

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS
NATURAIS

CONECTIVIDADE E ANÁLISE DA ESTRUTURA TAXONÔMICA E
TRÓFICA DA ICTIOFAUNA EM LAGOS DO RIO DAS MORTES,
MATO GROSSO-BRASIL.

JANE DILVANA LIMA

SÃO CARLOS-SP
2009

Livros Grátis

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

Milhares de livros grátis para download.

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS
NATURAIS

CONECTIVIDADE E ANÁLISE DA ESTRUTURA TAXONÔMICA E
TRÓFICA DA ICTIOFAUNA EM LAGOS DO RIO DAS MORTES,
MATO GROSSO-BRASIL.

JANE DILVANA LIMA

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais do Centro de Ciências Biológicas e da Saúde da Universidade Federal de São Carlos, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ecologia e Recursos Naturais.

Orientador: Prof. Dr. Alberto Carvalho Peret

SÃO CARLOS-SP
2009

**Ficha catalográfica elaborada pelo DePT da
Biblioteca Comunitária/UFSCar**

L732ca

Lima, Jane Dilvana.

Conectividade e análise da estrutura taxonômica e trófica da ictiofauna em lagos do rio das Mortes, Mato Grosso-Brasil / Jane Dilvana Lima. -- São Carlos : UFSCar, 2009. 86 f.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal de São Carlos, 2009.

1. Ecologia aquática. 2. Ecologia de peixes. 3. Estrutura trófica. 4. Variáveis ambientais. 5. Araguaia, Rio, Bacia. 6. Pulso de inundação. I. Título.

CDD: 574.5263 (20^a)

Jane Dilvana Lima

**CONECTIVIDADE E ANÁLISE DA ESTRUTURA TAXONÔMICA E TRÓFICA
DA ICTIOFAUNA EM LAGOS DO RIO DAS MORTES, MATO GROSSO-BRASIL**

Tese apresentada à Universidade Federal de São Carlos, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências.

Aprovada em 11 de março de 2009

BANCA EXAMINADORA


Presidente


Prof. Dr. Alberto Carvalho Peret
(Orientador)

1º Examinador


Prof. Dr. Orlando Moreira Filho
PPGGEV/UFSCar


2º Examinador


Prof. Dr. José Roberto Verani
PPGERN/UFSCar

3º Examinador


Prof. Dr. Carlos Eduardo Matheus
USP/SÃO CARLOS-SP

4º Examinador


Prof. Dr. Eriyelto Goulart
UEM/Maringá-PR


Prof. Dra. Daka Mana da Silva Matos
Coordenadora
PPGERN/UFSCar

*Para meus pais,
João e Jeonice.
Sempre.*

AGRADECIMENTOS

Existe algo de controverso na elaboração de uma Tese: ao mesmo tempo em que é necessária uma profunda introspecção para interpretação de resultados e formulação de idéias, é impossível conduzi-la sem a presença e apoio de inúmeras pessoas. Assim, registro aqui meus agradecimentos:

Ao Prof. Dr. Alberto Carvalho Peret, pela orientação ao longo destes quatro anos e pelo tempo dedicado às correções deste trabalho. Sou especialmente grata pela gentileza ao esclarecer minhas dúvidas e por resolver tão prontamente as questões relacionadas à documentação e encaminhamentos.

Aos professores membros da comissão julgadora do exame de qualificação, Dr. José Roberto Verani, Dr. Orlando Moreira Filho e Dr. Nivaldo Nordi, pela revisão e valiosas sugestões sobre o primeiro capítulo.

Ao Prof. Dr. Cesar Enrique de Melo, pela total assistência durante a execução deste projeto, pelas sugestões e correções dos capítulos, e principalmente pelo amor e carinho que temos compartilhado por todos esses anos. Seu incentivo e otimismo inabalável são essenciais em minha vida acadêmica e pessoal, e foram fundamentais para a realização deste trabalho.

Ao meu irmão João Alves de Lima Filho (também ictiólogo!), por estar presente em todas as fases deste trabalho, em especial durante as campanhas de campo e triagem dos peixes. Agradeço todo o companheirismo, encorajamento e carinho, bem como pelos momentos de diversão, que sempre abrandam qualquer contratempo (*my brother is my hero...*).

À Eliete Francisca da Silva, amiga de todas as horas, pela ajuda e companhia durante alguns bons anos e por dividir comigo as alegrias e incertezas tipicamente envolvidas em estudos de Mestrado e Doutorado, além de outros sonhos mais.

Aos alunos (e amigos) do Laboratório de Ictiologia e Limnologia (UNEMAT) pela inestimável ajuda durante as campanhas de campo, pela convivência no laboratório e pelos momentos de descontração nas reuniões de fim de semana. Tem sido um prazer e um privilégio contar com a amizade e colaboração de todos: Claudinea Padilho, Érika Machado, Eurizângela Dary e Paula Katsuyama estiveram sempre dispostas a ajudar, e

foram fundamentais nas atividades pré, durante e pós-campo. Samuel Elias esteve presente em (quase) todas as campanhas, sempre com a mesma disposição e dedicação. Carolina Mancini auxiliou nas análises de conteúdo estomacal, e trouxe mais alegria ao laboratório com seu bom humor característico.

Aos meus pais: minha mãe, Jeonice Gonçalves Barreto, por seu amor, carinho e compreensão incomparáveis. Agradeço as palavras de otimismo e conforto, os inúmeros mimos, a ajuda em algumas campanhas de campo, e principalmente por representar tudo aquilo que mais admiro; meu pai, João Alves de Lima Neto, que auxiliou em muitas das campanhas de campo (também!) com sua força herculeana, sentido de direção infalível e incríveis habilidades náuticas. Também sou grata pelo cuidado, carinho e apoio incondicional.

Ao meu irmão James Dean Lima, que apesar da distância sempre encontra uma forma de estar presente nas etapas decisivas de minha vida.

Aos colegas de curso, pela agradável convivência durante as disciplinas, em especial às “amigas de longe”: Daniela, Jussara, Manoela, Marcela, Marina, Monica e Melissa.

Às amigas Ana Carolina Velardi, Ana Carina Gouveia, Cíntia Delgado, Cristhiana Röpke, Maysa Puccinelli, Karine Schrimbeck, Valéria Milani e Vanessa Antunes, por demonstrarem que amizade é independente de tempo e espaço.

À minha família, por todo incentivo e carinho, em especial à Tia Lila, que terá sempre um lugar de destaque em minhas memórias.

À Deus, por ser a certeza nos momentos de dúvida.

RESUMO

Estudou-se a estrutura da ictiofauna em relação às características ambientais em dois lagos sujeitos a diferentes níveis de conectividade hídrica associados à planície de inundação do curso inferior do rio das Mortes, na planície do Bananal, Mato Grosso-Brasil. O lago Tartaruga é permanentemente conectado à calha principal do rio ao longo do ciclo anual, enquanto que o lago do Cocho somente se conecta ao rio no período de cheia. As amostragens foram realizadas trimestralmente ao longo de dois ciclos sazonais completos, e resultaram em um total de 114 espécies e 5607 indivíduos coletados. A estrutura da ictiofauna foi analisada sob duas abordagens, taxonômica e funcional, discutidas separadamente em cada capítulo. No capítulo I a ictiofauna é investigada em relação à estrutura taxonômica, com ênfase nas variações espaço-temporais e nas características do hábitat. O capítulo II descreve a estrutura trófica da ictiofauna com base na abundância relativa dos grupos tróficos, designados a partir de análises de conteúdo estomacal de 59 espécies. As análises baseadas nos grupos taxonômicos indicaram que os lagos são distintos entre si em escalas espaciais e temporais, e que estas diferenças são acentuadas nos períodos de seca. A maior variabilidade em relação às variáveis ambientais e aos atributos da ictiofauna foram observadas no lago sazonalmente isolado. Ainda, as características ambientais (principalmente profundidade e transparência da água) tiveram influência sobre os padrões de composição e abundância da ictiofauna. Os resultados também sugerem que o grau de conectividade determinou a relação entre a transparência da água e a variação temporal na organização da ictiofauna nos lagos amostrados. Em relação à análise da estrutura trófica, os resultados indicaram variações temporais significativas nas proporções dos grupos tróficos, também mais pronunciadas no lago desconectado sazonalmente. No entanto, exceto por piscívoros, não foram observadas variações espaciais significativas em relação à abundância relativa dos grupos tróficos. Os dados sugerem que o aumento da conectividade no período da cheia homogeneiza a estrutura trófica da ictiofauna entre lagos, provavelmente por permitir a migração lateral entre os habitats da planície e a calha principal do rio. Em suma, os dados deste estudo destacam o papel central da conectividade hídrica na organização da ictiofauna em lagos de planície de inundação, principalmente naqueles isolados sazonalmente.

Palavras-chave: peixes neotropicais, conectividade, variáveis ambientais, estrutura trófica, bacia do rio Araguaia.

ABSTRACT

This work describes the structure of fish assemblages in relation to environmental characteristics in two lakes with distinct levels of hydrologic connectivity associated to the lower Rio das Mortes, in the Bananal floodplain, Mato Grosso, Brazil. Tartaruga Lake is permanently connected to the main river channel, whereas Cocho Lake is connected to the river only during rainy season. Samplings were performed in quarterly surveys through two complete seasonal cycles, and yielded 114 species and 5607 individuals. Fish assemblage structure was analyzed using two approaches, taxonomic and functional, discussed separately in each chapter. Chapter I investigates fish assemblages in relation to taxonomic structure, with emphasis in the spatial-temporal variations and habitat characteristics. Chapter II describes the trophic structure of fish assemblages based on the relative abundance of trophic groups, determined by stomach content analysis of 59 species. Analyses based on taxonomic groups indicated that the lakes are distinct from each other in both spatial and temporal scale, and these differences are marked during dry periods. Greater variability in relation to environmental variables and fish assemblages attributes were found in the seasonally isolated lake. Additionally, environmental characteristics (mainly depth and water transparency) had influence on the patterns of fish assemblage composition and abundance. Results also suggested that the degree of connectivity determines the relationship between water transparency and temporal variation in fish assemblage organization in the sampled lakes. In relation to trophic structure analyses, results showed significant temporal variation in the proportions of trophic groups, which were also more pronounced in the seasonally disconnected lake. However, except for piscivores, it was not found significant spatial variation in relation to the relative abundance of trophic groups. Data suggest that increasing connectivity during rainy period homogenizes the trophic structure of fish assemblages, probably for allowing lateral migration between floodplain habitats and the main river channel. In conclusion, the data provided by this study highlight the central role of hydrologic connectivity in the organization of fish assemblages in floodplain lakes, mainly the seasonally isolated ones.

Key words: Neotropical fish, connectivity, environmental variables, trophic structure, Araguaia River basin.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	1
OBJETIVOS	4
MATERIAL E MÉTODOS	5
Área de estudo	5
Metodologia Geral	10
CAPÍTULO I	12
Resumo	12
Abstract	13
Introdução	14
Material e Métodos	15
Área de estudo	15
Amostragem dos habitats	17
Análises estatísticas	17
Resultados	19
Características ambientais	19
Estrutura da ictiofauna	22
Discussão	26
Variação espaço-temporal da ictiofauna	26
Homogeneização dos habitats no período de cheia	27
Influência das características ambientais sobre a ictiofauna	27
Referências	32
CAPÍTULO II	36
Resumo	36
Abstract	37
Introdução	38
Material e Métodos	39
Área de estudo	39
Amostragem dos habitats	40
Análise da dieta e Classificação Trófica	41
Amplitude de Nicho e Estrutura trófica	42
Resultados	44
Classificação Trófica e Amplitude de Nicho Alimentar	44
Variação espaço-temporal na estrutura trófica	53

Discussão.....	62
Classificação Trófica e Amplitude de Nicho Alimentar	62
Variação espaço-temporal na estrutura trófica.....	64
Literatura Citada.....	68
CONCLUSÕES	75
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS GERAL	77
APÊNDICE.....	83

INTRODUÇÃO GERAL

Planícies de inundação associadas a grandes rios sustentam uma ictiofauna rica e diversa (Gopal & Junk, 2000), especialmente em regiões tropicais sujeitas ao regime hídrico sazonal (Lowe-McConnell, 1987; Goulding *et al.*, 1988; Rodríguez *et al.*, 2007), como a bacia amazônica. Entre os fatores que contribuem para a manutenção desta alta diversidade de espécies está a grande heterogeneidade espaço-temporal característica dos sistemas rio-planície de inundação (SRPI) (Ward *et al.*, 1999; Robinson *et al.*, 2002; Arrington & Winemiller, 2004), determinada pela própria dinâmica fluvial (Drago, 2007) e favorecida pelos pulsos de inundação regulares causados pela precipitação sazonal (Junk *et al.*, 1989; Arrington & Winemiller, 2004). Essa condição heterogênea da paisagem nos SRPI reflete-se em um mosaico de habitats disponíveis para a ictiofauna (Agostinho *et al.*, 2000; Willis *et al.*, 2005; Arrington & Winemiller, 2006), que compreendem desde a calha principal do rio e seus canais secundários até os biótopos localizados na planície aluvial, como tributários e lagos de inundação.

Entre estes biótopos da planície de inundação, os ambientes lênticos (lagos e lagoas) representam importantes áreas para a ictiofauna, constituindo-se locais de reprodução, alimentação e refúgio para diversas espécies (Agostinho *et al.*, 2004; Zeug *et al.*, 2005; Zeug & Winemiller, 2008). Embora os peixes possam potencialmente realizar migrações laterais entre os habitats da planície e a calha principal do rio durante os períodos de cheia (Fernandes, 1997; Winemiller & Jepsen, 1998; Castello 2008), algumas espécies apresentam afinidades de habitat que restringem sua distribuição em determinados ambientes (Arrington & Winemiller, 2006; Welcomme *et al.*, 2006), de modo que podem completar todo seu ciclo de vida em biótopos lênticos.

Lagos de inundação em uma determinada planície apresentam alta variabilidade espacial, originada pelas diferenças nos processos de formação que conduzem à características morfométricas e níveis de conectividade distintos (Amoros & Bornette 2002; Ward *et al.*, 2002; Morais *et al.*, 2005; Paira & Drago, 2007). Estas particularidades, por sua vez, determinam características físicas e químicas diferenciadas entre os lagos (Carvalho *et al.*, 2001; Pouilly & Rodríguez, 2004) e contribuem ainda mais para a heterogeneidade espacial observada nestes biótopos. Um mesmo lago de planície de inundação também é heterogêneo sob escala temporal,

devido às acentuadas diferenças nas características do hábitat apresentadas entre os períodos sazonais (Carvalho *et al.*, 2001).

Recentemente, vários estudos têm destacado a importância da conectividade hídrica para a manutenção da integridade biológica nas planícies de inundação (Amoros & Roux, 1998; Amoros & Bornette, 2002; Robinson *et al.*, 2002; Arthington *et al.*, 2004). No entanto, dados empíricos que descrevem a influência do grau de conexão entre os biótopos da planície aluvial e o rio principal sobre a fauna aquática ainda são insuficientes (Junk & Wantzen, 2004), o que previne a formulação de modelos conceituais em relação ao verdadeiro papel da conectividade nos SRPI. A maioria dos estudos sobre este tema tem sido conduzida em planícies de inundação na região temperada (Winemiller *et al.*, 2000; Olden *et al.*, 2001; Baber *et al.*, 2002; Zeug *et al.*, 2005; Zeug & Winemiller, 2008). Os poucos trabalhos que relacionam o nível de conectividade com a composição e estrutura da ictiofauna em lagos de planície de inundação tropicais tem produzido resultados divergentes, desde a ausência de relação entre o grau de conectividade e os atributos da ictiofauna (Rodríguez & Lewis, 1997; Tejerina-Garro, 1998) até fortes associações entre estas variáveis (Petry *et al.*, 2003; Pouilly & Rodríguez, 2004).

De qualquer forma, peixes em planícies de inundação geralmente são afetados de maneira não-aleatória pelas condições ambientais (*e.g.* Rodríguez & Lewis 1997; Suárez *et al.*, 2001; Pouilly & Rodríguez 2004; Arrington *et al.*, 2005; Arrington & Winemiller 2006; Correa *et al.*, 2008; Correa 2008), e assim espera-se que a variabilidade nas características do hábitat tenha efeitos previsíveis sobre os padrões de composição e estrutura da ictiofauna em alguma escala temporal e/ou espacial. No entanto, cabe ressaltar que as características ambientais dos biótopos do SRPI tendem a homogeneizar-se durante o período de cheia (Agostinho *et al.*, 2000; Junk & Wantzen, 2004; Thomaz *et al.*, 2007), de modo que o efeito da variabilidade espacial sobre a ictiofauna é apropriadamente descrito quando se considera o ciclo anual.

Dada a característica dinâmica e complexa dos lagos de planície de inundação, é importante que os estudos considerem tanto a estrutura taxonômica quanto funcional da ictiofauna. As análises baseadas ao nível taxonômico são robustas em demonstrar padrões regionais e locais de distribuição e abundância das espécies (Pouilly & Rodríguez, 2004; Hoeinghaus *et al.*, 2007), enquanto que a análise funcional (*e.g.* análise de grupos/guildas tróficas) simplifica o estudo em comunidades altamente diversas (De Leeuw *et al.*, 2007) e é adequada para avaliar a respostas da comunidade

às possíveis modificações ambientais, como alterações no regime hídrico (Hoeinghaus *et al.*, 2007). Embora a plasticidade da dieta represente uma limitação em potencial para o uso de guildas alimentares (Welcomme *et al.*, 2006; Noble *et al.*, 2007), esta abordagem permite descrever importantes padrões relacionados à estrutura trófica da ictiofauna (Hahn *et al.*, 2004; Mérona & Rankin-de-Mérona, 2004; Pouilly *et al.*, 2004, 2006; Rybczynski *et al.*, 2008), geralmente em associação com as características ambientais.

As planícies de inundação localizadas na América do Sul apresentam condições relativamente preservadas quando comparadas àquelas situadas na América do Norte e Europa, onde a maioria dos grandes rios mostra algum tipo de alteração no fluxo (Bunn & Arthington, 2002; Aarts *et al.*, 2004; Feyrer *et al.*, 2004; Nilsson *et al.*, 2005; Dudgeon *et al.*, 2006). Quatro das seis maiores planícies de inundação da América do Sul estão localizadas no Brasil, sendo a planície de inundação do Bananal a terceira em importância em relação à área máxima inundável (Hamilton *et al.*, 2002). Estudos realizados na planície do Bananal têm evidenciado alta riqueza de espécies de peixes (Melo *et al.*, 2005; Silva *et al.*, 2007; Melo *et al.*, 2007), porém apenas os trabalhos de Tejerina-Garro *et al.* (1998) e Lima (2003) conduzidos em escalas temporais ou espaciais reduzidas, enfocam lagos de inundação nesta região. Essa escassez de estudos prejudica a elaboração de estratégias eficientes de conservação dos SRPI, e geralmente resultam em práticas inadequadas de manejo dos recursos aquáticos (Agostinho *et al.*, 2005).

Neste trabalho, a estrutura taxonômica e trófica da ictiofauna foi avaliada em relação às variáveis ambientais e à conectividade hídrica em dois lagos associados à planície de inundação do curso inferior do rio das Mortes, na planície do Bananal. Este estudo partiu da premissa que as variações espaço-temporais nas características do habitat, incluindo no nível de conexão dos lagos com a calha principal, influenciam os padrões de organização da ictiofauna, sob aspectos taxonômicos e funcionais. O estudo foi conduzido ao longo de dois ciclos sazonais, para melhor avaliar a influência da variação temporal nos atributos da ictiofauna e nas características ambientais.

OBJETIVOS

Objetivo geral

Descrever as variações espaciais e temporais na estrutura taxonômica e trófica da ictiofauna em dois lagos da planície de inundação do rio das Mortes (lago Tartaruga e lago do Cocho), em relação às características do hábitat e com ênfase no grau de conectividade hídrica.

Objetivos específicos

Capítulo I

- Examinar as variações espaço-temporais em relação às características ambientais nos lagos;
- Verificar os padrões de composição, abundância e riqueza de espécies entre períodos sazonais e entre os lagos amostrados;
- Analisar a influência das variáveis ambientais sobre os atributos e os padrões de ordenação e composição da ictiofauna;
- Descrever a influência do grau de conexão dos lagos sobre a composição e estrutura da ictiofauna ao longo do ciclo hídrico anual.

Capítulo II

- Caracterizar a dieta das principais espécies coletadas;
- Examinar a amplitude de nicho trófico das espécies e verificar possíveis alterações espaciais e temporais na utilização dos recursos alimentares;
- Descrever a estrutura trófica da ictiofauna, a partir da abundância relativa dos grupos tróficos;
- Verificar as variações espaço-temporais na estrutura trófica da ictiofauna e examiná-las em relação ao grau de conectividade hídrica.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O rio das Mortes nasce no centro-sul de Mato Grosso e flui por cerca de 1.070 km em direção à região nordeste do estado, até desaguar no rio Araguaia, nas proximidades de São Félix do Araguaia. Possui uma ampla área de drenagem (55.580 km²), sendo o principal afluente da margem esquerda do rio Araguaia (Melo *et al.*, 2005), e um dos maiores tributários da bacia Araguaia-Tocantins. Seu trecho inferior encontra-se inserido em duas unidades geomorfológicas, a depressão do Araguaia e a planície do Bananal, as quais formam uma extensa e importante região de planície de inundação no Brasil Central (Diegues, 2002; Hamilton *et al.*, 2002). Neste trecho, o rio das Mortes apresenta curso meândrico, largo (200-400m) e com vários lagos associados à sua planície de inundação.

Em relação ao uso e ocupação da bacia, a maior densidade de população humana ocorre no trecho superior do rio das Mortes, onde drena áreas de intenso cultivo agrícola (principalmente soja e algodão). No trecho médio as pastagens constituem o principal tipo de uso da terra, porém existem algumas áreas preservadas às margens do rio devido à presença de reservas indígenas. No trecho inferior, os solos pobres e as áreas sujeitas à inundação periódica restringem o uso à prática de pecuária extensiva, de modo que a região apresenta-se em condições relativamente bem preservadas. Atualmente, existe apenas um barramento para aproveitamento hidrelétrico (PCH-Primavera) localizado no curso superior do rio das Mortes, no entanto, está prevista a construção de outras duas usinas na altura de seu trecho médio.

A área de estudo localiza-se no curso inferior do rio das Mortes, em uma unidade de conservação recentemente designada, denominada Parque Estadual do Araguaia (PEA), e que possui uma área aproximada de 220.400 hectares (Figura 1). O parque está localizado entre a margem esquerda do rio Araguaia e a margem direita do rio das Mortes, na região de confluência do último. O clima na região do PEA é do tipo Tropical de Savana (Aw) segundo a classificação de Köppen, com duas estações bem definidas: a seca (maio/outubro) e a chuvosa (novembro/abril), com pico nos meses de janeiro a março. A temperatura média anual está entre 25 e 27 °C, com precipitação média anual de 1.500 mm. O relevo aplainado, com cotas altimétricas ao redor de 200 m, favorece a inundação da maior parte do PEA durante o período chuvoso. A vegetação é constituída principalmente por fisionomias savânicas, mas ocorrem

formações florestais (florestas ripárias) associadas às margens dos corpos d'água, que são parcial ou totalmente inundadas na cheia (Marimon & Lima, 2001).

As coletas foram realizadas em dois lagos (lago Tartaruga e lago do Cocho) associados à margem direita do rio das Mortes, distantes entre si por cerca de 20 km e selecionados com base em sua frequência de conexão com a calha principal do rio (Figura 1). O lago Tartaruga (12°32'45''S, 50°56'19''W, Figuras 2A e 3A) é um lago de planície de inundação permanentemente conectado com o rio das Mortes, por meio de um canal de cerca de 40 metros. Este lago tem formato alongado, com 4,6 km de comprimento e largura variável (50-250m), e área de 58 hectares. A margem esquerda do lago, paralela ao rio, é baixa e coberta por floresta ripária inundável, enquanto que a margem direita é mais elevada, com uma estreita faixa de vegetação ripária adjacente ao cerrado *sensu stricto*. O lago do Cocho (12°25'47.5''S, 50°58'30.9''W, Figuras 2B e 3B) tem 33 hectares de área e permanece isolado do rio das Mortes no período de seca. Seu formato também é alongado, com cerca de 3 km de extensão e largura entre 30 e 170 metros, aproximadamente, e apresenta ainda três pequenos braços que se isolam do corpo do lago no pico da seca. A conexão do lago do Cocho com a calha principal do rio ocorre somente a partir do início da cheia (novembro/dezembro), por meio de um canal raso e estreito (3 m). Toda a extensão das margens é coberta por vegetação ripária, a qual inunda completamente durante as cheias. Durante o pico da cheia (janeiro/março) o alagamento da planície de inundação aumenta a área de conexão de ambos os lagos com a calha principal do rio. Devido essa grande entrada de águas, uma leve correnteza é observada tanto no lago Tartaruga quanto no lago do Cocho neste período.

O tipo predominante de substrato em ambos os lagos consiste de uma mistura de lama e areia fina, no entanto o lago Tartaruga apresenta maior proporção de areia, que formam praias em áreas mais rasas. Os bancos de macrófitas aquáticas são raros e estão restritos a algumas poucas áreas rasas nos braços dos lagos.

Os lagos abrigam altas densidades de jacarés e outros predadores como ariranhas e botos. A pesca de subsistência pelas comunidades ribeirinhas tem sido a principal forma de exploração, no entanto, ocorrem também a pesca comercial e amadora, que visam principalmente espécies de grande porte, como o pirarucu (*Arapaima gigas*), tucunarés (*Cichla* spp.) e grandes bagres.

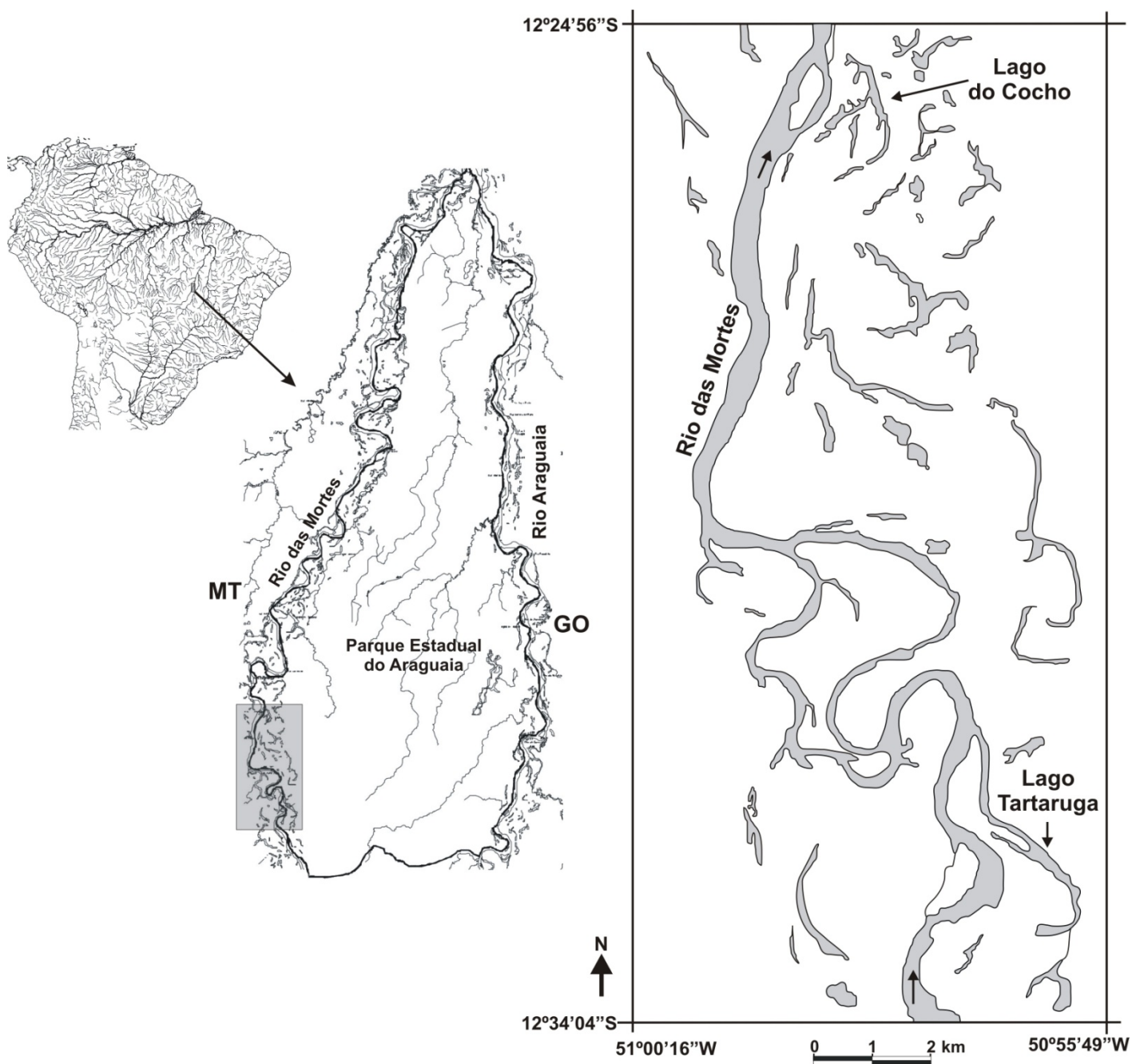


Figura 1 - Localização dos lagos amostrados na planície de inundação do rio das Mortes, no Parque Estadual do Araguaia em Mato Grosso, Brasil.



Figura 2 – Vista parcial dos lagos amostrados no período de seca (setembro/2005), na planície de inundação do Rio das Mortes, Mato Grosso. A – Lago Tartaruga; B – Lago do Cocho.



Figura 3 – Vista parcial dos lagos amostrados no período de cheia (dezembro/2005), na planície de inundação do Rio das Mortes, Mato Grosso. A – Lago Tartaruga; B – Lago do Cocho.

Metodologia Geral

Coleta de peixes

Os peixes foram coletados trimestralmente, entre março/2005 e dezembro/2006, por meio de redes de emalhar do tipo monofilamento, com 10 m de comprimento por 1.5 m de altura, e diferentes tamanhos de malha (3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 12, 14 e 18 cm entre nós opostos). Em cada lago utilizou-se uma bateria completa de redes, as quais foram dispostas perpendicularmente à margem, em trechos estabelecidos aleatoriamente na primeira campanha. Em cada campanha e local, as redes permaneceram expostas por 24 horas, com revisões a cada quatro horas. Imediatamente após a captura os peixes foram fixados em solução de formalina (10%) e posteriormente em laboratório foram preservados em etanol (70%). Também em laboratório, os peixes foram identificados até o maior nível possível de resolução taxonômica. O tamanho (comprimento padrão, em cm) e o peso (gramas) de cada indivíduo foi registrado, e todos os exemplares foram depositados na coleção ictiológica do Laboratório de Ictiologia e Limnologia da Universidade do Estado de Mato Grosso, em Nova Xavantina-MT.

