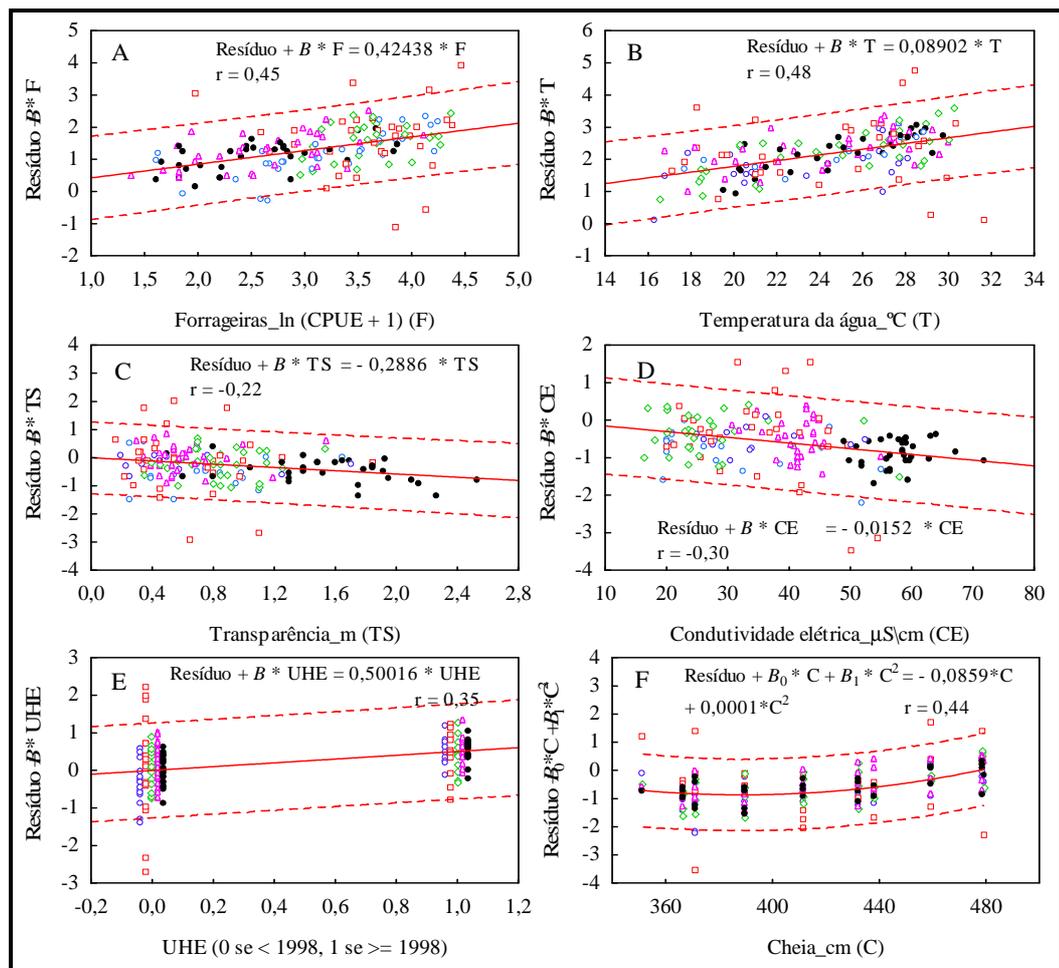


Figura 7 – Regressões parciais com 95% de intervalo de predição obtidas para ictiofauna de piscívoros em função da temperatura da água, abundância de presas, cheia, condutividade elétrica, transparência e períodos de coleta (0 para anterior ao ano 2000 e 1 para posterior). Circulo azul = lagoa do Guaraná, quadrado vermelho = lagoa dos Patos, losango verde = rio Baia, triângulo lilás = rio Ivinhema e circulo preto = rio Paraná.

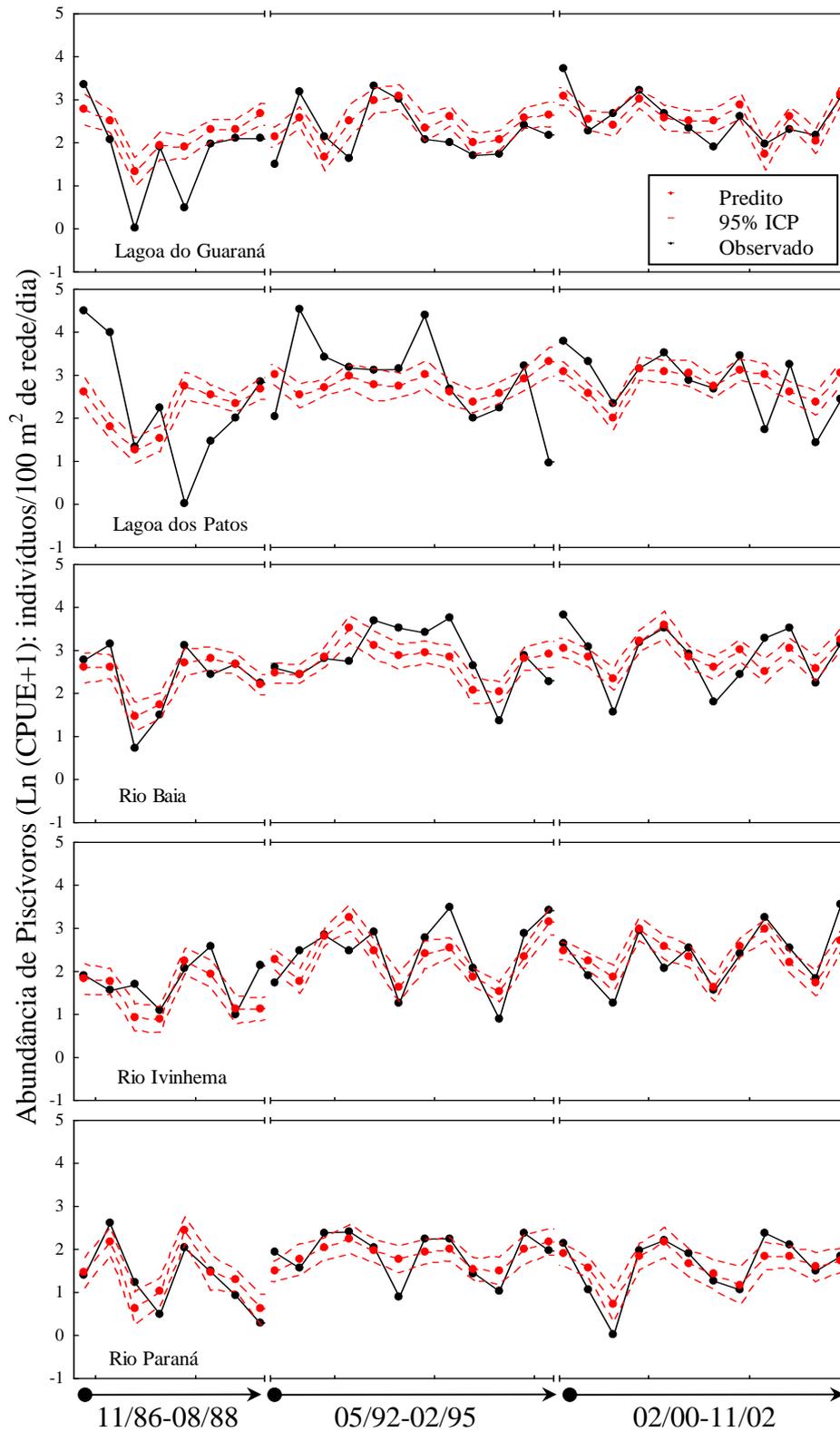


Figura 8. Abundâncias observadas e previstas com intervalo de 95% de previsão (ICP) para os piscívoros nos locais amostrados da planície de inundação do alto rio Paraná.

Quando repetida a análise de regressão sobre um subgrupo de dados, formado pela exclusão das observações provenientes da lagoa dos Patos, obtiveram-se novamente as

mesmas variáveis significativas no modelo. No entanto, a porcentagem de explicação aumentou para 68% e os pressupostos foram todos alcançados (teste RESET de Ramsey para variáveis omitidas, usando potencias de segunda e terceira ordem dos valores ajustados de piscívora: $F_{(3, 117)} = 1,45$; $p = 0,23$; e potencias de segunda e terceira ordem das variáveis explicativas: $F_{(16, 105)} = 0,94$; $p = 0,52$; multicolinearidades fracas: $VIF < 2,2$; teste W de Shapiro-Wilk para normalidade dos resíduos: $W = 0,99$; $p = 0,86$; teste de Breusch-Pagan/Cook-Weisberg para homogeneidade de variância: $\chi^2_{(1)} = 0,82$; $p = 0,36$). Embora as porcentagens de explicação tenham sido distintas, a maior variabilidade observada nas abundâncias da lagoa dos Patos não resultou em viés nos parâmetros (teste de Hausman para variações não sistêmicas nos coeficientes: $\text{Chi}^2_{(6)} = 9,77$; $p = 0,13$), o que reforça a validade do modelo ajustado sobre todas as observações.

Discussão

As variações espaço-temporais observadas nas densidades populacionais da assembléia de piscívoros apresentaram um componente determinístico, explicado por variáveis abióticas e bióticas; uma tendência crescente ao longo dos anos não capturada pelas variáveis analisadas, mas explicada pela variável boneco utilizada para diferenciar os períodos anteriores e posteriores à implantação da UHE Porto Primavera em 1998; e um alto termo estocástico que representou cerca da metade da variabilidade. Observações como as utilizadas neste estudo, formadas de longas séries temporais de seções transversais, estão sujeitas aos diversos fatores que operam em escalas distintas. Variações sazonais possivelmente estão relacionadas às alterações ambientais que ocorrem no decorrer de um ano, sendo mais ou menos semelhantes de um ano para outro. Já as variações que ocorrem entre um ano e outro devem se relacionar com fatores que operam em escalas anuais, como intensidades de cheias nos períodos reprodutivos; enquanto que as variações entre locais distintos são caracterizadas pelas peculiaridades de cada um. Dessa forma, as técnicas de análises de dados em painel parecem ser as mais apropriadas para abordar o assunto, pois nelas os componentes espacial e temporal são explícitos no modelo, permitindo estimativas robustas mesmo na presença de heterocedasticidade espacial e/ou processos auto-regressivos. Assim, as possibilidades citadas acima foram, até certo grau, contempladas no modelo preditivo apresentado e são discutidas nos próximos parágrafos, com maior ênfase sobre o efeito da cheia e a possibilidade de manipulação de nível para beneficiar a ictiofauna avaliada.

Os efeitos observados em relação à disponibilidade de presas, a temperatura da água, a transparência e a condutividade elétrica foram os esperados. O aumento da ictiofauna de piscívoros em decorrência da maior disponibilidade de presas corrobora a teoria de forrageamento ótimo (MacArthur e Pianka, 1966). Essa descreve que os predadores, ou piscívoros, tendem a se concentrarem onde a disponibilidade de presas, ou espécies forrageiras, é maior. Isso porque, com uma maior densidade de alimentos, a chance de um predador encontrar uma presa em tempo mais curto é mais provável, ou seja, o gasto energético com a procura tende a ser menor [segundo Lotka (1925), a probabilidade de encontro é diretamente proporcional ao produto das densidades de presas e predadores]. Além disso, o incremento na disponibilidade de espécies forrageiras pode resultar numa elevação da densidade de piscívoros, refletindo o resultado de condições ambientais mais favoráveis para ambos forrageiros e piscívoros (efeito *Bottom up*). Relações positivas entre piscívoros e presas já foram identificadas para planícies de inundações (Okada et al., 2003; Piana et al., 2006a e b), bem como para reservatórios (Silva, 2006; Pelicice et al., 2005) e lagos (Jackson et al., 2001). No entanto, a intensidade dessa relação pode ser influenciada pela temperatura da água (Petry, 2005) e por fatores relacionados à capacidade de detecção de presas pelos predadores (Rodriguez e Lewis, 1997; Pekcan-Hekim, 2007).

A temperatura é um dos principais fatores ambientais que afetam a ictiofauna, pois altas temperaturas produzem elevadas demandas fisiológicas (Jackson et al., 2001). Estudos têm mostrado que sua influência incide sobre todo o ciclo de vida das espécies, tanto de regiões tropicais como de temperadas, desde o início do processo reprodutivo (Vazzoler, 1996), incubação de ovos, sobrevivência e duração do estágio larval (O'Connor et al., 2007), crescimento e fator de condição (Brett, 1979; Piana, et al., 2003), taxas de reações metabólicas e de alimentação (Brett, 1979; Petry et al., 2007), até as relações comportamentais (Castonguay & Cyr, 1998), com conseqüências nas relações inter-específicas (Persson, 1986; Petry et al., 2007). Por exemplo, Bergman (1987) observou que a taxa de captura, ou a habilidade de forragear de dois percídios, *Perca fluviatilis* e *Gymnocephalus cerneuus*, aumentou com o incremento da temperatura. Isso pode explicar as variações sazonais observadas nas abundâncias dos piscívoros, pois para um ciclo anual, as maiores abundâncias foram observadas nos meses mais quentes. Já, a variação espacial foi influenciada, em parcela significativa, pelas características abióticas dos locais.

Os decréscimos nas abundâncias de piscívoros onde as condutividades elétricas e transparências de água foram maiores indicam uma preferência desse grupo por locais mais turvos. Embora a preferência de presas por ambientes turvos (Pekcan-Hekim, 2007) também

resulte na elevação local de piscívoros, conforme observado, as baixas multicolinearidades observadas entre as espécies forrageiras, condutividade e transparência da água, permitem inferir que a quantidade de predadores para cada presa (predador/presa) diminui com o aumento da transparência da água e condutividade. O decréscimo da transparência da água diminui a distância com que o predador detecta a presa e inicia o ataque, aumentando a chance de a presa perceber primeiramente a presença do predador e fugir antes do ataque, o que reduz o risco de predação (Abrahams e Kattenfeld, 1997; Pekcan-Hekim, 2007). Porém, iniciado o ataque, a chance de sucesso é maior, pois a distância é menor e, nesse sentido, ambientes turvos podem ser preferenciais tanto para presas como para predadores. Segundo Utne-Palm (2002), a turbidez pode ser um fator estruturador de comunidades, com sua elevação favorecendo algumas espécies e grupos de tamanhos de peixes (planctívoros e larvas de peixes) em detrimento dos piscívoros adultos. Além disso, a de movimentação das espécies também são diferentemente afetadas pela turbidez (Richardson et al., 2001; Piana, 2008). Assim, a capacidade visual das espécies altera as dinâmicas relacionadas às interações entre presas e predadores, com a turbidez dando “cobertura” às presas (Gadomski e Parsley, 2005).

O aumento da ictiofauna de piscívoros após a formação da UHE Porto Primavera deve ser interpretado com cautela, pois foram avaliados somente três anos posteriores ao fechamento de suas comportas. Tal elevação pode ter sido o resultado de um aumento da visibilidade ocasionado pela aumento da transparência da água ao longo dos anos, deixando as presas mais vulneráveis à predação. Se esse for o caso, o aumento da abundância de piscívoros tende a ser momentâneo, até que o estoque de espécies forrageiras decresça e um novo ponto de equilíbrio para a interação presas-predadores seja atingido, porém a um valor inferior ao anterior, conforme a previsão dos modelos de predação de Lokta (1925) e Volterra (1926) e a própria relação observada nesse estudo. Outros estudos realizados na PIARP também identificaram que os piscívoros são agentes eficientes na regulação populacional das espécies forrageiras (Okada et al., 2003; Petry, 2005; Piana et al., 2006a e b). A elevação da transparência da água após o fechamento da UHE Porto primavera, resultante do efeito que os reservatórios exercem sobre a retenção de nutrientes (Ney, 1996), é um dos fatores que favorecem a predação. Outros efeitos significativos da implantação da UHE Porto Primavera sobre a ictiofauna na PIARP foram a descaracterização original de sazonalidade e conectividade entre o rio e as áreas de várzea da planície de inundação (Petry et al., 2003), ocasionada pela elevação da amplitude de variação diária de nível (Souza Filho et al., 2004) e diminuição da amplitude anual de variação mensal do mesmo (Agostinho et al., 2007).

