

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA - INPA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

**ASPECTOS DA LIMNOLOGIA E ECOLOGIA DA ICTIOFAUNA DE
UMA PLANÍCIE ALAGÁVEL PELAS CHUVAS EM RORAIMA,
AMAZÔNIA BRASILEIRA**

JULIO DANIEL DO VALE

Manaus, Amazonas
Outubro, 2011

JULIO DANIEL DO VALE

**ASPECTOS DA LIMNOLOGIA E ECOLOGIA DA ICTIOFAUNA DE
UMA PLANÍCIE ALAGÁVEL PELAS CHUVAS EM RORAIMA,
AMAZÔNIA BRASILEIRA**

Orientador: Dr. JANSEN ALFREDO SAMPAIO ZUANON
Co-orientador: Dr. William Ernest Magnusson

Tese apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Biologia (Ecologia).

Manaus, Amazonas
Outubro, 2011

RELAÇÃO DA BANCA JULGADORA

Dra. ANA CRISTINA PETRY – Universidade Federal do Rio de Janeiro

(Parecer final: Aprovada)

**Dr. EFREM JORGE GONDIM FERREIRA – Instituto Nacional de Pesquisas da
Amazônia (Parecer final: Aprovada)**

Dr. JERRY M. FERREIRA PENHA – Universidade Federal do Mato Grosso

(Parecer final: Aprovada com correções)

Dr. JOSÉ LUIZ DE ATHAYDE – Universidade Federal do Rio Grande do Norte

(Parecer final: Aprovada)

Dr. MARCO A. RODRÍGUEZ – Universidade de Quebec Trois-Rivières, Canadá

(Parecer final: Aprovada com correções)

Dr. SIDINEI MAGELA THOMAZ – Universidade Estadual de Maringá

(Parecer final: Aprovada)

Dr. VINICIUS FORTES FARJALLA – Universidade Federal do Rio de Janeiro

(Parecer final: Não emitiu parecer)

FICHA CATALOGRÁFICA

V149

Do Vale, Julio Daniel

Aspectos da limnologia e ecologia da ictiofauna de uma planície alagável pelas chuvas em Roraima, Amazônia brasileira / Julio Daniel do Vale. --- Manaus : [s.n.], 2012.
xii, 121 f. : 24 il.

Tese (doutorado) --- INPA, Manaus, 2012
Orientador : Jansen Alfredo Sampaio Zuanon
Co-orientador : William Ernest Magnusson
Área de concentração : Ecologia

1. Limnologia. 2. Planície de inundação. 3. Ictiofauna – Amazônia.
4. Parque Nacional do Viruá. I. Título.

CDD 19. ed. 551.48

SINOPSE:

Em uma área de 25 km² de uma planície alagável no Parque Nacional do Viruá (Roraima – Brasil) foram pesquisados aspectos limnológicos de 19 parcelas aquáticas permanentes estabelecidas em uma grade de pesquisas. A ictiofauna foi inventariada nessas parcelas durante os períodos de chuvas dos anos de 2008, 2009 e 2010. Foram avaliados fatores limnológicos e bióticos que determinam os padrões de organização das assembleias de peixes.

Palavras-chave: Áreas inundáveis, Diversidade, Ictiofauna, Bacia do rio Branco, PPBio.

Dedicatória

Aos meus pais, Sydney e Irani,

Aos meus irmãos, César, Tânia, Cristiano, Fernando e Elizeu,

À Laura e ao Mateus

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador e amigo Jansen Zuanon, com quem o convívio é um constante aprendizado e uma imensa alegria.

Ao Bill Magnusson, principalmente pela paciência com que me explica os caminhos insólitos da Ecologia.

Aos professores do Programa de Pós-graduação do INPA e aos membros da banca de avaliadores da tese (Ana Petry, Efrem Ferreira, Jerry Penha, José Luiz de Attayde, Marco Rodríguez e Sidinei Thomaz).

Aos técnicos e pessoal do administrativo, principalmente da Coordenação de Pesquisas em Ecologia, das Coleções Zoológicas e à Andresa, que tanto me ajudou durante esses anos com a organização de diárias, notas, recibos...

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia e ao Programa de Pós Graduação do INPA, pela infraestrutura e oportunidade de capacitação profissional.

Aos órgãos de fomento: CNPq, Fundação O Boticário de Proteção à Natureza, PPBio, e à FAPEAM pela bolsa.

Ao IBAMA/ICMBio pelas licenças de coleta e parceira em muitas excursões.

À equipe do Parque Nacional do Viruá, aos auxiliares de campo (Renato, Evandro, Miranda, Edinésio, Camarão, Maranhão, Javali, Castor, Chico Buzina, Laninho); à minha família local, Iran, Marlúcia, Miúdo, Bruno, Lucas e ao meu querido Branco; aos analistas Antonio, Bia, Thiago e Renata. O Viruá é um lugar magnífico, também por causa dessas pessoas.

Aos amigos que me ajudaram no campo, Wellington, Rafa, Dani, Izaías, Thiago Mineiro e principalmente o Murilo (vulgo Fiote), não fosse o “big head”, ainda estaria batendo puçá lá na L6...

À Euri pela companhia no laboratório, auxílio na triagem e na revisão da lista dos peixes piscívoros.

Aos amigos do curso de Ecologia, do BADPI e dos demais cursos do INPA.

Aos amigos, Rubão, Dani e Joana, pela revisão do capítulo 1.

Ao Ghidini, pela tradução dos resumos.

À Akemi e a Laura pela revisão da tese.

Agradeço sobre tudo aos amigos com os quais debati por inúmeras vezes questões sobre ecologia, ciências, política, religião e futebol, as conversas de corredor, dos churrascos, dos debates em disciplinas o no “Café do Igarapés”, se fosse citar o nome de todos esses amigos, certamente daria algumas páginas. A todos eles, MUITO OBRIGADO!

“Ame de início os organismos e só mais tarde se empenhe em explicações genéricas: com sorte, as descobertas hão de se seguir. Se assim não for, o amor e o prazer já terão sido o suficiente.”

Edward O. Wilson

Resumo

As planícies alagáveis da Amazônia ocupam uma vasta área e apresentam grande importância para os processos ecológicos em escala local e regional. Na bacia do rio Negro e de seu principal afluente, o rio Branco, há áreas sazonalmente alagadas por uma coluna d'água rasa ($< 0,5$ m) que são abastecidas principalmente por chuvas locais e não são conectadas diretamente com grandes rios. Uma dessas áreas é a planície alagável do Parque Nacional do Viruá, em Roraima, no extremo norte do Brasil, onde está instalado um sítio de pesquisas ecológicas de longa duração (RAPELD). Nesse sítio foram avaliados os aspectos limnológicos e ictiofaunísticos de 19 parcelas aquáticas permanentes durante três anos, com coletas realizadas duas vezes por ano, no início e fim do período de chuvas, que vai de maio a agosto. De maneira geral, as características limnológicas das parcelas aquáticas são similares às de ambientes de água preta, caracterizadas pela acidez e baixa condutividade. O oxigênio dissolvido e transparência da água variaram espacial e temporalmente. Não houve diferenças significativas nas características limnológicas das parcelas aquáticas entre o início e o fim dos períodos chuvosos de 2008 e 2010; mas sim em 2009, devido a um regime de chuvas atípico, que apresentou duas estiagens curtas ao longo daquele período chuvoso. A área apresenta uma elevada riqueza de espécies de peixes, tanto de pequeno porte (112 espécies) como de médio porte (52 espécies). As assembleias de peixes pequenos são formadas por diversas espécies bem adaptadas à dinâmica de dessecação quase completa da área no período anual de estiagem. A composição das assembleias variou sazonalmente (entre o início e o fim do período de chuvas) e entre anos, e mostrou relação significativa com a transparência da água. Outros fatores analisados, tanto espaciais (microbacias) quanto referentes às características dos locais de amostragem (profundidade da coluna d'água e oxigênio dissolvido), não apresentaram relações significativas com as assembleias de peixes. A fauna de peixes amostrada no final do período chuvoso apresentou composição mais homogênea e maior riqueza de espécies do que no início da estação chuvosa. Estudos sobre a dinâmica de colonização poderão esclarecer como os peixes conseguem ocupar e explorar os recursos dessas planícies que são altamente dependentes das chuvas locais para o seu alagamento anual. Nesse contexto, essas áreas devem receber especial atenção caso os cenários de mudanças climáticas se confirmem e ocorram alterações nos padrões de precipitação na Amazônia.

Abstract

Ecological aspects of the limnology and ichthyofauna in floodplains inundated by rain in Roraima, Brazilian Amazon

The floodplains in the Amazon Basin occupy large areas and have great importance to the ecological process in local and regional scales. In the Rio Negro basin and its main affluent, Rio Branco, there are regions flooded seasonally by a shallow water column ($<0,5\text{m}$) and they are sustained mainly by local rainfall, not being directly connected to a large river. One of the examples is the Viruá's National Park (Parque Nacional de Viruá), Roraima State, located at the extreme north of Brazil, in which a long term ecological research site is installed (RAPELD). At this site, the limnological and ichthyological aspects of 19 spots were analyzed, during the course of 3 years, with regular sampling made twice a year, in the beginning and end of the rainy season (May and August). Generally, the limnological characteristics are similar to other acid and low conductivity black water environments. The dissolved oxygen and water transparency varied spatially and temporarily. Although in 2008 and 2010 no significant differences in the limnological features of the water portions were observed when comparing the beginning and end of the rainy season, the same could not be established in 2009, due to an atypical rainfall. High species richness was observed, to small species (112 spp.) as well as medium size species (52 spp.). The small fishes assemblages were composed by species adapted to drought period. The composition of the assemblages shifted seasonally (between the beginning and end of the rainy season) and among years, demonstrating a significant relationship with water transparency. Other factors related to landscape (ex. microbasin) and local environmental characteristics (e.g. water depth and dissolved oxygen) were not significantly related to the fish assemblage. The fish fauna observed at the end of rainy season were more homogenous and rich than that observed at the beginning. Additional studies regarding the colonization dynamics can clarify how the fishes occupy and explore the resources of these floodplains, which are highly dependent of local rainfall. In this context, these floodplains should receive special attention, especially in function of the expected climate changes that may cause deeply alterations on the pattern of rainfall at the Amazon basin.

Sumário

INTRODUÇÃO GERAL.....	1
Objetivo geral.....	4
Objetivos específicos.....	4
CAPÍTULO 1.....	6
A influência de fatores locais nas características físicas e limnológicas da planície inundável do Parque Nacional do Viruá, Roraima, Brasil.....	6
Resumo:.....	7
Introdução.....	9
Material e métodos.....	12
Área de estudo.....	12
Procedimentos de amostragem.....	14
Análise dos dados.....	17
Resultados.....	19
Discussão.....	21
Tabelas.....	26
Figuras.....	31
Agradecimentos.....	42
Referências.....	42
CAPÍTULO 2.....	51
Variações sazonais e interanuais de assembleias de peixes em uma planície alagável abastecida pelas chuvas em Roraima, Brasil.....	51
Resumo.....	52
Introdução.....	54
Material e métodos.....	58
Área de estudo.....	58
Coleta dos peixes.....	59
Variáveis ambientais.....	60
Análises estatísticas.....	62
Resultados.....	64
Riqueza e abundância dos peixes.....	64
Peixes de pequeno porte.....	65
Discussão.....	68
Agradecimentos.....	75
Referências.....	76
Figuras.....	87
SÍNTESE.....	100
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	101
APÊNDICE.....	118

Lista de tabela

Tabela 1.1 Cronograma das amostragens realizadas nas parcelas aquáticas da grade de pesquisas no Parque Nacional do Viruá.....	26
Tabela 1.2 Valores médios e desvio padrão para as variáveis limnológicas medidas nas 19 parcelas aquáticas da grade de trilhas de pesquisas do Parque Nacional do Viruá entre 2008 e 2010. Os valores entre parênteses indicam o número de amostras analisadas.....	26
Tabela 1.3 Características ambientais das parcelas aquáticas da grade de trilhas de pesquisas do Parque Nacional do Viruá.....	27
Tabela 1.4 Resultados das Análises de Variância – ANOVA comparando as médias das 19 parcelas amostrais para valores de oxigênio, condutividade, pH e transparência nas parcelas aquáticas da grade de trilhas de pesquisas do Parque Nacional Viruá. gl, graus de liberdade; sq, soma dos quadrados; mq, média dos quadrados; F, razão de F; p, probabilidade do F excedido.....	27
Tabela 1.5 Resultados das Análises de Variância não paramétricas (Kruskal-Wallis) comparando as médias das 19 parcelas amostrais para valores de temperatura e profundidade média nas parcelas aquáticas da grade de trilhas do Parque Nacional do Viruá. gl, graus de liberdade; chi-q, chi-quadrado; p, probabilidade.....	28
Tabela 1.6 Cargas (Loadings) das variáveis limnológicas em relação aos três primeiros componentes da PCA. Em negrito são destacados valores $\geq 0,70$	28
Tabela 1.7 Relação entre a mediana dos valores referentes às características físicas e químicas da água nas parcelas e a composição granulométrica do solo testadas pela análise de Spearman. As correlações com R superior a 0.5 estão destacadas em negrito; todas têm n = 18 e; P com a classificação para níveis de significância <0.05*, 0.01 – 0.001**, <0.001***.....	28
Tabela 1.8 Quadro comparativo entre os principais aspectos da teoria do Conceito de Pulso de Inundação e os aspectos equivalentes observados na planície alagável na área de pesquisa do Viruá.....	29

Lista de figuras

Fig. 1.1 Parque Nacional do Viruá, com destaque para a área da grade de trilhas do PPBio. As parcelas aquáticas estão representadas por círculos pretos, segmentos em “V” representam a rede de drenagem (“igarapés”), as áreas em branco são dominadas pela fitofisionomia de campinaranas e as áreas cinzas por mata de galeria. A delimitação das microbacias é representada por linhas pretas contínuas, a área hachurada é floresta não alagável e as trilhas de acesso são as linhas pontilhadas.....30

Fig. 1.2 Precipitação pluviométrica no município de Caracaraí – RR. A linha preta mais espessa representa a tendência de precipitação calculada com base na média mensal dos últimos 34 anos (1976 – 2010), as demais representam a precipitação dos três anos de amostra.....31

Fig. 1.3 Precipitação diária durante os três anos de amostragem e o nível da água na área alagada da grade (linha estreita – com valores do data logger das sonda instalada na trilha L2 no 4.250 m - durante o ano de 2008 não havia sonda). A área com o fundo cinza representa o período da primeira e segunda amostragem em cada ano.....32

Fig. 1.4 Variáveis físicas e químicas das parcelas aquáticas do Viruá. Os círculos representam outliers, as linhas pontilhadas apresentam os quartis superior e/ou inferior $+1,5 \cdot \text{IQR}$ (amplitude interquartis) e a caixa representa os quartis superior e inferior em torno da mediana. As parcelas encontram-se arranjadas ao longo do eixo das ordenadas pela sequência de trilhas.....33

Fig. 1.5 Variáveis físicas e químicas medidas nas parcelas aquáticas do Viruá, com os valores do início e final do período de chuvas nos três anos de amostragem (2008-2010). para: (A) oxigênio, (B) condutividade, (C) pH, (D) temperatura, (E) transparência, e (F) profundidade média. Os valores de p são referentes ao Teste t pareado para cada ano.....34

Fig. 1.6 Porcentagem da área alagada, profundidade média e porcentagem da área com fluxo superficial das parcelas aquáticas, ordenadas em função da altitude do terreno. Nas figuras A e B os círculos representam outliers, as linhas pontilhadas apresentam os quartis superior e/ou inferior $+1,5 \cdot \text{IQR}$ (amplitude interquartis) e a caixa representa os quartis superior e inferior em torno da mediana, referentes às seis amostras que foram realizadas em cada parcela. Na

figura C a medida foi feita em uma única amostragem.....	35
Fig 1.7 Representação bidimensional da análise de ordenação (PCA) das parcelas aquáticas em diferentes anos (2008-2010) entre o início e o fim do período chuvoso, com base nas características limnológicas.....	36
Fig. 1.8 Representação bidimensional da análise de ordenação (PCA) com as parcelas aquáticas de diferentes anos e início e fim do período chuvoso representados pelas três classes de altitude (A) e pelas microbacias (B).....	37
Fig. 1.9 Representação bidimensional da análise de ordenação (PCA) dos dados limnológicos nos três anos de amostragem (2008-2010), onde o círculo branco representa o início do período de chuvas, e o preto o final. O traço conecta as amostras de uma mesma parcela.....	38
Fig. 1.10 Proporção de argila, silte e areia e a relação dos valores da transparência (mediana) nas parcelas aquáticas do Viruá. As parcelas encontram-se arranjadas ao longo do eixo das ordenadas pela sequência de trilhas.....	39
Fig. 1.11 Relação da mediana da transparência d'água das parcelas aquáticas e a proporção de argila do solo, com os valores de cada parcela expresso pelo tipo de fluxo (A) e pelas microbacias (B).....	40
Fig. 2.1. Abundância por parcela para as coletas de puça (acima) e malhadeiras (abaixo).....	86
Fig. 2.2. Riqueza de espécies por parcela para as coletas de puça (acima) e malhadeiras (abaixo).....	87
Fig. 2.3. Curva do coletor (randomizada) e o intervalo de confiança (linhas pontilhadas) baseados no número de parcelas para as amostras de puça.....	88
Fig. 2.4. Curva do coletor (randomizada) e o intervalo de confiança (linhas pontilhadas) baseados no número de parcelas para as amostras de malhadeira.....	89
Fig. 2.5. Valores de dissimilaridade (Sørence) entre as assembleias do início e fim do período chuvoso de cada parcela.....	90

Fig. 2.6. Ordenações por Escaloneamento Multidimensional Não Métrico (NMDS) dos locais amostrados baseadas em dados de abundância das espécies de peixes das seis amostragens. Cada símbolo representa um local.....	91
Fig. 2.7. Ordenações por Escaloneamento Multidimensional Não Métrico (NMDS) dos locais amostrados baseadas em dados de presença e ausência das espécies de peixes das seis amostragens. Cada símbolo representa um local.....	92
Fig. 2.8. Representação individual das amostras de cada parcela ao longo do tempo, baseada em Ordenações por Escaloneamento Multidimensional Não Métrico (NMDS) com dados da abundância das espécies. O círculo cinza representa a primeira amostragem, os círculos brancos a 2 ^a até a 5 ^a e o círculo preto a última amostragem.....	93
Fig. 2.9. Ordenações por Escalonamento Multidimensional Não Métrico (NMDS) das parcelas aquáticas com base em dados de abundância das espécies de peixes em seis momentos de amostragens (início e final das chuvas, durante três anos consecutivos). O tamanho do círculo é proporcional à transparência da água.....	94
Fig. 2.10. Distribuição das espécies de peixes ao longo do gradiente de transparência da água nas amostras do Viruá.....	95
Fig. 2.11. Ordenações por Escaloneamento Multidimensional Não Métrico (NMDS) das amostras baseadas em dados de abundância das espécies de peixes das seis amostragens. O símbolo de cada ponto representa a microbacia a qual a amostra pertence.....	96
Fig. 2.12. Ordenações por Escaloneamento Multidimensional Não Métrico (NMDS) das amostras baseadas em dados de abundância das espécies de peixes das seis amostragens. O símbolo de cada ponto representa o ano. A cor branca é referente ao início do período de alagamento e a preta ao fim.....	97
Fig. 2.13. Distribuição das espécies de peixes em relação a frequência de ocorrência no início e fim do período de chuvas.....	98

INTRODUÇÃO GERAL

O trabalho seminal de Junk *et al.* (1989) sobre o Conceito do Pulso de Inundação (Flood Pulse Concept – FPC) sustenta que a dinâmica ecológica das planícies inundáveis de ambientes tropicais depende fundamentalmente do pulso sazonal de inundação. Resumidamente, o FPC pode ser subdividido em dois momentos: inundação e vazante. A inundação é marcada principalmente por aspectos como: o extravasamento do principal corpo d'água (rio ou lago), os efeitos desse extravasamento sobre a dinâmica das populações de organismos aquáticos, o tempo de duração dessa fase, a passagem de grande quantidade de carbono do meio terrestre para o meio aquático, e pela adaptação que a biota terrestre apresenta para sobreviver à fase aquática. O período de vazante é marcado pelo retorno da água para os corpos d'água principais (leito dos grandes rios e lagos permanentes), pela grande quantidade de carbono fixado no ambiente aquático e que se incorpora ao meio terrestre, pelas adaptações da biota às novas condições.

Além de apresentar importantes generalizações sobre as planícies alagáveis, o FPC atribuiu características determinísticas aos principais fatores ecológicos associados a esse tipo de ambiente (Junk & Wantzen, 2004). A importância do pulso de inundação influenciando as variáveis ambientais sempre foi reconhecida pelos limnólogos, que na maioria dos trabalhos buscam realizar amostragens que contemplem os diferentes momentos do ciclo hidrológico (e.g. Melack & Fisher 1983; Forsberg *et al.*, 1988; Furch & Junk, 1997; Sippel *et al.*, 1994). Para as assembleias de peixes desses ambientes, alguns autores hipotetizaram que sua estrutura seria definida por eventos estocásticos (Goulding, *et al.* 1988; Lowe-McConnell, 1987). Contudo, trabalhos recentes destacam o forte componente determinístico envolvido no processo de estruturação das assembleias de peixes das planícies alagáveis (Rodríguez & Lewis, 1997; Tejerina-Garro *et al.*, 1998; Pouilly & Rodríguez, 2004).

Os estudos ecológicos de áreas alagáveis apresentaram consideráveis avanços nos últimos anos. O emprego de técnicas de sensoriamento remoto, o aparelhamento de sítios de amostragens com sondas e sensores com registros de memória têm possibilitado aos pesquisadores um acúmulo de informações que auxiliam na melhor compreensão do funcionamento e da dinâmica desses ambientes (Hess *et al.*, 2003; Alsdorf *et al.*, 2007; Frappart *et al.*, 2011). Uma das conclusões desses estudos é que vastas áreas sazonalmente alagáveis não são necessariamente dependentes do alagamento decorrente do extravasamento

de grandes rios.

Contudo, há áreas para as quais informações científicas são escassas. A bacia do rio Negro drena uma área de aproximadamente 700.000 km² e poucos trabalhos sobre a ecologia de suas planícies alagáveis foram realizados até o momento (q. v. Goulding *et al.*, 2003). Hamilton *et al.* (2002) utilizaram imagens de satélite (SMMR - Scanning Multichannel Microwave Radiometer) para estudar o padrão de inundação de seis áreas alagáveis da Amazônia, incluindo as savanas da região de Boa Vista (Roraima, Brasil). Esse foi o primeiro estudo sobre a dinâmica de inundação de uma significativa área da bacia do rio Branco, mas não contemplou o trecho baixo dessa bacia. Em toda a região do baixo rio Branco e em uma significativa porção do médio rio Negro, há extensas áreas com solos arenosos hidromórficos que permanecem alagadas durante um variável período de tempo. Devido às características fitofisionômicas desses terrenos alagadiços, Santos *et al.* (1993) denominaram essa região como “Pantanal Setentrional”.

No trabalho de Frappart *et al.* (2005) foi apresentado um estudo detalhando o tamanho, tempo de alagamento e tipo de cobertura vegetal das áreas alagadas das bacias do rio Negro e do rio Branco. Para tanto, esses autores combinaram informações de radares do tipo SMMR e de altitude (Topex/Poseidon) com dados de estações altimétricas *in situ*. Ainda segundo esses autores, no período de cheia a área alagada para essas duas bacias pode chegar a 152.721 km², superior à área do Pantanal Matogrossense [110.000 km² segundo Hamilton *et al.* (1996)].

Embora apresente uma área expressiva, as principais referências bibliográficas disponíveis sobre as características limnológicas dessa região incluem apenas generalizações e dados pontuais reunidos em alguns poucos livros (Goulding, 1980; Goulding *et al.*, 1988; Koste e Robertson, 1998; Goulding *et al.*, 2003; Ferreira *et al.*, 2007). Há ainda um trabalho de Santos *et al.* (1984) cujo enfoque principal é a caracterização limnológica ao longo do baixo e médio rio Negro, mas que também contempla apenas ponto de amostragem no baixo rio Branco. Mais recentemente, foi concluída a tese de doutorado de Belger (2007), que embora tenha incluído amostragens de parâmetros limnológicos, teve enfoque principal na emissão de gases nos campos alagados (chavascais). Neste sentido, há uma carência evidente de dados que descrevam a variação espacial e temporal das características limnológicas dessas planícies alagáveis e dos possíveis efeitos do isolamento decorrente da ausência de uma conexão direta com os grandes rios da região.

Os estudos da ictiofauna das bacias do rio Negro e Branco também são escassos. O

principal deles é o livro sobre os peixes do rio Negro (Goulding *et al.*, 1988), onde os autores realizaram diversas amostragens no baixo rio Negro (região de Anavilhanas) e em outras seis localidades no trecho médio desse rio. Vários aspectos da ictiofauna foram tratados nesse estudo (e. g. tróficos, uso de habitats, diversidade das assembleias), o que representou na época um expressivo incremento no conhecimento da ictiofauna de toda a bacia. Recentemente, outro livro publicado tratando dos peixes desse rio (Ferreira *et al.*, 2007) representou uma contribuição considerável para o conhecimento da ictiofauna dessa região. Além destes dois livros citados, há somente um levantamento ictiofaunístico realizado por Ferreira *et al.* (1988) no rio Mucajaí, e uma tese de doutorado comparando a fauna de peixes de alguns tributários do rio Branco amostrados com malhadeiras no rio Tacutu e na região do Parque Nacional do Viruá (Lemos, 2008). Embora sejam poucos, esses trabalhos indicam que a ictiofauna dessas bacias é extremamente rica e que os trabalhos relacionados com a dinâmica de suas assembleias poderão resultar em informações relevantes para uma melhor compreensão a respeito da biologia, ecologia e biogeografia dos peixes da Amazônia.

Nos anos de 2007 e 2008, em apenas duas excursões de menos de 15 dias cada, uma equipe de pesquisadores do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, responsável pelo levantamento da ictiofauna para o Plano de Manejo do Parque Nacional do Viruá, foram listadas mais de 400 espécies de peixes (J. Zuanon, dados não publicados). Dentre outros fatores, aparentemente o mosaico de ambientes aquáticos do Parque é a principal característica que favorece a manutenção de uma elevada diversidade de espécies. Padrões na composição das assembleias de peixes relacionados com características bióticas e abióticas podem auxiliar na compreensão da dinâmica ecológica de planícies alagáveis por chuvas locais e subsidiar formas de manejo desse tipo de ambiente na Amazônia.

Este trabalho descreve dados sobre a limnologia do local e apresenta as variáveis que mais estiveram relacionadas com as assembleias de peixes. A presente tese está dividida em dois capítulos principais. O primeiro apresenta uma descrição da dinâmica sazonal dos ambientes aquáticos presentes na grade de pesquisas do Parque nacional do Viruá, distribuídos em 19 parcelas aquáticas permanentes, ao longo das estações chuvosas dos anos de 2008, 2009 e 2010. O segundo capítulo analisa a composição das assembleias de peixes presentes nesses ambientes aquáticos e sua variação entre o início e o final do período chuvoso, relacionando-a com as características ambientais das parcelas aquáticas, nos três anos de estudos. Uma seção final sintetiza os principais resultados e conclusões obtidos na tese e aponta caminhos para pesquisas futuras na área de estudo e sobre os temas ecológicos

abordados.

Objetivo geral

O presente estudo tem como objetivo principal avaliar a dinâmica limnológica de uma planície alagável pelas chuvas sazonais e seus efeitos sobre a estrutura das assembleias de peixes, na área do Parque Nacional do Viruá, Roraima, Amazônia Brasileira.

Objetivos específicos

- Verificar quais os pressupostos do Conceito de Pulso de Inundação (FPC; Junk *et al.* 1989) se aplicam em planícies que não são alagadas pelo pulso de inundação de grandes rios, mas sim pelo regime de chuvas locais.
- Avaliar se há um padrão determinístico ou estocástico nas variações temporais (ao longo do período chuvoso e entre anos) nas características físicas e químicas da água de parcelas aquáticas permanentes estabelecidas na grade de trilhas de pesquisa do Viruá.
- Avaliar as características da estrutura e composição de assembleias de peixes de pequeno e médio porte.
- Verificar (i) se a composição dessas assembleias apresentam padrões determinísticos ou estocásticos de variação espacial e temporal; e (ii) se diferenças na riqueza, abundância e composição de espécies variam em função de fatores bióticos (abundância de predadores, no caso, peixes piscívoros de médio porte) e abióticos (transparência da água, disponibilidade de oxigênio, profundidade e conexão com diferentes microbacias).

Capítulo 1

Do Vale, J.D., Zuanon, J.A.S & Magnusson, W.E. 2011. A influência de fatores locais nas características físicas e limnológicas da planície inundável do Parque Nacional do Viruá, Roraima, Brasil. Manuscrito em preparação para *Hydrobiologia*.

CAPÍTULO 1*

A influência de fatores locais nas características físicas e limnológicas da planície inundável do Parque Nacional do Viruá, Roraima, Brasil

Autores:

Julio Daniel do Vale[†]

Jansen Zuanon*

William Ernest Magnusson*

Endereço:

[†]Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, AM, Brasil

*Coordenação de Pesquisas em Biodiversidade, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, AM, Brasil

Endereço para correspondência: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Coordenação de Pesquisas em Biodiversidade, Avenida André Araújo, 2936, CP: 478, CEP: 69001-060, Manaus, AM, Brasil. Tel.: +55 92 3643 1912. E-mail address: juliodovale@gmail.com

Palavra chave: planície alagável – inundação pelas chuvas - Roraima – PPBio – bacia rio Branco

• Esse capítulo será submetido à Hydrobiologia - The International Journal of Aquatic Sciences (Qualis B1)

Resumo:

As planícies alagáveis da Amazônia ocupam uma vasta área e apresentam grande importância para os processos ecológicos locais e regionais. Na bacia do rio Negro e de seu principal afluente, o rio Branco, há grandes áreas sazonalmente alagadas por corpos d'água de pouca profundidade ($< 0,5$ m). Essas planícies são abastecidas principalmente por chuvas locais e não são conectadas diretamente com grandes rios. Uma dessas áreas é a planície alagável do Parque Nacional do Viruá, em Roraima, no extremo norte do Brasil, onde está instalado um sítio de pesquisas ecológicas de longa duração (RAPELD). Foram monitoradas as características físicas e limnológicas de 19 parcelas permanentes de amostragem durante três anos (2008, 2009 e 2010), com coletas realizadas no início e no fim do período de chuvoso, que geralmente ocorre entre os meses de maio a agosto. Os corpos d'água estudados apresentaram baixos valores médios de condutividade elétrica ($22,0 \pm 14,0$ $\mu\text{S}/\text{cm}^{-1}$) e pH ($4,8 \pm 0,7$), temperatura relativamente alta ($26,6 \pm 2,7$ °C), valores moderados de saturação de oxigênio dissolvido ($43,0 \pm 21,5\%$) e de transparência da água ($87,9 \pm 38,7$ cm). Não houve diferenças significativas nas características limnológicas das parcelas aquáticas entre o início e o fim do período chuvoso de 2008 e 2010, mas sim em 2009, devido a um regime de chuvas atípico, com duas estiagens em pleno período de chuvas. A planície inundável do Viruá se distingue fundamentalmente daquelas áreas sazonalmente inundadas pelo extravasamento de grandes rios por possuir a chuva como principal fonte de água do sistema, resultando em uma amplitude de inundação raramente superior a um metro, de curta duração, com dependência quase exclusiva da produtividade local, e por secar quase completamente durante a fase terrestre. Nesse contexto, essas áreas devem receber especial atenção caso os cenários de mudanças climáticas se confirmem e ocorram alterações nos padrões de precipitação na Amazônia, o que poderá causar fortes efeitos negativos para as comunidades biológicas.

Abstract

The floodplains in the Amazon Basin occupy large areas and have great importance to the ecological process in local, regional scales. In the Negro River basin and its main affluent, Branco River, there are regions flooded seasonally by a shallow water column ($<0,5\text{m}$) and those are sustained mainly by local rainfall, not being directly connected with the great rivers. One of the examples is the Viruá's National Park (Parque Nacional de Viruá), Roraima State, located at the extreme north of Brazil, in which a long term ecological research site is installed (RAPELD). At this site, the limnological and ichthyological aspects of 19 plots, were analyzed, during the course of 3 years, with regular samplings made at the beginning and end of the each rainy season (may until august). The mean values of electrical conductivity ($22,0 \pm 14,0 \mu\text{S}/\text{cm}^{-1}$) and pH ($4,8 \pm 0,7$) were low, while water temperature was relatively high ($26,6 \pm 2,7 ^\circ\text{C}$). Moderate values of dissolved oxygen ($43,0 \pm 21,5\%$) and water transparency ($87,9 \pm 38,7 \text{ cm}$) were observed. There were no significant differences in the limnological characteristics of the water bodies between the beginning and end of the rainy seasons of 2008 and 2010; nevertheless, differences were noted in 2009, due to two short periods of atypically low rainfall in that year. The dynamics of the Viruá's floodplain differs from the areas seasonally flooded by large rivers because it is influenced mainly by the local rainfall, which results in floods of low amplitude (less than one meter) and short duration, depending almost exclusively of the local productivity, and that dries up completely during the terrestrial phase of the cycle. In this context, these areas should receive special attention in function of the expected climate changes and its effects on the patterns of regional precipitation, which may have strong negative effects on the biological communities.

Introdução

Planícies alagáveis ocupam uma grande área da Amazônia (Sioli, 1984), e embora as estimativas possam variar, dados recentes indicam que esse tipo de ambiente pode constituir 1.738.000 km² de toda a bacia Amazônica (Keddy et al., 2009). O alagamento dessas áreas geralmente ocorre pelo transbordamento de grandes rios e/ou por chuvas locais (Junk et al., 1989; Mertes, 1997). Dependendo do tamanho da área de drenagem, a dinâmica sazonal de alagamento pode apresentar um pico monomodal e bem definido (como na planície do rio Amazonas e em outras grandes áreas alagáveis da América do Sul; Hamilton et al. 2002), ou pode ocorrer como em riachos de terra firme, onde a enchente-cheia é representada por aumentos rápidos e momentâneos do nível d'água que ocorrem simultaneamente ao período de maior precipitação. Assim, o alagamento fica mais defasado em relação ao pico do período de chuvas conforme a área de drenagem aumenta (Poff et al., 1997; Allan, 2007). As características físicas e químicas do manancial de um sistema influenciam sua dinâmica ecológica. Por exemplo, o extravasamento de um rio tende a enriquecer a planície com material dissolvido e em suspensão, de forma muito mais intensa do que uma planície que é alagada por chuvas locais (Junk & da Silva, 1995). Devido a isso, a geomorfologia e o regime regional de chuvas são os principais fatores considerados nos estudos de biogeoquímica dos ambientes aquáticos (Hess et al., 1995, Melack & Forsberg, 2001).

A dinâmica hidrológica em ambientes alagáveis pode ser bastante diversificada, mas geralmente a água que fica armazenada nessas planícies é alterada quimicamente por processos geológicos e biológicos (Hamilton & Lewis, 1987; Hamilton et al., 1995; Melack & Forsberg, 2001). Essas modificações estão associadas ao padrão de inundação por extravasamento de grandes rios (Junk et al., 1989; Ward, et al., 1999; Junk & Wantzen, 2004), como na várzea do Orinoco, em que o alagamento com as águas ricas em sedimento do canal principal faz com que os lagos marginais fiquem turbidos no início da cheia e posteriormente,

com a sedimentação do material em suspensão, tornem-se mais transparentes. A elevada previsibilidade e frequência desses eventos permitem que uma grande variedade de organismos apresentem ciclos de vida adaptados a essas condições (Rodriguez & Lewis 1997; Lewis et al., 2000).