A nomenclatura taxonômica seguiu a revisão de Reis *et al.* (2003), exceto para *Triportheus auritus* (Valenciennes, *in* Cuvier & Valenciennes, 1850) descrito por Malabarba (2004) e os ciclídeos *Cichla kelberi* e *Cichla piquiti*, descritos recentemente por Kullander & Ferreira (2006).

Caracterização ambiental

A caracterização ambiental nos lagos Tartaruga e Cocho foi conduzida simultaneamente à amostragem dos peixes. As variáveis foram medidas em uma estação de amostragem estabelecida próximo a área onde as redes estavam dispostas, na região central do lago. A temperatura (°C), condutividade (μS) e pH da água foram medidos com o uso de condutivímetro e Peagômetro (Quimis[®]) portáteis, respectivamente, e o oxigênio dissolvido foi medido por titulação (Método de Winkler). Estas variáveis foram medidas a cada seis horas, com amostras retiradas na superfície (20 cm) e no fundo do lago (20 cm), com o auxílio de uma garrafa de Van Dorn. Os valores médios destas variáveis foram considerados nas análises estatísticas.

O material em suspensão (gravimetria) e a clorofila *a* (espectrofotometria) foram determinadas em laboratório com amostras coletadas na superfície da água e devidamente armazenadas até a análise. A profundidade máxima (cm) e a transparência de Secchi (cm) também foram registradas em cada campanha.

Análises da dieta

Os dados para as análises referentes à dieta das espécies e à estrutura trófica foram obtidos a partir da análise do conteúdo estomacal dos indivíduos capturados. Em laboratório, os indivíduos tiveram seus estômagos dissecados e o conteúdo retirado para posterior identificação e quantificação. Os itens alimentares identificados foram agrupados em categorias ecológicas e/ou taxonômicas mais amplas, descritas em detalhe no segundo capítulo. A quantificação dos itens/categorias alimentares foi feita através do método volumétrico. O volume dos itens maiores ($\geq 0,5$ ml) foi obtido pelo deslocamento da coluna d'água em provetas graduadas, enquanto que os itens menores foram quantificados em placas milimetradas sob uma altura padronizada de 1 mm, com o valor convertido em mililitros ($1\text{mm}^3 = 0,001$ ml) (Hellowel & Abel, 1971). A frequência de ocorrência dos itens, calculada pelo número de estômagos onde o determinado item ocorreu dividido pelo número total de estômagos com conteúdo (Hyslop, 1980), também foi estimada para cada espécie.

As espécies foram classificadas em grupos tróficos, de acordo com a predominância de determinada categoria alimentar, dada pelo Índice de Importância Alimentar (Kawakami & Vazzoler, 1980). A análise da estrutura trófica foi feita com base nas proporções de abundância dos grupos tróficos, de acordo com a classificação geral.

Análises dos dados

As campanhas anuais foram divididas em quatro períodos sazonais: cheia (março), início de seca (julho), seca (setembro/outubro), e início de cheia (dezembro). De acordo com os objetivos específicos de cada análise, estes períodos foram agrupados em cheia e seca, compreendendo as coletas de início e pico de cada estação.

As análises de dados referentes à estrutura taxonômica e trófica da ictiofauna foram conduzidas a partir dos dados de riqueza e abundância numérica e em biomassa das espécies. A riqueza foi definida como o número de espécies obtido por campanha e local. A abundância numérica é dada como o número total de indivíduos coletados por espécie, enquanto que a abundância em biomassa é expressa em Unidades de Captura por Unidade de Esforço (CPUE). A CPUE foi calculada como o peso total das espécies (em gramas) dividido pela área total das redes por 24 horas de exposição, em relação ao período de coleta ($150\text{ m}^2/24\text{h}$) ou total das campanhas ($1200\text{ m}^2/24\text{h}$) em cada lago.

CAPÍTULO I

Variação espaço-temporal da ictiofauna em relação à conectividade hídrica em lagos na planície de inundação do Rio das Mortes, Mato Grosso - Brasil.

Resumo

A variação espaço-temporal da ictiofauna e sua relação com as características ambientais foi estudada em dois lagos associados ao rio das Mortes (MT, Brasil) e sujeitos a diferentes níveis de conectividade hídrica (permanente e sazonal). As amostragens foram conduzidas ao longo de dois ciclos sazonais consecutivos e resultaram em um total de 114 espécies e 5607 indivíduos. As análises mostraram que os lagos foram distintos em relação às variáveis ambientais e à estrutura da ictiofauna, e que essas diferenças foram acentuadas na estação seca. A maior variabilidade nas características ambientais e nos atributos da ictiofauna foi encontrada no lago sazonalmente isolado. A profundidade e a transparência da água tiveram grande influência sobre os peixes em escala espacial e temporal, o que indica um padrão não-aleatório de organização da ictiofauna. A transparência esteve relacionada à variação temporal dos principais *taxa* superiores somente no lago permanentemente conectado. Os resultados sugerem que o grau de conectividade hídrica influencia a relação entre a transparência da água e a composição da ictiofauna em lagos de planície de inundação ao longo do ciclo sazonal.

Palavras-chave: transparência, especificidade de hábitat, pulso de inundação, homogeneização, planície do Bananal.

Spatial and temporal variation of fish assemblages in relation to hydrologic connectivity in floodplain lakes of the Rio das Mortes, Mato Grosso – Brazil.

Abstract

The spatial and temporal variation of the fish fauna and its relation to environmental characteristics were examined in two floodplain lakes subject to different levels of hydrologic connectivity (permanent and seasonal), and associated to the Rio das Mortes (MT, Brazil). Samplings were conducted over two consecutive seasonal cycles and yielded 114 species and 5607 individuals. The analyses revealed between-lake differences in relation to environmental variables and the fish fauna structure, which are accentuated in the dry season. The greatest variability in the environmental characteristics and in the fish fauna attributes was found in the seasonally isolated lake. Water depth and transparency had great influence on fish assemblages on a spatial and temporal scale, indicating a non-random pattern of organization of the fish fauna. Water transparency was related to temporal variation of the main *taxa* only in the permanently connected lake. The results suggest that the degree of hydrologic connectivity influences the relationship between water transparency and the composition of fish assemblages in tropical floodplain lakes during the seasonal cycle.

Key words: transparency, habitat specificity, flood pulse, homogenization, Bananal floodplain.

Introdução

Lagos de planície de inundação tropicais são heterogêneos em escalas temporais e espaciais (Carvalho et al. 2001; Pouilly & Rodríguez 2004) e assim mantêm uma ictiofauna diversa e complexa. A variabilidade temporal é mantida pelos pulsos de inundação sazonais (Junk et al. 1989) resultantes do regime hídrico, enquanto que a variabilidade espacial é determinada pela característica dinâmica das planícies de inundação, que conduz a diferenças na morfometria e na conectividade hídrica dos lagos com o rio principal (Amoros & Bornette 2002; Ward et al. 2002; Paira & Drago 2007). A heterogeneidade espacial pode ser observada em diversas escalas em uma determinada planície de inundação, desde diferenças sutis dentro de um mesmo tipo de hábitat até grandes diferenças nas variáveis físico-químicas e de paisagem entre hábitats distintos. Como esperado, a ictiofauna também responde a estas condições ambientais variáveis em diferentes escalas espaciais e temporais e, como demonstrado em um crescente número de estudos, em uma maneira não-aleatória (e.g. Winemiller 1996; Rodríguez & Lewis 1997; Suárez et al. 2001; Pouilly & Rodríguez 2004; Arrington et al. 2005; Arrington & Winemiller 2006; Correa et al. 2008; Correa 2008).

Estudos conduzidos em lagos de inundação tropicais têm demonstrado que a profundidade e a transparência estão entre as principais variáveis ambientais que determinam padrões não-aleatórios de composição e abundância da ictiofauna (Rodríguez & Lewis 1997; Tejerina-Garro et al. 1998; Pouilly & Rodríguez 2004). A influência da transparência da água sobre a fauna de peixes está relacionada com as adaptações das principais ordens às condições de visibilidade subaquática, de modo que grupos de espécies diurnas, visualmente orientados (e.g. Characiformes) preferem águas mais transparentes, enquanto que grupos de espécies preferencialmente noturnas, com outras adaptações sensoriais (e.g. Siluriformes) tem vantagem em águas mais turbidas (Rodríguez & Lewis 1997; Tejerina-Garro 1998). A transparência da água pode variar em escalas espaciais e temporais, de acordo com a morfometria do lago (Hamilton & Lewis 1990; Rodríguez et al. 2007) e assim, é esperado que a proporção dos principais *taxa* acompanhe esta variação (Tejerina-Garro 1998).

Parte da variabilidade nas características ambientais em lagos de planície de inundação está relacionada com o grau de conexão com o rio principal (Amoros & Bornette 2002; Junk & Wantzen 2004). Entretanto, estudos que relacionam o grau de conectividade hídrica (ou sua medida indireta – a distância da calha principal do rio)

com a organização da ictiofauna em lagos de planície de inundação tropicais têm apontado resultados controversos: Rodríguez & Lewis (1997) e Tejerina-Garro (1998) não encontraram relação entre o grau de conectividade e a estrutura e composição da ictiofauna em lagos de planície de inundação nas bacias do Orinoco e do Araguaia, respectivamente, enquanto que Petry et al. (2003) e Pouilly & Rodríguez (2004) encontraram diferenças na ictiofauna relacionadas com esta variável em lagos das bacias do Paraná e Mamoré.

Neste trabalho, a variação espaço-temporal da ictiofauna foi avaliada em dois lagos associados ao rio das Mortes e que apresentam características morfométricas e de conexão distintas, ao longo de um período de dois anos de estudo. A influência das características ambientais sobre a ictiofauna e sua relação com a conectividade hídrica também foi discutida. Os lagos estão inseridos em uma unidade de conservação recentemente designada na planície do Bananal e, a exemplo de outras áreas protegidas no Brasil (Agostinho et al. 2005), tem sua ictiofauna escassamente estudada.

Material e Métodos

Área de estudo

O rio das Mortes possui águas claras e pobres em nutrientes e está situado no Brasil Central, fluindo da região centro sul para nordeste do estado de Mato Grosso até alcançar a foz no rio Araguaia. Em seu percurso drena os solos pobres do Cerrado e cerca de 400 km acima da foz se insere na depressão do Araguaia e então na planície do Bananal, uma ampla planície inundável com aproximadamente 59.000 km² (Hamilton et al. 2002). Em seu trecho inferior o curso do rio é meândrico, largo (200-400 m) e apresenta vários lagos. O ciclo hidrológico anual da região define duas estações acentuadamente distintas na planície de inundação: a cheia (novembro-abril) e a seca (maio-outubro), que ainda podem ser subdivididas em estações de transição (início cheia/seca), cada uma com características hídricas e químicas diferenciadas. O estudo foi conduzido em dois lagos (lago Tartaruga e lago do Cocho) localizados na margem direita do rio das Mortes, cerca de 20 km distantes entre si (Fig. 1). Estes lagos foram selecionados com base na frequência de conexão (permanente e sazonal). O lago Tartaruga (12°32'45''S, 50°56'19''W, área aproximada de 58 ha) permanece conectado com o rio das Mortes durante todo o ano por um canal de cerca de 40 metros, enquanto que o lago do Cocho (12°25'47.5''S, 50°58'30.9''W, área aproximada de 33 ha)

somente se conecta com a calha do rio a partir do início da cheia por meio de um canal raso e estreito (3 m). No entanto, no pico de cheia a conexão com o rio é ampliada pelo alagamento da planície de inundação, e uma leve correnteza é observada em ambos os lagos. O lago Tartaruga situa-se na borda entre a floresta inundável (margem esquerda) e a savana adjacente (margem direita) enquanto que o lago do Cocho está totalmente margeado pela floresta inundável. Estes lagos estão inseridos no Parque Estadual do Araguaia, uma unidade de conservação de 220.400 ha localizada entre a margem esquerda do rio Araguaia e a margem direita do rio das Mortes, na região de foz do último. A densidade populacional humana é baixa na região, e o rio e lagos apresentam condições relativamente preservadas. Entretanto, a pesca das espécies de médio e grande porte (e.g o pirarucu, *Arapaima gigas*) é a principal ameaça a ictiofauna, ainda que tenha sido legalmente proibida após a criação do parque em 2004.

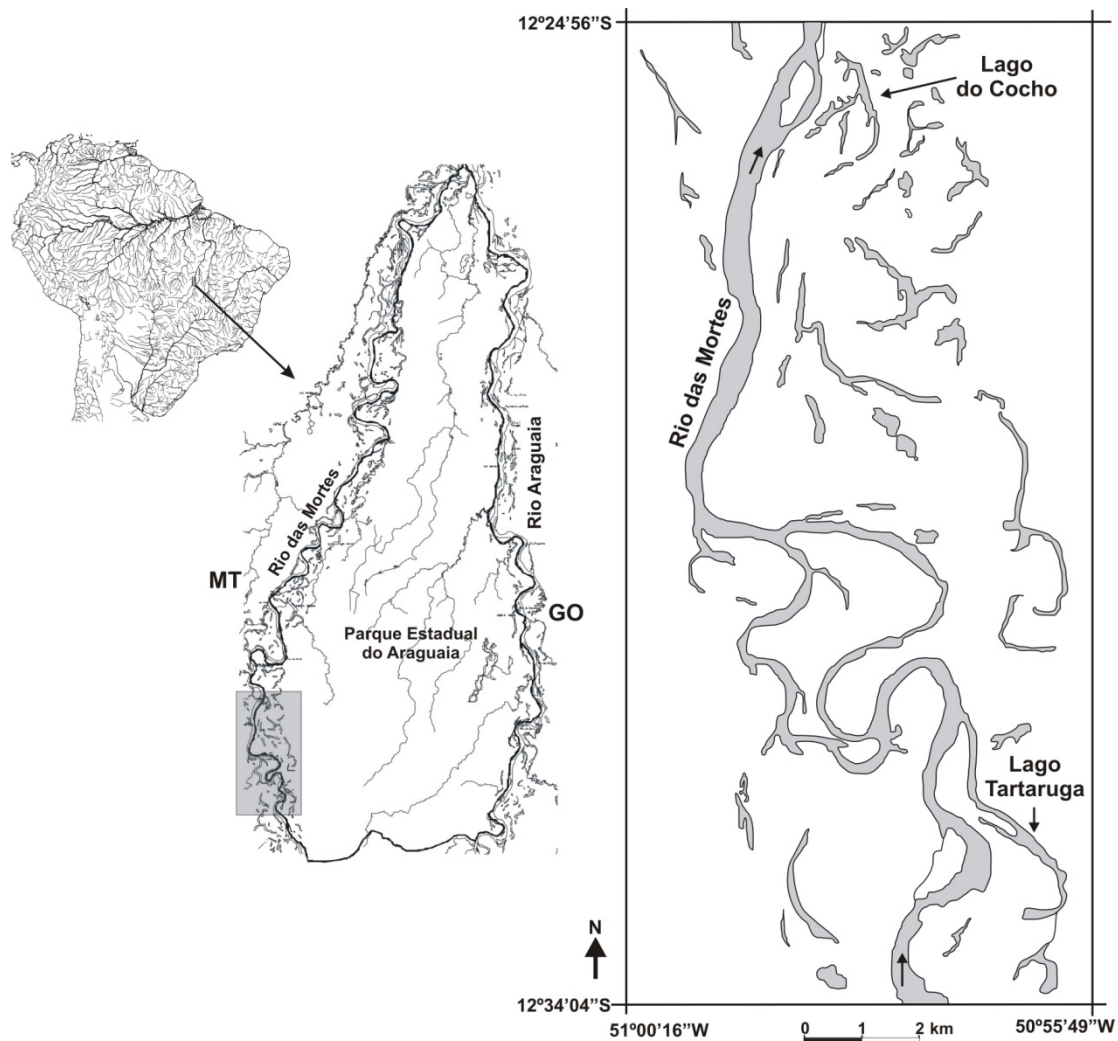


Figura 1 – Localização dos lagos amostrados na planície de inundação do rio das Mortes, no Parque Estadual do Araguaia em Mato Grosso, Brasil.

Amostragem dos habitats

Características ambientais

As variáveis ambientais foram medidas em uma estação de amostragem estabelecida no meio do lago, próximo a área de disposição das redes, nos mesmos períodos de coleta da ictiofauna. Temperatura (°C), condutividade (μS) e pH da água foram medidos com o uso de condutivímetro e peagômetro (Quimis[®]), respectivamente. O oxigênio dissolvido foi medido por titulação (Método de Winkler). Estas variáveis foram medidas a cada seis horas, na superfície e fundo do lago. O material em suspensão (gravimetria) e a clorofila *a* (espectrofotometria) foram determinados em laboratório com amostras coletadas na superfície da água e devidamente armazenadas até a análise. A profundidade máxima (cm) e a transparência de Secchi (cm) também foram registradas. A área dos lagos foi estimada através de imagens de satélite.

Coleta de peixes

Os lagos foram amostrados trimestralmente de março/2005 até dezembro/2006, nos períodos de cheia, início de seca, seca e início de cheia, em um total de 8 campanhas em cada lago. A amostragem de peixes foi realizada com o uso de redes de emalhar do tipo monofilamento (10 m x 1.5m) de diferentes tamanhos de malha (3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 12, 14 e 18 cm entre nós opostos). As redes foram dispostas perpendicularmente à margem nos mesmos trechos estabelecidos aleatoriamente na primeira campanha. Em cada campanha e local, o conjunto de redes foi disposto por um período de 24 horas e revisado a cada quatro horas. Os peixes coletados foram fixados em formaldeído (10%) em campo e preservados em etanol (70%). Em laboratório os peixes foram pesados (gramas), medidos (comprimento padrão - cm) e identificados até o nível de espécie ou gênero, quando a identificação específica não foi possível. Os exemplares encontram-se tombados na coleção ictiológica do Laboratório de Ictiologia e Limnologia da Universidade do Estado de Mato Grosso, em Nova Xavantina-MT.

Análises estatísticas

Diferenças significativas nos valores médios de cada variável foram avaliadas pela aplicação de testes “*t*” para as seguintes condições: variação interanual para cada lago e variação entre-lagos para o período total (2 anos combinados). Todas as variáveis foram testadas em relação à normalidade (teste de Shapiro-Wilk) e homogeneidade das variâncias (teste de Levene modificado). Quando necessário, as variáveis foram

transformadas pelo logaritmo [$\log_{10}(x+1)$] para satisfazer o pressuposto da normalidade. O efeito da entrada de águas do rio das Mortes sobre a transparência no lago Tartaruga foi examinado através da comparação com dados de transparência do rio das Mortes obtidos de Silva et al. (2007), que realizaram amostras em um trecho do rio localizado entre os lagos no mesmo intervalo de coletas do presente trabalho. A Análise de Componentes Principais (PCA) foi conduzida com a matriz de variáveis ambientais por período de coleta com o objetivo de ordenar os lagos de acordo com suas características limnológicas em escala temporal e espacial. Anteriormente a PCA, as variáveis profundidade, material em suspensão e clorofila foram log-transformadas. Adicionalmente, a Análise de Função Discriminante (DFA) foi conduzida a fim de verificar a influência do nível de conexão (Seca X Cheia) no agrupamento dos lagos segundo as características ambientais. A significância dos agrupamentos foi testada pela MANOVA. Em ambas as análises “estação” foi definida como variável categórica ($n=4$) para cada lago e os eixos da PCA como variáveis dependentes. O gráfico das raízes canônicas extraídas da DFA foi utilizado para mostrar os agrupamentos formados.

A riqueza (S) e abundância das espécies foram expressas como o número total de espécies e indivíduos coletados por campanha, respectivamente. Análises de regressão linear foram efetuadas entre as variáveis ambientais e os valores de riqueza e abundância das espécies em cada lago. A matriz de abundância das espécies (transformadas pelo logaritmo) por campanha foi analisada através de Análise de Correspondência (CA). Espécies com ocorrência ($n < 2$ campanhas) e abundância ($n < 3$ indivíduos) extremamente baixas foram excluídas das análises (33 de 114) para evitar maior influência destas na interpretação dos padrões de ordenação. Uma MANOVA foi aplicada com base nos quatro primeiros eixos da CA para avaliar se os lagos são distintos entre si em relação à ictiofauna (preditor categórico = “lago”). Adicionalmente, foram utilizadas análises de correlação (produto-momento de Pearson) entre os eixos I e II da CA e as variáveis ambientais para determinar quais características do hábitat tiveram maior influência na estruturação da ictiofauna. O efeito da sazonalidade e do grau de conexão no agrupamento da ictiofauna foi analisado pela DFA e MANOVA, com “estação” definida como variável categórica para cada lago e os *scores* da CA como variáveis dependentes.

Com o objetivo de testar a influência da transparência da água sobre a composição da ictiofauna em cada lago, foram conduzidas análises de regressão entre

esta variável e as proporções (transformadas pelo arco-seno \sqrt{x}) de abundância numérica e biomassa das principais ordens capturadas durante todo o período de coletas. Todas as análises descritas foram executadas por meio do programa Statistica (versão 7.0, StatSoft Inc.).

Resultados

Características ambientais

No geral, o lago Tartaruga é mais profundo e com águas mais transparentes do que o lago do Cocho. Diferenças significativas (teste t , $P < 0,05$) entre os lagos foram encontradas para material em suspensão, transparência e profundidade (Tabela 1). Nenhuma variável apresentou variação interanual significativa em um determinado lago. A variabilidade temporal das características ambientais, examinada pelo coeficiente de variação dos valores das variáveis em cada lago, foi maior no lago do Cocho, com exceção do oxigênio dissolvido e condutividade (Tabela 1).

Os dois primeiros eixos da PCA explicaram 64,8% da variação nas características ambientais dos lagos do Cocho e Tartaruga (Fig. 2). O eixo I (46,9%) mostrou um gradiente temporal de variações ambientais no lago do Cocho entre os períodos de isolamento (início e pico de seca), que apresentaram maiores valores de material em suspensão e clorofila, e os períodos de conexão com o rio (início e pico de cheia). Estes últimos, juntamente com as amostras do lago Tartaruga, estiveram associadas com maiores valores de transparência e profundidade. O eixo II explicou 17,9% da variabilidade dos dados, e separou parcialmente os períodos sazonais de transição (início cheia e início de seca) dos períodos extremos (pico de cheia e seca). Baixos *scores* no eixo II estiveram associados com maiores valores de temperatura e altos *scores* com maiores valores de condutividade (Tabela 1). A DFA previu corretamente 93,75% das amostras de acordo com estação sazonal e local (Wilks' $\lambda = 0,009$) com base nos 4 eixos da PCA e a MANOVA demonstrou alta significância ($F_{12,24} = 9.63$, $P < 0,0001$) na separação dos grupos. Os lagos foram mais similares entre si em relação às características ambientais na cheia, e se distanciaram nos períodos de seca (Fig. 3).

A transparência da água esteve positivamente correlacionada ($r = 0,98$ e $P < 0,0001$) com a profundidade ao longo dos períodos sazonais apenas no lago do Cocho. No lago Tartaruga, a transparência tende a seguir os mesmos padrões de variação sazonal do rio das Mortes e tem o padrão inverso ao do lago do Cocho (Fig. 4).

Tabela 1 – Coordenadas dos eixos I e II da análise de componentes principais, valores médios sazonais, média por ambiente e coeficiente de variação (em parênteses) para as variáveis ambientais analisadas no lago Tartaruga e lago do Cocho. Variáveis significativamente distintas entre lagos estão indicadas em negrito.

Variáveis	Estatísticas - PCA		Tartaruga				Cocho		
	Eixo I	Eixo II	Seca	Cheia	Média (cv)	Seca	Cheia	Média (cv)	
pH	-0,713	-0,371	6,3	6,0	6,2 (2,9)	6,4	6,1	6,3 (4,8)	
Condutividade ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	0,093	0,770	7,7	9,5	8,6 (29,0)	8,5	9,6	9,0 (28,8)	
Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)	0,001	-0,674	28,4	28,6	28,5 (3,4)	28,6	29,4	29,0 (3,9)	
OD (ml L^{-1})	-0,669	-0,259	6,6	2,8	4,5 (42,8)	6,4	3,9	5,0 (27,5)	
Transparência (cm)	0,858	-0,351	132,5	102,3	117,4 (19,9)	50,5	109,5	80 (42,6)	
Profundidade (cm)	0,862	-0,091	412,0	671,5	541,8 (50,3)	144,4	360,8	252,6 (51,2)	
Material Suspensão (mg L^{-1})	-0,891	0,203	0,003	0,007	0,005 (53,7)	0,019	0,006	0,013 (71,1)	
Clorofila <i>a</i> (μL^{-1})	-0,719	-0,071	9,8	9,4	9,6 (85,7)	45,1	13,9	29,5 (98,8)	

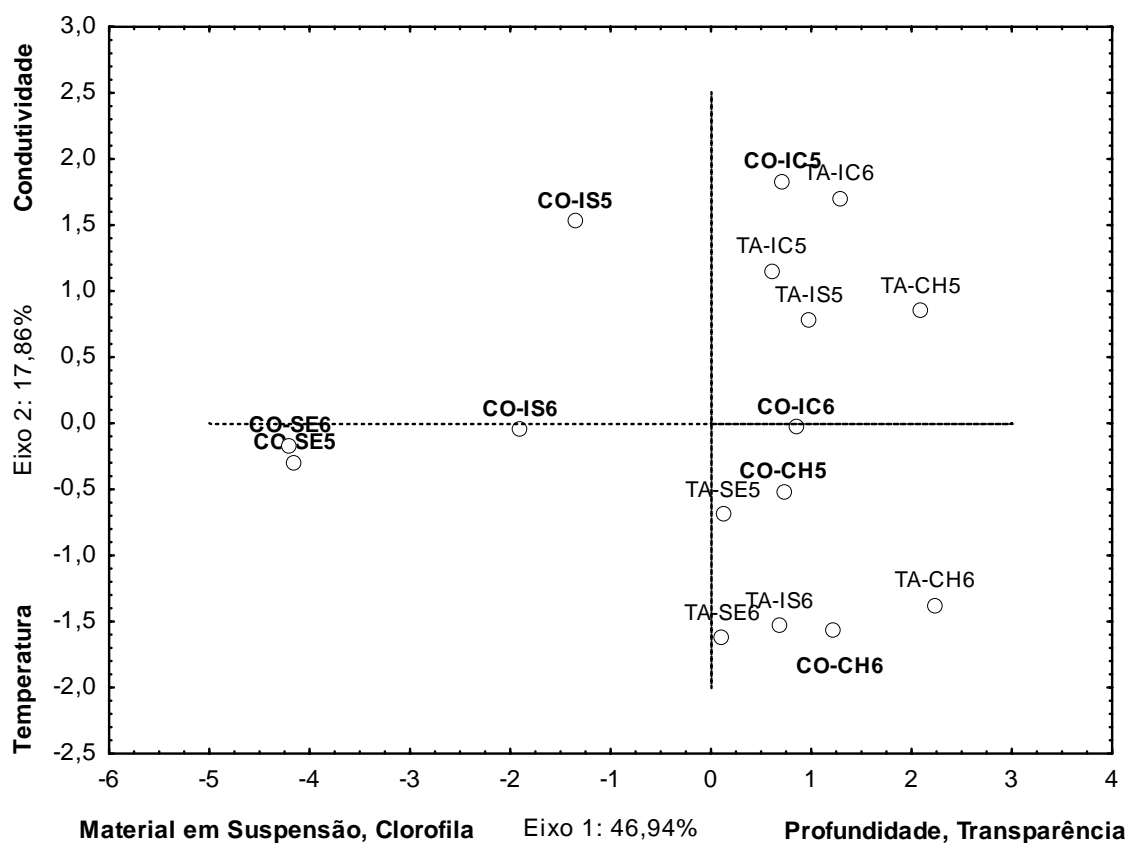


Figura 2 – Ordenação das amostras nos lagos do Cocho (CO – em negrito) e Tartaruga (TA) segundo as características ambientais pela Análise de Componentes Principais. As amostras estão rotuladas por estação (SE = seca; IS = início da seca; IC = início da cheia; CH = cheia) e ano de coleta (2005 e 2006).

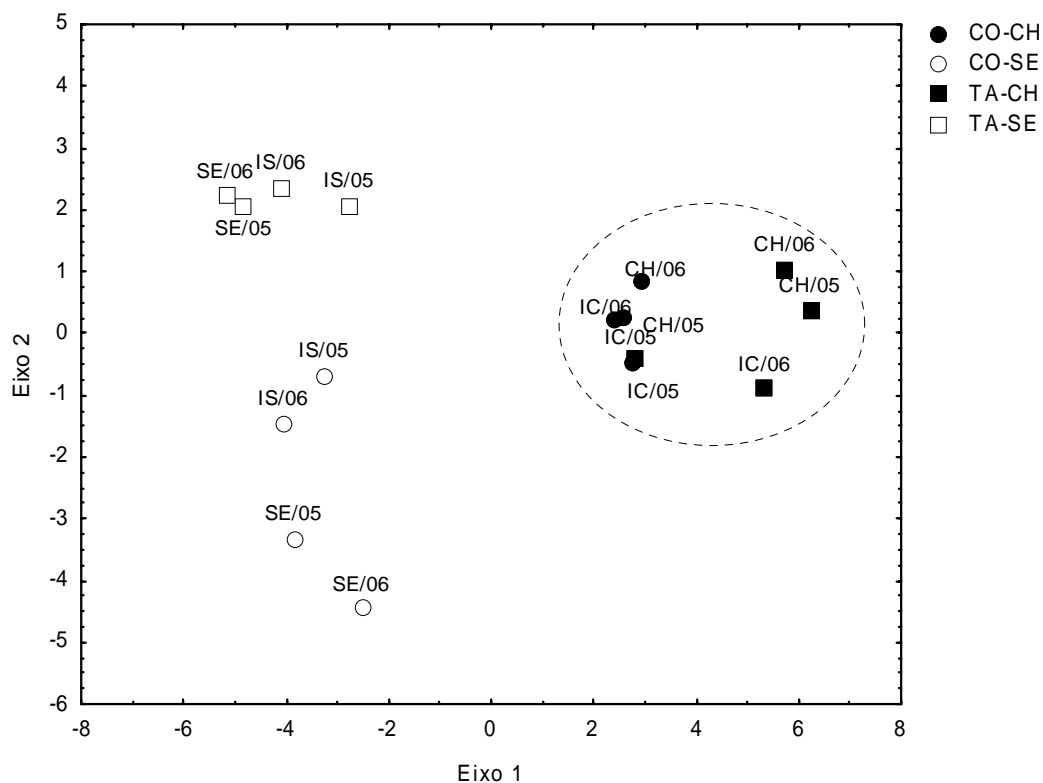


Figura 3 – Representação das funções discriminantes canônicas da Análise de Função Discriminante com base nos eixos da Análise de Componentes Principais para as amostras dos lagos do Cocho (CO) e Tartaruga (TA) nos períodos de cheia (CH) e seca (SE). As amostras estão rotuladas como indicado na figura 2.