O regime hídrico do rio Paraná é amplamente reconhecido como o principal agente estruturador das assembléias de peixes na PIARP. O efeito observado da cheia sobre a abundância dos piscívoros sugere que, embora a intensificação do rio com a planície de inundação inicie na cota de 350 cm (Thomaz et al., 1997), são necessários níveis superiores a 430 cm para que ocorram incrementos significativos na abundância dos piscívoros. Comunello (2001), na tentativa de modelar a dinâmica de inundação na PIARP, observou que cheias expressivas ocorrem a partir da marca de 450 cm da régua na estação fluviométrica de Porto São José, nível em que o rio Paraná inunda grande parte da planície por intermédio do rio Ivinhema. O modelo também sugere que, na medida em que as cheias são intensificadas durante o período reprodutivo, as abundâncias aumentam numa taxa crescente. Esse resultado reforça o anterior, ou seja, de que com o alagamento da planície e subsequente decomposição da vegetação alagada, ocorre um enriquecimento nutricional na água. Isso se reflete em acréscimos de produtividade para os diversos níveis da cadeia alimentar (Welcomme, 1985; Junk et al., 1989). Além da disponibilidade de alimentos para os adultos, a cheia disponibiliza locais apropriados para reprodução e proteção de larvas e juvenis contra predadores, contribuindo para a persistência local das espécies (Gubiani et al., 2007). Segundo Dewey e Jennings (1992), a vegetação inundada proporciona habitats com estruturas complexas, com mais alimento e abrigo. A alta disponibilidade de alimento nas áreas inundadas eleva a taxa de crescimento das espécies de peixes e, dessa forma, aumenta suas probabilidades de sobrevivência (Halyk e Balon, 1983). Juradja et al. (2004) observaram, em experimento controlado de inundação, que as abundâncias, tanto de jovens de até um ano como de adultos, foram beneficiadas pela cheia, chegando a ser 100 vezes maior para ambientes inundados do que aqueles sem inundações. Na PIARP, Agostinho e Zalewski (1995) observaram que em anos sem cheias as densidades de piscívoros e forrageiras diminuíram significativamente em relação aos anos com cheias. Esses mesmos autores relatam ainda que a recuperação de espécies forrageiras ocorreu de forma mais acelerada que a de piscívoros, possivelmente devido ao menor ciclo de vida das espécies que compõem esse grupo.

A influência da cheia também é diferenciada entre as estratégias de vida das espécies na PIARP. Agostinho et al. (2001) observaram que as atividades reprodutivas foram mais intensas em indivíduos migradores nos anos de grandes cheias; em indivíduos sedentários nos anos sem cheias e; em indivíduos de curta migração nos anos de cheias intermediárias. O efeito quadrático da cheia sobre os piscívoros pode estar relacionado a esse fato, pois este grupo foi formado por espécies de diferentes estratégias reprodutivas (ver Anexo I). Investigando o efeito de diferentes atributos do nível hidrométrico sobre grupos de estratégias

de vida distintos, Agostinho et al. (2004) encontraram relações com a duração do período de cheias sobre a abundância do grupo de espécies migradoras, sendo essas favorecidas em anos com mais de 75 dias de águas superiores à cota de 350 cm durante o período de setembro a março. Porém, cabe justificar que, nesse estudo, não foi avaliada a duração de dias de cheia devido à alta correlação positiva apresentada com a média do nível de água, o que elevaria consideravelmente a probabilidade de erro tipo I. No entanto, as relações identificadas nesse estudo são concordantes aos de Agostinho et al. (2004), pois nos anos com cheias superiores a cota de 430 cm, suas durações foram em torno de 3 meses.

Considerações finais

Esse estudo foi pioneiro na utilização da análise de dados em painel para construir um modelo preditivo, baseado em amplas séries temporais de seções transversais, de uma planície de inundação neotropical. Tal análise possui a vantagem, sobre os métodos tradicionais empregados em estudos ecológicos, de combinar séries temporais com seções transversais e levar em consideração, simultaneamente, fontes de variações espaço-temporais que em análises separadas não são possíveis. Depois de identificadas estas fontes, elas podem ser controladas no processo de estimação de parâmetros, resultando em estatísticas eficientes e não viesadas (Greene, 2003). Ressalta-se, ainda, que uma ampla gama de testes de diagnósticos do modelo foram utilizadas para verificar os pressupostos do mesmo.

A partir desse protocolo de análise, que resultou na construção de um modelo capaz de prever mais da metade da variabilidade total contida nos dados, foi observado que a abundância de piscívoros na PIARP é favorecida pela elevação na disponibilidade de presas, possuindo variações sazonais relacionadas com a temperatura e espaciais decorrentes da transparência e condutividade elétrica da água. Diferenças inter-anuais na abundância dos piscívoros foram, em grande parte, explicadas pela intensidade da cheia no período reprodutivo, que vai de outubro a março, sendo o grupo altamente favorecido em anos com cheias que apresentam médias superiores à cota de 430 cm na estação fluviométrica de Porto São José, rio Paraná, com duração de aproximadamente 3 meses. Assim, levando em consideração que cheias intensas também são favoráveis às espécies migradoras (Agostinho et al., 2004), os resultados desse estudo indicam que as ações de manejo devem almejar estes valores de nível durante as épocas reprodutivas, visando à elevação do tamanho populacional deste grupo trófico.

Agradecimentos

Sinceros agradecimentos são direcionados ao Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aqüicultura – Nupélia, pela disponibilização do banco de dados para realização deste estudo, aos pesquisadores deste núcleo pelas valiosas informações fornecidas e a CAPES pelo suporte financeiro.

Referências

- Abrahams, M., Kattenfeld, M., 1997. The role of turbidity as a constraint on predator-prey interactions in aquatic environments. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 403, 169-174.
- Agostinho, A.A., Zalewski, M., 1995. The dependence of fish community structure and dynamics on floodplain and riparian ecotone zone in Paraná River, Brazil. *Hydrobiologia* 303, 141-148.
- Agostinho, A.A., Zalewski, M., 1996. A planície alagável do alto rio Paraná: importância e preservação. EDUEM, Maringá, PR, BR, 100 pp.
- Agostinho, A.A., Thomaz, S.M., Minte-Vera, C.V., Winemiller, K.O., 2000. Biodiversity in the high Paraná river floodplain. In: Gopal, B., Junk, W.J., Davis, J.A. (eds.), *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation*. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, pp. 89-118.
- Agostinho, A.A., Gomes, L.C., Zalewski, M., 2001. The importance of floodplains for the dynamics of fish communities of the upper river Paraná. *Ecohydrol. Hydrobiol.* 1, 209-217.
- Agostinho, A.A., Gomes, L.C., Suzuki, H.I., Julio Jr, H.F., 2003. Migratory fish from the upper Paraná River basin, Brazil. In: Carolsfeld, J., Harvey, B., Ross, C., Baer, C. (eds.), *Migratory fish of South America: biology, social importance and conservation status*. World Fisheries Trust, the World Bank and the International Development Research Centre. Victoria, pp. 19-99.
- 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. *Rev. Fish Biol. Fish.* 14, 11-19.
- Agostinho, A.A., Gomes, L.C., Pelicice, F.M., 2007. *Ecologia e manejo de recursos pesqueiros em reservatórios do Brasil*. EDUEM, Maringá, PR, BR, 501 pp.
- Baltagi, B.H., Li, Q., 1991. A joint test for serial correlation and random individual effects. *Statist. Probab. Lett.* 11: 277-280.
- Bergman, E., 1987. Temperature-dependent differences in foraging ability of two percids, *Perca fluviatilis* and *Gymnocephalus cernuus*. *Environ. Biol. Fishes* 19, 45-53.
- Bini, L.M., 1996. Influência do pulso de inundação nos valores de fitomassa de três espécies de macrófitas aquáticas na planície de inundação do alto rio Paraná. Brazil. *Arch. Biol. Technol.* 39, 715-725.

- Brett, J.R., 1979. Environmental factors and growth. In: Hoar, W.S., Randall, D.J., Brett, J.R. (eds.) Fish physiology, vol. VIII. Academic Press, New York, NY, USA, pp. 599-675.
- Breusch, T.S., Pagan, A.R., 1980. The lagrange multiplier test and its applications to model specification in econometrics. R. E. Stud. 47, 239-253.
- Bulla, C.K., 2006. O papel das macrófitas aquáticas flutuantes no desenvolvimento e dispersão de peixes da Planície de Inundação do Alto Rio Paraná. Dissertação (Mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais) - Universidade Estadual de Maringá, Maringá.
- Castonguay, M., Cyr, D.G., 1998. Effects on temperature on spontaneous and thyroxine stimulated locomotor activity of *Atlantic cod*. J. Fish Biol. 53, 303-313.
- Comunello, É., 2001. Dinâmica de inundação de áreas sazonalmente alagáveis na planície aluvial do alto rio Paraná. Dissertação (Mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais) - Universidade Estadual de Maringá, Maringá, 40p.
- De Robertis, A., Ryer, C.H., Veloza, A., Brodeur, R.D., 2003. Differential effects of turbidity on prey consumption of piscivorous and planctivorous fish. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 6012, 1517-1526.
- Dewey, M.R., Jennings, C.A., 1992. Habitat use by larval fishes in a backwater lake of the Upper Mississippi River. J. Freshwat. Ecol. 7, 363-372.
- Drukker, D.M., 2003. Testing for serial correlation in linear panel-data models. The Stata Journal 3, 168-177.
- Gadomski, D.M., Parsley, J.M., 2005. Effects of turbidity, light level, and cover on predation of white sturgeon larvae by prickly sculpins. Trans. Am. Fish. Soc. 134, 369-374.
- Gomes, L.C., Agostinho, A.A., 1997. Influence of the flooding regime on the nutritional state and juvenile recruitment of the curimba, *Prochilodus scrofa*, Steindachner, in upper Paraná River, Brazil. Fish. Mgmt. Ecol. 4, 263-274.
- Greene, W.H., 2003. Econometric Analysis. 5nd ed. Prentice Hall, New Jersey, NJ, USA, 1026 pp.
- Gubiani, É.A., Gomes, L.C., Agostinho, A.A., Okada, E.K., 2007. Persistence of fish populations in the upper Paraná River: effects of water regulation by dams. Ecol. Freshwat. Fish 16, 191-197.
- Hahn, H.S., Andrian, I.F., Fugi, R., Almeida, V.L.L., 1997. Ecologia trófica. In: Vazzoler, A.E.A.M., Agostinho, A.A., Hahn, N.S. (eds.), A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e sócioeconômicos. EDUEM, Maringá, PR, BR, pp. 117-156.
- Hahn, N.S., Fugi, R., Andrian, I.F., 2004. Trophic ecology of the fish assemblages. In: Thomaz, S.M., Agostinho, A.A., Hahn, N.S. (eds). The upper Paraná River and its floodplain. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, pp. 247-270.
- Halyk, L.C., Balon, E.K., 1983. Structure and ecological production of the fish taxocene of a small floodplain system. Can. J. Zool. 61, 2446-2464.
- Hausman, J.A., 1978. Specification tests in econometrics. Econometrica, 46, 1251-1271.
- Hilborn, R., Mangel, C., 1997. The Ecological Detective: Confronting Models with Data. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA, 330 pp.

- Hixon, M.A., Palaca, S.W., Sandin, S.A., 2002. Population regulation: historical context and contemporary challenges of open versus closed systems. *Ecology* 83, 1490-1508.
- Jackson, D.A., Peres-Neto, P.R., Olden, J.D., 2001. What controls who is where in freshwater fish communities - the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58, 157-170.
- Junk, W.J., Bayley, P.B., Sparks, R.E., 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 106, 110-127.
- Jurajda, P., Ondračková, M., Reichard, M., 2004. Managed flooding as a tool for supporting natural fish reproduction in man-made lentic water bodies. *Fish. Mgmt. Ecol.* 11, 237-242.
- Lansac-Tôha, F.A., Bonecker, C.C., Velho, L.F.M., Takahashi, E.M., Nagae, M.Y., 2004. Zooplankton in the upper Paraná River floodplain: composition, richness, abundance and relationships with the hydrological level and the connectivity. In: Agostinho, A.A., Rodrigues, L., Gomes, L.C., Thomaz, S.M., Miranda, L.E. (eds.), *Structure and functioning of the Paraná River and its floodplain: LTER – site 6*. EDUEM, Maringá, PR, BR, pp. 75-84.
- Lotka, A.J., 1925. *Elements of physical biology*. Williams and Wilkins, Baltimore. [Reprinted in 1956: *Elements of mathematical biology*. Dover Publications, Inc., New York, New York].
- Lowe-McConnell, R.H., 1964. The fishes of the *Rupununi savanna* district of British Guiana, South America. Part 1. Ecological Groupings of fish species and effects of seasonal cycle on the fish. *J. Limn. Soc. Lond. Zool.* 45, 103-143.
- Lowe-McConnell, R.H., 1987. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom, 382 pp.
- Luz-Agostinho, K.D.G., Agostinho, A.A., Gomes, L.C., Julio Jr., H.F., 2008. Influence of flood pulses on diet composition and trophic relationships among piscivorous fish in the upper Paraná River floodplain. *Hydrobiologia* 607, 187-198.
- Luz-Agostinho, K.D.G., 2005. *Influência da regulação do regime de cheias sobre a alimentação e aspectos nutricionais de peixes piscívoros da planície de inundação do rio Paraná*. Tese (Doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais) - Universidade Estadual de Maringá. 49 p.
- MacArthur, R.H., Pianka, E.R., 1966. On the optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.* 100, 603-609.
- Machado-Allison, A., 1990. *Ecología de los peces de las áreas inundables de los llanos de Venezuela*. *Interciencia* 15, 411-421.
- Marmulla, G., 2001. *Dams, fish and fisheries: Opportunities, challenges and conflict resolution*. FAO Fish. Tech. Pap. 419, Rome, 166 pp.
- Matthews, W.J., 1998. *Patterns in freshwater fish ecology*. Chapman and Hall, New York, NY, USA, 756 pp.
- Miranda, L.E., 2001. A review of guidance and criteria for managing reservoirs and associated riverine environments to benefit fish and fisheries. In: Marmulla, G. (ed.). 2001. *Dams, fish and fisheries. Opportunities, challenges and conflict resolution*. FAO Fish. Tech. Pap. 419, Rome, pp. 91-138.

