

UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS – UFAM
INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA

Assembléias de peixes em poças temporárias marginais
a riachos de terra-firme, Amazônia Central.

VICTOR FERNANDO VOLPATO PAZIN

Dissertação apresentado ao programa de Pós-graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais do convênio INPA/UFAM, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, Área de Concentração em Ecologia.

Manaus – AM
2004

UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS – UFAM
INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA

Assembléias de peixes em poças temporárias marginais
a riachos de terra-firme, Amazônia Central.

Victor Fernando Volpato Pazin

Orientador: **Dr. William Ernest Magnusson**

Co-orientador: **Dr. Jansen Zuanon**

Dissertação apresentado ao programa de Pós-graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais do convênio INPA/UFAM, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, Área de Concentração em Ecologia.

Manaus – AM
2004

PAZIN, Victor Fernando Volpato

Assembléias de peixes em poças temporárias marginais a riachos de terra-firme,
Amazônia Central/ Victor Fernando Volpato Pazin

Manaus: INPA/UFAM, 2004.

42p.

Dissertação de Mestrado

1. Poças temporárias 2. Estrutura de comunidades 3. Assembléias de peixes 4. Fatores
abióticos 5. Escalas espaciais 6. Estruturas hierárquicas 7. Colonização 8. Amazônia
Central

SINOPSE:

Foram investigados os efeitos do tamanho da poça e características físico-químicas da água sobre a distribuição, composição e riqueza de assembléias de peixes em poças temporárias próximas a riachos de uma floresta de terra-firme, Amazônia Central. Diferenças nas estruturas das assembléias em poças (entre parcelas de aproximadamente 200m²) e entre redes de drenagem, foram investigadas.

Palavras-chave: poças temporárias, estrutura de comunidades, assembléias de peixes, escalas espaciais, estruturas hierárquicas, colonização, Amazônia Central.

Keywords: temporary ponds, community structure, fish assemblages, spatial scales, nested subsets, colonization, Central Amazonia.

*Aos meus pais, Ramiro Pazin e Valdete V. Pazin, pela
força e apoio moral e financeiro irrestrito, sempre.*

AGRADECIMENTOS

Aos Drs. Bill Magnusson e Jansen Zuanon pela orientação, paciência, e pelas valiosas críticas e sugestões que tornaram possíveis a realização deste trabalho.

Ao CNPq, pelo apoio financeiro desde a época da graduação, e ao INPA, pela estrutura e apoio logístico.

Aos Drs. Flávia Costa, Renato Cintra, Tânia Sanaiotti, Albertina Lima, Bruce Nelson e Arnaldo Carneiro, que sempre estiveram disponíveis e me ajudaram em todos os momentos.

Aos pesquisadores Dr. Dadão (INPA), Dr. Francisco L. Tejerina-Garro (UCG-GO), Dra. Èrica Caramaschi (UFRJ-RJ), Dra. Cláudia Keller (INPA) e Dr. Luiz C. Gomes (UEM-NUPELIA-PR) pelas valorosas sugestões na revisão deste trabalho.

Ao Dr. Bruce Forsberg e Dra. Cláudia P. D. da Silva pelo apoio logístico durante a fase de campo.

Aos companheiros de campo, Domingos Poxoréu, Haroldo e Seu Zé, pelo auxílio essencial em campo e pela diversão nas horas vagas.

Aos amigos do INPA, Fabrízio Português, Fabiano Paraíba, Bruce Marshall, Karl, Paula, Cris, Jesus, Marcelo Menininho, Domingos Poxó, Júlio Galo, André Gaúcho, Rubão, Fernando Fefo, Maria Cecília, Maria Clara, Ciro, Luciana, Jú Stropp, Amanda, Adeilson Baniwa, Marcelo Derzi, Genimar Gê, Mirtão, Lílian, Carol Carolícola, Waldener Óleo, Tiago, Vivi e Vitão, Marcelinho, Mário Calcinha, Rafael, Daniel, Michel, Massa, Leandro Gabirú, Alexandre Mapin, Carmozina, Beverly, galerinha da turma nova (ECO e BADPI -2004) e tantos outros que eu não lembro agora, que ajudaram a tornar esse tempo mais leve e divertido.

Às duas simpáticas e bem-humoradas peças fundamentais no funcionamento do curso de Ecologia, Geize e Isa.

Aos toyoteiros Lourival e João Sá, pelas idas e vindas da Reserva Ducke.

À Elen, pelo incentivo, amizade, carinho, e por todos os bons momentos, e difíceis também, que passamos juntos durante alguns longos anos.

Enfim, a tudo e a todos que fizeram parte desses dois anos de alegrias e tristezas, onde de tudo aconteceu, e que foram responsáveis pelo meu crescimento pessoal e profissional.

Muito Obrigado !

ÍNDICE GERAL

Resumo.....	iv
Abstract.....	v
1. Introdução.....	1
2. Materiais e Métodos.....	6
2.1 Área de estudo.....	6
2.2 Delineamento amostral.....	7
2.3 Variáveis ambientais.....	9
2.4 Amostragem de peixes.....	10
2.5 Tratamento e análise de dados.....	11
3. Resultados.....	13
3.1 Características das poças.....	13
3.2 Distribuição, composição e riqueza de espécies.....	14
3.3 Relações entre as variáveis ambientais e a ictiofauna.....	18
3.3.1 Micro-escala (entre poças).....	18
3.3.2 Meso-escala (entre parcelas).....	23
3.3.3 Macro-escala (entre redes de drenagem).....	23
3.4 Relação entre os peixes das poças e dos igarapés.....	26
4. Discussão.....	28
4.1 Distribuição e composição de espécies.....	28
4.2 Estrutura das assembléias de peixes.....	30
4.3 Relação entre os peixes das poças e dos igarapés.....	32
4.4 Redes de drenagem.....	34
4.5 Diferenças entre os peixes das poças e dos igarapés.....	35
5. Referências bibliográficas.....	36

RESUMO

Os efeitos de fatores estruturais do habitat e físico-químicos da água sobre a composição, riqueza e distribuição de assembléias de peixes em poças temporárias, próximas a riachos, foram examinados em três escalas espaciais: micro (entre poças), meso (entre parcelas) e macro (entre redes de drenagem), em uma reserva florestal de terra-firme na Amazônia Central. As assembléias de peixes foram compostas por subconjuntos de 18 espécies de pequeno porte. As espécies foram amplamente distribuídas pela reserva. A ictiofauna teve um padrão de distribuição hierárquica, sendo que poças menores apresentaram um sub-conjunto das espécies encontradas em poças maiores. A composição e riqueza das espécies foram semelhantes entre as redes de drenagem. A estrutura das assembléias de peixes foi influenciada por fatores locais relacionados à estrutura do habitat, como área e profundidade da poça, abertura do dossel e índice de permanência de água nas poças. Os fatores físico-químicos da água nas poças foram semelhantes entre as redes de drenagem e não tiveram efeitos detectáveis sobre as assembléias de peixes de poças. Não foi encontrada relação entre a composição, riqueza e abundância de peixes nas poças e os peixes dos trechos de riachos adjacentes.

ABSTRACT

The effect of habitat structural features and physico-chemical characteristics of the water on the composition and richness of fish assemblages in temporary ponds near streams were examined at three spatial scales: micro (between ponds), meso (between parcels) and macro (between drainage basins), in a “terra-firme” forest reserve in the Central Amazon. The fish assemblages were composed of subgroups of 18 small species. The species were widely distributed in the reserve. The assemblages had a hierarchical structure; where smaller ponds contained subgroups of the species found in larger ponds. The composition and species richness were similar between drainage basins. Fish assemblages structure was influenced by local factors related to habitat structure, such as pond area and depth, canopy cover, and hydroperiod. Physico-chemical characteristics of the water in the ponds were similar between drainage basins and they had no detectable effect on the pond fish assemblages. No relationship was found between the composition, richness or abundance of fishes in the ponds and these variables in stretches of streams adjacent to the ponds.

1 – INTRODUÇÃO

A diversidade de peixes na planície amazônica é relativamente bem documentada, com mais de 1300 espécies descritas (Lowe-McConnell 1999). Entretanto, há uma carência de coletas em ambientes como riachos de floresta de terra-firme, canais profundos dos principais rios (Bohlke *et al.* 1978, Menezes 1996), e áreas remotas e de difícil acesso.

Na Amazônia, que abriga uma das mais densas redes de riachos do mundo (Junk 1983), a maioria dos riachos de floresta possui águas ácidas com pouca quantidade de sais dissolvidos e baixa produtividade primária. A cadeia trófica nestes sistemas baseia-se na matéria orgânica proveniente da vegetação ripária (Goulding 1980, Junk 1983, Walker 1990, Lowe-McConnell 1999).

Pequenos riachos são intimamente conectados física, química e biologicamente à sua zona ripária (Murphy & Meehan 1991), onde poças temporárias são formadas durante o período chuvoso, com a própria água da chuva ou do transbordamento do riacho. As poças são relativamente pequenas e pouco profundas, com uma fase seca anual de época e duração variável, e abrigam comunidades únicas de organismos aquáticos (Collinson *et al.* 1995). A retenção da água e formação de poças temporárias parece estar relacionada ao complexo sistema de raízes dos ambientes marginais, à composição do solo, à morfologia do canal do riacho, e à queda de árvores. A forma, escala e arranjo das poças variam com a hidrologia física, e são controladas pelo clima regional e topografia (Belyea & Lancaster 2002).

Apesar da forte relação dos riachos com os ambientes marginais, há uma carência de estudos sobre as comunidades de organismos aquáticos que exploram tanto riachos quanto os corpos d'água temporários. A relação entre sistemas lóticos e áreas alagáveis, assim como a ligação dos organismos aquáticos com a área alagada, têm recebido mais atenção

em sistemas de grandes rios (p. ex. Goulding *et al.* 1988, Junk *et al.* 1989, Schiemer & Zalewski 1992, Vazzoler *et al.* 1997, Drago *et al.* 2003).

Mendonça (2002) estudou a ictiofauna de riachos na Reserva Florestal Adolpho Ducke, próxima à Manaus, Amazonas, e encontrou fortes relações dos peixes com características físico-químicas da água e estruturais do ambiente, resultando em assembleias distintas entre as duas redes de drenagem existentes na reserva. Na mesma reserva, Hero (1991) encontrou um complexo sistema de poças temporárias próximas aos riachos, onde estudou comunidades de girinos e estabeleceu a importância dos peixes na estruturação dessas comunidades.

Poças temporárias abrigam diversos grupos de anfíbios e uma rica assembleia de invertebrados (Wilbur 1980, 1997, Newman 1992, Collinson *et al.* 1995, Spencer *et al.* 1999, Beja & Alcazar 2003). Os peixes são conhecidos como estruturadores de comunidades de invertebrados em poças permanentes de áreas litorâneas, poças temporárias de sistemas alagáveis, e lagos (Mittlebach 1988, Luecke 1990, Corti *et al.* 1997). A importância dos peixes como predadores e mantenedores da diversidade de girinos em poças é bem documentada (e.g., Heyer *et al.* 1975, Kats *et al.* 1988, Hecnar & M'Closkey 1997), inclusive na Amazônia Central (e.g., Hero 1991, Magnusson e Hero 1991, Hero *et al.* 1998, 2001, Azevedo-Ramos & Magnusson 1999).

Nos trópicos, estudos enfocando assembleias de peixes em corpos d'água temporários são raros. Em regiões temperadas, alguns estudos abordaram pequenos lagos em florestas (Magnuson *et al.* 1998), de desertos (Kodric-Brown & Brown 1993), pântanos (Rahel 1984, Snodgrass *et al.* 1996), poças isoladas ou conectadas formadas no leito de riachos (Capone & Kushlan 1991, Taylor 1997) e rios (Fausch & Bramblett 1991).

As assembléias de peixes que exploram poças temporárias são dependentes da precipitação que regula o nível da água dos riachos. O nível da água pode subir e descer rapidamente, conforme a intensidade e duração das chuvas, inundando áreas marginais e eliminando barreiras terrestres à dispersão dos peixes pelo ambiente (Corti *et al.* 1997). Assim, os riachos podem servir como fonte de colonizadores para as poças.