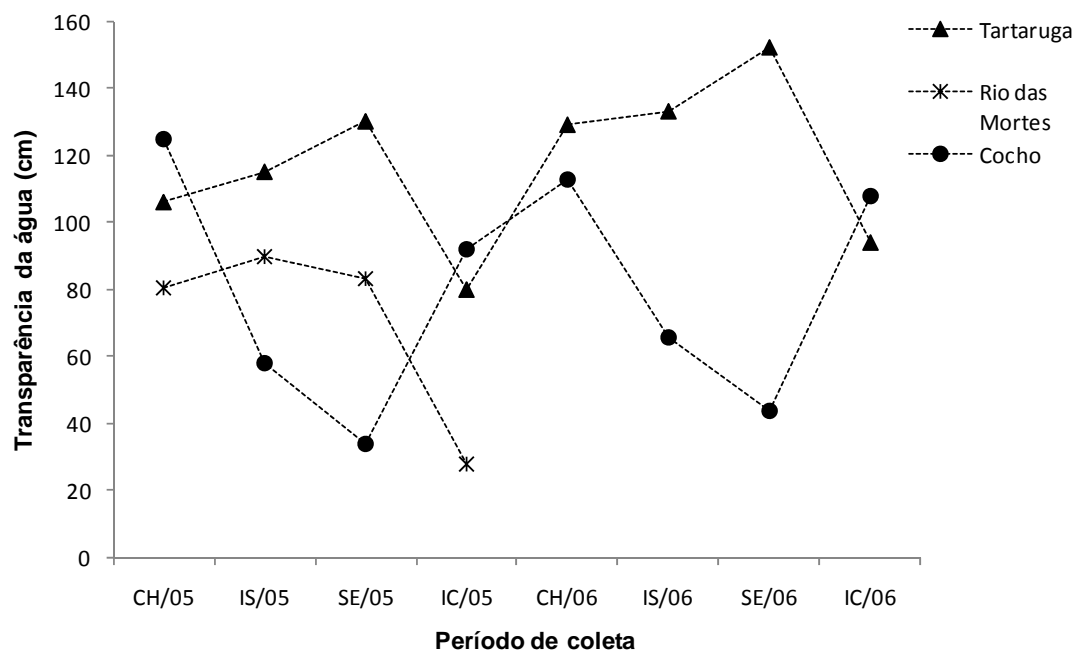


Figura 4 – Variação sazonal na transparência da água nos lagos do Cocho e Tartaruga e no rio das Mortes. Dados do rio das Mortes disponíveis apenas para 2005 (Silva et al. 2007). SE = seca; IS = início da seca; IC = início da cheia; CH = cheia.

Estrutura da ictiofauna

Um total de 5607 indivíduos distribuídos em 114 espécies, 24 famílias e 8 ordens foi capturado nos lagos do Cocho e Tartaruga nos dois anos de coleta (Apêndice A). Characiformes, Siluriformes e Perciformes representaram as ordens com maior abundância e riqueza de espécies, em ambos os lagos e para o total de coletas. Diferenças significativas entre os lagos foram observadas em relação à abundância ($P < 0,05$), mas não em relação à riqueza de espécies, e aproximadamente o dobro de indivíduos foi coletado no lago Tartaruga em relação ao lago do Cocho (Tabela 2). Embora nenhum lago tenha mostrado variação interanual significativa para riqueza ou abundância das espécies, os valores de coeficiente de variação destes atributos foram maiores no lago do Cocho (Tabela 2). Um total de 75 (65,8%) espécies foi comum a ambos os lagos, sendo 20 e 19 espécies exclusivas para os lagos Tartaruga e Cocho, respectivamente. No entanto, a maioria das espécies exclusivas apresentou baixas abundância e frequência de ocorrência, com exceção de *Osteoglossum bicirrhosum* no lago do Cocho e *Serrasalmus geryi* no lago Tartaruga. *Psectrogaster amazonica* foi a espécie mais abundante em ambos os lagos, e representou 12,1% do total de indivíduos no lago do Cocho e 26,9% no lago Tartaruga.

A profundidade esteve negativamente correlacionada com a riqueza e abundância das espécies no lago Tartaruga ($r_s = -0.80$, $P = 0.01$ e $r_N = -0.83$, $P = 0.01$) e somente com a riqueza no lago do Cocho ($r_s = -0.84$, $P = 0.008$). O oxigênio dissolvido também esteve positivamente correlacionado com a riqueza nos lagos estudados ($r = 0.64$, $P = 0.007$) ao longo de todos os períodos de coleta. No entanto, é difícil analisar separadamente o efeito da variação do oxigênio dissolvido e da profundidade sobre a riqueza de espécies devido à correlação entre estas variáveis ($r = -0.63$, $P = 0.008$).

A análise de ordenação demonstrou forte influência da sazonalidade associada à variação espacial na estruturação da ictiofauna (Fig. 5). O primeiro eixo da CA (26,3% da variância total) mostrou um gradiente sazonal entre os períodos de seca e cheia para ambos os lagos e esteve negativamente correlacionado com a riqueza de espécies ($r = -0.63$, $P = 0.009$). Valores negativos no eixo I estiveram associados com espécies coletadas exclusivamente no lago do Cocho e que ocorreram predominantemente na seca, enquanto que os valores positivos indicaram as espécies que ocorreram preferencialmente nos períodos de cheia no lago Tartaruga. O eixo II explicou uma baixa proporção da variação na estrutura da ictiofauna (13,5%) e não indicou padrão sazonal ou espacial de ordenação, embora também estivesse associado às espécies

restritas ou mais abundantes em cada lago. Em relação à influência das variáveis ambientais na CA, o eixo I esteve significativamente correlacionado com profundidade ($r = 0.84$, $P < 0,0001$), oxigênio dissolvido ($r = -0.79$, $P = 0,0002$), material em suspensão ($r = -0.64$, $P = 0,007$) e transparência da água ($r = 0.56$, $P = 0,02$). O eixo II esteve fracamente correlacionado apenas com a transparência da água ($r = 0.55$, $P = 0,03$).

A MANOVA indicou diferenças significativas entre os lagos em relação à composição da ictiofauna ($F_{4,11} = 11,43$, $P < 0,0007$) com base nos quatro primeiros eixos da CA. A DFA mostrou um forte efeito sazonal e espacial na separação da ictiofauna (Wilks' $\lambda = 0,001$; $F_{12,24} = 22,4$, $P < 0,0001$) e classificou corretamente 100% das amostras de acordo com a estação e lago. A DFA também evidenciou a importância da conectividade para o lago do Cocho, que permaneceu distante dos demais grupos (Tartaruga seca-cheia e Cocho-cheia) durante o período de isolamento (Fig. 6).

A variação espacial da transparência da água esteve relacionada com a proporção das principais ordens nos lagos. Characiformes e Clupeiformes tiveram maior proporção relativa no lago Tartaruga, enquanto que Siluriformes, Perciformes e outros grupos mostraram maior proporção no lago do Cocho (Tabela 3). Variações sazonais na proporção das ordens entre seca e cheia ocorreram em ambos os lagos, mas foram mais pronunciadas no lago Tartaruga (Tabela 3). Em relação à variação temporal, a transparência da água esteve relacionada com as principais ordens apenas no lago Tartaruga. Neste lago a proporção de número de indivíduos de Characiformes esteve positivamente correlacionada ($r = 0,76$ e $P = 0,03$) com a variação na transparência. Inversamente, tanto a proporção de abundância ($r = -0,82$ e $P = 0,01$) quanto de biomassa ($r = -0,75$ e $P = 0,03$) de Siluriformes esteve negativamente correlacionada com a transparência. A proporção de número de indivíduos ($r = 0,72$ e $P = 0,04$) e de biomassa ($r = 0,74$ e $P = 0,04$) de Perciformes também esteve positivamente correlacionada com a transparência da água no lago Tartaruga. No entanto, as proporções de abundância e biomassa de Clupeiformes não estiveram significativamente correlacionadas com a variação da transparência neste lago.

Tabela 2 – Abundância (N) e riqueza de espécies (S) observadas por período de coleta no lagos do Cocho e Tartaruga e para o total dos ambientes. Os valores médios e o coeficiente de variação (entre parênteses %) destes atributos também são indicados para cada lago.

Estação	Tartaruga		Cocho		Total	
	N	S	N	S	N	S
Cheia/05	186	25	41	14	227	30
Ínicio seca/05	499	50	152	43	651	63
Seca/05	813	61	405	51	1218	75
Início cheia/05	329	40	223	37	552	53
Cheia/06	168	25	56	22	224	36
Início seca/06	462	55	474	60	936	79
Seca/06	574	56	265	44	839	73
Início cheia/06	623	47	337	42	960	61
Total	3654	95	1953	94	5607	114
Média	456,8 (48,5)	44,9 (30,7)	244,1 (64,5)	39,1 (38,1)	-	-

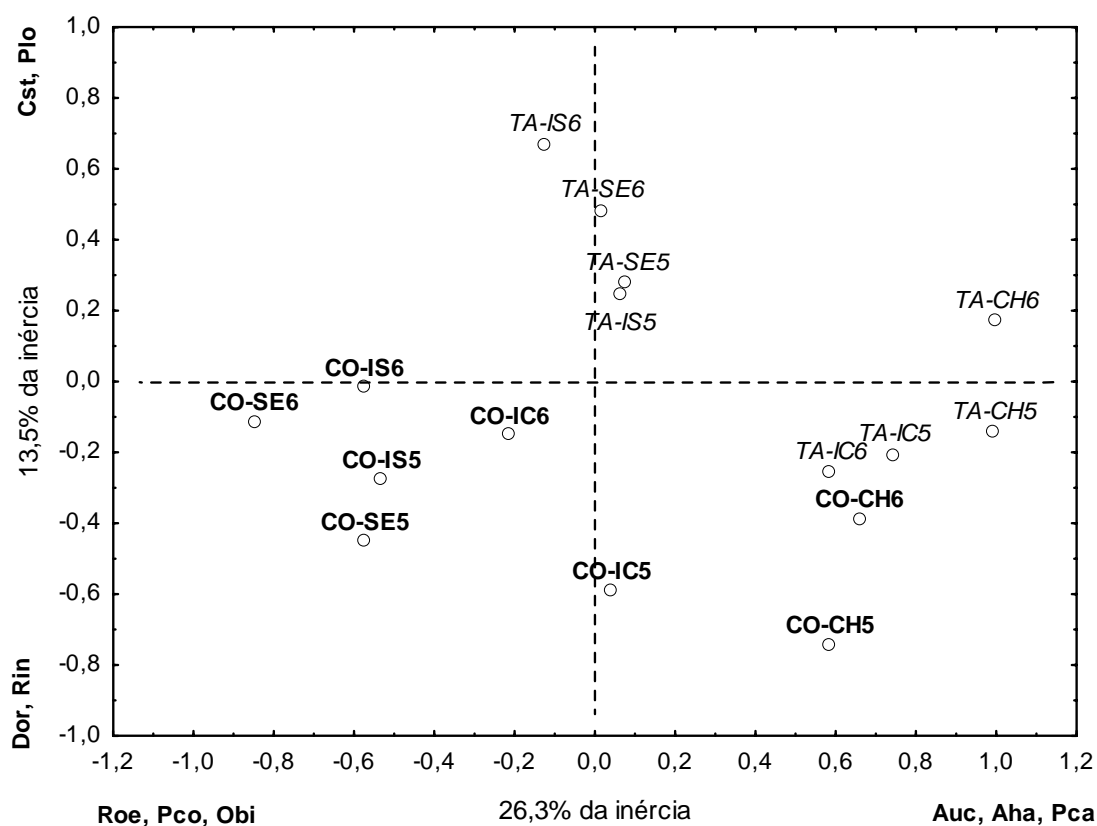


Figura 5 – Ordenação das amostras nos lagos do Cocho (CO – em negrito) e Tartaruga (TA) baseada na abundância das espécies pela Análise de Correspondência. As espécies com maior contribuição para os eixos são indicadas: Roe – *Roeboides* sp.; Pco – *Platydoras costatus*; Obi – *Osteoglossum bicirrhosum*; Auc – *Ageneiosus ucayalensis*; Aha – *Agoniates halecinus*; Pca – *Pellona castelnaeana*; Dor – *Doras* sp.; Rin – *Rineloricaria* sp.; Cst – *Cyphocharax stilbolepis*; Plo – *Poptella longipinnis*. As amostras estão rotuladas por estação (SE = seca; IS = início da seca; IC = início da cheia; CH = cheia) e ano de coleta (2005 e 2006).

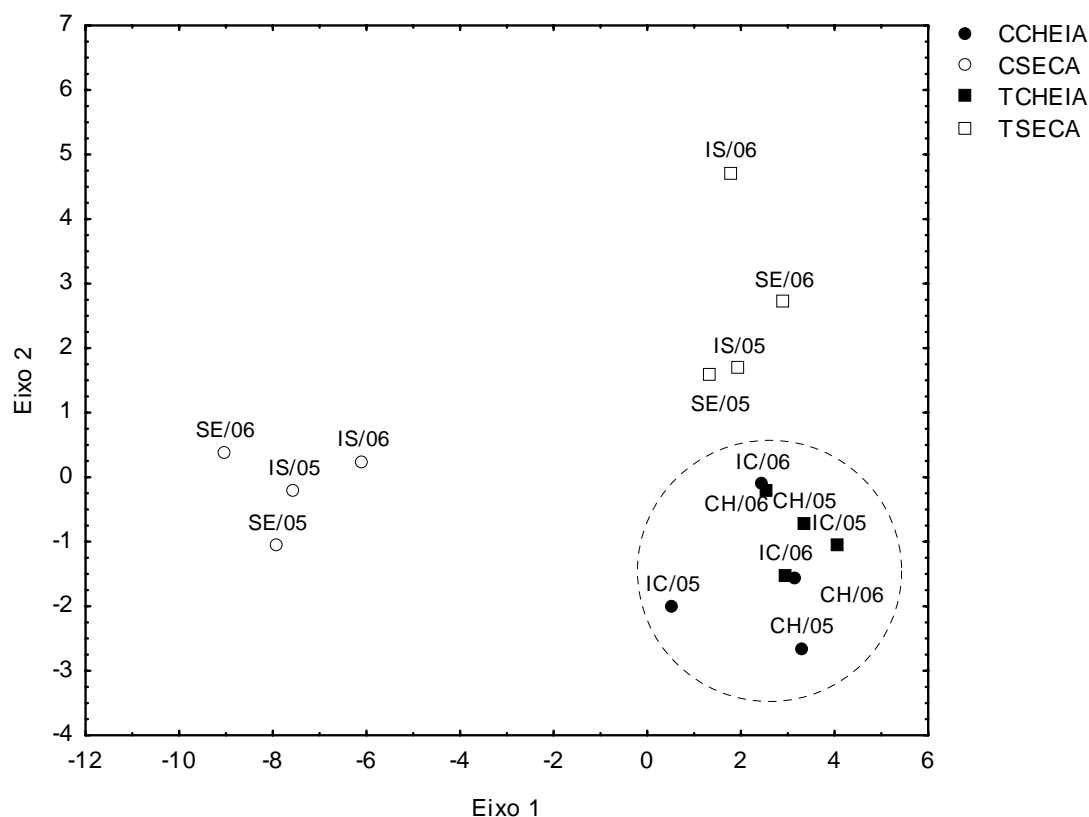


Figura 6 – Representação das funções discriminantes canônicas da Análise de Função Discriminante com base nos eixos da Análise de Correspondência para as amostras dos lagos do Cocho (CO) e Tartaruga (TA) nos períodos de cheia (CH) e seca (SE). As amostras estão rotuladas por estação (SE = seca; IS = início da seca; IC = início da cheia; CH = cheia) e ano de coleta (2005 e 2006).

Tabela 3 – Proporção (expressa como porcentagem do número total de indivíduos) total e sazonal das ordens coletadas nos lagos do Cocho e Tartaruga. “Outros” compreende as ordens Osteoglossiformes, Gymnotiformes, Myliobatiformes e Pleuronectiformes. Os valores médios de transparência da água (T) em centímetros por ambiente e período sazonal estão indicados entre parênteses.

Ordem	Total		Cocho		Tartaruga	
	Cocho (T=80)	Tartaruga (T=117,4)	Seca (T=50,5)	Cheia (T=109,5)	Seca (T=132,5)	Cheia (T=102,2)
Characiformes	72,5	81,2	71,4	74,7	87,1	70,7
Clupeiformes	0,3	3,1	0,2	0,5	1,8	5,5
Perciformes	5,9	4,5	7,3	3,0	6,4	1,1
Siluriformes	18,9	11,1	17,4	21,8	4,7	22,6
Outros	2,4	0,1	3,6	0,0	0,0	0,1
N	1953	3654	1296	657	2348	1306

Discussão

Variação espaço-temporal da ictiofauna

Os resultados demonstraram que o lago Tartaruga e o lago do Cocho são distintos entre si em relação à estrutura da ictiofauna. Como estes lagos apresentaram diferentes características de hábitat, associadas com a morfometria e o grau de conexão com o rio principal, era esperado que a ictiofauna também mostrasse padrões de organização e composição distintos. Resultados similares foram encontrados em estudos conduzidos em lagos de planície de inundação na América do Sul (Súarez et al. 2001; Petry et al. 2003; Pouilly & Rodríguez 2004; Súarez et al. 2004; Granado-Lorencio et al. 2005) e do Norte (Winemiller et al. 2000; Zeug et al. 2005; Zeug & Winemiller 2008). A proporção de espécies exclusivas coletadas em cada lago (>30%) durante o período de coletas confirma as diferenças entre os lagos e indica uma alta especificidade de hábitat para algumas espécies. Esta especificidade de hábitat tem sido relatada em diferentes escalas espaciais para diversos ambientes associados a planícies de inundação (Silvano et al. 2000; Hoeinghaus et al. 2003; Petry et al. 2003; Layman & Winemiller 2005; Correa et al. 2008) e determina altos valores de diversidade beta nestes hábitats (Arrington & Winemiller 2004).

Os lagos também mostraram alterações sazonais em relação à estrutura e composição da ictiofauna, seguindo as variações nas características ambientais típicas de lagos de planícies de inundação sujeitos ao regime hídrico sazonal (Carvalho et al. 2001; Montoya et al. 2006; Nabout et al. 2006). Em ambos os lagos, a abundância e riqueza foi acentuadamente menor nos períodos de pico de cheia, como consequência da dispersão dos peixes pela floresta inundada (Galacatos et al. 2004; Correa 2008;) e para a calha principal do rio (Fernandes 1997). Os resultados das análises de ordenação e discriminação também indicaram que os lagos do Cocho e Tartaruga apresentam padrões distintos de organização da ictiofauna principalmente no período de seca, quando as diferenças relacionadas a conectividade e as características ambientais (e.g. profundidade, transparência) estão acentuadas. Esta heterogeneidade espaço-temporal característica dos ambientes associados a planícies de inundação contribui decisivamente para a manutenção da biodiversidade nestes sistemas (Ward 1998; Agostinho et al. 2000; Jackson et al. 2001; Arrington & Winemiller 2004).

O lago do Cocho apresentou maior variabilidade temporal para a maioria das características ambientais. Pouilly & Rodríguez (2004) e Petry et al. (2003) também

encontraram maior variação temporal nas características limnológicas em lagos de meandros rasos e sazonalmente isolados na planície de inundação dos rios Mamoré e Paraná, respectivamente. Neste caso, a variabilidade temporal nas características ambientais está relacionada com a morfometria dos lagos: lagos rasos e menores estão relativamente mais sujeitos às alterações externas (e.g. temperatura do ar, ventos) do que lagos profundos e com maior área (Drago 2007). O lago do Cocho também mostrou maior variabilidade em relação à riqueza e abundância das espécies ao longo do período de estudo. Isto é um possível reflexo da menor estabilidade nas características limnológicas, que aumenta a pressão ambiental no lago do Cocho e, associada com seu maior isolamento, conduz a maior variação sazonal nos atributos da ictiofauna, principalmente a abundância.

Homogeneização dos habitats no período de cheia

Ainda que os lagos do Cocho e Tartaruga tenham se mostrado distintos em relação às características de habitat e estrutura da ictiofauna, as análises também indicaram que estas diferenças diminuem nos períodos de cheia. Esta homogeneização ambiental na cheia em planícies de inundação é amplamente relatada e foi recentemente revisada e discutida por Thomaz et al. (2007). Os autores relacionam este padrão à importância alternada de fatores locais (características internas que conduzem diferenças entre os habitats na seca) e regionais (a inundação diminui a variabilidade espacial dos ambientes na cheia) durante um ciclo sazonal. O efeito da homogeneização tende a ser mais evidente em relação às variáveis ambientais (Carvalho et al. 2001; Thomaz et al. 2007) do que em relação à ictiofauna. De fato, a DFA classificou corretamente os lagos em relação à ictiofauna mesmo no período de cheias. Embora os lagos apresentem maior similaridade ambiental neste período, estes ainda mantêm características de habitat específicas que determinam a ocupação e permanência de determinadas espécies ao longo do ciclo anual. Resultados semelhantes foram descritos por Correa (2008), que encontrou grupos de espécies associados com habitats específicos ao longo de um ciclo sazonal dentro de um mesmo lago de planície de inundação na Amazônia.

Influência das características ambientais sobre a ictiofauna

A ictiofauna esteve diretamente relacionada com as variáveis ambientais ao longo do ciclo sazonal nos lagos do Cocho e Tartaruga. As variáveis com maior contribuição para a ordenação dos lagos com base nas características ambientais, com

exceção da Clorofila, estiveram correlacionadas com o eixo I da CA, o que indica um padrão não-aleatório de organização da ictiofauna nestes lagos. Duas variáveis foram selecionadas para interpretação como principais determinantes nos padrões de estrutura e composição da ictiofauna: a profundidade, selecionada com base em sua maior independência em relação às demais variáveis (e.g. oxigênio dissolvido), e a transparência, com base em sua relação direta sobre as condições de visibilidade do ambiente aquático (Rodríguez & Lewis 1997). A profundidade apresentou a maior correlação com os eixos da CA, e esteve associada tanto com a variabilidade espacial quanto temporal da ictiofauna, como demonstrado anteriormente. A transparência também esteve relacionada à variação espacial na proporção das ordens principais entre os lagos, porém só esteve relacionada a variação sazonal destas ordens no lago permanentemente conectado.

A transparência da água em lagos de planície de inundação tropical é variável em escalas espaciais e temporais. A variabilidade espacial da transparência em lagos dentro de uma mesma planície de inundação é determinada principalmente pela morfometria (Rodríguez & Lewis 1997), que está associada com o grau de ressuspensão de sedimento do fundo dos lagos: quanto menor a profundidade e maior exposição a correntes de ventos (*fetch*), maior será a suspensão do sedimento e, por sua vez, menor será a transparência da água no lago (Hamilton & Lewis 1990, Rodríguez et al. 2007). A ressuspensão causada pela ação biológica (movimentação de peixes e outros animais, e.g. jacarés) também é maior em lagos mais rasos (Thomaz et al. 2007). A ação do vento pode não ser suficiente para promover a ressuspensão do sedimento em lagos mais profundos, mesmo no período de águas baixas (Lewis et al. 2000). A comparação dos valores médios de transparência e material em suspensão entre os lagos do Cocho e Tartaruga indicam que a ressuspensão de sedimento deve prevalecer no primeiro, que é mais raso. No lago Tartaruga, a maior profundidade favorece a decantação do sedimento ao invés da ressuspensão, o que explica o fato deste apresentar águas mais transparentes. O valor médio de transparência no lago Tartaruga na seca (132,5 cm) é até mesmo superior ao do rio das Mortes (Silva et al. 2007) no mesmo período, o que também pode ser explicado pela maior decantação do material em suspensão no lago, característico de sua condição lântica.

Em escala temporal, a variação na transparência da água esteve relacionada não só com a profundidade, mas também com a conectividade hídrica. No lago do Cocho (mais raso, sazonalmente conectado) a variabilidade na transparência da água esteve

forte e negativamente correlacionada com a variação sazonal da profundidade, enquanto que no lago Tartaruga (mais profundo, permanentemente conectado) nenhuma correlação pode ser observada entre estas variáveis. No lago Tartaruga, a entrada de maior quantidade de materiais particulados e dissolvidos provenientes do escoamento superficial e das águas do rio diminuiu a transparência no período de cheia; com o avanço da seca o lago retornou as suas características lânticas e a transparência aumentou devido à decantação do material em suspensão. Inversamente, o lago do Cocho apresentou maior transparência durante a cheia, em consequência do efeito de diluição propiciado pelas chuvas e pela entrada de águas vindas do rio. Mesmo durante o pico de cheia, ambos os lagos tem águas mais transparentes que o rio das Mortes devido à retenção e decantação de parte do material particulado em suspensão pela floresta da planície de inundação (Draco et al. 2007).

Estudos recentes apontam a transparência da água como um forte preditor dos padrões de composição da ictiofauna em lagos de planícies de inundação tropical (Rodríguez & Lewis 1997; Tejerina-Garro et al. 1998; Pouilly & Rodríguez 2004), sujeitos a pulso de inundação unimodal (Galacatos et al. 2004). A transparência determina as condições de visibilidade para os peixes, e assim seleciona grupos com adaptações distintas à medida que varia em uma escala espacial ou temporal. Dessa forma, grupos de peixes visualmente orientados (Characiformes, Perciformes, Clupeiformes) tendem a apresentar maior abundância relativa sob condições de maior transparência, enquanto que peixes com outras adaptações sensoriais (Siluriformes, Osteoglossiformes) são relativamente mais abundantes em águas menos transparentes (Rodríguez & Lewis 1997; Tejerina-Garro et al. 1998). Em escala espacial, a transparência da água foi um bom preditor da abundância relativa das principais ordens entre os lagos estudados. No geral, *taxa* com adaptações predominantemente visuais (Characiformes e Clupeiformes) foram encontrados em maior proporção no lago Tartaruga (transparência média=117,4 cm). Por outro lado ordens com outras adaptações sensoriais foram encontrados em maior abundância relativa (Siluriformes) ou exclusivamente (Osteoglossiformes) no lago do Cocho (transparência média=80 cm). Padrões semelhantes foram descritos para lagos na planície de inundação dos rios Orinoco (Rodríguez & Lewis 1997), Mamoré (Pouilly & Rodríguez 2004) e Araguaia (Tejerina-Garro et al. 1998), este último distante apenas cerca de 100 km da área de estudo no rio das Mortes. Algumas exceções encontradas entre estes estudos foram explicadas por adaptações fisiológicas, morfológicas e comportamentais de cada espécie

(Tejerina-Garro et al. 1998, Pouilly & Rodríguez 2004). Estas adaptações também explicam os valores de abundância relativa encontrados para Perciformes, que foram levemente superiores no lago do Cocho a despeito de sua preferência por águas mais claras.

A variabilidade temporal na transparência esteve relacionada com a variação das principais ordens apenas no lago Tartaruga. Neste lago, a proporção de Characiformes diminuiu na cheia (menor transparência) enquanto que a de Siluriformes aumentou, e o inverso ocorreu no período de seca (maior transparência). No entanto, a variação temporal na abundância relativa dos Characiformes foi menor que dos Siluriformes. Tejerina-Garro et al. (1998) encontraram resultados semelhantes e os atribuiu a baixa amplitude de variação da transparência, ainda que tenha analisado somente períodos de seca. A alta abundância de espécies migratórias de Characiformes (e.g. *Anodus orinocensis*, *Agoniatas halecinus*) no lago Tartaruga também contribuiu para manter a alta proporção de Characiformes mesmo nos períodos de cheia. Além disso, Rodríguez & Lewis (1997) sugerem que características fisiológicas relacionadas à visão tornam este grupo de peixes menos susceptíveis às alterações na transparência que outros grupos. O aumento na proporção relativa de Siluriformes no período de cheia (22,6%) em relação ao período de seca (4,7%) ocorreu devido à entrada de espécies migratórias da família Auchenipteridae, como *Ageneiosus inermis* e *Ageneiosus ucayalensis*, esta última restrita aos períodos de cheia no lago Tartaruga. Os Clupeiformes tiveram maior abundância relativa na cheia, mesmo com menor transparência. Resultados similares foram obtidos por Tejerina-Garro et al. (1998) no Araguaia, onde este táxon não apresentou variações significativas na proporção de abundância entre períodos de início e final de seca. Como apontado pelos autores, adaptações morfológicas e comportamentais em Clupeiformes (e.g. *Pellona castelnaeana* e *Lycengraulis batesii*) permitem a ocupação das porções superficiais da água e reduzem a suscetibilidade das espécies às variações menores na transparência da água.

Os dados indicaram que a influência da variação temporal da transparência da água sobre a composição da ictiofauna nos lagos de planície de inundação do rio das Mortes está relacionada com a conectividade hídrica. As principais ordens de peixes do lago Tartaruga responderam de forma mais previsível às variações temporais na transparência, pois a migração é permitida ao longo do ano devido à ampla conexão permanente com o rio principal. Quando as condições de transparência se tornam desfavoráveis, aquelas espécies menos tolerantes podem deixar o lago em busca de

melhores condições. No lago do Cocho esta migração lateral é restrita aos períodos de cheia, quando o lago se conecta com a calha do rio. As espécies que permanecem neste lago durante o período de isolamento devem enfrentar as condições locais de visibilidade, de modo que a transparência somente não determina as variações temporais nas proporções das ordens principais. De qualquer modo, a transparência da água pode variar entre habitats mais rasos e profundos de um mesmo lago, e é provável que as espécies no lago do Cocho realizem migrações locais entre os habitats em busca de condições mais favoráveis, como observado por Lin & Caramaschi (2005) em um lago na Amazônia.

Tejerina-Garro et al. (1998) não observaram nenhuma influência da conectividade sobre a transparência e sua relação com os padrões de composição da ictiofauna em lagos do rio Araguaia. O uso de metodologias distintas de amostragem, além da diferença nos padrões de variação na transparência entre os lagos amostrados no Araguaia e rio das Mortes, dificultam maiores comparações entre estes estudos. Pesquisas adicionais devem ser conduzidas para investigar a influência da variação temporal da transparência sobre a abundância relativa das principais ordens em lagos conectados e isolados nas planícies de inundação. Elucidar as relações entre transparência da água e os peixes nos sistemas rio-planície de inundação tropicais é extremamente importante, devido: (i) a importância desta variável na determinação da abundância relativa dos principais grupos de peixes (Rodríguez & Lewis 1997; Tejerina-Garro et al. 1998; Pouilly & Rodríguez 2004) em diferentes ambientes e, (ii) o crescente aumento da descarga de sedimentos em rios e habitats associados, decorrentes de alterações no uso da terra (Farella et al. 2001; Dudgeon et al. 2006; Restrepo et al. 2006), que aumentam os níveis de turbidez das águas (Henley et al. 2000) e ameaçam a permanência de espécies de peixes nestes biótopos.