- Moyle, P.B., Cech Jr., J.J., 1988. Fishes: an introduction to ichthyology, 2nd ed. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ, USA, 559 pp.
- Murdoch, W.W., Kendal, B.E., Nisbet, R.M., Briggs, C.J., McCauley, E., Bolser, R., 2002. Single-species models for many-species food webs. *Nature* 417, 541-543.
- Neiff, J.J., 1990. Ideas para la interpretacion ecológica del Paraná. *Interciencia* 15, 424-441.
- Ney, J.J., 1996. Oligophication and its discontents: effects of reduced nutrient loading on reservoir fisheries. In: Miranda, L.E., Devries, D.R. (eds.). *Multidimensional approaches to reservoir fisheries management*. American Fisheries Society, Bethesda, MD, USA, pp. 285-295.
- O'Connor, M.I., Bruno, J.F., Gaines, S.D., Halpern, B.S., Lester, S.E., Kinlan, B.P., Weiss, J.M., 2007. Temperature control of larval dispersal and the implications for marine ecology, evolution, and conservation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104, 1266-1271.
- Okada, K.O., Agostinho, A.A., Petrere Jr., M., Penczak, T., 2003. Factors affecting fish diversity and abundance in drying pools and lagoons in the upper Paraná River basin, Brazil. *Ecohydrol. Hydrobiol.* 3, 97-110.
- Ornellas, A.B., Coutinho, R., 1998. Spatial and temporal patterns of distribution and abundance of a tropical fish assemblage in a seasonal Sargassum bed, Cabo Frio Island, Brazil. *J. Fish. Biol.* 53, 198-208.
- Pagioro, T.A., Thomaz, S.M., 1999. Decomposition of *Eichornia azurea* from limnologically different environments of the Upper Paraná River floodplain. *Hidrobiologia* 411: 45-51.
- Pegg, M.A., McClelland, M.A., 2004. Spatial and temporal patterns in fish communities along the Illinois River. *Ecol. Fresh. Fish.* 13, 125-135.
- Pekcan-Hekim, Z., 2007. Effects of turbidity on feeding and distribution of fish. Academic dissertation, University of Helsinki, Finland, 39p.
- Pelicice, F.M., Abujanra, F., Fugi, R., Latini, J.D., Gomes, L.C., Agostinho, A.A., 2005. A piscivoria controlando a produtividade em reservatórios: explorando o mecanismo top down. In: Rodrigues, L., Thomaz, S.K., Agostinho, A.A., Gomes, L.C. (eds.), *Produtividade em reservatórios e bioindicadores*. Rima, São Carlos, SP, BR, pp. 293-302.
- Persson, L., 1986. Temperature-induced shift in foraging ability in two fish species, roach (*Rutilus rutilus*) and perch (*Perca fluviatilis*): implications for coexistence between poikilotherms. *J. Anim. Ecol.* 55, 829-839.
- Petry, A.C., 2005. A traíra *Hoplias* aff. *malabaricus* (Bloch, 1794) na planície de inundação do alto rio Paraná: Influência sobre as assembléias de peixes e aspectos de auto-ecologia. Tese (Doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais) - Universidade Estadual de Maringá. 70p.
- Petry, A.C., Agostinho, A.A., Gomes, L.C., 2003. Fish assemblages of tropical foodplain lagoons: exploring the role of connectivity in a dry year. *Neotrop. Ichthyol.* 1, 111-119.
- Petry, A.C., Agostinho, A.A., Piana, P.A., Gomes, L.C., 2007. Effects of temperature on prey consumption and growth in mass of juvenile trahira *Hoplias* aff. *malabaricus* (Bloch, 1794). *J. Fish Biol.* 70, 1855-1864.
- Piana, P.A., 2008. A movimentação de peixes em um mecanismo de transposição do alto rio Paraná: influência de fatores locais e regionais. Exame Geral de Qualificação (Doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais) - Universidade Estadual de Maringá, Maringá, 28p.

- Piana, P.A., Baumgartner, G., Gomes, L.C., 2003. Influência da temperatura sobre o desenvolvimento de juvenis da piapara (*Leporinus cf. obtusidens*). *Acta Scientiarum: Biological Sciences* 25, 87-94.
- Piana, P.A., Gomes, L.C., Agostinho, A.A., 2006a. Comparison of predator-prey interaction models for fish assemblages from the neotropical region. *Ecol. Model.* 192, 259-270.
- Piana, P.A., Gomes, L.C., Cortez, E.M., 2006b. Factors influencing *Serrapinnus notomelas* (Characiformes: Characidae) populations in upper Paraná River floodplain lagoons. *Neotrop. Ichthyol.* 4, 81-86.
- Richardson, J., Rowe, D.K., Smith, J.P., 2001. Effects of turbidity on the migration of juvenile banded kokopu (*Galaxias fasciatus*) in a natural stream. *N. Z. J. Mar. Freshwat. Res.* 35, 191-196.
- Rodrigues, L., Campos Bicudo, D., 2004. Periphytic algae. In: Thomaz, S.M., Agostinho, A.A., Hahn, N.S. (eds.), *The upper Paraná River and its floodplain*. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, pp. 125-144.
- Rodriguez, M.A., Lewis, W.M.Jr., 1997. Structure of fish assemblages along environmental gradients in floodplain lakes of the orinoco river. *Ecol. Monogr.* 67, 109-128.
- Silva, G.C., 2006. Comportamento de forrageamento de *Acestrorhynchus pantaneiro* Menezes, 1992 no reservatório de Manso/MT. Dissertação (Mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais) - Universidade Estadual de Maringá, Maringá, 39p.
- Souza Filho, E.E., Rocha, P.C., Comunello, E., Stevaux, J.C., 2004. Effects of the Porto Primavera Dam on physical environment of the downstream floodplain. In: Thomaz, S.M., Agostinho, A.A., Hahn, N.S. (eds.), *The upper Paraná River and its floodplain*. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, pp. 55-74.
- Thomas, L., 1996. Monitoring long-term population change: why are there so many analysis methods? *Ecology* 77, 49-58.
- Thomaz, S.M., Roberto, M.C., Bini, L.M., 1997. Caracterização limnológica dos ambientes aquáticos e influência dos níveis fluviométricos. In: Vazzoler, A.E.A.M., Agostinho, A.A., Hahn, N.S. (eds.), *A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e sócioeconômicos*. EDUEM, Maringá, PR, BR, pp. 73-102.
- Thomaz, S.M., Pagioro, T.A., Bini, L.M., Roberto, M.C., Rocha, R.R.A., 2004. Limnological Characterization of the aquatic environments and the influence of the hydrometric levels. In: Thomaz, S.M., Agostinho, A.A., Hahn, N.S. (eds.), *The upper Paraná River and its floodplain*. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, pp. 75-102.
- Thomaz, S.M., Bini, L.M., Bozelli, R.L., 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia* 579, 1-13.
- Train, S., Rodrigues, L.C., 2004. Phytoplanktonic Assemblages. In: Thomaz, S.M., Agostinho, A.A., Hahn, N.S. (eds.), *The upper Paraná River and its floodplain*. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, pp. 103-124.
- Utne-Palm, A.C., 2002. Visual feeding of fish in a turbid environment: physical and behavioural aspects. *Mar. Freshwat. Behav. Physiol.* 35, 111-128.
- Vannote, R.L., Minshall, G.W., Cummins, K.W., Seedell, J.R., Cushing, C.E., 1980. The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 130-137.
- Vazzoler, A.E.A.M., 1996. *Biologia da reprodução de peixes Teleósteos: teoria e prática*. EDUEM, Maringá, PR, BR, 169 pp.

- Veríssimo, S., 1999. Influência do regime hidrológico sobre a ictiocenose de três lagoas da planície aluvial do alto rio Paraná. Tese de Doutorado, Universidade Federal de São Carlos, Brasil, 88 p.
- Volterra, V., 1926. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature* 118, 556-560.
- Welcomme, R.L., 1979. Fisheries ecology of floodplain rivers. Logman, Londres, United Kingdom, 317 pp.
- Welcomme, R.L., 1985. River fisheries. FAO Fish. Tech. Pap. 262. Rome, 330 pp.
- Winemiller, K.O., 1989. Patters of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia*, 81, 225-241.
- Wooldridge, J.M., 2002. Econometric analysis of cross section and panel data. The MIT Press, Cambridge, Massachusetts, USA, 784 pp.
- Wootton, R.J., 1990. Ecology of teleost fishes. Chapman & Hall, New York, NY, USA, 404 pp.

Artigo II

Regulação populacional em *Prochilodus lineatus* (Pisces, Characiformes, Valenciennes, 1837): explorando o componente determinístico com uso da análise de dados em painel para longas séries temporais

Resumo

As populações apresentam flutuações em abundância no tempo e no espaço, parte randômica e parte determinada por processos reguladores (determinística). Nesse trabalho, foram avaliadas diferentes fontes potenciais de regulação populacional sobre a abundância numérica do curimba *Prochilodus lineatus*, em cinco locais do remanescente da planície de inundação do alto rio Paraná, no período de novembro de 1986 a novembro de 2005. Para tanto, foi utilizada a análise de dados em painel, com enfoque preditivo, na qual as séries temporais provenientes dos locais consistem em painéis, os quais são avaliados conjuntamente através de técnicas de regressões múltiplas. Além de considerar a estrutura espaço-temporal dos dados, fornecendo previsões mais confiáveis, esse método de análise possui as vantagens de controlar processos auto-regressivos e heterocedasticidades espaciais, os quais, quando não considerados, podem obscurecer as relações existentes. Como fontes de regulação populacional foram avaliadas a predação, competição, pH, temperatura, transparência, condutividade elétrica, implantação da UHE Porto Primavera e a intensidade de cheia durante o período reprodutivo. Pode-se inferir que: i) as interações de predação e competição não foram determinantes das variações na abundância de *P. lineatus*; ii) diferenças espaciais observadas ocorreram em função da condutividade elétrica da água; iii) diferenças temporais foram determinadas pela intensidade da cheia no período reprodutivo da espécie e; iv) a construção da UHE Porto Primavera negativamente afetou os ambientes mais relacionados com o regime de fluxo do rio Paraná. Assim, foi evidenciado que a regulação populacional de *P. lineatus*, na planície de inundação do alto rio Paraná, é altamente dependente da intensidade de cheia no período reprodutivo. Desta forma, entre as ações de manejo para manutenção da diversidade biológica na planície de inundação do alto rio Paraná, os resultados desse estudo indicam a necessidade de cheias acima da cota de 450 cm na régua da estação fluviométrica de Porto São José - rio Paraná, com duração aproximada de 3 meses.

Palavras-chave: Regulação populacional; Interações biológicas, Condições abióticas

Introdução

Regulação populacional ocorre quando a população apresenta flutuações em abundância e persiste por várias gerações (Hixon et al. 2002). Tais flutuações podem ser decorrentes de fatores estocásticos e determinísticos. Diversos fatores podem atuar como reguladores populacionais, como o clima, barreiras de dispersão, condições físicas e químicas, competição e predação, além de ações antropogênicas (Ricklefs, 1987; Matthews, 1998; Gido e Matthews, 2000; Jackson et al. 2001; Hixon et al., 2002). Entender como o componente determinístico interfere na regulação populacional é um dos temas centrais em ecologia (Kingsland, 1995; Turchin, 2001). Conhecidas as informações que causam o declínio ou a elevação da abundância, elas podem ser usadas na elaboração de estratégias que visem à manutenção da diversidade biológica. As experiências acumuladas sugerem que tais estratégias devem ser construídas na luz das peculiaridades locais e não “importadas” de outras regiões (Welcomme, 1985; Miranda, 2001).

Grande parte dos ecossistemas fluviais, atualmente, necessita de medidas que visem à manutenção de suas diversidades biológicas, pois foram, ao longo dos anos, amplamente modificados por ações antropogênicas, com reflexos marcantes em suas biotas (Ward e Stanford, 1995). Especificamente no rio Paraná, a implantação gradativa de hidrelétricas o transformou, de um ambiente originalmente lótico, em uma série de reservatórios em cascata, com implicações negativas sobre a fauna aquática, principalmente para as espécies que realizam longas migrações reprodutivas (Agostinho et al., 2000, 2003, 2004). Modificações impostas na qualidade de água e no regime hídrico pelos reservatórios são os precursores das alterações na biota.

O regime hídrico é amplamente aceito como o principal agente estruturador das assembleias aquáticas, um conceito conhecido como “pulso de inundação” (Junk et al., 1989; Neiff, 1990). De acordo com Thomaz et al. (2007), a cheia homogeneiza os componentes físicos, químicos e bióticos entre os habitats de sistemas rio-planície de inundação, tanto de regiões temperadas como de tropicais, mesmo aquelas com diferentes graus de interferências antropogênicas. Após a cheia, os diferentes habitats desses sistemas seguem tendências temporais distintas, dirigidas por forças que atuam em escalas locais, como a presença de piscívoros eficientes em determinado local e ausência em outros, resultando em aumento da heterogeneidade espacial. Bunn e Arthington (2002), Agostinho et al. (2004a) e Welcomme e

Halls (2005) enfatizam que, além da necessidade da cheia, a época e a duração da mesma são extremamente importantes.

Em particular, no rio Paraná, as espécies migradoras são altamente dependentes das cheias no período reprodutivo, pois sem elas não há estímulo para alcançarem os locais de desova e, mesmo quando desovam, as larvas não conseguem alcançar as áreas de desenvolvimento inicial, comprometendo o recrutamento (Vazzoler, 1986; Agostinho et al., 2003; 2004a). Agostinho et al. (1993) e Gomes e Agostinho (1997) reportam que uma proporção considerável dos estoques de *Prochilodus lineatus*, explorada na pesca conduzida no reservatório de Itaipu, realiza migrações ascendentes em períodos de cheias para desovar e posteriormente, quando o nível da água abaixa, retorna ao reservatório para continuar seu desenvolvimento. As formas jovens permanecem na planície, onde encontram condições favoráveis para seu desenvolvimento, até tornaram-se adultos e migrarem para o canal principal. Durante esse período de desenvolvimento inicial na planície de inundação do alto rio Paraná, diversos fatores atuam na regulação populacional. A densidade de piscívoros, por exemplo, foi identificada como determinante da densidade de espécies forrageiras (Agostinho et al., 2001; Okada et al., 2003; Petry, 2005; Piana et al., 2006a). A competição entre espécies cogenéricas, de hábitos alimentares e estratégias reprodutivas similares também foi considerada como fonte de regulação populacional (Agostinho e Júlio Jr., 2002; Alexandre et al., 2004); além de condições abióticas, como a área superficial, sólidos totais em suspensão e transparência da água (Okada et al., 2003, Piana et al., 2006b).

Como enfatizado por Pimm (1991) e Hixon et al. (2002), as espécies apresentam flutuações populacionais como uma resposta adaptativa às modificações nas características físicas, químicas e biológicas dos habitats. Os métodos tradicionais de abordar esse assunto são baseados em regressões múltiplas, análises de séries temporais, modelos dinâmicos, análises de correlação canônica (análise de gradiente direta) e análises de redução dimensional seguidas de correlações (análise de gradiente indireta) (ver Legendre e Legendre, 1998). No entanto, nestas análises, não é possível o controle conjunto de processos relacionados à estrutura espaço-temporal dos dados. Na análise de dados em painel, essas dimensões são explícitas e quando processos auto-regressivos e/ou de heterocedasticidade espacial são encontrados, eles podem ser controlados durante o ajuste, fornecendo estimativas robustas. Em síntese, essa é uma ferramenta preditiva, que combina as técnicas de regressões múltiplas com as de séries temporais, sendo amplamente utilizada em estudos econômicos (Greene, 2003), porém pouco explorada em estudos ecológicos.

Dessa forma, o presente estudo analisou o efeito de diferentes fatores no processo de regulação populacional do curimba *Prochilodus lineatus*, na planície de inundação do alto rio Paraná. Especificamente, pretende-se fornecer um modelo matemático com capacidade de prever, usando análise de dados em painéis, as flutuações populacionais ocorridas em cinco habitats dessa planície de inundação, desde novembro de 1986 a novembro de 2005. Com isso, é esperado identificar as condições favoráveis ao incremento da abundância dessa espécie, para que possam ser usadas na elaboração de medidas de manejo para elevar a abundância de seu estoque, principalmente em relação à possibilidade de manipulação de cheias no período reprodutivo, através da operação dos reservatórios de montante. Essa espécie foi escolhida porque realiza longa migração reprodutiva, possui grande importância ecológica para o ecossistema (*sensu* Taylor et al., 2006; Schindler, 2007) e econômica para as comunidades ribeirinhas do alto rio Paraná e seu estoque vem decrescendo significativamente ao longo dos anos (Okada et al., 2005).