Além da importância direta para a biota que vive nas planícies alagáveis, a dinâmica limnológica dessas áreas tem sido de grande interesse no estudo de processos ambientais associados à emissão de gases que atuam no efeito estufa. Auxiliados em grande parte por modernas técnicas de sensoriamento remoto, as informações sobre a biogeoquímica desses ambientes tropicais têm sido consideradas como um fator chave para o balanço e quantificação desses gases (Alsdorf et al., 2000; Richey et al., 2002; Melack et al., 2004). Contudo, a validação e acuracidade dessas informações só podem ser verificadas com amostragens *in loco* que considerem as peculiaridades das diferentes regiões (Belger et al., 2010). Esses detalhes são importantes para as estimativas de balanço de carbono nos modelos de aquecimento global. Em uma análise com diversos modelos e cenários, Marengo et al. (2009) prevêem uma mudança na frequência e extensão dos períodos de seca na Amazônia. Essa variabilidade espacial e interanual causada pelas mudanças climáticas possivelmente alterará a dinâmica dos ecossistemas aquáticos (Hamilton, 2010) e os ciclos biológicos dos organismos (Sala et al., 2000). Sendo assim, as pesquisas com dados das características físicas e químicas desses ambientes servirão como referencial para comparações com possíveis cenários apresentados por estudos de mudanças climáticas. Há, ainda, outras aplicações para estudos envolvendo dinâmica hidrológica e características da biota associada, como as estimativas de produção pesqueira e a gestão ambiental da Amazônia (Bayley, 1995).

Muitos trabalhos foram realizados em áreas alagadas na Amazônia, mas a maioria está concentrada em grandes rios, tributários do médio e baixo Amazonas (*e.g.* Melack & Fisher 1983; Junk & Furch, 1993; Sippel et al., 1994; Junk, 1997), que são sistemas ricos em

sedimentos em suspensão por terem suas águas oriundas de formações geológicas recentes dos Andes. As águas que drenam áreas mais intemperizadas, como a bacia do rio Branco, principal afluente do rio Negro, são muito mais pobres em sólidos em suspensão e diferem dos típicos rios de águas brancas quanto às suas características físicas e químicas (Ferreira et al., 2007). Apesar do nome, suas águas não se enquadram adequadamente na caracterização clássica do que se convencionou chamar de águas brancas na Amazônia (Sioli, 1968; Santos et al., 1984; Ferreira et al., 2007). A bacia do rio Branco é caracterizada pela singularidade física e química de suas águas, com uma quantidade de material em suspensão muito mais baixa que a do rio Amazonas, mas não tão pobres em nutrientes como as do rio Negro, nem tão claras como o rio Xingu ou Tapajós (Forsberg et al., 1988; Ferreira et al., 2007). Além disso, o período de alagamento de suas planícies é de aproximadamente quatro meses, menor que na maioria das demais sub-bacias amazônicas (Hamilton et al., 2002).

No baixo rio Branco e médio rio Negro, há extensas planícies inundáveis, ao longo dos rios de maior porte, e grandes áreas de terrenos mal drenados (Frappart et al., 2005) com solos hidromórficos que permanecem alagados durante a estação chuvosa. Tanto a vegetação (fitofisionomias) quanto a produção primária desses corpos d'água estão associados ao período de alagamento e à composição física e química da água (Ferreira et al., 2007). Devido a essas características, essas vastas áreas do baixo rio Branco e do médio rio Negro já foram designadas como “Pantanal setentrional” (Santos et al., 1993), mas o conhecimento científico sobre essa região ainda é escasso.

Embora algumas características gerais das planícies alagáveis possam ser descritas com base em dados de sensoriamento remoto, há pouca informação sobre a variação limnológica local nesses ambientes do médio rio Negro e baixo rio Branco (Belger et al., 2010), especialmente para as áreas mais afastadas dos grandes rios. A principal limitação para estudos nesses ambientes é o acesso. A maioria das pesquisas realizadas nesses locais

ocorreram nas proximidades dos grandes rios, ao longo de estradas, ou em ambientes já antropizados.

Ambientes com as características descritas acima podem servir de referência em estudos sobre a variação temporal que a dinâmica de chuvas causa na limnologia e ictiofauna nessas planícies alagáveis. Todo conhecimento que houver a respeito do funcionamento dessas planícies inundadas pelas chuvas locais poderá servir de referência para a compreensão e manejo dessas áreas, que podem ser drasticamente afetadas pelas mudanças climáticas em curso no planeta.

Este estudo foi realizado nas áreas alagadas da grade de trilhas RAPELD do Programa de Pesquisas em Biodiversidade - PPBio no Parque Nacional do Viruá, com o objetivo de verificar quais os pressupostos do Conceito de Pulso de Inundação (FPC; Junk et al. 1989) se aplicam em planícies que não são alagadas pelo pulso de inundação de grandes rios, mas sim pelo regime de chuvas locais. Além disso, buscou-se avaliar se há um padrão determinístico ou estocástico nas variações temporais (ao longo do período chuvoso e entre anos) nas características físicas e químicas da água de parcelas aquáticas permanentes estabelecidas na grade de trilhas de pesquisa daquela Unidade de Conservação.

Material e métodos

Área de estudo

As amostragens foram feitas em um sítio de pesquisa do PPBio no Parque Nacional do Viruá, na região centro-sul de Roraima, no município de Caracaraí (veja mais em <http://ppbio.inpa.gov.br/>). O Parque possui uma área de 227.001 ha, delimitado a oeste pelo

rio Branco e ao sul pelo rio Anauá, e as águas do sudeste do Parque drenam para o rio Barauana. No eixo centro-sul o rio Iruá capta grande parte da bacia de drenagem local, e é para esse rio que drenam as parcelas amostrais do PPBio (Fig. 1.1).

A região do Viruá tem um clima tropical úmido, com uma estação seca curta, segundo a classificação climática de Köppen. A média anual de chuvas varia de 1.700 a 2.000 mm, com um período regular de maior precipitação que vai de abril a agosto (Barbosa, 1997). As oscilações no nível da água nas áreas alagadas são constantes. Essas oscilações estão diretamente relacionadas à ocorrência de grandes precipitações ou períodos de estiagem. Nas planícies esse retardo pode ser de poucas horas nas áreas próximas aos terrenos mais elevados, ou então de um a dois dias nas áreas mais baixas (JDV, obs. pess.). Desde o início de 2009 o alagamento dentro da área da grade está sendo monitorado por sondas automáticas (*Levelloggers*) (Fig. 1.3).

Grande parte do Parque Nacional do Viruá é constituída por planícies que permanecem secas durante a maior parte do ano e alagam durante o período de chuvas. Os solos apresentam um gradiente associado à altitude, nos terrenos mais altos são do tipo neossolos litólicos, latossolos e cambissolos, nas planícies baixas predominam solos arenosos do tipo hidromórfico (Schaefer et al., 2008). Esses solos são extremamente pobres em nutrientes e periodicamente submetidos a um regime de forte estresse hídrico. Segundo a classificação do IBGE (2005), a vegetação que cobre esses ambientes é do tipo “campinarana”, que pode ser tanto “campinarana florestada” (com árvores baixas e esparsas) ou “campinarana gramíneo-lenhosa” na qual se observa diferenças entre grandes áreas com abundância ou não de palmeiras. Poucos riachos permanentes ocorrem nessas áreas, mas durante o período de chuvas existem redes de drenagem dentro dessas áreas alagadas. Nessas redes de drenagem a profundidade é um pouco maior (≈ 50 cm) que nos demais ambientes alagados onde o fluxo é extremamente baixo ou mesmo inexistente. Esses “igarapés” (como são denominados

localmente) possuem uma largura que varia de alguns poucos metros até uma centena. É nessas áreas de “igarapés” que se forma a campinarana florestada. Embora não tenha o porte de uma típica floresta pluvial de terra firme, suas árvores atingem até 20 m de altura. Em alguns locais onde o solo permanece alagado por mais tempo há dominância de palmeiras da espécie *Mauritia flexuosa*. Assim, o relevo e o tipo do solo definem a fitofisionomia local.

Durante o período chuvoso, diversas áreas ao longo do sistema de trilhas da grade de pesquisas ficam alagadas. As águas que inundam o sistema têm basicamente três fontes: as águas pluviais que drenam das planícies que ficam ao Norte e ao Sul da grade; as águas que descem da Serra da Perdida, que fica no limite Leste da área; e a própria precipitação sobre a área da grade. Nesses terrenos alagadiços ocorrem desde poças e charcos até áreas alagadas com quilômetros de extensão (como o “igarapé” que entra na grade próximo de seu vértice Sudeste e percorre um traçado aproximadamente retilíneo até sair pelo lado Oeste, cerca de 1 km ao norte do vértice Sudoeste).

Procedimentos de amostragem

As grades de pesquisas do sistema RAPELD (Magnusson et al., 2005) usadas em sítios do PPBio são compostas por um conjunto de 12 trilhas de 5 km cada. No PNV, seis são dispostas no sentido Norte – Sul e seis no sentido Leste – Oeste, com intersecções a cada quilômetro. Para cada trilha Leste – Oeste há cinco parcelas terrestres localizadas a intervalos de 1 km ao longo das trilhas. Essas parcelas uniformemente distribuídas têm 250 m de extensão e seguem a curva de nível do terreno. Mais detalhes sobre esse desenho amostral e as vantagens das coletas integradas nos sítios do PPBio podem ser obtidos em Magnusson et al. (2008) e Costa & Magnusson (2010). Das 30 parcelas uniformemente distribuídas na grade, 19 são sazonalmente inundadas e foram amostradas neste estudo (Fig. 1.1).

As amostras de água foram coletadas durante o período de inundação em parcelas aquáticas de 2.500 m² (50 x 50 m) localizadas nos 50 m que antecedem o início das parcelas terrestres RAPELD. As amostragens foram feitas durante três anos consecutivos (2008 – 2010), em duas ocasiões em cada ano: no início e no final do período de chuvas (Tabela 1.1). As variáveis ambientais registradas nas parcelas aquáticas foram: temperatura, pH, condutividade, oxigênio dissolvido, transparência, profundidade, e velocidade superficial da água (quando havia fluxo). Com exceção das parcelas L3-4500 e L4-4500, que estavam secas na segunda etapa de 2009, todas as demais parcelas foram amostradas seis vezes.

As medidas dos parâmetros físicos e químicos foram feitas na camada superficial da água, sempre no mesmo local dentro da parcela. Para mensurar as variáveis limnológicas de condutividade, pH, e temperatura, foi utilizado um potenciômetro/condutivímetro digital (Yellow Springs Inst., modelo 63). A porcentagem de saturação do oxigênio dissolvido foi medida com um oxímetro digital (Yellow Springs Inst., modelo 58). Em função da baixa profundidade dos locais de amostragem, a medida de transparência da água foi realizada da seguinte forma: um tubo transparente e graduado de 3 cm de diâmetro e 150 cm de altura, aberto na parte superior e adaptado com um pequeno disco de Secchi no fundo, era enchido com água da parcela. O tubo era então esvaziado lentamente, até que o disco de Secchi pudesse ser visualizado, e a altura da coluna d'água restante era registrada (em cm) (Bales et al., 1998).

Uma régua foi instalada em cada parcela aquática para medir o nível da água no seu ponto mais profundo. Para obter uma medida que registrasse a irregularidade de profundidade e forma dos corpos d'água, foi feita uma amostragem em 47 pontos equidistantes dentro dos 2.500 m² da parcela aquática. Esse refinamento espacial serviu para medir a: porcentagem de pontos com fluxo na área e a profundidade média. Para determinar a ocorrência de fluxo superficial era lançado na superfície da água um pequeno quadrado de isopor (4 x 4 x 1 cm).

A proporção de pontos com fluxo superficial foi expressa como uma porcentagem dos 47 pontos de medida.

A profundidade média da parcela aquática foi calculada pela seguinte fórmula:

$$Pm = \frac{\sum pa - \sum ps}{Tp}$$

Onde, Pm – corresponde à estimativa da profundidade média; pa – é a profundidade dos pontos alagados; ps – é a altura acima do nível da água dos pontos em locais secos (medida feita com uma mangueira de nível); e Tp – é o número total de pontos da amostragem. A relação entre a média dos valores e o nível da água na régua na primeira amostragem foi utilizada para determinar o valor da profundidade média para todas as outras amostragens nessa mesma parcela, sem a necessidade de realizar repetidamente as medidas nos 47 pontos estabelecidos inicialmente.

Os parâmetros físicos e químicos da água foram relacionados com altitude e microbacia. Os dados de altitude foram mensurados por uma empresa de topografia que fez as medições com teodolito e GPS-geodésico. Os detalhes metodológicos e os dados originais estão disponíveis na página do PPBio (<http://ppbio.inpa.gov.br/>). Para estabelecer uma divisão entre as microbacias que drenam a grade de trilhas, foram utilizadas cartas do IBGE (1974), imagens topográficas de SRTM (Shuttle Radar Topographic Mission) e observações de campo. Esses procedimentos resultaram na divisão da área da grade de trilhas em seis microbacias (Fig. 1.1).

As parcelas também foram categorizadas segundo as características hidrodinâmicas observadas em campo como “lóticas” (com fluxo superficial), “semi-lênticas” (sem fluxo superficial, mas com leve fluxo na coluna da água, visível pela movimentação de partículas em suspensão); e “lênticas” (sem fluxo detectável). Essa categorização foi necessária porque

as medidas de velocidade da correnteza feitas por meio do deslocamento de um objeto na superfície não foram adequadas para diferenciar as duas últimas situações descritas.

Das variáveis analisadas na PCA, a transparência teve uma carga de 0,99 no PCA1 que capturou 63% da variância dos dados. Devido a isso a transparência da água foi selecionada para ser relacionada com a granulometria do solo. Para tanto, amostras de solo foram coletadas em seis pontos a cada 50 m nas 30 parcelas RAPELD, na profundidade de 15 cm. Após a secagem, limpeza e destorroamento das amostras, foi utilizada metodologia da EMBRAPA (1997) para determinar as proporções de argila, silte e areia. As análises foram realizadas no Laboratório Temático de Solos e Plantas – LTSP / INPA (dados também disponíveis em <http://ppbio.inpa.gov.br/>).

Análise dos dados

Análise de Variância – ANOVA, foi usada para testar a significância estatística de variações nos valores de cada parâmetro limnológico entre os diferentes locais. Para verificar a homoscedasticidade e normalidade dos resíduos foi usado o teste de Shapiro-Wilk. A variável condutividade foi transformada por $\log_{10}$ para atender ao pressuposto de normalidade. Os valores de profundidade média e temperatura não atenderam às premissas para análises paramétricas mesmo depois de transformados, e foram analisados por meio de testes não-paramétricos de Kruskal-Wallis. A diferença no valor de cada variável entre o início e o final do período de chuvas foi avaliada com o teste t de Student (pareado) para cada parcela dentro de cada ano.

Para reduzir a dimensionalidade das variáveis ambientais e testar o efeito de: altitude, microbacia, ano da coleta e fase da época de chuva, as variáveis limnológicas (profundidade média, temperatura, oxigênio e transparência) foram combinadas na forma de eixos de uma

Análise de Componentes Principais (PCA). As variáveis pH e condutividade foram excluídas por duas razões: não puderam ser medidas em 21 das 112 amostras e em análises de PCA preliminares, suas cargas (*loadings*) foram as mais baixas e pouco contribuíram para o padrão de variação nas parcelas. Os eixos PCA1 e PCA2 foram testados por MANOVA (Análise de Variância Multivariada) para avaliar se fatores como altitude e microbacia têm relação com as variáveis limnológicas. Os dados de altitude não apresentavam distribuição normal, mesmo depois de transformados, por isso foram categorizados em três classes (> 54 m, de $54 - 51$ m, e < 51 m). Para observar as variações gerais nas características ambientais das parcelas entre o início e o final do período de chuvas, os resultados da PCA foram representados em gráficos separados por ano. A ocorrência de padrões na variação das características físicas e químicas da água foi analisada pelo teste de *Performance* da Uniformidade *Rayleigh*, tendo como referência o ângulo do segmento formado pelos pontos representando o início e o fim das chuvas em relação ao eixo das ordenadas. Esse tipo de análise permite testar uma relação específica entre as amostras. Ao comparar a variação média do ângulo formado pelo segmento que liga o ponto referente à amostra do início do período chuvoso com o ponto que representa o seu final, esse ângulo deve variar ao acaso; do contrário, há uma probabilidade significativa de que a relação entre as amostras do início e fim do período chuvoso estejam sujeitas a uma mudança previsível das variáveis. Teste similar foi aplicado por Espírito-Santo et al.(2009) para avaliar tendência temporal em dados multivariados.

A relação entre as características físicas e químicas da água e a granulometria do solo foi avaliada por meio da análise de Spearman. E como os valores de argila, silte e areia são complementares, a relação do solo com o tipo de fluxo e com a microbacia, foi testada por ANOVA apenas com os valores da porcentagem de argila.

Os testes e transformações foram realizados no pacote básico do programa R 2.10.0 (R

Development Core Team, 2010), e o teste de Rayleigh no pacote CircStats (Agostinelli, 2009).

Resultados

Foram realizadas 112 amostragens, seis em cada parcela (Tabela 1.2), sendo que as parcelas L3-4500 e L4-4500 foram visitadas apenas cinco vezes, pois já estavam secas em julho de 2009, devido a um período chuvoso atipicamente curto naquele ano (Figs. 1.2 e 1.3). Não foram medidos o pH e a condutividade na primeira amostragem de 2010, devido a problemas com o equipamento.

As características limnológicas diferiram entre os locais de amostragem (Tabelas 1.4, 1.5 e Fig. 1.4). No ano de 2009, as características limnológicas foram significativamente diferentes entre o início e o fim da estação chuvosa para todas as variáveis testadas. Além disso, foi possível notar claramente um aumento da temperatura da água, uma diminuição da profundidade e do teor de oxigênio dissolvido nas parcelas entre o início e o final da estação chuvosa nesse mesmo ano. Nos demais anos (2008 e 2010), apenas a profundidade média apresentou diferença significativa entre o início e o fim da estação chuvosa (Fig. 1.5).

A maioria das parcelas se localiza em altitudes próximas de 50 m, com uma variação de apenas 1 m. Apenas três parcelas ficam acima dessa amplitude: L1-1000 (54,6 m), L3-500 (55,1 m) e L4-500 (52,4 m). A altura da coluna d'água nas parcelas está associada à altitude e apresentou um expressivo aumento nas parcelas localizadas abaixo de 49,5 m. O valor médio da profundidade da coluna d'água nas parcelas foi de 18,21 cm (máx.: 94,55; mín.: 0,14 cm). Entretanto, nas parcelas abaixo de 49,5 m o valor médio foi 34,2 cm, e nas parcelas acima desse limiar a média foi 8,4 cm (Fig. 1.6).

Quase metade das parcelas teve característica semilêntica (48%), enquanto 27% foram lóticicas e 25% lênticas. A proporção de área alagada dentro dos 2.500 m² de cada parcela

variou bastante entre locais e entre as seis amostras de uma mesma parcela (Fig. 1.6 A). A profundidade média foi distintamente maior em cinco parcelas (L5-4500, L6-1500, L5-3500, L2-4500 e L6-3500), essas cinco parcelas também apresentaram uma proporção da área com presença de fluxo superficial maior que as demais (Fig. 1.6 B e C).

Os três primeiros eixos da análise de ordenação (PCA) capturaram 99% da variância dos dados originais. As três variáveis mais relacionadas com os três primeiros eixos foram transparência (com carga 0,99 no eixo PCA1), oxigênio e profundidade média (cargas 0,76 e 0,61 respectivamente, nos eixos PCA2 e PCA3) (Tabela 1.6, Fig. 1.7). Houve um efeito significativo da altitude (MANOVA: Pillai Trace = 0,295 , $P < 0,001$) e das microbacias (Pillai Trace = 0,509, $P < 0,001$) sobre as características limnológicas das parcelas aquáticas nos dois momentos de amostragem (Fig. 1.8).

As características físicas e químicas da água mudaram de maneira estocástica nas diferentes parcelas entre o início e o fim do período chuvoso nos anos de 2008 e 2010 (teste *Rayleigh*; $P = 0,366$ e $P = 0,708$, respectivamente). No ano de 2009 a queda forte e generalizada dos valores de oxigênio dissolvido na maioria das parcelas, e também a baixa profundidade, foram os fatores preponderantes para que a mudança nas características limnológicas tivesse um padrão significativamente uniforme (teste *Rayleigh*; $P < 0,001$; Fig. 1.9).

As características físicas e químicas da água apresentaram altos valores de correlação com a granulometria do solo, somente oxigênio e profundidade média não apresentaram relação com a granulometria do solo. . Os maiores valores de correlação foi com a temperatura e a transparência (Tabela 1.7; Fig. 1.10).

Não houve relação significativa entre a porcentagem de argila do solo e o fluxo de água na parcela (ANOVA, $F_{3;15} = 0,299$, $P = 0,743$). As microbacias não diferenciaram significativamente quanto à porcentagem de argila (ANOVA, $F_{5;15} = 2,682$, $P = 0,075$).

Porém, observando os valores no gráfico se nota que as parcelas aquáticas do Viruá se distribuem em dois grupos. Um terço delas possui valores acima de 70 cm de transparência e solos com menos de 15% de argila, o outro grupo se caracteriza por ter águas mais turbidas (menos 70 cm de transparência) e proporções de argila que vão de 15% até 36% (Fig. 1.11).

Discussão

A maior parte do solo que cobre o Parque Nacional do Viruá é do tipo podzol hidromórfico, areias quartzosas hidromórficas e latossolo vermelho-amarelo (Brasil, 1975). Os tipos de solos, a topografia local e o regime de chuvas regional são provavelmente os fatores determinantes para as características limnológicas dos corpos de água estudados. Embora a maior parte do Parque seja formada por extensas planícies, há também alguns terrenos com altitudes elevadas, classificados como serras baixas e *inselbergs* (Schaefer et al., 2008). É a partir do sopé dessas serras que começam a ocorrer os terrenos alagadiços, geralmente formados por poças (como na L3-500) ou, mais raramente, por pequenos riachos (como na parcela da L1-1000). Esses ambientes aquáticos são rasos, pobres em nutrientes e com baixas concentrações de oxigênio dissolvido, características similares às poças estudadas por Pazin et al. (2006) nas Florestas de Terra-firme da Reserva Ducke na Amazônia Central brasileira. A parcela L3-500 foi a única que apresentou praticamente todas as suas poças bem delimitadas. Outras parcelas com as características gerais similares, como a L4-500, L5-500 e L5-2500, também tiveram poças dentro de suas áreas, mas estas eram maiores (em área e profundidade), desenhando nesses terrenos irregulares uma rede anastomosada de conexões. A maioria das demais parcelas apresentou características similares, e como grande parte do terreno está abaixo de 49,5 m de altitude, o alagamento é frequentemente mais extenso e generalizado nas parcelas.

Nas parcelas dominadas por vegetação do tipo campinarana gramíneo-lenhosa foram observados maiores teores de oxigênio dissolvido. Nesse tipo de ambiente há reduzida quantidade de material orgânico presente nos locais onde se formam as poças durante o período de chuvas. Isso pode ter afetado diretamente as condições limnológicas, resultando em uma menor quantidade de decomposição biológica e do conseqüente consumo de oxigênio envolvido no processo (Hamilton et al., 1995; Sabo et al., 1999).

Os valores da condutividade da água e do pH registrados nas parcelas aquáticas do Viruá foram similares aos observados em riachos da bacia do rio Branco (Ferreira et al., 2007). A variabilidade espacial e temporal foi grande para ambos, sendo que três parcelas localizadas em áreas de vegetação aberta apresentaram os maiores valores de condutividade. Como esses ambientes possuem uma menor quantidade de biomassa do que as parcelas localizadas em ambientes florestados, o mais provável é que teores maiores de silte possam estar influenciando nesse resultado. O baixo pH, variando na faixa de 4,0 a 6,0, é bastante característico desse tipo de ecossistema de solos predominantemente do tipo podzólico (Sioli, 1968; Goulding et al., 1988).

Em muitas planícies da Amazônia, o que ocorre na área alagada é que, após o aporte das águas do rio principal nos lagos da planície, há um aumento inicial na turbidez da água. Ao longo do tempo, com a estabilização dos lagos e a sedimentação do material em suspensão, a transparência volta a aumentar (Junk, 1984; Hamilton & Lewis, 1987). Esse padrão já foi observado em muitos lagos na bacia amazônica, como nas planícies alagáveis dos rios Araguaia (Tejerina et al, 1998) e Mamoré (Pouilly & Rodrigues, 2004). No Viruá, a transparência teve fraca relação com o período de alagamento. Assim como ocorre no Pantanal, no Viruá não existem grandes lagos como frequentemente observados nas planícies inundáveis de grandes rios. Nesses ambientes distantes de grandes rios e muito planos, o alagamento possui uma dinâmica diferente e a transparência não responde à sazonalidade, já

que não há um aporte significativo de material em suspensão durante a fase de enchente (Oliveira & Calheiros, 2000; Hamilton, 2002). Adicionalmente, planícies controladas pelo regime de chuvas locais e situadas em ambientes predominantemente florestais não são fortemente influenciadas pelo vento, resultando em pouca variação temporal na transparência da água.

Além da transparência não estar relacionada com a sazonalidade, também não apresentou relação com o tipo de fluxo. Na área da grade, as propriedades intrínsecas de cada parcela mostram que há uma forte heterogeneidade espacial. Essa característica resulta em um enfraquecimento de forças controladoras do sistema em macroescala, diferentemente do que é esperado para outros tipos de áreas alagáveis (e. g. Lewis et al., 2000 e Thomaz et al., 2007).

As análises conjuntas de variáveis limnológicas mostraram que a transparência foi o principal fator influenciando os padrões encontrados, sendo seguida pela profundidade e oxigênio dissolvido. As microbacias onde a água apresentou menor transparência e maiores teores de argila captam águas das serras baixas, ou então de superfícies pediplanadas com vegetação de transição de campinarana florestada para floresta ombrófila. Já os ambientes onde a água foi mais transparente e o solo apresentou baixo teor de argila foram associados à planícies arenosas recobertas por um mosaico composto por campinaranas florestadas, arbustivas, e as formações abertas com predominância de gramíneas. A microbacia e a altitude do terreno, combinadas com a variação temporal na intensidade da precipitação, promovem essa diversificação na qualidade da água, gerando uma alta variabilidade espacial e temporal.

A menor profundidade pode favorecer processos de decomposição característicos do hipolímnio em toda a coluna d'água, com a consequente redução nos teores de oxigênio dissolvido (Meade et al., 1979; Melack & Fisher, 1990; Furch & Junk, 1997). Embora as águas do Viruá não sejam profundas o suficiente para ocorrer estratificação, o forte dessecamento resultante da estiagem de julho de 2009 promoveu essa queda no oxigênio

dissolvido na maioria dos ambientes aquáticos amostrados, possivelmente pela redução do volume d'água e consumo do oxigênio por microorganismos. Também a ressuspensão do sedimento pelo vento é maior quanto mais raso for o ambiente (Hamilton & Lewis, 1987; Melack & Forsberg, 2001). Essas reduções nos valores de transparência e o oxigênio foram os principais fatores que geraram uma condição mais uniforme no ano de 2009. Nesse ano houve dois períodos curtos de estiagem durante período de chuvas, um de meados de abril até início de junho, e outro na segunda quinzena de julho. Eventos climáticos atípicos podem ter seus efeitos atenuados quando a planície alagável está situada a jusante de grandes bacias de drenagem. Nesses casos, a irregularidade na precipitação em determinada área é compensada pelas chuvas que caem em outra cabeceira. Entretanto, para bacias situadas em planícies que não estão conectadas a grandes sistemas hídricos e cujo período de chuvas é mais curto, momentos atípicos de estiagem como o de 2009 têm um forte impacto nos ambientes aquáticos e na biota local. Hamilton et al. (2002) mostraram que grande parte das planícies alagáveis do rio Branco podem variar bastante quanto ao tempo de alagamento, e que isso também influencia diretamente na dinâmica das características do ecossistema aquático, reduzindo a variabilidade dos tipos de corpos da água e, por consequência, a diversidade de nichos disponíveis para a biota local.

Variações intensas e imprevisíveis nas características limnológicas dos ambientes aquáticos de planícies alagáveis como as do Viruá podem ter efeitos consideráveis sobre a biota local. O desaparecimento sazonal da maioria dos ambientes aquáticos locais em decorrência do prolongado período de estiagem provavelmente representa uma forte pressão de seleção para a ictiofauna. Por exemplo, nesses tipos de ambientes, frequentemente ocorre a predominância de peixes com ciclo de vida anual (Ferreira et al., 2007), ou de espécies que têm estratégias para utilizar temporariamente os recursos disponíveis, refugiando-se em corpos d'água perenes no período de seca da planície (Mago-Leccia, 1970). As características

da fauna de peixes presente na grade de pesquisas do Viruá, bem como as mudanças na estrutura e composição da ictiofauna ao longo do período de chuvas e entre anos subsequentes, serão abordadas no próximo capítulo desta tese.

Em suma, planícies alagáveis afastadas de grandes rios e reguladas por chuvas locais como a do Viruá, embora apresentem algumas das características descritas no conceito de pulso de inundação, exibem também importantes diferenças que devem ser consideradas (Tabela 1.8). Tais diferenças devem ser consideradas durante o planejamento de estudos científicos que enfoquem as relações entre a biota e as características dos ambientes aquáticos locais, e sobretudo para o estabelecimento de cenários envolvendo os efeitos de mudanças climáticas globais sobre as planícies alagáveis na Amazônia.

Tabelas

Tabela 1.1 Cronograma das amostragens realizadas nas parcelas aquáticas da grade de pesquisas no Parque Nacional do Viruá.

Ano	Fase da estação chuvosa	
	Início	Fim
2008	28 de maio – 21 de junho	15 de julho – 25 de julho
2009	11 de junho – 02 de julho	22 de julho – 04 de agosto
2010	31 de maio – 22 de junho	12 de julho – 04 de agosto

Tabela 1.2 Valores médios e desvio padrão para as variáveis limnológicas medidas nas 19 parcelas aquáticas da grade de trilhas de pesquisas do Parque Nacional do Viruá entre 2008 e 2010. Os valores entre parênteses indicam o número de amostras analisadas.

Parcela	O ₂ (%)	Condutividade (μS/cm ⁻¹)	pH	Temperatura (°C)	Transparência (cm)	Profundidade média (cm)
L1-1000	42,5 ± 16,2 (6)	22,6 ± 6,4 (5)	5,0 ± 0,8 (4)	25,8 ± 0,9 (6)	134,0 ± 35,8 (5)	9,5 ± 4,9 (6)
L1-2500	48,0 ± 18,9 (6)	13,4 ± 4,5 (5)	5,3 ± 0,4 (5)	25,0 ± 0,9 (6)	46,3 ± 16,5 (6)	3,2 ± 2,7 (6)
L1-4500	33,6 ± 13,5 (6)	21,5 ± 17,2 (5)	4,8 ± 0,6 (4)	25,8 ± 1,4 (6)	59,3 ± 29,8 (6)	11,7 ± 4,7 (6)
L2-3500	29,3 ± 11,1 (6)	26,1 ± 24,3 (5)	5,4 ± 0,5 (5)	25,6 ± 1,4 (6)	68,2 ± 29,0 (6)	4,8 ± 1,6 (6)
L2-4500	45,5 ± 19,3 (6)	14,8 ± 3,6 (5)	5,7 ± 0,6 (5)	25,1 ± 1,0 (6)	42,7 ± 15,6 (6)	25,8 ± 7,3 (6)
L3-500	17,5 ± 11,6 (6)	21,6 ± 9,1 (5)	5,1 ± 0,2 (5)	25,6 ± 0,6 (6)	99,2 ± 19,3 (6)	3,2 ± 0,4 (6)
L3-4500	80,8 ± 4,7 (5)	49,6 ± 14,9 (4)	4,6 ± 0,5 (4)	31,8 ± 2,4 (5)	96,0 ± 33,2 (5)	0,6 ± 0,2 (5)
L4-500	12,8 ± 4,2 (6)	24,9 ± 5,7 (5)	4,3 ± 0,5 (5)	25,8 ± 1,7 (6)	66,8 ± 27,0 (6)	7,0 ± 2,3 (6)
L4-3500	32,8 ± 12,8 (6)	17,6 ± 4,1 (5)	5,1 ± 0,5 (5)	26,8 ± 1,3 (6)	107,5 ± 39,1 (6)	7,1 ± 2,1 (6)
L4-4500	69,1 ± 23,5 (5)	36,4 ± 10,5 (4)	4,2 ± 0,7 (4)	32,7 ± 3,0 (5)	104,8 ± 48,4 (5)	0,8 ± 0,3 (5)
L5-500	34,8 ± 18,2 (6)	14,7 ± 4,0 (5)	5,5 ± 0,4 (5)	24,5 ± 0,7 (6)	36,3 ± 11,7 (6)	13,5 ± 3,5 (6)
L5-1500	41,1 ± 9,2 (6)	12,1 ± 2,9 (5)	5,3 ± 0,5 (5)	24,9 ± 0,7 (6)	120,7 ± 34,3 (6)	9,2 ± 3,6 (6)
L5-2500	21,6 ± 11,1 (6)	18,9 ± 5,5 (5)	4,9 ± 0,4 (5)	25,2 ± 1,5 (6)	114,5 ± 30,2 (6)	3,8 ± 2,3 (6)
L5-3500	48,0 ± 24,1 (6)	12,3 ± 3,2 (5)	4,8 ± 0,7 (5)	25,5 ± 1,5 (6)	85,0 ± 16,5 (6)	39,1 ± 13,8 (6)
L5-4500	56,9 ± 9,1 (6)	13,0 ± 3,4 (5)	4,4 ± 0,5 (5)	25,6 ± 1,4 (6)	82,3 ± 26,9 (6)	54,9 ± 18,8 (6)
L6-1500	49,9 ± 8,7 (6)	23,5 ± 26,1 (5)	4,6 ± 1,2 (5)	25,6 ± 0,9 (6)	117,8 ± 27,1 (6)	30,7 ± 8,8 (6)
L6-2500	56,9 ± 11,2 (5)	19,0 ± 9,4 (5)	4,5 ± 0,5 (5)	28,7 ± 2,5 (6)	91,3 ± 20,9 (6)	18,3 ± 3,8 (6)
L6-3500	72,6 ± 8,0 (6)	19,8 ± 5,2 (5)	4,1 ± 1,1 (5)	30,6 ± 2,5 (6)	125,8 ± 29,7 (6)	73,1 ± 10,7 (6)
L6-4500	39,1 ± 12,3 (6)	44,8 ± 5,6 (5)	3,7 ± 0,5 (5)	27,8 ± 2,1 (6)	83,0 ± 33,8 (6)	23,1 ± 2,3 (6)
GERAL	43,0 ± 21,5 (111)	22,0 ± 14,0 (93)	4,8 ± 0,7 (91)	26,6 ± 2,7 (112)	87,9 ± 38,7 (111)	18,2 ± 20,7 (112)

Tabela 1.3 Características ambientais das parcelas aquáticas da grade de trilhas de pesquisas do Parque Nacional do Viruá.