Em conclusão o presente estudo, ainda que em escala espacial restrita, sustenta a idéia do controle hierárquico na organização da ictiofauna em lagos de planícies de inundação tropicais (Pouilly & Rodríguez, 2004), onde as características da paisagem (conectividade, neste estudo) atuam como um filtro primário sobre o *pool* regional de espécies e determinam a colonização e os padrões de composição da ictiofauna, enquanto que as características internas (profundidade, transparência) atuam como um filtro secundário, determinando a permanência e abundância das espécies em cada lago. Ainda, os resultados sugerem que a influência da transparência sobre a variação temporal na abundância dos principais *taxa* é menos evidente em lagos de inundação

sazonalmente isolados, devido a restrição dos movimentos migratórios nos períodos de seca.

Referências

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. Leiden: Backhuys Publishers, pp. 89–118.

Agostinho, A. A., Thomaz, S. M. & Gomes, L. C. 2005. Conservation of the biodiversity of Brazil's inland waters. *Conservation Biology* 19: 646–652.

Amoros, C., Bornette, G. 2002. Connectivity and biocomplexity in waterbodies of riverine floodplains. *Freshwater Biology* 47: 761–776.

Arrington D.A. & Winemiller K.O. 2004. Organization and maintenance of fish diversity in shallow waters of tropical floodplain rivers. In: Welcomme, R. & Petr, T., eds. Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries, vol. II. Bangkok: FAO, pp. 25–36.

Arrington, D. A. & Winemiller, K. O. 2006. Habitat affinity, the seasonal flood pulse, and community assembly in the littoral zone of a Neotropical floodplain river. *Journal of the North American Benthological Society* 25: 126–141.

Arrington, D. A., Winemiller, K. O. & Layman, C. A. 2005. Community assembly at the patch scale in a species rich tropical river. *Oecologia* 144: 157–167.

Carvalho, P., Bini, L. M., Thomaz, S. M., Oliveira, L. G., Robertson, B. Tavechio W. L. G. & Darwisch, A. J. 2001. Comparative limnology of South American floodplain lakes and lagoons. *Acta Scientiarum* 23: 265–273.

Correa, S. B. 2008. Fish assemblage structure is consistent through an annual hydrological cycle in habitats of a floodplain–lake in the Colombian Amazon. *Neotropical Ichthyology* 6: 257–266.

Correa, S. B., Crampton, W. G. R., Chapman, L. J. & Albert, J. S. 2008. A comparison of flooded forest and floating meadow fish assemblages in an upper Amazon floodplain. *Journal of Fish Biology* 72: 629–644.

Drago, E. C. 2007. The physical dynamics of the river–lake floodplain system. In Iriondo, M.H., Paggi, J.C. & Parma, M.J., eds. The middle Paraná River: limnology of a subtropical wetland. Berlin: Springer–Verlag, pp. 83–122.

Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z., Knowler, D. J., Lévêque, C., Naiman, R. J., Prieur–Richard, A., Soto, D., Stiassny, M. L. J. & Sullivan,

- C. A. 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews* 81: 163–182.
- Farella, N., Lucotte, M., Louchouart, P. & Roulet M. 2001. Deforestation modifying terrestrial organic transport in the Rio Tapajós, Brazilian Amazon. *Organic Geochemistry* 32: 1443–1458.
- Fernandes, C. C. 1997. Lateral migration of fishes in Amazon floodplains. *Ecology of Freshwater Fish* 6: 33–44.
- Galacatos, K., Barriga-Salazar, R. & Stewart, D. J. 2004. Seasonal and habitat influences on fish communities within the lower Yasuni River basin of the Ecuadorian Amazon. *Environmental Biology of Fishes* 71: 33–51.
- Granado-Lorencio, C., Araújo-Lima, C. R. M. & Lobón-Cerviá, J. 2005. Abundance – distribution relationships in fish assembly of the Amazonas floodplain lakes. *Ecography* 28: 515–520.
- Hamilton, S. K. & Lewis, W. M. Jr. 1990. Basin morphology in relation to chemical and ecological characteristics of lakes on the Orinoco River floodplain, Venezuela. *Archiv für Hydrobiologie* 119: 393–425.
- Hamilton, S. K., Sippel, S. J. & Melack, J. M. 2002. Comparison of inundation patterns among major South American floodplains. *Journal of Geophysical Research* 107: LBA 5–1/14.
- Henley, W. F., Patterson, M. A., Neves, R. J. & Lemly, A. D. 2000. Effects of sedimentation and turbidity on lotic food webs: a concise review for natural resource managers. *Reviews in Fisheries Science* 8: 125–139.
- Hoeinghaus, D.J., Layman, C.A., Arrington, D.A. & Winemiller, K.O. 2003. Spatiotemporal variation in fish assemblage structure in tropical floodplain creeks. *Environmental Biology of Fishes* 67: 379–387.
- 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. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 157–170.
- Junk, W. J., Bayley, P. B. & Sparks, R. E. 1989. The flood pulse concept in river–floodplain systems. In: Dodge, D. P., ed. *Proceedings of the International Large River Symposium*. Canadian Special Publications in Fisheries and Aquatic Sciences 106: 110–127.
- Junk, W. J. & Wantzen, K. M. 2004. The flood pulse concept: new aspects, approaches and applications – an update. In: Welcomme, R. & Petr, T., eds. *Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries*, vol. II. Bangkok: FAO, pp. 117–140.

- Layman, C. A. & Winemiller, K. O. 2005. Patterns of habitat segregation among large fishes in a Venezuelan floodplain river. *Neotropical Ichthyology* 3: 111–117.
- Lewis, W. M. Jr., Hamilton, S. K., Lasi, M. A., Rodríguez, M. A., Saunders, J. F. III, 2000. Ecological determinism on the Orinoco floodplain. *BioScience* 50: 681–692.
- Lin, D. S. C. & Caramaschi, E. P. 2005. Responses of the fish community to the flood pulse and siltation in a floodplain lake of the Trombetas River, Brazil. *Hydrobiologia* 545: 75–91.
- Montoya, J. V., Roelke, D. L., Winemiller, K.O., Cotner, J. B. & Snider, J. A. 2006. Hydrological seasonality and benthic algal biomass in a Neotropical floodplain river. *Journal of the North American Benthological Society* 25: 157–170.
- Nabout, J. C., Nogueira, I. S. & Oliveira, L. G. 2006. Phytoplankton community of floodplain lakes of the Araguaia River, Brazil, in the rainy and dry seasons. *Journal of Plankton Research* 28: 181–193.
- Paira, A. R. & Drago, E. C. 2007. Origin, evolution, and types of floodplain water bodies. In Iriondo, M.H., Paggi, J.C. & Parma, M.J., eds. *The middle Paraná River: limnology of a subtropical wetland*. Berlin: Springer–Verlag, pp. 53–81.
- Petry, A. C., Agostinho, A. A. & Gomes, L. C. 2003. Fish assemblages of tropical floodplain lagoons: exploring the role of connectivity in a dry year. *Neotropical Ichthyology* 1: 111–119.
- Petry, P., Bayley, P. B. & Markle, D. F. 2003. Relationships between fish assemblages, macrophytes and environmental gradients in the Amazon River floodplain. *Journal of Fish Biology* 63: 547–579.
- Pouilly, M. & M. A. Rodríguez. 2004. Determinism of fish assemblage structure in Neotropical floodplain lakes: influence of internal and landscape lake conditions. In: Welcomme, R. & Petr, T., eds. *Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries*, vol. II. Bangkok: FAO, pp. 243–265.
- Restrepo, J. D., Kjerfve, B., Hermelin, M. & Restrepo, J. C. 2006. Factors controlling sediment yield in a major South American drainage basin: the Magdalena River, Colombia. *Journal of Hydrology* 316: 213–232.
- Rodríguez, M. A. & Lewis, W. M. Jr. 1997. Structure of fish assemblages along environmental gradients in floodplain lakes of the Orinoco River. *Ecological Monographs* 67: 109–128.
- Rodríguez, M. A., Winemiller, K. O., Lewis, W. M. Jr. & Baechle, D. C. T. 2007. The freshwater habitats, fishes, and fisheries of the Orinoco River basin. *Aquatic Ecosystem Health & Management* 10: 140 – 152.

- Silva, E. F., Melo, C. E. & Venere, P. C. 2007. Fatores que influenciam a comunidade de peixes em dois ambientes no baixo rio das Mortes, planície do Bananal, Mato Grosso, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 24:482–492.
- Silvano, R.A.M., Amaral, B.D. & Oyakawa, O.T. 2000. Spatial and temporal patterns of diversity and distribution of the Upper Juruá River fish community (Brazilian Amazon). *Environmental Biology of Fishes* 57: 25–35.
- Suárez, Y. R. , Petreire Jr., M. & Catella, A. C. 2001. Factors determining the structure of fish communities in Pantanal lagoons (MS, Brazil). *Fisheries Management and Ecology* 8: 173–186.
- Suárez, Y. R. , Petreire Jr., M. & Catella, A. C. 2004. Factors regulating diversity and abundance of fish communities in Pantanal lagoons, Brazil. *Fisheries Management and Ecology* 11: 45–50.
- Tejerina–Garro, F. L., Fortin, R. & Rodríguez, M. A. 1998. Fish community structure in relation to environmental variation in floodplain lakes of the Araguaia River, Amazon Basin. *Environmental Biology of Fishes* 51: 399–410.
- Thomaz, S. M., Bini, L. M. & Bozelli, R. L. 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river–floodplain systems. *Hydrobiologia* 579: 1–13.
- Ward J.V. 1998. Riverine landscapes: Biodiversity patterns, disturbance regimes, and aquatic conservation. *Biological Conservation* 83: 269–278.
- Ward, J. V., Tockner, K., Arscott, D. B. & Claret, C. 2002. Riverine landscape diversity. *Freshwater Biology* 47: 517–539.
- Winemiller, K.O., Tarim, S., Shormann, D. & Cotner, J.B. 2000. Fish assemblage structure in relation to environmental variation among Brazos River oxbow lakes. *Transactions of the American Fisheries Society* 129: 451–468.
- Winemiller, K. O. 1996. Dynamic diversity in fish assemblages of tropical rivers. In Cody, M. L. & Smallwood, J. A., eds. *Long–term studies of vertebrate communities*. Orlando: Academic Press, pp. 99–134.
- Zeug, S.C., Winemiller, K.O. & Tarim, S. 2005. Response of Brazos River oxbow fish assemblages to patterns of hydrologic connectivity and environmental variability. *Transactions of the American Fisheries Society* 134: 1389–1399.
- Zeug, S.C. & Winemiller, K.O. 2008. Relationships between hydrology, spatial heterogeneity, and fish recruitment dynamics in a temperate floodplain river. *River Research and Applications* 24: 90–102.

CAPÍTULO II

Relações entre a conectividade hídrica e a variação espaço-temporal na estrutura trófica da ictiofauna em lagos de inundação associados ao Rio das Mortes, Mato Grosso-Brasil.

Resumo

O baixo rio das Mortes, um dos principais rios da bacia Araguaia-Tocantins localizado na região nordeste no estado de Mato Grosso, é caracterizado por seu curso meândrico e pela presença de vários lagos associados à sua planície de inundação. A dinâmica fluvial e o regime hídrico sazonal determinam variações em escalas espaciais e temporais nos níveis de conexão destes lagos com o rio principal. Essas variações na conectividade podem afetar potencialmente a estrutura trófica da ictiofauna neste tipo de habitat. Neste sentido, este estudo enfoca a variação espaço-temporal na estrutura trófica da ictiofauna em dois lagos (Tartaruga e Cocho) com diferentes frequências de conexão com o rio das Mortes, por meio de amostragens conduzidas trimestralmente ao longo de dois ciclos sazonais (março/2005 a dezembro/2006). A dieta de 59 espécies foi verificada a partir de análises de conteúdo estomacal de 2768 indivíduos. A maioria das espécies mostrou alta preferência por determinado item alimentar, corroborada pelos baixos valores de amplitude de nicho e número de espécies onívoras. Piscívoros, detritívoros e invertívoros representaram os grupos tróficos mais importantes em abundância numérica e em biomassa. Apenas piscívoros mostraram variação espacial significativa, com maior abundância e riqueza no lago permanentemente conectado. No geral, a estrutura trófica da ictiofauna não mostrou diferenças espaciais significativas, e todos os grupos tróficos co-ocorreram em ambos os lagos. Entretanto, a análise por período sazonal indicou variações temporais nas proporções dos grupos tróficos em ambos os lagos, sendo mais acentuadas no lago do Cocho. Ainda, a maior similaridade em relação à estrutura trófica entre os lagos ocorreu nos períodos de cheia. Os resultados indicam que a maior conectividade na cheia favorece a homogeneização da estrutura trófica da ictiofauna nos lagos de planície de inundação, possivelmente por facilitar os movimentos migratórios das espécies dos lagos para o canal principal e vice-versa.

Palavras-chave: Dieta, amplitude de nicho, piscívoros, transparência, similaridade.

Relationships between hydrological connectivity and spatiotemporal variation in trophic structure of fish assemblages in floodplain lakes of the Rio das Mortes, Mato Grosso-Brazil.

Abstract

The lower Rio das Mortes, one of the main rivers of Araguaia-Tocantins Basin located northeast of Mato Grosso State, is characterized by its meandering channel and by the presence of numerous lakes associated to its floodplain. Fluvial dynamics and the seasonal hydrological regime cause spatial and temporal scale variations in connectivity levels between the lakes and the main river channel. These connectivity variations may potentially affect fish trophic structure in this habitat type. Thus, this study focus on the spatiotemporal variation in the trophic structure of fish assemblages from two lakes (Tartaruga and Cocho) with distinct connection frequencies to the Rio das Mortes. Fish sampling was performed quarterly through two seasonal cycles (March/2005 and December/2006). Diet of 59 species was estimated by stomach contents analysis of 2768 individuals. Most species had high preference for a given food item, corroborated by low niche breadth values and low number of omnivorous species. Piscivores, detritivores and invertivores represented the most important trophic groups in both numerical abundance and biomass. Only piscivores exhibited significant spatial variation, showing higher abundance and richness in the permanently connected lake. In general, fish trophic structure did not show significant spatial differences, and all trophic groups co-occurred in both lakes. However, seasonal period analysis indicated temporal variation in the proportion of trophic groups in the lakes, being more accentuated in Cocho Lake. In addition, the highest similarity in relation to trophic structure between lakes occurred in the rainy periods. The results indicate that the higher connectivity in the rainy season causes the homogenization of fish trophic structure in floodplain lakes, possibly by facilitating species migratory movements between lakes and the main channel and vice-versa.

Key words: Diet, niche breadth, piscivores, transparency, similarity.

Introdução

A estrutura trófica da ictiofauna em planícies de inundação associadas a grandes rios tropicais é de natureza tipicamente dinâmica e de alta complexidade (Jepsen & Winemiller, 2002; Winemiller, 2004; Angelini & Agostinho, 2005; Layman *et al.*, 2005a; Jepsen & Winemiller, 2007). Além da alta diversidade de espécies, os peixes também exibem elevada diversidade funcional, com diversos grupos adaptados para o consumo de variados recursos alimentares (Goulding *et al.*, 1988; Winemiller, 1991; Hahn *et al.*, 2004), particularmente abundantes nas planícies de inundação (Agostinho *et al.*, 2000). Nestes sistemas, os lagos têm reconhecida importância para a ictiofauna por representar áreas de reprodução, crescimento e refúgio para várias espécies (Agostinho *et al.*, 2004a; Zeug *et al.*, 2005; Welcomme *et al.*, 2006; Zeug & Winemiller, 2008b), bem como áreas de alimentação para piscívoros e outros grupos tróficos que realizam migrações laterais em busca de recursos abundantes (Winemiller, 1996a; Agostinho *et al.*, 2000; Robertson *et al.*, 2007).

A dinâmica fluvial da planície de inundação determina diferentes níveis de conectividade entre o canal principal e os lagos (Amoros & Bornette, 2002; Paira & Drago 2007), que por sua vez influenciam as características ambientais destes últimos (Junk & Wantzen, 2004). As variações espaciais na conectividade podem influenciar a estrutura trófica da ictiofauna (Gaspar da Luz *et al.*, 2001; Pouilly *et al.*, 2004; Roach *et al.*, 2009), uma vez que definem o tipo de acesso (permanente ou sazonal) entre o canal principal e os lagos, e conseqüentemente, os movimentos migratórios das espécies. Ainda, o regime hídrico sazonal causa variações temporais no grau de conectividade (Tejerina-Garro *et al.*, 1998; Pouilly & Rodríguez, 2004) e tende a homogeneizar os atributos físicos e químicos dos habitats da planície de inundação durante os períodos de cheia (Carvalho *et al.*, 2001; Thomaz *et al.*, 2007). Essas variações temporais geralmente refletem em alterações na estrutura trófica e no uso dos recursos alimentares pelos peixes (Winemiller, 1990; Winemiller, 1996b; Jepsen & Winemiller, 2002; Mérona & Rankin-de-Mérona, 2004), de modo que estudos sobre estrutura trófica em ambientes associados aos sistemas rio-planície de inundação tropicais devem considerar o ciclo anual (Winemiller & Layman, 2005), a fim de fornecer uma visão mais completa e acurada da dieta das espécies.

Neste trabalho, a estrutura trófica da ictiofauna foi avaliada em relação à escala espacial e temporal em dois lagos sujeitos a diferentes níveis de conectividade hídrica

(permanente/sazonal) e associados ao trecho inferior do rio das Mortes, na planície do Bananal. A amplitude de nicho e a similaridade entre os grupos tróficos também foi examinada, com o objetivo de fornecer detalhes adicionais sobre possíveis alterações espaço-temporais na dieta das espécies.

Material e Métodos

Área de estudo

Com aproximadamente 1.070 km de extensão e uma bacia de drenagem de 55.580 km², o rio das Mortes é o principal tributário do rio Araguaia (Melo *et al.*, 2005), e localiza-se no estado de Mato Grosso, no Brasil Central. Seu trecho inferior encontra-se inserido em uma ampla planície de inundação com vários lagos, que se conectam sazonal ou permanentemente com o rio sob variadas amplitudes. O clima tropical da região determina um regime hídrico característico, com pulsos de inundação sazonais. A vegetação predominante da região é savânica, mas ocorrem formações florestais nas margens dos corpos d'água fluviais e lacustres.

Neste estudo, dois lagos (lago Tartaruga e lago do Cocho) localizados na planície de inundação do rio das Mortes foram selecionados para amostragens com base em sua frequência de conexão (permanente e sazonal) com a calha principal do rio (Figura 1). O lago Tartaruga (profundidade média = 5,41 m; área = 58 ha) permanece conectado com o rio das Mortes durante todo o ano por um canal amplo, enquanto que o lago do Cocho (profundidade média = 2,52 m; área = 33 ha) somente se conecta com o rio a partir do início da cheia por meio de um canal raso e estreito. No entanto, no pico de cheia a conexão de ambos os lagos com o rio é ampliada devido ao alagamento da planície de inundação. Em ambos os lagos o substrato predominante consiste de uma mistura de lama e areia fina, no entanto o lago Tartaruga apresenta maior proporção de areia, que formam praias em áreas mais rasas. De uma forma geral, o lago Tartaruga apresenta águas mais transparentes que o lago do Cocho (transparência média= 117,4 e 80 cm, respectivamente), mas essas diferenças diminuem no período de cheia. Os bancos de macrófitas aquáticas são extremamente raros e estão restritos a algumas poucas áreas rasas nos lagos. Ambos os lagos apresentam vegetação marginal em condições preservadas, constituída por mata inundável no lago do Cocho e por mata inundável e cerrado no lago Tartaruga.

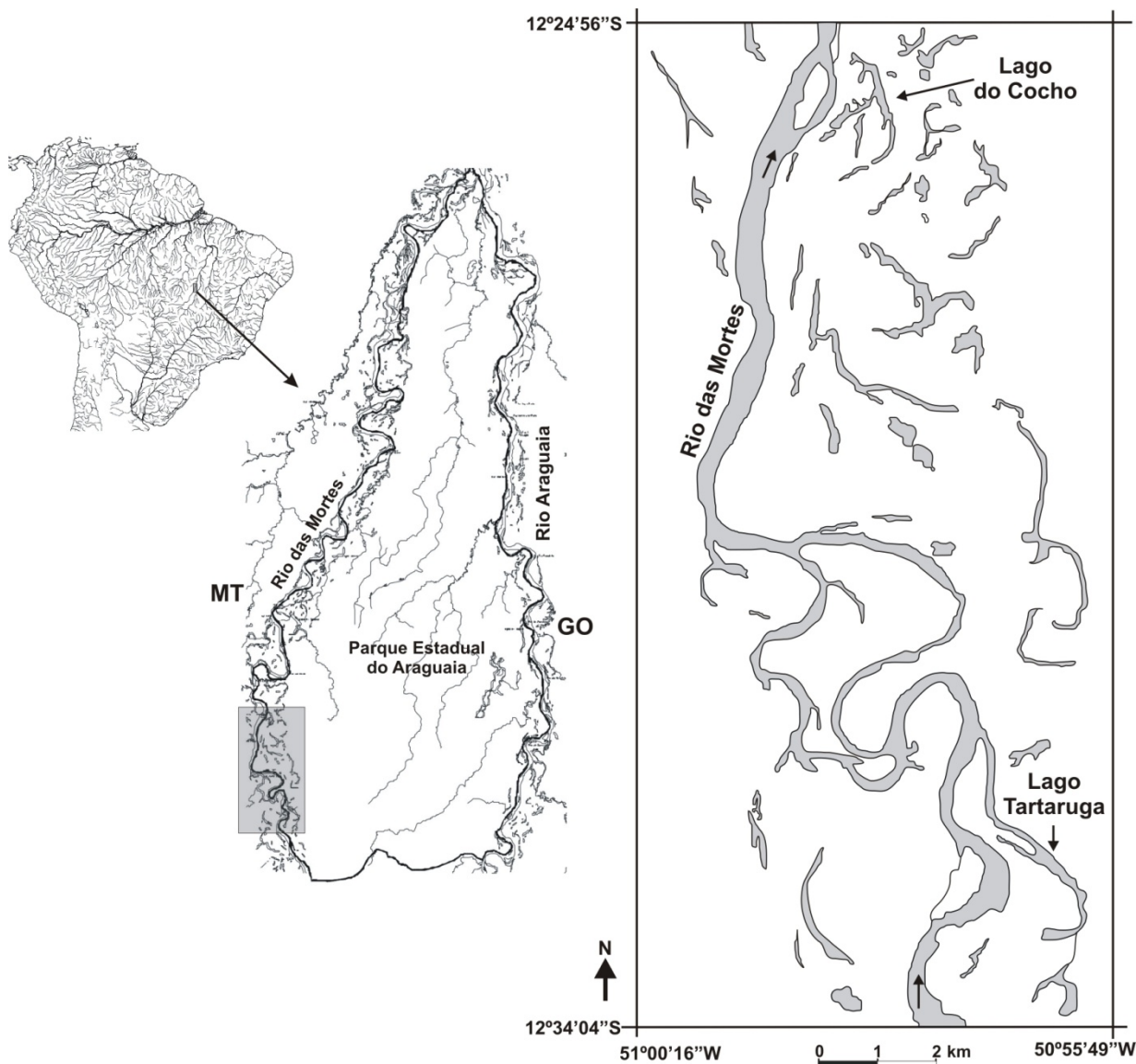


Figura 1 - Localização dos lagos amostrados na planície de inundação do rio das Mortes, no Parque Estadual do Araguaia em Mato Grosso, Brasil.

Amostragem dos habitats

As amostragens foram realizadas a cada três meses entre março/2005 e dezembro/2006, nos períodos de cheia (março), início de seca (julho), seca (setembro/outubro) e início de cheia (dezembro), em um total de oito campanhas em cada lago. Os peixes foram capturados com redes de emalhar do tipo monofilamento (10 m X 1.5 m) de diferentes tamanhos de malha (3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 12, 14 e 18 cm entre nós opostos). As redes foram dispostas perpendicularmente à margem e permaneceram

expostas por um período de 24 horas, com revisões a cada quatro horas. Os peixes coletados foram fixados em formaldeído (10%) em campo e posteriormente preservados em etanol (70%). Em laboratório os peixes foram pesados (gramas), medidos (comprimento padrão, em centímetros) e identificados até a maior resolução taxonômica possível. Todos os exemplares capturados encontram-se depositados na coleção ictiológica do Laboratório de Ictiologia e Limnologia da Universidade do Estado de Mato Grosso, em Nova Xavantina-MT.

Análise da dieta e Classificação Trófica

A dieta das espécies de peixes foi estimada pela análise de conteúdo estomacal dos indivíduos capturados. Foram consideradas para esta análise somente as espécies que apresentaram um mínimo de cinco indivíduos com conteúdo estomacal no total de campanhas, em cada lago. Devido à alta proporção de estômagos vazios todas as espécies piscívoras com ao menos um indivíduo apresentando conteúdo gástrico foram mantidas na análise. Os estômagos foram dissecados e seus conteúdos analisados sob estereomicroscópio e, quando necessário, sob microscópio ótico de luz.

Os itens alimentares foram separados, identificados e então agrupados em categorias ecológicas e/ou taxonômicas mais amplas, de modo a permitir uma descrição da dieta das espécies ao nível interespecífico, como se segue: **Detrito** - material orgânico/microorganismos associados ao substrato de areia ou lama; **Invertebrados terrestres** - principalmente insetos terrestres (*e.g.* Hymenoptera, Coleoptera, Orthoptera, e aranhas (Aranea); **Invertebrados aquáticos** - principalmente estágios imaturos de insetos aquáticos (Ephemeroptera, Diptera, Trichoptera, Odonata, Heteroptera), camarões (Decapoda) e moluscos (Bivalvia e Gastropoda); **Peixes** - peixes inteiros ou pedaços de peixes; **Perifíton** - microorganismos (algas unicelulares e filamentosas) e macroorganismos (invertebrados) associados ao substrato vegetal, como raízes e troncos; **Material vegetal** - partes de vegetais superiores como frutos, sementes, flores e folhas; **Escamas** - escamas de peixes, sem tecido aderido, geralmente empilhadas no estômago; **Zooplâncton** - microorganismos zooplanctônicos, principalmente Cladocera e Copepoda; **Outros** - itens raramente encontrados, como répteis, penas, e itens não identificados.

Os itens /categorias alimentares foram quantificados pelo método volumétrico. O volume dos itens maiores ($\geq 0,5$ ml) foi obtido pelo deslocamento da coluna d'água em provetas graduadas, enquanto que os itens menores foram quantificados em placas

milimetradas sob uma altura padronizada de 1 mm, com o valor convertido em mililitros ($1\text{mm}^3 = 0,001 \text{ ml}$) (Hellawel & Abel, 1971). Itens microscópicos não foram quantificados separadamente, de modo que o volume de zooplâncton, perifíton e detrito foi estimado pela medição do volume total encontrado no estômago. A frequência de ocorrência dos itens, calculada pelo número de estômagos onde o determinado item ocorreu dividido pelo número total de estômagos com conteúdo (Hyslop, 1980), também foi estimada para cada espécie.

Os valores de frequência volumétrica e frequência de ocorrência foram utilizados no cálculo do Índice de Importância Alimentar (IA_i) (Kawakami & Vazzoler, 1980), a fim de caracterizar o hábito alimentar das espécies. O IA_i , expresso em porcentagem, foi calculado de acordo com a fórmula:

$$IA_i = \frac{F_i \times V_i}{\sum_{i=1}^L F_i \times V_i} \times 100$$

Onde F_i é a frequência de ocorrência do item i (%), V_i é o volume relativo do item (% do volume total) e L é o número de itens alimentares.

As espécies analisadas foram classificadas em sete grupos tróficos (Detritívoros, Invertívoros, Piscívoros, Onívoros, Zooplantívoros, Perifitófagos e Herbívoros) de acordo com o item preferencial da dieta (item com $IA_i \geq 60\%$). Foram classificadas como onívoras aquelas espécies cujo item preferencial mostrou valor de IA_i inferior a 60%. A classificação das espécies em grupos tróficos pelo IA_i foi feita separadamente por ambiente (período anual e total) e combinada para o total de coletas.

As tabelas das espécies analisadas *versus* IA_i para cada item alimentar foram utilizadas em análises de *cluster* (algoritmo UPGMA) sobre uma matriz de distâncias euclidianas (Legendre & Legendre, 1998), com o objetivo de agrupar as espécies segundo os seus hábitos alimentares, para os lagos do Cocho e Tartaruga.

Amplitude de Nicho e Estrutura trófica

A amplitude de nicho alimentar das espécies foi estimada para cada ambiente através do Índice de Amplitude de Nicho Padronizado de Levins (Hulbert, 1978):

$$B_A = \frac{B_j - 1}{n - 1}$$

Onde B_j é o índice de amplitude de nicho de Levins, calculado como $B_j = (\sum_i p_{ij}^2)^{-1}$, p_{ij} é a proporção volumétrica do item alimentar i na dieta da espécie j , e n é igual ao número total de recursos (categorias alimentares). O índice padronizado varia entre 0 e 1, e indica o grau de especialização na dieta das espécies. A variabilidade espaço-temporal nos valores de amplitude de nicho trófico foi examinada: i) entre períodos sazonais \times lagos e, ii) entre os grupos tróficos em cada lago. Os valores de amplitude foram testados em relação à normalidade (teste de Shapiro-Wilk) e à homogeneidade das variâncias (teste de Levene), sendo então aplicado um teste não-paramétrico de Kruskal-Wallis para a primeira e uma ANOVA unifatorial para a última análise.

A estrutura trófica da ictiofauna foi descrita e comparada entre os lagos com base na riqueza e na abundância relativa do número de indivíduos e de biomassa dos grupos tróficos encontrados (Pouilly *et al.*, 2004). A riqueza foi estimada pelo número de espécies encontradas em cada grupo trófico, de acordo com a classificação geral (Tabela II), enquanto que a abundância relativa foi estimada pelo total de indivíduos e da biomassa (expressa em unidade de CPUE) das espécies em cada grupo.