Material e Métodos

Área de Estudo

O remanescente da planície de inundação do alto rio Paraná (22°00' - 23°00'S; 53°00' - 53°45' W; Figura 1) estudada está localizada entre a jusante da Usina Hidrelétrica (UHE) Engenheiro Sérgio Motta (Porto Primavera; concluída em 1998) e à montante do reservatório da UHE Binacional Itaipu (concluída em 1982). Possui uma extensão de 230 km e um papel fundamental na manutenção da pesca e diversidade biológica regional (Agostinho e Zalewski, 1995, 1996; Agostinho et al., 2000; Agostinho et al., 2001).

Situada no lado direito do rio Paraná, o remanescente da planície de inundação é formada por elevada diversidade de habitats, com ampla área alagável, ilhas, lagoas e canais. Estes estão submetidos às variações de nível do rio Paraná e de seus dois afluentes da margem direita, os rios Baía e Ivinhema. O rio Ivinhema, diferentemente dos rios Paraná e Baía, ainda é um rio sem barragens. Porém, na medida em que esse rio flui em direção ao rio Paraná, através do interior da planície de inundação, recebe influência das variações de nível do rio Paraná. Embora os rios Baía e Ivinhema possam alagar parcialmente a planície de inundação devido a chuvas locais, o maior responsável por grandes inundações ainda é o rio Paraná

(Comunello, 2001), apesar do elevado número de barragens, no seu canal e principais tributários, que alteraram diversos atributos da cheia (Agostinho et al., 2004b).

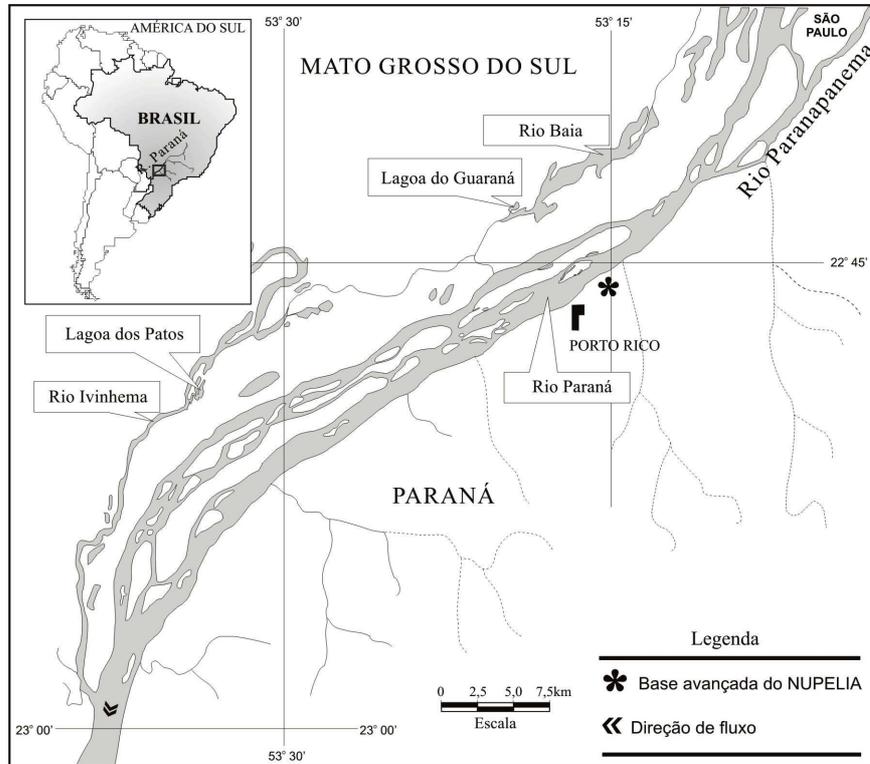


Figura 1. Estações de amostragem na planície de inundação do alto rio Paraná.

Coleta e Análise de Dados

No remanescente da planície do alto rio Paraná, foram feitas coletas trimestrais, conduzidas pelo Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aqüicultura – Nupélia, nas regiões marginais de cinco locais (rios Paraná, Baía e Ivinhema e lagoas abertas do Guaraná e dos Patos; Figura 1), em quatro períodos ao longo de 19 anos (11/1986 - 08/1988, 05/1992 - 02/1995, 02/2000 - 11/2002 e 02/2004 - 11/2005). Aproximadamente na metade desse intervalo de tempo (em 1998), a fase final de fechamento da barragem de Porto Primavera (UHE) foi concluída. As amostragens foram conduzidas com redes de espera de 20 m de comprimento (malhas: 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 12, 14 e 16 cm entre nós opostos). Simultaneamente às capturas, as variáveis abióticas: temperatura da água (*Temp*; °C), profundidade do disco de Secchi (transparência; *Trans*; m), condutividade elétrica (*Cond*; µS/cm) e pH foram mensuradas. Valores diários de nível referente ao rio Paraná foram fornecidos pelo Nupélia, sendo desses obtidas as médias mensais (*Nível*; cm) e as médias do nível do rio Paraná acima da cota de 350 cm (valores correspondentes às cotas na régua da estação fluviométrica de

Porto São José), nos meses de outubro a março, que correspondem ao período reprodutivo de *P. lineatus* (Cheia; cm). A cota de 350 cm é, segundo Thomaz et al. (1997), o nível em que as comunicações entre o rio e a planície se intensificam. Como é esperado que a cheia interfira no sucesso reprodutivo da espécie, foram avaliados os possíveis efeitos dessa sobre a abundância do ano corrente e do ano seguinte ao período reprodutivo.

As espécies capturadas foram identificadas e categorizadas em piscívora (com capacidade de se alimentar de *P. lineatus*) e iliófaga (com capacidade de competir com *P. lineatus* por alimentos; Anexo I) de acordo com o hábito alimentar, tendo por base informações contidas em Hahn et al. (1997, 2004) e Angelini et al. (2006). A abundância em cada categoria foi indexada pela captura por unidade de esforço (CPUE; indivíduos/100 m² de rede em 24 h), posteriormente transformada em logaritmo natural (ln (CPUE+1)) para alcançar os pressupostos da análise. A categoria piscívora (*Pisc*) foi utilizada no modelo para indexar a predação, enquanto que a iliófaga (sem *P. lineatus*), composta por espécies que sugam o filme microbiano da superfície de plantas e outros substratos, foi utilizada para indexar a competição (*Comp*), pois apresenta o mesmo hábito alimentar de *P. lineatus* (ver Anexo I). Com essas informações, foi empregada a análise de dados em painel (ver Anexo II) para avaliar quais as variáveis que significativamente explicaram as abundâncias espaciais (i) e temporais (t) de *P. lineatus* (*Proc*). Para isso, foram excluídas, sucessivamente as variáveis não significativas ($p > 0,05$; método *stepwise backward*), até encontrar o modelo estatístico composto somente por aquelas significativas, partindo da seguinte função (F):

$$Proc_{i,t} = F(Pisc, Comp, pH, Trans, Temp, Cond, Cheia, Nível, UHE)_{i,t} + e_{i,t}$$

Onde e representa os resíduos com pressupostos de normalidade, homogeneidade de variância e independência temporal ($e \sim N(0, \sigma)$; $Corr(e_{i,t}, e_{i,s}) = 0 \forall s \neq t$), UHE representa a Usina Hidrelétrica Porto Primavera (variável boneco explorada em duas formas alternativas: i) 1 para as coletas posteriores a formação da UHE de Porto Primavera em 1998 e 0 caso contrário; ii) 1 para os rios Baía e Paraná e lagoa do Guaraná após a formação da UHE de Porto Primavera (locais diretamente influenciados pelo rio Paraná); 0 caso contrário), enquanto que as demais variáveis foram definidas anteriormente. Possíveis relações não lineares foram avaliadas nos diagramas de regressões parciais e, quando significativas, foram consideradas no modelo. Efeitos espaciais (interceptos para os locais) foram avaliados através da comparação de modelos de efeitos fixos (um intercepto fixo para cada local) *versus* efeitos randômicos (interceptos aleatórios para os locais, com distribuição Gaussiana), seguido dos

testes de Hausman para especificação do modelo (Hausman, 1978) e do Multiplicador de Lagrange para efeitos randômicos (Breusch e Pagan, 1980). Multicolinearidades entre as variáveis explanatórias foram checadas através do fator de inflação de variância (VIF). A homogeneidade de variâncias entre os locais foi examinada com o teste modificado de Wald, segundo Greene (2003); e a possibilidade de auto-correlação temporal nos resíduos, com o teste de correlação serial de primeira ordem, segundo Wooldridge (2002) e Drukker (2003). Normalidade nos resíduos foi avaliada pelo gráfico de probabilidade normal padronizada. Todos os testes foram realizados ao nível de significância de 5%, no *software* Stata 8.0[®].

Resultados

A partir da análise exploratória dos dados, foi possível verificar que a abundância de *P. lineatus* apresentou tendências temporais decrescentes em todos os locais de amostragem (Fig. 2A). Por outro lado, foi observado um incremento na abundância do grupo de piscívoros, com exceção na lagoa dos Patos e no rio Paraná, nos quais as abundâncias não apresentaram tendências de acréscimo ou decréscimo (Fig. 2B). Por outro lado, a abundância do grupo de competidores apresentou tendências de aumento nos rios Paraná e Ivinhema, diminuindo na lagoa dos Patos e em menor intensidade, na lagoa do Guaraná e rio Baía (Fig. 2C).

Para as variáveis abióticas, o pH variou em uma faixa próxima a de neutralidade, entre 5,5 e 8,0. Em média, o rio Paraná apresentou os valores mais elevados, enquanto a lagoa do Guaraná apresentou os menores valores. Para os locais, com exceção à lagoa do Guaraná, foi possível observar uma pequena tendência de decréscimo nos valores do pH da água (Fig. 3A). A transparência apresentou incremento no segundo período em relação ao primeiro, nas lagoas dos Patos e do Guaraná, bem como no rio Baía, voltando, no terceiro e quarto períodos, a situar-se no mesmo nível de variação do primeiro. No rio Ivinhema, a transparência variou menos que nos demais locais, enquanto que, no rio Paraná, foi observado uma forte tendência de aumento ao longo dos anos (Fig. 3B).

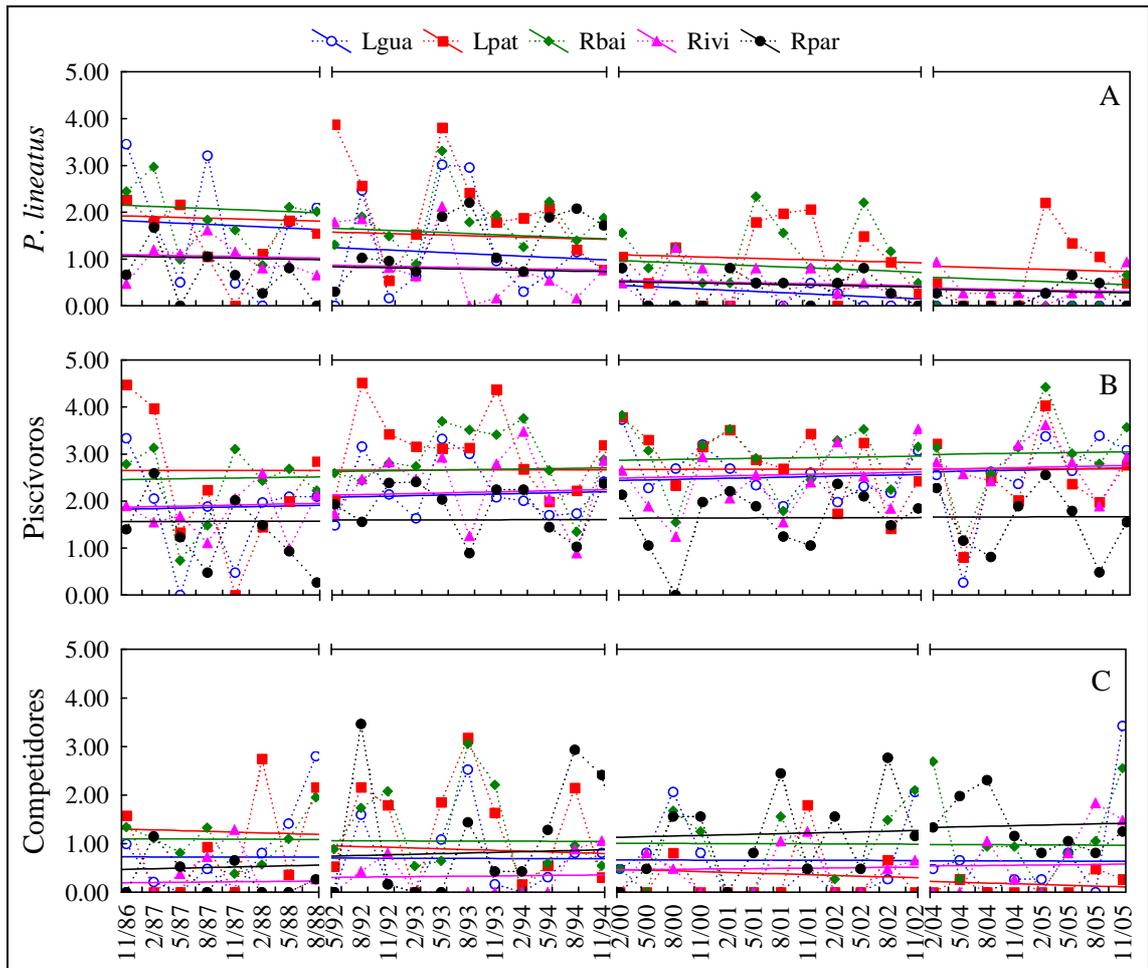


Figura 2. Séries temporais (interrompidas) das abundâncias (CPUE) numéricas (transformadas em $\ln(\text{CPUE}+1)$) de *P. lineatus* (A), piscívoros (B) e competidores (C) nas lagoas do Guaraná (Lgua) e dos Patos (Lpat) e rios Baía (Rbai), Ivinhema (Rivi) e Paraná (Rpar), no período de 11/86 a 11/05. Retas representam simples tendências lineares.

Para a temperatura, variações cíclicas foram observadas, sendo que o ciclo anual variou entre aproximadamente 16 e 32 °C, com pequena tendência de aumento ao longo dos anos. Para essa variável, as diferenças espaciais foram pequenas, quando comparadas às diferenças sazonais (Fig. 3C). Os valores de condutividade elétrica, assim como o pH, foram superiores para no rio Paraná, enquanto que nas lagoas, a tendência de variação foi cíclica sazonalmente, com os maiores valores nos meses quentes e os menores nos meses mais frios, seguindo aproximadamente o perfil de variação da temperatura da água (Fig. 3D).