A colonização e os aspectos físicos do ambiente, tais como diversidade de habitats e gradientes físico-químicos (Gorman & Karr 1978, Matthews & Styron 1981, Tonn & Magnuson 1982, Rahel 1984, Capone & Kushlan 1991), são importantes na estruturação de comunidades de peixes, e são os principais fatores que influenciam a distribuição das espécies numa escala local.

Padrões de distribuição de membros de assembléias têm sido usados para inferir processos que estruturam comunidades (McLain & Pratt 1999). A formação de subconjuntos hierárquicos (“nested subsets”) é um tipo de estrutura que pode ser exibida por comunidades que variam em riqueza de espécies (Kodric-Brown & Brown 1993). A distribuição hierárquica ocorre quando assembléias pobres em espécies representam subconjuntos não aleatórios das biotas de assembléias mais ricas (Patterson & Atmar 1986, Worthen 1996), sendo comuns em sistemas de ilhas e outros habitats fragmentados (Loo *et al.* 2002).

Padrões de distribuição hierárquica indicam processos afetando não somente a riqueza, mas a composição das espécies, e o estudo do grau de hierarquização das comunidades é uma ferramenta importante para a biologia da conservação (Worthen 1996). Quando comunidades são hierarquizadas e as áreas são positivamente correlacionadas com a riqueza de espécies, a preservação de um único grande fragmento de habitat poderia

proteger mais espécies do que a preservação de vários fragmentos menores (Cook 1995, Worthen 1996, Fleishman & MacNally 2001, Fleishman *et al.* 2002).

O conhecimento das distribuições dos organismos, assim como suas relações com as características do habitat, são prioritários para o estabelecimento de uma efetiva estratégia de conservação e manejo de reservas, e para isto é necessário o conhecimento das variáveis que mais influenciam a comunidade.

No Amazonas, a Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD) é uma das áreas mais estudadas da floresta amazônica, devido à proximidade com a cidade de Manaus (Ribeiro *et al.* 1999), e vem sendo estudada desde a década de 50. Os riachos que drenam a área urbana de Manaus estão todos poluídos (Silva & Silva 1993), em função do crescimento desordenado da cidade. Os loteamentos e invasões na cidade expandiram-se, chegando até os limites da RFAD, que está se tornando um grande fragmento urbano.

Apesar de serem conhecidos os padrões de distribuição e as variáveis ambientais que mais influenciam as comunidades de peixes dos igarapés desta reserva (Mendonça 2002), não são conhecidas as relações dos peixes dos igarapés com as poças marginais, e a importância destes ambientes efêmeros na manutenção de populações viáveis de peixes.

Os problemas causados pela urbanização e a proximidade da RFAD em relação à cidade de Manaus, reforçam a necessidade de um conhecimento mais amplo sobre as comunidades de peixes em floresta intacta, para poder avaliar os efeitos das atividades humanas, acumular informações sobre a distribuição das espécies e para direcionar atividades de conservação e manejo na reserva.

O objetivo deste estudo foi conhecer os efeitos de fatores estruturais do habitat e físico-químicos da água, e das escalas espaciais de amostragem sobre a distribuição, composição e riqueza das assembléias de peixes em poças temporárias na Reserva Florestal

Adolpho Ducke, e fornecer subsídios para o plano de manejo e conservação da área. O trabalho foi delineado para responder as seguintes questões: Há um padrão hierárquico na distribuição da ictiofauna de poças? Há diferenças nos fatores que afetam a composição das assembleias de peixes em micro, meso e macro escala? A riqueza e composição das assembleias de peixes de poças difere entre as duas principais redes de drenagens da reserva? As assembleias de peixes das poças respondem aos mesmos fatores que afetam os peixes nos igarapés? Pode-se prever a composição das espécies de peixes de poças através da composição das espécies presentes nos igarapés?

2 - MATERIAL E MÉTODOS

2.1- Área de Estudo

A Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD) possui 10.000 hectares e pertence ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). Está situada próxima à Manaus, com a sede localizada a 02°55'S e 59°59'W (Figura 1).



Figura 1 - Localização geográfica da Reserva Florestal Adolpho Ducke. Imagem de satélite Landsat. Fonte: Embrapa Monitoramento por Satélite, www.cnpm.embrapa.br (julho, 2003).

A RFAD é coberta por floresta tropical úmida de terra-firme com altura média de dossel entre 30 e 35 metros. Possui altitudes de 40 – 120 metros acima no nível do mar e temperatura média de 26°C, com pouca variação anual (Ribeiro *et al.* 1999). A precipitação varia de 1800 a 2800 mm por ano, com uma estação chuvosa de dezembro a maio e uma estação seca de Junho a Novembro; os meses mais chuvosos geralmente são março e abril, com mais de 300 mm de chuva por mês. A topografia da reserva é constituída de áreas de

cristas e baixios, onde correm pequenos riachos e formam-se áreas de inundação temporária. A maioria dos igarapés tem sua nascente dentro da reserva. Um platô central divide o sistema de igarapés em duas redes de drenagem, leste e oeste. Na rede oeste, as nascentes originam uma seqüência de riachos que desaguam no rio Negro (rio de água preta) e na rede leste, seguem para o rio Amazonas (rio de água branca). Atualmente, parte da Reserva está em contato com bairros da cidade densamente povoados. Apenas no limite leste a Reserva continua ligada à floresta contínua por um estreito corredor de vegetação.

2.2- Delineamento amostral

Durante o período de outubro de 2002 a novembro de 2003 foram feitas amostragens de peixes e medidas as variáveis ambientais em 82 poças temporárias, distribuídas em 28 parcelas permanentes, que também correspondem a 28 trechos de igarapé (Figura 2). Os trechos de igarapé coincidem com as parcelas estudadas por Mendonça (2002). Cada poça foi amostrada cinco vezes durante o período do estudo, em coletas bimensais. A amostragem foi delineada para acompanhar a dinâmica do sistema de poças, desde sua formação, no começo da época de chuvas, até o início do período chuvoso do ano seguinte.

Cada parcela incluiu um trecho de 50 metros de comprimento ao longo do leito do igarapé. As larguras das parcelas não foram padronizadas, e correspondiam à largura do baixio, que acabava no limite da vertente. As distâncias entre as vertentes geralmente não excediam 40 metros. Desta forma, o trecho do igarapé cortou a parcela, geralmente mais ou menos ao meio.

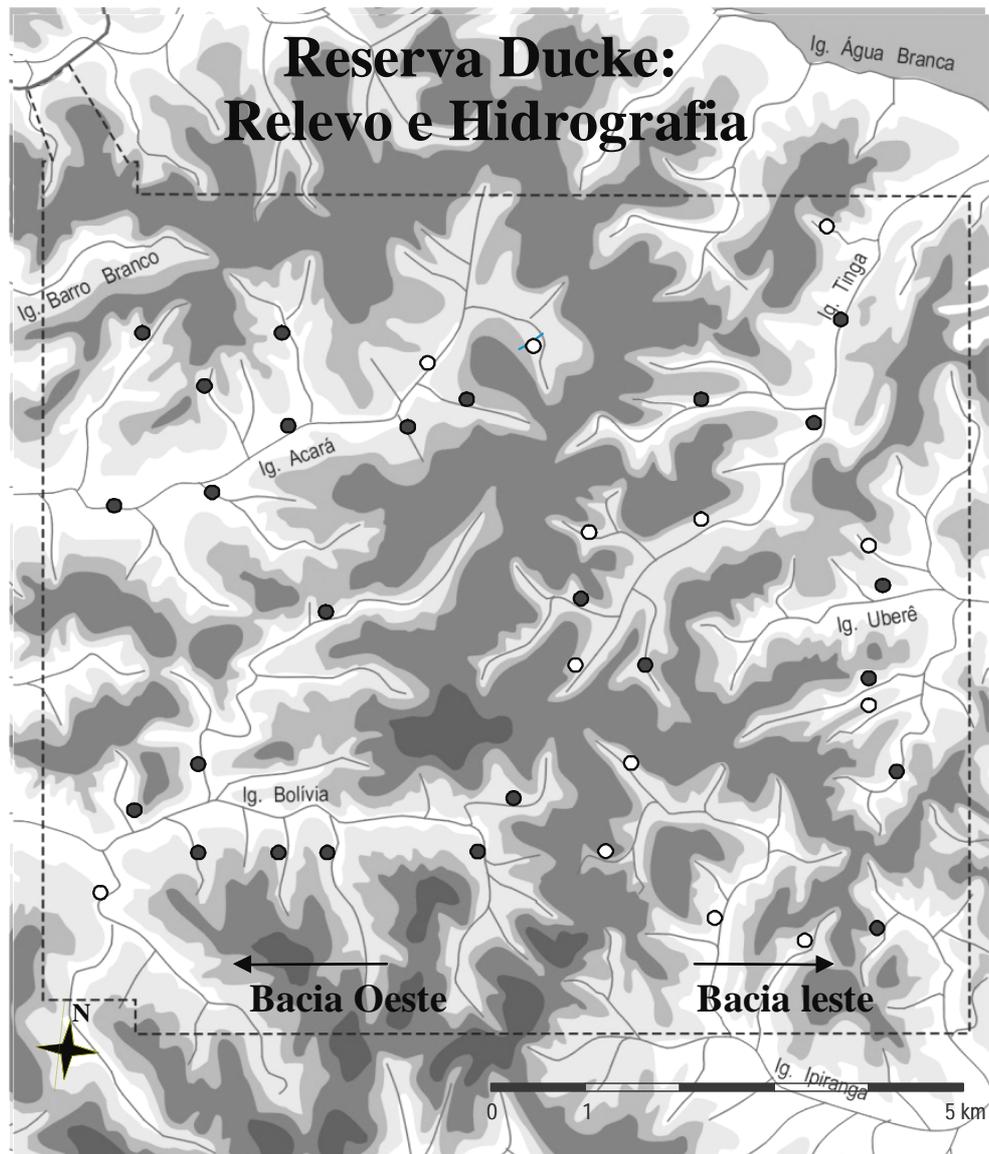


Figura 2. Mapa da Reserva Florestal Adolpho Ducke. Os pontos assinalam parcelas demarcadas no estudo de Mendonça (2002). Os pontos escuros indicam as parcelas onde foram encontradas poças.

2.3- Variáveis ambientais

A área da poça foi medida por meio da contagem de quadrados de uma tela de nylon (malha de 12 cm entre nós opostos) estendida sobre a poça. Foram feitas quatro medidas equidistantes para determinar a largura da parcela, que coincidiu com a largura do baixio. Considerei que o baixio corresponde à área plana e baixa onde encontram-se os igarapés e onde o terreno está sujeito à inundações, tendo como limite o início das vertentes.

Medidas de profundidade da água e do folhiço (folhas e galhos finos depositados no fundo das poças) foram obtidas no centro de cada quadrado da tela estendida sobre a poça, para poças pequenas. Medidas foram feitas na junção de cada quatro quadrados para poças maiores que 3m². A espessura do folhiço correspondeu à largura da camada de folhiço até o substrato do fundo da poça.

Um índice de tempo de permanência das poças (hidroperíodo) foi estimado como o número de meses de amostragem em que a poça permaneceu com água durante o estudo. Foram feitas amostragens bimestrais, de novembro de 2002 a novembro de 2003.

O grau de abertura média do dossel foi calculado com um densiômetro côncavo (Robert E. Lemmon Forest Densiometer, modelo C). Medidas foram tomadas no centro de cada quarto de área dentro das parcelas, e em cada ponto foram feitas quatro leituras, cada uma direcionada para os quatro pontos cardeais (Norte, Sul, Leste, Oeste). Para cada poça, também foram feitas medidas de abertura do dossel, com as medições feitas no centro da poça.

A largura média do canal de cada igarapé foi calculada a partir da média de 6 medidas equidistantes ao longo do trecho de 50 m. Essas medidas foram feitas em 2001 por Mendonça (2002).

A condutividade ($\mu\text{s}\cdot\text{cm}^{-1}$), temperatura ($^{\circ}\text{C}$) e oxigênio dissolvido ($\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$) foram medidos com um aparelho portátil (Aqua-CheckTM Water Analyzer Operator, O. I. Analytical). O potencial hidrogeniônico (pH) foi determinado com pHmetro portátil (Corning Inc., modelo pH-30 Sensor). Estes fatores foram medidos uma única vez, durante a primeira, segunda, ou terceira amostragem.