Com objetivo de verificar a possível influência da conectividade (sazonal ou permanente) na estrutura trófica da ictiofauna nos lagos, foram conduzidas análises de variância multivariadas (MANOVA) para examinar as diferenças significativas nas proporções dos grupos tróficos entre períodos sazonais (seca \times cheia) e entre lagos. Nestas análises, as proporções relativas dos grupos tróficos (transformadas pelo arco-seno \sqrt{x}) foram designadas como variáveis dependentes e “lago-período sazonal” como variável categórica (n=4). Na análise baseada em dados de biomassa algumas variáveis transformadas (2 de 7) não alcançaram o pressuposto da normalidade (teste de Shapiro-Wilk), no entanto a MANOVA paramétrica ainda foi utilizada porque os valores transformados foram homocedásticos (Teste de Levene) (Arrington *et al.*, 2005). As médias foram comparadas através de testes *post-hoc* (Teste de Tukey).

Resultados

As coletas de peixes realizadas nos lagos do Cocho e Tartaruga e ao longo do período amostral (8 campanhas) resultaram em 5607 indivíduos distribuídos em 114 espécies. Deste total, 2768 indivíduos (1039 do lago do Cocho e 1729 do lago Tartaruga) pertencentes a 59 espécies foram analisados em relação ao conteúdo estomacal. No lago do Cocho 42 espécies apresentaram mais que cinco indivíduos (exceto piscívoros) com algum conteúdo estomacal e foram incluídas nas análises. Estas espécies correspondem a 90% e 94% do total de indivíduos e biomassa coletados no lago do Cocho, respectivamente. No lago Tartaruga foram analisadas 47 espécies que correspondem a 95% do total em abundância numérica e em biomassa. Do total de indivíduos analisados, 31,9% apresentaram estômagos vazios no lago do Cocho e 45,7% no lago Tartaruga.

Classificação Trófica e Amplitude de Nicho Alimentar

Os resultados do Índice de Frequência Alimentar (IA_i) mostraram que a maioria das espécies consumiu preferencialmente um tipo de recurso, com valores de IA_i acima de 80% para determinada categoria alimentar (78,6% das espécies no lago do Cocho e 72,3% no lago Tartaruga). Somente três espécies foram classificadas como onívoras (IA_i < 60%) no lago do Cocho (Tabela I). No lago Tartaruga, apenas duas espécies apresentaram IA_i menor que 60%, no entanto *Leporinus friderici* e *Pimelodus blochii* também foram classificadas como onívoras mesmo com os altos valores de IA_i das categorias Peixes e Escamas, respectivamente para a primeira e última espécie (Tabela I). Neste caso, os valores de IA_i estão superestimados devido à maior disponibilização destas categorias alimentares, uma vez que os peixes capturados são presas fáceis mesmo para espécies não-piscívoras, e também liberam maior quantidade de escamas ao se debaterem nas redes. Na classificação geral, com base nos dados alimentares combinados para os dois lagos (Tabela II), ambas as espécies apresentam IA_i menor que 60% para o recurso mais consumido, sendo portanto classificadas como onívoras. Das trinta espécies analisadas que co-ocorreram nos lagos, apenas três foram classificadas em grupos tróficos distintos em cada lago: *Leporinus affinis* (invertívora - Cocho e onívora - Tartaruga), *Serrasalmus eigenmanni* (onívora - Cocho e piscívora - Tartaruga) e *Triportheus auritus* (herbívoras - Cocho e onívora - Tartaruga).

Tabela I - Valores do Índice de Importância Alimentar (%) para as categorias alimentares das espécies analisadas por local (TA – lago Tartaruga; CO – lago do Cocho), com indicação do respectivo grupo trófico (GT). DT – Detritos; IT – Invertebrados terrestres; IA – Invertebrados aquáticos; PX – Peixes; PE – Perifiton; MV – Material vegetal; ES – escamas; ZO – Zooplâncton; OU – Outros; N – número de estômagos com conteúdo e B_A – Amplitude de Nicho.

Espécie	Local	DT	IT	IA	PX	PE	MV	ES	ZO	OU	GT	N	B _A
<i>Acestrorhynchus falcirostris</i>	TA				100						Piscívoro	4	0,00
<i>Ageneiosus inermis</i>	CO				100						Piscívoro	9	0,00
<i>Ageneiosus inermis</i>	TA				100						Piscívoro	9	0,00
<i>Ageneiosus ucayalensis</i>	TA			2	98						Piscívoro	14	0,04
<i>Agoniates halecinus</i>	CO				100						Piscívoro	3	0,00
<i>Agoniates halecinus</i>	TA				100						Piscívoro	47	0,00
<i>Anodus orinocensis</i>	CO								100		Planctófago	20	0,00
<i>Anodus orinocensis</i>	TA								100		Planctófago	33	0,00
<i>Auchenipterichthys coracoideus</i>	CO		7	93							Invertívoro	56	0,07
<i>Auchenipterichthys coracoideus</i>	TA		65	35							Invertívoro	33	0,14
<i>Auchenipterichthys longimanus</i>	CO		3	97							Invertívoro	14	0,04
<i>Auchenipterus nuchalis</i>	CO			95					5		Invertívoro	16	0,03
<i>Auchenipterus nuchalis</i>	TA			100							Invertívoro	21	0,01
<i>Biotodoma cupido</i>	TA	100									Detritívoro	8	0,01
<i>Boulengerella cuvieri</i>	CO				100						Piscívoro	21	0,00
<i>Boulengerella cuvieri</i>	TA				100						Piscívoro	31	0,00
<i>Brycon falcatus</i>	TA		66				34				Invertívoro	6	0,11
<i>Bryconops alburnoides</i>	TA		96	4							Invertívoro	36	0,07
<i>Caenotropus labyrinthicus</i>	CO	100									Detritívoro	37	0,00
<i>Caenotropus labyrinthicus</i>	TA	100									Detritívoro	10	0,00
<i>Chalceus epakros</i>	CO		74				26				Invertívoro	14	0,12
<i>Chalceus epakros</i>	TA		95				4				Invertívoro	21	0,05
<i>Cichla kelberi</i>	CO				100						Piscívoro	1	0,00
<i>Cichla piquiti</i>	CO				100						Piscívoro	2	0,00
<i>Cichla piquiti</i>	TA				100						Piscívoro	1	0,00
<i>Curimata acutirostris</i>	CO	100									Detritívoro	17	0,00
<i>Curimata acutirostris</i>	TA	100									Detritívoro	10	0,00
<i>Curimata cyprinoides</i>	CO	100									Detritívoro	6	0,00

Tabela I – Continuação.

Espécie	Local	DT	IT	IA	PX	PE	MV	ES	ZO	OU	GT	N	B _A
<i>Curimata cyprinoides</i>	TA	100									Detritívoro	14	0,00
<i>Cyphocharax notatus</i>	CO	100									Detritívoro	5	0,00
<i>Cyphocharax stilbolepis</i>	TA	100									Detritívoro	14	0,00
<i>Geophagus surinamensis</i>	CO	67		33							Detritívoro	7	0,11
<i>Geophagus surinamensis</i>	TA	2		73	10		15				Invertívoro	9	0,23
<i>Hassar wilderi</i>	CO			100							Invertívoro	7	0,01
<i>Hemiodus argenteus</i>	CO	100									Detritívoro	17	0,00
<i>Hemiodus argenteus</i>	TA	100									Detritívoro	34	0,00
<i>Hemiodus unimaculatus</i>	TA	100									Detritívoro	34	0,00
<i>Hoplias malabaricus</i>	CO			8	92						Piscívoro	2	0,04
<i>Hydrolycus armatus</i>	CO				100						Piscívoro	3	0,00
<i>Hydrolycus tatauaia</i>	CO				100						Piscívoro	2	0,00
<i>Hydrolycus tatauaia</i>	TA				100						Piscívoro	9	0,00
<i>Laemolyta fernandesi</i>	CO					100					Perifitófago	39	0,00
<i>Laemolyta fernandesi</i>	TA					100					Perifitófago	38	0,02
<i>Leporinus affinis</i>	CO			96	2	1	1				Invertívoro	15	0,11
<i>Leporinus affinis</i>	TA	36	13	18	28	1		4			Onívoro	9	0,43
<i>Leporinus friderici</i>	CO			14	7	21	58				Onívoro	7	0,24
<i>Leporinus friderici</i>	TA			2	71	27					Onívoro	5	0,10
<i>Leporinus sp.</i>	TA					100					Perifitófago	6	0,00
<i>Lycengraulis batesii</i>	TA				100						Piscívoro	25	0,00
<i>Metynnis argenteus</i>	CO						2		98		Planctófago	17	0,03
<i>Metynnis hypsauchen</i>	CO								100		Planctófago	26	0,00
<i>Metynnis hypsauchen</i>	TA								100		Planctófago	19	0,00
<i>Metynnis sp.2</i>	CO		3			13	84				Herbívoro	6	0,08
<i>Myleus schomburgkii</i>	TA		21				79				Herbívoro	8	0,09
<i>Myleus torquatus</i>	TA						100				Herbívoro	8	0,00
<i>Osteoglossum bicirrhosum</i>	CO		77	7	16						Invertívoro	18	0,21
<i>Pellona castelnaeana</i>	TA				100						Piscívoro	15	0,00
<i>Pimelodella sp.</i>	CO			94	2			4			Invertívoro	13	0,07
<i>Pimelodus blochii</i>	CO	14		29	5		2	50			Onívoro	25	0,37

Tabela I – Continuação.

Espécie	Local	DT	IT	IA	PX	PE	MV	ES	ZO	OU	GT	N	B_A
<i>Pimelodus blochii</i>	TA	5		2	14			79			Onívoro	5	0,18
<i>Plagioscion squamosissimus</i>	CO				100						Piscívoro	2	0,00
<i>Plagioscion squamosissimus</i>	TA				100						Piscívoro	2	0,00
<i>Poptella longipinis</i>	TA								100		Planctófago	10	0,00
<i>Pristigaster cayana</i>	TA			62	38						Invertívoro	6	0,11
<i>Prochilodus nigricans</i>	CO	100									Detritívoro	19	0,00
<i>Prochilodus nigricans</i>	TA	100									Detritívoro	5	0,00
<i>Psectrogaster amazonica</i>	CO	100									Detritívoro	61	0,00
<i>Psectrogaster amazonica</i>	TA	100									Detritívoro	68	0,00
<i>Pygocentrus nattereri</i>	CO				90		3	8			Piscívoro	27	0,07
<i>Pygocentrus nattereri</i>	TA				94			3		2	Piscívoro	43	0,10
<i>Rhaphiodon vulpinus</i>	CO			12	88						Piscívoro	11	0,06
<i>Rhaphiodon vulpinus</i>	TA				100						Piscívoro	23	0,00
<i>Schizodon vittatus</i>	CO					100					Perifitófago	6	0,00
<i>Semaprochilodus brama</i>	CO	100									Detritívoro	42	0,00
<i>Semaprochilodus brama</i>	TA	100									Detritívoro	18	0,00
<i>Serrasalmus eigenmanni</i>	CO				28		57	15			Onívoro	28	0,21
<i>Serrasalmus eigenmanni</i>	TA		2		64	1	18	15			Piscívoro	44	0,25
<i>Serrasalmus geryi</i>	TA				98			2			Piscívoro	5	0,02
<i>Serrasalmus gibbus</i>	TA				65			35			Piscívoro	12	0,10
<i>Serrasalmus rhombeus</i>	CO				88			12			Piscívoro	9	0,04
<i>Serrasalmus rhombeus</i>	TA				90			10			Piscívoro	30	0,04
<i>Serrasalmus spilopleura</i>	CO				75			25			Piscívoro	8	0,08
<i>Tetragonopterus argenteus</i>	CO		28	72							Invertívoro	10	0,11
<i>Tetragonopterus argenteus</i>	TA	1	65	14				18		3	Invertívoro	15	0,24
<i>Triportheus albus</i>	TA		86	5	2		6	1			Invertívoro	53	0,28
<i>Triportheus auritus</i>	CO			8			91				Herbívoro	13	0,06
<i>Triportheus auritus</i>	TA		34	8			58				Onívoro	27	0,16
<i>Triportheus trifurcatus</i>	CO		25	53			22				Invertívoro	47	0,27
<i>Triportheus trifurcatus</i>	TA	10	65	20			5				Invertívoro	41	0,32

Tabela II – Classificação geral das espécies em grupos tróficos (GT) com base nos valores do Índice de Importância Alimentar ($\geq 60\%$, em negrito) para as categorias alimentares, em todos os períodos de coleta. DT – Detritos; IT – Invertebrados terrestres; IA – Invertebrados aquáticos; PX – Peixes; PE – Perifiton; MV – Material vegetal; ES – escamas; ZO – Zooplâncton; OU – Outros e N – número de estômagos com conteúdo.

Espécie	DT	IT	IA	PX	PE	MV	ES	ZO	OU	GT	N
<i>Biotodoma cupido</i>	100									Detritívoro	8
<i>Caenotropus labyrinthicus</i>	100									Detritívoro	47
<i>Curimata acutirostris</i>	100									Detritívoro	27
<i>Curimata cyprinoides</i>	100									Detritívoro	20
<i>Cyphocharax notatus</i>	100									Detritívoro	5
<i>Cyphocharax stilbolepis</i>	100									Detritívoro	14
<i>Hemiodus argenteus</i>	100									Detritívoro	51
<i>Hemiodus unimaculatus</i>	100									Detritívoro	34
<i>Prochilodus nigricans</i>	100									Detritívoro	24
<i>Psectrogaster amazonica</i>	100									Detritívoro	129
<i>Semaprochilodus brama</i>	100									Detritívoro	60
<i>Metynnis</i> sp.2		3			13	84				Herbívoro	6
<i>Myleus schomburgkii</i>		21				79				Herbívoro	8
<i>Myleus torquatus</i>						100				Herbívoro	8
<i>Triporthus auritus</i>		16	9			76				Herbívoro	40
<i>Auchenipterichthys coracoideus</i>		22	78							Invertívoro	89
<i>Auchenipterichthys longimanus</i>		3	97							Invertívoro	14
<i>Auchenipterus nuchalis</i>			99					1		Invertívoro	37
<i>Brycon falcatus</i>		66				34				Invertívoro	6
<i>Bryconops alburnoides</i>		96	4							Invertívoro	36
<i>Chalceus epakros</i>		89				11				Invertívoro	35
<i>Hassar wilderi</i>			100							Invertívoro	7
<i>Leporinus affinis</i>	2	1	90	6	1	1				Invertívoro	24
<i>Osteoglossum bicirrhosum</i>		77	7	16						Invertívoro	18
<i>Pimelodella</i> sp.			94	2			4			Invertívoro	13
<i>Pristigaster cayana</i>			62	38						Invertívoro	6
<i>Tetragonopterus argenteus</i>		58	32				8		2	Invertívoro	25
<i>Triporthus albus</i>		86	5	2		6	1			Invertívoro	53

Tabela II – Continuação.

Espécie	DT	IT	IA	PX	PE	MV	ES	ZO	OU	GT	N
<i>Triportheus trifurcatus</i>	2	44	40			14				Invertívoro	88
<i>Geophagus surinamensis</i>	36		59	2		3				Onívoro	16
<i>Leporinus friderici</i>			5	58	27	10				Onívoro	12
<i>Pimelodus blochii</i>	12		23	7		1	57			Onívoro	30
<i>Serrasalmus eigenmanni</i>		1		50		33	16			Onívoro	72
<i>Laemolyta fernandezi</i>					100					Perifitófago	77
<i>Leporinus</i> sp.					100					Perifitófago	6
<i>Schizodon vittatus</i>					100					Perifitófago	6
<i>Acestrorhynchus falcirostris</i>				100						Piscívoro	4
<i>Ageneiosus inermis</i>				100						Piscívoro	18
<i>Ageneiosus ucayalensis</i>			2	98						Piscívoro	14
<i>Agoniatas halecinus</i>				100						Piscívoro	50
<i>Boulengerella cuvieri</i>				100						Piscívoro	52
<i>Cichla kelberi</i>				100						Piscívoro	1
<i>Cichla piquiti</i>				100						Piscívoro	3
<i>Hoplias malabaricus</i>			8	92						Piscívoro	2
<i>Hydrolycus armatus</i>				100						Piscívoro	3
<i>Hydrolycus tatauaia</i>				100						Piscívoro	11
<i>Lycengraulis batesii</i>				100						Piscívoro	25
<i>Pellona castelnaeana</i>				100						Piscívoro	15
<i>Plagioscion squamosissimus</i>				100						Piscívoro	4
<i>Pygocentrus nattereri</i>				94		1	4		1	Piscívoro	70
<i>Rhaphiodon vulpinus</i>			1	99						Piscívoro	34
<i>Serrasalmus geryi</i>				98			2			Piscívoro	5
<i>Serrasalmus gibbus</i>				65			35			Piscívoro	12
<i>Serrasalmus rhombeus</i>				89			11			Piscívoro	39
<i>Serrasalmus spilopleura</i>				75			25			Piscívoro	8
<i>Anodus orinocensis</i>								100		Zooplactívoro	53
<i>Metynnis argenteus</i>						2		98		Zooplactívoro	17
<i>Metynnis hypsauchen</i>								100		Zooplactívoro	45
<i>Poptella longipinis</i>								100		Zooplactívoro	10

A análise de agrupamento com base nos valores de IA_i mostrou alta similaridade entre as espécies pertencentes a um mesmo grupo trófico no lago do Cocho (Figura 2). As maiores similaridades foram obtidas entre as espécies piscívoras e detritívoras, onde a maioria destas obteve similaridade total ($IA_i=100\%$ para determinado item). Foram observados dois subgrupos de invertívoros, o primeiro com espécies que consumiram predominantemente invertebrados aquáticos e o segundo formado por duas espécies com maior consumo de invertebrados terrestres (*Chalceus epakros* e *Osteoglossum bicirrhosum*). As espécies herbívoras foram agrupadas juntamente com duas espécies onívoras (*Serrasalmus eigenmanni* e *Leporinus friderici*) que mostraram alto IA_i para a categoria material vegetal. Os mesmos padrões de maior similaridade entre as espécies de piscívoros e detritívoros observados no lago do Cocho foram encontrados no lago Tartaruga (Figura 2), com adição das espécies zooplactívoras, que mostraram similaridade total. As espécies invertívoras também foram separadas em dois subgrupos, de acordo com a maior utilização de invertebrados terrestres ou aquáticos. As espécies onívoras *Leporinus affinis* e *Pimelodus blochii* permaneceram isoladas dos demais grupos, enquanto que *L. friderici* e *Triporthus auritus* agruparam-se com piscívoros e herbívoros, respectivamente, pelo maior consumo relativo de peixes e material vegetal.

Os valores de amplitude de nicho refletiram o padrão de alta similaridade alimentar entre espécies do mesmo grupo trófico mostrado pela análise de agrupamento. De um modo geral, as espécies apresentaram baixa amplitude de nicho (Tabela I), tanto no lago Tartaruga (média $B_A = 0,06$) quanto no lago do Cocho (Média $B_A = 0,05$). As espécies com maior amplitude de nicho no lago Tartaruga (*L. affinis*) e no lago do Cocho (*P. blochii*) obtiveram $B_A = 0,43$ e $B_A = 0,37$, respectivamente. Os valores de amplitude de nicho não mostraram variação espaço-temporal significativa (Kruskall-Wallis, $H_{3,136} = 0,4$; $P=0,94$) (Figura 3).

Em relação à variação por grupo trófico, a ANOVA indicou que as diferenças entre a média de amplitude dos grupos no lago do Cocho são significativas ($F_{6,35}=10,9$, $P<0,00001$). Ainda, o teste *post-hoc* (teste de Tukey, N desiguais) mostrou que os onívoros apresentaram valores de amplitude de nicho significativamente maiores que todos os outros grupos tróficos (Figura 4). No lago Tartaruga, as diferenças entre os valores de B_A entre grupos tróficos também foram significativas ($F_{6,40}=8,9$, $P<0,00001$), e onívoros e invertívoros apresentam valores de amplitude de nicho significativamente maiores (teste de Tukey) que piscívoros, detritívoros e zooplactívoros (Figura 5).

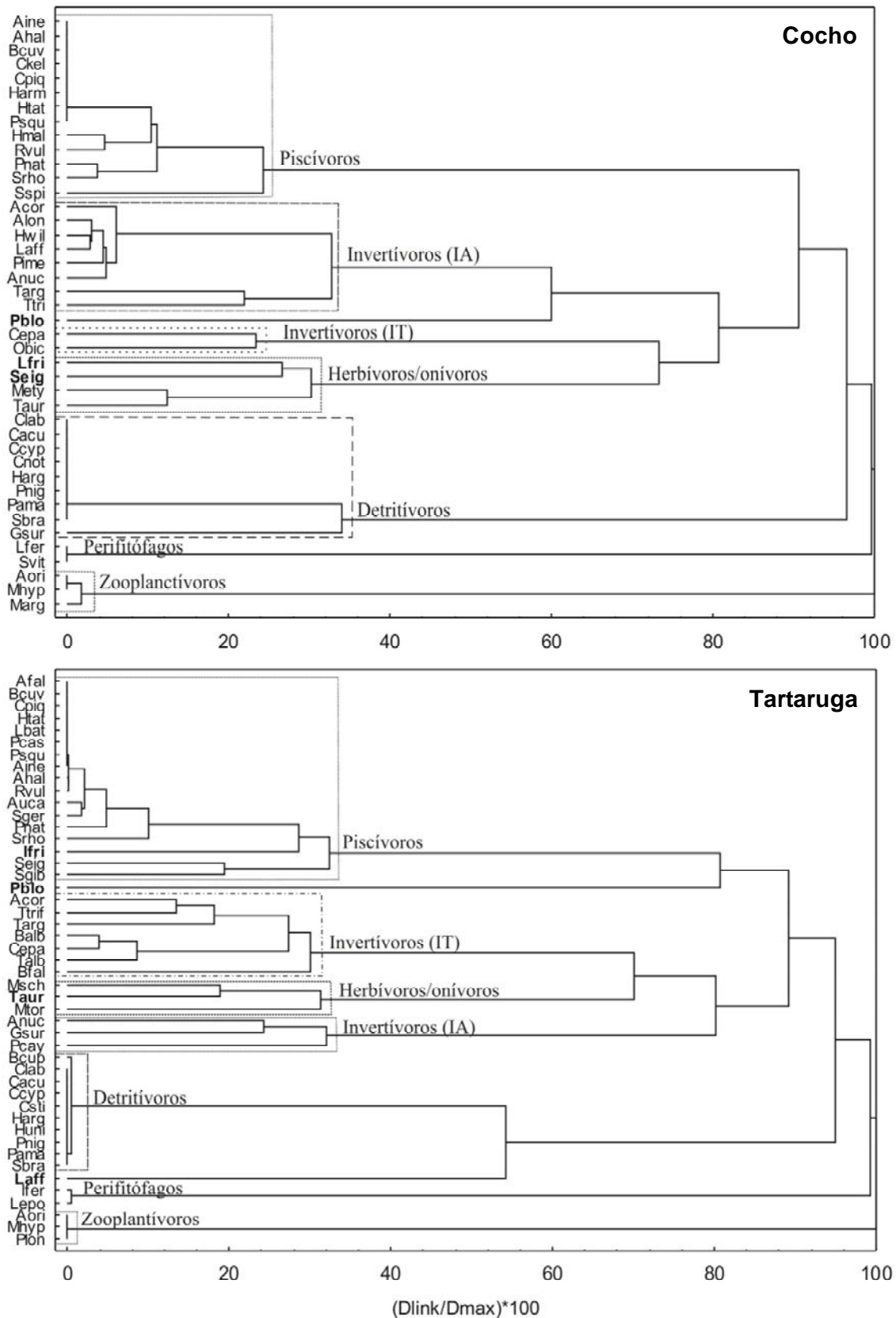


Figura 2 - Agrupamento das espécies analisadas nos lagos do Cocho (S=42) e Tartaruga (S=47) com base na similaridade da dieta, a partir dos valores do Índice de Importância Alimentar. IA – invertebrados aquáticos, IT – invertebrados terrestres. As abreviações das espécies estão indicadas como na Tabela III.

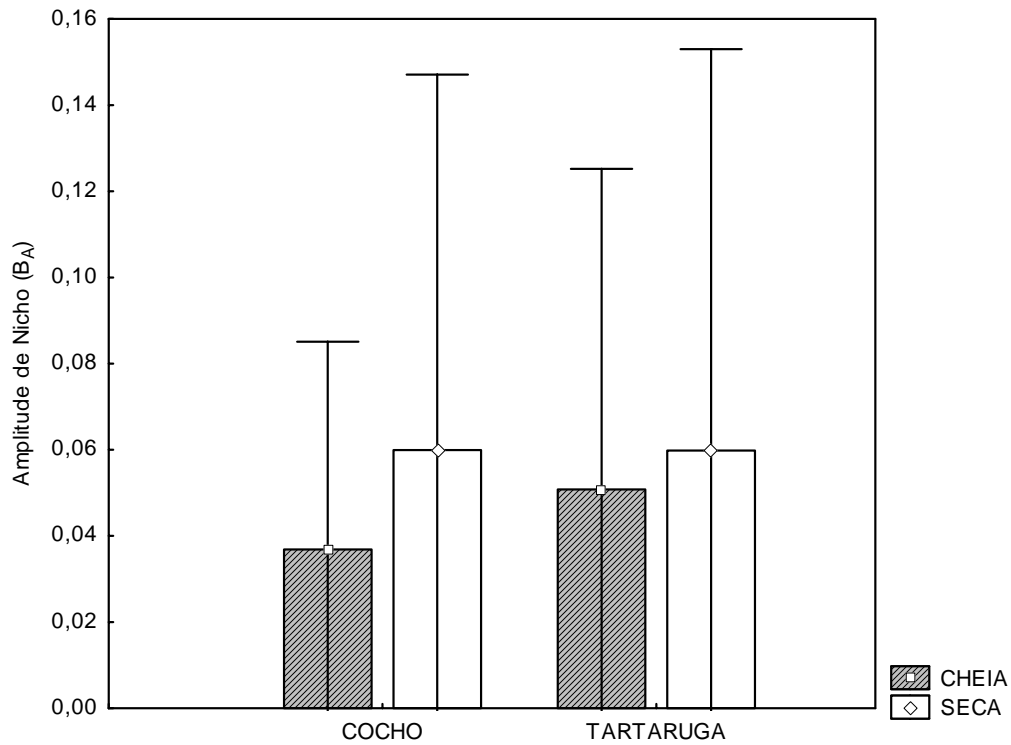


Figura 3 – Média (\pm desvio padrão) dos valores de amplitude de nicho trófico das espécies analisadas nos lagos do Cocho e Tartaruga, nos períodos de cheia e seca.

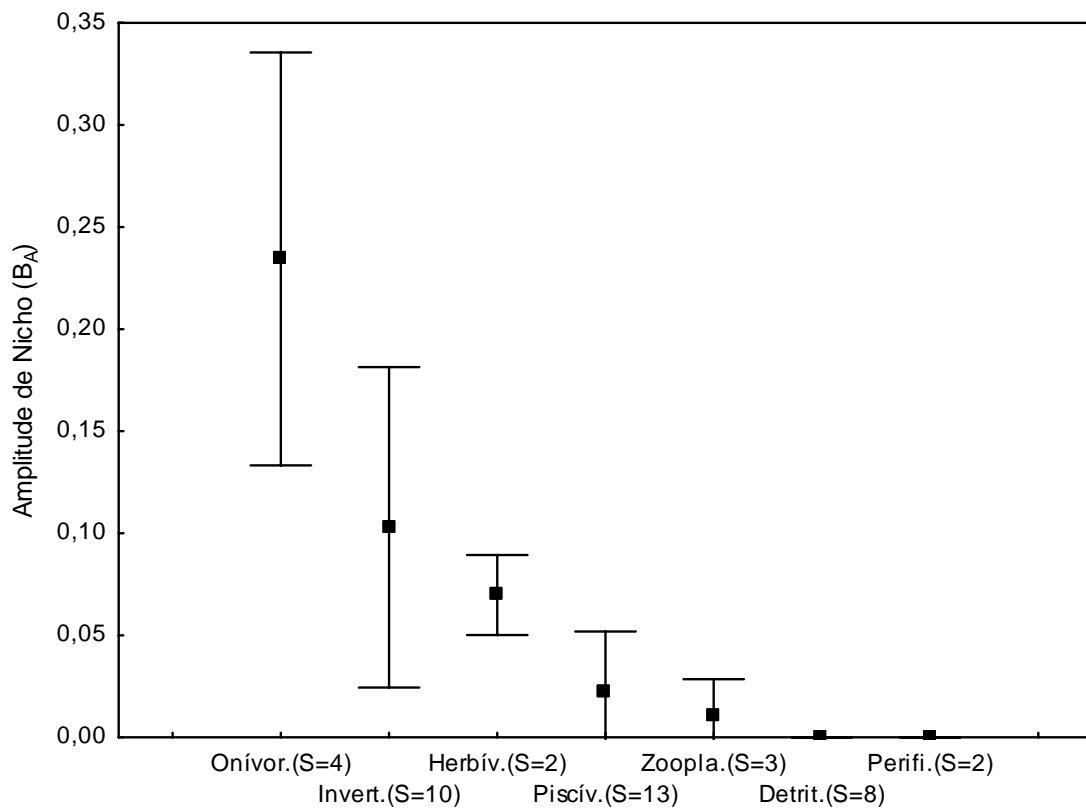


Figura 4 – Média (\pm desvio padrão) dos valores de amplitude de nicho para os grupos tróficos encontrados no lago do Cocho. S = número de espécies em cada grupo trófico.

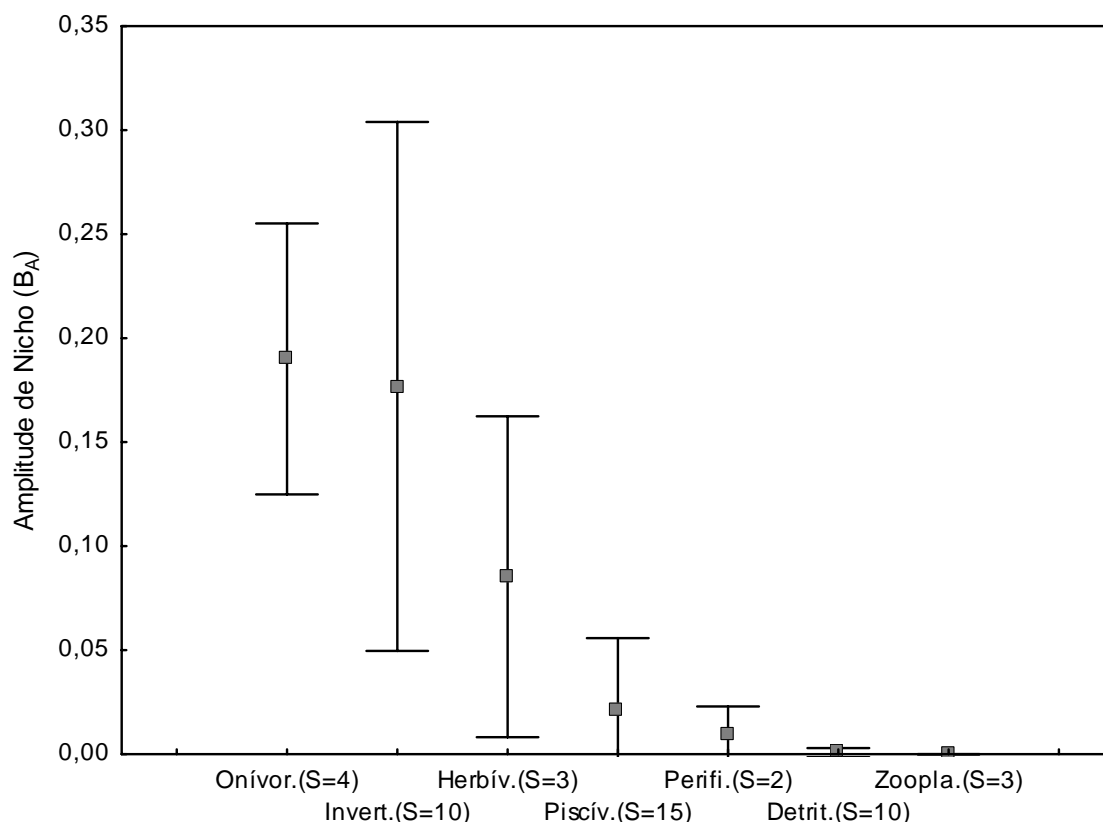


Figura 5 – Média (\pm desvio padrão) dos valores de amplitude de nicho para os grupos tróficos encontrados no lago Tartaruga. S = número de espécies em cada grupo trófico.