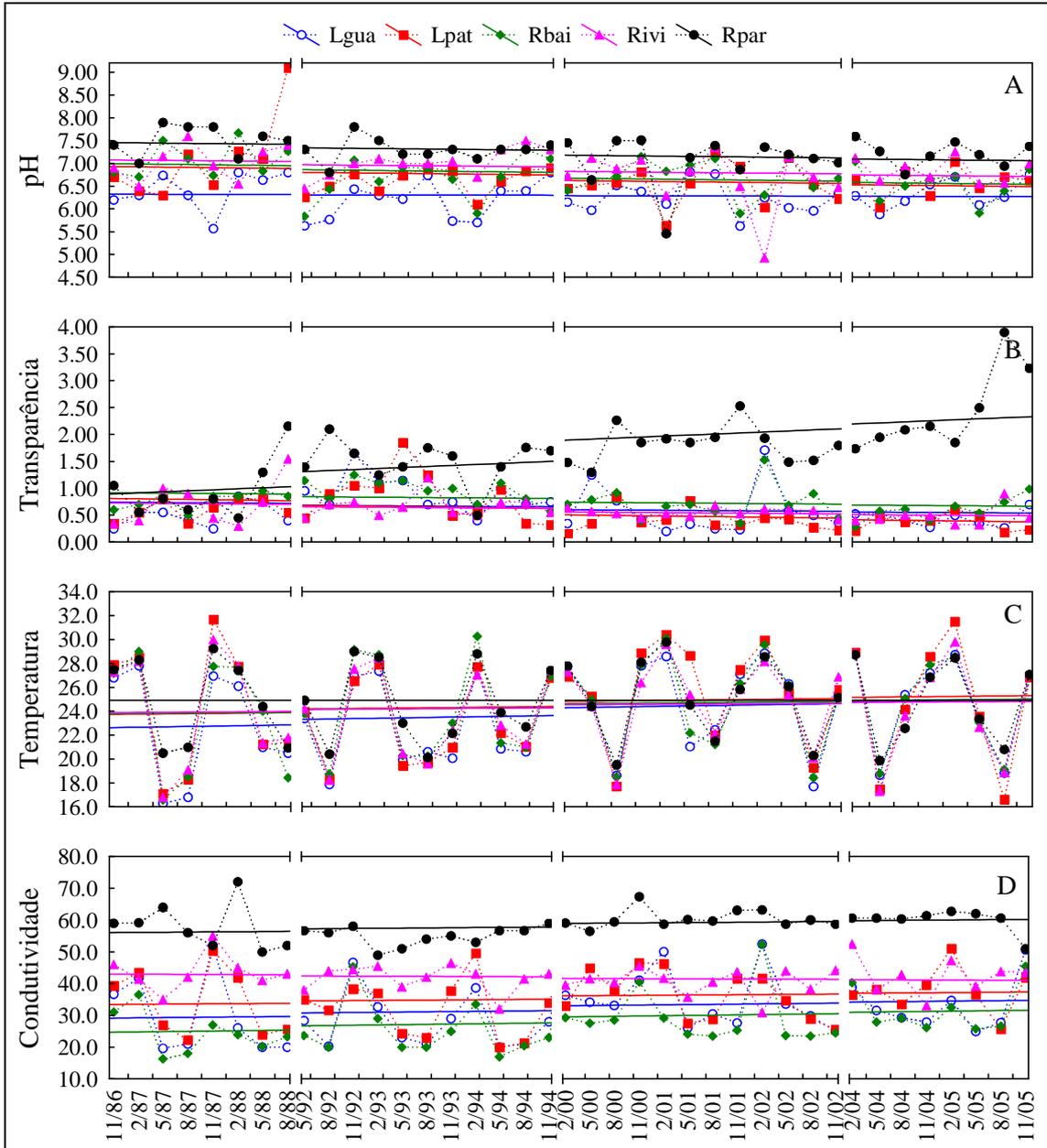


Figura 3. Séries temporais do pH (A), profundidade do disco de Secchi (transparência da água em cm; B), Condutividade elétrica ($\mu\text{S}/\text{cm}$; C) e temperatura da água ($^{\circ}\text{C}$; D) nas lagoas do Guaraná (Lgua) e dos Patos (Lpat) e rios Baía (Rbai), Ivinhema (Rivi) e Paraná (Rpar), no período de 11/86 a 11/05. Retas representam simples tendências lineares.

O nível de água do rio Paraná apresentou maiores valores médios na década de 90 (Fig. 4A), o mesmo ocorrendo para o nível médio acima da cota de 350 cm na estação fluviométrica de Porto São José, entre os meses de outubro a março (Fig. 4B). Foi observada, também, a ausência de cheias para os períodos reprodutivos de 1985-1986 e 1986-1987, bem como para aqueles posteriores ao fechamento da UHE Porto Primavera em 1998, com exceção no período de 2004-2005, quando novamente ocorreram cheias intensas.

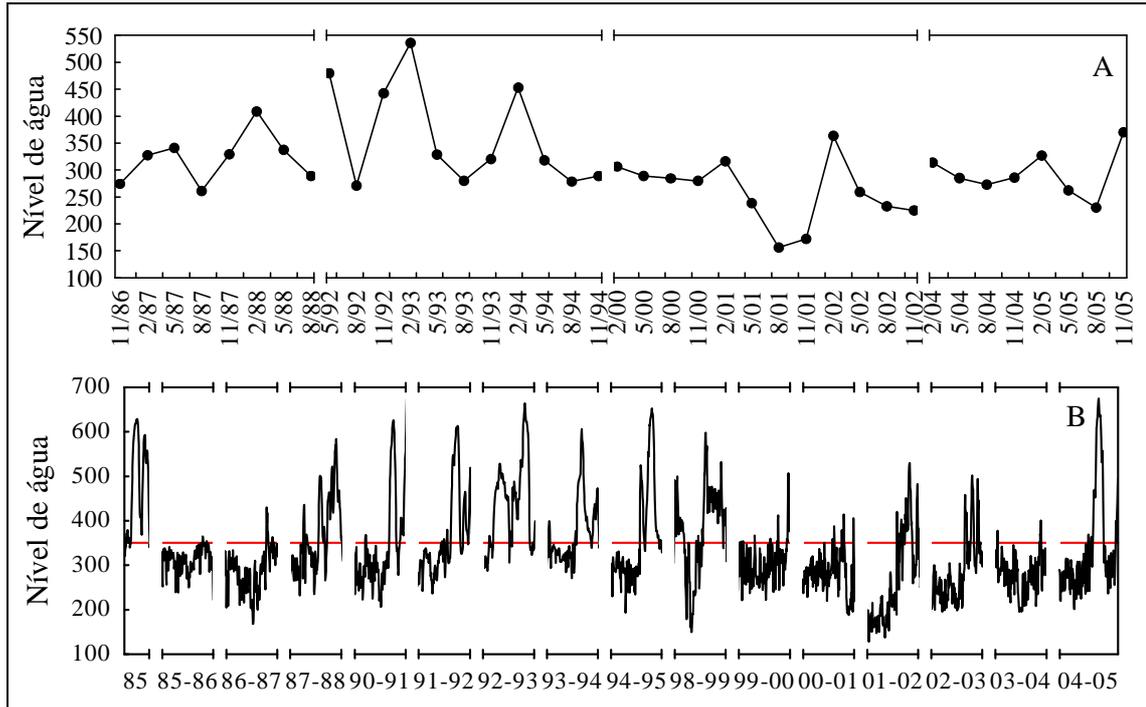


Figura 4. Valores médios mensais (A) e diários no período de outubro a março (B; período reprodutivo de *P. lineatus*), em cm, observados de nível de água no rio Paraná, obtidos na estação fluviométrica de Porto São José. 350 cm é o valor para o qual a interação entre o rio Paraná e a planície de inundação se intensificam (Thomaz et al., 1997).

No processo de identificação do modelo, as variáveis competição, condutividade elétrica, cheia do ano anterior no rio Paraná e fechamento da UHE Porto Primavera, foram significativamente relacionadas às abundâncias de *P. lineatus* (Fig. 5). A abundância de competidores influenciou positivamente a abundância de *P. lineatus* (Fig. 5A). A condutividade elétrica da água se relacionou de forma negativa (Fig. 5B), enquanto que os maiores valores de cheias foram benéficos (relação quadrática crescente; Fig. 5C). Diferenças espaciais foram detectadas pelos testes de Hausman ($\chi^2_{(5)} = 11,75$; $p = 0,0193$) e do Multiplicador de Lagrange para efeitos randômicos ($\chi^2_{(1)} = 7,43$; $p = 0,0049$), o que indica que parte da variabilidade espacial não pode ser atribuída às variáveis amostradas, sendo necessário o ajuste do modelo de efeitos fixos.

Entre as variáveis explanatórias não foram observadas multicolinearidades significativas que pudessem acarretar na inclusão de relações espúrias ($VIF < 1,1$ para todas as variáveis contínuas). Os locais também se mostraram heterocedásticos com relação à variabilidade apresentada ($\chi^2_{(5)} = 28,52$; $p < 0,0001$). Dependências temporais na série de resíduos (AR(1)) não foram significativas ($F_{(1, 4)} = 5,8$; $p = 0,0737$). Porém, para o período posterior a implantação da UHE Porto Primavera, os locais rio Paraná, rio Baía e lagoa dos Patos, apresentaram abundâncias significativamente inferiores àquelas apresentadas para *P.*

lineatus no período anterior (Fig. 5D). Considerando todas estas características, o modelo obtido foi o de efeitos fixos com variâncias heterocedásticas, sem autocorrelação (AR(1)), o qual apresentou normalidade nos resíduos e conseguiu captar cerca de 35% da variabilidade dentro dos locais ($R^2_{within\ panel}$), 52% entre os locais ($R^2_{between\ panel}$) e 37% da variabilidade total observada ($R^2_{overall}$), sendo fornecido abaixo e apresentadas as predições na figura 6:

$$Proc_{i,t} = (22 + 0,1957 Comp - 0,0211 Cond - 0,099 Cheia + 1,2 \times 10^{-4} Cheia^2 - 0,606 UHE)_{i,t}$$

(S.E.; z) (0,0605; 3,24) (0,0067; -6,13) (0,0303; -3,27) (4×10^{-5} ; 3,32) (0,1489; -4,07)

onde:

Proc: Abundância de *P. lineatus* (ln (CPUE+1));

Comp: Abundância das espécies competidoras (ln (CPUE+1));

Cond: Condutividade;

Cheia: Nível médio do rio Paraná, no período reprodutivo, acima da cota 350 cm;

UHE = 1 para os rios Baía e Paraná e lagoa do Guaraná após a formação da UHE Porto Primavera em 1998 e 0 caso contrário.

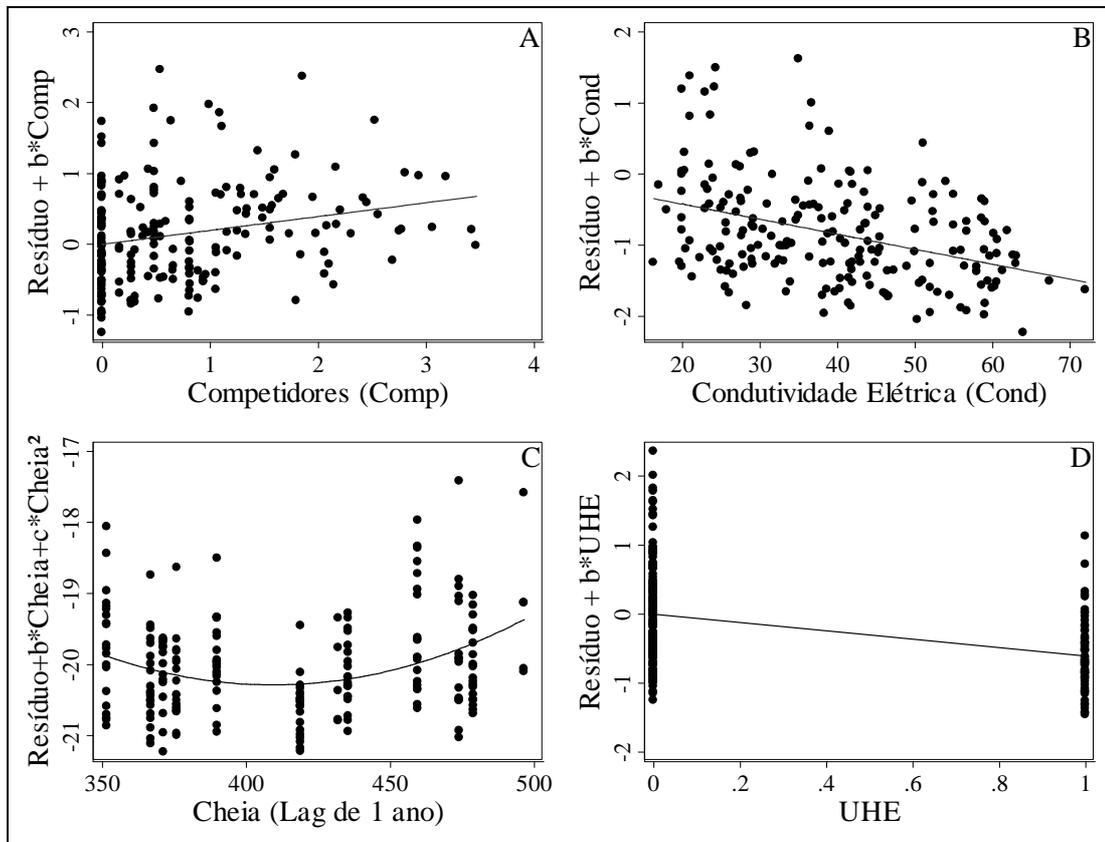


Figura 5. Regressões parciais para as abundâncias de *P. lineatus* (ln (CPUE+1)) nos cinco locais amostrados em função da abundância dos competidores (A; ln (CPUE+1)), da condutividade elétrica (B; $\mu\text{S/cm}$), da cheia do ano anterior no rio Paraná (C; cm) e da UHE de Porto Primavera (D; 1 para os rios Baía e Paraná e lagoa do Guaraná após a formação da UHE de Porto Primavera; 0 caso contrário). $n = 200$ (5 locais x 40 trimestres).