2.4- Amostragem de peixes

Os peixes foram coletados com peneiras plásticas e puçás, em toda a extensão das poças, inclusive entre o folhiço e substrato de fundo. Cada poça foi vasculhada repetidamente, até que nenhum espécime mais fosse encontrado num período maior que cinco minutos. Devido ao tamanho relativamente pequeno das poças amostradas, é provável que a maioria dos peixes tenha sido encontrada. Nas cinco amostragens por poça durante o estudo, todos os exemplares de peixes foram coletados e fixados, com exceção de *Rivulus* sp e *Rivulus compressus*. Durante a primeira amostragem, aproximadamente 50% dos indivíduos capturados dessas duas espécies foram soltos nas poças, após as medidas morfométricas. Os peixes coletados foram fixados em solução de formalina 10%.

A identificação das espécies foi feita com auxílio de chaves de identificação para peixes sul-americanos (Géry 1970, Kullander 1986, Mago-Leccia 1994 e Planquete *et al.* 1996) e confirmada por especialistas em sistemática de peixes do INPA. Os peixes serão depositados na Coleção de Peixes do INPA.

2.5- Tratamento e análise de dados

Os efeitos da estrutura do habitat e das características físico-químicas da água (variáveis ambientais) sobre a estrutura de assembléias de peixes em poças temporárias foram investigados em três diferentes escalas espaciais: micro-escala (entre as poças amostradas), meso-escala (entre os igarapés [=parcelas]); macro-escala (entre as duas redes de drenagem da Reserva).

Para análises em micro-escala, as poças foram consideradas como unidades amostrais (N= 25). Foi sorteada uma poça por parcela em 22 parcelas e, em três das parcelas, foram incluídas duas poças que continham espécies não encontradas em outras poças.

Para as análises em meso-escala, as parcelas (N = 25) foram utilizadas como unidades amostrais, e as variáveis ambientais relativas às poças foram representadas por médias ponderadas pela área total de poças na parcela.

Nas análises em macro-escala, foram investigados os efeitos das duas principais redes de drenagem existentes na Reserva Ducke sobre as variáveis ambientais, e sobre a composição e riqueza de espécies de peixes. Nesta escala, foram utilizadas análises de variância e covariância, simples (ANOVA e ANCOVA) e múltiplas (MANOVA e MANCOVA).

As análises da estrutura das assembléias de peixes foi realizada por meio de PCoA (Análise de Coordenadas Principais), através de eixos ortogonais, que representam a composição das assembléias. A matriz de associação usado no PCoA foi construída usando a distância de Bray Curtis, depois de padronizar as unidades amostrais (poças ou parcelas, dependendo da análise) por divisão pela soma dos indivíduos. Este procedimento resulta numa distância métrica, e provavelmente euclidiana (Legendre & Legendre 1983). Quando

usado com dados de presença-ausência, o índice de Bray Curtis é equivalente ao índice de Sorensen (Legendre & Legendre 1983).

Ordenações por meio de Escalonamento Multidimensional (MDS) também têm sido um método eficiente na recuperação de gradientes ecológicos (Faith *et al.* 1987, Minchin 1987). No entanto, Anderson & Willis (2003) alegaram que este tipo de análises são válidos somente para eixos derivados de análises “eigen”, como Análises de Componentes Principais (PCA), ou Análises de Coordenadas Principais (PCoA), porque eixos derivados de MDS não são perfeitamente ortogonais.

Foram feitas ordenações utilizando dados de abundância (quantitativos) e de presença-ausência (qualitativos) das espécies nas poças. Dados de abundância tendem a dar mais peso às espécies mais comuns, porque estas espécies geralmente têm diferenças numéricas maiores entre parcelas. Dados de presença-ausência tendem a dar mais peso às espécies raras, porque as espécies mais abundantes tendem a ocorrer em todas as parcelas.

As relações entre as variáveis ambientais (independentes) e a composição das espécies nas poças, representadas pelos primeiros 3 eixos dos PCoAs, foram investigadas por meio de regressões múltiplas multivariadas. Foram usadas 3 dimensões (eixos) da PCoA, que representaram mais de 70% da variação nos dados qualitativos e quantitativos originais. A variação é indicada pelo valor de r^2 , obtido através de uma regressão entre os dados de entrada e de saída da ordenação.

Regressões múltiplas foram utilizadas para analisar o efeito das variáveis sobre a riqueza das assembléias de peixes. Índices de tolerância (Tol.) $<0,1$ foram usados como indicadores de potenciais problemas com multicolinearidade, como sugerido por Kirby (1993).

Para determinar se as assembléias de peixes têm um padrão de distribuição hierárquico, e para quantificar este padrão, foi usado o programa Nested Temperature Calculator (Atmar & Patterson 1995). Este programa utiliza a estrutura da matriz de presença-ausência de espécies para calcular a “temperatura” (T) da matriz* e fazer inferências sobre o grau de ordem e desordem na distribuição das espécies e estimar o risco de extinção de populações individuais dentro de um arquipélago ou ilha, nos quais as assembléias de espécies vivem. A temperatura pode variar entre 0° para um sistema perfeitamente hierárquico e 100° para um sistema completamente aleatório (Atmar & Patterson 1993). Foram feitas 1000 simulações de Monte-Carlo para gerar matrizes randômicas, e as distribuições dos valores de T dessas matrizes foram usadas para determinar a significância do valor de T no conjunto de dados da matriz original.

Foi usado o programa PATN (Belbin 1992) para as análises de PCoA, e o programa SYSTAT 8.0 (Wilkinson 1998) para as demais análises.

3 – RESULTADOS

3.1- Características das poças

Foram amostradas 83 poças em 28 parcelas, de um total de 48 parcelas demarcadas inicialmente. Não foram encontradas poças em vinte parcelas com igarapés. Das parcelas com poças, 16 estavam localizadas na rede de drenagem oeste e 12 na rede leste. O número de poças em cada parcela variou de 1 a 7.

Das 28 parcelas, em apenas 25 foi possível medir todas as variáveis físico-químicas da água. Quando as medições foram feitas, as poças de três parcelas tinham secado. Portanto, estas poças foram excluídas das análises que utilizou as variáveis físico-químicas.

Houve amplas variações na maioria das características físico-químicas e estruturais entre as poças amostradas. As poças tiveram águas ácidas (pH 3,60 – 6,20), com pouco oxigênio dissolvido (\bar{X} = 2,20 mg.l⁻¹, DP = ± 0,82), pouca variação em temperatura (\bar{X} = 24,47, DP = ± 1,15), e condutividade média (\bar{X} = 22,7 μ s.cm⁻¹, DP = ± 11,27). As poças foram pequenas (\bar{X} = 2,20 m², DP = ± 2,54) e com pouca profundidade (\bar{X} = 10,97 cm, DP = ± 8,36).

A cobertura vegetal nas parcelas foi densa com pequena abertura do dossel (\bar{X} = 4,54%, DP = ± 1,91). O substrato de fundo nas poças foi geralmente constituído de argila, material vegetal em decomposição e, em algumas poças mais próximas ao igarapé, de areia. Houve uma camada espessa de folhiço na maioria das poças amostradas durante todo o ano. A distância entre a poça e o riacho não foi incluída nas análises devido às colinearidades desta variável com outras, como área e a profundidade da água nas poças, que desestabilizou as análises. De qualquer forma, esta variável não representou adequadamente o isolamento das poças ao riacho, porque enchentes foram freqüentes, que permitiram a maior parte das espécies alcançar a maioria das poças.

O tempo de duração das poças (hidroperíodo) variou desde poucos dias a 12 meses. No entanto, quando as parcelas foram demarcadas, nenhuma poça ainda havia se formado.

3.2- Distribuição, composição e riqueza de espécies

Foram encontradas 18 espécies de peixes nas poças, distribuídas em 6 ordens e 9 famílias (Tabela 1). Destas espécies, 14 já haviam sido registradas em sistemas de igarapés da Reserva por Mendonça (2002).

Os Characiformes, com quatro famílias e 10 espécies encontradas neste estudo, formaram o grupo com maior riqueza de espécies. Os Cyprinodontiformes, representados

por duas espécies de *Rivulus*, uma delas ainda sendo descrita, tiveram maior abundância, com 51% dos 1486 indivíduos coletados. As cinco espécies mais abundantes (*Rivulus* sp., 42,7%; *Pyrrhulina brevis*, 13,1%; *Copella nigrofasciata*, 12,2%; *Rivulus compressus*, 8,3%; *Hyphessobrycon melazonatus*, 6%) representaram 82,4% de todos os indivíduos encontrados. Das 18 espécies registradas, 13 (72%) foram encontradas em ambas as redes de drenagem. Três espécies foram coletadas somente na rede oeste, e duas foram encontradas somente na rede leste. O número de espécies por poça variou de 1 a 10. As espécies encontradas em apenas uma rede ocorreram somente em uma ou duas parcelas.

As espécies mais amplamente distribuídas pela Reserva foram *Rivulus* sp., encontrada em 27 das 28 parcelas, *Rivulus compressus*, em 18 parcelas, *Erythrinus erythrinus* em 16 parcelas e *Pyrrhulina brevis* em 15 parcelas.

As espécies apresentaram um padrão de distribuição mais hierárquico que o esperado para uma distribuição aleatória das espécies entre as parcelas ($T = 10.68^{\circ}$, $P < 0.001$). As parcelas mais pobres em espécies representaram um sub-conjunto daquelas com maior número de espécies (Figura 3). A ordenação das parcelas pela riqueza foi correlacionada com a ordenação das parcelas pela área das poças ($r = 0,68$).

Tabela 1 – Lista de espécies e número de indivíduos coletados, por rede de drenagem (leste e oeste) e por sistema de igarapés, em poças temporárias da Reserva Ducke.

	OESTE		LESTE			Total
	Bolívia	Acará	Tinga	Úbere	Ipiranga	
CHARACIFORMES						
CHARACIDAE						
<i>Hyphessobrycon melazonatus</i>	65	15	6	-	4	90
CRENUCHIDAE						
<i>Crenuchus spilurus</i>	2	9	14	21	-	46
<i>Microcharacidium eleotrioides</i>	7	-	-	-	-	7
<i>Poecilocharax weitzmani</i>	58	-	-	-	-	58
ERYTHRINIDAE						
<i>Erythrinus erythrinus</i>	7	14	6	10	1	38
<i>Hoplias malabaricus</i>	3	8	1	2	-	14
LEBIASINIDAE						
<i>Coppela nigrofasciata</i>	11	20	72	79	-	182
<i>Nannostomus cf. limatus</i>	6	-	-	-	-	6
<i>Pyrrhulina brevis</i>	150	20	18	5	2	195
<i>Pyrrhulina laeta</i>	1	-	-	3	-	4
PERCIFORMES						
CICHLIDAE						
<i>Aequidens pallidus</i>	13	4	-	3	-	20
<i>Apistogramma agassizi</i>	4	-	5	-	-	9
<i>Apistogramma aff. hypolitae</i>	-	-	2	18	-	20
CIPRINODONTIFORMES						
RIVULIDAE						
<i>Rivulus compressus</i>	21	51	13	33	5	123
<i>Rivulus sp.</i>	202	180	172	56	25	635
GYMNOTIFORMES						
GYMNOTIDAE						
<i>Gymnotus cf. cataniapo</i>	-	-	1	-	-	1
SILURIFORMES						
CALLICHTHYIDAE						
<i>Callichtys callichtys</i>	3	-	3	1	26	33
SYNBRANCHIFORMES						
SYNBRANCHIDAE						
<i>Synbranchus marmoratus</i>	1	1	2	1	-	5
Total de indivíduos	554	322	315	232	63	1472