Varição espaço-temporal na estrutura trófica

As análises de estrutura trófica basearam-se em 55 espécies no lago do Cocho e 58 no lago Tartaruga, em um total de 59 espécies analisadas (Tabela III). De forma geral, detritívoros, piscívoros e invertívoros foram os grupos mais importantes em abundância tanto no lago do Cocho (Figura 6) quanto no lago Tartaruga (Figura 7). Os piscívoros ainda apresentaram o maior número de espécies em ambos os lagos (Figura 8). A composição taxonômica dos grupos tróficos foi similar entre os ambientes (Tabela III), mas os padrões de dominância das espécies em cada grupo trófico mostraram diferenças espaciais, com exceção de *Triportheus auritus*, *Serrasalmus eigenmanni* e *Anodus orinocensis*, respectivamente as espécies de herbívoros, onívoros e zooplactívoros mais importantes em abundância, em ambos os lagos.

Tabela III - Número de indivíduos (N) e biomassa (expressa em CPUE – g/m²/24h) das espécies analisadas e total por grupo trófico nos lagos do Cocho e Tartaruga. As maiores abundâncias em cada grupo estão indicadas em negrito.

Grupo trófico	Abreviação	Cocho		Tartaruga	
		N	Biomassa	N	Biomassa
Detritívoros					
<i>Biotodoma cupido</i>	Bcup	18	0,1	33	0,2
<i>Caenotropus labyrinthicus</i>	Clab	86	2,6	14	0,3
<i>Curimata acutirostris</i>	Cacu	37	1,1	15	0,7
<i>Curimata cyprinoides</i>	Ccyp	12	0,6	35	1,4
<i>Cyphocharax notatus</i>	Cnot	7	0,1	1	0,0
<i>Cyphocharax stilbolepis</i>	Cstil	-	-	29	0,5
<i>Hemiodus argenteus</i>	Harg	25	0,9	53	2,4
<i>Hemiodus unimaculatus</i>	Huni	12	0,5	44	2,1
<i>Prochilodus nigricans</i>	Pnig	26	6,1	7	0,9
<i>Psectrogaster amazonica</i>	Pama	236	16,7	748	36,0
<i>Semaprochilodus brama</i>	Sbra	112	70,8	38	11,4
Total		571	99,6	1017	55,9
Herbívoros					
<i>Metynnis sp.2</i>	Mety	7	0,2	6	0,2
<i>Myleus schomburgkii</i>	Msch	-	-	12	0,7
<i>Myleus torquatus</i>	Mtor	3	0,3	19	2,2
<i>Triportheus auritus</i>	Taur	20	1,9	39	2,5
Total		30	2,4	76	5,7
Invertívoros					
<i>Auchenipterichthys coracoideus</i>	Acor	83	1,2	67	0,8
<i>Auchenipterichthys longimanus</i>	Alon	32	1,1	6	0,2
<i>Auchenipterus nuchalis</i>	Anuc	61	2,4	159	4,0
<i>Brycon falcatus</i>	Bfal	1	0,0	14	1,5
<i>Bryconops alburnoides</i>	Balb	3	0,1	82	1,4
<i>Chalceus epakros</i>	Cepa	29	0,5	29	0,5
<i>Hassar wilderi</i>	Hwil	25	1,8	5	0,2
<i>Leporinus affinis</i>	Laff	24	2,4	20	1,6
<i>Osteoglossum bicirrhosum</i>	Obic	45	26,9	-	-
<i>Pimelodella sp.</i>	Pime	14	0,4	5	0,1
<i>Pristigaster cayana</i>	Pcay	2	0,1	22	0,4
<i>Tetragonopterus argenteus</i>	Targ	15	0,1	37	0,3
<i>Triportheus albus</i>	Talb	4	0,1	207	4,1
<i>Triportheus trifurcatus</i>	Ttri	98	3,6	130	4,7
Total		436	40,3	783	19,9
Onívoros					
<i>Geophagus surinamensis</i>	Gsur	18	0,7	56	4,3
<i>Leporinus friderici</i>	Lfri	15	1,4	12	1,0
<i>Pimelodus blochii</i>	Pblo	45	1,2	16	0,3
<i>Serrasalmus eigenmanni</i>	Seig	58	4,1	119	7,7
Total		136	7,4	203	13,3

Tabela III – Continuação.

Grupo trófico	Abreviação	Cocho		Tartaruga	
		N	Biomassa	N	Biomassa
Perifitófagos					
<i>Laemolyta fernandezi</i>	Lfer	83	2,9	90	3,4
<i>Leporinus</i> sp.	Lepo	4	0,1	10	0,2
<i>Schizodon vittatus</i>	Svit	31	6,5	13	2,6
Total		118	9,5	113	6,2
Piscívoros					
<i>Acestrorhynchus falcistrostris</i>	Afal	2	0,1	13	1,4
<i>Ageneiosus inermis</i>	Aine	36	14,1	71	16,2
<i>Ageneiosus ucayalensis</i>	Auca	1	0,1	46	2,4
<i>Agoniatas halecinus</i>	Ahal	5	0,4	178	8,8
<i>Boulengerella cuvieri</i>	Bcuv	63	7,1	89	18,2
<i>Cichla kelberi</i>	Ckel	18	4,6	4	1,1
<i>Cichla piquiti</i>	Cpiq	13	7,6	13	5,6
<i>Hoplias malabaricus</i>	Hmal	10	2,3	2	0,1
<i>Hydrolycus armatus</i>	Harm	12	5,3	13	3,7
<i>Hydrolycus tatauaia</i>	Htat	13	1,7	110	17,5
<i>Lycengraulis batesii</i>	Lbat	2	0,3	61	2,9
<i>Pellona castelnaeana</i>	Pcas	2	1,8	31	16,3
<i>Plagioscion squamosissimus</i>	Psqu	23	15,8	38	10,8
<i>Pygocentrus nattereri</i>	Pnat	123	20,8	178	18,1
<i>Rhaphiodon vulpinus</i>	Rvul	29	5,7	104	20,2
<i>Serrasalmus geryi</i>	Sger	-	-	23	1,9
<i>Serrasalmus gibbus</i>	Sgib	-	-	18	0,6
<i>Serrasalmus rhombeus</i>	Srho	32	2,9	72	4,3
<i>Serrasalmus spilopleura</i>	Sspi	17	1,0	5	0,4
Total		401	91,5	1069	150,5
Zooplancívoros					
<i>Anodus orinocensis</i>	Aori	69	14,3	241	39,7
<i>Metynnis argenteus</i>	Marg	21	0,8	4	0,1
<i>Metynnis hypsauchen</i>	Mhyp	28	1,0	19	0,5
<i>Poptella longipinnis</i>	Plon	7	0,0	19	0,1
Total		125	16,1	283	40,4
Abundância geral		1817	266,8	3544	291,9

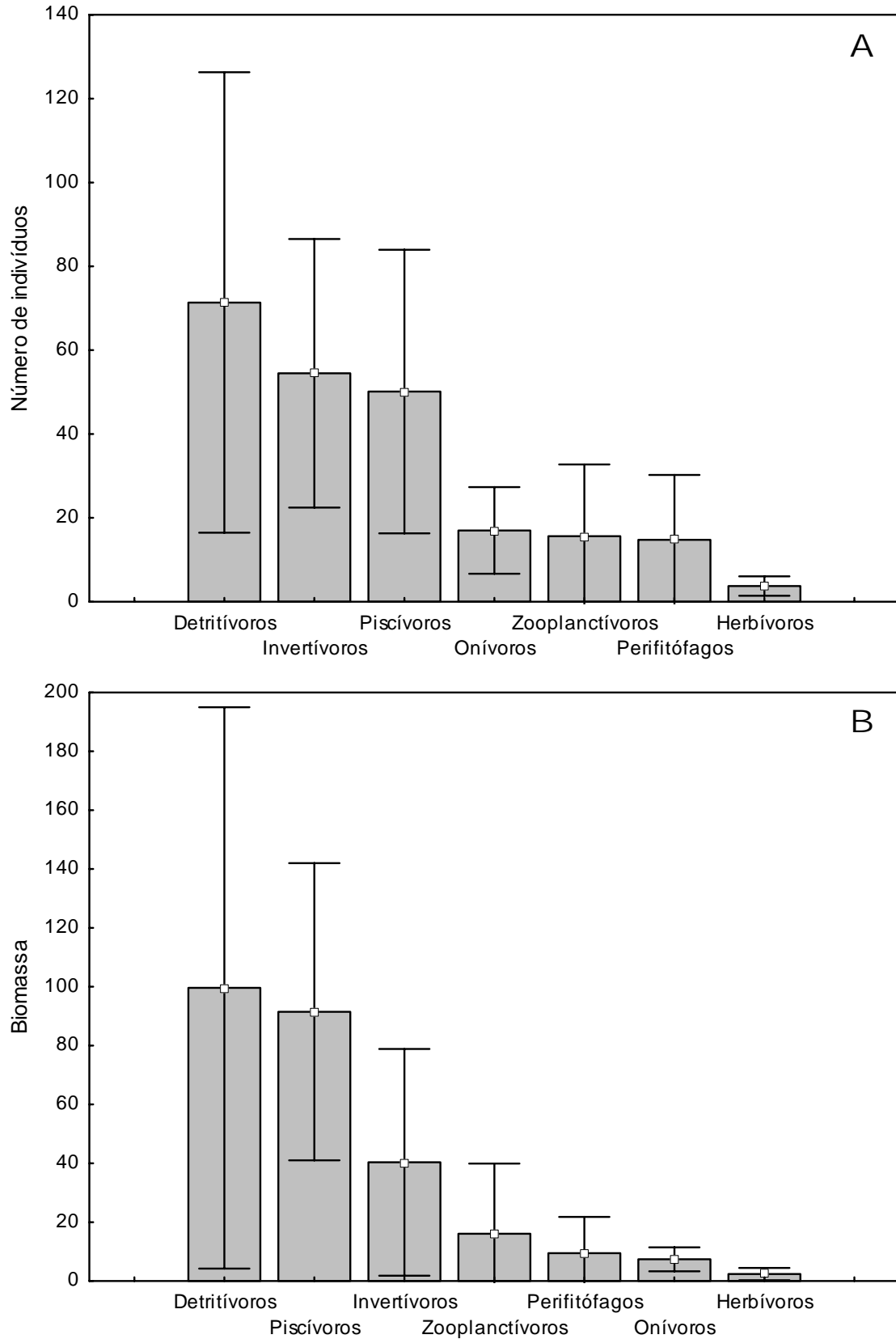


Figura 6 – Média (\pm desvio padrão) da abundância numérica (A) e em biomassa (B) dos grupos tróficos encontrados no lago do Cocho. A biomassa está expressa em unidades de CPUE ($\text{g}/\text{m}^2/24 \text{ h}$).

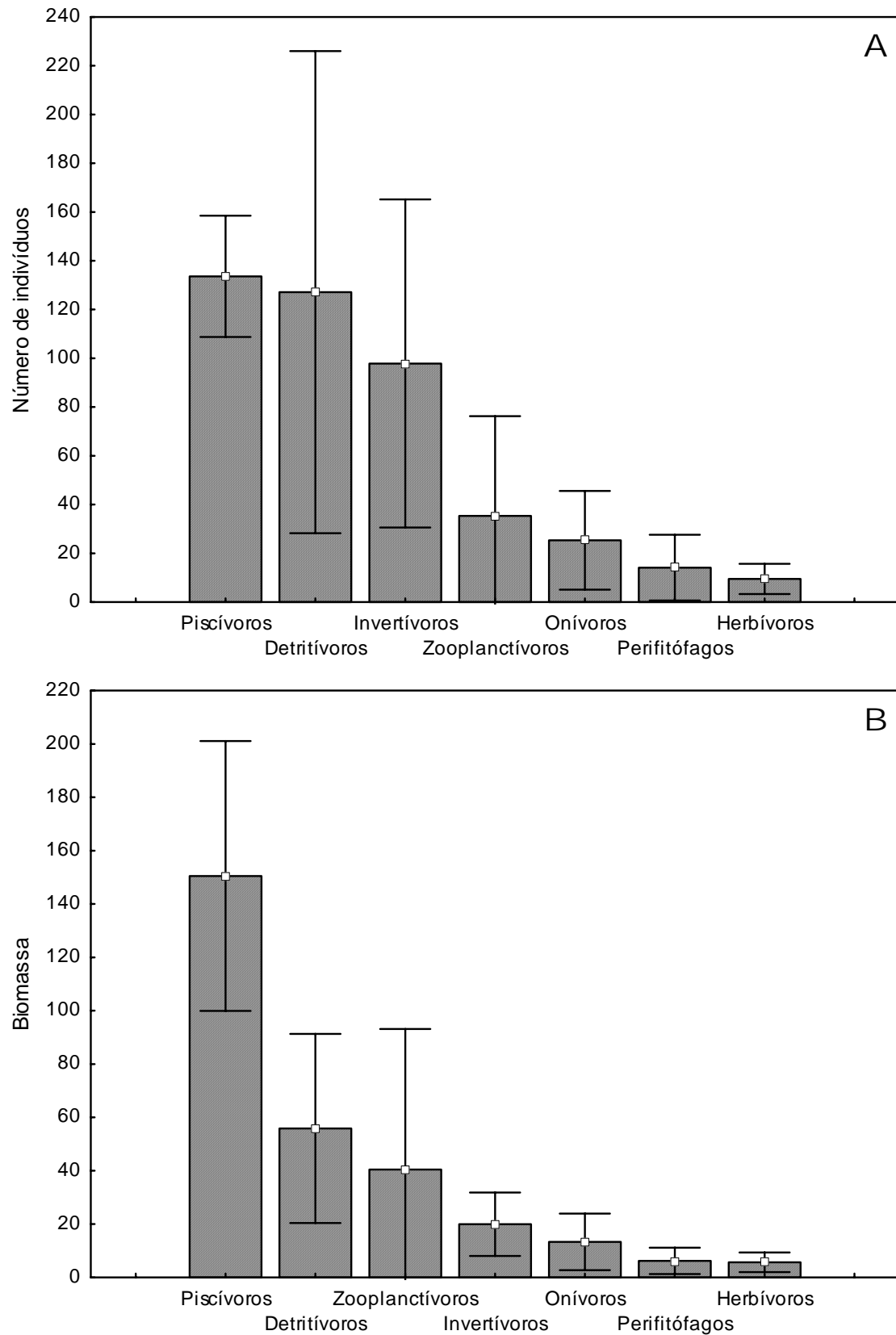


Figura 7 – Média (\pm desvio padrão) da abundância numérica (A) e em biomassa (B) dos grupos tróficos encontrados no lago Tartaruga. A biomassa está expressa em unidades de CPUE ($\text{g}/\text{m}^2/24 \text{ h}$).

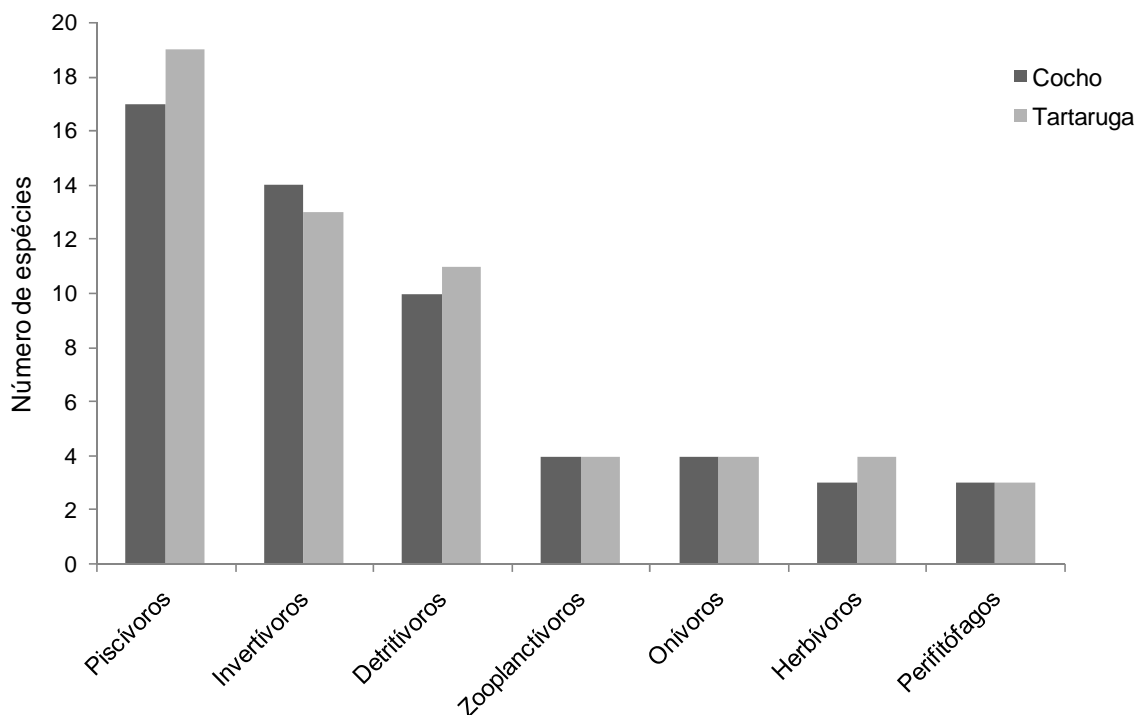


Figura 8 – Número total de espécies coletadas em cada grupo trófico nos lagos do Cocho e Tartaruga.

Na análise geral, os lagos não mostraram diferenças espaciais significativas em relação à proporção dos grupos tróficos em número de indivíduos ($F_{1,14}=1,29$, $P=0,36$) ou biomassa ($F_{1,14}=0,97$, $P=0,51$). No entanto, a MANOVA baseada nos períodos sazonais mostrou que a estrutura trófica da ictiofauna foi significativamente distinta entre lagos tanto em relação à abundância numérica ($F_{3,12}=3,48$, $P=0,004$; Figura 9) quanto à biomassa ($F_{3,12}=5,77$, $P=0,0001$; Figura 10). Testes *post-hoc* indicaram que as proporções dos grupos tróficos no lago do Cocho durante o período de isolamento (seca) diferem significativamente daquelas apresentadas pelo lago Tartaruga (Tabela IV) em ambos os períodos sazonais em biomassa, e durante a cheia em número de indivíduos. Ainda, o lago do Cocho apresentou diferenças significativas em relação às proporções de biomassa dos grupos tróficos entre seu período de conexão (cheia) e isolamento. No entanto, durante o período de cheia as proporções dos grupos tróficos não são significativamente distintas entre os lagos, tanto em relação à abundância numérica quanto em biomassa.

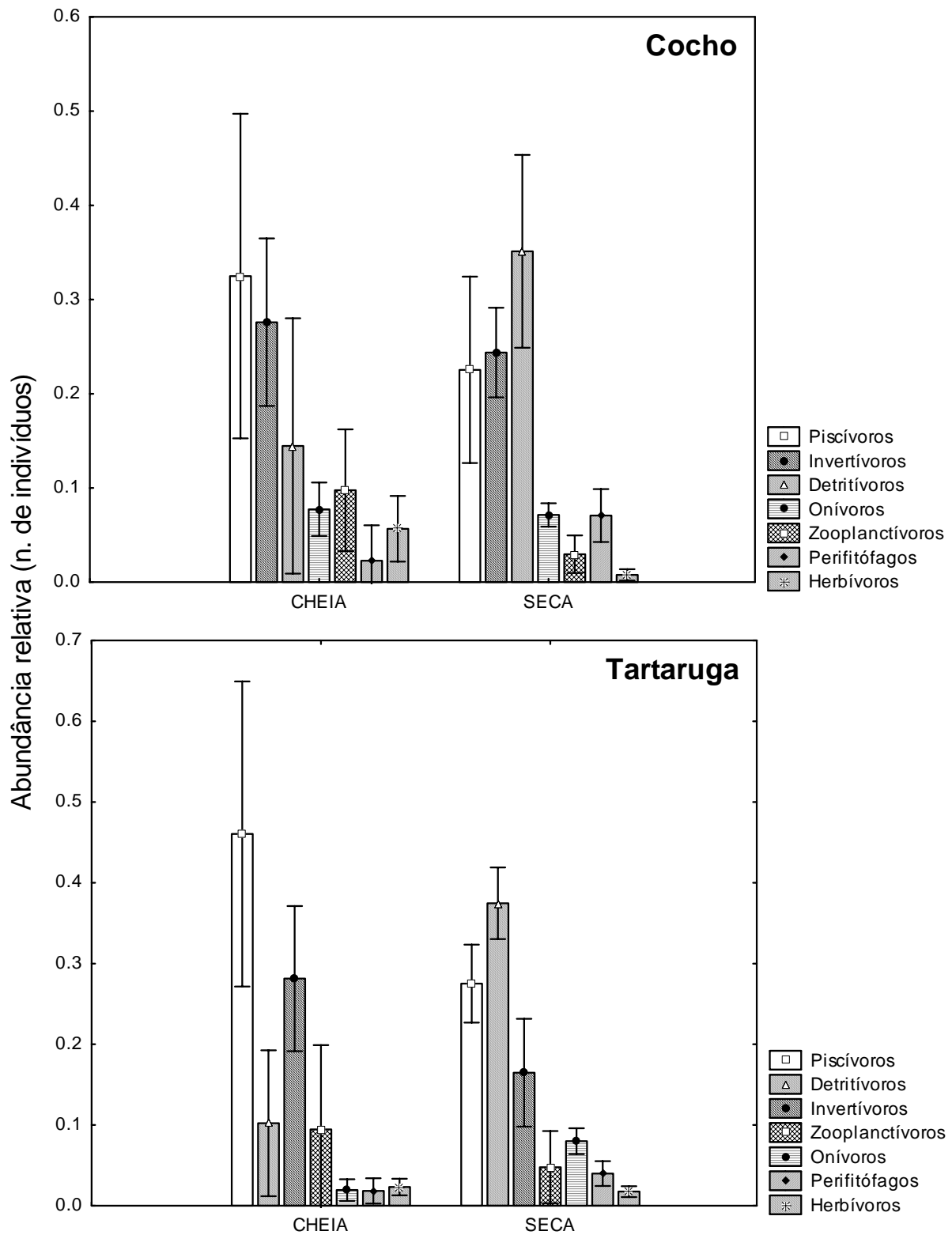


Figura 9 – Variação sazonal nas proporções de abundância (em número de indivíduos) dos grupos tróficos no lago do Cocho e Tartaruga. As barras de erro representam o desvio padrão $\pm 0,95$.

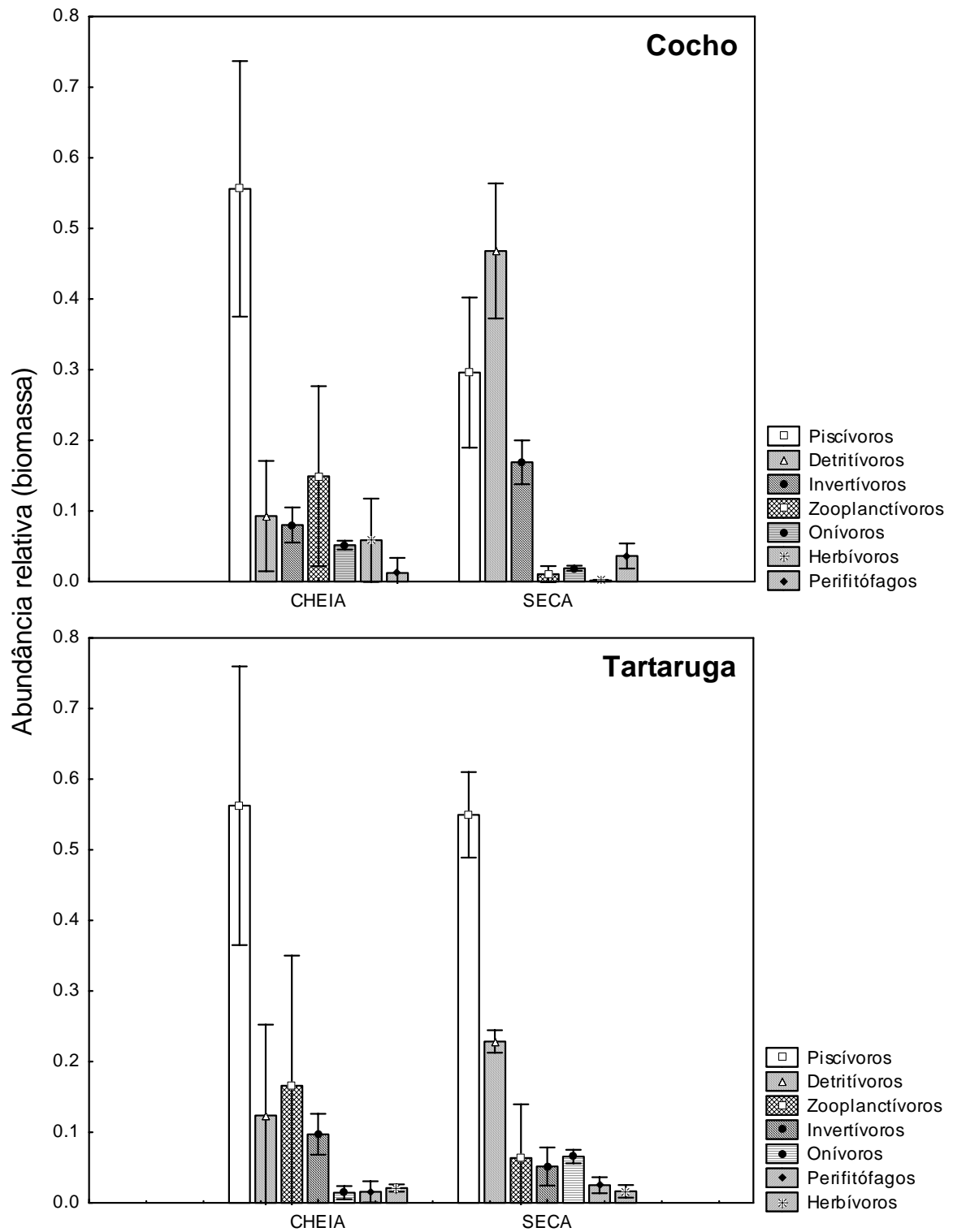


Figura 10 – Variação sazonal nas proporções de abundância (em biomassa) dos grupos tróficos no lago do Cocho e Tartaruga. As barras de erro representam o desvio padrão $\pm 0,95$.

Piscívoros foi o único grupo trófico que mostrou variação espacial significativa, com maior abundância em biomassa ($150,5 \pm 53,3$; Mann-Whitney, $P = 0,04$) e número de indivíduos ($134 \pm 26,2$; Mann-Whitney, $P = 0,003$) no lago Tartaruga em relação ao lago do Cocho ($Média_{biomassa}$: $91,5 \pm 53,1$; $Média_N$: 50 ± 71). O número de espécies de piscívoros também foi significativamente maior no lago Tartaruga (teste t , $P = 0,0008$), em todos os períodos de coleta. Também foram observadas variações sazonais e espaciais nos padrões de composição e abundância das principais ordens de piscívoros nos lagos amostrados (Tabela V).

Tabela IV – Valores de significância (p) do teste *post-hoc* de Tukey para as comparações das proporções dos grupos tróficos entre lagos nos diferentes períodos sazonais. A diagonal superior indica a significância com base nas proporções em número de indivíduos e a diagonal inferior (itálico) em biomassa. Diferenças significativas ($p < 0,05$) estão indicadas em negrito. CO – lago do Cocho; TA – lago Tartaruga.

	CO-Cheia	CO-Seca	TA-Cheia	TA-Seca
CO-Cheia	-	0,066	0,937	0,038
CO-Seca	0,001	-	0,024	0,988
TA-Cheia	<i>0,966</i>	0,001	-	0,014
TA-Seca	<i>0,228</i>	0,017	0,428	-

Tabela V – Variações sazonais na abundância das ordens de piscívoros nos lagos Tartaruga e Cocho, em proporções de indivíduos (N) e biomassa (B). Os valores médios de transparência (T - em centímetros) em cada lago são indicados por período sazonal.

	Tartaruga				Cocho			
	Seca (T= 132,5)		Cheia (T=102,2)		Seca (T=50,5)		Cheia (T= 109,5)	
	%N	%B	%N	%B	%N	%B	%N	%B
Characiformes	82,5	68,1	65,9	54,9	75,5	54,0	77,9	48,0
Siluriformes	3,0	4,2	21,3	26,7	7,5	7,6	12,5	28,2
Clupeiformes	6,1	11,1	11,9	15,7	0,8	0,4	1,5	5,2
Perciformes	8,4	16,7	0,9	2,7	16,2	38,0	8,1	18,6

Discussão

Classificação Trófica e Amplitude de Nicho Alimentar

A generalização e/ou oportunismo alimentar é uma característica comum a várias espécies de peixes de água doce tropicais (Lowe-McConnell, 1987; Matthews, 1998; Wootton, 1999; Abelha *et al.*, 2001), principalmente em ambientes com acentuada variação sazonal, como aqueles associados à planícies de inundação (Goulding *et al.*, 1988; Winemiller *et al.*, 2008). A especialização trófica também ocorre nestes ambientes, resultante de adaptações morfológicas relacionadas à tomada e digestão do alimento (Winemiller, 1991) ou à maior estabilidade na oferta dos recursos alimentares (Lowe-McConnell, 1987). Entretanto, face à característica dinâmica e complexa das cadeias alimentares (Winemiller & Polis, 1996; Winemiller, 1996b; Zeug & Winemiller, 2008a) cabe ressaltar que a classificação de espécies em determinado grupo trófico depende de vários fatores, dentre eles, o estágio ontogenético (Winemiller, 1989; Lima-Junior & Goiten, 2003; Novakowski *et al.*, 2004; Oliveira *et al.*, 2004) e o período e local de coletas (Goulding *et al.*, 1988; Winemiller, 1990; Deus & Petrere-Jr, 2003; Abelha *et al.*, 2001). Como somente indivíduos adultos (Média_{CP} = 16 cm ±7,4) foram considerados neste estudo, e como as coletas abrangeram períodos sazonais distintos ao longo de dois ciclos anuais, assume-se que os dados indiquem adequadamente o hábito alimentar das espécies.