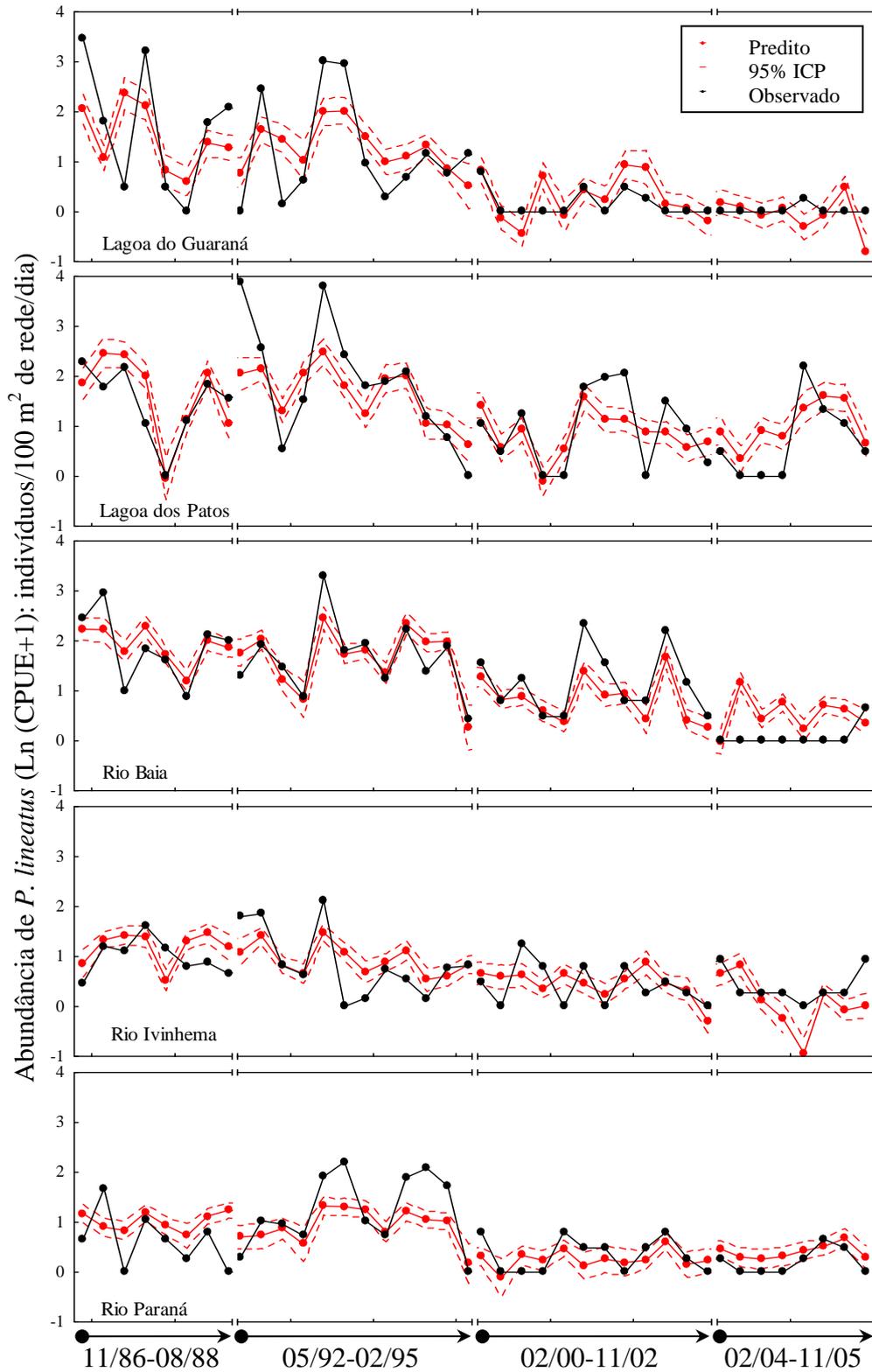


Figura 6. Abundâncias de *P. lineatus* observadas e previstas com intervalo de 95% de previsão (ICP) nos locais amostrados da planície de inundação do alto rio Paraná.

Discussão

Prochilodus lineatus é uma espécie de grande porte, que apresenta elevada biomassa nos rios sul americanos, fato que a tornou de alta atratividade econômica para as comunidades ribeirinhas (Agostinho et al., 1994; Taylor et al., 2006). Essa espécie utiliza a planície de inundação do alto rio Paraná, principalmente como local de reprodução e desenvolvimento inicial, até se tornarem juvenis, quando retornam ao corpo principal do rio e entram no recrutamento pesqueiro (Agostinho et al., 1993; Gomes e Agostinho, 1997). Informações da estatística pesqueira para o reservatório de Itaipu, situado logo abaixo da planície de inundação desse rio, relatam que a participação relativa dessa espécie, na pesca profissional, vem diminuindo ao longo dos anos (Okada et al., 2005). Além disso, Gubiani (2006) mostra decréscimo temporal significativo na abundância de *P. lineatus* para o rio Piquiri, um dos principais tributários da margem esquerda do rio Paraná, evidenciando assim, possíveis efeitos em tributários. A totalidade das causas desse declínio ainda não está clara, porém grande parte tem sido atribuída à regulação de nível pelos reservatórios à montante (Gomes e Agostinho, 1997), os quais modificaram o regime hídrico na planície de inundação (Agostinho et al. 2007; Gubiani et al. 2007). Minte-Vera (em preparação) relata que outro fator associado ao declínio de *P. lineatus* é o elevado esforço de pesca aplicado sobre seu estoque no reservatório de Itaipu, o que possivelmente esteja causando a sobrepesca, fato também mencionado por Miranda et al. (2000), estudando a pesca dessa espécie nesse mesmo reservatório.

O curimba *Prochilodus lineatus* é uma espécie iliófaga que se alimenta de detritos finos e do biofilme microbiano da superfície de plantas e do fundo (Fugi et al., 1996). Os competidores, representados pelos Curimatideos e Parodontideos, ocupam o mesmo nível trófico e hábito alimentar do curimba (Agelini et al., 2006), sendo esperado que uma possível competição por alimento pudesse estar ocorrendo entre eles. Porém, a despeito das tendências temporais dos competidores e do curimba terem sido contrárias nos rios Paraná e Ivinhema (crescentes e decrescentes, respectivamente), no geral, as maiores abundâncias de ambos ocorreram simultaneamente, fazendo com que o coeficiente dos competidores se tornasse significativamente positivo, ou seja, o contrário do esperado para uma relação de competição. Isso indica que os mesmos fatores que estão causando o decréscimo populacional do curimba, possivelmente estão afetando também os Curimatideos e Parodontideos. Esse resultado, juntamente com o efeito negativo observado nos rios Paraná e Baía, além da lagoa do Guaraná, após o fechamento da UHE Porto Primavera, podem ser decorrentes da alteração do

regime hídrico natural (Agostinho e Zalewski, 1996) e do efeito cumulativo que a cadeia de reservatórios a montante da planície exerce sobre o material em suspensão, inclusive os nutrientes (Agostinho et al., 1995; Barbosa et al., 1999).

Reservatórios em cascatas promovem o seqüestro dos nutrientes da água (Ward e Stanford, 1995; Barbosa et al. 1999; oligotrofização, de acordo com Nei, 1996), resultando no aumento da transparência, conforme observado para o rio Paraná. Vale ressaltar que os ambientes do subsistema Ivinhema (rio Ivinhema e lagoa dos Patos), que ainda seguem seu regime hídrico natural, não apresentaram o efeito negativo observado nos subsistemas Paraná e Baía, após a formação da UHE de Porto Primavera. Impactos negativos da UHE Porto Primavera também foram observados sobre o ictioplâncton. Após a formação da referida UHE, a ocorrência de larvas de espécies migradoras, antes comum em toda a planície de inundação do alto rio Paraná, ficou restrita aos ambientes livres de barramentos, como o rio Ivinhema (Sanches et al., 2006). Segundo Agostinho et al. (2004b; 2007), a diversidade biológica em planícies de inundação abaixo de represamentos é alterada pela modificação do regime hidrológico, pela retenção de nutrientes e pela aceleração dos processos de erosão, ambos ocasionados pelo controle de fluxo exercido pelas barragens. Além de as águas que chegam à planície estarem mais pobres, as flutuações de nível após o fechamento da UHE de Porto Primavera, em 1998, se tornaram mais freqüentes, porém com menores durações (Souza Filho et al., 2004), possivelmente promovendo a retirada de nutrientes da planície, como mencionado por Agostinho et al. (1995).

A necessidade de manutenção do regime hídrico natural, que o rio Paraná apresentava antes dos represamentos, torna-se evidente também na dependência apresentada por *P. lineatus* para com o nível médio de cheia em seu período reprodutivo do ano anterior. Esse resultado, reforçado pelo fato da maioria dos indivíduos capturados possuírem de um a dois anos (comprimento padrão $\sim N$ (média = 19,6 cm; desvio padrão = 4,8 cm)), reflete a importância da cheia para que o curimba atinja os locais de desova e desenvolvimento de juvenis, conforme observado por Agostinho et al. (1993). Investigações *ad-hoc* sobre a causa da relação apresentada com a cheia do ano anterior indicaram que o efeito quadrático observado foi decorrente da elevada abundância de *P. lineatus* capturada em 1987 (16% dos indivíduos tinham idade acima de dois anos - dados não mostrados), quando não houve cheia no ano anterior (média de 352 cm na régua da estação fluviométrica de Porto São José). Porém, em 1985 ocorreu a cheia mais elevada dos períodos avaliados, com média de 496 cm, sendo esta responsável, também, pelas maiores abundâncias de *P. lineatus*, observadas em 1986, e que, possivelmente se refletiu em 1987.

Correlações positivas da abundância de ovos e larvas com o nível de água nessa planície, observados por Baumgartner (1997), também corroboram a relação observada com a cheia. Gubiani et al. (2007) chamam a atenção da necessidade do pulso de inundação para a persistência dessa espécie na planície inundação, visto que em prolongados períodos de seca, a fração de locais ocupados pela mesma diminui drasticamente. No entanto, apenas o transbordamento das águas do rio Paraná sobre seu talude, que ocorre na cota de 350 cm, não é suficiente para o sucesso reprodutivo e manutenção do estoque. Assim, parece que as cheias começam a ter efeitos significativos sobre a abundância de *P. lineatus* a partir da cota de 450 cm, similarmente ao observado para os piscívoros (ver Capítulo I). Comunello (2001), ao estudar a relação entre os níveis dos rios Paraná e Ivinhema com as respectivas áreas alagadas na planície de inundação, relata que as cheias inundam proporção significativa da planície a partir da cota de 450 cm para o rio Paraná, corroborando os resultados aqui encontrados. A intensidade, a duração e a época em que ocorre a cheia já foram citadas como importantes atributos do regime hídrico para manutenção das espécies fluviais de regiões neotropicais (Agostinho et al., 2004a), bem como de outras regiões (Miranda, 2001; Bunn e Arthington, 2002; Welcomme e Halls, 2005). No entanto, nesse estudo, não foi possível analisar se a intensidade da cheia foi mais importante do que a duração da mesma, pois essas duas variáveis se apresentaram altamente correlacionadas ($r = 0,93$) durante o período de estudo (cheias acima da cota de 450 cm tiveram duração mínima de 72 dias).

Outro fator que pode estar relacionado com a cadeia de reservatórios a montante é a tendência crescente de aumento na condutividade elétrica da água, principalmente nos ambientes do rio Paraná, a qual foi negativamente relacionada com a população de *P. lineatus*. Vazzoler (1996) cita o aumento dessa variável como um dos gatilhos para reprodução, porém o resultado observado parece não estar relacionado com a atividade reprodutiva da espécie, mas sim com a segregação espacial em função da disponibilidade de alimentos. A condutividade elétrica mede a quantidade total de sais dissolvidos na água e esse mesmo efeito também foi observado sobre as populações de piscívoros nessa planície (ver Capítulo I). No entanto, Reash e Pigg (1990) observaram, para um segmento de 811 km de um rio temperado, que os fatores físicos e químicos que influenciam os parâmetros de assembleias de peixes variam com o eixo longitudinal, sendo que o efeito da condutividade elétrica, especificamente, se alterna entre positivo e negativo conforme a posição do segmento. Como é esperado, alterações nas condições físicas e químicas afetam as espécies de formas diferenciadas, favorecendo algumas em detrimento de outras (Jackson, 2001). O fato de a condutividade elétrica ter afetado, negativamente, a população de *P. lineatus*, pode estar

relacionado com a preferência dessa espécie pelos locais a direita do rio Paraná, onde se estende a planície de inundação, propiciando maior disponibilidade de alimento, visto que os maiores valores dessa variável foram observados para o local rio Paraná, no qual ocorreram as menores abundâncias.

Assim, embora a percentagem de explicação do modelo fornecido tenha sido baixa, foi possível identificar que o fator com maior influência na regulação populacional de *P. lineatus*, na planície de inundação do alto rio Paraná, responsável por flutuações inter-anuais na abundância, é a intensidade de cheia no período reprodutivo, enquanto que a condutividade elétrica é um dos principais agentes direcionadores da distribuição espacial de abundância pelo interior da planície. A UHE Porto Primavera também atuou sobre a distribuição espacial da abundância de *P. lineatus*, aparentemente fazendo com que a mesma prefira os ambientes ainda inalterados do rio Ivinhema, em detrimento daqueles dos rios Paraná e Baía.

Considerações Finais

Observações na forma de longas séries temporais de seções transversais têm suas importâncias amplamente reconhecidas em estudos ecológicos (Thomas, 1996). Essas séries geralmente contêm variações decorrentes de diversos fatores que operam em escalas distintas. Variações sazonais, tendências temporais e segregações espaciais são componentes próprios das populações que, depois de identificadas e explicadas, podem ser utilizadas na elaboração de estratégias que visem à manutenção da diversidade biológica. Para esses dados, as técnicas de análises de dados em painel parecem ser mais apropriadas do que aquelas comumente utilizadas em estudos ecológicos, pois envolvem tanto os componentes de séries temporais (variações sazonais e tendências) como os de seções transversais (segregação espacial) conjuntamente, sendo ferramentas poderosas no processo de formação de modelos preditivos (ver Greene, 2003). A partir desse protocolo de análise, chegou-se às seguintes conclusões sobre a regulação populacional de *P. lineatus* na planície de inundação do alto rio Paraná:

- Interações biológicas não foram preponderantes para regulação populacional do curimba *P. lineatus*, dada a falta de relação com a abundância de piscívoros e a relação positiva com os competidores;
- Parte da variabilidade espacial observada na abundância dessa espécie pode ser atribuída às condições abióticas, especificamente à condutividade elétrica da água. No entanto, a maior proporção não pôde ser respondida pelas variáveis analisadas,

indicando que outros fatores, como por exemplo, a disponibilidade de alimento, presença de macrófitas ou tipo e composição de fundo devem ser considerados em novos estudos;

- Diferenças temporais na abundância de *P. lineatus* foram em parte determinadas pela intensidade da cheia no período reprodutivo e pelo fechamento da UHE Porto Primavera. A cheia foi essencial para ocorrência de elevadas abundâncias, enquanto que a UHE Porto Primavera negativamente afetou as abundâncias nos rios Paraná e Baía e lagoa do Guaraná. Tal impacto não foi observado no rio Ivinhema e lagoa dos Patos, os quais ainda seguem seus regimes hídricos naturais.

Dessa maneira, ficou evidente que a regulação populacional do curimba *P. lineatus*, na planície de inundação do alto rio Paraná, é altamente afetada pelo regime hídrico no período reprodutivo. Assim, são necessárias cheias que atinjam a cota de aproximadamente 450 cm na régua da estação fluviométrica de Porto São José, com duração de cerca de 3 meses consecutivos, para recuperação do estoque dessa espécie. Acredita-se ainda, que a manutenção continuada desse cenário de nível no período reprodutivo, ajude a manter a diversidade biológica na planície de inundação estudada, além de propiciar incrementos nos estoques pesqueiros do rio Paraná, principalmente por fornecer condições propícias às espécies que necessitam realizar migrações reprodutivas e utilizam esta planície durante os estágios iniciais de desenvolvimento, sobre as quais os impactos dos represamentos são maiores.

Agradecimentos

Sinceros agradecimentos são direcionados ao Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura – Nupélia pela disponibilização do banco de dados para realização deste estudo; aos pesquisadores deste núcleo pelas valiosas informações fornecidas e a CAPES pelo suporte financeiro.

Referências

Agostinho, A.A., Zalewski, M., 1995. The dependence of fish community structure and dynamics on floodplain and riparian ecotone zone in Paraná River, Brazil. *Hydrobiologia*, 303, 141-148.