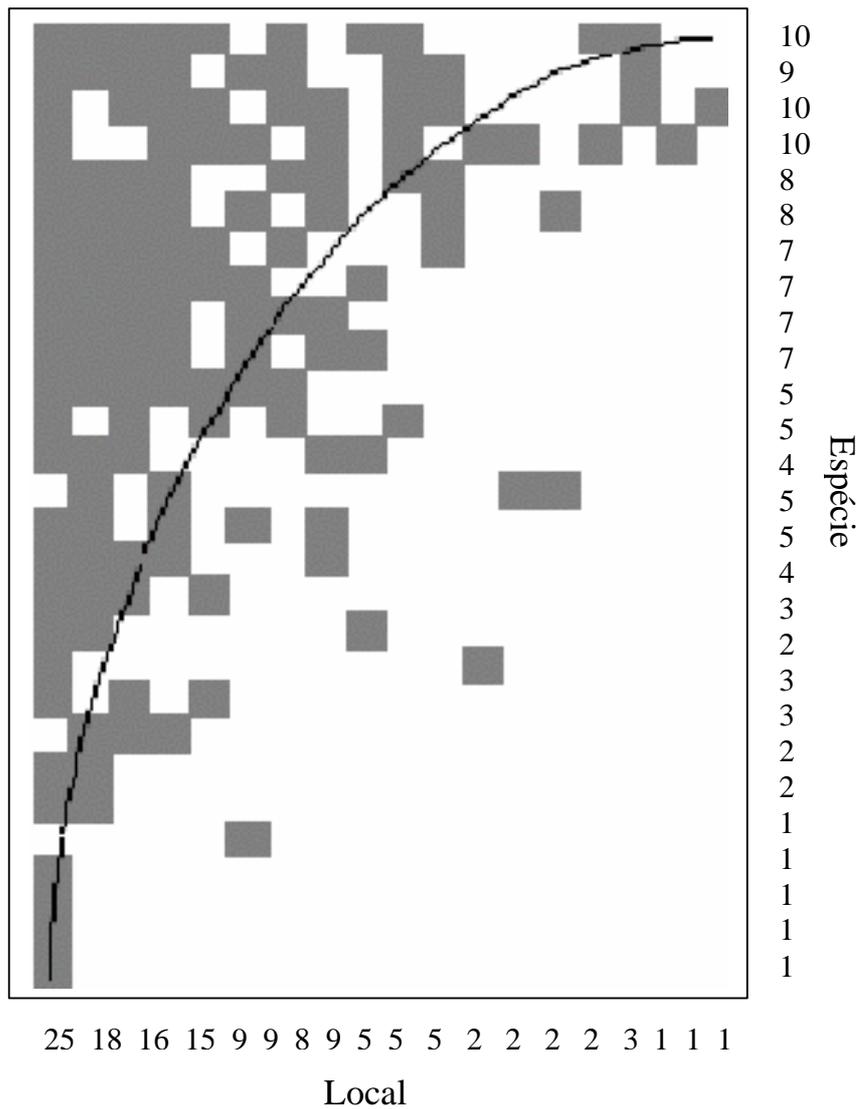


Figura 3. Matriz de presença-ausência, indicando uma distribuição hierárquica das assembléias de peixes. Os locais são arranjados em linhas e as espécies em colunas. A linha diagonal representa a isóclina da hierarquia perfeita. A matriz é reorganizada ordenando as linhas (espécies) e colunas (locais/parcelas), da mais generalista a mais especialista, de forma a maximizar a estrutura hierárquica.

3.3- Relações entre as variáveis ambientais e a ictiofauna

3.3.1- Micro-escala (entre poças)

A composição da ictiofauna foi representada por três eixos do PCoA, que explicaram grande parte da variação dos dados, tanto quantitativa ($r^2 = 0,74$) quanto qualitativamente ($r^2 = 0,87$). A regressão múltipla multivariada indicou que a composição de espécies, baseada em dados de abundância, foi marginalmente relacionada com a área da poça (Pillai Trace (PT) = 0,40; $F_{3,14} = 3,161$; $P = 0,058$), mas não com a profundidade média (PT = 0,07; $F_{3,14} = 0,381$; $P = 0,765$), profundidade média do folhiço (PT = 0,133; $F_{3,14} = 0,718$; $P = 0,558$), pH (PT = 0,153; $F_{3,14} = 0,840$; $P = 0,492$), condutividade (PT = 0,08; $F_{3,14} = 0,43$; $P = 0,730$), oxigênio dissolvido (PT = 0,117; $F_{3,14} = 0,617$; $P = 0,616$), abertura do dossel (PT = 0,331; $F_{3,14} = 2,314$; $P = 0,120$) ou hidroperíodo (PT = 0,278; $F_{3,14} = 1,796$; $P = 0,194$).

Na regressão múltipla multivariada, utilizando dados de presença ausência das espécies, os eixos do PCoA foram relacionados com algumas variáveis estruturais do habitat, como abertura do dossel (PT = 0,61; $F_{3,14} = 7,313$; $P = 0,003$)(Fig. 4), profundidade média da água (PT = 0,42; $F_{3,14} = 3,433$; $P = 0,047$)(Fig. 5), e permanência da poça (PT = 0,53; $F_{3,14} = 5,366$; $P = 0,011$)(Fig. 6), mas não com área da poça (PT = 0,229; $F_{3,14} = 1,384$; $P = 0,289$) ou profundidade do folhiço (PT = 0,199; $F_{3,14} = 1,161$; $P = 0,359$). Não houve relações significativas com as características físico-químicas da água nas poças: (pH: PT = 0,320; $F_{3,14} = 2,193$; $P = 0,134$; condutividade: PT = 0,168; $F_{3,14} = 0,946$; $P = 0,445$; ou oxigênio dissolvido: PT = 0,197; $F_{3,14} = 1,141$; $P = 0,367$).

O padrão de distribuição das espécies ao longo do gradiente de abertura do dossel não foi claro (Fig. 4). A maioria das espécies foi limitada às partes restritas do gradiente e ocorreram em 1-3 poças, o que pode indicar um padrão aleatório. Somente *Crenuchus*

spilurus e *Erythrinus erythrinus* ocorreram numa parte limitada do gradiente e foram encontradas em muitas poças. Essas espécies ocorreram em poças com dossel mais aberto.

As espécies apresentaram distribuição hierárquica com relação ao gradiente de profundidade, sendo que grande parte das espécies ocorrem nas poças mais profundas. As espécies mais comuns no sistema de poças, *Rivulus* sp. e *Rivulus compressus*, tiveram maior ocorrência e abundância em poças menores, em relação às outras espécies. As espécies mais raras ocorreram em poças mais profundas, mas somente em 1 ou 2 poças, não sendo possível fazer inferência sobre os fatores afetando estas espécies individualmente (Fig. 5).

Poças com hidroperíodo mais longo abrigaram mais espécies. Todas as espécies, com exceção de *Callichthys calichthys*, ocorreram em poças com índice de permanência 5, ou seja, as que permaneceram com água durante todo o estudo. A única espécie presente em poças com índices de permanência de 1 a 5 foi *Rivulus* sp. (Fig. 6).

Regressão múltipla indicou que o número de espécies por poça foi significativamente relacionado com a área da poça, AR (P = 0,003; Tol.= 0,52); abertura do dossel, DO (P=0,05; Tol.= 0,62) e permanência da poça, HI (P = 0,016; Tol.= 0,66) (Fig. 7), mas não com a profundidade média, PM (P = 0,291; Tol.= 0,35); profundidade do folhicho, PF (P = 0,429; Tol. = 0,63); potencial hidrogeniônico, pH (P = 0,121, Tol.= 0,49); condutividade, CO (P = 0,385; Tol.= 0,60); ou oxigênio dissolvido, OX (P = 0,219; Tol. = 0,60) (RIQ = - 8,93 + 0,61AR + 0,08PM - 0,10PF + 0,94PH - 0,30CO + 0,70OX + 0,44DO + 0,93HI; R² = 0,75; F = 8,16; P = 0,001) (Fig. 7).

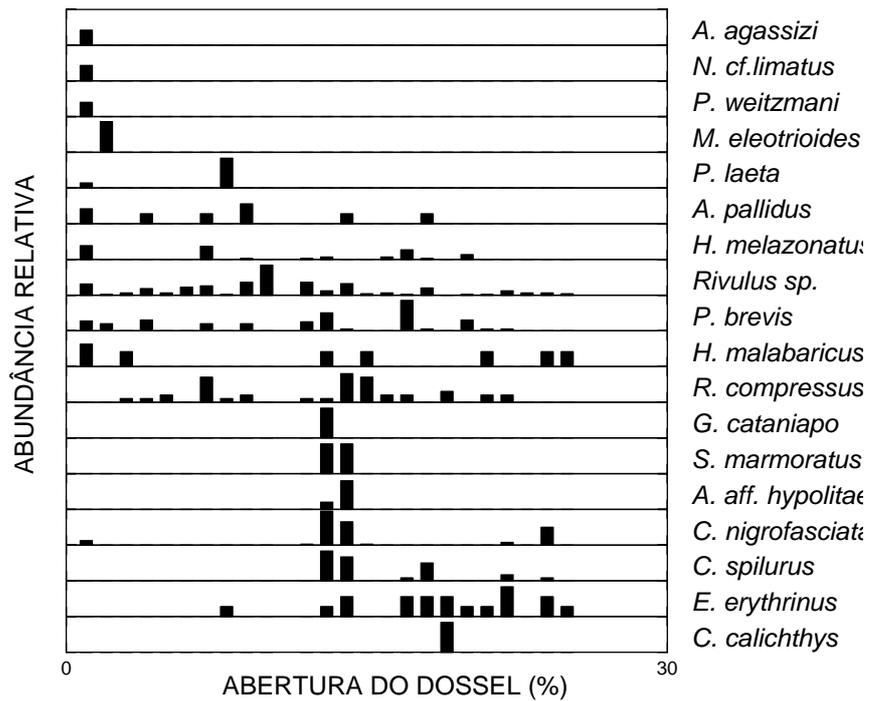


Figura 4. Distribuição das abundâncias das espécies de peixes em relação ao gradiente ordenado de abertura do dossel.

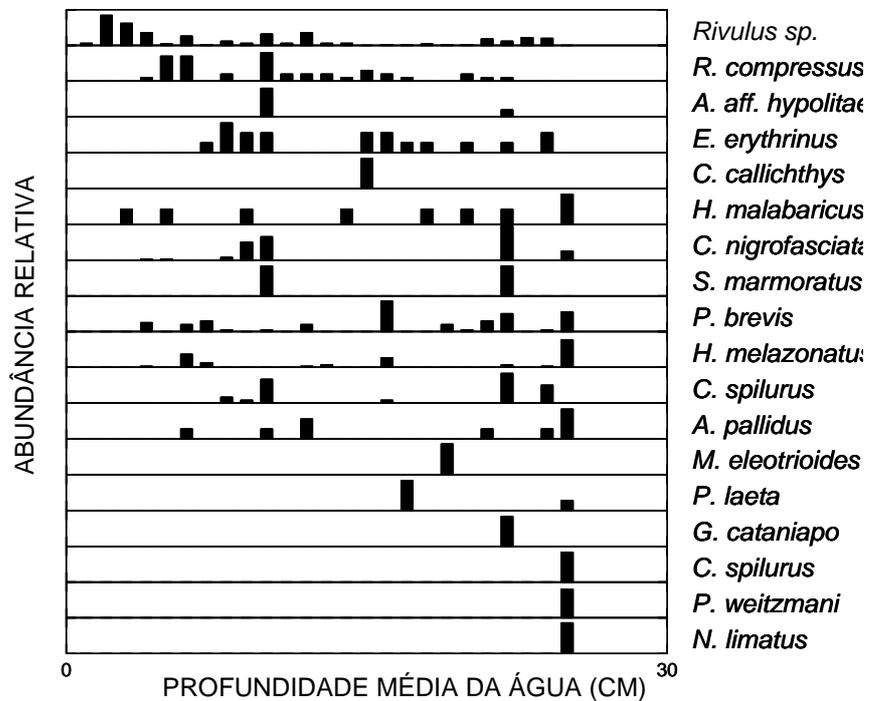


Figura 5. Distribuição das abundâncias das espécies em relação ao gradiente ordenado de profundidade média da água.