Parcela	Altitude (m)	Área com fluxo (%)	Argila (%)	Silte (%)	Areia (%)	Microbacia	Tipo de fluxo
L1-1000	54,6	2	-	-	-	1	Lótico
L1-2500	50,8	0	15,7	16,0	68,3	1	Semi-lêntico
L1-4500	48,7	34	25,1	32,3	42,7	1	Semi-lêntico
L2-3500	49,9	0	18,5	22,6	58,9	1	Semi-lêntico
L2-4500	49,3	36	35,6	22,3	42,1	1	Lótico
L3-500	55,1	0	3,0	15,5	81,5	3	Semi-lêntico
L3-4500	49,7	0	2,5	14,0	83,5	2	Lêntico
L4-500	52,4	0	36,0	18,2	45,8	3	Lêntico
L4-3500	49,6	0	0,5	11,4	88,1	2	Semi-lêntico
L4-4500	50,2	0	3,0	11,6	85,4	2	Lêntico
L5-500	50,7	4	16,9	23,0	60,1	4	Semi-lêntico
L5-1500	50,3	4	6,6	19,6	73,9	3	Semi-lêntico
L5-2500	49,1	2	5,5	14,5	80,0	3	Semi-lêntico
L5-3500	48,3	68	6,1	19,2	74,8	5	Lótico
L5-4500	48,5	87	6,1	16,6	77,4	5	Lótico
L6-1500	49,4	74	13,7	21,2	65,2	5	Lótico
L6-2500	49,6	0	0,5	20,9	78,6	6	Semi-lêntico
L6-3500	49,3	0	2,0	12,6	85,4	6	Lêntico
L6-4500	50,0	0	6,5	4,8	88,7	6	Lêntico

Tabela 1.4 Resultados das Análises de Variância – ANOVA comparando as médias das 19 parcelas amostrais para valores de oxigênio, condutividade, pH e transparência nas parcelas aquáticas da grade de trilhas de pesquisas do Parque Nacional Viruá. gl, graus de liberdade; sq, soma dos quadrados; mq, média dos quadrados; F , razão de F ; p , probabilidade do F excedido

Fator	gl	sq	Mq	F	p
Oxigênio	18	32.742,0	1.819,0	9,08	< 0,001
Condutividade	18	9.092,7	505,1	4,15	< 0,001
pH	18	25,2	1,4	3,45	< 0,001
Transparência	18	89.090,0	4.949,5	6,04	< 0,001

Tabela 1.5 Resultados das Análises de Variância não paramétricas (Kruskal-Wallis) comparando as médias das 19 parcelas amostrais para valores de temperatura e profundidade média nas parcelas aquáticas da grade de trilhas do Parque Nacional do Viruá. gl, graus de liberdade; chi-q, chi-quadrado; *p*, probabilidade.

Fator	Gl	chi-q	P
Temperatura	18	61,58	< 0,001
Profundidade média	18	102,08	< 0,001

Tabela 1.6 Cargas (*Loadings*) das variáveis limnológicas em relação aos três primeiros componentes da PCA. Em negrito são destacados valores $\geq 0,70$.

	PC1	PC2	PC3
Profundidade média	0,07	0,61	-0,79
Temperatura	0,02	0,03	0,06
Oxigênio	0,10	0,78	0,61
Transparência	0,99	-0,12	-0,01
Variância explicada (%)	63	25	11
Variância acumulada (%)	63	88	99

Tabela 1.7 Relação entre a mediana dos valores referentes às características físicas e químicas da água nas parcelas e a composição granulométrica do solo testadas pela análise de Spearman. As correlações com *R* superior a 0.5 estão destacadas em negrito; todas têm *n* = 18 e; *P* com a classificação para níveis de significância <0.05*, 0.01 – 0.001**, <0.001***.

		Características do solo		
		Argila	Silte	Areia
Características da água	pH	0.41	0.57**	-0.56**
	Condutividade	-0.31	-0.49*	0.50*
	Temperatura	-0.68***	-0.56*	0.67***
	Oxigênio	-0.34	-0.06	0.14
	Transparência	-0.68***	-0.52*	0.61***
	Profundidade Média	-0.02	-0.10	0.03

Tabela 1.8 Quadro comparativo entre os principais aspectos do Conceito de Pulso de Inundação e seus equivalentes na planície alagável da grade de pesquisas do PARNA do Viruá, Roraima.

Fase		Pulso de Inundação por extravasamento de grandes rios*	Pulso de Inundação por chuvas locais (presente estudo)
INUNDAÇÃO	A maior fonte de água no sistema é o rio principal (ou lago)	A principal fonte de água no sistema é a chuva regional	
	As características do rio principal afetam no tipo de água que ocupará a planície	Tendo como fonte a chuva local a biogeoquímica do solo é que determina o tipo de água	
	Dinâmica do alagamento tende a ser longa (até seis meses), lenta (oscila poucos centímetros por dia) e atinge grandes amplitudes	O período é de aproximadamente três meses e meio, embora a oscilação seja lenta, ela varia para cima ou para baixo, diferente do pulso clássico que apresenta uma tendência contínua do nível da água de apenas subir durante o período de inundação; não atinge grandes amplitudes (em média, inferior a 1 m)	
	Em muitas áreas observa-se uma forte queda da biomassa durante o alagamento, além disso grandes quantidade de matéria orgânica e inorgânica são carregadas pela inundação.	Por ser um sistema relativamente pobre, aparentemente, não há grande diferença na produtividade primária local entre o período terrestre e o alagado	
	Ocorrem migrações e adaptações dos organismos terrestres durante a fase aquática	Também há adaptações e migrações, mas os organismos que provêm das áreas perenes, embora utilizem as conexões que se formam durante o período de chuvas, não são dispersados por transporte passivo, e necessitam realizar uma migração ativa, na maioria das vezes, precisam até mesmo se mover contra o fluxo	
VAZANTE	Os organismos aquáticos ocupam a área alagada e/ou os estágios de dormência ou ovos de resistência eclodem	IDEM	
	O carbono de fonte terrestre, sementes, frutos e insetos são incorporados na cadeia alimentar dos organismos aquáticos	IDEM	
	A água armazenada na planície retorna para o rio (ou lago) levando de volta parte do material em suspensão ou dissolvido	Parte ocorre como no modelo clássico pulso, mas uma porção deve evaporar na própria planície, restando poucos, ou a depender da intensidade do verão, praticamente nenhum corpo remanescente de água	
	Grande quantidade do carbono orgânico é depositado na planície e acaba sendo incorporada ao ecossistema terrestre	É provável que a quantidade de carbono seja menor por não haver crescimento de grandes quantidades de macrófitas	
	Organismos aquáticos se movem para os corpos d'água permanente ou apresentam adaptações	IDEM	
	Corpos de água tornam-se cada vez mais isolados do rio (ou lago principal) e desenvolvem características cada vez mais singulares e assembleias mais específicas.	IDEM	

*Sensu Junk & Wantzen (2004, p. 124).

Figuras

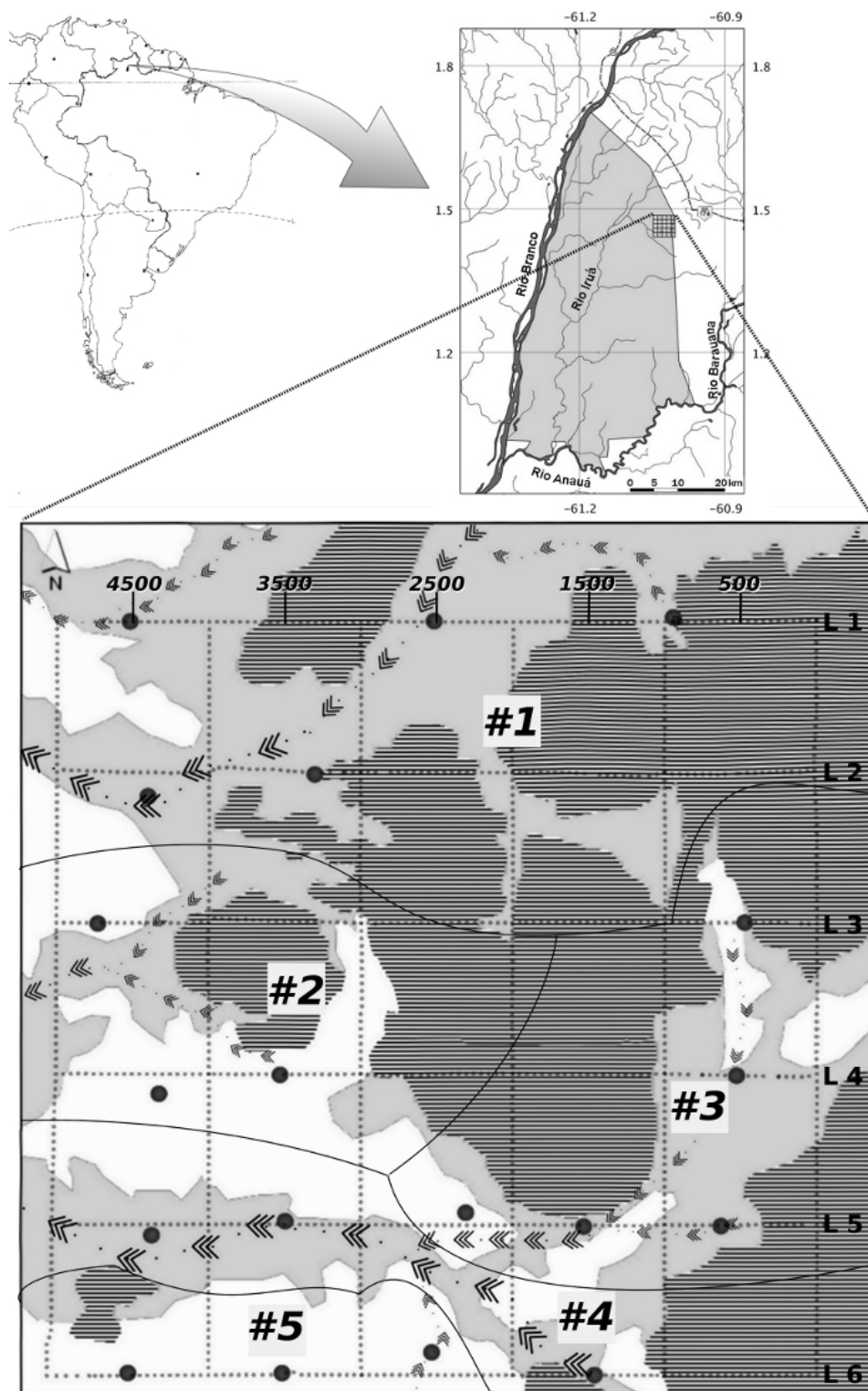


Fig. 1.1 Parque Nacional do Viruá, com destaque para a área da grade de trilhas do PPBio. As parcelas aquáticas estão representadas por círculos pretos, segmentos em “<<” representam a rede de drenagem (“igarapés”), as áreas em branco são dominadas pela fitofisionomia de campinaranas e as áreas cinzas por mata de galeria. A delimitação das microbacias é representada por linhas pretas contínuas, a área hachurada é floresta não alagável e as trilhas de acesso são as linhas pontilhadas.

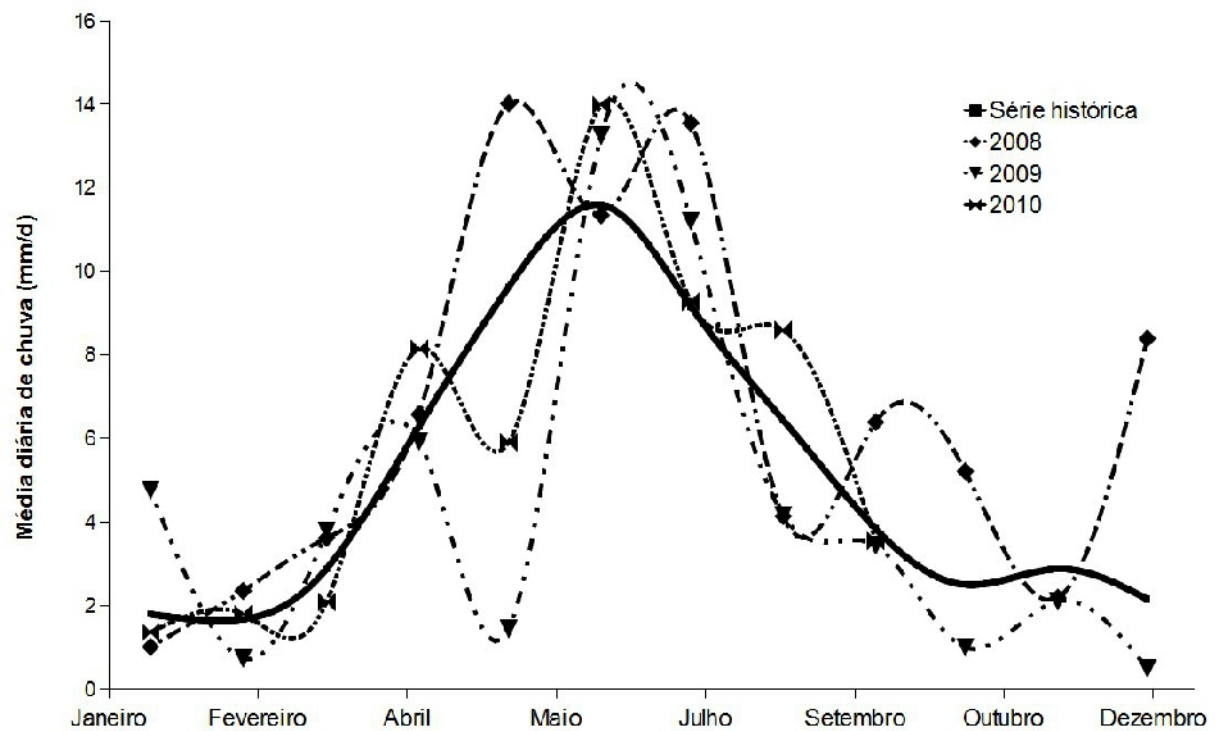


Fig. 1.2 Precipitação diária no município de Caracaraí – RR. A linha preta mais espessa representa a tendência de precipitação calculada com base na média mensal dos últimos 34 anos (1976 – 2010), as demais representam a precipitação dos três anos de amostra.

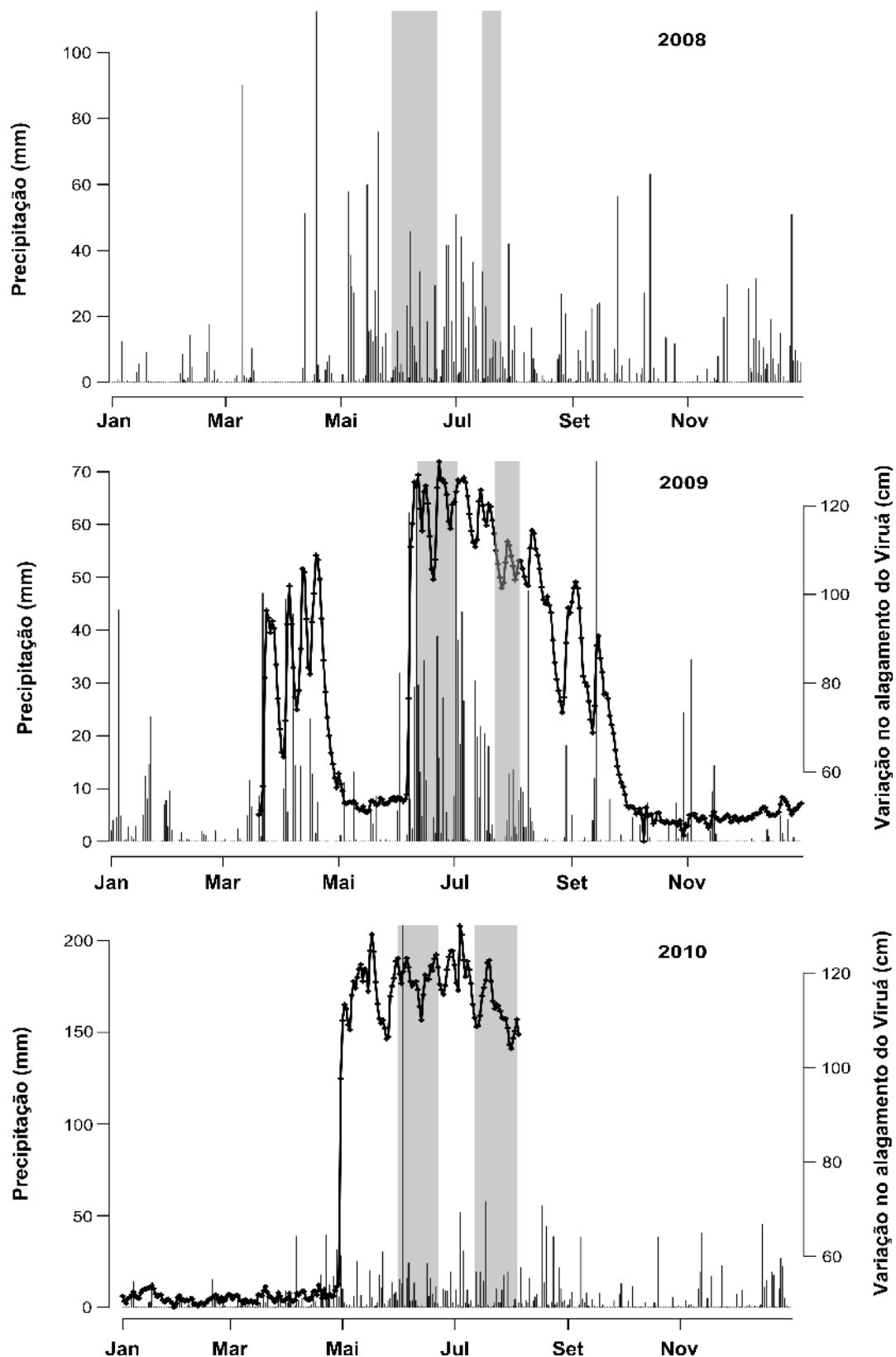


Fig. 1.3 Precipitação diária durante os três anos de amostragem e o nível da água na área alagada da grade (linha estreita – com valores do *data logger* das sonda instalada na trilha L2 no 4.250 m - durante o ano de 2008 não havia sonda). A área com o fundo cinza representa o período da primeira e segunda amostragem em cada ano.

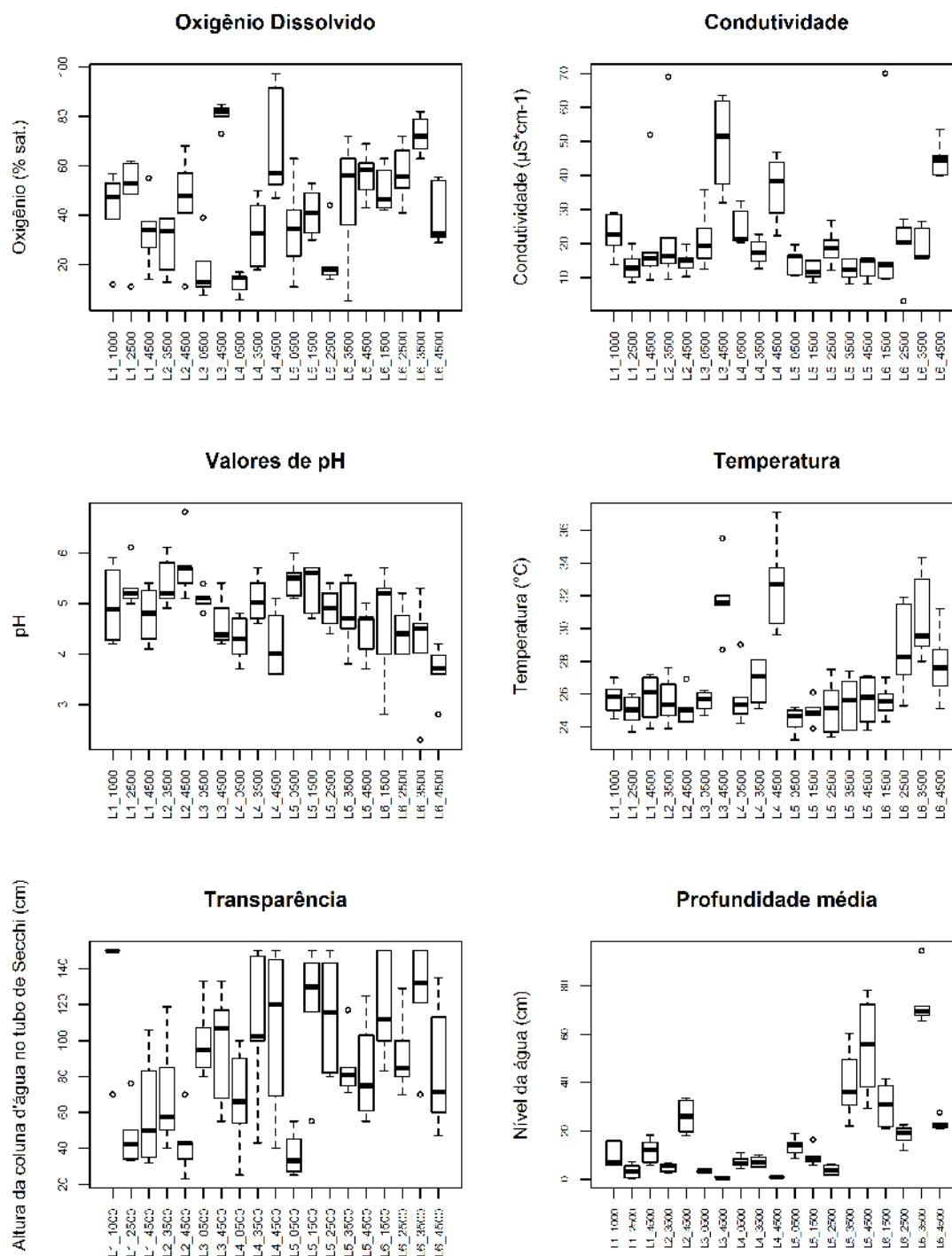


Fig. 1.4 Variáveis físicas e químicas das parcelas aquáticas do Viruá. Os círculos representam *outliers*, as linhas pontilhadas apresentam os quartis superior e/ou inferior $+1,5\cdot\text{IQR}$ (amplitude interquartis) e a caixa representa os quartis superior e inferior em torno da mediana. As parcelas encontram-se arranjadas ao longo do eixo das ordenadas pela sequência de trilhas.

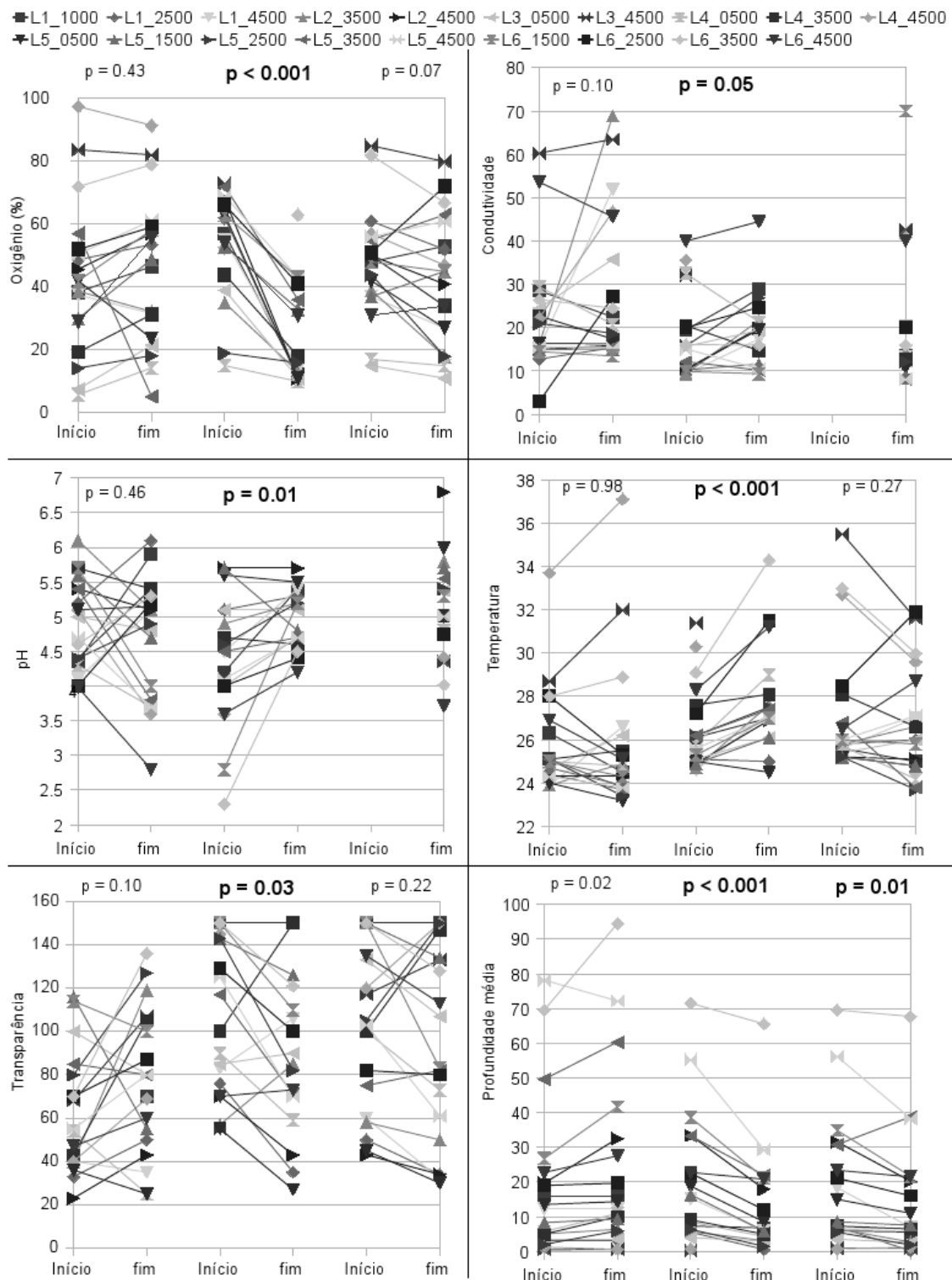


Fig. 1.5 Variáveis físicas e -químicas medidas nas parcelas aquáticas do Viruá, com os valores do início e final do período de chuvas nos três anos de amostragem (2008-2010). para: (A) oxigênio, (B) condutividade, (C) pH, (D) temperatura, (E) transparência, e (F) profundidade média. Os valores de p são referentes ao Teste t pareado para cada ano.

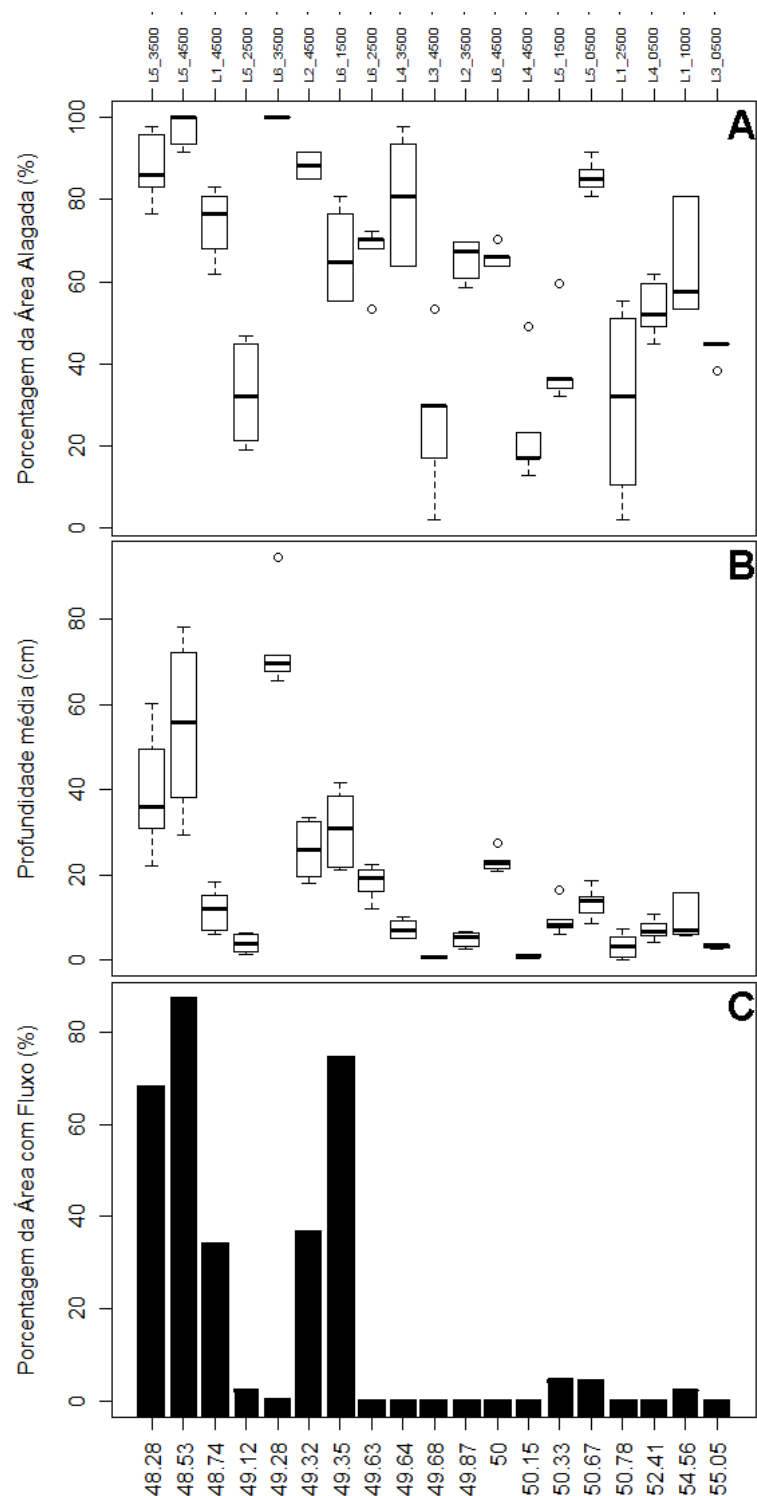


Fig. 1.6 Porcentagem da área alagada, profundidade média e porcentagem da área com fluxo superficial das parcelas aquáticas, ordenadas em função da altitude do terreno. Nas figuras **A** e **B** os círculos representam *outliers*, as linhas pontilhadas apresentam os quartis superiores e/ou inferiores $+1,5 \cdot \text{IQR}$ (amplitude interquartil) e a caixa representa os quartis superior e inferior em torno da mediana, referentes às seis amostras que foram realizadas em cada parcela. Na figura **C** a medida foi feita em uma única amostragem.

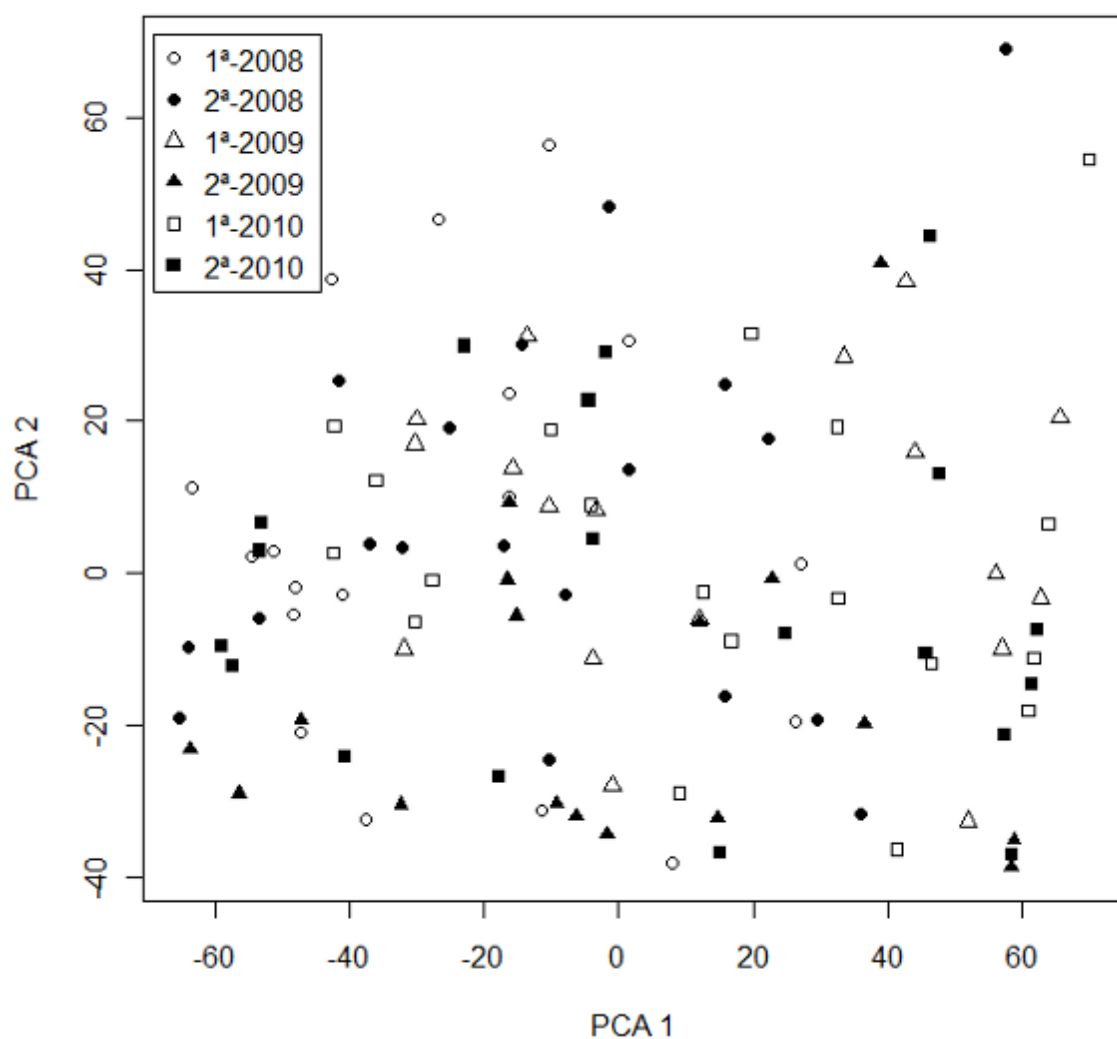


Fig 1.7 Representação bidimensional da análise de ordenação (PCA) das parcelas aquáticas em diferentes anos (2008-2010) entre o início e o fim do período chuvoso, com base nas características limnológicas.

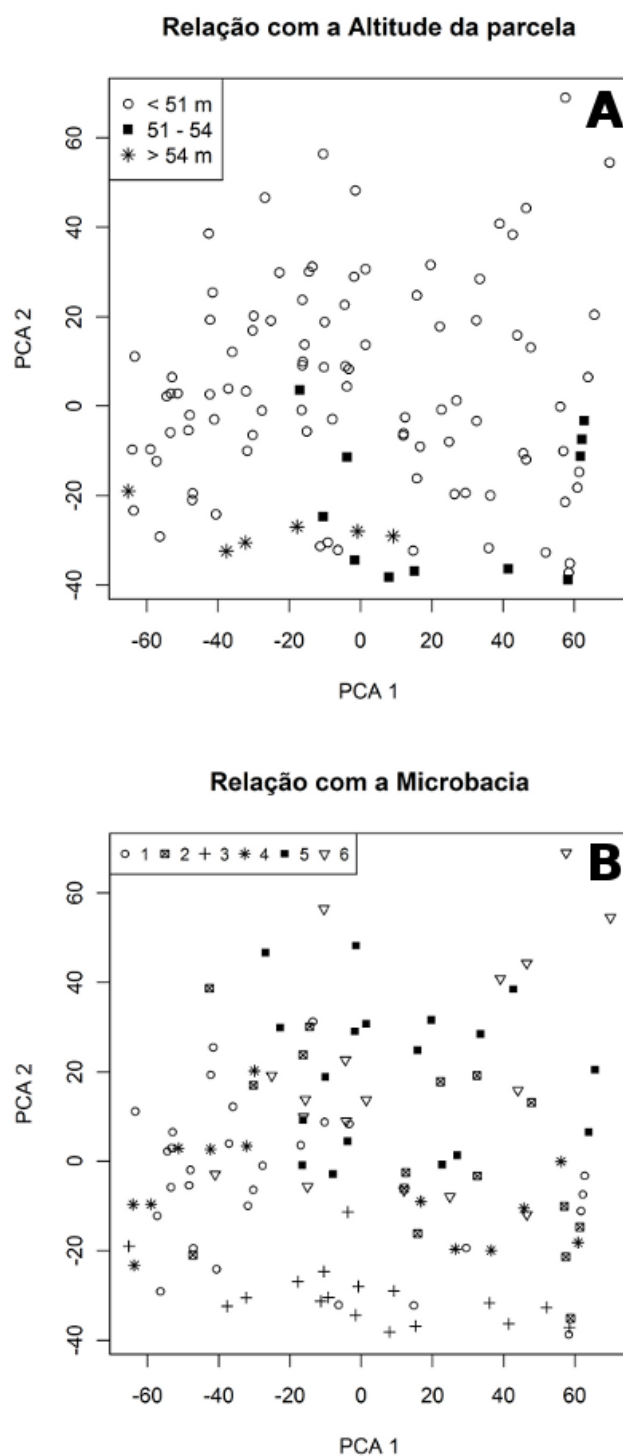


Fig. 1.8 Representação bidimensional da análise de ordenação (PCA) com as parcelas aquáticas de diferentes anos e início e fim do período chuvoso representados pelas três classes de altitude (A) e pelas microbacias (B).