- Agostinho, A.A., Zalewski, M., 1996. A planície alagável do alto rio Paraná: importância e preservação. EDUEM, Maringá, PR, BR, 100 pp.
- Agostinho, A.A., Vazzoler, A.E.A.M., Gomes, L.C., Okada, E.K., 1993. Estratificación espacial y comportamiento de *Prochilodus scrofa* en distintas fase del ciclo de vida, en la planície de inundación del alto rio Paraná y embalse de Itaipu, Paraná, Brazil. Rev. Hydrobiol. Trop. 26, 79-90.
- Agostinho, A.A., Julio Jr., H.F., Petrere, M., 1994. Itaipu reservoir (Brazil): impacts of the impoundment on the fish fauna and fisheries. In: Cowx, I.G. (ed.) Rehabilitation of inland fisheries. Fishing news books, Osney Mead, Oxford, United Kingdom, pp. 171-184.
- Agostinho, A.A., Thomaz, S.M., Minte-Vera, C.V., Winemiller, K.O., 2000. Biodiversity in the high Paraná river floodplain. In: Gopal, B., Junk, W.J., Davis, J.A. (eds.), Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, pp. 89-118.
- Agostinho, A.A., Gomes, L.C., Zalewski, M., 2001. The importance of floodplains for the dynamics of fish communities of the upper river Paraná. Ecohydrol. Hydrobiol. 1, 209-217.
- Agostinho, A.A., Gomes, L.C., Suzuki, H.I., Julio Jr, H.F., 2003. Migratory fish from the upper Paraná river basin, Brazil. In: Carolsfeld, J., Harvey, B., Ross, C., Baer, C. (eds.) Migratory fish of South America: biology, social importance and conservation status. World Fisheries Trust, the World Bank and the International Development Research Centre. Victoria, pp. 19-99.
- Agostinho, A.A., Gomes, L.C., Veríssimo, S., Okada, E.K., 2004a. Flood regime, dam regulation and fish in the Upper Paraná River: effects on assemblage attributes, reproduction and recruitment. Rev. Fish Biol. Fish. 14, 11-19.
- Agostinho, A.A., Thomaz, S.M., Gomes, L.C., 2004b. Threats for biodiversity in the floodplain of the upper Paraná River: effects of hydrological regulation by dams. Ecohydrol. Hydrobiol. 4, 255-268.
- Agostinho, A.A., Gomes, L.C., Pelicice, F.M., 2007. Ecologia e manejo de recursos pesqueiros em reservatórios do Brasil. EDUEM, Maringá, PR, BR, 501 pp.
- Agostinho, C.S., Júlio Jr., H.F., 2002. Observation of an invasion of the piranha *Serrasalmus marginatus* Valenciennes, 1847 (Osteichthyes, Serrasalminae) into the Upper Paraná River, Brazil. Acta Scientiarum; Biological Sciences 24, 391-395.
- Alexandre, P.C., Luiz, E.A., Piana, P.A., Gomes, L.C., Agostinho, A.A., 2004. Relação estoque-recrutamento para as piranhas *Serrasalmus marginatus* (Valenciennes, 1847) e *S. maculatus* (Kner, 1860) no rio Baía, alto rio Paraná. Acta Scientiarum; Biological Sciences 26, 303-307.
- Angelini, R., Agostinho, A.A., Gomes, L.C., 2006. Modeling energy flow in a large Neotropical reservoir: a tool do evaluate fishing and stability. Neotrop. Ichthyol. 4, 253-260.
- Barbosa, F.A.R., Padisák, J., Espíndola, E.L.G., Borics, G., Rocha, O., 1999. The cascading reservoir continuum concept (CRCC) and its application to the river Tietê-basin, São Paulo state, Brazil. In: Tundisi, J.G., Straškraba, M. (eds.), Theoretical reservoir ecology and its applications. São Carlos: International Institute of Ecology, Leiden, The Netherlands: Backhuys Publishers, Rio de Janeiro: Brazilian Academy of Sciences, pp. 425-438.

- Baumgartner, G., Nakatani, K., Cavicchioli, M., Baumgartner, M.S.T., 1997. Some aspects of the ecology of fish larvae in the floodplain of the high Paraná River, Brazil. *Rev. Bras. Zool.* 14, 551-563.
- Breusch, T.S., Pagan, A.R., 1980. The lagrange multiplier test and its applications to model specification in econometrics. *R. E. Stud.* 47, 239-253.
- Bunn, S.E., Arthington, A.A., 2002. Basic principles and ecological consequences of altered flow regimes for aquatic biodiversity. *Environ. Manage.* 30, 492-507.
- Comunello, É., 2001. Dinâmica de inundação de áreas sazonalmente alagáveis na planície aluvial do alto rio Paraná. Dissertação (Mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais) - Universidade Estadual de Maringá, Maringá, 40p.
- Drukker, D.M., 2003. Testing for serial correlation in linear panel-data models. *The Stata Journal* 3, 168-177.
- Fugi, R., Hahn, N.S., Agostinho, A.A., 1996. Feeding strategies of five species of bottom-feeding fish of the high Paraná River (PR-MS). *Environ. Biol. Fishes* 46, 297-307.
- Gido, K.B., Matthews, W.J., 2000. Dynamics of the offshore fish assemblage in a Southwestern reservoir (lake Texoma, Oklahoma, Texas). *Copeia* 4, 917-930.
- Gomes, L.C., Agostinho, A.A., 1997. Influence of the flooding regime on the nutritional state and juvenile recruitment of the curimba, *Prochilodus scrofa*, Steindachner, in upper Paraná River, Brazil. *Fish. Mgmt. Ecol.* 4, 263-274.
- Greene, W.H., 2003. *Econometric Analysis*. 5nd ed. Prentice Hall, New Jersey, NJ, USA, 1026 pp.
- Gubiane, É.A., 2006. Variações espaciais e temporais na composição e abundância da ictiofauna do rio Piquiri. Exame Geral de Qualificação (Doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais) - Universidade Estadual de Maringá, Maringá, 32p.
- Gubiani, É.A., Gomes, L.C., Agostinho, A.A., Okada, E.K., 2007. Persistence of fish populations in the upper Paraná River: effects of water regulation by dams. *Ecol. Freshwat. Fish* 16, 191-197.
- Hahn, H.S., Andrian, I.F., Fugi, R., Almeida, V.L.L., 1997. Ecologia trófica. In: Vazzoler, A.E.A.M., Agostinho, A.A., Hahn, N.S. (eds.), *A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e sócioeconômicos*. EDUEM, Maringá, PR, BR, pp. 117-156.
- Hahn, N.S., Fugi, R., Andrian, I.F., 2004. Trophic ecology of the fish assemblages. In: Thomaz, S.M., Agostinho, A.A., Hahn, N.S. (eds). *The upper Paraná River and its floodplain*. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, pp. 247-270.
- Hausman, J.A., 1978. Specification tests in econometrics. *Econometrica*, 46, 1251-1271.
- Hixon, M.A., Palaca, S.W., Sandin, S.A., 2002. Population regulation: historical context and contemporary challenges of open versus closed systems. *Ecology* 83, 1490-1508.
- Jackson, D.A., Peres-Neto, P.R., Olden, J.D., 2001. What controls who is where in freshwater fish communities - the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58, 157-170.
- Junk, W.J., Bayley, P.B., Sparks, R.E., 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 106, 110-127.

- Kingsland, S.E., 1995. Modeling nature: episodes in the history of population ecology. 2nd Edition. University of Chicago Press, Chicago, IL, USA, 306 pp.
- Legendre, P., Legendre, L. 1998. Numerical ecology: developments in environmental modelling. 2 edition. Elsevier, Amsterdam, the Netherlands, 870 p.
- Matthews, W.J., 1998. Patterns in freshwater fish ecology. Chapman and Hall, New York, NY, USA, 756 pp.
- Miranda, L.E., 2001. A review of guidance and criteria for managing reservoirs and associated riverine environments to benefit fish and fisheries. In: Marmulla, G. (ed.). 2001. Dams, fish and fisheries. Opportunities, challenges and conflict resolution. FAO Fish. Tech. Pap. 419, Rome, pp. 91-138.
- Miranda, L.E., Agostinho, A.A., Gomes, L.C., 2000. Appraisal of the selective properties of gill nets and implications for yield and value of the fisheries at the Itaipu Reservoir, Brasil-Paraguay. Fish. Res. 45, 105-116.
- Neiff, J.J., 1990. Ideas para la interpretacion ecológica del Paraná. Interciencia 15, 424-441.
- Ney, J.J., 1996. Oligophication and its discontents: effects of reduced nutrient loading on reservoir fisheries. In: Miranda, L.E., Devries, D.R. (eds.). Multidimensional approaches to reservoir fisheries management. American Fisheries Society, Bethesda, MD, USA, pp. 285-295.
- Okada, K.O., Agostinho, A.A., Petrere Jr., M., Penczak, T., 2003. Factors affecting fish diversity and abundance in drying pools and lagoons in the upper Paraná River basin, Brazil. Ecohydrol. Hydrobiol. 3, 97-110.
- 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. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 62, 714-724.
- Petry, A.C., 2005. A traíra *Hoplias aff. malabaricus* (Bloch, 1794) na planície de inundação do alto rio Paraná: Influência sobre as assembléias de peixes e aspectos de auto-ecologia. Tese (Doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais) - Universidade Estadual de Maringá. 70p.
- Piana, P.A., Gomes, L.C., Agostinho, A.A., 2006a. Comparison of predator-prey interaction models for fish assemblages from the neotropical region. Ecol. Model. 192, 259-270.
- Piana, P.A., Gomes, L.C., Cortez, E.M., 2006b. Factors influencing *Serrapinnus notomelas* (Characiformes: Characidae) populations in upper Paraná River floodplain lagoons. Neotrop. Ichthyol. 4, 81-86.
- Pimm, S.L. 1991. The balance of nature? Ecological issues in the conservation of species and communities. The University Press, Chicago, IL, USA, 434 p.
- Reash, R.J., Pigg, J., 1990. Physicochemical factors affecting the abundance and species richness of fishes in the Cimarron River. Proc. Okla. Acad. Sci. 70, 23-28.
- Ricklefs, R.E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. Science 235, 167-171.
- Sanches, P.V., Nakatani, K., Bialecki, A., Baumgartner, G. Gomes, L.C., Luiz, E.A., 2006. Flow regulation by dams affecting ichthyoplankton: The case of the Porto Primavera dam, Paraná River, Brazil. River Res. Appl. 22, 555-565.

- Schindler, D.E. 2007. Fish extinctions and ecosystem functioning in tropical ecosystems. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 104, 5707-5708.
- Souza Filho, E.E., Rocha, P.C., Comunello, E., Stevaux, J.C., 2004. Effects of the Porto Primavera Dam on physical environment of the downstream floodplain. In: Thomaz, S.M., Agostinho, A.A., Hahn, N.S. (eds.), *The upper Paraná River and its floodplain*. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, pp. 55-74.
- Taylor, B.W., Flecker, A.S., Hall Jr., R.O., 2006. Loss of a harvested fish species disrupts carbon flow in a diverse tropical river. *Science* 313, 833-836.
- Thomas, L., 1996. Monitoring long-term population change: why are there so many analysis methods? *Ecology* 77, 49-58.
- Thomaz, S.M., Roberto, M.C., Bini, L.M., 1997. Caracterização limnológica dos ambientes aquáticos e influência dos níveis fluviométricos. In: Vazzoler, A.E.A.M., Agostinho, A.A., Hahn, N.S. (eds.), *A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e sócioeconômicos*. EDUEM, Maringá, PR, BR, pp. 73-102.
- Thomaz, S.M., Bini, L.M., Bozelli, R.L., 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia* 579, 1-13.
- Turchin, P., 2001. Does population ecology have general laws? *Oikos* 94, 17-26.
- Vazzoler, A.E.A.M., 1996. *Biologia da reprodução de peixes Teleósteos: teoria e prática*. EDUEM, Maringá, PR, BR, 169 pp.
- Ward, J.V., Stanford, J.A., 1995. The serial discontinuity concept: extending the model to floodplain rivers. *Regul. Rivers: Res. Manage.* 10, 159-168.
- Welcomme, R.L., 1985. *River fisheries*. FAO Fish. Tech. Pap. 262. Rome, 330 pp.
- Welcomme, R.L., Halls, A., 2005. Dependence of tropical river fisheries on flow. In *Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries*. Vol. 2. In: Welcomme, R.L., Petr, T. (eds.), Mekong River Commission, Vientiane, Lao PDR, pp. 267-284.
- Wooldridge, J.M., 2002. *Econometric analysis of cross section and panel data*. The MIT Press, Cambridge, United Kingdom, 784 pp.

Anexo I – Enquadramento taxonômico das espécies de peixes que compuseram as três categorias tróficas utilizadas neste estudo: piscívoras, forrageiras (espécies presentes nas dietas dos piscívoros) e Iliófagas. São apresentadas também as estratégias reprodutivas dessas espécies: migradores de longa distância com fecundação externa (MLFE); não migradores ou de curta distância, sem cuidado parental (MCSP), com cuidado parental (MCCP) e com fecundação interna (MCFI).

Ordem
Família
Gênero espécie

Categoria Trófica

Estratégia Reprodutiva

Characiformes
Acestrorhynchidae
Acestrorhynchus lacustris

Piscívora

MCSP

Anostomidae
Leporinus elongatus

Forrageira

MLFE

Leporinus friderici

Forrageira

MCSP

Leporinus lacustris

Forrageira

MCSP

Leporinus macrocephalus

Forrageira

MLFE

Leporinus obtusidens

Forrageira

MLFE

Leporinus octofasciatus

Forrageira

MCSP

Leporellus vittatus

Forrageira

MCSP

Schizodon altoparanae

Forrageira

MCSP

Schizodon borellii

Forrageira

MCSP

Schizodon nasutus

Forrageira

MCSP

Characidae
Astyanax altiparanae

Forrageira

MCSP

Astyanax fasciatus

Forrageira

MCSP

Astyanax schubarti

Forrageira

MCSP

Galeocarax knerii

Piscívora

MCSP

Moenkhausia intermedia

Forrageira

MCSP

Piaractus mesopotamicus

Forrageira

MLFE

Descalvadensis paranensis

Forrageira

MCSP

Salminus brasiliensis

Piscívora

MLFE

Salminus hilarii

Piscívora

MLFE

Serrassalmus maculatus

Piscívora

MCCP

Serrassalmus marginatus

Piscívora

MCCP

Curimatidae
Cyphocharax modestus

Forrageira/Iliófaga

MCSP

Cyphocharax nagelii

Forrageira/Iliófaga

MCSP

Steindachnerina brevipinna

Forrageira/Iliófaga

MCSP

Steindachnerina insculpta

Forrageira/Iliófaga

MCSP

Cynodontidae
Rhaphiodon vulpinus

Piscívora

MLFE

Erythrinidae

Ordem			
Família	<i>Gênero espécie</i>	Categoria Trófica	Estratégia Reprodutiva
	<i>Erythrinus erythrinus</i>	Piscívora	MCCP
	<i>Hoplias aff. malabaricus</i>	Piscívora	MCCP
	<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i>	Piscívora	MCCP
Parodontidae			
	<i>Apareiodon affinis</i>	Forageira/Iliófaga	MCSP
	<i>Parodon nasus</i>	Forageira/Iliófaga	MCSP
Prochilodontidae			
	<i>Prochilodus lineatus</i>	Forageira/Iliófaga	MLFE
Cyprinodontiformes			
Gymnotidae			
	<i>Gymnotus carapo</i>	Forageira	MCSP
	<i>Gymnotus inaequilabiatus</i>	Forageira	MCSP
Sternopygidae			
	<i>Eigenmannia trilineata</i>	Forageira	MCSP
	<i>Eigenmannia virescens</i>	Forageira	MCSP
Perciformes			
Cichlidae			
	<i>Astronotus crassipinnis</i>	Piscívora	MCCP
	<i>Cichla kelberi</i>	Piscívora	MCCP
	<i>Cichlassoma paranaense</i>	Piscívora	MCCP
Sciaenidae			
	<i>Plagioscion squamosissimus</i>	Piscívora	MCSP
Pleuronectiformes			
Achiridae			
	<i>Catathyridium jenynsii</i>	Piscívora	MCSP
Siluriformes			
Auchenipteridae			
	<i>Ageneiosus ucayalensis</i>	Piscívora	MCFI
	<i>Parauchenipterus galeatus</i>	Forageira	MCFI
Callichthyidae			
	<i>Hoplosternum litoralle</i>	Forageira	MCCP
Doradidae			
	<i>Pteridoras granulatus</i>	Forageira	MLFE
	<i>Trachydoras paraguayensis</i>	Forageira	MCSP
Loricariidae			
	<i>Hypostomus ancistroides</i>	Forageira	MCCP
	<i>Hypostomus cochliodon</i>	Forageira	MCCP
	<i>Hypostomus microstomus</i>	Forageira	MCCP
	<i>Hypostomus regani</i>	Forageira	MCCP
	<i>Hypostomus strigatcepis</i>	Forageira	MCCP
	<i>Loricariichthys platymetopom</i>	Forageira	MCCP

Ordem		
Família		
<i>Gênero espécie</i>	Categoria Trófica	Estratégia Reprodutiva
<i>Loricaria prolixa</i>	Forageira	MCCP
<i>Loricariichthys rostratus</i>	Forageira	MCCP
<i>Rinelepis aspera</i>	Forageira	MLFE
Pimelodidae		
<i>Hypophthalmus edentatus</i>	Forageira	MCSP
<i>Hemisorubim platyrhynchos</i>	Piscívora	MLFE
<i>Iheringichthys labrosus</i>	Forageira	MCSP
<i>Megalonema platanum</i>	Piscívora	MCSP
<i>Pseudoplatystoma corruscans</i>	Piscívora	MLFE
<i>Pimelodus maculatus</i>	Forageira	MLFE
<i>Pinirampus pirinampus</i>	Piscívora	MLFE
<i>Pimelodella</i> spp	Forageira	MCSP
<i>Rhamdia quelen</i>	Piscívora	MCSP
<i>Sorubim lima</i>	Piscívora	MLFE

Nota: As categorias tróficas foram construídas de acordo com Hahn et al. (1997; 2004) e as estratégias reprodutivas seguiram a classificação de Suzuki et al. (2004).