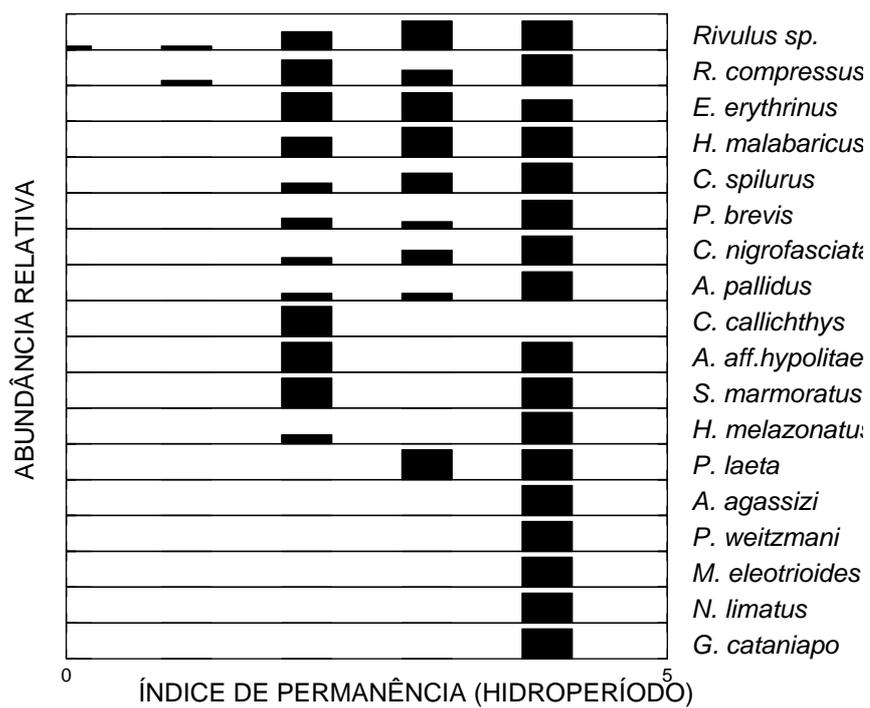


Figura 6. Número de poças nas categorias de hidropériodo em que cada espécie ocorreu.

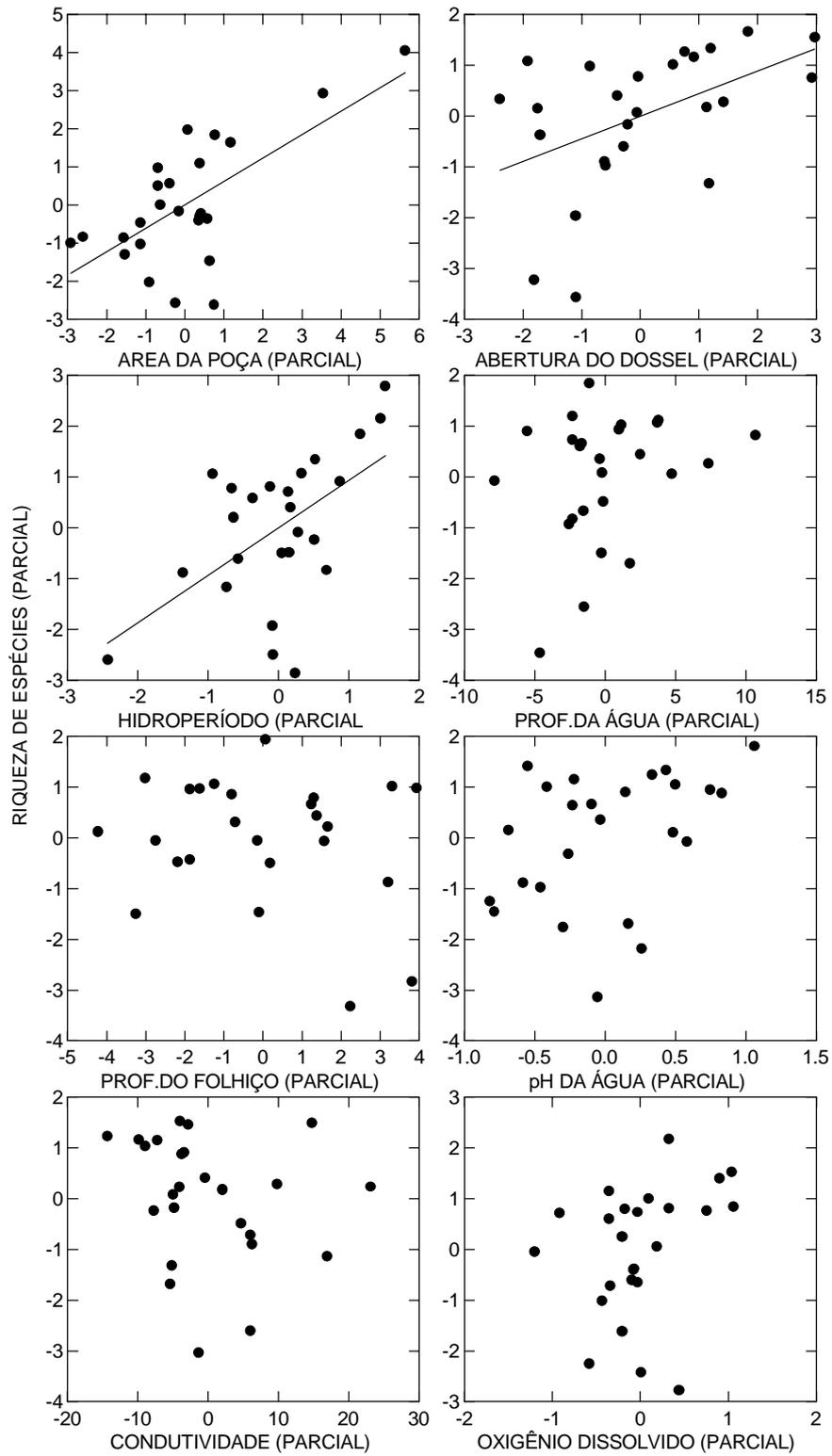


Figura 7. Regressões parciais do efeito das variáveis ambientais sobre a riqueza de espécies de peixes encontradas nas poças.

3.3.2- Meso-escala (entre parcelas)

A PcoA usada para ordenar as parcelas em relação as assembléias de peixes, captou grande parte da variação para dados quantitativos ($r^2=0,72$) e qualitativos ($r^2= 0,82$) nos primeiros 3 eixos.

Para dados quantitativos, a regressão múltipla multivariada não encontrou relações significativas da composição de espécies com a área da poça (PT = 0,152; $F_{3,14} = 0,839$; P = 0,495), largura do igarapé (PT = 0,167; $F_{3,14} = 0,933$; P = 0,495) profundidade média da água nas poças (PT = 0,370; $F_{3,14} = 2,743$; P = 0,083), profundidade média do folhiço (PT = 0,159; $F_{3,14} = 0,885$; P = 0,473) pH (PT = 0,119; $F_{3,14} = 0,630$; P = 0,608), condutividade (PT = 0,038; $F_{3,14} = 0,185$; P = 0,905), oxigênio dissolvido (PT = 0,074; $F_{3,14} = 0,375$; P = 0,772) ou abertura do dossel na parcela (PT = 0,120; $F_{3,14} = 0,637$; P = 0,604).

Na regressão múltipla multivariada com dados de presença-ausência, a composição da ictiofauna teve uma tendência de variar com a área da poça (PT = 0,398; $F_{3,14} = 3,09$; P = 0,061), mas não com os outros fatores: largura do igarapé (PT = 0,253; $F_{3,14} = 1,583$; P = 0,238) profundidade média da água nas poças (PT = 0,244; $F_{3,14} = 1,504$; P = 0,257), profundidade média do folhiço (PT = 0,294; $F_{3,14} = 1,939$; P = 0,170) pH (PT = 0,009; $F_{3,14} = 0,042$; P = 0,988), condutividade (PT = 0,044; $F_{3,14} = 0,217$; P = 0,883), oxigênio dissolvido (PT = 0,034; $F_{3,14} = 0,164$; P = 0,919) ou abertura do dossel na parcela (PT = 0,069; $F_{3,14} = 0,344$; P = 0,794)].

As características medidas explicaram aproximadamente 66,1% da variabilidade na riqueza de espécies em parcelas (Regressão múltipla: $RIQ = 0,81 + 0,29AR + 0,07LI + 0,26PM - 2,95PF + 0,17PH + 0,01CO - 0,39OX + 0,22DP$; $R^2 = 0,66$; F = 8,16; P = 0,010) (Fig. 8). A riqueza de espécies foi significativamente relacionada com área coberta média por poça (AR, P = 0,001; Tol.= 0,65) e profundidade média da água nas poças (PM, P =

0,009; Tol.= 0,64), mas não com largura do igarapé (LI, P = 0,872; Tol.= 0,74), profundidade média do folheto (PF, P = 0,18; Tol.= 0,46, potencial hidrogeniônico (PH, P = 0,82, Tol.= 0,74), condutividade (CO, P = 0,80; Tol.= 0,78), oxigênio (OX, P = 0,57; Tol.= 0,75) ou abertura do dossel na parcela (AD, P = 0,55; Tol.= 0,80) (Fig. 8).

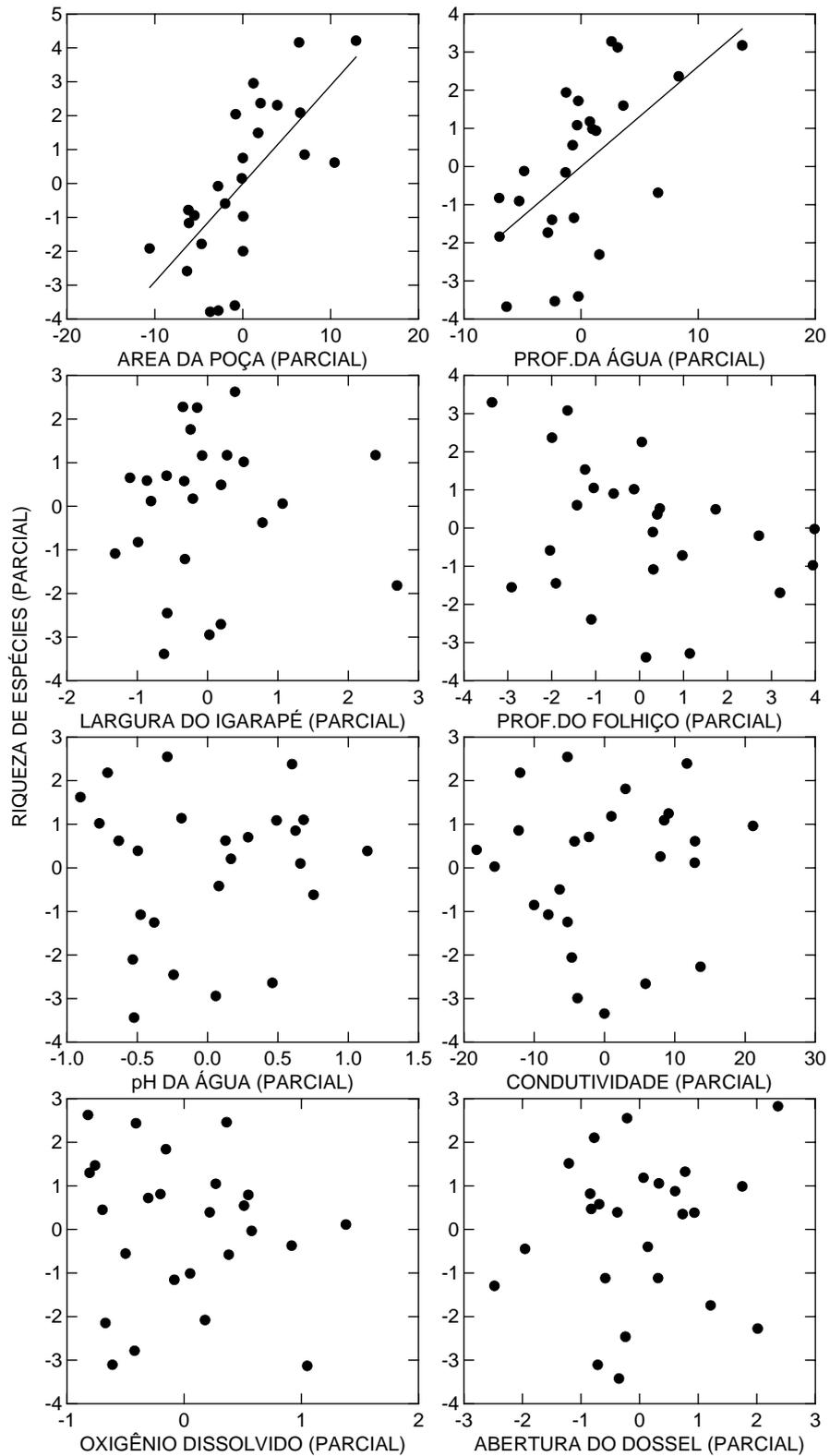


Figura 8. Regressões parciais do efeito das variáveis ambientais sobre a riqueza de espécies de peixes encontradas nas parcelas.