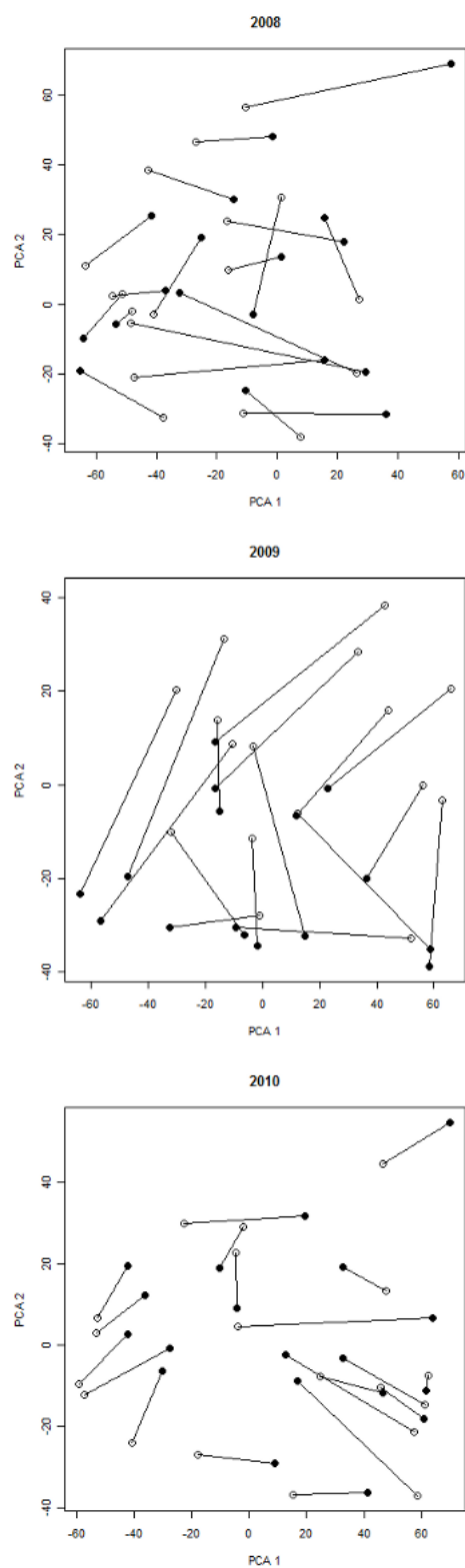


Fig. 1.9 Representação bidimensional da análise de ordenação (PCA) dos dados limnológicos nos três anos de amostragem (2008-2010), onde o círculo branco representa o início do período de chuvas, e o preto o final. O traço conecta as amostras de uma mesma parcela.

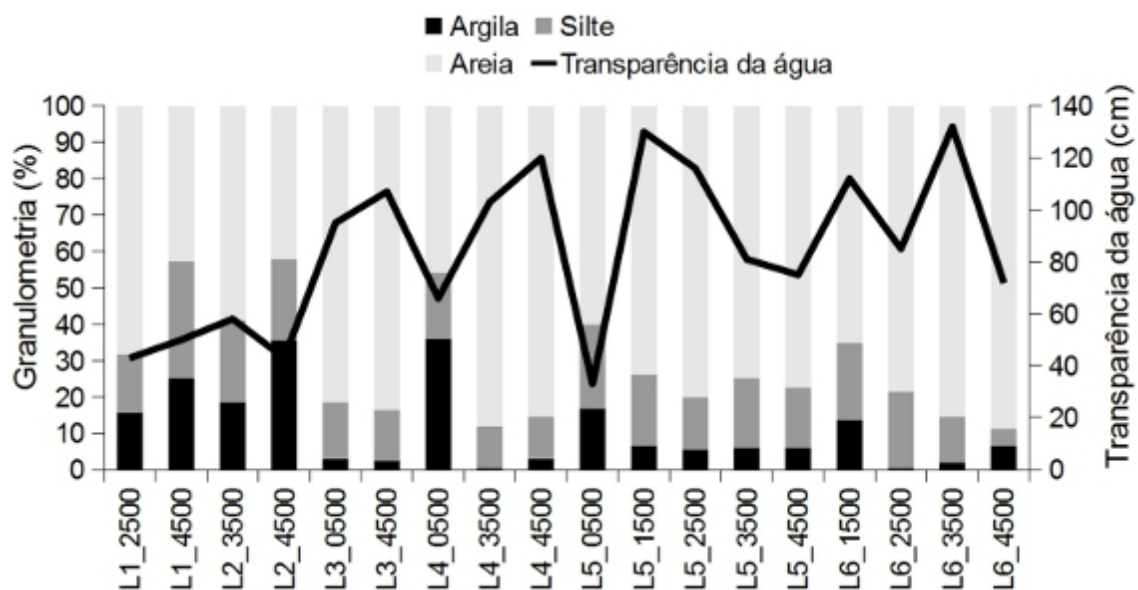


Fig. 1.10 Proporção de argila, silte e areia e a relação dos valores da transparência (mediana) nas parcelas aquáticas do Viruá. As parcelas encontram-se arranjadas ao longo do eixo das ordenadas pela sequência de trilhas.

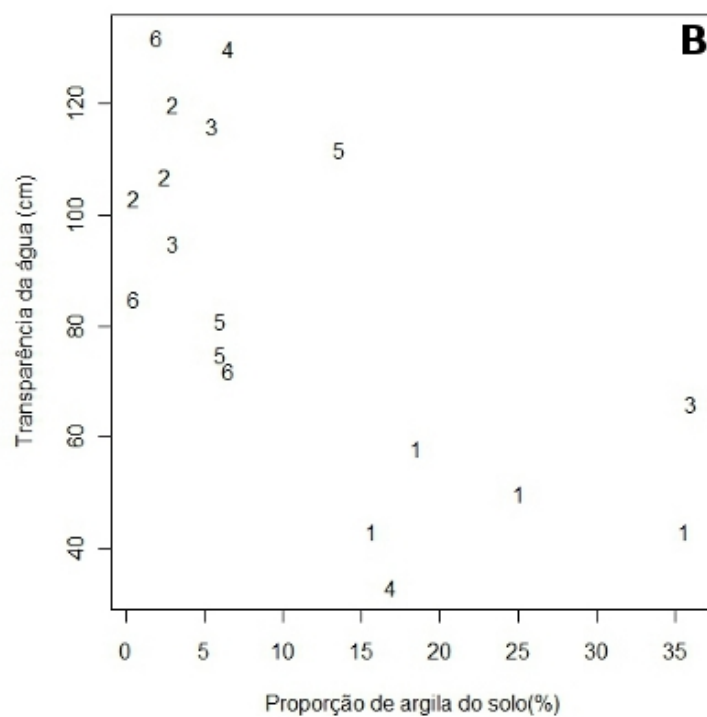
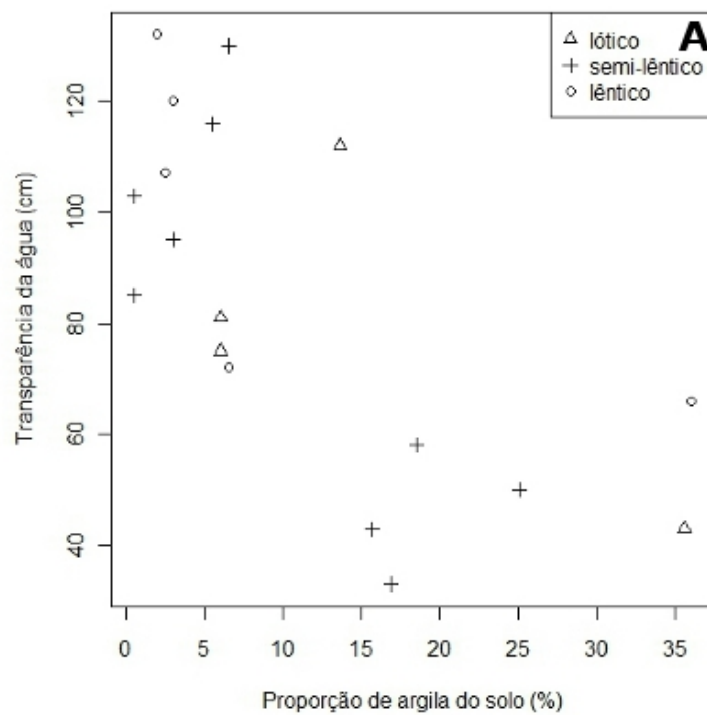


Fig. 1.11 Relação da mediana da transparência d'água das parcelas aquáticas e a proporção de argila do solo, com os valores de cada parcela expresso pelo tipo de fluxo (A) e pelas microbacias (B).

Agradecimentos

Agradecemos a equipe do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) do Núcleo Regional de Roraima e a equipe do Parque Nacional do Viruá, pelo suporte e apoio durante todo o período da execução desse estudo. Ao Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio), Programa Áreas Protegidas da Amazônia (ARPA), Ecologia, integridade ambiental e conservação de riachos na Amazônia – Projeto Igarapés - Edital Universal (473989/2006-9), CT-Hidro (FINEP processo 555484/2006-8), PPI/INPA (Ecologia e Manejo dos Recursos Naturais das Savanas de Roraima). JZ e WEM recebem bolsa produtividade do Conselho Nacional de Pesquisas (CNPq). JDV a bolsa de estudo da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas (FAPEAM - POSGRAD 01/2006).

Referências

- Agostinelli, C, 2009. CircStats: Circular Statistics. Versão 0.2-4. Pacote do programa R.
- Allan, J, 2007. Stream ecology : structure and function of running waters, 2nd ed. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Alsdorf, D. E., J. M. Melack, T. Dunne, L. A. K. Mertes, L. L. Hess, & L. C. Smith, 2000. Interferometric radar measurements of water level changes on the Amazon flood plain. *Nature* 404: 174-177.
- Bales, R. C., C. J. Peters, M. H. Conklin, & S. Rosengreen, 1998. Assessing Changes in Surface Water Quality over Time Using GLOBE Transparency and Dissolved Oxygen Data. GLOBE Annual Conference, Third Annual GLOBE Conference, Colorado.
- Barbosa, R. I.; Ferreira, E. J. G.; Castellón, E. G. 1997. Homem, ambiente e ecologia no

Estado de Roraima. Manaus - BRA: Inpa Manaus. 613pp.

Bayley, p. B. 1995. Understanding Large River: Floodplain Ecosystems. *BioScience*, 45(3):153-158.

Belger, L., B. R. Forsberg, & J. M. Melack, 2010. Carbon dioxide and methane emissions from interfluvial wetlands in the upper Negro River basin, Brazil. *Biogeochemistry* 105: 171-183.

BRASIL, 1975. Ministério das Minas e Energia. Projeto RADAMBRASIL - Levantamento dos Recursos Naturais / Volume 8. Rio de Janeiro.

Costa, F. R. C., & W. E. Magnusson, 2010. The Need for Large-Scale, Integrated Studies of Biodiversity – the Experience of the Program for Biodiversity Research in Brazilian Amazonia. *Natureza & Conservação* 8: 3-10.

EMBRAPA (org. Claessen, M. E. C.), 1997. Manual de métodos de análise de solo. 2nd ed. EMBRAPA, Rio de Janeiro.

Espírito-Santo, H.M.V.; Magnusson, W.E.; Zuanon, J.; Mendonça, F.P. & Landeiro, V.L. 2009. Seasonal variation in the composition of fish assemblages in small Amazonian forest streams: evidence for predictable changes. *Freshwater Biology* 54(3): 536-548.

Ferreira, E., J. Zuanon, B. Forsberg, M. Goulding, & R. Briglia-Ferreia, 2007. Rio Branco Peixes, Ecologia & Conservação de Roraima., Amazon Conservation Association (ACA), Lima.

Forsberg, B. R., A. H. Devol, J. E. Richey, L. A. Martinelli, & H. dos Santos, 1988. Factors Controlling Nutrient Concentrations in Amazon Floodplain Lakes. *Limnology and*

Oceanography 33: 41-56.

Frappart, F., F. Seyler, J. Martinez, J. Leon, & A. Cazenave, 2005. Floodplain water storage in the Negro River basin estimated from microwave remote sensing of inundation area and water levels. *Remote Sensing of Environment* 99: 387-399.

Furch, K., & W. J. Junk, 1997. Physicochemical conditions in floodplains. In Junk, W. J. (ed), *The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System*: 69-108.

Goulding, M., M. L. Carvalho, & E. J. G. Ferreira, 1988. Rio Negro, rich life in poor water: Amazonian diversity and foodchain ecology as seen through fish communities, Balogh Scientific Books, The Netherlands.

Hamilton, S. K., 2002. Hydrological controls of ecological structure and function in the Pantanal wetland (Brazil). In McClain, M. E. (ed), *The ecohydrology of South American rivers and wetlands*. Michael E. McClain: 133-158.

Hamilton, S. K., 2010. Biogeochemical implications of climate change for tropical rivers and floodplains. *Hydrobiologia* 657: 19-35.

Hamilton, S. K., S. J. Sippel, & J. M. Melack, 1995. Oxygen depletion and carbon dioxide and methane production in waters of the Pantanal wetland of Brazil. *Biogeochemistry* 30.

Hamilton, S. K., & W. M. Lewis, 1987. Causes of Seasonality in the Chemistry of a Lake on the Orinoco River floodplain, Venezuela. *Limnology and Oceanography* 32: 1277-1290.

Hamilton, S. K., S. J. Sippel, & J. M. Melack, 2002. Comparison of inundation patterns among major South American floodplains. *J. Geophys. Res.* 107 (D20) 8038: 1-14.

Hess, L. L., J. M. Melack, S. Filoso, & W. Yong, 1995. Delineation of inundated area and

vegetation along the Amazon floodplain with the SIR-C synthetic aperture radar. *IEEE Trans. Geosci. Remote Sensing* 33: 896-904.

IBGE, 1974. Fundação IBGE. Diretoria de Serviço Geográfico do Exército. Cartas do Brasil, Folha NA.20-Z-B Caracaraí, Rio de Janeiro.

IBGE, 2005. ESTADO DE RORAIMA – Vegetação. Escala 1:1.000.000, IBGE/CIESGEA, Brasília DF.

Junk, W. J, 1984. Ecology of the várzea, floodplain of Amazonian whitewater rivers. In Sioli, H. (ed), *The Amazon limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*: 215-244.

Junk, W. J, 1997. *The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System*, Springer Verlag, Berlin; New York.

Junk, W. J., P. B. Bayley, & R. E. Sparks, 1989. The flood pulse in river–floodplain systems. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences* 106: 110-127.

Junk, W. J., & C. J. da Silva, 1995. Neotropical Floodplains: A comparison between the Pantanal of Mato Grosso and the large Amazonian River Floodplains. In Tundisi, J.G., C.E.M. Bicudo & T. Matisumura-Tundisi (eds), *Limnology in Brazil*: 195–217.

Junk, W. J., & K. M. Wantzen, 2004. The Flood Pulse Concept: New Aspects, Approaches, and Applications – an Update. In Welcomme, R. & T. Petr. (eds), *Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries*: 117-149.

Junk, W., & K. Furch, 1993. A general review of tropical South American floodplains. *Wetlands Ecol Manage* 2: 231-238.

- Keddy, P. A., L. H. Fraser, A. I. Solomeshch, W. J. Junk, D. R. Campbell, M. T. K. Arroyo, & C. J. R. Alho, 2009. Wet and Wonderful: The World's Largest Wetlands Are Conservation Priorities. *BioScience* 59: 39-51.
- Lewis Jr, W. M., S. K. Hamilton, M. A. Lasi, M. Rodríguez, & J. F. SAUNDERS III, 2000. Ecological determinism on the Orinoco floodplain. *BioScience* 50: 681–692.
- Magnusson, W. E.; Lima, A. P. Luizão, R.; Luizão, F.; Costa, F. R. C.; de Castilho, C. V.; Kinupp, V. F. 2005. RAPELD: a modification of the Gentry method for biodiversity surveys in long-term ecological research sites. *Biota Neotropica*, 5(2).
- Magnusson, W., F. Costa, A. Lima, F. Baccaro, R. Braga-Neto, R. Romero, M. Menin, J. Penha, J. Hero, & B. Lawson, 2008. A program for monitoring biological diversity in the Amazon: An alternative perspective to threat-based monitoring. *Biotropica* 40: 409-411.
- Mago-Leccia, F. 1970. Estudios preliminares sobre la ecología de los peces de los llanos de Venezuela. *Acta Biológica Venezolana*, 7:71-102.
- Marengo, J. A., R. Jones, L. M. Alves, & M. C. Valverde, 2009. Future change of temperature and precipitation extremes in South America as derived from the PRECIS regional climate modeling system. *Int. J. Climatol.* 29: 2241-2255.
- Meade, R. H., C. F. Nordin, W. F. Curtis, F. M. Costa Rodrigues, C. M. Do Vale, & J. M. Edmond, 1979. Sediment loads in the Amazon River. *Nature* 278: 161-163.
- Melack, J. M., L. L. Hess, M. Gastil, B. R. Forsberg, S. K. Hamilton, I. B. T. Lima, & E. M. L. M. Novo, 2004. Regionalization of methane emissions in the Amazon Basin with microwave remote sensing. *Global Change Biology* 10: 530–544.

- Melack, J. M., & T. R. Fisher, 1983. Diel oxygen variations and their ecological implications in Amazon floodplain lakes. *Archiv fur Hydrobiologie. Stuttgart* 98: 422–442.
- Melack, J. M., & T. R. Fisher, 1990. Comparative limnology of tropical floodplain lakes with an emphasis on the central Amazon. *Acta Limnol. Brasil* 3: 1–48.
- Melack, J. M., & B. R. Forsberg, 2001. Biogeochemistry of Amazon floodplain lakes and associated wetlands. In McClain, M. E., R. L. Victoria, R. L. & J. E. Richey (eds), *The biogeochemistry of the Amazon basin*. Oxford University Press, Oxford, UK: 235–274.
- Mertes, L. A. K, 1997. Documentation and significance of the perirheic zone on inundated floodplains. *Water Resources Research* 33: 1749–1762.
- Oliveira, M. D., & D. F. Calheiros, 2000. Flood pulse influence on phytoplankton communities of the south Pantanal floodplain, Brazil. *Hydrobiologia* 427: 101–112.
- Poff, N. L. R., J. D. Allan, M. B. Bain, J. R. Karr, K. L. Prestegard, B. D. Richter, R. E. Sparks, & J. C. Stromberg, 1997. The natural flow regime. *BioScience* 47: 769–784.
- Pouilly, M., & M. A. Rodríguez, 2004. Determinism of fish assemblage structure in neotropical floodplain lakes: influence of internal and landscape lake conditions. *Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries (LARS2)* 2: 243-265.
- R Development Core Team, 2010. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*.
- Richey, J. E., J. M. Melack, A. K. Aufdenkampe, V. M. Ballester, & L. L. Hess, 2002. Outgassing from Amazonian rivers and wetlands as a large tropical source of atmospheric CO₂. *Nature* 416: 617-620.

- Rodriguez, M. A., & W. M. Lewis, 1997. Structure of Fish Assemblages Along Environmental Gradients in Floodplain Lakes of the Orinoco River. *Ecological Monographs* 67: 109-128.
- Sabo, M. J.; Bryan, C. F. Kelso, W. E.; Rutherford, D. A. 1999. Hydrology and aquatic habitat characteristics of a riverine swamp: II. Hydrology and the occurrence of chronic hypoxia. *Regulated Rivers: Research & Management*, 15(6):525-544.
- Sala, O. E., F. S. Chapin III, J. J. Armesto, E. Berlow, J. Bloomfield, R. Dirzo, E. Huber-Sanwald, L. F. Huenneke, R. B. Jackson, & A. Kinzig, others, 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770-1774.
- Santos, U. M.; Bringel, S. R. B.; Bergamim-Filho, H.; Ribeiro, M. N. G. & Bananeira, M. 1984. Rios da Bacia Amazônica. I. Afluentes do Rio Negro. *Acta Amazonica* 14 (1-2): 222-237.
- Santos, J. O. S., B. W. Nelson, & C. A. Giovannini, 1993. Corpos de areia sob leitos abandonados de grandes rios. *Ciência Hoje* 16: 22–25.
- Schaefer, C., B. Mendonça, & E. Fernandes Filho, 2008. RELATÓRIO TÉCNICO: GEOAMBIENTES E PAISAGENS DO PARQUE NACIONAL DO VIRUÁ – RR; ESBOÇO DE INTEGRAÇÃO DA GEOMORFOLOGIA, CLIMATOLOGIA, SOLOS, HIDROLOGIA E ECOLOGIA.
- Sioli, H, 1968. Hydrochemistry and geology in the Brazilian Amazon region. *Amazoniana* 15: 1053-1058.
- Sioli, H. 1984, The Amazon: limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin, Dr W Junk Pub Co, Dordrecht [Netherlands].

Sippel, S. J., S. K. Hamilton, J. M. Melack, & B. J. Choudhury, 1994. Determination of inundation area in the Amazon River floodplain using the SMMR 37 GHz polarization difference. *Remote Sensing of Environment* 48: 70–76.

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: 399-410.

Thomaz, S. M., L. M. Bini, & R. L. Bozelli, 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia* 579: 1-13.

Ward, J. V., K. Tockner, & F. Schiemer, 1999. Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity1. *Regulated Rivers: Research & Management* 15: 125–139.

Do Vale, J.D., Magnusson, W.E & Zuanon, J.A.S. 2011. Variações sazonais e interanuais de assembleias de peixes em uma planície alagável abastecida pelas chuvas em Roraima, Brasil. Manuscrito em preparação para *Ecology of Freshwater Fish*.

CAPÍTULO 2

Variações sazonais e interanuais de assembleias de peixes em uma planície alagável abastecida pelas chuvas em Roraima, Brasil

Julio Daniel do Vale¹, William Ernest Magnusson² & Jansen Zuanon²

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia – Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (PPG-ECO/INPA), Av. André Araújo, 2936, Aleixo, Cx. Postal 478, 69060-001, Manaus, Amazonas, Brasil

² Coordenação de Pesquisas em Biodiversidade – Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (CBIO/INPA), Av. André Araújo, 2936, Aleixo, Cx. Postal 478, 69060-001, Manaus, Amazonas, Brasil.

Título curto: Variações temporais de assembleias de peixes em uma planície alagável de Roraima, Brasil.

• Esse capítulo será submetido à Ecology of Freshwater Fish (Qualis B1)

Autor para correspondência: Programa de Pós-Graduação em Ecologia – Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (PPG-ECO/INPA), CP478, Manaus, Amazonas, Brasil. +55-92-3643-1909. Email: juliodovale@gmail.com

Resumo

A bacia do rio Negro e de seu maior afluente, o rio Branco, abriga extensas planícies que permanecem alagadas durante a estação chuvosa. Embora uma rica ictiofauna esteja presente nessa região, há poucos estudos sobre a composição e estrutura dessas assembléias e suas possíveis variações espaciais e temporais. Diferentemente das planícies alagadas pelo extravasamento lateral de grandes rios, essas áreas não apresentam variações expressivas no aporte de material orgânico e inorgânico trazido sazonalmente pela água da enchente. Durante três anos foram realizadas amostragens de peixes em 19 parcelas alagadas do sítio de pesquisas ecológicas de longa duração (RAPELD) do Parque Nacional do Viruá (Roraima, Brasil). As amostragens foram realizadas duas vezes por ano, no início e no final do período de chuvas. A área apresenta uma elevada riqueza de espécies, tanto para peixes de pequeno (112 espécies) como de médio porte (52 espécies). As assembleias de peixes pequenos são formadas por diversas espécies adaptadas à dinâmica de dessecação quase completa da planície no período anual de estiagem. A composição das assembleias variou sazonalmente (entre o início e o fim do período de chuvas) e entre anos, e mostrou relação significativa com a transparência da água. Outros fatores analisados, tanto espaciais (microbacias) quanto referentes às características dos locais de amostragem (profundidade da coluna d'água e concentração de oxigênio dissolvido), não apresentaram relações significativas com as assembleias de peixes. A fauna de peixes amostrada no final do período chuvoso apresentou composição mais homogênea e maior riqueza de espécies do que no início da estação

chuvosa. Estudos sobre a dinâmica de colonização poderão esclarecer como os peixes conseguem colonizar e explorar os recursos dessas planícies que são altamente dependentes das chuvas locais para o seu alagamento anual.

Abstract

The Negro River basin and its main affluent, Branco river have large floodplains which remain flooded during the rainy season. Although a rich ichthyofauna is found in this region, there are few studies regarding the composition and structure of these assemblages and its possible spatial-temporal variations. Differently from floodplains filled by large rivers, these areas do not show notable differences on the input of organic and inorganic material seasonally brought by the water. During the course of three years, fish sampling was undertaken in 19 flooded plots in the long term ecological research site (RAPELD) of Viruá's National Park, Roraima State, Brazil. Sampling was performed twice a year, in the beginning and end of the rainy season. High species richness was observed for small species (112 spp.) as well as medium size species (52 spp.). The small fish assemblage was formed by several species that are well adapted to the drought period. A seasonal variation was observed in the assemblage composition when comparing the beginning and end of the rainy season and among years. A significant relationship with water transparency was also registered. Other factors that were analyzed, like the spatial one (microbasin) and related to the characteristics of the sampling area (water depth and dissolved oxygen) were not significantly related to the fish assemblage. The fish fauna observed at the end of rainy season were more homogenous and rich than that the on observed at the beginning. Further studies regarding the colonization dynamics can clarify how the fishes colonize and explore the resourced of these floodplains, which are highly dependent of local rainfall.

Palavras-chave: ictiofauna, riqueza de espécies, variação temporal, Amazônia, peixes de pequeno porte, diversidade, PPBio

Introdução

Padrões apresentados pelas comunidades de peixes de um determinado local podem ser melhor compreendidos como resultado dos efeitos de filtros ecológicos sucessivos (Tonn et al., 1990). Segundo esse conceito, os primeiros filtros que selecionam uma determinada assembleia estão relacionados a processos históricos, em seguida viriam as características gerais dos habitats (e.g. disponibilidade de recursos, grau de estabilidade das variáveis ambientais etc), e por fim as condições abióticas locais, em micro e mesoescala. A identificação dos processos que mais influenciam a estrutura e composição de uma comunidade é uma peça chave para definir um modelo que descreva os padrões de variação espacial e temporal de conjuntos de organismos na natureza (Chase & Bengtsson, 2010). Há numerosos modelos para descrever padrões de variação espacial (Schlosser, 1982; Angermeier & Schlosser, 1989; Townsend, 1989; Grossman et al., 1988) e temporal (Tonn & Magnusson, 1982; Oberdoff et al., 2001; Magurran & Henderson, 2010) para peixes de regiões temperadas. Por outro lado, para os ambientes tropicais, principalmente nas planícies alagáveis da Amazônia, até o fim dos anos 80, os principais trabalhos sobre a ecologia dos peixes dessa região tinham um caráter eminentemente exploratório, buscando descrever a variação na estrutura e composição de assembleias (Welcomme, 1979; Lowe-McConnell, 1987; Goulding et al., 1988).

Com a proposição do conceito de “pulso de inundação” (Junk et al., 1989), os padrões

ecológicos das planícies alagáveis passaram a ser interpretados a partir de um novo paradigma, analisando as variações das assembleias de peixes em períodos de águas altas e baixas. Essa lógica se baseia nas características climáticas da Amazônia, onde a maioria dos rios de médio e grande porte apresenta um pulso anual de enchente monomodal (Junk et al., 1989; Winemiller, 2004). Arrington et al. (2005) sugerem que a alta regularidade desse pulso possibilitou a evolução de estratégias adaptativas, o que possivelmente explica, ao menos em parte, a elevada riqueza de espécies nessas áreas e a existência de organismos tão bem adaptados a diferentes manchas de habitats existentes. Esses autores realizaram experimentos de colonização de “abrigos artificiais” na várzea do rio Cinaruco (Venezuela) e verificaram que a riqueza e abundância de espécies nesses locais estavam relacionadas com o tempo disponível para a colonização.

A compreensão dos mecanismos que geram os padrões de ocorrência de espécies e suas abundâncias relativas constitui o principal interesse da ecologia de comunidades (McGill et al., 2007). A maneira como uma assembleia se estrutura pode ser atribuída a eventos estocásticos (Grossman et al., 1998) ou determinísticos (Robinson & Tonn, 1989; Rodríguez & Lewis, 1997; Vander et al., 2004). Em um levantamento da ictiofauna do rio Negro, Goulding et al. (1988) concluíram que as assembléias de peixes daquela bacia não apresentavam um padrão previsível de composição, e resultados similares foram encontrados por Jepsen et al. (1997) e Saint-Paul et al. (2000). Entretanto, essa conclusão parece representar um artefato decorrente da escassez de réplicas temporais nas análises, e outros trabalhos realizados em diferentes ambientes da Amazônia têm reportado padrões não-randômicos de organização (Lundberg et al., 1987; Hoeinghaus et al., 2003; Petry et al., 2003).

Além do conceito de pulso de inundação, o modelo PTM (piscivoria-transparência-

morfometria) proposto por Rodríguez & Lewis (1997) também tem se mostrado adequado para explicar os padrões de variação temporal de assembleias de peixes em lagos de várzea na Amazônia (Tejerina-Garro et al., 1998; Pouilly & Rodríguez, 2004; Galacatos et al., 2004). Segundo esse modelo, as características de conexão com o canal principal do rio e a profundidade dos lagos são determinantes na transparência da água. Sendo assim, locais com maior transparência favorecem os piscívoros com orientação visual, geralmente os peixes de escamas (Characiformes e Perciformes), e em lagos rasos e com água turva, peixes predadores com orientação predominantemente química, tátil ou elétrica, como bagres (Siluriformes) e sarapós (Gymnotiformes), são mais bem sucedidos. Assim, a estrutura das assembleias de peixes em lagos de várzea durante a seca seria determinada pelas características estruturais dos lagos, mediada pela predação diferencial por certos tipos de peixes.

Os trabalhos que tratam do modelo PTM avaliaram assembleias de peixes de médio porte (capturados por pesca elétrica e principalmente por malhadeiras – redes de espera). Para peixes de pequeno porte da Amazônia, a maioria dos estudos sobre estrutura de comunidades de peixes foi realizada em riachos de terra-firme (não sujeitos aos efeitos do pulso de inundação sazonal), onde as assembleias variam temporalmente em resposta às características estruturais do ambiente, físicas e químicas da água (Silva, 1995; Sabino & Zuanon, 1998; Bührnheim, 1999; Mendonça et al., 2005; Espírito-Santo et al., 2009).

Nas planícies alagáveis da Amazônia há muitos outros tipos de ambientes que são utilizados pela ictiofauna (e.g. Lowe-McConnell, 1987). No médio e alto rio Negro, extensas áreas alagadas denominadas como campos interfluviais (ou “chavascais”) apresentam uma paisagem dominada por poucas espécies herbáceas e de porte arbóreo (principalmente palmeiras), o que sugere uma baixa diversidade e disponibilidade de recursos para a ictiofauna local, quando comparada com a floresta alagável (Goulding, 1980; Goulding et al.,

1988). Entretanto, um recente estudo mostrou que a proliferação de algas filamentosas nesses campos interfluviais pode contribuir significativamente para a manutenção de populações de peixes de pequeno porte (e.g. o tetra cardinal *Paracheirodon axelrodi*; Marshal et al., 2008). Esse tipo de planície alagável, distante e em grande parte desconectada da calha dos grandes rios, também é comum na bacia do rio Branco (Hamilton et al., 2002). Frappart et al. (2005) estimam que a bacia do rio Negro e rio Branco, juntas, contenham uma área alagada superior a 150 mil km² durante o período chuvoso, embora não haja estudos que especifiquem o quanto dessa área está desconectada dos grandes rios. Essa informação é de grande importância, pois a maioria dos estudos ecológicos em ambientes aquáticos na Amazônia trata de ambientes diretamente ligados à planície de inundação de grandes rios, com características e dinâmica ecológica bem conhecidas (Junk et al., 1989; Melack & Fisher, 1990; Hamilton & Lewis, 1990; Furch & Junk, 1997; Ward, et al., 1999; Junk & Wantzen, 2004; Thomaz et al., 2007). As planícies alagáveis afastadas dos grandes rios geralmente são de difícil acesso, e pouco se conhece sobre as espécies de peixes que ocorrem nesses ambientes, bem como sobre os padrões ecológicos de variação temporal e espacial na estrutura e composição dessas assembleias.

Este trabalho tem como objetivo avaliar características da estrutura e composição de assembleias de peixes de pequeno e médio porte em uma planície alagável no Parque Nacional do Viruá, em Roraima. Essa planície alagável é abastecida sazonalmente por chuvas locais e não sofre os efeitos do pulso sazonal de inundação do principal rio da região, o rio Branco. Essas assembleias foram analisadas com o propósito de verificar (i) se sua composição apresenta padrões determinísticos ou estocásticos de variação espacial e temporal; e (ii) se diferenças na riqueza, abundância e composição de espécies variam em função de fatores bióticos (abundância de predadores, no caso, peixes piscívoros de médio

porte) e abióticos (transparência da água, disponibilidade de oxigênio, profundidade e conexão com diferentes microbacias).

Material e métodos

Área de estudo

O Parque Nacional do Viruá - PNV, situado na região centro-sul do Estado de Roraima, tem a maior parte de suas terras em planícies de baixas altitudes, tendo o rio Branco como o seu limite oeste, o Anauá como limite sul, à leste o rio Baraúna, e na porção central o rio Iruá. A extensão do parque é de aproximadamente 80 km no eixo norte-sul e 40 km no sentido leste-oeste (Fig. 1.1). Embora o Parque seja circundado por esses grandes sistemas hidrográficos, estima-se que quase 80% de sua área não seja afetada pelo pulso de inundação desses rios (J. do Vale, obs. pess.).

A fitofisionomia da região é caracterizada por formações do tipo “campinarana”, que pode ser tanto campinarana florestada (com árvores baixas e esparsas) ou campinarana gramíneo-lenhosa, na qual ocorrem grandes áreas com presença de palmeiras e outras sem, e também áreas com florestas baixas, do tipo matas de galerias circundando os riachos menores. Nos terrenos elevados a vegetação é dominada por floresta ombrófila (BRASIL, 1975; IBGE 2005). O clima e a composição dos solos (em geral arenosos e hidromórficos) são características determinantes no estabelecimento da vegetação. A precipitação anual média na região é de 2.000 mm, sendo os maiores valores registrados entre maio e agosto (Barbosa, 1997). O regime de chuvas é o principal fator que determina o período de inundação do solo e o nível em que a água pode chegar nas grandes planícies inundáveis do Parque, que permanecem alagadas durante aproximadamente os quatro meses de chuvas (Ferreira et al.,

2007).

A profundidade da coluna d'água geralmente é baixa (< 50 cm), e em certos trechos com alguns quilômetros de extensão, há locais com 50 – 100 m onde se nota um pequeno aumento na profundidade ($\approx$ 1,0 m) e a ocorrência de fluxo superficial evidente. Esses trechos são localmente conhecidos por “igarapés” e provavelmente utilizados por muitas espécies de peixes para acesso aos ambientes alagados e possivelmente migrações. Nesses locais foram registradas algumas vezes a ocorrência de arraias (*Potamotrygon* spp.) e de ariranhas (*Pteronura brasiliensis*). Nas áreas de vegetação aberta a profundidade da água é menor (em média 30 cm; máximo 50 cm), onde é comum encontrar espécies como o peixe-lápis (*Nannostomus* spp., Lebiasinidae), jejus (Erythrinidae) e pequenos acarás (*Apistogramma* spp., Cichlidae) (Ferreira et al., 2007).