De uma forma geral, as espécies dos lagos do Cocho e Tartaruga mostraram um alto grau de especialização alimentar, evidenciado pelos altos valores do IA para o recurso preferencial da dieta, pelo baixo número de espécies onívoras e especialmente pelos baixos valores de amplitude de nicho obtidos. Resultados semelhantes foram encontrados em um lago de várzea na Amazônia Central por Mérona & Rankin-de-Mérona (2004), em ambientes fluviais e lênticos na bacia do rio Cuiabá, no Pantanal matogrossense (Correa, 2008; Novakowski *et al.*, 2008), e na região do baixo Tocantins, à jusante do reservatório de Tucuruí (Mérona *et al.*, 2001). Embora o agrupamento de diversos itens alimentares em um número menor de categorias tenda a diminuir os valores de amplitude de nicho das espécies mais generalistas, ainda é possível caracterizar o grau de especialização da ictiofauna, uma vez que a categorização baseia-se principalmente no papel funcional das presas, além de fornecer informações sobre a origem e o modo de captura do alimento, devido à relação entre a dieta e as adaptações morfológicas e comportamentais das espécies (Winemiller, 1991; Pouilly *et al.*, 2003).

Nos lagos do Cocho e Tartaruga, os detritívoros, zooplancívoros e piscívoros constituíram os grupos mais especializados, com menores valores de amplitude de nicho e maior similaridade alimentar entre as espécies do mesmo grupo trófico, como mostrado nas análises de agrupamento. Para estes grupos tróficos, os nichos estreitos refletem principalmente as especializações morfológicas e/ou fisiológicas das espécies, as quais determinam o uso de poucos recursos alimentares (Pouilly *et al.*, 2003; Mérona & Rankin-de-Mérona, 2004). Os detritívoros, principalmente aqueles pertencentes às famílias Curimatidae e Prochilodontidae, mais abundantes nos lagos estudados, são morfológicamente especializados para o consumo de material orgânico associado ao substrato (Bowen, 1983; Sazima & Caramaschi, 1989; Fugi *et al.*, 2001), e apresentam baixos valores de amplitude de nicho independentemente do local de coleta (Pouilly *et al.*, 2004; Pouilly *et al.*, 2006). Os zooplancívoros também apresentam adaptações morfológicas (*e.g.* grande número e tamanho dos rastros branquiais) que determinam sua dieta exclusivamente filtradora (Pouilly *et al.*, 2003), e resultam em nichos tróficos estreitos.

O grau de especialização dos piscívoros parece estar relacionado com a forma de tomada de alimento: os “engolidores” (*sensu* Arrington *et al.*, 2002), ou seja, espécies que consomem a presa como um todo (*e.g.* *Cichla* spp., *Boulengerella cuvieri*, *Pellona castelnaenana*) consumiram exclusivamente peixes inteiros, enquanto que os “mordedores” (espécies que arrancam partes de suas presas, como as piranhas *Serrasalmus* spp.) alimentaram-se de escamas, grandes volumes de pedaços de peixes e outros itens, como material vegetal. Isto indica um maior oportunismo alimentar para este último grupo de piscívoros. Ainda, é provável que *Serrasalmus spilopleura*, *S. rhombeus* e *S. gibbus* e *Pygocentrus nattereri* tenham mostrado consumo superestimado de peixes, devido à predação intensa sobre os indivíduos capturados nas redes (Agostinho & Marques, 2001). O piscívoro “engolidor” *Raphiodon vulpinus* ingeriu quantidades significativas de invertebrados aquáticos (camarões) no lago do Cocho, a despeito de sua estratégia de captura da presa. A utilização de camarões e outros invertebrados por *R. vulpinus* e outros piscívoros mais especializados tem sido relatada em ambientes associados à planície de inundação na bacia do rio Paraná (Luz-Agostinho *et al.*, 2008) e na bacia amazônica (Mérona & Rankin-de-Mérona, 2004), sendo associada a maior disponibilidade sazonal deste recurso nestes locais.

Onívoros e invertívoros apresentam menor especialização morfológica em relação à dieta (Pouilly *et al.*, 2003) e conseqüentemente podem utilizar maior variedade

de recursos alimentares. De fato, estes grupos mostraram os maiores valores médios de amplitude de nicho nos lagos amostrados, porém estes valores ainda são considerados baixos ($Ba < 0,45$) na escala padronizada de amplitude (Hulbert, 1978). Neste caso, é provável que as preferências alimentares das espécies ou a maior disponibilidade de determinado item alimentar estejam limitando a utilização de outros recursos potenciais. Entre os invertívoros, por exemplo, a utilização de outros recursos como material vegetal ou peixes foi rara, e a maioria das espécies consumiu preferencialmente insetos terrestres ou aquáticos. Isto indica que mesmo com maior flexibilidade na dieta estas espécies buscam os recursos mais abundantes ou preferenciais dentro do hábitat.

Dadas as acentuadas variações sazonais e as diferenças espaciais entre os habitats amostrados, seria esperado que as espécies, principalmente aquelas menos especializadas morfológicamente, apresentassem variações na utilização dos recursos alimentares (Marçal-Simabuku & Peret, 2002; Jepsen & Winemiller, 2002) e por extensão, nos valores de amplitude de nicho (Mérona & Rankin-de-Mérona, 2004; Robertson *et al.*, 2007). No entanto, os valores de amplitude de nicho não foram significativamente distintos entre períodos sazonais ou entre lagos, e somente três espécies obtiveram classificações tróficas distintas no lago Tartaruga e no lago do Cocho. Estes resultados indicam que a oferta de recursos alimentares nestes lagos de planície de inundação é estável o suficiente para favorecer os nichos estreitos e mais especializados mesmo para grupos com tendências generalistas, como invertívoros e onívoros.

Variação espaço-temporal na estrutura trófica

Na análise geral, a estrutura trófica da ictiofauna em ambos os lagos foi dominada por detritívoros, piscívoros e invertívoros, que apresentaram as maiores proporções de abundância (numérica e em biomassa) e riqueza de espécies. Padrões semelhantes de dominância destes grupos, com algumas variações, foram observados em lagos de planície de inundação associados ao rio Mamoré (Pouilly *et al.*, 2004) e ao rio Amazonas (Mérona & Rankin-de-Mérona, 2004), em diversos biótopos da planície de inundação do rio Paraná (Peretti & Andrian, 2004; Hahn *et al.*, 2004) e em um trecho do rio das Mortes localizado entre os lagos Tartaruga e Cocho (Silva, 2007).

A dominância destes grupos é um indicativo da maior oferta de recursos como detrito orgânico, peixes e invertebrados (principalmente insetos), uma vez que a dieta das espécies reflete a disponibilidade e acessibilidade dos recursos alimentares

(Winemiller & Kelso-Winemiller, 1996; Wootton, 1999). De fato, o detrito orgânico é um recurso abundante em ambientes lênticos, principalmente aqueles associados a planícies de inundação (Goulding *et al.*, 1988) e assim sustenta uma grande diversidade de consumidores, desde macroinvertebrados até peixes detritívoros de grande porte, como os Prochilodontidae (Winemiller *et al.*, 2006). Insetos aquáticos e terrestres também podem sustentar biomassas elevadas de peixes (Lowe-McConnell, 1987; Mérona & Rankin-de-Mérona, 2004) de variados tamanhos e composição taxonômica. A alta abundância de detritívoros e invertívoros atrai uma abundância igualmente elevada de peixes piscívoros, como observado nos lagos Tartaruga e Cocho. Como apontado por Winemiller (2004), as vias dominantes de transferência de energia nos sistemas rio-planície de inundação tropicais são aquelas de detrito para detritívoros (principalmente) e invertívoros, e destes para piscívoros. Embora a alta proporção de estômagos vazios e a rápida digestibilidade característica dos piscívoros (Arrington *et al.*, 2002; Neves dos Santos *et al.*, 2007) tenham impedido a identificação da maioria de suas espécies-presas, foi possível observar um alto consumo de espécies detritívoras de pequeno porte, pertencentes principalmente à família Curimatidae, o que corrobora a importância dos detritívoros como presas (Barthem & Goulding, 1997; Winemiller & Jepsen, 2004; Layman *et al.*, 2005b). Pequenos Characidae (*e.g.* Tetragonopterinae) também representaram uma importante fração da dieta dos piscívoros, mesmo para espécies de maior tamanho como *Pellona castelnaena*. Esses peixes de pequeno porte (<50 mm) não foram amostrados neste estudo, mas foram observados em grande abundância nas áreas marginais rasas em ambos os lagos.

De um modo geral, os grupos tróficos dominantes apresentaram composição taxonômica similar entre lagos, porém com variações na abundância das espécies individuais. A composição da ictiofauna em uma escala de bacia ou sub-bacia é definida principalmente por seu *pool* regional de espécies (Hoeinghaus *et al.*, 2007; Rahel, 2007), e assim os diferentes biótopos associados a uma determinada planície de inundação tendem a compartilhar a maioria das espécies (Agostinho *et al.*, 2004c; Pouilly *et al.*, 2004), sendo as exceções determinadas por afinidades de habitats específicas (Winemiller *et al.*, 2000; Petry *et al.*, 2003; Suárez *et al.*, 2004; Zeug *et al.*, 2005; Zeug & Winemiller 2008a). A conectividade hídrica promovida pelos pulsos de inundação sazonais tem um papel fundamental neste compartilhamento, já que possibilita os movimentos migratórios e, conseqüentemente, a distribuição e recrutamento das espécies pelos diferentes habitats nos sistemas rio-planície de

inundação. Neste sentido, a alta similaridade em relação à composição taxonômica dos grupos tróficos observada entre os lagos do Cocho e Tartaruga no período anual era esperada, uma vez que os lagos apresentam conexão regular com a calha principal do rio, ainda que sob diferentes condições (permanente ou sazonal). Entretanto, as características particulares de cada lago determinaram variações na abundância das espécies que compõem os grupos tróficos, que se acentuam nos períodos de seca, quando o grau de conectividade entre os lagos é distinto.

Embora a estrutura trófica da ictiofauna não tenha mostrado variação espacial significativa em relação às proporções dos grupos tróficos na análise geral, as análises baseadas nos períodos sazonais apontaram diferenças entre os lagos. Durante o período de seca, as proporções em biomassa dos grupos tróficos no lago do Cocho foram significativamente distintas daquelas observadas no lago Tartaruga, em ambos os períodos sazonais. Neste período, o lago do Cocho esteve dominado por detritívoros, enquanto que os piscívoros dominaram no lago Tartaruga. Por outro lado, durante a cheia as proporções dos grupos tróficos no lago do Cocho não diferiram significativamente do lago Tartaruga, tanto em relação à biomassa quanto ao número de indivíduos. Neste período de maior conectividade, três eventos aumentaram a similaridade na estrutura trófica entre os lagos: i) A proporção em biomassa de piscívoros aumentou no lago do Cocho devido a entrada de espécies migratórias (*e.g. Ageneiosus inermis*), atingindo valores próximos aos observados no lago Tartaruga. ii) as proporções de detritívoros diminuíram em ambos os lagos, possivelmente devido à migração para o rio das espécies mais abundantes, como *Psectrogaster amazonica* e *Semaprochilodus brama*; iii) A proporção de zooplactívoros aumentou em ambos os lagos, determinada pela entrada de grandes cardumes da espécie migratória *Anodus orinocensis*, que adentra os lagos no período inicial de cheia.

É sabido que o aumento da conectividade promove um efeito de homogeneização das características físicas e químicas entre os biótopos da planície de inundação durante a cheia (Thomaz *et al.*, 2007), com o consequente aumento da similaridade entre os habitats (Junk & Wantzen, 2004). Os resultados deste trabalho sugerem que esta homogeneização das características ambientais, associada ao livre acesso das espécies entre os habitats fluvial e lacustres na cheia, contribui para uma maior similaridade da estrutura trófica da ictiofauna dos lagos de planície de inundação, possivelmente por favorecer os movimentos migratórios (Rodríguez & Lewis, 1997).

Entre os grupos tróficos, apenas piscívoros mostrou variação significativa entre lagos, com maior abundância e riqueza de espécies no lago permanentemente conectado. Segundo Araújo-Lima *et al.* (1995), os piscívoros tendem a predominar nos rios enquanto que os detritívoros são abundantes em ambientes lênticos associados à planície de inundação. Ainda que o lago Tartaruga apresente a característica lêntica, sua conexão permanente com a calha principal do rio, bem como suas características morfológicas (*e.g.* maior profundidade) e limnológicas (alta transparência) o tornam semelhante a um canal do rio das Mortes, e assim favorecem uma maior abundância de piscívoros. De qualquer forma, altas proporções de piscívoros são esperadas em ambientes (lóticos e lênticos) associados às planícies de inundação, devido à abundância de pequenas presas (Agostinho *et al.*, 2004b; Hahn *et al.*, 2004), o que também explica a proporção relativamente elevada deste grupo no lago do Cocho.

As condições de transparência da água também influenciam os padrões de composição dos piscívoros, como proposto por Rodriguez & Lewis (1997) no modelo Piscivoria-Transparência-Morfometria (PTM). O modelo prevê alterações na composição taxonômica dos piscívoros de acordo com as condições de transparência da água, que afetam as condições de visibilidade e conseqüentemente, selecionam espécies com estratégias distintas de predação (visuais ou quimiotáteis). Nos lagos do Cocho e Tartaruga, Characiformes apresentaram a maior abundância e riqueza de espécies, sendo o *taxon* dominante entre os piscívoros. Os Characiformes são predominantemente visuais e diurnos, porém capazes de tolerar variações na transparência da água por meio de adaptações que possibilitam o melhor aproveitamento da luminosidade (Rodriguez & Lewis, 1997; Pouilly & Rodríguez, 2004), o que explica sua elevada abundância e estabilidade entre períodos sazonais em ambos os lagos. Os Siluriformes, por outro lado, parecem ser menos tolerantes às condições de alta transparência, uma vez que sua abundância diminuiu consideravelmente no período de seca no lago Tartaruga, quando as águas estão mais transparentes. Esse mesmo padrão de diminuição de Siluriformes em períodos de maior transparência foi observado por Tejerina-Garro *et al.* (1998) em lagos associados à planície de inundação do rio Araguaia. Os piscívoros Clupeiformes (*Pellona castelnaena* e *Lycengraulis batesii*) apresentaram maior abundância apenas no lago Tartaruga (mais transparente), no entanto não foram observadas variações sazonais relacionadas à transparência. Os Clupeiformes também apresentam adaptações que os permitem tolerar menores variações na transparência da água (Tejerina-Garro *et al.*,

1998), de forma que outros fatores devem controlar suas variações entre períodos de seca e cheia no lago Tartaruga.

A despeito da maior abundância de piscívoros no lago Tartaruga em relação ao lago do Cocho, a estrutura trófica da ictiofauna apresentou os mesmos padrões gerais de composição e abundância em ambos os lagos. Ainda que sejam observadas variações sazonais nas proporções dos grupos tróficos, a ampla conexão que ocorre nos períodos de cheia tende a homogeneizar a estrutura trófica entre os lagos, possivelmente por permitir a entrada e saída de espécies, via migração, e a reposição de indivíduos, pelo recrutamento. Assim, os resultados deste trabalho indicam que a conectividade regular com a calha do rio principal é um importante fator de regulação da estrutura trófica da ictiofauna em lagos de planície de inundação ao longo do ciclo hidrológico.

Literatura Citada

Abelha, M. C. F., A. A. Agostinho & E. Goulart. 2001. Plasticidade trófica em peixes de água doce. *Acta Scientiarum*, 23(2): 425-434.

Agostinho A. A., S. M. Thomaz & L. C. Gomes. 2004a. Threats for biodiversity in the floodplain of the Upper Paraná River: effects of hydrological regulation by dams. *International Journal of Ecohydrology & Hydrobiology*, 4(3): 267-280.

Agostinho, A. A., L. C. Gomes, S. M. Thomaz & N. S. Hahn, 2004b. The upper Paraná River and its floodplain: main characteristics, perspectives for management and conservation. Pp. 381–393. In: Thomaz, S. M., A. A. Agostinho & N. S. Hahn (Eds.). *The Upper Paraná River and its Floodplain: Physical Aspects, Ecology and Conservation*. Leiden, Backhuys Publishers, 393p.

Agostinho, A. A., S. M. Thomaz, C. V. Minte-Vera & K. O. Winemiller. 2000. Biodiversity in the high Paraná River floodplain. Pp. 89–118. In: Gopal, B., W. J. Junk & J. A. Davis (Eds.). *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation*. Leiden, Backhuys Publishers, 353p.

Agostinho, A. A., L. M. Bini, L. C. Gomes, H. F. Júlio-Jr, C. S. Pavanelli & C. S. Agostinho. 2004c. Fish assemblages. Pp. 223-246. In: S. M. Thomaz, A. A. Agostinho & N. S. Hahn (Eds.). *The upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. Leiden, Backhuys Publishers, 393p.

- Agostinho, C. S. & E. E. Marques. 2001. Selection of netted prey by piranhas, *Serrasalmus spilopleura* and *S. marginatus* (Pisces, Serrasalminidae). *Acta Scientiarum*, 23(2): 461-464.
- Amoros, C. & G. Bornette. 2002. Connectivity and biocomplexity in waterbodies of riverine floodplains. *Freshwater Biology*, 47(4): 761–776.
- Angelini, R. & A. A. Agostinho. 2005. Food web model of the Upper Paraná River Floodplain: description and aggregation effects. *Ecological Modelling*, 181(2/3):109–121.
- Araújo-Lima, C. A. R. M., A. A. Agostinho & N. N. Fabr . 1995. Trophic aspects of fish communities in Brazilian rivers and reservoirs. Pp. 105-136. In: Tundisi, J. G., C. E. M. Bicudo & T. Matsumura-Tundisi (Eds.). *Limnology in Brazil*. Rio de Janeiro, ABC/SBL, 376p.
- Arrington, D. A., K. O. Winemiller & C. A. Layman. 2005. Community assembly at the patch scale in a species rich tropical river. *Oecologia*, 144(1): 157–167.
- Arrington, D. A., K. O. Winemiller, W. F. Loftus & S. Akin. 2002. How often do fishes “run on empty”? *Ecology*, 83(8): 2145–2151.
- Barthem, R. B. & M. Goulding. 1997. Os bagres balizadores: ecologia, migra o e conserva o de peixes amaz nicos. Tef , Sociedade Civil Mamirau , 140p.
- Bowen, S. H. 1983. Detritivory in Neotropical fish communities. *Environmental Biology of Fishes*, 9(2): 137-144.
- Carvalho, P., L. M. Bini, S. M. Thomaz, L. G. Oliveira, B. Robertson, W. L. G. Tavechio & A. J. Darwisch. 2001. Comparative limnology of South American floodplain lakes and lagoons. *Acta Scientiarum*, 23(2): 265–273.
- Correa, C. E. 2008. Ecologia tr fica da ictiofauna na regi o superior do Pantanal de Mato Grosso, Brasil. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Maring , Maring . 75p.
- Deus, C. P. & M. Petrere-Junior. 2003. Seasonal diet shifts of seven fish species in an Atlantic rainforest stream in Southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 63(4): 579-588.
- Fugi, R., A. A. Agostinho & N. S. Hahn. 2001. Trophic morphology of five benthic-feeding fish species of a tropical floodplain. *Brazilian Journal of Biology*, 61(1): 27-33.

- Gaspar da Luz, K. D., F. Abujanra, A. A. Agostinho & L. C. Gomes. 2001. Caracterização trófica da ictiofauna de três lagoas da planície aluvial do alto rio Paraná, Brasil. *Acta Scientiarum*, 23(2): 401-407.
- Goulding, M., M. L. Carvalho & E. G. Ferreira. 1988. rio Negro, rich life in poor water. Netherlands, SPB Academic Publishing, 200p.
- Hahn, N. S., R. Fugi & I. F. Andrian. 2004. Trophic ecology of the fish assemblages. Pp. 247–259. In: Thomaz S. M., A. A. Agostinho & N. S. Hahn (Eds.). *The Upper Paraná River and its Floodplain: Physical Aspects, Ecology and Conservation*. Backhuys Publishers, Leiden, 393p.
- Hellawell, L. M. & R. A. Abel. 1971. A rapid volumetric method for the analysis of the food of fishes. *Journal of Fish Biology*, 3(1): 29-37.
- Hoeinghaus, D. J., K. O. Winemiller & J. S. Birnbaum. 2007. Local and regional determinants of stream fish assemblage structure: inferences based on taxonomic vs. functional groups. *Journal of Biogeography*, 34(2): 324–338.
- Hurlbert, S. H. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology*, 59(1): 67–77.
- Hyslop, E. J. 1980. Stomach contents analysis, a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 17(4): 411-429.
- Jepsen, D. B. & K. O. Winemiller. 2002. Structure of tropical river food webs revealed by stable isotope ratios. *Oikos*, 96(1): 46-55.
- Jepsen, D. B. & K. O. Winemiller. 2007. Basin geochemistry and isotopic ratios of fishes and basal production sources in four Neotropical rivers. *Ecology of Freshwater Fish*, 16(3): 267–281.
- Junk, W. J. & K. M. Wantzen. 2004. The flood pulse concept: new aspects, approaches and applications – an update. Pp. 117–140. In: Welcomme R. & T. Petr (Eds.). *Proceedings of the Second International Symposium on the Management of large Rivers for Fisheries Volume II*. FAO Regional Office for Asia and the Pacific, Bangkok, RAP Publication, 310p.
- Kawakami, E. & G. Vazzoler. 1980. Método gráfico e estimativa de índice alimentar aplicado no estudo de alimentação de peixes. *Boletim do Instituto Oceanográfico*, 29(2): 205–207.
- Layman, C. A., K. O. Winemiller, D. A. Arrington & D. B. Jepsen. 2005a. Body size and trophic position in a diverse tropical food web. *Ecology*, 86(9): 2530–2535.

- Layman, C. A., K. O. Winemiller & D. A. Arrington. 2005b. Describing a species-rich food web using stable isotopes, stomach contents, and functional experiments. Pp. 395–406. In: de Ruiter, P. C., V. Wolters & J. C. Moore (Eds.). *Dynamic food webs: multispecies assemblages, ecosystem development and environmental change*. Amsterdam, Elsevier, 590p.
- Legendre, P. & L. Legendre. 1998. *Numerical ecology*. Second English Edition. Amsterdam, Elsevier, 853p.
- Lima-Junior, S. E. & R. Goitein. 2003. Ontogenetic diet shifts of a Neotropical catfish, *Pimelodus maculatus* (Siluriformes, Pimelodidae): an ecomorphological approach. *Environmental Biology of Fishes*, 68(1): 73-79.
- Lowe-McConnell, R. H. 1987. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge, Cambridge University Press, 382p.
- Luz-Agostinho, K. D. G., A. A. Agostinho, L. C. Gomes & H. F. Júlio Jr. 2008. Influence of flood pulses on diet composition and trophic relationships among piscivorous fish in the upper Paraná River floodplain. *Hydrobiologia*, 607(1): 187–198.
- Marçal-Simabuku, M. A. & A. C. Peret. 2002. Alimentação de peixes (Osteichthyes, Characiformes) em duas lagoas de uma planície de inundação brasileira da bacia do rio Paraná. *Interciência*, 27(6): 299-306.
- Matthews, W. J. 1998. *Patterns in freshwater fish ecology*. Dordrecht, Chapman & Hall, 756p.
- Melo, C. E., J. D. Lima, T. L. Melo & V. P. Silva. 2005. *Peixes do rio das Mortes: identificação e ecologia das espécies mais comuns*. Cuiabá, Central de Texto/Unemat Editora, 146p.
- Mérona, B. & J. Rankin-de-Mérona, 2004. Food resource partitioning in a fish community of the central Amazon floodplain. *Neotropical Ichthyology*, 2(2):75-84.
- Mérona, B., G. M. Santos & R. G. Almeida. 2001. Short term effects of Tucuruí Dam (Amazônia, Brazil) on the trophic organization of fish communities. *Environmental Biology of Fishes*, 60(4): 375–392.
- Neves dos Santos, R., E. J. G., Ferreira & S. Amadio. 2007. Effect of seasonality and trophic group on energy acquisition in Amazonian fish. *Ecology of Freshwater Fish*, 17(2): 340–348.
- Novakowski, G. C., N. S. Hahn & R. Fugi. 2008. Diet seasonality and food overlap of the fish assemblage in a pantanal pond. *Neotropical Ichthyology*, 6(4): 567-576.

- Novakowski, G. C., R. Fugi & N. S. Hahn. 2004. Diet and dental development of three species of *Roeboides* (Characiformes: Characidae). *Neotropical Ichthyology*, 2(3):157-162.
- Oliveira, A. K., M. C. C. Alvim, A. C. Peret & C. B. M. Alves. 2004. Diet shifts related to body size of the pirambeba *Serrasalmus brandtii* Lütken, 1875 (Osteichthyes, Serrasalminae) in the Cajuru Reservoir, São Francisco River Basin, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 64(1): 117-124.
- Paira, A. R. & E. C. Drago. 2007. Origin, evolution, and types of floodplain water bodies. Pp. 53–81. In: Iriondo, M. H., J. C. Paggi & M. J. Parma (Eds.). *The middle Paraná River: limnology of a subtropical wetland*. Berlin, Springer-Verlag, 382p.
- Peretti, D. & I. F. Andrian. 2004. Trophic structure of fish assemblages in five permanent lagoons of the high Paraná River floodplain, Brazil. *Environmental Biology of Fishes*, 71(1): 95–103.
- Petry, A. C., A. A. Agostinho & L. C. Gomes. 2003. Fish assemblages of tropical floodplain lagoons: exploring the role of connectivity in a dry year. *Neotropical Ichthyology*, 1(2): 111–119.
- Pouilly M., T. Yunoki, C. Rosales & L. Torres. 2004. Trophic structure of fish assemblages from Mamoré River floodplain lakes (Bolivia). *Ecology of Freshwater Fish*, 13(4): 245–257.
- Pouilly, M. & M. A. Rodríguez. 2004. Determinism of fish assemblage structure in Neotropical floodplain lakes: influence of internal and landscape lake conditions. Pp. 243–265. In: Welcomme, R. & T. Petr (Eds.). *Proceedings of the Second International Symposium on the Management of large Rivers for Fisheries Volume II*. FAO Regional Office for Asia and the Pacific, Bangkok, RAP Publication, 310p.
- Pouilly, M., F. Lino, J. G. Bretenoux & C. Rosales. 2003. Dietary-morphological relationships in a fish assemblage of the Bolivian Amazonian floodplain. *Journal of Fish Biology*, 62(5): 1137-1158.
- Pouilly, M., S. Barrera & C. Rosales. 2006. Changes of taxonomic and trophic structure of fish assemblages along an environmental gradient in the Upper Beni watershed (Bolivia). *Journal of Fish Biology*, 68(1): 137-156.
- Rahel, F. J. 2007. Biogeographic barriers, connectivity and homogenization of freshwater faunas: it's a small world after all. *Freshwater Biology*, 52(4): 696–710.

- Roach, K. A., J. H. Thorp & M. D. DeLong. 2009. Influence of lateral gradients of hydrologic connectivity on trophic positions of fishes in the Upper Mississippi River. *Freshwater Biology*, 54(3): 607–620.
- Robertson C. R., S. C. Zeug & K. O. Winemiller. 2007. Associations between hydrological connectivity and resource partitioning among sympatric gar species (*Lepisosteidae*) in a Texas river and associated oxbows. *Ecology of Freshwater Fish*, 17(1): 119–129.
- Rodríguez, M. A. & W. M. Lewis-Jr. 1997. Structure of fish assemblages along environmental gradients in floodplain lakes of the Orinoco River. *Ecological Monographs*, 67(1): 109–128.
- Sazima, I. & E. P. Caramaschi. 1989. Comportamento alimentar de duas espécies de *Curimata*, sintópicas no Pantanal de Mato Grosso (Osteichthyes, Characiformes). *Revista Brasileira de Biologia*, 49: 325-333.
- Silva, E. F. 2007. Diversidade, similaridade e estrutura trófica da ictiofauna em dois ambientes no baixo rio das Mortes, Mato Grosso. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Mato Grosso, Cuiabá. 52p.
- Suárez, Y. R., M. Petreire Jr. & A. C. Catella. 2004. Factors regulating diversity and abundance of fish communities in Pantanal lagoons, Brazil. *Fisheries Management and Ecology*, 11(1): 45–50.
- Tejerina–Garro, F. L., R. Fortin & M. A. Rodríguez. 1998. Fish community structure in relation to environmental variation in floodplain lakes of the Araguaia River, Amazon Basin. *Environmental Biology of Fishes*, 51(4): 399–410.
- Thomaz, S. M., L. M. Bini & R. L. Bozelli. 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river–floodplain systems. *Hydrobiologia*, 579(1): 1–13.
- Welcomme, R. L., K. O. Winemiller & I. G. Cowx. 2006. Fish environmental guilds as a tool for assessment of ecological condition of rivers. *River Research and Applications*, 22(3): 377–396.
- Winemiller, K. O. 2004. Floodplain river food webs: generalizations and implications for fisheries management. Pp. 285–309. In: Welcomme, R. & T. Petr (Eds.). *Proceedings of the Second International Symposium on the Management of large Rivers for Fisheries Volume II*. FAO Regional Office for Asia and the Pacific, Bangkok, RAP Publication, 310p.
- Winemiller, K. O. & L. C. Kelso-Winemiller. 1996. Comparative ecology of catfishes of the Upper Zambezi River floodplain. *Journal of Fish Biology*, 49(6):1043-1061.

Winemiller, K. O. & G. A. Polis. 1996. Food webs: what do they tell us about the world? Pp. 1-22. In: Polis, G. A. & K. O. Winemiller (Eds.). *Food webs: integration of patterns and dynamics*. Massachusetts, Kluwer Academic publishers, 472p.

Winemiller, K. O. & C. A. Layman. 2005. Food web science: moving on the path from abstraction to prediction. Pp. 10-23. In: de Ruiter, P. C., V. Wolters & J. C. Moore (Eds.). *Dynamic food webs: multispecies assemblages, ecosystem development and environmental change*. San Diego, Academic press, 590p.