3.3.3- Macro-escala (entre redes de drenagem)

A composição das assembléias não foi significativamente diferente entre as drenagens em análises simples, utilizando dados de presença-ausência das espécies (MANOVA: Pillai Trace (PT) = 0,155; $F_{3,21} = 1,286$; $P = 0,305$) ou dados de abundância (MANOVA: PT = 0,180; $F_{3,21} = 1,536$; $P = 0,235$), ou em análises junto às outras variáveis (MANCOVA: [presença-ausência: PT = 0,186; $F_{3,13} = 0,987$; $P = 0,429$]; [abundância: PT = 0,137; $F_{3,13} = 0,689$; $P = 0,575$]). A riqueza de espécies por parcela não variou entre as duas redes de drenagem, tanto nas análises simples (ANOVA: $P = 0,662$; $r^2 = 0,008$) como quando as outras variáveis ambientais foram incluídas (ANCOVA: $P = 0,861$; $R^2 = 0,662$)

3.4- Relação entre os peixes das poças e dos igarapés

Não houve relação significativa entre as abundâncias das espécies de peixes nos igarapés, registradas por Mendonça (2002), e as abundâncias destas espécies nas poças, quando foram incluídas todas as espécies encontradas nas poças ($P = 0,095$; $r^2 = 0,164$) (Fig. 9). Para as espécies em comum entre as poças e os igarapés, houve uma tendência para o número de indivíduos na poça covariar com o número de indivíduos da espécie no igarapé ($P = 0,057$), mas o modelo tinha pouca capacidade de previsão ($r^2 = 0,27$).

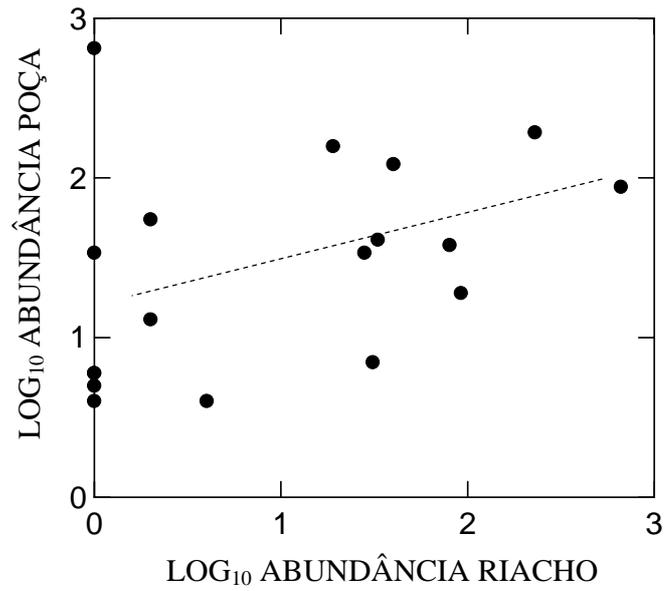


Figura 9. Relação entre abundância de espécies de peixes nas poças e as mesmas espécies em riachos adjacentes da Reserva Ducke.

4 – DISCUSSÃO

4.1- Distribuição e composição de espécies

Assembléias de peixes tropicais estão entre as assembléias de vertebrados mais diversas, taxonomica e ecologicamente. Nos sistemas lóticos dulciaquícolos da região Neotropical e Central, a ictiofauna é geralmente dominada por Characiformes, seguido de Siluriformes, Perciformes (notadamente Cichlidae) e Gymnotiformes, enquanto Cyprinodontiformes e Synbranchiformes contribuem com poucas espécies para as comunidades (Goulding *et al.* 1988, Lowe-McConnell 1999). No sistema de igarapés da Reserva Ducke, Mendonça (2002) encontrou predominância de Characiformes e Siluriformes, constituindo mais da metade das espécies amostradas, e os Gymnotiformes apresentaram maior riqueza que Cichlidae.

Apesar dos igarapés da Reserva Ducke servirem como fonte dispersora das espécies encontradas em poças temporárias marginais, o padrão de dominância das espécies é diferente entre os dois sistemas. Nas poças da Reserva, Characiformes constituíram mais da metade das espécies encontradas, seguidos de Perciformes e Cyprinodontiformes, enquanto Siluriformes, Synbranchiformes e Gymnotiformes foram representados por apenas uma espécie cada.

Grande parte das espécies encontradas nas poças são comuns e amplamente distribuídas em igarapés da Amazônia Central, como observado por Knöppel (1970), Silva (1993), Sabino e Zuanon (1998), Buhrnheim & Cox-Fernandes (2001) e Buhrnheim (2002), que encontraram estas espécies geralmente em corpos d'água pequenos e pouco profundos, como igarapés de 1ª ordem e/ou ambientes marginais de igarapés maiores.

As assembléias de peixes que compõem a ictiofauna de poças da Reserva Ducke são, provavelmente, um grupo de espécies especializadas e adaptadas a ambientes de águas

ácidas e com baixos níveis de oxigênio dissolvido, suportando também as variações nas condições físico-químicas da água nos igarapés. As espécies que exploram somente os igarapés, onde há altas concentrações de oxigênio dissolvido, aparentemente são pouco tolerantes à carência de oxigênio. Seriam necessários estudos fisiológicos comparativos, entre as espécies que também exploram as poças e as que ocorrem somente nos igarapés, para avaliar até onde as tolerâncias fisiológicas destas espécies são responsáveis pelos seus padrões de distribuição.

Sítios exibindo características ambientais similares, como poças temporárias, podem ter faunas dissimilares por causa das chances diferenciadas de colonização e extinção para cada espécie. Durante as inundações, a maioria das espécies tem a oportunidade de dispersar pelo sistema inteiro. Entretanto, as espécies do gênero *Rivulus* podem pular fora da água e locomover-se por terra, e podem sobreviver por 25-60 horas fora da água, em meio úmido (Seghers 1978, Bastos 1979). Na Reserva Ducke, *Rivulus* sp., *Rivulus compressus* e *Pyrrhulina* podem colonizar áreas além do alcance direto da área de inundação, saltando pelo ambiente (observação pessoal).

Nos igarapés da Reserva, Mendonça (2002) encontrou poucos indivíduos de *Rivulus compressus* e nenhum indivíduo de *Rivulus* sp. A pouca utilização dos igarapés pelas espécies de *Rivulus* pode estar associada à presença de predadores de maior porte nos igarapés, que encontram restrições físicas e fisiológicas para explorar poças marginais. Fraser e Gilliam (1992) documentaram que uma invasão de poças por *Hoplias* causou severos impactos sobre as populações de *Rivulus*. Seghers (1973) associou a raridade ou ausência de *Rivulus* em grandes rios à presença de grandes peixes predadores.

A presença de predadores pode explicar a ausência de *Rivulus* nos igarapés, mas não suas altas abundâncias nas poças. Além da ausência de predadores, os peixes podem obter

outras vantagens em colonizar poças, tais como a exploração de fontes exclusivas de alimento, onde a produtividade local é maior que em igarapés, e como locais viáveis para reprodução e crescimento seguro da progênie (e.g. Bayley 1988, Mérigoux & Ponton 1999). Peixes que exploram ambientes alagáveis mostram grande diversidade de estratégias reprodutivas como resultado, principalmente, de rápidas flutuações no nível da água e às freqüentes e extremas condições físicas e químicas impostas pelo regime de inundação (Bialletzki *et al.* 2002).

Muitos peixes conseguem voltar ao igarapé antes que a poça seque, mas outros permanecem e acabam morrendo, extinguindo localmente as populações nas poças. É provável que a extinção local não seja um fator crítico para os peixes dessas poças, já que a maioria das espécies continua nos igarapés. Nos Llanos Venezuelanos, pelo menos duas espécies de peixes, um peixe anual (*Rachovia maculipinnis*) e uma enguia (*Synbranchus marmoratus*) podem sobreviver por vários meses na ausência de água superficial (Winemiller 1996). *S. marmoratus* ocorre na Reserva Ducke, mas não é conhecido se outras espécies podem sobreviver nas poças sem água superficial.

4.2- Estrutura das assembléias de peixes

A composição das assembléias teve uma estrutura hierárquica bem definida. Este padrão pode ser resultado de diferentes habilidades de dispersão e colonização entre espécies, diferentes vulnerabilidades à extinção local e/ou diferentes requerimentos de hábitat (Cutler 1994, Worthen 1996).

Os resultados sugerem que a colonização repetida por peixes de poças é um forte mecanismo na geração e manutenção da estrutura hierárquica, devido a conexões temporárias entre as poças e os igarapés durante fortes chuvas. Cook & Quinn (1995)

demonstraram a importância da colonização na formação de estruturas hierárquicas usando mais de 50 conjuntos de dados publicados sobre biogeografia de ilhas.

As inundações periódicas dos igarapés proporcionam oportunidades semelhantes de colonização para a maioria das espécies de peixes que exploram estes ambientes temporários marginais. As espécies de *Rivulus* aparentemente não apresentam seletividade quanto à área ou profundidade das poças. O que diferencia *Rivulus* e *Pyrrhulina* das demais espécies é a capacidade de migrar entre poças durante as chuvas, o que faz com que a decisão de ocupar um certo local não seja tão crucial como para as demais espécies, pois uma escolha errada pode resultar na morte por dissecação das poças. Pode ser que algumas espécies deixem ovos que resistam à dissecação das poças. Esta estratégia é bem conhecida para Cyprinodontiformes (Costa 1998). No entanto, *Rivulus* é o único gênero deste grupo que não utiliza esta estratégia.

Os processos de colonização e extinção local tendem a ser altamente estocásticos. Porém, No sistema de poças em estudo, os processos de colonização aparentam ser determinísticos e previsíveis, como observado por Kodrick-Brown & Brown (1993), em assembleias de peixes em poças no deserto australiano. Segundo esses autores, a aparente variação estocástica na composição de comunidades em outros estudos pode ser atribuída à falta de importância dada a eventos históricos e algumas variáveis ambientais.

O número de espécies foi altamente relacionado com o tamanho das poças, indicando que a distribuição hierárquica das assembleias está ligada à área dos corpos de água colonizados. Segundo Fleishman & MacNally (2001), se a riqueza de espécies é correlacionada com a área e a biota é hierarquizada, a riqueza de espécies poderia ser maior em uma área extensiva do que em vários sítios menores. Desta forma, para sistemas de poças, seria mais eficiente a conservação de áreas com baixios maiores, onde são

encontrados um maior número de poças e, conseqüentemente, existe maior probabilidade de encontrar poças grandes, as quais suportam mais espécies. Não foram encontradas evidências de que as poças menores e as poças nos igarapés pequenos, possuam comunidades únicas, mas a manutenção dos igarapés de 1ª ordem (cabeceiras) é necessária para manter as condições nos baixios maiores, dos igarapés de 3ª ordem.

4.3- Relações entre as variáveis ambientais e a ictiofauna

Neste estudo, foi demonstrada a existência de um padrão nas assembléias de peixes de poças, e que este está relacionado a gradientes físicos estruturais do ambiente, geralmente associados com disponibilidade de água, como a área, profundidade e persistência das poças, e abertura do dossel. As variáveis físico-químicas da água não influenciaram a estrutura das assembléias, apesar de ser bem documentada a influência que esses fatores exercem sobre a estrutura das comunidades aquáticas (Schäfer 1985, Allan 1995).