Coleta dos peixes

As grades de pesquisas do sistema RAPELD (Magnusson et al., 2005), usadas em sítios do Programa de Pesquisa em Biodiversidade – PPBio, são compostas por um conjunto de 12 trilhas de 5 km cada. No PNV, seis trilhas são dispostas no sentido Norte – Sul e seis no sentido Leste – Oeste, com intersecções a cada quilômetro. Para cada trilha Leste – Oeste há cinco parcelas terrestres localizadas a intervalos de 1 km ao longo das trilhas. Essas parcelas uniformemente distribuídas têm 250 m de extensão e seguem a curva de nível do terreno. Mais detalhes sobre esse desenho amostral e as vantagens das coletas integradas nos sítios do PPBio podem ser obtidos em Magnusson et al. (2008) e Costa & Magnusson (2010). Dessas 30 parcelas distribuídas pela grade, 19 são sazonalmente inundadas e foram os locais onde os peixes foram coletados (Fig. 1.1).

A amostragem ocorreu durante o período de inundação em parcelas aquáticas de 2.500 m² (50 x 50 m), localizadas nos trechos imediatamente anteriores ao início das parcelas terrestres RAPELD. As amostragens foram feitas durante três anos consecutivos (2008 a 2010), em duas ocasiões em cada ano: no início e no final do período de chuvas que ocorre entre maio e agosto. As coletas de peixes foram feitas com puçá (para peixes de pequeno porte) e malhadeiras (peixes de porte médio). Em cada ocasião de coleta foram tomadas medidas de parâmetros físicos e químicos da água (oxigênio dissolvido, pH, condutividade elétrica, temperatura e transparência; vide descrição detalhada abaixo), e, logo em seguida, foram realizadas as amostragens de peixes. As amostragens foram realizadas com puçás (40 x 30 cm, malha 2 mm) durante duas horas por duas pessoas em cada parcela, e os exemplares foram sacrificados com uma dose letal do anestésico Eugenol (óleo de cravo) e imediatamente preservados em formol 10%. O esforço de capturas com malhadeiras correspondeu a um conjunto de oito redes de 10 m x 1,50 m (com malhas medindo de 30, 40, 50, 60, 70, 80, 100, e 120 mm entre nós opostos), que eram armadas aproximadamente às 16h00 e retiradas às 9h00 do dia seguinte. Os peixes capturados com malhadeiras foram identificados e os exemplares de identidade duvidosa foram preservados em formol 10% e levados para o Laboratório de Sistemática e Ecologia de Peixes do INPA, onde a identificação foi conferida com chaves taxonômicas e auxílio de especialistas.

Variáveis ambientais

As medidas de oxigênio dissolvido (porcentagem de saturação) foram feitas na camada superficial da água e sempre no mesmo local dentro da parcela, antes da coleta de peixes, com um oxímetro digital (Yellow Springs Inst., modelo 58). Em função da baixa profundidade dos locais de amostragem, a medida de transparência da água foi realizada da seguinte forma: um

tubo transparente e graduado de 3 cm de diâmetro e 150 cm de altura, aberto na parte superior e adaptado com um pequeno disco de Secchi no fundo, era preenchido com água da parcela. O tubo era então esvaziado lentamente, até que o disco de Secchi pudesse ser visualizado pela abertura superior, e a altura da coluna d'água restante era registrada (em cm) (Bales et al., 1998).

Uma régua foi instalada em cada parcela aquática para medir o nível da água no seu ponto mais profundo. Para obter uma medida que registrasse a variação de profundidade e forma dos corpos d'água, foi feita uma subamostragem em 47 pontos equidistantes (5 m) dentro dos 2.500 m² da parcela aquática. Esse refinamento espacial serviu para gerar dados de profundidade média na área de cada parcela.

A profundidade média da parcela aquática foi calculada pela seguinte fórmula:

$$Pm = \frac{\sum pa - \sum ps}{Tp}$$

Onde, Pm corresponde à estimativa da profundidade média; pa é a profundidade dos pontos alagados; ps é a altura acima do nível da água dos pontos em locais secos; e Tp é o número total de pontos da amostragem. A relação entre a média dos valores e o nível da água na régua na primeira amostragem foi utilizada para determinar o valor da profundidade média para todas as outras amostragens nessa mesma parcela, sem a necessidade de realizar repetidamente as medidas nos 47 pontos estabelecidos inicialmente.

Para estabelecer uma divisão entre as microbacias que drenam a grade de trilhas, foram utilizadas cartas do IBGE (1974), imagens topográficas de SRTM (*Shuttle Radar Topographic Mission*) e observações de campo. Esses procedimentos resultaram na divisão da área da grade de trilhas em seis microbacias (Fig. 1.1). As parcelas também foram

categorizadas segundo as características hidrodinâmicas observadas em campo como “lóticas” (com fluxo superficial), “semi-lênticas” (sem fluxo superficial, mas com leve fluxo na coluna da água, visível pela movimentação de partículas em suspensão) e “lênticas” (sem fluxo detectável).

Análises estatísticas

Para avaliar a efetividade das amostragens com diferentes apetrechos e comparar a riqueza de espécies de peixes entre os diferentes anos, foram construídas curvas do coletor (randomizadas) para as amostras obtidas com uso de puçá e malhadeiras.

Análises de Variância – ANOVA, foram usadas para testar a significância estatística de variações nos valores de abundância e riqueza entre os locais (parcelas). Também foram testados os valores de dissimilaridade (índice de Sørensen) entre o início e fim do período chuvoso para os três anos de amostragem. Para verificar a homoscedasticidade e normalidade dos resíduos foi usado o teste de Shapiro-Wilk.

Os valores de riqueza e abundância obtidos no início e no fim do período chuvoso foram comparados com uso de testes *t* de Student (pareado).

Para avaliar as variações espaciais e temporais das assembleias de peixes nas parcelas alagadas, foram realizadas análises de ordenação indireta com dados de matrizes de dissimilaridade pelo método de Escalonamento Multidimensional Não Métrico (NMDS). Os valores para cada coleta foram expressos em duas dimensões. Foram feitas duas ordenações, com dados de abundância e de presença/ausência. Os dados de abundância foram previamente padronizados na forma de abundância relativa das espécies nas amostras. As matrizes de dissimilaridade foram calculadas com o índice de Bray-Curtis e padronizadas pelo método de

raiz quadrada – técnica utilizadas para evitar o “efeito de arco” e diminuir a dimensionalidade dos fatores a serem avaliados (Legendre & Legendre, 1998). Para a análise do NMDS foram retiradas as parcelas que não possuíam um conjunto completo de seis réplicas (L3-4500, L4-3500, L4-4500, L6-4500). A variação da composição das assembleias nas parcelas durante os três anos de monitoramento foi analisada graficamente, com base em dados de abundância das espécies e representadas por duas dimensões do NMDS. Nessa análise, as trajetórias de mudanças na composição de cada parcela ao longo do tempo (início e final do período chuvoso, nos três anos de amostragem) foram representadas individualmente.

A influência das variáveis abióticas (transparência da água, porcentagem de oxigênio dissolvido e profundidade média) e biótica (abundância de piscívoros) sobre a composição das assembleias de peixes (representadas pelas duas dimensões do NMDS) foi testada por meio de Análises Multivariadas de Variância – MANOVAs, onde o eixo 1 e 2 do NMDS representaram as variáveis-resposta e os fatores abióticos e biótico foram as variáveis explanatórias na equação.

Para avaliar a contribuição das diferentes espécies nas relações entre a composição das assembleias de peixes e a transparência da água nos dois momentos de amostragem (início ou fim da estação chuvosa), foram elaborados gráficos de ordenação direta. Para transparência, só foram consideradas as espécies com frequência de ocorrência superior a 5% das amostras. Para análise dos padrões de frequência de ocorrência no início e fim do período de chuvas, foram consideradas todas as espécies que possuíam pelo menos uma captura em cada ano. Nesse caso, para cada período de amostragem (início ou fim das chuvas de um determinado ano), o número de vezes que cada espécie foi capturada foi inicialmente transformado por $\log_n (x + 1)$. Após isso, os valores referentes aos três primeiros períodos de cada ano (correspondentes ao início das chuvas) foram somados, e um procedimento equivalente foi

realizado para as três amostragens referentes ao fim do período chuvoso. Finalmente, o somatório referente ao início das chuvas foi dividido pelo somatório obtido para o final do período chuvoso, e o valor resultante foi usado para ordenar as espécies.

Os testes foram realizados no pacote básico do programa R 2.10.0 (R Development Core Team, 2010), sendo as curvas do coletor, as transformações, medidas de dissimilaridade e o NMDS obtidos com uso do pacote *vegan* (Oksanen et al., 2011), e o gráfico com a trajetória das parcelas ao longo do tempo por meio do pacote *adehabitat* (Calange, 2009).

Resultados

Riqueza e abundância dos peixes

Nas 112 amostras de puçá foram capturados 11.774 exemplares de peixes de 112 espécies. Em quatro (4) das 112 amostras não foi capturado nenhum peixe; a amostra com maior abundância teve 357 exemplares, com média de 105,1 espécimes por amostra. Houve diferença significativa na abundância de exemplares por local (ANOVA, $F_{18,86} = 4,00$, $P < 0,001$). A média de riqueza por amostra foi 11,7 espécies (mín.= 0, máx.= 33) e também houve diferença na comparação entre os locais (ANOVA, $F_{18,86} = 11,28$, $P < 0,001$). Para malhadeiras foram obtidas 102 amostras, sendo que em sete delas não houve captura. O total de exemplares coletados foi 1.260, pertencentes a 52 espécies. A média de abundância por amostra foi de 13,1 exemplares (máx. 66) e a riqueza média foi 5,2 (mín.= 0, máx.= 20). Na comparação entre os locais houve diferença tanto para a abundância (ANOVA, $F_{16,75} = 6,45$, $P < 0,001$) como para a riqueza (ANOVA, $F_{16,75} = 8,57$, $P < 0,001$; Figs. 2.1 e 2.2). Do total de 143 espécies capturadas na área de estudo com os dois aparelhos de coleta (puçá e malhadeiras), apenas 21 foram comuns aos dois conjuntos de amostras (Anexo A).

As curvas do coletor por número de amostras calculadas para os três anos de coleta apontam maiores valores de riqueza de espécies para o ano de 2009, tanto para as coletas com puçá (Fig. 2.3) como para malhadeiras (Fig. 2.4), mas há dois aspectos nos quais se diferenciam. Houve uma tendência mais evidente de estabilização para as coletas com puçá nos três anos de amostragem, enquanto que para malhadeiras as curvas são mais íngremes e os intervalos de confiança são maiores. O outro aspecto marcante foi a diferença observada nos valores de riqueza referentes ao ano de 2008 entre as duas metodologias, que para as coletas com puçá foi mais similar a 2010, e para malhadeiras foi mais similar a 2009.

Na comparação das capturas com malhadeiras entre o início e fim do período chuvoso (para os três anos de amostragens combinados), não houve diferença para valores de abundância (t pareado = -0,19, gl = 48, $P = 0,849$) e riqueza ($t = 1,43$, gl = 48, $P = 0,1575$). Para as coletas com puçá, foram observados maiores valores de abundância ($t = -3,57$, gl = 54, $P < 0,001$) e de riqueza ($t = -5,17$, gl = 54, $P < 0,001$) no fim do período chuvoso.

Peixes de pequeno porte

Das espécies capturadas com puçá, apenas sete ocorreram exclusivamente no início do período de chuvas, enquanto que um número muito superior (27) de espécies só ocorreu no fim do período chuvoso. A composição de espécies em cada parcela apresentou uma dissimilaridade relativamente alta entre o início e fim do período chuvoso (Índice de dissimilaridade de Sørensen, média = 0,67 ($\pm$ DP 0,22; Fig. 2.5). Os valores de dissimilaridade na composição de espécies entre o início e o final das chuvas não foram significativamente diferentes entre os anos de amostragem (ANOVA, $F_{2,28} = 2,04$, $P = 0,148$) e nem entre as parcelas (ANOVA, $F_{14,28} = 1,52$, $P = 0,164$).

A maioria das espécies apresentou baixa frequência de ocorrência nas amostras; das 112 espécies capturadas com puçá, apenas 32 estiveram presentes em mais de 10% das amostras. A espécie *Moema portugali* (Rivulidae) foi a mais frequente (50%), seguida de *Carnegiella strigata* (Gasteropelecidae) e *Pyrhulina stoli* (Lebiasinidae), ambas presentes em 44,6% das amostras, e *Hemigrammus belottii* (Characidae) em 35,7%.

O NMDS em duas dimensões capturou um pouco mais do que a metade da variação da matriz original de dissimilaridade das assembleias, tanto para dados quantitativos ($r^2 = 0,53$; stress = 25) quanto para dados qualitativos ($r^2 = 0,53$; stress = 28). O padrão espacial de composição de espécies entre os locais de amostragem, utilizando os dois eixos do NMDS, apresentou relação altamente significativa com as características de distribuição espacial das parcelas, tanto para dados quantitativos (MANOVA: Pillai Trace = 1,508, $P < 0,001$; Fig. 2.6) e qualitativos (MANOVA: Pillai Trace = 1,522, $P < 0,001$; Fig. 2.7). As parcelas apresentaram diferentes variações entre elas, e na maioria dos casos as mudanças na composição ao longo do tempo foram bem menores do que a variação total (Fig. 2.8).

A composição das assembleias de peixes (representada pelos dois primeiros eixos do NMDS) apresentou uma relação significativa com a transparência para dados quantitativos (MANOVA: Pillai Trace = 0,096, $P = 0,035$; Fig. 2.9); mas não para os dados qualitativos (MANOVA: Pillai Trace = 0,078, $P = 0,067$). O padrão de distribuição das 47 espécies mais frequentes ao longo do gradiente de transparência da água mostra que pelo menos uma dúzia delas ocorrem preferencialmente em ambientes com águas mais claras, e que outras 15 espécies possuem uma maior abundância em parcelas com águas mais turvas (Fig. 2.10).

Não houve efeito significativo das microbacias na composição de espécies das assembleias de peixes das parcelas (MANOVA, dados quantitativos: Pillai Trace = 0,078, $P = 0,068$; dados qualitativos: Pillai Trace = 0,081, $P = 0,060$), embora seja possível observar uma tendência de

agrupamento dos pontos referentes a cada microbacia (Fig. 2.11). Não houve relação significativa entre a composição de espécies nas parcelas e a profundidade média (MANOVA, dados quantitativos: Pillai Trace = 0,035, $P = 0,303$; dados qualitativos: Pillai Trace = 0,073, $P = 0,080$), teor de oxigênio dissolvido (MANOVA, dados quantitativos: Pillai Trace = 0,002, $P = 0,926$; dados qualitativos: Pillai Trace = 0,008, $P = 0,756$) e abundância de peixes predadores; (MANOVA, dados quantitativos: Pillai Trace = 0,024, $P = 0,444$; dados qualitativos: Pillai Trace = 0,030, $P = 0,359$).

A análise do padrão temporal de variação na composição das assembleias de peixes mostra que houve diferença entre o início do período chuvoso e o fim, para os dados quantitativos (MANOVA: Pillai Trace = 0,313, $P < 0,001$; Fig. 2.12) e qualitativos (MANOVA: Pillai Trace = 0,346, $P < 0,001$); e entre os três anos de amostragem (MANOVA, dados quantitativos: Pillai Trace = 0,161, $P = 0,003$; dados qualitativos: Pillai Trace = 0,113, $P = 0,019$). As assembleias apresentam uma maior variação no início do período chuvoso, enquanto que no final desse período tendem a ser mais similares entre si (Fig. 2.12). Das espécies que ocorreram nos três anos de amostragens, poucas apresentaram tendência a serem mais frequentes no início do período chuvoso. As únicas que ocorreram com maior frequência nesse período foram: *Myleus setiger* ($t = 2,54$, $gl = 11$, $P = 0,027$), *Hoplerythrinus unitaeniatus* ($t = 4,75$, $gl = 26$, $P < 0,001$), e *Nannostomus marginatus* ($t = -2,28$, $gl = 28$, $P = 0,030$). Oito espécies tiveram maior ocorrência no fim do período chuvoso: *Curimatopsis evelynae* ($t = -5,5$, $gl = 12$, $P < 0,001$), *Gnathocharax steindachneri* ($t = -11,66$, $gl = 17$, $P < 0,001$), *Aequidens pallidus* ($t = -5,29$, $gl = 8$, $P < 0,001$), *Hypopygus lepturus* ($t = -4,57$, $gl = 17$, $P = 0,001$), *Brachyhypopomus* sp. “wa” ($t = -4,03$, $gl = 15$, $P = 0,001$), *Hemigrammus* sp. A ($t = -3,71$, $gl = 23$, $P = 0,001$), *Hemigrammus belottii* ($t = -5,21$, $gl = 30$, $P < 0,001$) e *Hemigrammus coeruleus* ($t = -3,53$, $gl = 20$, $P = 0,002$).

Discussão

Das duas metodologias de coletas utilizadas, a amostragem com puçá foi a mais eficiente em relação à quantidade de espécies capturadas. Essas áreas alagadas são geralmente rasas (em média 30 cm) o que facilita a coleta ativa com esse tipo de equipamento. A malhadeira teve um importante papel para a captura dos peixes de médio porte e na complementariedade dos dados de ocorrência de espécies, mostrando a necessidade de combinar metodologias para se ter uma amostragem mais representativa. Por exemplo, Mojica et al. (2009) em apenas dois transectos de 100 m em riachos de terra-firme, coletaram 171 espécies, um número muito superior à média dos trabalhos em ambientes similares (Silva, 1995; Sabino & Zuanon, 1998; Bührnheim, 1999; Mendonça et al., 2005; Espírito-Santo et al., 2009). Para isso combinaram diversos apetrechos e repetidas amostragens (mais de 30) nos mesmos segmentos de dois riachos entre os anos de 1999 e 2005. Isso é um bom indicativo do quanto os ambientes da Amazônia se encontram subamostrados. Para planícies alagadas com características de alagamento similares às do Viruá (por exemplo, os campos interfluviais do médio Rio Negro), a metodologia utilizada nesse trabalho é uma boa alternativa para novos estudos.

Por se tratar de um ambiente que passa dois terços do ano sem água e cujo alagamento decorre principalmente do efeito das chuvas locais, é provável que a maioria das espécies realizam migração ativa para a área da grade durante o curto período de chuvas. A exceção são os peixes anuais (que enterram seus ovos no substrato) e outros que possuem características morfológicas, fisiológicas e comportamentais que lhes conferem resistência a períodos de estiagem, e que podem permanecer na área durante a seca. Uma das teorias em ecologia, a biogeografia de ilhas, assegura que a distância da fonte de dispersão influencia a taxa de colonização por novas espécies, e o tamanho da área afeta a taxa de extinção

(MacArthur & Wilson, 1967). A distância da grade do PPBio até a fonte de dispersão mais próxima (rio Iruá) é de aproximadamente cinco quilômetros, algo considerável para peixes de pequeno porte, e o tamanho da área de estudo é de apenas 25 km². Assim, seria razoável supor que poucas espécies conseguissem colonizar e se estabelecer nesse ambiente. No entanto, há poucos registros na literatura de locais de tamanho similar que apresentem uma riqueza tão alta de espécies (n= 143).

Em outros estudos realizados em sítios amostrais do PPBio, Mendonça et al. (2008) encontraram 71 espécies de peixes nos riachos de terra-firme (floresta não alagável) na Reserva Florestal Adolpho Ducke na Amazônia central, e na grade de pesquisas do Pirizal no Pantanal matogrossense, Fernandes et al (2010) registraram 67 espécies. Em ambientes amazônicos, ictiofaunas compostas por mais de 100 espécies geralmente são referentes a lagos de várzea (Soares & Junk, 1986; Winemiller, 1990; Rodriguez & Lewis, 1990; Saint-Paul et al., 2000; Silvano et al., 2000, Sousa & Freitas, 2008), os quais geralmente estão diretamente conectados com (ou muito próximos de) grandes rios e possuem áreas bem maiores (várias dezenas de quilômetros quadrados) do que a amostrada na grade de pesquisas do Viruá.

A similaridade na riqueza de espécies do Viruá com aquela registrada em lagos de várzea não se reflete na composição ictiofaunística. A espécie mais frequente no Viruá foi um peixe característico de poças em floresta de terra-firme. O peixe anual *Moema portugali* (Rivulidae), de aproximadamente 4 cm, ocorreu predominantemente em poças marginais sombreadas e sem fluxo aparente, condições muito similares às exibidas pelos demais membros amazônicos da família (Costa, 2002; Pazin et al., 2006). As estratégias que esses peixes apresentam de reprodução, alimentação e mesmo a permanência nessas poças, devem ser os fatores que favorecem a alta abundância e frequência de *M. portugali* nas parcelas

aquáticas da área da grade de pesquisas do Viruá.

A forma como os peixes se distribuem nos ambientes de planícies alagáveis da Amazônia pode variar no tempo e/ou espaço (Rodriguez & Lewis, 1997; Méricoux et al., 1999; Petry et al., 2003). No presente estudo, foi detectada diferença significativa entre as assembleias de peixes nas parcelas entre os três anos de amostragens. Isso pode ter ocorrido devido à grande quantidade de espécies raras nas amostras, ou mesmo pela variação natural nas populações de algumas espécies comuns. Espécies como *Copella cf. nigrofasciata* (Lebiasinidae), que esteve presente em um terço das amostras, e *Apistogramma aff. gibbiceps* (Cichlidae), que ocorreu em um quarto das coletas, ao considerarmos apenas o último ano de amostragem, a ocorrência de ambas ficou reduzida em apenas uma única parcela cada. Esse tipo de ocorrência (grande quantidade de espécies raras e flutuações das abundâncias de espécies comuns) é observado mesmo em estudos de longa série temporal (Magurran & Henderson, 2003; 2010).

A composição das assembleias teve uma forte relação com a localização da parcela na grade de pesquisas do Viruá. Mesmo tendo uma ictiofauna altamente diversa, aparentemente houve um conjunto de espécies associado a cada parcela ou subconjunto de parcelas. Em estudos dos padrões espaciais de composição de assembleias de peixes, foram observadas diferenças entre lagos, ainda que próximos (Jackson & Harvey, 1989), ou entre riachos de uma mesma localidade, mas conectados a microbacias distintas (Mendonça et al., 2005). No entanto, para uma extensa planície alagada, Fernandes et al. (2010) não encontraram diferenças na riqueza e abundância das assembleias de peixes em função da distância das fontes de colonização potenciais em uma área do Pantanal matogrossense. A similaridade entre as paisagens do Viruá e do Pantanal sugere que o efeito de homogeneização do ambiente durante o período de alagamento daria aos diferentes locais chances parecidas de colonização para as diversas espécies que compõem a ictiofauna regional. Entretanto, a composição das assembleias ao

longo do espaço na área de estudo no Viruá revela que essa hipotética semelhança nas probabilidades de dispersão das espécies, não resultou em uma homogeneidade ictiofaunística das assembleias. Estudos subsequentes poderão revelar se essas variações espaciais se constituem predominantemente por efeito hierárquico (*sensu* Allen & Starr 1982), ou se a proximidade de mananciais e “igarapés” (corpos d’água com correnteza) interfere na acessibilidade das diferentes espécies às parcelas alagadas.

Em relação à identidade dos peixes que colonizam a área de estudo no Viruá, os resultados evidenciaram que um grande número de espécies faz uso dessas áreas alagáveis afastadas de grandes rios. Além disso, foi verificado que a transparência da água influencia os padrões de ocorrência de diversas espécies. As parcelas em áreas de campina aberta, com alta transparência da água, foram os locais de maior abundância relativa de *Fluviphylax simplex* (Poeciliidae), *Elachocharax junki*, *Poecilocharax weitzmani* (Crenuchidae), *Hemigrammus ocellifer*, *Brittanichthys axelrodi* (Characidae), e *Nannostomus eques* (Lebiasinidae). A escassez de dados sobre a história natural da maioria desses peixes dificulta o entendimento dos fatores causais que originam o padrão de distribuição encontrado. Rodríguez & Lewis (1997) argumentam que a composição das assembleias de peixes de médio porte em lagos de várzea do rio Orinoco é moldada pela predação por diferentes tipos de peixes piscívoros, de diferentes grandes grupos taxonômicos (Characiformes, Perciformes: Cichlidae, Clupeiformes, Siluriformes e Gymnotiformes), mediada pela transparência da água. Entretanto, para os peixes de pequeno porte isso parece não funcionar, possivelmente porque o curto período de alagamento não permite que os efeitos de uma predação diferencial se convertam em modificações consistentes e previsíveis na estrutura da assembléia. Além disso, a baixa altura da coluna d’água também não deve interferir significativamente no desempenho dos diferentes grupos de piscívoros.

Em função da transparência da água, as famílias Characidae e Crenuchidae, por exemplo, tiveram representantes com predominância tanto em águas claras como turvas. A família Lebiasinidae é outro exemplo de integrantes com diferentes respostas à transparência: das cinco espécies capturadas no Viruá, três tiveram maior abundância relativa em ambientes de água clara, mas *Pyrhulina* cf. *stoli* (a segunda espécie mais frequente entre todas as coletas) teve uma resposta negativa aos locais com águas claras. A compreensão dos padrões de composição de assembleias de peixes em ambientes tropicais é dificultada pela grande diversidade, não só taxonômica, mas também de morfologia e do nicho ecológico que ocupam (Winemiller 1991).

Apenas três espécies apresentaram uma ocorrência mais significativa no início do período chuvoso, duas das quais, *Nannostomus marginatus* (Lebiasinidae) e indivíduos jovens de *Hoplerythrinus unitaeniatus* (Erythrinidae), são conhecidas por estarem bem adaptadas a esse tipo de planície alagável (Ferreira et al., 2007; Fernandes et al., 2010). No Viruá, essas espécies foram frequentemente encontradas em campinas expostas a alta insolação, que pode elevar a temperatura superficial da água acima de 36 °C. A outra espécie, jovens de *Myleus setiger*, só ocorreu em ambientes florestados com presença de “igarapés”. Esse registro logo no início do período chuvoso indica que a espécie usa essas áreas para a reprodução ou como berçário, a qual se inicia nas primeiras chuvas.

A maior abundância e riqueza no fim do período chuvoso provavelmente está associada a uma maior disponibilidade de tempo para a dispersão dos peixes pela área da grade e colonização das parcelas aquáticas. Arrington et al. (2005) realizaram experimentos com abrigos artificiais na várzea do rio Cinaruco (Venezuela) e verificaram que, em pequenas distâncias da fonte colonizadora (de 25 a 250 m), a taxa de colonização dessas estruturas estava relacionada com a riqueza e abundância local das espécies. No Viruá, em um primeiro momento, deve ocorrer

uma migração ativa principalmente através dos “igarapés”, que nesse caso funcionariam como vias de acesso [as “highways” mencionadas por Junk et al., (1989)] às planícies mais distantes. Posteriormente, os peixes devem se dispersar por toda a área alagada, de forma similar à migração lateral observada para peixes de várzea no médio Amazonas (Fernandes, 1997). Nessa segunda etapa, as espécies devem selecionar habitats adequados às suas necessidades.

No fim do período chuvoso a composição das espécies apresentou um padrão mais homogêneo entre as parcelas aquáticas estudadas. Essa característica aparentemente é recorrente para diversos ambientes de planícies alagáveis (conforme revisado por Lewis et al., 2000). Por outro lado, a maior riqueza e abundância observadas no final do período chuvoso não são fatos comuns a outros tipos de ambientes aquáticos, em função da dispersão da ictiofauna durante o período de enchente/cheia dos grandes rios, o que resulta em uma menor eficiência de capturas (Mérona, 1986; Santos, 1991; Ferreira, 1993; Mérona e Bittencourt, 1993; Tejerina-Gajo et al., 1998; Saint-Paul et al., 2000).

Das oito espécies que estiveram positivamente associadas ao final do período chuvoso, dois grupos se distinguem em relação à presença ou ausência de fluxo de água nas parcelas. Um grupo é composto por *Gnathocharax steindachneri* (Characidae) e três espécies de *Hemigrammus* (*H. sp. A*, *H. belottii* e *H. coeruleus*), que foram capturadas principalmente nas parcelas onde havia fluxo, ou ao menos que estivessem localizadas próximas de um “igarapé”. Todos apresentam comportamento de cardume (Gery, 1977), embora os grupos de *G. steindachneri* fossem de poucos indivíduos, não mais do que uma dezena (J.D.V. obs. pessoal). Essas espécies apresentam um comportamento oportunista de forrageamento, e são frequentemente capturadas junto às margens de riachos de terceira a quinta ordem (Carvalho et al., 2007; Carvalho, 2008). Em um riacho com leito bem encaixado geralmente há poucas

áreas de remanso adequadas para a colonização por essas espécies; entretanto, no Viruá pode-se dizer que o ambiente aquático é todo ele um grande “remanso”, propiciando, assim, extensas áreas com características hidrodinâmicas propícias para essas espécies.

Outro grupo de ocorrência predominante no fim do período chuvoso foi composto por espécies de hábitos nectobentônicos e típicas de ambientes lacustres ou com grande acúmulo de liteira submersa [*Curimatopsis evelynae* (Curimatidae), *Aequidens pallidus* (Cichlidae), *Hypopygus lepturus* e *Brachyhypopomus* sp. “wa”(Hypopomidae)]. A co-ocorrência desses dois grupos deve ser propiciada pela baixa competição por espaço (locais de forrageamento e abrigo) nos amplos ambientes alagados do Viruá. Por exemplo, espécies como *C. evelynae* e os dois hipopomídeos, geralmente são capturadas associadas ao substrato, principalmente em meio a gramíneas ou macrófitas (e.g. *Utrichularia* spp.) (Carvalho et al., 2006; J.D.V. obs. pessoal). *Aequidens pallidus* não apresenta esse hábito de esconder-se no substrato, mas é territorialista (Keenleyside, 1991) e com preferência por poças marginais (Pazin et al., 2006). Montaña & Winemiller (2010), coletando em diferentes ambientes do rio Cinaruco, observaram que assembleias de ciclídeos apresentam relação com velocidade e profundidade da água, além disso, a composição das assembleias também estava relacionadas com o tipo de substrato, principalmente no período da enchente. Assim, o aumento da coluna d’água nas parcelas no final do período chuvoso provavelmente adiciona uma dimensão aos habitats aquáticos, permitindo a estratificação vertical no uso do ambiente e a coexistência de um maior número de espécies em um dado local (Tilman, 1994; Peres-Neto, 2004).

Outra possível razão para explicar o número maior de espécies no fim do período chuvoso está relacionada à dinâmica de alagamento do Viruá. Comparado com ambientes ligados aos sistemas de grandes rios (Irion et al., 1997, Goulding et al., 1988), o Viruá apresenta amplitude de variação no nível da água e tempo de alagamento bem menores. A maioria dos

trabalhos realizados em outras planícies alagáveis da Amazônia se diferencia deste por envolver ambientes diretamente afetados pelo pulso de inundação do rio principal. Propriedades como: 1- maior distância de rios perenes, 2- curto tempo de alagamento e, 3- pulso do nível da água de menor magnitude, mas com maior frequência de oscilação, se combinam e possivelmente tornam a duração do alagamento um importante fator na definição da composição das assembleias locais de peixes no Viruá. Assim, a manutenção de conjuntos de espécies ricos e abundantes ao final do período de chuvas provavelmente está relacionada à possibilidade de uso de diferentes habitats dentro de um mesmo local, constituindo uma forma de partilha de nichos (Sabino & Zuanon, 1998; Schlosser & Kallemeyn, 2000, Anjos & Zuanon, 2007) e dependente do tempo acumulado para dispersão e colonização dos ambientes ao longo do período de chuvas (Angermeier & Winston, 1998; Junk et al., 2006).

Agradecimentos

Agradecemos a equipe do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) do Núcleo Regional de Roraima e a equipe do Parque Nacional do Viruá, pelo suporte e apoio durante todo o período da execução desse estudo. Ao Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio), Programa Áreas Protegidas da Amazônia (ARPA), Ecologia, integridade ambiental e conservação de riachos na Amazônia – Projeto Igarapés - Edital Universal (473989/2006-9), CT-Hidro (FINEP processo 555484/2006-8), PPI/INPA (Ecologia e Manejo dos Recursos Naturais das Savanas de Roraima). JZ (processo 307464/2009-1) e WEM recebem bolsa produtividade do Conselho Nacional de Pesquisas (CNPq). JDV a bolsa de estudo da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas (FAPEAM - POSGRAD 01/2006). Ao Victor Landeiro por disponibilizar a função “generico” para a confecção de gráficos de ordenação direta no Programa R.

Referências

- Allen, T.F.H. & Starr, T.B. 1982. *Hierarchy: Perspectives in Ecological Complexity*. Chicago, University of Chicago Press, 310 pp.
- Angermeier, P.L. & Schlosser, I.J. 1989. Species-area relationships for stream fishes. *Ecology* 70: 1450-1462.
- Angermeier, P.L. & Winston, M.R. 1998. Local vs. regional influences on local diversity in stream fish communities of Virginia. *Ecology* 79: 911–927.
- Anjos, M.B. & Zuanon, J. 2007. Sampling effort and fish species richness in small terra firme forest streams of central Amazonia, Brazil. *Neotropical Ichthyology* 5(1): 45-52.
- 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.
- Bales, R.C., Peters, C.J.; Conklin, M.K. & Rosengreen, S. 1998. Assessing Changes in Surface Water Quality over Time Using GLOBE Transparency and Dissolved Oxygen Data. GLOBE Annual Conference, Third Annual GLOBE Conference, Colorado. [HTTP://zero.eng.ucmerced.edu/rcbales/globe/Hydro/Snowmass/cp_abs.html](http://zero.eng.ucmerced.edu/rcbales/globe/Hydro/Snowmass/cp_abs.html)
- Barbosa, R.I. 1997. Distribuição das chuvas em Roraima. In: Barbosa, R.I., Ferreira, E.G.J. & Castellón, E.G., eds. *Homem, Ambiente e Ecologia no Estado de Roraima*. Manaus: INPA, pp. 325-336.
- BRASIL, 1975. Ministério das Minas e Energia. Projeto RADAMBRASIL - Levantamento dos Recursos Naturais.
- Bührnheim, C.M. 1999. Habitat abundance patterns of fish communities in three Amazonian rain forest stream. In: Val, A.L. & Almeida-Val, M.F., eds. *Biology of Tropical Fishes*.

Manaus: INPA, pp. 63-74.

Calenge, C. 2009. Analysis of habitat selection by animals. Package ‘adehabitat’, version 1.8.3. <http://cran.r-project.org/web/packages/adehabitat/index.html>.

Carvalho, L.N., Zuanon, J. & Sazima, I. 2006. The almost invisible league: crypsis and association between minute fishes and shrimps as a possible defence against visually hunting predators. *Neotropical Ichthyology* 4: 219-224.

Carvalho, L.N., Zuanon, J. & Sazima, I. 2007. Natural History of Amazon Fishes. In: International Commission on Tropical Biology and Natural Resources. Del Claro, K.; Oliveira, P.S.; Rico-Gray, V.; Ramirez, A.; Barbosa, A.A.A.; Bonet, A.; Scarano, F.R.; Consoli, F.L.; Garzon, F.J.M.; Nakajima, J.N.; Costello, J.A.; Sampaio, M.V.; Quesada, M.; Morris, M.R.; Rios, M.P.; Ramirez, N.; Marçal Junior, O.; Macedo, R.H.F.; Marquis, R.J.; Martins, R.P.; Rodrigues, S.C. & Luttge, U. In: Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS). Developed under the Auspices of the UNESCO, Eolss Publishers, Oxford ,UK. HTTP://www.eolss.net.

Carvalho, L.N. 2008. História natural de peixes de igarapés Amazônicos: utilizando a abordagem do conceito do rio contínuo. Tese de doutorado. Manaus: INPA, 142 pp.