Winemiller, K. O. 1991. Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. *Ecological Monographs*, 61(4): 343–365.

Winemiller, K. O. 1996a. Dynamic diversity in fish assemblages of tropical rivers. Pp. 99-134. In: Cody, M. L. & J. A. Smallwood (Eds.). *Long-Term studies of vertebrate communities*. Orlando, Academic Press, 597p.

Winemiller, K. O. 1996b. Factors driving temporal and spatial variation in aquatic floodplain food webs. Pp. 298-312. In: Polis, G. A. & K. O. Winemiller (Eds.). *Food webs: integration of patterns and dynamics*. Massachusetts, Kluwer Academic publishers, 472p.

Winemiller, K. O. 1989. Ontogenetic diet shifts and resource partitioning among piscivorous fishes in Venezuelan ilanos. *Environmental Biology of Fishes*, 26(3): 177-199.

Winemiller, K. O. 1990. Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks. *Ecological Monographs*, 60(3): 331-367.

Winemiller, K. O., & D. B. Jepsen. 2004. Migratory neotropical fish subsidize food webs of oligotrophic blackwater rivers. Pp. 115–132. In: G. A. Polis, M. E. Power & G. R. Huxel (Eds.). *Food webs at the landscape level*. Chicago, University of Chicago Press, 528p.

Winemiller, K. O., A. A. Agostinho & E. P. Caramaschi. 2008. Fish ecology in tropical streams. Pp. 107–146. In: Dudgeon, D. (Ed.). *Tropical stream ecology*. Amsterdam, Elsevier, 316p.

Winemiller, K. O., J. V. Montoya, D. L. Roelke, C. A. Layman & J. B. Cotner. 2006. Seasonally varying impact of detritivorous fishes on the benthic ecology of a tropical floodplain river. *Journal of the North American Benthological Society*, 25(1): 250–262.

Winemiller, K. O., S. Tarim, D. Shormann & J. B. Cotner. 2000. Fish assemblage structure in relation to environmental variation among Brazos River oxbow lakes. *Transactions of the American Fisheries Society*, 129: 451–468.

Wootton, R. L. 1999. Ecology of teleost fishes. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, 386p.

Zeug, S. C. & K. O. Winemiller. 2008b. Evidence supporting the importance of terrestrial carbon in a large-river food web. *Ecology*, 89(6): 1733–1743.

Zeug, S. C. & K. O. Winemiller. 2008a. Relationships between hydrology, spatial heterogeneity, and fish recruitment dynamics in a temperate floodplain river. *River Research and Applications*, 24(1): 90–102.

Zeug, S. C., K. O. Winemiller & S. Tarim. 2005. Response of Brazos River oxbow fish assemblages to patterns of hydrologic connectivity and environmental variability. *Transactions of the American Fisheries Society*, 134(5): 1389–1399.

CONCLUSÕES

Capítulo I

- Foram observadas variações espaço-temporais significativas em relação à algumas variáveis analisadas, sendo a maior variabilidade temporal registrada para o lago do Cocho, explicada por suas características morfométricas.
- Os lagos são mais similares em relação às características ambientais no período de cheia, devido ao efeito de homogeneização das enchentes.
- A maioria das espécies mais abundantes co-ocorreram nos lagos do Cocho e Tartaruga, porém algumas espécies foram coletadas exclusivamente em um dos lagos, possivelmente devido às especificidades de hábitat.
- Os resultados indicaram que os lagos são distintos entre si em relação à estrutura da ictiofauna, principalmente durante o período de seca, quando as diferenças em relação à conectividade e às características ambientais estão acentuadas.
- A profundidade e a transparência da água foram as variáveis que mais influenciaram os padrões de ordenação da ictiofauna sob escala temporal e espacial.

- O grau de conectividade hídrica influenciou a relação entre a transparência da água e a variação temporal dos *taxa* superiores em lagos de planície de inundação ao longo do ciclo sazonal.

Capítulo II

- As espécies analisadas apresentaram maior tendência à especialização alimentar, demonstrada pelos baixos valores de amplitude de nicho e número reduzido de espécies onívoras e potencialmente explicada pela estabilidade na oferta dos recursos.
- A amplitude de nicho não apresentou alterações espaço-temporais significativas, entretanto foram observadas variações nos valores médios de amplitude entre grupos tróficos.
- A estrutura trófica da ictiofauna apresentou padrões de composição e abundância similares entre os lagos, exceto por piscívoros, mais abundantes no lago Tartaruga.
- Variações na estrutura trófica foram observadas principalmente sob escala temporal entre os lagos, sendo que as diferenças diminuíram nos períodos de cheia.
- A transparência da água influenciou as variações espaciais e temporais de abundância das ordens de piscívoros, principalmente os Siluriformes e Clupeiformes.

Geral

- Tanto a estrutura taxonômica quanto trófica da ictiofauna são mais similares entre os lagos no período das cheias, possivelmente devido ao (i) amplo grau de conexão entre os lagos e o rio das Mortes, que permite a migração lateral e (ii) homogeneização das características do hábitat, que também favorecem os movimentos migratórios.
- O grau de conectividade hídrica influenciou a estrutura da ictiofauna nos lagos amostrados, sob aspectos taxonômicos e funcionais. Por consequência, sua manutenção é de extrema importância para a conservação das espécies de peixes destes biótopos.

- Estudos que combinam análises taxonômicas e funcionais, como as apresentadas no presente trabalho, contribuem para o aumento da capacidade de previsão em relação às alterações ambientais que afetam a ictiofauna. Desta forma, estes dados podem contribuir para a elaboração de planos eficientes de manejo e conservação dos ambientes de planície de inundação tropicais, como a planície do Bananal.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS - GERAL

- Aarts, B. G. W., F. W. B. Van Den Brink & P. H. Nienhuis. 2004. Habitat loss as the main cause of the slow recovery of fish faunas of regulated large rivers in Europe: the transversal floodplain gradient. *River Research and Applications*, 20(1): 3–23.
- Agostinho, A. A., S. M. Thomaz & L. C. Gomes. 2005. Conservation of the biodiversity of Brazil's inland water. *Conservation Biology*, 19(3): 646–652.
- Agostinho, A. A., S. M. Thomaz & L. C. Gomes. 2004. Threats for biodiversity in the floodplain of the Upper Paraná River: effects of hydrological regulation by dams. *International Journal of Ecohydrology & Hydrobiology*, 4(3): 267–280.
- Agostinho, A. A., S. M. Thomaz, C. V. Minte-Vera & K. O. Winemiller. 2000. Biodiversity in the high Paraná River floodplain. Pp. 89–118. In: Gopal, B., W. J. Junk & J. A. Davis (Eds.). *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation*. Leiden, Backhuys Publishers, 353p.
- Amoros, C. & A. L. Roux. 1988. Interaction between water bodies within the floodplain of large rivers: function and development of connectivity. *Münstersche Geographische Arbeiten*, 29: 125–130.
- Amoros, C. & G. Bornette. 2002. Connectivity and biocomplexity in waterbodies of riverine floodplains. *Freshwater Biology*, 47(4): 761–776.
- Arrington, D. A. & K. O. Winemiller. 2004. Organization and maintenance of fish diversity in shallow waters of tropical floodplain rivers. Pp. 25–36. In: Welcomme, R. & T. Petr (Eds.). *Proceedings of the Second International Symposium on the Management of large Rivers for Fisheries Volume II*. FAO Regional Office for Asia and the Pacific, Bangkok, RAP Publication, 310p.
- Arrington, D. A. & K. O. Winemiller. 2006. Habitat affinity, the seasonal flood pulse, and community assembly in the littoral zone of a Neotropical floodplain river. *Journal of the North American Benthological Society*, 25(1): 126–141.

- Arrington, D. A., K. O. Winemiller & C. A. Layman. 2005. Community assembly at the patch scale in a species rich tropical river. *Oecologia*, 144(1): 157–167.
- Arthington, A. H., K. Lorezen, B. J. Pusey, R. Abell, A. S. Halls, K. O. Winemiller, D. A. Arrington & E. Baran. 2004. River fisheries: ecological basis for management and conservation. Pp. 335–357. In: Welcomme R. & T. Petr (Eds.). *Proceedings of the Second International Symposium on the Management of large Rivers for Fisheries Volume I*. FAO Regional Office for Asia and the Pacific, Bangkok, RAP Publication, 358p.
- Baber, M. J., D. L. Childers, K. J. Babbitt & D. H. Anderson. 2002. Controls on fish distribution and abundance in temporary wetlands. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59(9):1441–1450.
- Bunn, S. E. & A. H. Arthington. 2002. Basic principles and ecological consequences of altered flow regimes for aquatic biodiversity. *Environmental Management*, 30(4): 492–507.
- Carvalho, P., L. M. Bini, S. M. Thomaz, L. G. Oliveira, B. Robertson, W. L. G. Tavechio & A. J. Darwisch. 2001. Comparative limnology of South American floodplain lakes and lagoons. *Acta Scientiarum* 23(2): 265–273.
- Castello, L. 2008. Lateral migration of *Arapaima gigas* in floodplains of the Amazon. *Ecology of Freshwater Fish*, 17(1): 38–46.
- Correa, S. B. 2008. Fish assemblage structure is consistent through an annual hydrological cycle in habitats of a floodplain–lake in the Colombian Amazon. *Neotropical Ichthyology*, 6(2): 257–266.
- Correa, S. B., W. G. R. Crampton, L. J. Chapman & J. S. Albert. 2008. A comparison of flooded forest and floating meadow fish assemblages in an upper Amazon floodplain. *Journal of Fish Biology*, 72(3): 629–644.
- De Leeuw, J. J., A. D. Buijse, G. Haidvogel, M. Lapinska, R. Noble, R. Repecka, T. Virbickas, W. Wiśniewolski & C. Wolter. 2007. Challenges in developing fish-based ecological assessment methods for large floodplain rivers. *Fisheries Management & Ecology*, 14(6): 483–494.
- Diegues, A. C. 2002. Médio curso do rio Araguaia e Ilha do Bananal. Pp. 210–216. In: Diegues, A. C. (Ed.). *Povos e águas: inventário de áreas úmidas brasileiras*. São Paulo, NUPAUB/USP, 597p.
- Drago, E. C. 2007. The physical dynamics of the river–lake floodplain system. Pp. 83–122. In: Iriondo, M. H., J. C. Paggi & M. J. Parma (Eds.). *The middle Paraná River: limnology of a subtropical wetland*. Berlin, Springer–Verlag, 382p.
- Dudgeon, D., A. H. Arthington, M. O. Gessner, Z. Kawabata, D. J. Knowler, C. Lévêque, R. J. Naiman, A. Prieur-Richard, D. Soto, M. L. J. Stiassny & C. A. Sullivan. 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews*, 81: 163–182.

- Fernandes, C. C. 1997. Lateral migration of fishes in Amazon floodplains. *Ecology of Freshwater Fish*, 6(1): 33–44.
- Feyrer, F., T. R. Sommer, S. C. Zeug, G. O’Leary & W. Harrell. 2004. Fish assemblages of perennial floodplain ponds of the Sacramento River, California (USA), with implications for the conservation of native fishes. *Fisheries Management and Ecology*, 11(5): 335–344.
- Gopal, B. & W. J. Junk. 2000. Biodiversity in wetlands: an introduction. Pp. 1–10. In: Gopal, B., W. J. Junk & J. A. Davis (Eds.). *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation*. Leiden, Backhuys Publishers, 353p.
- Goulding, M., M. L. Carvalho & E. G. Ferreira. 1988. *rio Negro, rich life in poor water*. Netherlands, SPB Academic Publishing, 200p.
- Hahn, N. S., R. Fugi & I. F. Andrian. 2004. Trophic ecology of the fish assemblages. Pp. 247–259. In: Thomaz S. M., A. A. Agostinho & N. S. Hahn (Eds.). *The Upper Paraná River and its Floodplain: Physical Aspects, Ecology and Conservation*. Backhuys Publishers, Leiden, 393p.
- Hamilton, S. K., S. J. Sippel & J. M. Melack. 2002. Comparison of inundation patterns among major South American floodplains. *Journal of Geophysical Research*, 107(D20): LBA 5–1.
- Hellawell, L. M. & R. A. Abel. 1971. A rapid volumetric method for the analysis of the food of fishes. *Journal of Fish Biology*, 3(1): 29–37.
- Hoeinghaus, D. J., K. O. Winemiller & J. S. Birnbaum. 2007. Local and regional determinants of stream fish assemblage structure: inferences based on taxonomic vs. functional groups. *Journal of Biogeography*, 34(2): 324–338.
- Hyslop, E. J. 1980. Stomach contents analysis, a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 17(4): 411–429.
- Junk, W. J. & K. M. Wantzen. 2004. The flood pulse concept: new aspects, approaches and applications – an update. Pp. 117–140. In: Welcomme, R. & T. Petr (Eds.). *Proceedings of the Second International Symposium on the Management of large Rivers for Fisheries Volume II*. FAO Regional Office for Asia and the Pacific, Bangkok, RAP Publication, 310p.
- Junk, W. J., P. B. Bayley & R. E. Sparks. 1989. The flood pulse concept in river–floodplain systems. Pp. 110–127. In: Dodge, D. P. (Ed.). *Proceedings of the International Large River Symposium*. Québec, Canadian Special Publications in Fisheries and Aquatic Sciences 106, 629p.
- Kawakami, E. & G. Vazzoler. 1980. Método gráfico e estimativa de índice alimentar aplicado no estudo de alimentação de peixes. *Boletim do Instituto Oceanográfico*, 29(2): 205–207.

- Kullander, S. O. & E. J. G. Ferreira. 2006. A review of the South American cichlid genus *Cichla*, with descriptions of nine new species (Teleostei: Cichlidae). *Ichthyological Explorations of Freshwaters*, 17(4): 289-398.
- Lima, J. D. 2003. Diversidade, estrutura trófica da ictiofauna e condições limnológicas em um lago na planície inundável do rio das Mortes-MT. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Mato Grosso, Cuiabá. 110p.
- Lowe-McConnell, R. H. 1987. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge, Cambridge University Press, 382p.
- Malabarba, M. C. S. L. 2004. Revision of the Neotropical genus *Triportheus* Cope, 1872 (Characiformes: Characidae). *Neotropical Ichthyology*, 2(4): 167-204.
- Marimon, B. S. & E. S. Lima. 2001. Caracterização fitofisionômica e levantamento florístico preliminar do Pantanal do rio das Mortes-Araguaia, Cocalinho, Mato Grosso, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 15(2): 213–229.
- Melo, C. E., J. D. Lima, T. L. Melo & V. P. Silva. 2005. Peixes do rio das Mortes: identificação e ecologia das espécies mais comuns. Cuiabá, Central de Texto/Unemat Editora, 146p.
- Melo, T. L., F. L. Tejerina-Garro & C. E. Melo. 2007. Diversidade biológica da comunidade de peixes no baixo rio das Mortes, Mato Grosso, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 24(3): 657-665.
- Mérona, B. & J. Rankin-de-Mérona, 2004. Food resource partitioning in a fish community of the central Amazon floodplain. *Neotropical Ichthyology*, 2(2): 75-84.
- Morais, R. P., L. G. Oliveira, E. M. Latrubesse & R. C. D. Pinheiro. 2005. Morfometria de sistemas lacustres da planície aluvial do médio rio Araguaia. *Acta Scientiarum*, 27(3): 203–213.
- Nilsson, C., C. A. Reidy, M. Dynesius & C. Revenga. 2005. Fragmentation and flow regulation of the world's large river systems. *Science*, 308(5720): 405–408.
- Noble, R. A. A., I. G. Cowx, D. Goffaux & P. Kestemont. 2007. Assessing the health of European rivers using functional ecological guilds of fish communities: standardizing species classification and approaches to metric selection. *Fisheries Management and Ecology*, 14(6): 381–392.
- Olden, J. D., D. A. Jackson & P. R. Peres-Neto. 2001. Spatial isolation and fish communities in drainage lakes. *Oecologia*, 127(4): 572–585.
- Paira, A. R. & E. C. Drago. 2007. Origin, evolution, and types of floodplain water bodies. Pp. 53–81. In: Iriondo, M. H., J. C. Paggi & M. J. Parma (Eds.). *The middle Paraná River: limnology of a subtropical wetland*. Berlin, Springer-Verlag, 382p.
- Petry, A. C., A. A. Agostinho & L. C. Gomes. 2003. Fish assemblages of tropical floodplain lagoons: exploring the role of connectivity in a dry year. *Neotropical Ichthyology*, 1(2): 111–119.

- Pouilly, M., T. Yunoki, C. Rosales & L. Torres. 2004. Trophic structure of fish assemblages from Mamoré River floodplain lakes (Bolivia). *Ecology of Freshwater Fish*, 13(4): 245–257.
- Pouilly, M. & M. A. Rodríguez. 2004. Determinism of fish assemblage structure in Neotropical floodplain lakes: influence of internal and landscape lake conditions. Pp. 243–265. In: Welcomme, R. & T. Petr (Eds.). *Proceedings of the Second International Symposium on the Management of large Rivers for Fisheries Volume II*. FAO Regional Office for Asia and the Pacific, Bangkok, RAP Publication, 310p.
- Pouilly, M., S. Barrera & C. Rosales. 2006. Changes of taxonomic and trophic structure of fish assemblages along an environmental gradient in the Upper Beni watershed (Bolivia). *Journal of Fish Biology*, 68(1): 137-156.
- Reis, R. E., S. O. Kullander & C. J. Ferraris. 2003. Check list of the freshwater fishes of South and Central America. Porto Alegre, EDIPUCRS, 729p.
- Robinson, T., K. Tockner & J. V. Ward. 2002. The fauna of dynamic riverine landscapes. *Freshwater Biology*, 47(4): 661–677.
- Rodríguez, M. A. & W. M. Lewis-Jr. 1997. Structure of fish assemblages along environmental gradients in floodplain lakes of the Orinoco River. *Ecological Monographs*, 67(1): 109–128.
- Rodríguez, M. A., K. O. Winemiller, W. M. Lewis-Jr & D. C. T. Baechle. 2007. The freshwater habitats, fishes, and fisheries of the Orinoco River basin. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 10(2): 140–152.
- Rybczynski, S. M., D. M. Walters, K. M. Fritz & B. R. Johnson. 2008. Comparing trophic position of stream fishes using stable isotope and gut contents analyses. *Ecology of Freshwater Fish*, 17(2): 199–206.
- Silva, E. F., C. E. Melo & P. C. Venere. 2007. Fatores que influenciam a comunidade de peixes em dois ambientes no baixo rio das Mortes, planície do Bananal, Mato Grosso, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 24(2): 482–492.
- Súarez, Y. R., M. Petreire & A. C. Catella. 2001. Factors determining the structure of fish communities in Pantanal lagoons (MS, Brazil). *Fisheries Management and Ecology*, 8(2): 173–186.
- Tejerina–Garro, F. L., R. Fortin & M. A. Rodríguez. 1998. Fish community structure in relation to environmental variation in floodplain lakes of the Araguaia River, Amazon Basin. *Environmental Biology of Fishes*, 51(4): 399–410.
- Thomaz, S. M., L. M. Bini & R. L. Bozelli. 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river–floodplain systems. *Hydrobiologia*, 579(1): 1–13.
- Ward, J. V., K. Tockner, D. B. Arscott & C. Claret. 2002. Riverine landscape diversity. *Freshwater Biology*, 47(4): 517-539.

Ward, J. V., K. Tockner & F. Schiemer. 1999. Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity. *Regulated Rivers: Research & Management*, 15(1-3): 125–139.

Welcomme, R. L., K. O. Winemiller & I. G. Cowx. 2006. Ecological guilds as a tool for environmental impact assessment in rivers. *River Research and Applications*, 22(3): 377–396.

Willis, S. C., K. O. Winemiller & H. Lopez-Fernandez. 2005. Habitat structural complexity and morphological diversity of fish assemblages in a Neotropical floodplain river. *Oecologia*, 142(2): 284–295.

Winemiller, K. O. & D. B. Jepsen. 1998. Effects of seasonality and fish movement on tropical river food webs. *Journal of Fish Biology*, 53(A): 267–296.

Winemiller, K. O., S. Tarim, D. Shormann & J. B. Cotner. 2000. Fish assemblage structure in relation to environmental variation among Brazos River oxbow lakes. *Transactions of the American Fisheries Society*, 129: 451–468.

Zeug, S. C. & K. O. Winemiller. 2008. Evidence supporting the importance of terrestrial carbon in a large-river food web. *Ecology*, 89(6): 1733–1743.

Zeug, S.C., K. O. Winemiller & S. Tarim. 2005. Response of Brazos River oxbow fish assemblages to patterns of hydrologic connectivity and environmental variability. *Transactions of the American Fisheries Society*, 134(5): 1389–1399.

APÊNDICE

Apêndice A – Abundância das espécies coletadas por período sazonal (2005 e 2006 combinados) e para o total de coletas nos lagos do Cocho e Tartaruga, e frequência de ocorrência (FO) para o total de campanhas. CH – cheia, IS – início da seca, SE – seca, IC – início da cheia.

Taxon	Cocho					Tartaruga					FO (n=16)
	CH	IS	SE	IC	Total	CH	IS	SE	IC	Total	
Myliobatiformes											
Potamotrygonidae											
<i>Potamotrygon motoro</i>			1		1						1
Osteoglossiformes											
Osteoglossidae											
<i>Osteoglossum bicirrhosum</i>		21	24		45						4
Clupeiformes											
Engraulidae											
<i>Lycengraulis batesii</i>			2		2	6	2	23	30	61	8
Pristigasteridae											
<i>Pellona castelnaeana</i>	2				2	4	6	6	15	31	9
<i>Pristigaster cayana</i>	1		1		2	10	1	4	7	22	8
Characiformes											
Curimatidae											
<i>Curimata acutirostris</i>		1	12	24	37			14	1	15	6
<i>Curimata cyprinoides</i>		5	5	2	12		1	34		35	8
<i>Curimata roseni</i>			3	1	4		1			1	4
<i>Curimatella dorsalis</i>		1			1	1				1	2
<i>Curimatella immaculata</i>		2			2						1
<i>Cyphocharax festivus</i>			3		3						1
<i>Cyphocharax notatus</i>		7			7			1		1	2
<i>Cyphocharax stilbolepis</i>							23	6		29	2
<i>Psectrogaster amazonica</i>		53	113	70	236	15	221	374	138	748	13
Prochilodontidae											
<i>Prochilodus nigricans</i>	1	5	15	5	26		6	1		7	9
<i>Semaprochilodus brama</i>		56	53	3	112	5	26	5	2	38	11
Anostomidae											
<i>Laemolyta fernandezii</i>		36	26	21	83	4	30	46	10	90	14
<i>Laemolyta taeniata</i>						2				2	2
<i>Leporinus affinis</i>	3	8	3	10	24		7	10	3	20	13
<i>Leporinus friderici</i>		7	7	1	15		5	6	1	12	9
<i>Leporinus</i> sp.				4	4		8	2		10	4
<i>Schizodon vittatus</i>		21	7	3	31	2	2	6	3	13	13
Chilodontidae											
<i>Caenotropus labyrinthicus</i>		20	49	17	86		8	6		14	10
Hemiodontidae											
<i>Anodus orinocensis</i>	4	8	4	53	69		8	59	174	241	13
<i>Argonectes robertsi</i>				2	2		1	1	1	3	4
<i>Bivibranchia fowleri</i>									1	1	1

Apêndice A – Continuação.

Taxon	Cocho					Tartaruga					FO (n=16)
	CH	IS	SE	IC	Total	CH	IS	SE	IC	Total	
<i>Hemiodus argenteus</i>		4	12	9	25		19	34		53	8
<i>Hemiodus microlepis</i>		1	1	3	5		4	2		6	5
<i>Hemiodus unimaculatus</i>	1	3		8	12	3	18	15	8	44	12
Characidae											
<i>Agoniates halecinus</i>	5				5	97	8	8	65	178	10
<i>Brycon falcatus</i>		1			1	7	2	4	1	14	5
<i>Brycon pesu</i>	1			3	4						2
<i>Bryconops alburnoides</i>	2			1	3	9	23	21	29	82	10
<i>Catoprion mento</i>		2	1		3			1		1	3
<i>Chalceus epakros</i>		4		25	29		13	16		29	6
<i>Characidae</i> N.I.				1	1						1
<i>Exodon paradoxus</i>								3		3	1
<i>Metynnis argenteus</i>		2	6	13	21			3	1	4	7
<i>Metynnis hypsauchen</i>		1	10	17	28		3	12	4	19	9
<i>Metynnis</i> sp.									2	2	1
<i>Metynnis</i> sp. 2		1		6	7			3	3	6	6
<i>Moenkhausia dichrourea</i>							1			1	1
<i>Moenkhausia</i> sp.								3		3	1
<i>Moenkhausia</i> sp. 2								1		1	1
<i>Myleus schomburgkii</i>							2	10		12	4
<i>Myleus torquatus</i>				3	3		11	6	2	19	7
<i>Myleus asterias</i>				1	1				1	1	2
<i>Poptella compressa</i>								1		1	1
<i>Poptella longipinnis</i>		7			7		17	2		19	3
<i>Pygocentrus nattereri</i>	6	81	26	10	123		102	65	11	178	14
<i>Roeboides</i> sp.		1	2		3						2
<i>Serrasalmus eigenmanni</i>	6	11	8	33	58	6	46	57	10	119	15
<i>Serrasalmus geryi</i>						1	7	13	2	23	7
<i>Serrasalmus gibbus</i>						5	8	4	1	18	5
<i>Serrasalmus rhombeus</i>	2	18	7	5	32	12	19	40	1	72	14
<i>Serrasalmus spilopleura</i>		11	6		17			1	4	5	5
<i>Tetragonopterus argenteus</i>		15			15	1	8	27	1	37	7
<i>Tetragonopterus chalceus</i>			5		5		6	3		9	3
<i>Tetragonopterus</i> sp.								1		1	1
<i>Triportheus albus</i>	1		1	2	4	38	13	86	70	207	11
<i>Triportheus auritus</i>	8	6	2	4	20	5	2	8	24	39	14
<i>Triportheus trifurcatus</i>	1	25	60	12	98	9	33	70	18	130	15
Acestrorhynchidae											
<i>Acestrorhynchus falcirostris</i>		1	1		2		2	11		13	5
<i>Acestrorhynchus microlepis</i>			1		1		9		1	10	3
Cynodontidae											
<i>Hydrolycus armatus</i>	2	5	4	1	12	3	2	5	3	13	14
<i>Hydrolycus tatauaia</i>		1	1	11	13	10	36	48	16	110	12
<i>Rhaphiodon vulpinus</i>	11	4		14	29	25	21	21	37	104	14

Apêndice A – Continuação.

Taxon	Cocho					Tartaruga					FO (n=16)
	CH	IS	SE	IC	Total	CH	IS	SE	IC	Total	
Erythrinidae											
<i>Hoplias malabaricus</i>		1	9		10		2			2	4
Ctenoluciidae											
<i>Boulengerella cuvieri</i>	13	13	11	26	63	1	46	30	12	89	15
<i>Boulengerella maculata</i>		2			2		3	6	1	10	6
Siluriformes											
Loricariidae											
Ancistrinae N.I. 1									2	2	1
Ancistrinae N.I. 2									1	1	1
<i>Hypoptopoma gulare</i>				6	6	1			6	7	5
<i>Hypostomus</i> sp. 1		9	6	2	17	1				1	4
<i>Hypostomus</i> sp. 2								1	1	2	2
<i>Hypostomus</i> sp. 3									1	1	1
<i>Pterygoplichthys</i> sp.			1		1						1
<i>Rineloricaria</i> sp.		3	8		11						2
<i>Rineloricaria</i> sp. 2								1		1	1
<i>Squaliforma emarginata</i>		3	1	1	5			3	2	5	5
Heptapteridae											
<i>Pimelodella</i> sp.		4	10		14	2	2	1		5	7
Pimelodidae											
<i>Hemisorubim platyrhynchos</i>		3			3						2
<i>Phractocephalus hemioliopterus</i>		1			1						1
<i>Pimelodus blochii</i>		18	17	10	45		11	5		16	10
<i>Pseudoplatystoma fasciatum</i>		2			2						2
<i>Sorubim lima</i>		1			1				2	2	3
Doradidae											
<i>Doras</i> sp.			1	2	3						2
<i>Hassar wilderi</i>		11	3	11	25			3	2	5	8
<i>Oxydoras niger</i>		1			1						1
<i>Platydoras costatus</i>		3	4		7						4
Auchenipteridae											
<i>Ageneiosus inermis</i>	1	17	3	15	36	14	10	8	39	71	14
<i>Ageneiosus</i> sp.	2				2						1
<i>Ageneiosus ucayalensis</i>	1				1	30			16	46	5
<i>Auchenipterichthys coracoideus</i>	9	19	24	31	83	16	8	13	30	67	14
<i>Auchenipterichthys longimanus</i>	4	1	2	25	32		1		5	6	8
<i>Auchenipterus nuchalis</i>	8	6	40	7	61	7	4	35	113	159	12
<i>Trachelyopterus galeatus*</i>			4	8	12	1	2		5	8	6
Gymnotiformes											
Sternopygidae											
<i>Sternopygus macrurus</i>							1			1	1
Perciformes											
Sciaenidae											
<i>Pachyurus junki</i>			1		1		6	1		7	4
<i>Plagioscion squamosissimus</i>	2	9	4	8	23		16	20	2	38	13

*Esta espécie/gênero está atualmente sob revisão taxonômica.

Apêndice A – Continuação.

Taxon	Cocho					Tartaruga					FO (n=16)
	CH	IS	SE	IC	Total	CH	IS	SE	IC	Total	
Cichlidae											
<i>Astronotus ocellatus</i>			1		1						1
<i>Biotodoma cupido</i>		8	5	5	18		21	12		33	9
<i>Chaetobranchius flavescens</i>		1			1		1			1	2
<i>Cichla kelberi</i>		9	9		18		2	2		4	7
<i>Cichla piquiti</i>		7	5	1	13	1	4	7	1	13	11
<i>Crenicichla johanna</i>		1			1						1
<i>Crenicichla lugubris</i>		3	1	1	5	1	2	2		5	9
<i>Crenicichla</i> sp.			1		1						1
<i>Crenicichla</i> sp. 3		1			1	1				1	2
<i>Geophagus surinamensis</i>		8	8	2	18		24	23	9	56	10
<i>Heros efasciatus</i>								1		1	1
<i>Mesonauta acora</i>		2			2		1			1	3
<i>Satanoperca pappaterra</i>		3	8	1	12		1	4		5	8
Pleuronectiformes											
Achiridae											
<i>Hypoclinemus mentalis</i>			1		1				1	1	2
Total	97	626	670	560	1953	354	961	1387	952	3654	-

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](#)