Poças maiores suportaram maior número de espécies de peixes. O tamanho da área pode ter um forte efeito na composição de espécies locais em sistemas aquáticos (Rahel 1984, Taylor 1997, Magnuson *et al.* 1998), inclusive em poças temporárias, onde este padrão é comum (Ebert & Balko 1987). Kodrick-Brown & Brown (1993) mostraram que área e permanência da poça foram importantes determinantes de riqueza de espécies em poças de deserto, na Austrália. Segundo Kiflawi *et al.* (2003), poças maiores são maiores “alvos” para colonizadores, e freqüentemente oferecem maior diversidade de microhabitats, diminuindo a propensão à extinção local, por sustentar maiores populações e/ou oferecer condições físico-químicas mais estáveis.

As espécies encontradas nas poças apresentaram distribuições hierárquicas com relação à profundidade da água. A maioria das espécies ocorreram em profundidades

superiores a 15 cm, inclusive as espécies com pouca ocorrência nas poças. A espécie mais tolerante à baixa profundidade foi *Rivulus* sp., sendo a única espécie encontrada em profundidades inferiores a 1 cm. Possivelmente, áreas mais profundas oferecem proteção contra predadores terrestres, e águas rasas protegem peixes pequenos de piscívoros, como já demonstrado em riachos temperados e tropicais (Power *et al.* 1989, Harvey & Stewart 1991). Capone & Kushlan (1991) também encontraram relação positiva entre riqueza de espécies e profundidade e persistência das poças no leito de riachos temperados.

Em muitas poças temporárias a riqueza de espécies é fortemente influenciada pelo hidroperíodo (Schneider & Frost 1996, Spencer *et al.* 1999), sendo as poças mais duradouras suportam maior número de espécies, tanto para peixes (Azevedo-Ramos *et al.* 1999), como invertebrados (Schneider & Frost 1996, Corti *et al.* 1997, Spencer *et al.* 1999). O hidroperíodo influencia o período durante o qual a poça está disponível para colonização (Beja & Alcazar 2003). Desta forma, as poças que permanecem com água por mais tempo estão expostas a um maior número de colonizadores. As poças com maior persistência suportaram um maior número de espécies de peixes, incluindo as espécies raras.

É provável também que, nas poças com maior hidroperíodo, o maior número de espécies esteja relacionado com as baixas taxas de extinção local, e com o acúmulo de colonizações repetidas. Por outro lado, pode ser resultado de uma correlação espúria, porque poças com maior tamanho, as quais abrigam um maior número de indivíduos, tendem a permanecer com água mais tempo.

A abertura do dossel pode influenciar o hidroperíodo e o conteúdo de oxigênio dissolvido em poças temporárias, tendo um papel importante na distribuição de anfíbios e invertebrados aquáticos (Halverson *et al.* 2003, Kiflawi *et al.* 2003, Skelly *et al.* 2002, Werner & Glennemeier 1999), mas para peixes de poças, nada ainda é conhecido.

As espécies não apresentaram distribuição hierárquica com relação à abertura do dossel, e um gradiente de substituição das espécies em relação a esta variável não foi evidente. *Crenuchus spilurus* e *Erythrinus erythrinus* ocorreram quase exclusivamente em poças com maior abertura do dossel, mas as demais espécies não tiveram restrições aparentes nas suas distribuições, em relação a esta variável.

4.4- Redes de drenagem

Redes de drenagem têm sido frequentemente relacionadas com diferenças na composição de assembléias de peixes, devido a fatores regionais, como o isolamento geográfico (e. g. Angermeier & Winston 1999, Marsh-Matthews & Matthews 2002), podendo influenciar as taxas de dispersão de espécies de peixes e isolar populações entre localidades relativamente próximas. Porém, a composição das assembléias e a riqueza de espécies de peixes de poças foram semelhantes entre as duas redes de drenagem da Reserva Ducke.

Mendonça (2002) sugeriu que as duas redes de drenagem da Reserva Ducke fossem consideradas como unidades de manejo distintas, por possuírem ictiofaunas dissimilares nos riachos. No entanto, o isolamento causado pelo platô central da Reserva, que divide as redes de drenagem, não constituiu uma barreira eficiente para os peixes que exploram poças, já que a maioria destas espécies apresentam ampla distribuição em sistemas de riachos amazônicos.

Das 18 espécies amostradas nas poças, 13 foram comuns às duas redes de drenagem. *Microcharacidium eleotrioides*, *Poecilocharax weitzmanii* e *Nannostomus limatus* foram exclusivas da rede de drenagem oeste e *Apistogramma* aff. *hypolitae* e *Gymnotus* aff. *cataniapo* foram encontradas somente na rede leste. Destas espécies, Mendonça (2002) encontrou somente *P. weitzmanii*, *G. cataniapo* e *M. eleotrioides* nos igarapés da Reserva,

sendo esta última encontrada nas duas redes de drenagem. *G. cataniapo* e *M. eleotrioides* foram encontradas nas redes que coincidem com as registradas em poças. Das espécies encontradas nos igarapés no estudo de Mendonça (2002), e nas poças neste estudo, *P. weitzmanii* e *N. limatus* foram exclusivas da rede de drenagem oeste, que são igarapés que desaguam no rio Negro, e *A. hypolitae* e *G. cataniapo* exclusivas da rede leste, onde os igarapés drenam para o rio Solimões. Porém, estas espécies foram encontradas somente em 1 ou 2 poças. Portanto, a diferença pode ser simplesmente devido aos azares da coleta.

4.5- Diferenças entre os peixes das poças e dos igarapés

As assembléias de peixes encontradas nas poças não responderam à escala da paisagem e às características físico-químicas da água, mas sim às características estruturais do ambiente. Neste sistema, a composição das assembléias entre as duas redes de drenagem foi semelhante e hierarquizada, resultando em baixa diversidade beta. Nos igarapés da reserva, Mendonça (2002) encontrou comunidades de peixes distintas entre as drenagens e as espécies distribuíram-se em resposta às diferentes condições físico-químicas e estruturais do habitat, apresentando alta diversidade beta. Devido a estas diferenças nas composições e nas respostas das espécies aos fatores ambientais entre o sistema de poças e nos igarapés, não foi possível prever a composição da ictiofauna das poças a partir das espécies encontradas nos igarapés. No entanto são necessários mais estudos para determinar o grau de dependência de espécies de peixes em relação às poças para manutenção de populações viáveis.

5- REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALLAN, J. D. 1995. **Stream Ecology: Structure and Function of Running Waters**. Chapman and Hall, UK.
- ANGERMEIER, P. L. & WINSTON, M. R. 1999. Characterizing fish community diversity across Virginia landscapes: prerequisite for conservation. **Ecological Applications**, 9(1): 335-349.
- ATMAR, W. & PATTERSON, B. D. 1993. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. **Oecologia**, 96:373-382.
- ATMAR, W. & PATTERSON, B.D. 1995. **The nestedness temperature calculator: a visual basic program, including 294 presence absence matrices**. AICS Research, Inc., University Park, NM and the Field Museum, Chicago.
- AZEVEDO-RAMOS, C. B. A. & MAGNUSSON, W. E. 1999. Tropical tadpole vulnerability to predation: association between laboratory results and prey distribution in an Amazonian sananna. **Copeia**, 1999: 58-67.
- BASTOS, E. K. 1979. **Estudos sobre a ecologia de *Rivulus punctatus* (Boulenger 1895) na região do Distrito Federal, Brasil, (Pisces, Cyprinodontidae, Rivulinae), com considerações sistemáticas e zoogeográficas**. Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília, Brasília.
- BEJA, P. & ALCAZAR, M. F. 2003. Conservation of Mediterranean temporary ponds under agricultural intensification: an evaluation using amphibians. **Biological Conservation**, 114: 317-326.
- BAYLEY, P. B. 1988. Factors affecting growth rates of young tropical floodplain fishes, seasonality and density-dependence. **Environmental Biology of Fishes**, 21, 127-142.
- BELBIN, L. 1992. **Pattern Analysis Package**. CSIRO, Canberra, Austrália.
- BELYEA, L. R. & LANCASTER, J. 2002. Inferring landscape dynamics of bog pools from scaling relationships and spatial patterns. **Journal of Ecology**, 10: 223-234.
- BIALETZKI, A., NAKATANI, K., SANCHES, P. V. & BAUMGARTNER, G. 2002. Spatial and temporal distribution of larvae and juveniles of *Hoplias* aff. *Malabaricus* (Characiformes, Erythrinidae) in the upper Paraná river floodplain, Brazil. **Braz. J. Biol.**, 62 (2): 211-222.
- BOHLKE, J. E., WEITZMAN, S. H. & MENEZES, N. A. 1978. Estado atual da sistemática dos peixes de água doce da América do Sul. **Acta Amazônica**, 8(4): 657-677.

- BUHRNHEIM, C. M. 2002. Heterogeneidade de habitats: rasos e fundos em assembléias de peixes de igarapés de terra firme na Amazônia Central, Brasil. **Rvta bras. Zool.**, 19(3): 889-905.
- BUHRNHEIM, C. M. & COX-FERNANDES, C. 2001. Low seasonal variation of fish assemblages in Amazonian rain Forest streams. **Ichthyol. Explor. Freshwaters**, 12(1): 65-78.
- CAPONE, T. A. & KUSHLAN, J. A. 1991. Fish community structure in dry-season stream pools. **Ecology**, 72(3): 983-992.
- COLLINSON, N. H. *Et al.* 1995. Temporary and permanent ponds: an assessment of the effect of drying out on the conservation value of aquatic macroinvertebrates. **Biological Conservation**, 74: 125-133.
- COOK, R. R. 1995. The relationship between nested subsets, habitat subdivision, and species diversity. **Oecologia**, 101:204-210.
- COOK, R. & J.F. QUINN. 1995. The influence of colonization in nested species subsets. **Oecologia** 102:413-424.
- CORTI, D., KOHLER, S. L. & SPARKS, R. E. 1997. Effects of hydroperiod and predation on a Mississippi River floodplain invertebrate community. **Oecologia**, 109:154-165.
- COSTA, W. J. E. M. 1998. Phylogeny and Classification of Rivulidae revised: Origin and Evolution of Annulism and Miniaturization in Rivulid Fishes (Cyprinodontiforms: Aplocheilidei). **J. Comp. Biol.**, 3(1): 33-92.
- CUTLER, A. H. 1994. Nested biotas and biological conservation: metrics, mechanisms, and meaning nestedness. **Landscape Urban Plann.** 28: 73-82.
- DRAGO, E. C., DRAGO, I. E. OLIVEROS, O. B. & PAIRA, A. R. 2003. Aquatic habitats, fish and invertebrate assemblages of the Middle Paraná River. **Amazoniana**, 17(3/4): 291-341.
- EBERT, T. A. & BALKO, M. L. 1987. Temporary pools as islands in space and time: The biota of vernal pools in San Diego, southern Califórnia, USA. **Hydrobiologie**, 110: 101-124.
- FAITH, D. P., MINCHIN, P. R. & BELBIN, L. 1987. Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. **Vegetatio**, 69:57-68.
- FAUSCH, K. D. & BRAMBLETT, R.G. 1991. Disturbance and fish communities in intermittent tributaries of a western Great Plains River. **Copeia**, 1991:659-674.
- FLEISHMAN, E., BETRUS. C. J., BLAIR, R. B., MAC NALLY, R. & MURPHY, D. D. 2002. Nestedness analysis and conservation planning: the importance of place, environment, and life history across taxonomic groups. **Oecologia**, 133: 78-89.