Chase, J. & Bengtsson, J. 2010. “Increasing spatio-temporal scales: metacommunity ecology”, in Community Ecology, In: Verhoef, H.A. & Morin, P.J., eds. Community Ecology. Great Britain: Oxford University Press, pp. 57-68.

Costa, F.R.C. & Magnusson, W.E. 2010. The Need for Large-Scale, Integrated Studies of Biodiversity – the Experience of the Program for Biodiversity Research in Brazilian Amazonia. *Natureza & Conservação* 8: 3-10.

Costa, W. 2002. Phylogeny and classification of Rivulidae revisited: origin and evolution of annualism and miniaturization in rivulid fishes (Cyprinodontiformes: Aplocheiloidei). *Journal*

of Comparative Biology 3: 33-92.

Espírito-Santo, H.M.V.; Magnusson, W.E.; Zuanon, J.; Mendonça, F.P. & Landeiro, V.L. 2009. Seasonal variation in the composition of fish assemblages in small Amazonian forest streams: evidence for predictable changes. *Freshwater Biology* 54(3): 536-548.

Fernandes, C.C. 1997. Lateral migration of fishes in Amazon floodplains. *Ecology of Freshwater Fish* 6(1): 36-44.

Fernandes, I.M.; Machado, F.A. & Penha, J. 2010. Spatial pattern of a fish assemblage in a seasonal tropical wetland: effects of habitat, herbaceous plant biomass, water depth, and distance from species sources. *Neotropical Ichthyology* 8: 289–298.

Ferreira, E.G. 1993. Composição, distribuição e aspectos ecológicos da ictiofauna de um trecho do rio Trombetas, na área de influência da futura UHE Cachoeira Porteira, estado do Pará, Brasil. *Acta Amazonica* 23(1-4; supl.): 1-89.

Ferreira, E.; Zuanon, J.; Forsberg, B., Goulding, M. & Briglia-Ferreira, S.R. 2007. Rio Branco Peixes, Ecologia e Conservação de Roraima. Lima (Peru): ACA/INPA/MAMIRAUÁ, 201 pp.

Frappart, F.; Seyler, F.; Martinez, J.; Leon, J.; & Cazenave, A. 2005. Floodplain water storage in the Negro River basin estimated from microwave remote sensing of inundation area and water levels. *Remote Sensing of Environment* 99(4): 387-399.

Furch, K. & Junk, W.J. 1997. Physicochemical Conditions in Floodplains. In: Junk, W.J., ed. *The central-Amazonian floodplain: ecology of a pulsing system*. New York: Springer Verlag, pp. 69-108.

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(1): 33-51.

Gery, J., 1977. Characoids of the world. Neptune City (New Jersey): T.F.H. Publications, 672 pp.

Goulding, M., 1980. The fishes and the forest: explorations in Amazonian natural history. Berkeley (USA): University of California Press, 280 pp.

Goulding, M.; Carvalho, M.L. & Ferreira, E.J.G. 1988. Rio Negro, rich life in poor water: Amazonian diversity and foodchain ecology as seen through fish communities. The Hague (The Netherlands): SPB Academic Publishing, 200 pp.

Grossman, G.D.; Ratajczak, R.E.Jr.; Crawford, M. & Freeman, M.C. 1998. Assemblage organization in stream fishes: effects of environmental variation and interspecific interactions. Ecological Monographs 68: 395-420.

Hamilton, S.K. & Lewis, W.M. 1990. Physical characteristics of the fringing floodplain of the Orinoco River, Venezuela. Interciencia 15(6): 491–500.

Hamilton, S.K.; Sippel, S.J. & Melack, J.M. 2002. Comparison of inundation patterns in South American floodplains. Journal of Geophysical Research 107: 1-13.

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 Fish 67(4): 379-387.

IBGE, 1974. Fundação IBGE. Diretoria de Serviço Geográfico do Exército. Cartas do Brasil, Folha NA.20-Z-B Caracarái, Rio de Janeiro.

IBGE, 2005. ESTADO DE RORAIMA – Vegetação. Escala 1:1.000.000, IBGE/CIESGEA, Brasília DF.

Irion, G.; Junk, W.J. & Mello, E.J. 1997. The large central Amazonian river floodplains near Manaus. Geological, climatological, hydrological and geomorphological aspects. In: Junk,

- J.W, ed. The central Amazon floodplains: Ecology of a Pulsing System. Berlin: Springer, pp. 23–46.
- Jackson, D.A. and Harvey, H.H. 1989. Biogeographic associations in fish assemblages: local versus regional processes. *Ecology* 70:1472-1484.
- Jepsen, D.B., Winemiller, K.O. & Taphorn, D.C. 1997. Temporal patterns of resource partitioning among *Cichla* species in a Venezuelan blackwater river. *Journal of Fish Biology* 51: 1085-1108.
- Junk, W. J.; Bayley, P.B. & Sparks, R.E. 1989. The flood pulse in river–floodplain systems. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences* 106: 110-127.
- Junk, W.J. ; Wantzen, K.M. 2004. The Flood Pulse Concept: New Aspects, Approaches, and Application - an Update. In: *Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries*. Bangkok, Thailand : Food and Agriculture Organization & Mekong River Commission 2: 117-149.
- Junk, W.J.; Cunha, C.N da; Wantzen, K.M.; Petermann, P.; Strüssmann, C.; Marques, M. & Adis, J. 2006. Biodiversity and its conservation in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Aquatic Sciences* 68: 278-309.
- Keenleyside, M.H.A. 1991. *Cichlid fishes: behaviour, ecology and evolution*. London: Chapman & Hall, 378 pp.
- Legendre, P. & Legendre, L. 1998. *Numerical ecology*. 2 ed. Amsterdam: Elsevier, 853 pp.
- Lewis Jr., W.M.; Hamilton, S.K.; Lasi, M.A.; Rodríguez, M. & Saunders, J.F. 2000. Ecological determinism on the Orinoco floodplain. *BioScience* 50: 681–692.
- Lowe-McConnell, R.H. 1987. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge: University Press, 382 pp.

- Lundberg, J.G.; Lewis, W.M.; Saunders, J.F. & Mago-Leccia, F. 1987. A Major Food Web Component in the Orinoco River Channel: Evidence from Planktivorous Electric Fishes. *Science* 237: 81-83.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. 1967. The theory of island biogeography. New Jersey: Princeton University Press, 203 pp.
- Magnusson, W. E.; Lima, A. P. Luizão, R.; Luizão, F.; Costa, F. R. C.; de Castilho, C. V.; Kinupp, V. F. 2005. RAPELD: a modification of the Gentry method for biodiversity surveys in long-term ecological research sites. *Biota Neotropica*, 5(2).
- Magnusson, W., Costa, F.; Lima, A.; Baccaro, F.; Braga-Neto, R.; Romero, R.; Menin, M.; Penha, J.; Hero, J. & Lawson, B. 2008. A program for monitoring biological diversity in the Amazon: An alternative perspective to threat-based monitoring. *Biotropica* 40: 409-411.
- Magurran, A.E. & Henderson, P.A. 2003. Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. *Nature* 422(6933): 714-716.
- Magurran, A.E & Henderson, P.A. 2010. Temporal turnover and the maintenance of diversity in ecological assemblages. *Biological Sciences* 365:(1558) 3611-3620.
- Marshall, B.G.; Forsberg, B.R. & Thomé-Souza, M.J.F. 2008. Autotrophic energy sources for *Paracheirodon axelrodi* (Osteichthyes, Characidae) in the middle Negro River, Central Amazon, Brazil. *Hydrobiologia* 596(1): 95-103.
- McGill, B.J.; Etienne, R.S.; Gray, J.S.; Alonso, D.; Anderson, M.J.; Benecha, H.K.; Dornelas, M.; Enquist, B.J.; Green, J.L.; Hurlbert, A.H.; Magurran, A.E.; Marquet, P.A.; Maurer, B.A. Ostling, A.; Soykan, C.U.; Ugland, K.I. & White, E.P. 2007. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology Letters* 10(10): 995-1015.

- Melack, J.M. & Fisher, T.R. 1990. Comparative limnology of tropical floodplain lakes with an emphasis on the central Amazon. *Acta Limnologica Brasiliensia* 3: 1-48.
- Mendonça, F.P.; Magnusson, W.E. & Zuanon, J. 2005. Relationships between habitat characteristics and fish assemblages in small streams of Central Amazonia. *Copeia* 4: 750–763.
- Mendonça, F., Pazin, V.; Espírito-Santo, E.; Zuanon, J & Magnusson, W. 2008. Peixes. In: Oliveira, F.B.; Baccaro, F.; Braga-Neto, F. & Magnusson, W., eds. *Reserva Ducke: a biodiversidade amazônica através de uma grade*. Manaus: Áttema Design Editorial, pp. 63-75.
- Mérigoux, S.; Hugueny, B.; Ponton, D.; Statzner, B. & Vauchel, P. 1999. Predicting diversity of juvenile neotropical fish communities: patch dynamics versus habitat state in floodplain creeks. *Oecologia* 118: 503-516.
- Merona, B. 1986. Aspectos ecológicos da ictiofauna no Baixo Tocantins. *Acta Amazonica*, 16/17: 109-124.
- Merona, B. & Bittencourt, M.M. 1993. Les peuplements de poissons du lago do Rei, un lac d'inondation d'Amazonie Centrale: description générale. *Amazoniana* 7: 415-441.
- Mojica, J.I., Castellanos, C. & Lobón-Cerviá, J. 2009. High temporal species turnover enhances the complexity of fish assemblages in Amazonian Terra firme streams. *Ecology of Freshwater Fish* 18: 520-526.
- Montaña, C.G. & Winemille, K.O. 2010. Local-scale habitat influences morphological diversity of species assemblages of cichlid fishes in a tropical floodplain river. *Ecology of freshwater Fish* 19: 216-227.
- Oberdorff, T.; Pont, D.; Hugueny, B. & Chessel, D.. 2001. A probabilistic model characterizing riverine fish communities of French rivers: a framework for environmental

assessment. *Freshwater Biology* 46: 399-415.

Oksanen, J.; Blanchet, F.G.; Kindt, R.; Legendre, P.; O'Hara, R.B.; Simpson, G.L.; Solymos, P.; Stevens, M.H.H. & Wagner, H. 2011. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 1.17-6. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

Pazin, V.; Magnusson, W.; Zuanon, J. & Mendonca, F. 2006. Fish assemblages in temporary ponds adjacent to "terra-firme" streams in Central Amazonia. *Freshwater Biology* 51: 1025-1037.

Peres-Neto, P.R. 2004. Patterns in the co-occurrence of fish species in streams: the role of site suitability, morphology and phylogeny versus species interactions. *Oecologia* 140: 352-360.

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(2):111-119.

Pouilly, M. & Rodríguez, M.A. 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*. Bangkok (Thailand): FAO, pp. 243-265.

R Development Core Team, 2011. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna Austria, ISBN 3-900051-07-0. Acessado de: <http://www.R-project.org/>.

Robinson, C. L. & Tonn W. M. 1989. Influence of environmental factors and piscivory in structuring fish assemblages of small Alberta lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46: 81-89.

Rodríguez, M.A. & Lewis Jr, W.M. 1990. Diversity and species composition of fish

communities of Orinoco floodplain lakes. *National Geographic Research* 6: 319–328.

Rodriguez, M.A. & Lewis Jr., W.M. 1997. Structure of fish assemblages along environmental gradients in floodplain lakes of the Orinoco River. *Ecological Monographs* 67: 109-128.

Sabino, J. & Zuanon, J. 1998. A stream fish assemblage in central amazonia: distribution, activity patterns and feeding behavior. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 8(3): 201-210.

Saint-Paul, U.; Zuanon, J.; Villacorta-Correa, M.A.; Garcia, M.; Fabré, N.N.; Berger, U. & Junk, W.J. 2000. Fish communities in Central Amazônia white- and the backwaters floodplains. *Environmental Biology Fishes* 57: 235-250.

Santos, G.M. 1991. Pesca e ecologia dos peixes de Rondônia. Tese de doutorado. Manaus: INPA/FUA, 213 pp.

Schlosser, I.J. & Kallemeyn, L.W. 2000. Spatial variation in fish assemblages across a beaver-influenced successional landscape. *Ecology* 81:1371–1382.

Schlosser, I.J. 1982. Fish community structure and function along two habitat gradients in a headwater stream. *Ecological Monographs* 52: 395–414.

Silva, C.P.D. 1995. Community structure of fish in urban and natural streams in the Central Amazon. *Amazoniana* 13: 221-236.

Silvano, R.A.M.; do Amaral, B.D. & Oyakawa, O.T. 2000. Spatial and temporal patterns of diversity and distribution of the Upper Jurua River fish community (Brazilian Amazon). *Environmental Biology of Fish* 57(1): 25-35.

Soares, M.G.M.; Almeida, R.G. & Junk, W.J. 1986. The trophic status of the fish fauna in Lago Camaleao, a macrophyte dominated floodplain lake in the middle Amazon. *Amazoniana* 9(4): 511-526.

- Sousa, R. & Freitas, C. 2008. The influence of flood pulse on fish communities of floodplain canals in the Middle Solimoes River, Brazil. *Neotropical Ichthyology* 6(2): 249-255.
- 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.
- Tilman, D. 1994. Competition and Biodiversity in Spatially Structured Habitats. *Ecology* 75(1): 2-16.
- Tonn, W.M. & Magnusson, J.J. 1982. Patterns in the species composition and richness of fish assemblages in northern Wisconsin lakes. *Ecology* 73: 1149-1166.
- Tonn, W.M.; Magnuson, J.J.; Rask, M. & Toivonen, J. 1990. Intercontinental comparison of small-lake fish assemblages: The balance between local and regional processes. *American Naturalist* 136: 345-375.
- Townsend, C.R. 1989. The Patch Dynamics Concept of Stream Community Ecology. *Journal of the North American Benthological Society* 8(1): 36-50.
- Vander, Z.M.J.; Olden, J.D.; Thorne, J.H. & Mandrak, N.E. 2004. Predicting occurrences and impacts of smallmouth bass introductions in north temperate lakes. *Ecological Applications* 14(1): 132-148.
- Ward, J.V.; Tockner, K. & Schiemer, F. 1999. Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity1. *Regulated Rivers: Research & Management* 15: 125-139.
- Welcomme, R.L. 1979. Fisheries ecology of floodplain rivers. London: Longman, 317 pp.

Winemiller, K.O. 1990. Spatial and Temporal Variation in Tropical Fish Trophic Networks. *Ecological Monographs* 60(3): 331-367.

Winemiller, K.O. 1991. Ecomorphological Diversification in Lowland Freshwater Fish Assemblages from Five Biotic Regions. *Ecological Monographs* 61: 343-365.

Winemiller, K.O. 2004. Floodplain river food webs: generalizations and implications for fisheries management. In: Welcomme, R. & Petr, T., eds. *Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries*, Vol. II. Regional Office for Asia and the Pacific. Bangkok (Thailand): RAP Publication, pp. 285-309.

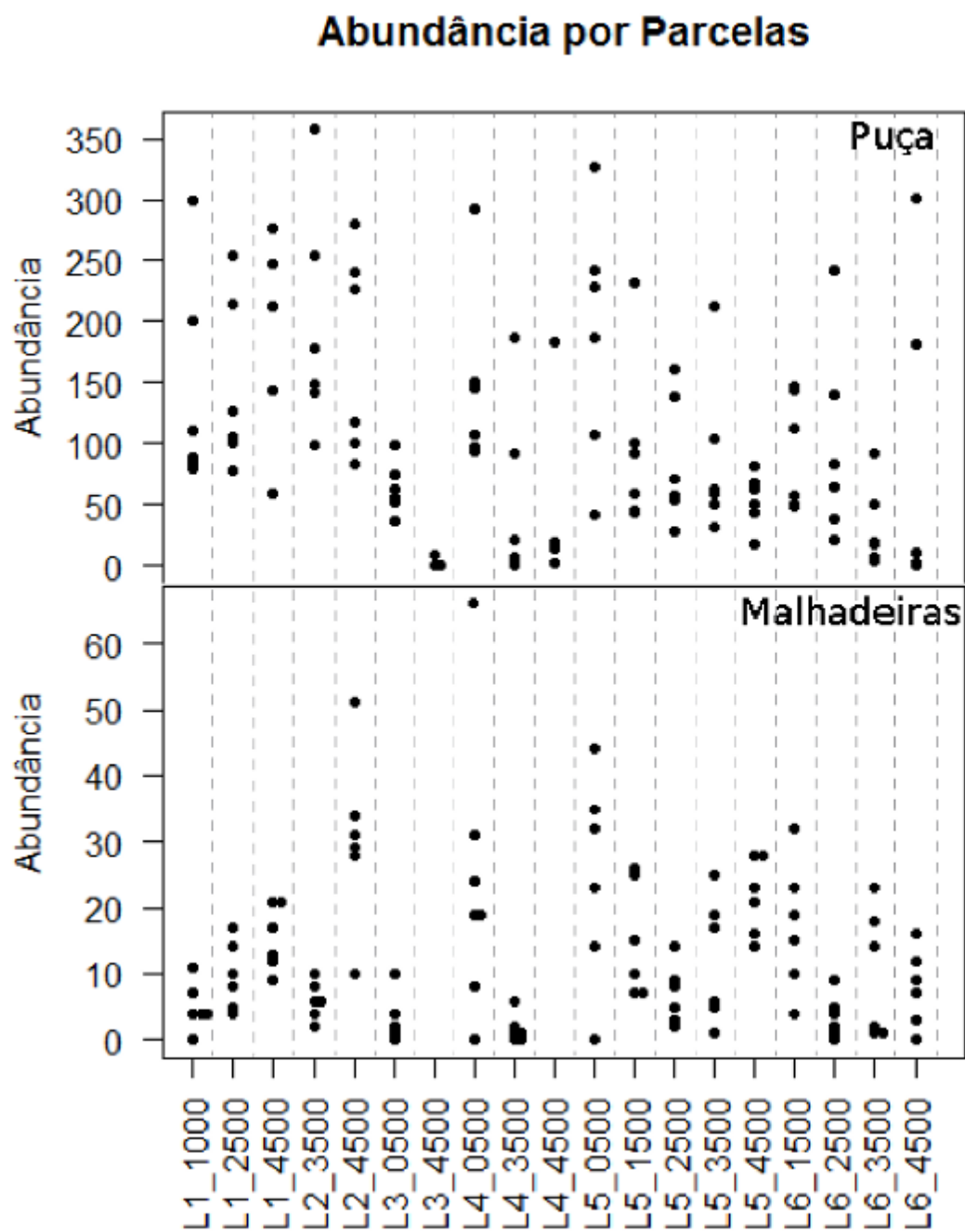


Fig. 2.1 – Abundância por parcela para as coletas de puça (acima) e malhadeiras (abaixo).

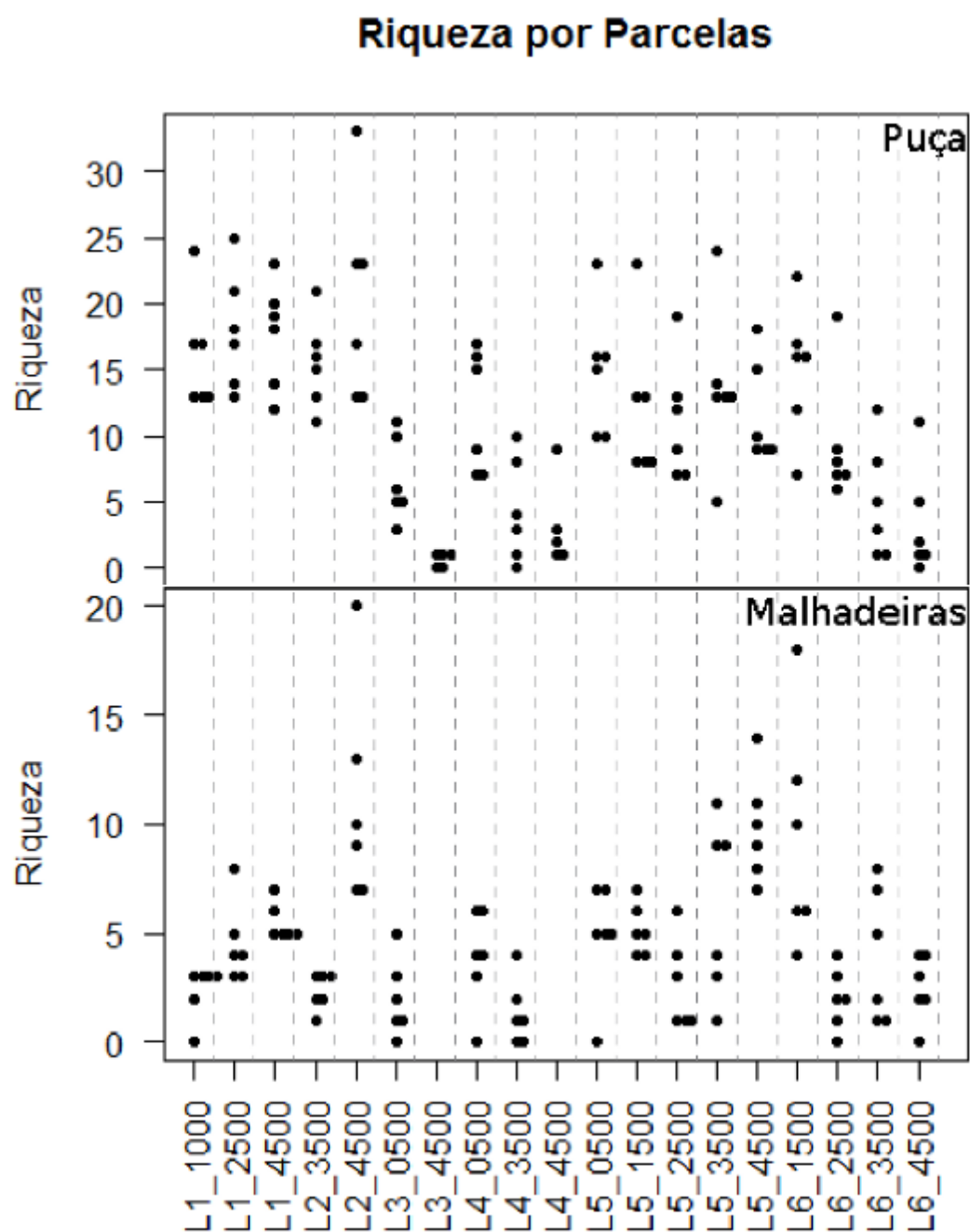


Fig. 2.2 – Riqueza de espécies por parcela para as coletas de puçá (acima) e malhadeiras (abaixo).

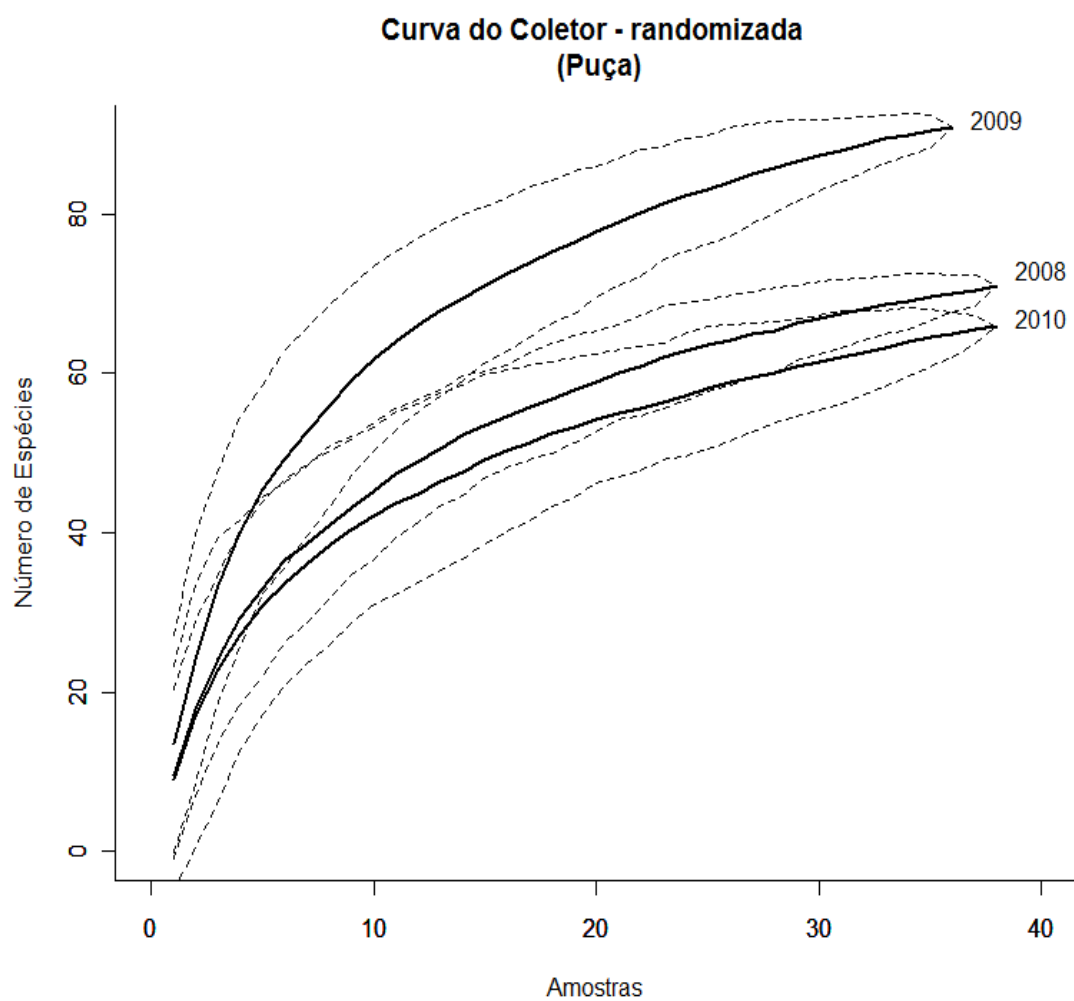


Fig. 2.3 – Curvas do coletor (randomizadas) e os intervalos de confiança (linhas pontilhadas) calculadas com base no número de parcelas para as amostras de peixes coletadas com puçá.

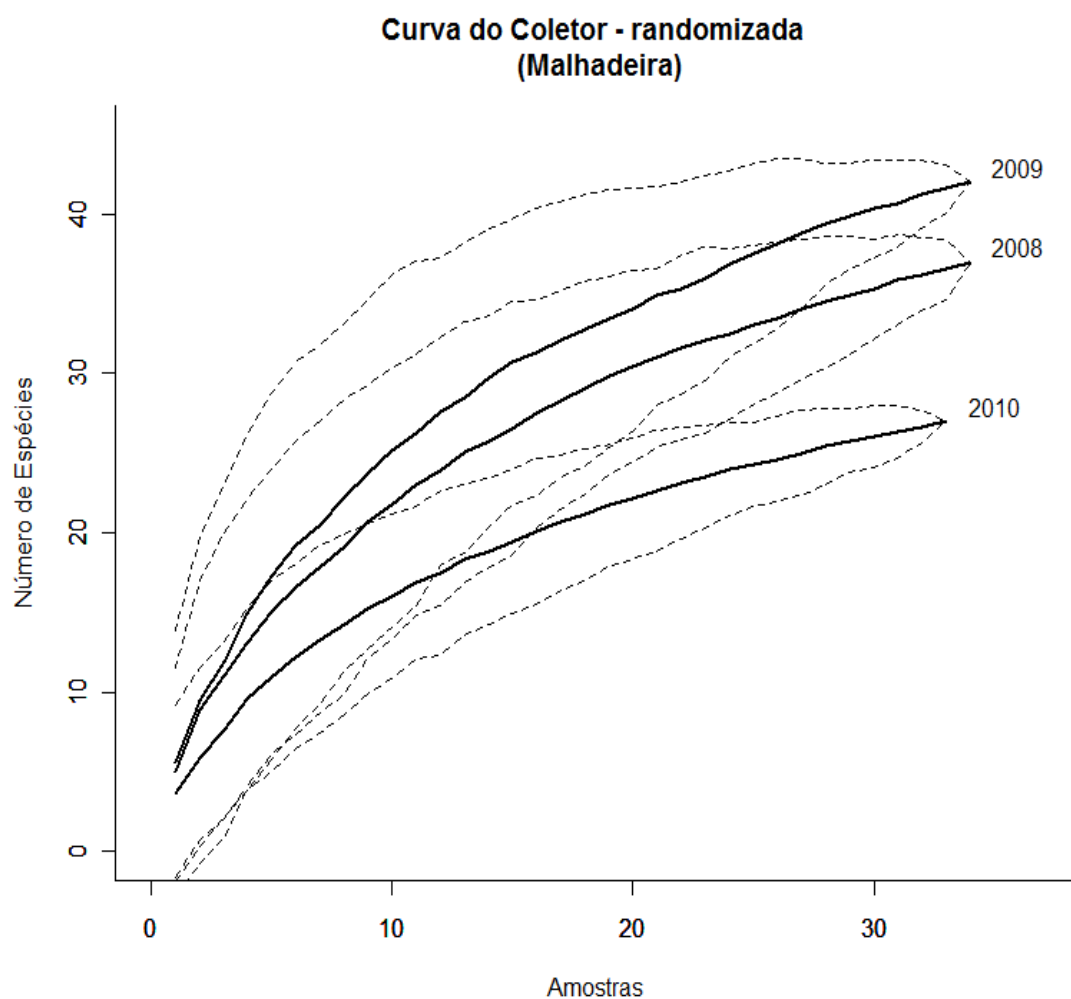


Fig. 2.4 – Curvas do coletor (randomizadas) e os intervalos de confiança (linhas pontilhadas) com base no número de parcelas amostradas com malhadeiras.

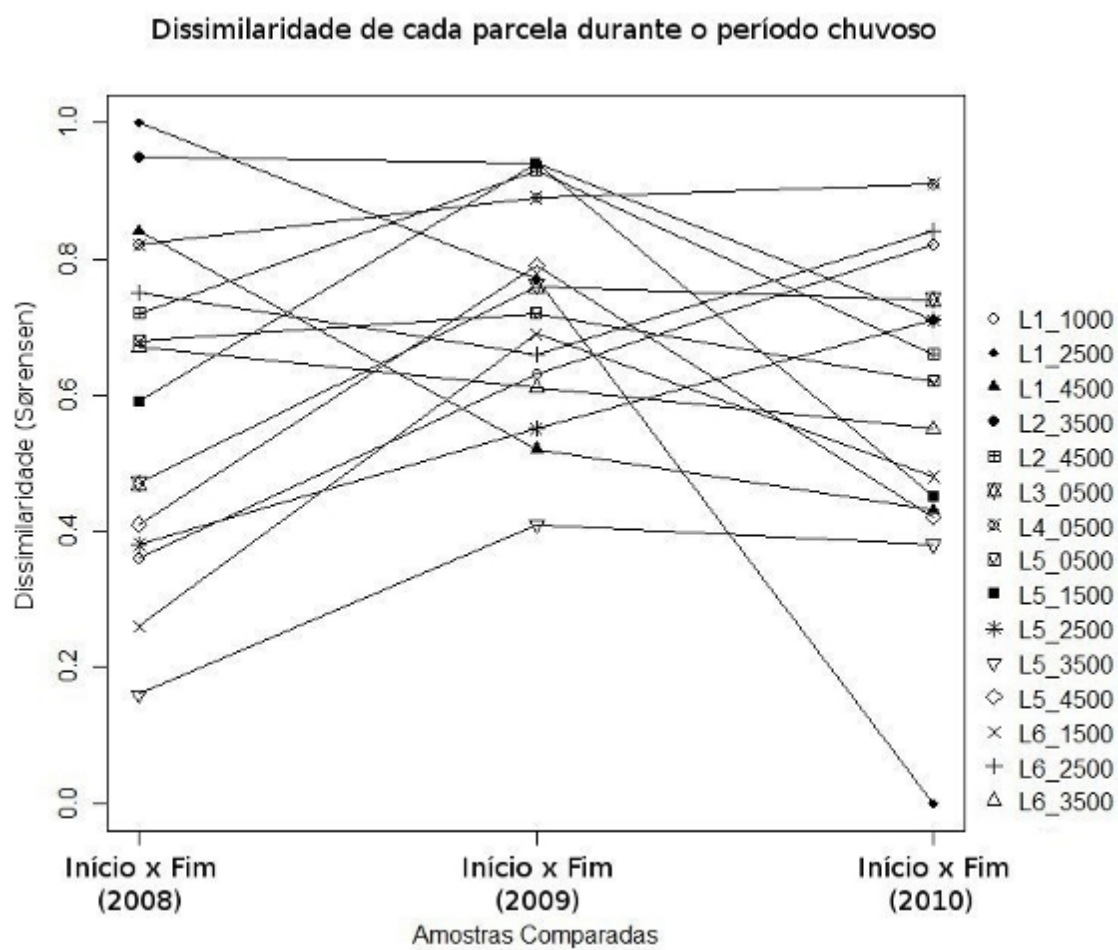


Fig. 2.5 – Valores de dissimilaridade (Sørensen) entre as assembleias do início e fim do período chuvoso de cada parcela.

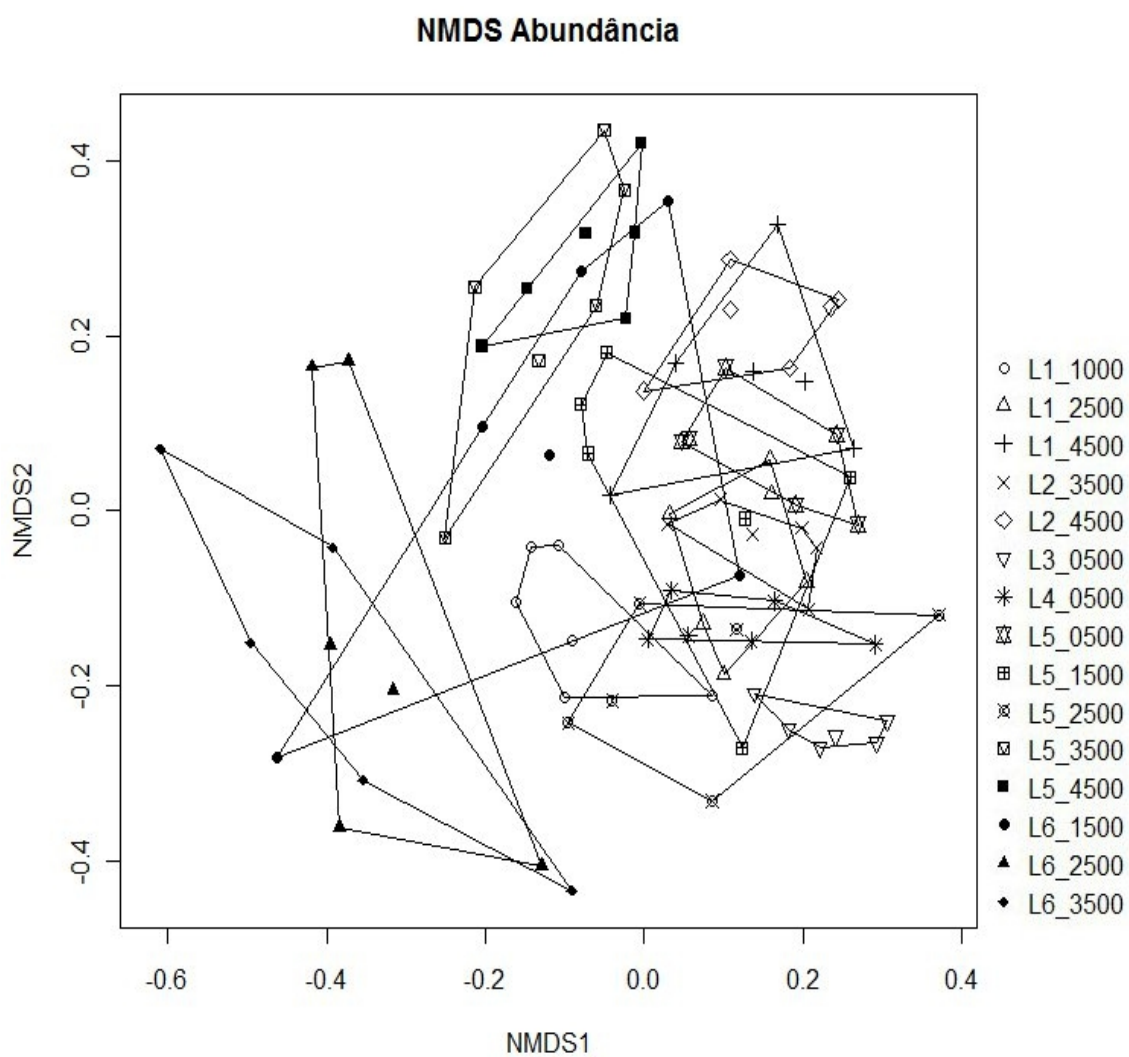


Fig. 2.6 - Ordenação por Escalonamento Multidimensional Não Métrico (NMDS) das parcelas aquáticas com base em dados de abundância das espécies de peixes em seis momentos de amostragem (início e final das chuvas, durante três anos consecutivos).