Anexo II – Análise de Dados em Painel

Bases de dados que combinam amostras espaciais e temporais são comuns na ecologia. No entanto, grande parte dos trabalhos publicados não leva em consideração, ou omite um desses componentes para avaliar o outro. Por exemplo, dados sobre a assembléia de peixes e parâmetros físicos e químicos, geralmente são coletados em diversos locais, várias vezes ao longo do tempo. As análises que se seguem, ou avaliam as variações que ocorrem em um único local ao longo do tempo, através de técnicas relacionadas a séries temporais, ou avaliam as variações que existem entre os locais, desconsiderando o componente temporal, através de técnicas de análises de variância. A análise de dados em painel leva em consideração esses dois eixos de variação simultaneamente, possibilitando controlar fontes de variação que, em análises espaciais e temporais realizadas separadamente não são possíveis. Nesse anexo, não temos a pretensão de discutir todas as características relacionadas à técnica de análise de dados em painel, apenas fornecer uma introdução a alguns dos modelos que foram desenvolvidos para analisar grupos de dados que apresentam variações espaço-temporais. Os casos que consideraremos são os modelos de regressão, de efeitos fixos e randômicos, com autocorrelação temporal e heterocedasticidade espacial (segundo Greene, 2003).

Antes de discutir os modelos, vamos apresentar, resumidamente a base de dados utilizada neste trabalho (Tabela I e Figura 1). Para cada variável, seja a resposta ou as preditoras, existem dois eixos de variação, ou seja, o espacial e o temporal. As observações realizadas numa unidade espacial i ao longo do tempo t constituem um painel, de modo que o número de unidades espaciais é também o número de painéis existentes.

Modelo de Regressão (Pooled Regression)

Pooled regression consiste em agrupar todas as informações no espaço e no tempo em um único grupo de dados e proceder com a regressão múltipla, desconsiderando totalmente a estrutura espacial (i) e temporal (j) dos dados. O modelo ajustado contém um único intercepto (α) e um coeficiente (β) para cada variável preditora:

$$Proc_{ij} = \alpha + \beta_1 Comp_{ij} + \beta_2 Nível_{ij} + \beta_3 Cond_{ij} + \beta_4 Cheia_{ij} + \beta_5 Temp_{ij} + \beta_6 Trans_{ij} + \beta_7 pH_{ij} + \varepsilon_{ij}$$

Tabela I – Parte da base de dados utilizada nesse trabalho, apresentada para ilustrar a utilização da análise de dados em painel.

Espaço (i)	Tempo (t)	Proc *	Comp *	Nível (cm)	Cond (µ/cm)	Cheia (cm)	Temp (°C)	Trans (m)	pH
lgua	Nov-86	3.460	0.993	274.3	36.70	351.7	26.80	0.25	6.20
lgua	Feb-87	1.823	0.212	327.6	41.60	371.4	27.80	0.55	6.30
lgua	May-87	0.504	0.000	341.3	19.67	371.4	16.29	0.55	6.73
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮
lgua	Nov-05	0.000	3.424	370.0	50.60	508.0	27,05	0.70	6,76
lpat	Nov-86	2.274	1.578	98.3	39.40	351.7	27.90	0.35	6.70
lpat	Feb-87	1.787	0.000	239.9	43.50	371.4	28.50	0.55	6.40
lpat	May-87	2.171	0.000	240.7	27.00	371.4	17.12	0.80	6.30
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮
lpat	Nov-05	0.486	0.272	370.0	41.90	508.0	26,87	0,23	6,63
rbai	Nov-86	2.442	1.342	274.3	31.00	351.7	27.20	0.60	6.80
rbai	Feb-87	2.971	1.112	327.6	36.50	371.4	29.00	0.70	6.70
rbai	May-87	0.996	0.808	341.3	16.30	371.4	16.59	0.85	7.50
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮
rbai	Nov-05	0.661	2.555	370.0	45.50	508.0	27,02	0,98	6,87
rivi	Nov-86	0.474	0.000	98.3	46.00	351.7	27.30	0.35	6.90
rivi	Feb-87	1.203	0.000	239.9	41.40	371.4	28.20	0.40	6.50
rivi	May-87	1.109	0.384	240.7	35.00	371.4	16.80	1.00	7.15
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮
rivi	Nov-05	0.941	1.490	370.0	43.60	508.0	27,10	0,45	6,99
rpar	Nov-86	0.664	0.000	274.3	59.00	351.7	27.50	1.05	7.40
rpar	Feb-87	1.677	1.155	327.6	59.10	371.4	28.30	0.55	7.00
rpar	May-87	0.000	0.527	341.3	64.00	371.4	20.50	0.80	7.90
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮
rpar	Nov-05	0.000	1.253	370.0	51.00	508.0	27,07	3,23	7,37

* A unidade utilizada para abundância numérica foi (Ln(CPUE+1))

Implicitamente nesse modelo, além dos pressupostos usuais de aleatoriedade, normalidade e homocedasticidade de variância nos resíduos estimados (ε_{ij}), estão embutidos os pressupostos de que os resíduos não apresentam correlação espacial e temporal, bem como as variáveis preditoras e com a resposta. Em outras palavras, toda variabilidade determinística da variável resposta, tanto espacial quanto temporal, é explicada pelas variáveis preditoras incluídas no modelo. Se esses pressupostos podem ser assumidos, os coeficientes do modelo podem ser estimados pelo método de mínimos quadrados ordinários (*Ordinary Least Squares method: OLS*) que, nesse caso geram estimativas eficientes (com desvio padrão mínimo) e não tendenciosas (não diferentes da verdadeira média populacional). No entanto, quando algum desses pressupostos não é alcançado, OLS pode não gerar estimativas eficientes

(aumentando a probabilidade de erro tipo I) e não tendenciosas. Assim, tais pressupostos devem ser checados e, quando identificados, métodos que removem as correlações existentes nos resíduos devem ser empregados.

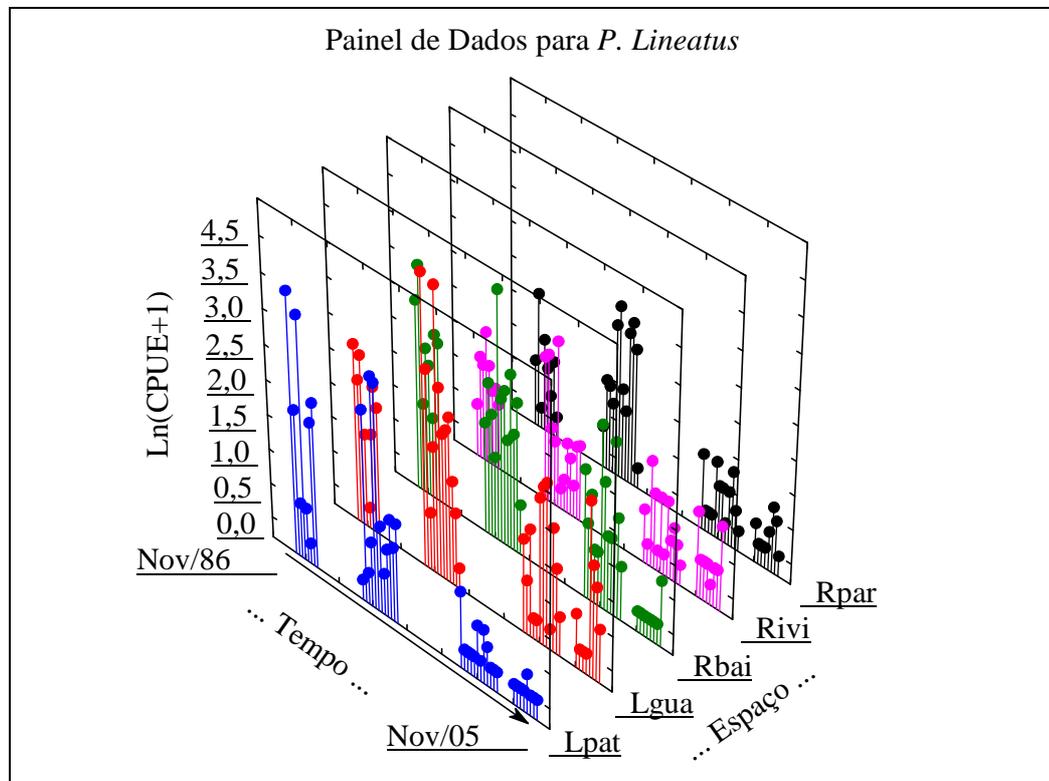


Figura 1 - Dimensões espacial e temporal dos dados. As observações realizadas numa unidade espacial i ao longo do tempo t constituem um painel, de modo que o número de unidades espaciais é também o número de painéis existentes.

Modelo de Efeitos Fixos (Fixed Effects)

Como exposto acima, os resíduos estimados em *pooled regression* podem apresentar correlação espacial (i.e., $\text{corr}[\varepsilon_{ij}, \text{espaço}] \neq 0$). Tal correlação pode ser removida especificando-se interceptos distintos para cada unidade espacial do grupo de dados. O modelo ajustado contém um intercepto (α) para local (i) e um coeficiente (β) para cada variável preditora:

$$\text{Proc}_{ij} = \alpha_i + \beta_1 \text{Comp}_{ij} + \beta_2 \text{Nível}_{ij} + \beta_3 \text{Cond}_{ij} + \beta_4 \text{Cheia}_{ij} + \beta_5 \text{Temp}_{ij} + \beta_6 \text{Trans}_{ij} + \beta_7 \text{pH}_{ij} + \varepsilon_{ij}$$

Procedimento similar pode ser empregado para remover possíveis correlações entre os resíduos de intervalos temporais distintos (um intercepto para cada período de tempo).

Nesse modelo, a correlação espacial nos resíduos é removida, mas pode haver correlação entre os interceptos estimados (α_i) e as variáveis preditoras (i.e., $\text{corr}[\alpha_i, (\text{Comp},$

Nível, ...] $\neq 0$), o que não invalida as estimativas dos parâmetros através de OLS, mas restringe a amplitude das conclusões para somente os locais amostrados, não permitindo extrapolações para outros locais.

Modelo de Efeitos Randômicos (Random Effects)

O modelo de efeitos randômicos também foi desenvolvido para remover a correlação espacial nos resíduos, porém assume-se que os interceptos locais (u_i) constituem uma amostra aleatória proveniente de uma população de interceptos com distribuição de probabilidade conhecida (i.e., $\text{corr}[u_i, (\text{Comp}, \text{Nível}, \dots)] = \text{Gauss}$, p.e.):

$$\text{Proc}_{ij} = \alpha + \beta_1 \text{Comp}_{ij} + \beta_2 \text{Nível}_{ij} + \beta_3 \text{Cond}_{ij} + \beta_4 \text{Cheia}_{ij} + \beta_5 \text{Temp}_{ij} + \beta_6 \text{Trans}_{ij} + \beta_7 \text{pH}_{ij} + u_i + \varepsilon_{ij}$$

Os coeficientes desse modelo são estimados com o método de mínimos quadrados generalizados (*Generalized Least Squares method: GLS*) ou com o procedimento de máxima verossimilhança, tendo a vantagem sobre o modelo de efeitos fixos de permitir a extrapolação das conclusões para locais não amostrados.

Modelos Ajustados na Presença de Autocorrelação Temporal e/ou Heterocedasticidade Espacial

Para os modelos discutidos acima, existem ainda as possibilidades de que os resíduos (ε_{ij}) apresentem autocorrelação temporal e/ou variâncias heterogêneas entre os distintos locais amostrados. Autocorrelação temporal, ou processos auto-regressivos (AR), ocorrem quando observações próximas no tempo possuem maiores probabilidades de serem similares do que aquelas observações de tempos distantes. Estatisticamente, isso ocorre quando os resíduos do tempo corrente (j) se apresentam correlacionados com resíduos defasados (j-t). Se correlação ocorre com uma defasagem temporal, o processo é chamado de AR(1), se ocorre com duas defasagens é AR(2), e assim por diante. A identificação de um processo AR(1), p.e., é realizada através da significância do parâmetro ρ regredindo os resíduos do tempo corrente (j) em função daqueles defasados em uma unidade temporal (j-1):

$$\varepsilon_{ij} = \rho \varepsilon_{i(j-1)} + \mu$$

A heterocedasticidade espacial, por sua vez, refere-se às variâncias serem distintas entre os locais amostrados, ou seja:

$$\text{Var}(\varepsilon_{ij}) = \sigma_i^2$$

Em ambos casos, a simples aplicação de OLS pode gerar estimativas viesadas e não eficientes. O método de correção consiste na aplicação de OLS para gerar os resíduos, a partir dos quais são estimados o ρ e/ou as σ^2_i para então “corrigir” as variáveis antes de aplicar novamente o método OLS (esse procedimento é conhecido como método de mínimos quadrados em dois estágios). Para o processo auto-regressivo AR(1), a correção é feita sobre cada variável, multiplicando-se a variável defasada por ρ (estimado) e subtraindo da variável corrente:

$$Proc_{ij} - \rho Proc_{i(j-1)}$$

$$Comp_{ij} - \rho Comp_{i(j-1)}$$

$$Nível_{ij} - \rho Nível_{i(j-1)}$$

Assim por diante

Na presença de heterocedasticidade espacial, a correção é feita dividindo-se cada variável pela respectiva variância local estimada:

$$Proc_{ij}/\sigma^2_i$$

$$Comp_{ij}/\sigma^2_i$$

$$Nível_{ij}/\sigma^2_i$$

Assim por diante

Dessa forma, as novas estimativas geradas são robustas contra o processo auto-regressivo Ar(1) e/ou a heterocedasticidade espacial.

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)