- FLEISHMAN, E. & MAC NALLY. 2001. Topographic determinants of faunal nestedness in Great Basin butterfly assemblages: applications to conservation planning. **Conserv. Biol.**, 16: 422-429.
- FRASER, D. F., & J. F. Gilliam. 1992. Nonlethal impacts of predator invasion: facultative suppression of growth and reproduction. **Ecology**, 73:959-970.
- GÉRY, J. 1970. **Characoids of the world**. T.F.H. Publications, Neptune City, 672p.
- GILLIAM, J. F., FRASER, D. F. & ALKINS-KOO, M. 1993. Structure of a tropical stream fish community: a role for biotic interactions. **Ecology**, 74(6): 1856-1870.
- GOULDING, M. 1980. **The fishes and the Forest: Explorations in Amazonian Natural History**. University of California, California, U.S.A.
- GOULDING, M., CARVALHO, M. L. & FERREIRA, E. G. 1988. **Rio Negro, rich life in poor water**. SPB Academic, The Hague, Hague, Netherlands.
- GORMAM, O. T., KARR, J. R. 1978. Habitat structure and stream fishes communities. **Ecology**, 59:507-515.
- HALVERSON, M. A., SKELLY, D. K., KIESECKER, J. M. & FREIDENBURG, L. K. 2003. Forest mediated light regime linked to amphibian distribution and performance. **Oecologia**, 134: 360-364.
- HERVEY, B. C. & STEWART, A. J. 1991. Fish size and depth relationships in headwater streams. **Oecologia**, 87:336-342.
- HECNAR, S. J. & M'CLOSKEY, R. T. 1997. The effects of predatory fish on amphibian species richness and distribution. **Biological Conservation**, 79: 123-131.
- HERO, J.-M. 1991. **Predation, palatability and the distribution of tadpoles in the Amazon rainforest**. Phd thesis, Griffith University, Brisbane, Australia.
- HERO, J.-M., GASCON, C. & MAGNUSSON, W. E. 1998. Direct and indirect effects of predation on tadpole community structure in the Amazon rainforest. **Australian Journal of Ecology**, 23: 474-482.
- HERO, J.-M., MAGNUSSON, W. E., ROCHA C. F. D. & CATTERALL, C. P. 2001. Antipredator defences influence the distribution of amphibian prey species in the Central Amazon Rain Forest. **Biotropica**, 33(1): 131-141.
- HEYER, W. R., McDIARMID, R. W. & WEIGMANN, D. L. 1975. Tadpoles, predation, and pond habitats in the tropics. **Biotropica**, 7: 100-111.

- HYNES, H. B. N. 1970. **The Ecology of Running Waters**. University of Toronto Press, Toronto, Ontario, 555p.
- JUNK, W. J. 1983. As águas da Região Amazônica. In: SALATI, E., SCHUBART, H. O. R., JUNK, W. J., OLIVEIRA, A. E. (Eds.). **Amazônia: desenvolvimento, integração e ecologia**. CNPq/Brasiliense, São Paulo. 328p.
- JUNK, W. J., BAYLEY, J. 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**. Can. Spe. Publ. Fish. Aquat. Sci.
- KATS, L. B., PETRANKA, J. W. & SIH, A. 1988. Antipredator defenses and persistence of amphibian larvae with fishes. **Ecology**, 69: 1865-1870.
- KIFLAWI, M., EITAM, A. & BLAUSTEIN, L. 2003. The relative impact of local and regional processes on macro-invertebrate species richness in temporary pools. **Journal of Animal Ecology**, 72: 447-452.
- KIRBY, K. N. 1993. **Advanced data analysis with Systat**. Van Nostrand Reinhold, New York, USA.
- KNÖPPEL, H. A. 1970. Food of Central Amazonian Fishes: Contribution to the nutrient-ecology of Amazonian rain-forest-stream. **Amazoniana**, 2(3): 257-352.
- KODRIC-BROWN, A. & BROWN, J. H. 1993. Highly structured fish communities in australian desert springs. **Ecology**, 74(6): 1847-1855.
- KULLANDER, S. O. 1986. **Cichlid fishes of the Amazon River drainage of Peru**. Swedish Museum of Natural History, Stockholm, 431p.
- LEGENDRE, L. & LEGENDRE, P. 1983. **Numerical ecology**. Developments in environmental modeling, 3. Elsevier Scientific, Amsterdam, The Netherlands.
- LOO, S., MAC-NALLY, R. & QUINN, G. P. 2002. An experimental examination of colonization as a generator of biotic nestedness. **Oecologia**, 132: 118-124.
- LOWE-McCONNELL, R. H. 1999. **Estudos Ecológicos de Comunidades de Peixes Tropicais**. Edusp, São Paulo. 366 p.
- LUECKE, C. 1990. Changes in abundance and distribution of benthic macroinvertebrates after introduction of cutthroat trout into a previously fishless lake. **Trans. Am. Fish. Soc.** 119:1010-1021.
- MAGNUSON, J. J., TONN, W. M., BANERJEE, A., TOIVONEN, J., SÁNCHEZ, O. & RASK, M. 1998. Isolation vs. Extinction in the assembly of fishes in small northern lakes. **Ecology**, 79:2941-2956.

- MAGNUSSON, W. E. & HERO, J.-M. 1991. Predation and the evolution of complex oviposition behaviour in Amazon rainforest frogs. **Oecologia**, 86: 310-318.
- MAGO-LECIA, F. 1994. **Eletric fishes of the continental water of América (Peces eléctricos de las aguas continentales de América)**. Biblioteca de La Academia de Ciências Físicas, Matemáticas y Naturales v. 29, Caracas. 221p.
- MARSH-MATTHEWS, E. & MATTHEWS, W. J. 2000. Geographic, terrestrial and aquatic factors: which most influence the structure of stream fish assemblages in the Midwestern United States? **Ecology of Freshwater Fish**, 9: 9-21.
- MATTHEWS, W. J. & STYRON, J. T. 1981. Tolerance of headwaters vs. mainstream fishes for abrupt physicochemical changes. **American Midland Naturalist**, 105: 149-158.
- MCLAIN, D. K. & PRATT, A. E. 1999. Nestedness of coral reef fish across a set of fringings reefs. **Oikos**, 85: 53-67.
- MENDONÇA, F. P., 2002. **Ictiofauna de igarapés de terra-firme: estrutura de comunidades de duas bacias hidrográficas, Reserva Florestal Adolpho Ducke, Amazônia Central**. Dissertação de Mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/ Universidade do Amazonas. 43 p.
- MENEZES, N. A. 1996. Methods for assessing freshwater fish diversity. *In*: MENEZES, N. A., BICUDO, C. E. M. (eds.). **Biodiversity in Brazil: a first approach**. CNPq, São Paulo, p. 289-295.
- MÉRIGOUX, S. & PONTON, D. 1999. Spatio-temporal distribution of young fish in tributaries of natural and flow-regulated sections of a neotropical river in French Guiana. **Freshwater Biology**, 42, 177-198.
- MINCHIN, P. R. 1987. An avaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination. **Vegetatio**, 69:89-107.
- MITTLEBACH, G. G. 1988. Competition among refuging sunfishes and effects of fish density on litoral zone invertebrates. **Ecology**. 69:614-623.
- MURPHY, M. L. & MEEHAN, W. R. 1991. Streams Ecosystems. *In*: **Influences of Forest and Rangeland Management on Salmonid Fishes and Their Habitat**. W.R. Meehan, ed. Special Publications 19. American Fisheries Society. Bethesda, Maryland.
- NEWMAN, R. A. 1992. Adaptive plasticity in amphibian metamorphosis. **BioScience**, 42:671-678.

- PATTERSON, B. D. & ATMAR, W. 1986. Analyzing species composition in fragments. In: RHEINWALD, G. (Ed). **Isolated Vertebrate Communities in the Tropics**. Proc. 4th Int. Symp., Bonn.
- PATTERSON, B. D. & ATMAR, W. 1995. **The nestedness temperature calculator: a visual basic program including 294 presence-absence matrices**. AICS Research on The Field Museum, Chicago.
- PLANQUETTE, P., KEITH, P. & LE BAIL, P. -Y. 1996. **Atlas des poissons d'eau douce de Guyane**. Collection du Patrimoine Naturel, v. 22. Paris. 429 p.
- POWER, M. E., DUDLEY, T. L. & COOPER, S. D. 1989. Grazing catfish, fishing birds, and attached algae in a Panamanian stream. **Environ. Biol. Fish.** 26: 285-295.
- RIBEIRO, J. E. L. da S., *et al.* 1999. **Flora da Reserva Ducke: Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme da Amazônia Central**. INPA. Manaus, Brasil.
- RAHEL, F. J. 1984. Factors structuring fish assemblages along a bog lake successional gradient. **Ecology**, 65: 1276-1289.
- SABINO, J. & ZUANON, J. 1998. A stream fish assemblage in Central Amazônia: distribution, activity pattern and feeding behaviour. **Ichthyol. Explor. Freshwaters**, 8(3): 201-210.
- SCHAFER, A. 1985. **Fundamentos de Ecologia e Biogeografia de Águas Continentais**. Editora da Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre.
- SCHNEIDER, D. W. & FROST, T. M. 1996. Habitat duration and community structure in temporary ponds. **Journal of North American Benthological Society**. 15:64-86.
- SEGHERS, B. H. 1973. **An analysis of geographic variation in the antipredator adaptations of the guppy, *Poecilia reticulata***. Ph.D. Thesis. University of British Columbia, Vancouver.
- SEGHERS, B. H. 1978. Feeding behaviour and terrestrial locomotion in the Cyprinodontiform fishes, *Rivulus hartii* (Boulenger). **Verh. Internat. Verein. Limnol.** 20: 2055-2059.
- SILVA, C. P. D. 1993. Alimentação e distribuição espacial de algumas espécies de peixes do igarapé do Candirú, Amazonas, Brasil. **Acta Amazônica**, 23: 271-285.
- SILVA, E. N. S. & SILVA C. P. D. 1993. A expansão de Manaus como exemplo do processo de extinção de igarapés. In: FERREIRA, E. G. J., SANTOS G. M., LEÃO, E. L. M., OLIVEIRA L. A. (Eds). **Bases Científicas para Estratégias de Preservação e Desenvolvimento da Amazônia**, v.2. INPA, Manaus.

- SKELLY, D. K., FREIDENBURG, L. K. & KIESECKER, J. M. 2002. Forest canopy and the performance of larval amphibians. **Ecology**, 83(4): 983-992.
- SNODGRASS, J. W., BRYAN, JR., A. L., LIDE, R. F. & SMITH, G. M. 1996. Factors affecting the occurrence and structure of fish assemblages in isolated wetlands of the upper coastal plain, U.S.A. **Can. J. Fish Aquat. Sci.**, 53:443- 454.
- SPENCER, M., BLAUSTEIN, L., SCHWARTZ S. S. & COHEN, J. E. 1999. Species richness and the proportion of predatory animal species in temporary freshwater pools: relationships with habitat size and permanence. **Ecology Letters**, 2: 157-166.
- TAYLOR, C. M. 1997. Fish species richness and incidence patterns in isolated and connected stream pools: effects of pool volume and spatial position. **Oecologia**, 110: 560-566.
- TONN, W. M. & MAGNUSON, J. J. 1982. Patterns in the species composition and richness of fish assemblages in Northern Wisconsin lakes. **Ecology**, 63: 1149-1166.
- VANNOTE, R. L., MINSHALL, G. W. CUMMINS, K. W. SEDELL, J. R. & CUSHING, C. E. 1980. The river continuum concept. **Can. J. Fish. Aquat. Sci.**, 37: 130-137.
- VAZZOLER, A. E. A. M., SUZUKI, H. I., MARQUES, E. E., & LIZAMA, M. A. 1997. Primeira maturação gonadal, períodos e áreas de reprodução. *In*: A. E. A. M. Vazzoler, A. A. Agostinho & N. S. Hahn (eds.), **A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos**. EDUEM, Maringá, pp. 249-265.
- WALKER, I. 1990. Ecologia e biologia dos igapós e igarapés. **Ciência Hoje**, 11(64): 44-53.
- WERNER, E. E. & GLENNEMEIER, K. S. 1999. Influence of forest canopy cover on the breeding pond distributions of several amphibian species. **Copeia**, 1999:1-12.
- WILBUR, H. M. 1980. Complex life cycles. **Annual Rev. Ecol. Syst.**, 11: 67-93.
- WILBUR, H. M. 1997. Experimental ecology of food webs: complex systems in temporary ponds. **Ecology**, 78(8): 2279-2302.
- WILKINSON, L. 1998. **SYSTAT: The system for statistics**. SYSTAT Inc., Evanston, Illinois.
- WINEMILLER, K. O. 1996. Dynamic diversity fish assemblages of tropical rivers. *In*: Cody, M. L.; Smallwood, J. A. (Eds.). **Long-Term studies of vertebrate communities**. San Diego: Academic Press. 99-134 p.
- WORTHEN, W. B. 1996. Community composition and nested subset analyses: basic descriptors for community ecology. **Oikos**, 76:417-426.