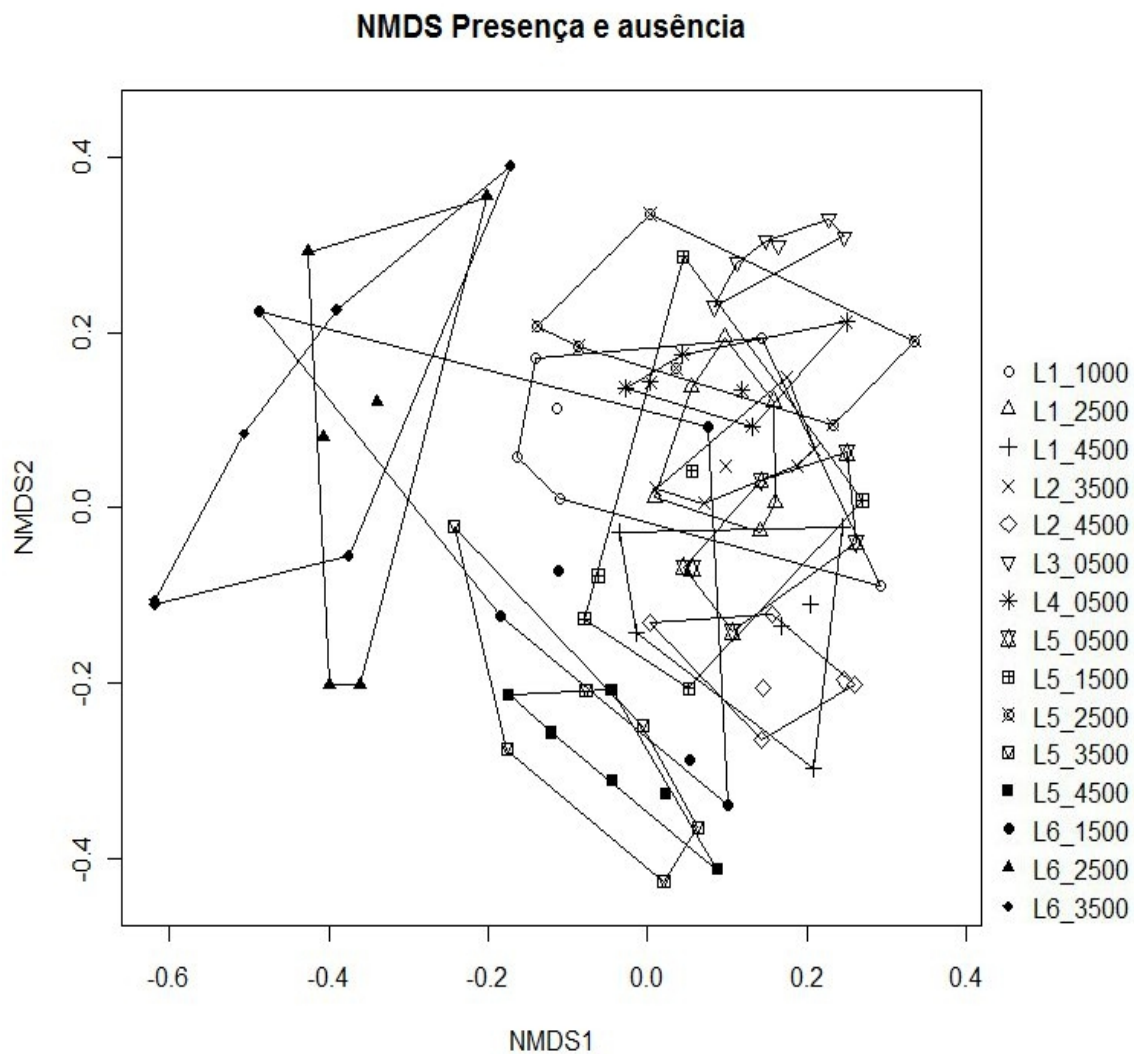


Fig. 2.7 - Ordenações por Escalonamento Multidimensional Não Métrico (NMDS) das parcelas aquáticas com base em dados de presença e ausência das espécies de peixes em seis momentos de amostragem (início e final das chuvas, durante três anos consecutivos).

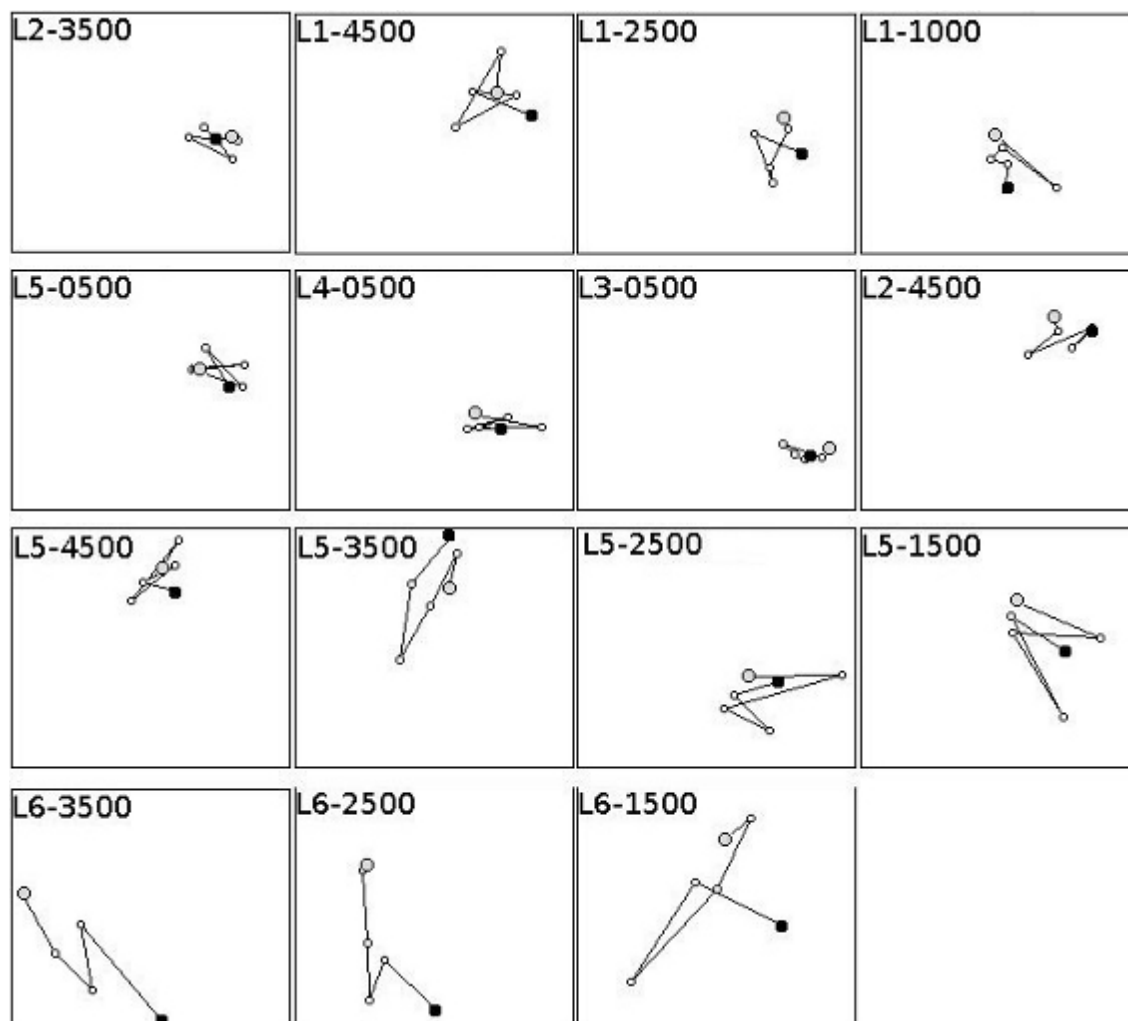


Fig. 2.8 – Representação individual das amostras de cada parcela ao longo do tempo, com base em Ordenações por Escalonamento Multidimensional Não Métrico (NMDS) a partir de dados da abundância das espécies. O círculo cinza representa a primeira amostragem, os círculos brancos a 2ª até a 5ª e o círculo preto a última amostragem.

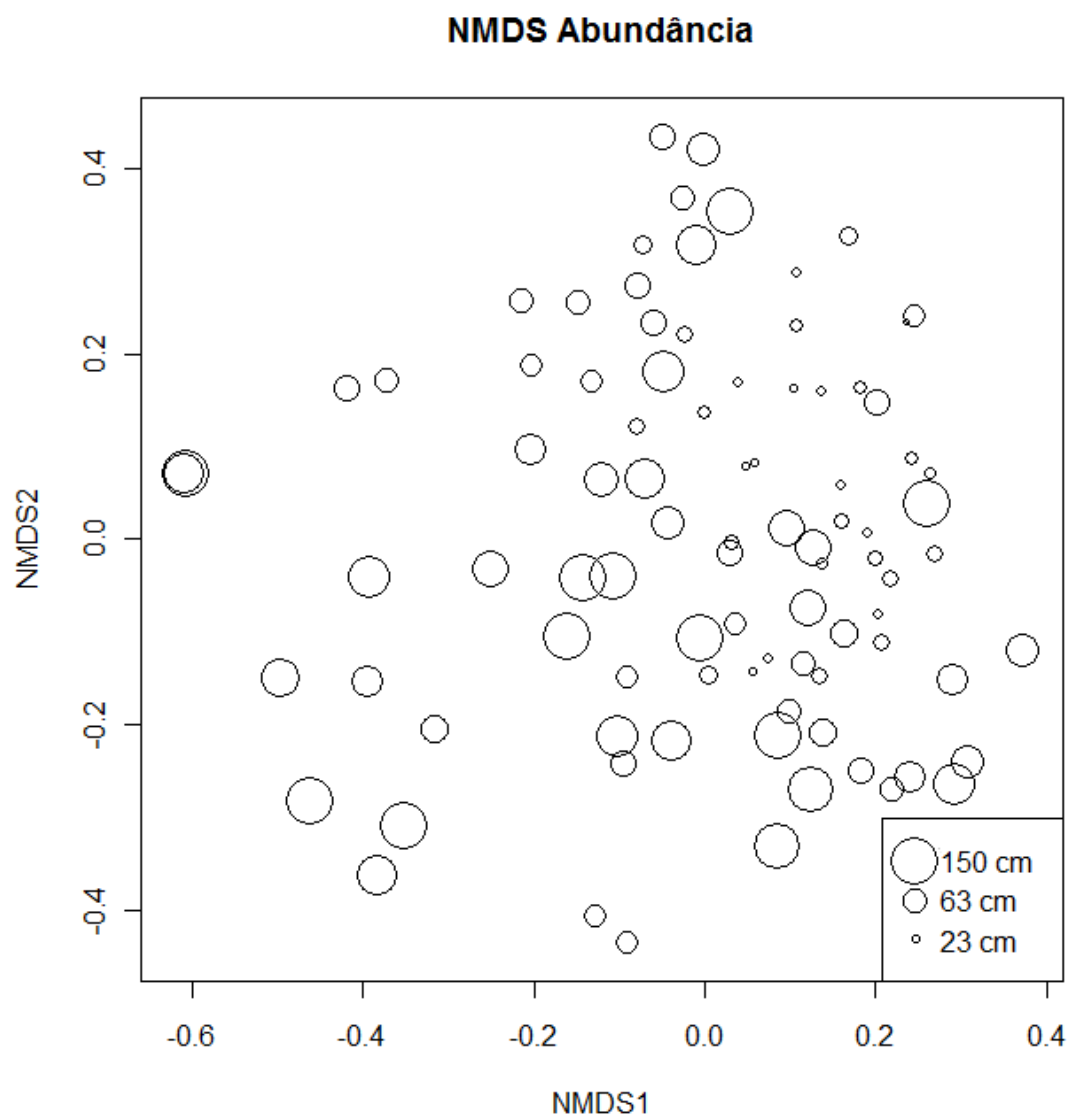


Fig. 2.9 - Ordenações por Escalonamento Multidimensional Não Métrico (NMDS) das parcelas aquáticas com base em dados de abundância das espécies de peixes em seis momentos de amostragens (início e final das chuvas, durante três anos consecutivos). O tamanho do círculo é proporcional à transparência da água.

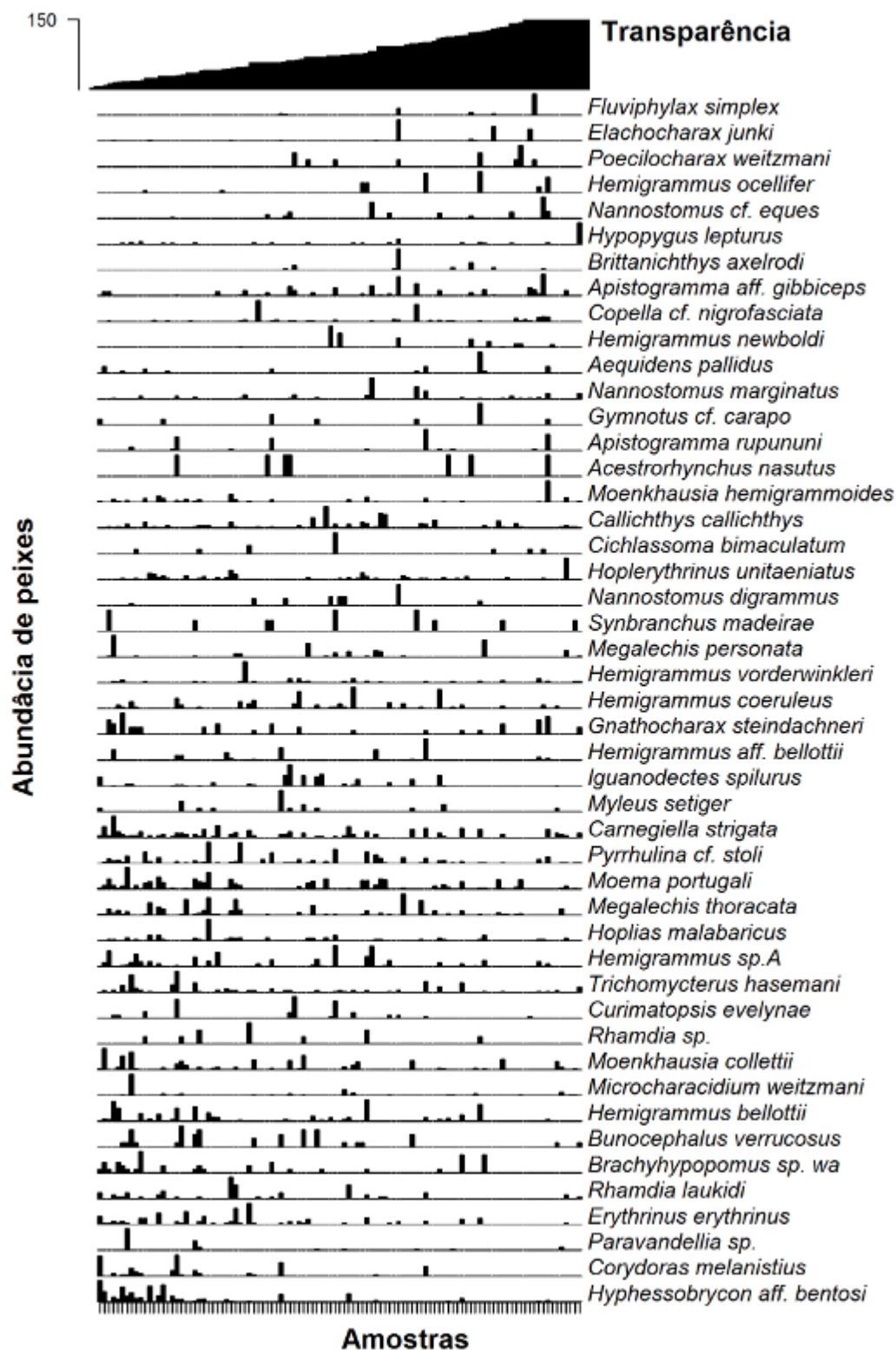


Fig. 2.10 - Distribuição das espécies de peixes ao longo do gradiente de transparência da água nas amostras obtidas nas parcelas aquáticas da grade de pesquisas do PARNA do Viruá.

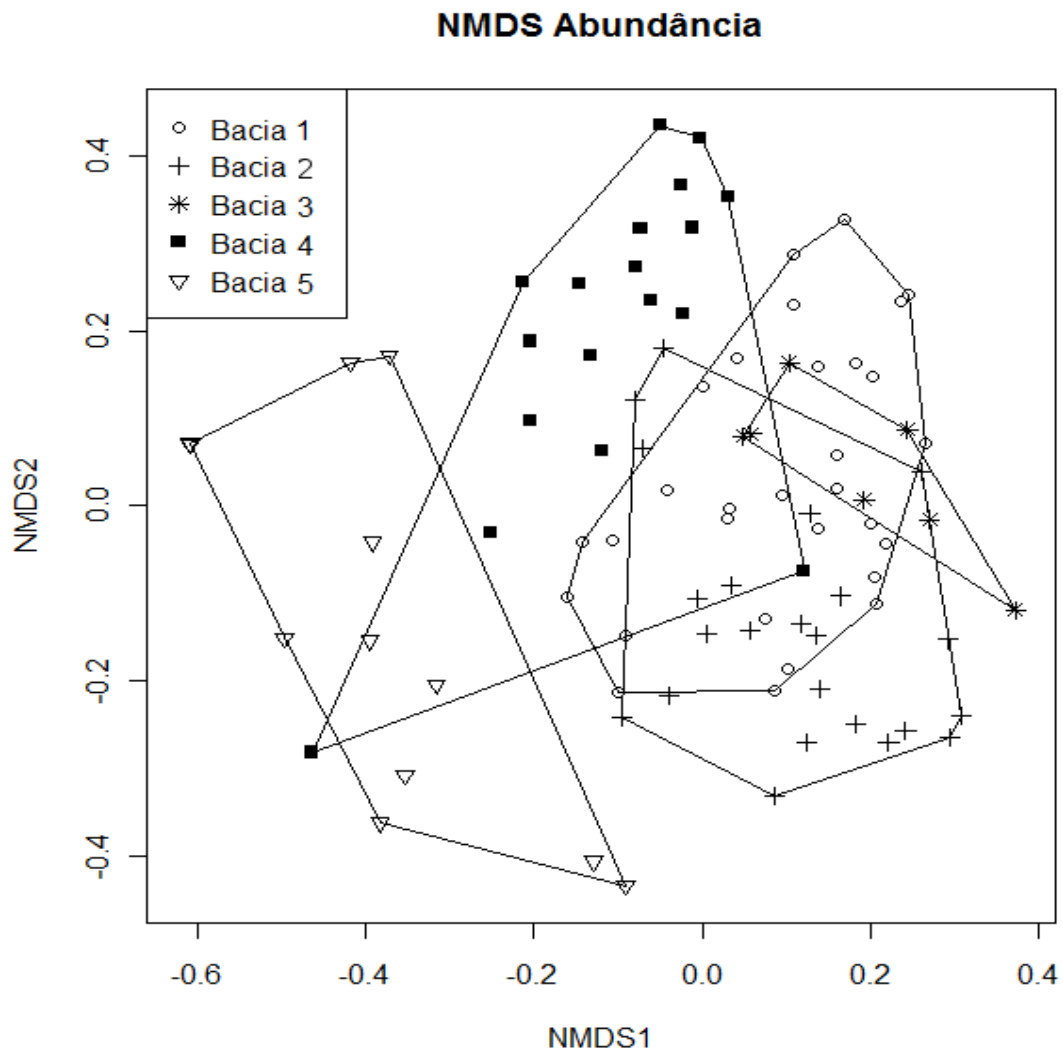


Fig. 2.11 - Ordenações por Escalonamento Multidimensional Não Métrico (NMDS) das parcelas aquáticas com base em dados de abundância das espécies de peixes em seis momentos de amostragem (início e final das chuvas, durante três anos consecutivos). Os símbolos representam os conjuntos de amostras de cada microbacia.

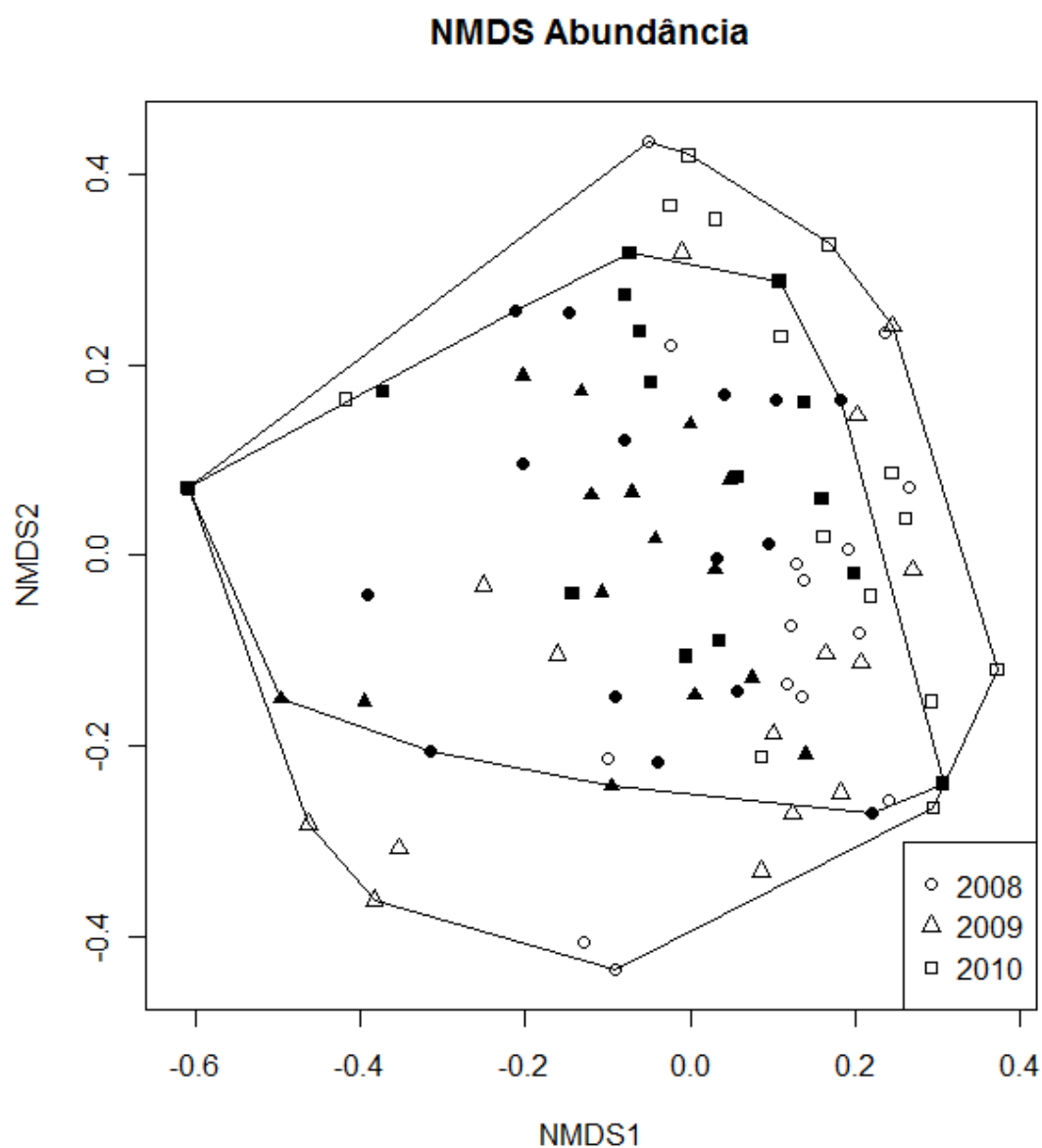


Fig. 2.12 - Ordenações por Escalonamento Multidimensional Não Métrico (NMDS) das parcelas aquáticas com base em dados de abundância das espécies de peixes em seis momentos de amostragem (início e final das chuvas, durante três anos consecutivos). Os símbolos representam os conjuntos de amostras obtidas em cada ano. Os círculos vazios se referem ao início do período de chuvas e os círculos pretos ao fim do período.

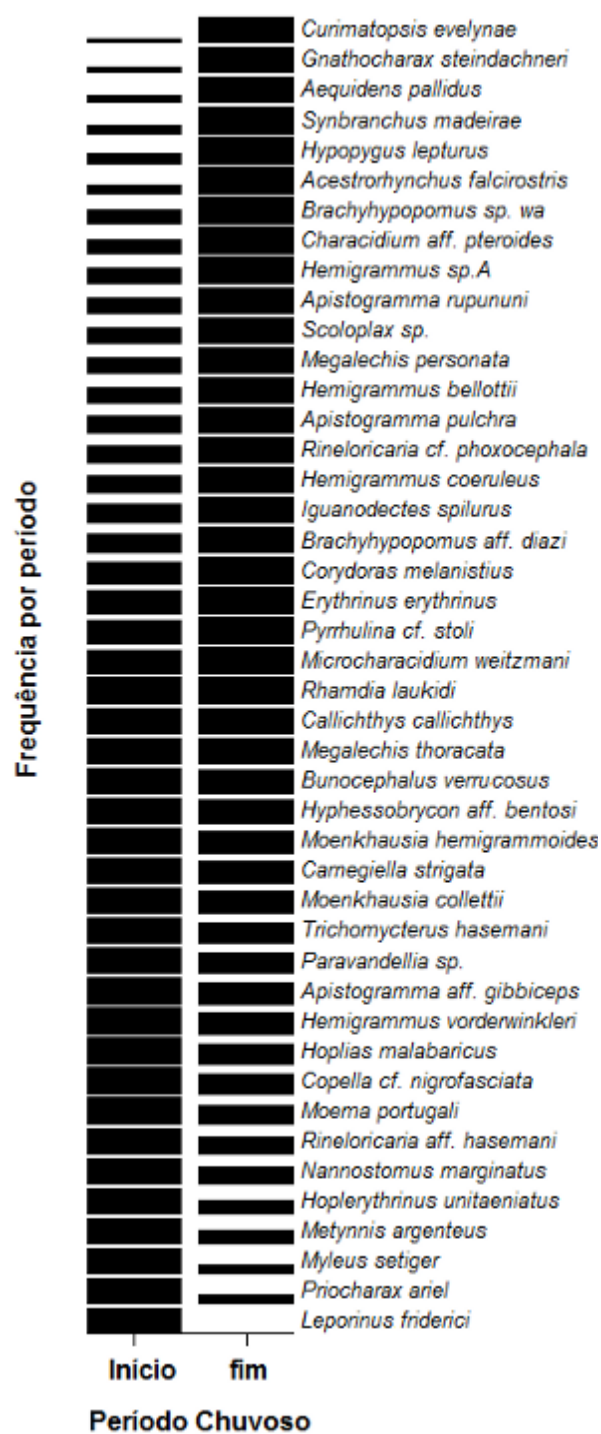


Fig. 2.13 - Distribuição das espécies de peixes em relação à frequência de ocorrência nas parcelas aquáticas no início e no fim do período de chuvas.

SÍNTESE

O estudo realizado no Viruá mostrou que há aspectos do conceito de pulso de inundação que também ocorrem nesse tipo de área alagada por chuvas locais. Entretanto, a principal fonte de água para o sistema (chuvas locais) foi determinante para as características limnológicas das parcelas aquáticas estudadas. A frequente oscilação no nível da água, resultou em uma variação da transparência, oxigênio e profundidade média da água, que geraram um padrão diferente daquele conhecido para planícies alagáveis pelo extravasamento de grandes rios, onde o conceito do pulso de inundação foi gerado e para as quais apresenta uma boa aplicabilidade. Os solos predominantemente arenosos e a ausência de um aporte importante de material em suspensão, também contribuíram para gerar o padrão de características físicas e químicas da água na área de estudo.

A pobreza de nutrientes na água e o curto período de alagamento (que apresenta menos de quatro meses de inundação) poderiam indicar a existência de condições fortemente limitantes à sobrevivência e estabelecimento dos peixes na planície alagável da grade de pesquisas do Viruá, mas os resultados mostram justamente o oposto. Com um intervalo de aproximadamente 45 dias, um grande número de peixes, de diversas espécies, conseguem se dispersar e se estabelecer na maior parte da área de estudo. Aparentemente, uma parcela significativa da rica diversidade da ictiofauna que ocupa os corpos d' água do Parque Nacional do Viruá, desenvolveu estratégias para aproveitar os recursos provenientes das áreas que são anualmente alagadas. Estudos futuros, que avaliem as características morfológicas e comportamentais dessas espécies, devem revelar quais são as estratégias que permitem a esses peixes poder fazer uso dessas áreas alagadas e, possivelmente, de uma vasta área das bacias dos rios Negro e Branco, que possuem características ambientais similares. Estudos desse tipo contribuirão para revelar as interações e estratégias que possibilitam a manutenção dessa elevada diversidade ictiofaunística, ao mesmo tempo em que poderão auxiliar na compreensão dos possíveis efeitos das mudanças climáticas globais sobre as planícies alagáveis amazônicas e sua biota.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agostinelli, C, 2009. CircStats: Circular Statistics, from “Topics in circular Statistics” (2001).
- Allan, J, 2007. Stream ecology : structure and function of running waters, 2nd ed. Springer.
- Allen, T.F.H. & Starr, T.B. 1982. Hierarchy: Perspectives in Ecological Complexity. Chicago, University of Chicago Press, 310 pp.
- Alsdorf, D. E.; Melack, J. M.; Dunne, T.; Mertes, L. A. K.; Hess, L. L. & Smith, L. C. 2000. Interferometric radar measurements of water level changes on the Amazon flood plain. *Nature* 404: 174-177.
- Alsdorf, D. E.; Rodríguez, E.; Lettenmaier, D. P. 2007. Measuring surface water from space. *Reviews of Geophysics*, 45(2):402-447.
- Angermeier, P.L. & Schlosser, I.J. 1989. Species-area relationships for stream fishes. *Ecology* 70: 1450-1462.
- Angermeier, P.L. & Winston, M.R. 1998. Local vs. regional influences on local diversity in stream fish communities of Virginia. *Ecology* 79: 911–927.
- Anjos, M.B. & Zuanon, J. 2007. Sampling effort and fish species richness in small terra firme forest streams of central Amazonia, Brazil. *Neotropical Ichthyology* 5(1): 45-52.
- 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.
- Bales, R.C., Peters, C.J.; Conklin, M.K. & Rosengreen, S. 1998. Assessing Changes in Surface Water Quality over Time Using GLOBE Transparency and Dissolved Oxygen Data.

GLOBE Annual Conference, Third Annual GLOBE Conference, Colorado.

[HTTP://zero.eng.ucmerced.edu/rcbales/globe/Hydro/Snowmass/cp_abs.html](http://zero.eng.ucmerced.edu/rcbales/globe/Hydro/Snowmass/cp_abs.html)

Barbosa, R.I. 1997. Distribuição das chuvas em Roraima. In: Barbosa, R.I., Ferreira, E.G.J. & Castellón, E.G., eds. Homem, Ambiente e Ecologia no Estado de Roraima. Manaus: INPA, pp. 325-336.

Bayley, p. B. 1995. Understanding Large River: Floodplain Ecosystems. BioScience, 45(3):153-158.

Belger, L. 2007. Fatores que influem na emissão de CO₂ e CH₄ em áreas alagáveis interfluviais do médio Rio Negro, Tese, Manaus - BRA: Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia. 93pp.

Belger, L.; Forsberg, B. R. & Melack, J. M. 2010. Carbon dioxide and methane emissions from interfluvial wetlands in the upper Negro River basin, Brazil. Biogeochemistry.

BRASIL, 1975. Ministério das Minas e Energia. Projeto RADAMBRASIL - Levantamento dos Recursos Naturais.

Bührnheim, C.M. 1999. Habitat abundance patterns of fish communities in three Amazonian rain forest stream. In: Val, A.L. & Almeida-Val, M.F.,eds. Biology of Tropical Fishes. Manaus: INPA, pp. 63-74.

Calenge, C. 2009. Analysis of habitat selection by animals. Package ‘adehabitat’, version 1.8.3. <http://cran.r-project.org/web/packages/adehabitat/index.html>.

Carvalho, L.N. 2008. História natural de peixes de igarapés Amazônicos: utilizando a abordagem do conceito do rio contínuo. Tese de doutorado. Manaus: INPA, 142 pp.

Carvalho, L.N., Zuanon, J. & Sazima, I. 2006. The almost invisible league: crypsis and association between minute fishes and shrimps as a possible defence against visually hunting predators. *Neotropical Ichthyology* 4: 219-224.

Carvalho, L.N., Zuanon, J. & Sazima, I. 2007. Natural History of Amazon Fishes. In: International Commission on Tropical Biology and Natural Resources. Del Claro, K.; Oliveira, P.S.; Rico-Gray, V.; Ramirez, A.; Barbosa, A.A.A.; Bonet, A.; Scarano, F.R.; Consoli, F.L.; Garzon, F.J.M.; Nakajima, J.N.; Costello, J.A.; Sampaio, M.V.; Quesada, M.; Morris, M.R.; Rios, M.P.; Ramirez, N.; Marçal Junior, O.; Macedo, R.H.F.; Marquis, R.J.; Martins, R.P.; Rodrigues, S.C. & Luttge, U. In: Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS). Developed under the Auspices of the UNESCO, Eolss Publishers, Oxford ,UK. [HTTP://www.eolss.net](http://www.eolss.net).

Chase, J. & Bengtsson, J. 2010. “Increasing spatio-temporal scales: metacommunity ecology”, in Community Ecology, In: Verhoef, H.A. & Morin, P.J., eds. Community Ecology. Great Britain: Oxford University Press, pp. 57-68.

Costa, F. R. C. & Magnusson, W. E. 2010. The Need for Large-Scale, Integrated Studies of Biodiversity – the Experience of the Program for Biodiversity Research in Brazilian Amazonia. *Natureza & Conservação*. 8: 3-10.

Costa, F.R.C. & Magnusson, W.E. 2010. The Need for Large-Scale, Integrated Studies of Biodiversity – the Experience of the Program for Biodiversity Research in Brazilian Amazonia. *Natureza & Conservação* 8: 3-10.

Costa, W. 2002. Phylogeny and classification of Rivulidae revisited: origin and evolution of annualism and miniaturization in rivulid fishes (Cyprinodontiformes: Aplocheiloidei). *Journal of Comparative Biology* 3: 33-92.

EMBRAPA, 1997. Manual de métodos de análise de solo., 2nd ed. EMBRAPA-CNPS.

Documentos, 1.

Espírito-Santo, H.M.V.; Magnusson, W.E.; Zuanon, J.; Mendonça, F.P. & Landeiro, V.L. 2009. Seasonal variation in the composition of fish assemblages in small Amazonian forest streams: evidence for predictable changes. *Freshwater Biology* 54(3): 536-548.

Fernandes, C.C. 1997. Lateral migration of fishes in Amazon floodplains. *Ecology of Freshwater Fish* 6(1): 36-44.

Fernandes, I.M.; Machado, F.A. & Penha, J. 2010. Spatial pattern of a fish assemblage in a seasonal tropical wetland: effects of habitat, herbaceous plant biomass, water depth, and distance from species sources. *Neotropical Ichthyology* 8: 289–298.

Ferreira, E.G. 1993. Composição, distribuição e aspectos ecológicos da ictiofauna de um trecho do rio Trombetas, na área de influência da futura UHE Cachoeira Porteira, estado do Pará, Brasil. *Acta Amazonica* 23(1-4; supl.): 1-89.

Ferreira, E. J. G.; Santos, G. M.; Jégu, M. 1988. Aspectos ecológicos da ictiofauna do rio Mucajaí, na Ilha Paredão, Roraima, Brasil. *Amazoniana*, 10(3):339-352.

Ferreira, E.; Zuanon, J.; Forsberg, B., Goulding, M. & Briglia-Ferreia, S.R. 2007. Rio Branco Peixes, Ecologia e Conservação de Roraima. Lima (Peru): ACA/INPA/MAMIRAUÁ, 201 pp.

Forsberg, B. R.; Devol, A. H.; Richey, J. E.; Martinelli, L. A. & dos Santos, H. 1988. Factors Controlling Nutrient Concentrations in Amazon Floodplain Lakes. *Limnology and Oceanography* 33: 41-56.

Frappart, F.; Seyler, F.; Martinez, J.; Leon, J.; & Cazenave, A. 2005. Floodplain water storage

in the Negro River basin estimated from microwave remote sensing of inundation area and water levels. *Remote Sensing of Environment* 99(4): 387-399.

Frappart, F.; Papa, F.; Güntner, F.; Werth, A. S.; Santos da Silva, J. Tomasella, J.; Seyler, F.; Prigent, C.; Rossow, W. B.; Calmant, S.; Bonnet, M. P. 2011. Satellite-based estimates of groundwater storage variations in large drainage basins with extensive floodplains. *Remote Sensing of Environment*, 115(6): 1588-1594.

Furch, K. & Junk, W.J. 1997. Physicochemical Conditions in Floodplains. In: Junk, W.J., ed. *The central-Amazonian floodplain: ecology of a pulsing system*. New York: Springer Verlag, pp. 69-108.

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(1): 33-51.

Gery, J., 1977. *Characoids of the world*. Neptune City (New Jersey): T.F.H. Publications, 672 pp.

Goulding, M., 1980. *The fishes and the forest: explorations in Amazonian natural history*. Berkeley (USA): University of California Press, 280 pp.

Goulding, M.; Carvalho, M.L. & Ferreira, E.J.G. 1988. *Rio Negro, rich life in poor water: Amazonian diversity and foodchain ecology as seen through fish communities*. The Hague (The Netherlands): SPB Academic Publishing, 200 pp.

Goulding, M.; Barthem, R.; Ferreira, E. 2003. *The Smithsonian atlas of the Amazon*. Washington, DC: Smithsonian Books. 253pp.

- Grossman, G.D.; Ratajczak, R.E.Jr.; Crawford, M. & Freeman, M.C. 1998. Assemblage organization in stream fishes: effects of environmental variation and interspecific interactions. *Ecological Monographs* 68: 395-420.
- Hamilton, S. K. 2002. Hydrological controls of ecological structure and function in the Pantanal wetland (Brazil). In McClain, M. E. (ed), *The ecohydrology of South American rivers and wetlands*. Michael E. McClain: 133-158.
- Hamilton, S. K. 2010. Biogeochemical implications of climate change for tropical rivers and floodplains. *Hydrobiologia* 657: 19-35.
- Hamilton, S. K. & Lewis, W. M. 1987. Causes of Seasonality in the Chemistry of a Lake on the Orinoco River floodplain, Venezuela. *Limnology and Oceanography* 32: 1277-1290.
- Hamilton, S. K.; Sippel, S. J.; Melack, J. M. 1996. Inundation patterns in the Pantanal wetland of South America determined from passive microwave remote sensing. *Archiv für Hydrobiologie*, 137(1): 1–23.
- Hamilton, S.K. & Lewis, W.M. 1990. Physical characteristics of the fringing floodplain of the Orinoco River, Venezuela. *Interciencia* 15(6): 491–500.
- Hamilton, S. K.; Sippel, S. J. & Melack, J. M. 1995. Oxygen depletion and carbon dioxide and methane production in waters of the Pantanal wetland of Brazil. *Biogeochemistry* 30.
- Hamilton, S. K.; Sippel, S. J. & Melack, J. M. 2002. Comparison of inundation patterns among major South American floodplains. *J. Geophys. Res.* 107 (D20) 8038: 1-14.
- Hess, L. L.; Melack, J. M; Filoso, S. & Yong, W. 1995. Delineation of inundated area and vegetation along the Amazon floodplain with the SIR-C synthetic aperture radar. *IEEE Trans.*

Geosci. Remote Sensing 33: 896-904.

Hess, L. L.; Melack, J. M.; Novo, E. M. L. M.; Barbosa, C. C. F.; Gastil, M. 2003. Dual-season mapping of wetland inundation and vegetation for the central Amazon basin. *Remote Sensing of Environment*, 87(4):404-428.

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 Fish* 67(4): 379-387.

IBGE, 1974. Fundação IBGE. Diretoria de Serviço Geográfico do Exército. Cartas do Brasil, Folha NA.20-Z-B Caracaráí, Rio de Janeiro.

IBGE, 2005. ESTADO DE RORAIMA – Vegetação. Escala 1:1.000.000, IBGE/CIESGEA, Brasília DF.

Irion, G.; Junk, W.J. & Mello, E.J. 1997. The large central Amazonian river floodplains near Manaus. Geological, climatological, hydrological and geomorphological aspects. In: Junk, J.W, ed. *The central Amazon floodplains: Ecology of a Pulsing System*. Berlin: Springer, pp. 23–46.

Jackson, D.A. and Harvey, H.H. 1989. Biogeographic associations in fish assemblages: local versus regional processes. *Ecology* 70:1472-1484.

Jepsen, D.B., Winemiller, K.O. & Taphorn, D.C. 1997. Temporal patterns of resource partitioning among *Cichla* species in a Venezuelan blackwater river. *Journal of Fish Biology* 51: 1085-1108.

Junk, W. J. 1984. Ecology of the várzea, floodplain of Amazonian whitewater rivers. In Sioli,

H. (ed), The Amazon limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin: 215-244.

Junk, W. J. 1997. The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System, Springer Verlag.

Junk, W. J.; Bayley, P. B. & Sparks, R. E. 1989. The flood pulse in river–floodplain systems. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences 106: 110-127.

Junk, W. & Furch, K. 1993. A general review of tropical South American floodplains. Wetlands Ecol Manage 2: 231-238.

Junk, W. J. & da Silva, C. J. 1995. Neotropical Floodplains: A comparison between the Pantanal of Mato Grosso and the large Amazonian River Floodplains. In Tundisi, J.G., C.E.M. Bicudo & T. Matisumura-Tundisi (eds), Limnology in Brazil: 195–217.

Junk, W.J. ; Wantzen, K.M. 2004. The Flood Pulse Concept: New Aspects, Approaches, and Application - an Update. In: Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries. Bangkok, Thailand : Food and Agriculture Organization & Mekong River Commission 2: 117-149.

Junk, W.J.; Cunha, C.N da; Wantzen, K.M.; Petermann, P.; Strüssmann, C.; Marques, M.; Adis, J. 2006. Biodiversity and its conservation in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. Aquatic Sciences 68: 278-309.

Keddy, P. A.; Fraser, L. H.; Solomeshch, A. I.; Junk, W. J.; Campbell, D. R.; Arroyo, M. T. K. & Alho, C. J. R. 2009. Wet and Wonderful: The World's Largest Wetlands Are Conservation Priorities. BioScience 59: 39-51.

Keenleyside, M.H.A. 1991. Cichlid fishes: behaviour, ecology and evolution. London: Chapman & Hall, 378 pp.

Koste, W.; Robertson, B. 1998. The Rotifera of Shallow Waters of the Ilha de Maraca. The biodiversity and environment of an Amazonian rainforest, Ratter, J e Milliken, W. Great Britain. p. 399-402.

Legendre, P. & Legendre, L. 1998. Numerical ecology. 2 ed. Amsterdam: Elsevier, 853 pp.

Lemos, C. E. F. 2008. Comunidades de peixes em rios de águas branca, preta e clara da bacia do rio Branco, Estado de Roraima, Brasil, tese, Manaus - BRA: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. 111pp.

Lewis Jr, W. M.; Hamilton, S. K.; Lasi, M. A.; Rodríguez, M. & Saunders III, J. F. 2000. Ecological determinism on the Orinoco floodplain. *BioScience* 50: 681–692.

Lowe-McConnell, R.H. 1987. Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge: University Press, 382 pp.

Lundberg, J.G.; Lewis, W.M.; Saunders, J.F. & Mago-Leccia, F. 1987. A Major Food Web Component in the Orinoco River Channel: Evidence from Planktivorous Electric Fishes. *Science* 237: 81-83.

MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. 1967. The theory of island biogeography. New Jersey: Princeton University Press, 203 pp.

Magnusson, W. E.; Lima, A. P. Luizão, R.; Luizão, F.; Costa, F. R. C.; de Castilho, C. V.; Kinupp, V. F. 2005. RAPELD: a modification of the Gentry method for biodiversity surveys in long-term ecological research sites. *Biota Neotropica*, 5(2).

- Magnusson, W., Costa, F.; Lima, A.; Baccaro, F.; Braga-Neto, R.; Romero, R.; Menin, M.; Penha, J.; Hero, J. & Lawson, B. 2008. A program for monitoring biological diversity in the Amazon: An alternative perspective to threat-based monitoring. *Biotropica* 40: 409-411.
- Mago-Leccia, F. 1970. Estudios preliminares sobre la ecología de los peces de los llanos de Venezuela. *Acta Biológica Venezolana*, 7:71-102.
- Magurran, A.E. & Henderson, P.E. 2003. Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. *Nature* 422(6933): 714-716.
- Magurran, A.E & Henderson, P.A. 2010. Temporal turnover and the maintenance of diversity in ecological assemblages. *Biological Sciences* 365:(1558) 3611-3620.
- Marengo, J. A.; Jones, R.; Alves, L. M. & Valverde, M. C. 2009. Future change of temperature and precipitation extremes in South America as derived from the PRECIS regional climate modeling system. *Int. J. Climatol.* 29: 2241-2255.
- Marshall, B.G.; Forsberg, B.R. & Thomé-Souza, M.J.F. 2008. Autotrophic energy sources for *Paracheirodon axelrodi* (Osteichthyes, Characidae) in the middle Negro River, Central Amazon, Brazil. *Hydrobiologia* 596(1): 95-103.
- McGill, B.J.; Etienne, R.S.; Gray, J.S.; Alonso, D.; Anderson, M.J.; Benecha, H.K.; Dornelas, M.; Enquist, B.J.; Green, J.L.; Hurlbert, A.H.; Magurran, A.E.; Marquet, P.A.; Maurer, B.A. Ostling, A.; Soykan, C.U.; Ugland, K.I. & White, E.P. 2007. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology Letters* 10(10): 995-1015.
- Meade, R. H.; Nordin, C. F.; Curtis, W. F.; Costa Rodrigues, F. M.; do Vale, C. M. & Edmond,

J. M. 1979. Sediment loads in the Amazon River. *Nature* 278: 161-163.

Melack, J. M. & Fisher, T. R. 1983. Diel oxygen variations and their ecological implications in Amazon floodplain lakes. *Archiv fur Hydrobiologie. Stuttgart* 98: 422–442.

Melack, J. M. & Fisher, T. R. 1990. Comparative limnology of tropical floodplain lakes with an emphasis on the central Amazon. *Acta Limnol. Brasil* 3: 1–48.

Melack, J. M. & Forsberg, B. R. 2001. Biogeochemistry of Amazon floodplain lakes and associated wetlands. In McClain, M. E., R. L. Victoria, R. L. & J. E. Richey (eds), *The biogeochemistry of the Amazon basin*. Oxford University Press, Oxford, UK: 235–274.

Melack, J. M.; Hess, L. L.; Gastil, M.; Forsberg, B. R.; Hamilton, S. K.; Lima, I. B. T. & Novo, E. M. L. M. 2004. Regionalization of methane emissions in the Amazon Basin with microwave remote sensing. *Global Change Biology* 10: 530–544.

Mendonça, F.P.; Magnusson, W.E. & Zuanon, J. 2005. Relationships between habitat characteristics and fish assemblages in small streams of Central Amazonia. *Copeia* 4: 750–763.

Mendonça, F., Pazin, V.; Espírito-Santo, E.; Zuanon, J & Magnusson, W. 2008. Peixes. In: Oliveira, F.B.; Baccaro, F.; Braga-Neto, F. & Magnusson, W., eds. *Reserva Ducke: a biodiversidade amazônica através de uma grade*. Manaus: Áttema Design Editorial, pp. 63-75.

Mérigoux, S.; Hugueny, B.; Ponton, D.; Statzner, B. & Vauchel, P. 1999. Predicting diversity of juvenile neotropical fish communities: patch dynamics versus habitat state in floodplain creeks. *Oecologia* 118: 503-516.

Merona, B. 1986. Aspectos ecológicos da ictiofauna no Baixo Tocantins. *Acta Amazonica*,

16/17: 109-124.

Merona, B. & Bittencourt, M.M. 1993. Les peuplements de poissons du lago do Rei, un lac d'inondation d'Amazonie Centrale: description générale. *Amazoniana* 7: 415-441.

Mertes, L. A. K. 1997. Documentation and significance of the perirheic zone on inundated floodplains. *Water Resources Research* 33: 1749–1762.

Mojica, J.I., Castellanos, C. & Lobón-Cerviá, J. 2009. High temporal species turnover enhances the complexity of fish assemblages in Amazonian Terra firme streams. *Ecology of Freshwater Fish* 18: 520-526.

Montaña, C.G. & Winemille, K.O. 2010. Local-scale habitat influences morphological diversity of species assemblages of cichlid fishes in a tropical floodplain river. *Ecology of freshwater Fish* 19: 216-227.

Oberdorff, T.; Pont, D.; Hugueny, B. & Chessel, D.. 2001. A probabilistic model characterizing riverine fish communities of French rivers: a framework for environmental assessment. *Freshwater Biology* 46: 399-415.

Oksanen, J.; Blanchet, F.G.; Kindt, R.; Legendre, P.; O'Hara, R.B.; Simpson, G.L.; Solymos, P.; Stevens, M.H.H. & Wagner, H. 2011. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 1.17-6. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

Oliveira, M. D. & Calheiros, D. F. 2000. Flood pulse influence on phytoplankton communities of the south Pantanal floodplain, Brazil. *Hydrobiologia* 427: 101–112.

Pazin, V.; Magnusson, W.; Zuanon, J. & Mendonca, F. 2006. Fish assemblages in temporary ponds adjacent to “terra-firme” streams in Central Amazonia. *Freshwater Biology* 51: 1025-

1037.

Peres-Neto, P.R. 2004. Patterns in the co-occurrence of fish species in streams: the role of site suitability, morphology and phylogeny versus species interactions. *Oecologia* 140: 352-360.

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(2):111-119.

Poff, N. L. R.; Allan, J. D.; Bain, M. B.; Karr, J. R.; Prestegard, K. L.; Richter, B. D. Sparks, R. E. & Stromberg, J. C. 1997. The natural flow regime. *BioScience* 47: 769–784.

Pouilly, M. & Rodríguez, M.A. 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*. Bangkok (Thailand): FAO, pp. 243-265.

R Development Core Team, 2011. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna Austria, ISBN 3-900051-07-0. Accessed de: <http://www.R-project.org/>.

Richey, J. E.; Melack, J. M.; Aufdenkampe, A. K.; Ballester, V. M. & Hess, L. M. 2002. Outgassing from Amazonian rivers and wetlands as a large tropical source of atmospheric CO₂. *Nature* 416: 617-620.

Robinson, C. L. & Tonn W. M. 1989. Influence of environmental factors and piscivory in structuring fish assemblages of small Alberta lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46: 81–89.

- Rodríguez, M.A. & Lewis Jr, W.M. 1990. Diversity and species composition of fish communities of Orinoco floodplain lakes. *National Geographic Research* 6: 319–328.
- Rodriguez, M.A. & Lewis Jr., W.M. 1997. Structure of fish assemblages along environmental gradients in floodplain lakes of the Orinoco River. *Ecological Monographs* 67: 109-128.
- Sabino, J. & Zuanon, J. 1998. A stream fish assemblage in central amazonia: distribution, activity patterns and feeding behavior. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 8(3): 201-210.
- Sabo, M. J.; Bryan, C. F. Kelso, W. E.; Rutherford, D. A. 1999. Hydrology and aquatic habitat characteristics of a riverine swamp: II. Hydrology and the occurrence of chronic hypoxia. *Regulated Rivers: Research & Management*, 15(6):525-544.
- Saint-Paul, U.; Zuanon, J.; Villacorta-Correa, M.A.; Garcia, M.; Fabré, N.N.; Berger, U. & Junk, W.J. 2000. Fish communities in Central Amazônia white- and the backwaters floodplains. *Environmental Biology Fishes* 57: 235-250.
- Sala, O.E.; Chapin III, F.S.; Armesto, J.J.; Berlow, E.; Bloomfield, J.; Dirzo, R.; Huber-Sanwald, E.; Huenneke, L.F.; Jackson, R.B.; Kinzig, A.; Leemans, R.; Lodge, D.; Mooney, H.A.; Oesterheld, M.; Poff, N.L.; Sykes, M.T.; Walker, B.H.; Walker, M. & Wall, D.H. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770-1774.
- Santos, G.M. 1991. Pesca e ecologia dos peixes de Rondônia. Tese de doutorado. Manaus: INPA/FUA, 213 pp.
- Santos, U. M.; Bringel, S. R. B.; Bergamim-Filho, H.; Ribeiro, M. N. G. & Bananeira, M. 1984. Rios da Bacia Amazônica. I. Afluentes do Rio Negro. *Acta Amazonica* 14 (1-2): 222-

Santos, J. O. S.; Nelson, B. W. & Giovannini, C. A. 1993. Corpos de areia sob leitos abandonados de grandes rios. *Ciência Hoje* 16: 22–25.

Schaefer, C., B. Mendonça, & E. Fernandes Filho, 2008. Relatório Técnico: Geoambientes e paisagens do Parque Nacional do Viruá – RR; esboço de integração da geomorfologia, climatologia, solos, hidrologia e ecologia.

Schlosser, I.J. 1982. Fish community structure and function along two habitat gradients in a headwater stream. *Ecological Monographs* 52: 395–414.

Schlosser, I.J. & Kallemeyn, L.W. 2000. Spatial variation in fish assemblages across a beaver-influenced successional landscape. *Ecology* 81:1371–1382.

Silva, C.P.D. 1995. Community structure of fish in urban and natural streams in the Central Amazon. *Amazoniana* 13: 221-236.

Silvano, R.A.M.; do Amaral, B.D. & Oyakawa, O.T. 2000. Spatial and temporal patterns of diversity and distribution of the Upper Jurua River fish community (Brazilian Amazon). *Environmental Biology of Fish* 57(1): 25-35.

Sioli, H. 1968. Hydrochemistry and geology in the Brazilian Amazon region. *Amazoniana* 15: 1053-1058.

Sioli, H. 1984. The Amazon: limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin, Dr W Junk Pub Co.

Sippel, S. J.; Hamilton, S. K.; Melack, J. M. & Choudhury, B. J. 1994. Determination of

inundation area in the Amazon River floodplain using the SMMR 37 GHz polarization difference. *Remote Sensing of Environment* 48: 70–76.

Soares, M.G.M.; Almeida, R.G. & Junk, W.J. 1986. The trophic status of the fish fauna in Lago Camaleao, a macrophyte dominated floodplain lake in the middle Amazon. *Amazoniana* 9(4): 511-526.

Sousa, R. & Freitas, C. 2008. The influence of flood pulse on fish communities of floodplain canals in the Middle Solimoes River, Brazil. *Neotropical Ichthyology* 6(2): 249-255.

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.

Tilman, D. 1994. Competition and Biodiversity in Spatially Structured Habitats. *Ecology* 75(1): 2-16.

Tonn, W.M. & Magnuson, J.J. 1982. Patterns in the species composition and richness of fish assemblages in northern Wisconsin lakes. *Ecology* 73: 1149-1166.

Tonn, W.M.; Magnuson, J.J.; Rask, M. & Toivonen, J. 1990. Intercontinental comparison of small-lake fish assemblages: The balance between local and regional processes. *American Naturalist* 136: 345-375.

Townsend, C.R. 1989. The Patch Dynamics Concept of Stream Community Ecology. *Journal of the North American Benthological Society* 8(1): 36-50.

- Vander, Z.M.J.; Olden, J.D.; Thorne, J.H. & Mandrak, N.E. 2004. Predicting occurrences and impacts of smallmouth bass introductions in north temperate lakes. *Ecological Applications* 14(1): 132-148.
- Ward, J. V.; Tockner, K. & Schiemer, F. 1999. Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity1. *Regulated Rivers: Research & Management* 15: 125–139.
- Welcomme, R.L. 1979. *Fisheries ecology of floodplain rivers*. London: Longman, 317 pp.
- Winemiller, K. O. 1991. Ecomorphological Diversification in Lowland Freshwater Fish Assemblages from Five Biotic Regions. *Ecological Monographs* 61: 343-365.
- Winemiller, K.O. 1990. Spatial and Temporal Variation in Tropical Fish Trophic Networks. *Ecological Monographs* 60(3): 331-367.
- Winemiller, K.O. 2004. Floodplain river food webs: generalizations and implications for fisheries management. In: Welcomme, R. & Petr, T., eds. *Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries, Vol. II. Regional Office for Asia and the Pacific*. Bangkok (Thailand): RAP Publication, pp. 285-309.

APÊNDICE

Capítulo 2

APÊNDICE A – Composição ictiofaunística da área da grade do Viruá, destaque (*) para os peixes que foram classificados como “predadores” dos peixes de pequeno porte. Designação para o tipo de metodologia com a qual foi capturado: P – puçá, M – malhadeira e A – ambos os métodos. Freq= frequência de ocorrência nas amostras; Abund.= abundância de exemplares coletados com cada tipo de método.

Ordem	Família	Espécies	Amostragem	Freq. puça	Abund. puça	Freq. malha.	Abund. malha.
Beloniformes							
	Belonidae						
		<i>Belonion apodion</i> Collette, 1966	P	4	5		
Characiformes							
	Acestrorhynchidae						
		<i>Acestrorhynchus falcatus</i> (Bloch, 1794)*	M			5	10
		<i>Acestrorhynchus falcistrostris</i> (Cuvier, 1819)*	A	5	7	8	8
		<i>Acestrorhynchus grandoculis</i> Menezes & Géry, 1983 *	M			1	2
		<i>Acestrorhynchus microlepis</i> (Schomburgk, 1841)	P	2	5		
		<i>Acestrorhynchus nasutus</i> Eigenmann, 1912	P	7	7		
	Anostomidae						
		<i>Leporinus agassizi</i> Steindachner, 1876	M			21	64
		<i>Leporinus friderici</i> (Bloch, 1794)	P	5	13		
		<i>Pseudanos trimaculatus</i> (Kner, 1858)	M			1	1
	Characidae						
		<i>Brittanichthys axelrodi</i> Géry, 1965	P	8	35		

Ordem	Família	Espécies	Amostragem	Freq. puça	Abund. puçá	Freq. malha.	Abund. malha.
		<i>Brittanichthys myersi</i> Géry, 1965	P	5	21		
		<i>Brycon amazonicus</i> (Spix & Agassiz, 1829)	M			14	22
		<i>Bryconops affinis</i> (Günther, 1864)	M			8	19
		<i>Catoprion mento</i> (Cuvier, 1819)	M			2	2
		<i>Charax</i> cf. <i>condei</i> (Géry & Knöppel, 1976)	P	3	11		
		<i>Gnathocharax steindachneri</i> Fowler, 1913	P	20	51		
		<i>Hemigrammus</i> aff. <i>bellottii</i> (Steindachner, 1882)	P	12	116		
		<i>Hemigrammus</i> aff. <i>ocellifer</i> (Steindachner, 1882)	P	4	136		
		<i>Hemigrammus analis</i> Durbin, 1909	P	3	19		
		<i>Hemigrammus bellottii</i> (Steindachner, 1882)	P	40	1276		
		<i>Hemigrammus bleheri</i> Géry & Mahnert, 1986	P	2	4		
		<i>Hemigrammus coeruleus</i> Durbin, 1908	P	27	127		
		<i>Hemigrammus iota</i> Durbin, 1909	P	1	2		
		<i>Hemigrammus levis</i> Durbin, 1908	P	6	24		
		<i>Hemigrammus newboldi</i> (Fernández-Yépez, 1949)	P	10	99		
		<i>Hemigrammus ocellifer</i> (Steindachner, 1882)	P	8	44		
		<i>Hemigrammus rodwayi</i> Durbin, 1909	P	1	57		
		<i>Hemigrammus</i> sp. A	P	32	472		
		<i>Hemigrammus stictus</i> (Durbin, 1909)	P	3	8		
		<i>Hemigrammus vorderwinkleri</i> Géry, 1963	P	32	793		
		<i>Hyphessobrycon</i> aff. <i>agulha</i> Fowler, 1913	P	3	71		
		<i>Hyphessobrycon</i> aff. <i>bentosi</i> Durbin, 1908	P	36	1166		

Ordem	Família	Espécies	Amostragem	Freq. puça	Abund. puçá	Freq. malha.	Abund. malha.
		<i>Hyphessobrycon</i> sp. n.	P	5	10		
		<i>Iguanodectes spilurus</i> (Günther, 1864)	P	25	265		
		<i>Metynnis argenteus</i> Ahl, 1923	A	6	20	1	1
		<i>Metynnis hypsauchen</i> (Müller & Troschel, 1844)	M			2	3
		<i>Microchemobrycon casiquiare</i> Böhlke, 1953	P	3	5		
		<i>Microchemobrycon melanotus</i> (Eigenmann, 1912)	P	1	7		
		<i>Moenkhausia chrysargyrea</i> (Günther, 1864)	P	3	4		
		<i>Moenkhausia collettii</i> (Steindachner, 1882)	P	36	678		
		<i>Moenkhausia hemigrammoides</i> Géry, 1965	P	33	418		
		<i>Myleus setiger</i> Müller & Troschel, 1844	P	11	20		
		<i>Myloplus asterias</i> (Müller & Troschel, 1844)	M			3	6
		<i>Paracheirodon simulans</i> (Géry, 1963)	P	4	43		
		<i>Poptella compressa</i> (Günther, 1864)	P	3	4		
		<i>Priocharax ariel</i> Weitzman & Vari, 1987	P	4	5		
		<i>Pristobrycon striolatus</i> (Steindachner, 1908)	M			10	46
		<i>Pygopristis denticulata</i> (Cuvier, 1819)*	A	2	7	10	29
		<i>Serrasalmus eigenmanni</i> Norman, 1929*	M			5	31
		<i>Tyttobrycon</i> sp.	P	1	1		
	Crenuchidae						
		<i>Ammocryptocharax elegans</i> Weitzman & Kanazawa, 1976	P	1	1		
		<i>Characidium</i> aff. <i>pteroides</i> Eigenmann, 1909	P	5	13		

Ordem	Família	Espécies	Amostragem	Freq. puça	Abund. puçá	Freq. malha.	Abund. malha.
		<i>Elachocharax junki</i> (Géry, 1971)	P	10	204		
		<i>Microcharacidium weitzmani</i> Buckup, 1993	P	19	61		
		<i>Odontocharacidium</i> cf. <i>aphanes</i> (Weitzman & Kanazawa, 1977)	P	6	11		
		<i>Poecilocharax weitzmani</i> Géry, 1965	P	8	12		
	Curimatidae						
		<i>Curimatopsis crypticus</i> Vari, 1982	P	3	6		
		<i>Curimatopsis evelynae</i> Géry, 1964	P	13	67		
		<i>Curimatopsis macrolepis</i> (Steindachner, 1876)	P	5	23		
	Cynodontidae						
		<i>Hydrolycus wallacei</i> Toledo-Piza, Menezes & Santos, 1999*	M			1	1
		<i>Roestes ogilviei</i> (Fowler, 1914)*	M			4	10
	Erythrinidae						
		<i>Erythrinus erythrinus</i> (Bloch & Schneider, 1801)*	A	35	176	3	10
		<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i> (Agassiz, 1829)*	A	31	101	64	362
		<i>Hoplias malabaricus</i> (Bloch, 1794)*	A	30	82	56	100
	Gasteropelecidae						
		<i>Carnegiella strigata</i> (Günther, 1864)	P	50	224		
	Lebiasinidae						
		<i>Copella</i> cf. <i>nigrofasciata</i> (Meinken, 1952)	P	37	605		
		<i>Nannostomus</i> cf. <i>eques</i> Steindachner, 1876	P	11	62		
		<i>Nannostomus digrammus</i> (Fowler, 1913)	P	8	31		
		<i>Nannostomus marginatus</i> Eigenmann, 1909	P	36	230		

Ordem	Família	Espécies	Amostragem	Freq. puça	Abund. puçá	Freq. malha.	Abund. malha.
		<i>Pyrrhulina</i> cf. <i>stoli</i> Boeseman, 1953	P	50	638		
Cyprinodontiformes							
	Poeciliidae						
		<i>Fluviophylax simplex</i> Costa, 1996	P	14	234		
	Rivulidae						
		<i>Moema portugali</i> Costa, 1989	P	56	1144		
Gymnotiformes							
	Gymnotidae						
		<i>Electrophorus electricus</i> (Linnaeus, 1766)*	M			2	2
		<i>Gymnotus</i> cf. <i>carapo</i> Linnaeus, 1758	A	7	11	9	12
		<i>Gymnotus</i> cf. <i>stenoleucus</i> Mago-Leccia, 1994	P	2	2		
		<i>Gymnotus pedanopterus</i> Mago-Leccia, 1994	P	1	1		
	Hypopomidae						
		<i>Brachyhypopomus</i> aff. <i>diazi</i> (Fernández-Yépez, 1972)	P	5	13		
		<i>Brachyhypopomus bullocki</i> Sullivan & Hopkins, 2009	P	2	4		
		<i>Brachyhypopomus</i> cf. <i>beebei</i> (Schultz, 1944)	P	2	2		
		<i>Brachyhypopomus</i> sp. “wa”	P	20	43		
		<i>Hypopygus lepturus</i> Hoedeman, 1962	P	19	74		
		<i>Microsternarchus bilineatus</i> Fernández-Yépez, 1968	P	1	1		
Osteoglossiformes							
	Osteoglossidae						
		<i>Osteoglossum bicirrhosum</i> (Cuvier, 1829)*	M			1	1

Ordem	Família	Espécies	Amostragem	Freq. puça	Abund. puçá	Freq. malha.	Abund. malha.
Perciformes							
	Cichlidae						
		<i>Acarichthys heckelii</i> (Müller & Troschel, 1849)*	M			1	1
		<i>Acaronia nassa</i> (Heckel, 1840)*	M			2	4
		<i>Aequidens</i> aff. <i>tetramerus</i> (Heckel, 1840)	M			10	19
		<i>Aequidens pallidus</i> (Heckel, 1840)	A	11	31	14	19
		<i>Aequidens</i> sp.	P	3	12		
		<i>Apistogramma</i> aff. <i>gibbiceps</i> Meinken, 1969	P	27	151		
		<i>Apistogramma geophyra</i> Kullander, 1980	P	4	25		
		<i>Apistogramma mendezi</i> Römer, 1994	P	4	17		
		<i>Apistogramma pulchra</i> Kullander, 1980	P	6	35		
		<i>Apistogramma rupununi</i> Fowler, 1914	P	12	45		
		<i>Chaetobranchius flavescens</i> Heckel, 1840	M			1	1
		<i>Cichla ocellaris</i> Bloch & Schneider, 1801 *	M			1	1
		<i>Cichla orinocensis</i> Humboldt, 1821 *	M			3	4
		<i>Cichlasoma bimaculatum</i> (Linnaeus, 1758)*	A	7	12	1	1
		<i>Crenicara punctulatum</i> (Günther, 1863)	A	5	9	1	1
		<i>Crenicichla lenticulata</i> Heckel, 1840*	M			3	4
		<i>Crenicichla virgatula</i> Ploeg, 1991	P	2	6		
		<i>Satanoperca lilith</i> Kullander & Ferreira, 1988	M			2	2
Siluriformes							
	Auchenipteridae						
		<i>Ageneiosus inermis</i> (Linnaeus, 1766)*	M			2	2
		<i>Centromochlus altae</i> Fowler, 1945	P	1	1		

Ordem	Família	Espécies	Amostragem	Freq. puça	Abund. puçá	Freq. malha.	Abund. malha.
		<i>Parauchenipterus galeatus</i> (Linnaeus, 1766)	A	1	1	8	16
		<i>Parauchenipterus</i> sp. n.	P	1	1		
		<i>Parauchenipterus</i> sp. n. "cabeça chata"*	M			5	6
		<i>Tatia gyrina</i> (Eigenmann & Allen, 1942)	P	3	5		
		<i>Tetranematichthys wallacei</i> Vari & Ferraris, 2006	A	2	2	5	7
		<i>Trachelyopterichthys taeniatus</i> (Kner, 1858)	A	1	2	22	39
		<i>Trachycorystes</i> sp.*	M			10	13
Siluriformes							
	Aspredinidae						
		<i>Bunocephalus verrucosus</i> (Walbaum, 1792)	A	18	41	7	8
	Callichthyidae						
		<i>Callichthys callichthys</i> (Linnaeus, 1758)	A	36	132	27	60
		<i>Corydoras melanistius</i> Regan, 1912	P	17	78		
		<i>Megalechis personata</i> (Ranzani, 1841)	A	17	88	12	30
		<i>Megalechis picta</i> (Müller & Troschel , 1848)	A	45	556	55	193
	Cetopsidae						
		<i>Cetopsidium</i> sp.	P	1	2		
		<i>Helogenes marmoratus</i> Günther, 1863	P	5	11		
	Doradidae						
		<i>Acanthodoras cataphractus</i> (Linnaeus, 1758)	M			4	6
		<i>Amblyodoras affinis</i> (Kner, 1855)	A	2	7	5	6
		<i>Doras phlyzakion</i> Sabaj Pérez & Birindelli, 2008	P	1	1		
		<i>Physopyxis ananas</i> Sousa & Rapp Py-	P	1	1		

Ordem	Família	Espécies	Amostragem	Freq. puça	Abund. puçá	Freq. malha.	Abund. malha.
		Daniel, 2005					
		<i>Physopyxis cristata</i> Sousa & Rapp Py-Daniel, 2005	P	2	2		
	Heptapteridae						
		<i>Gladioglanis conquistador</i> Lundberg, Bornbusch & Mago-Leccia, 1991	P	2	2		
		<i>Nemuroglanis pauciradiatus</i> Ferraris, 1988	P	1	1		
		<i>Phreatobius</i> sp. “anapixi”	P	1	1		
		<i>Phreatobius</i> sp. “norato”	P	1	2		
		<i>Rhamdia laukidi</i> Bleeker, 1858*	A	22	59	42	111
		<i>Rhamdia</i> sp. *	A	7	11	11	27
	Loricariidae						
		<i>Acestridium discus</i> Haseman, 1911	P	4	32		
		<i>Ancistrus</i> sp.	P	5	13		
		<i>Hypostomus plecostomus</i> (Linnaeus, 1758)	M			1	1
		<i>Pterygoplichthys gibbiceps</i> (Kner, 1854)	M			3	4
		<i>Rineloricaria</i> aff. <i>hasemani</i> Isbrücker & Nijssen, 1979	A	6	9	1	1
		<i>Rineloricaria</i> cf. <i>phoxocephala</i> (Eigenmann & Eigenmann, 1889)	P	5	9		
	Pimelodidae						
		<i>Pimelodus</i> sp. *	M			1	2
	Pseudopimelodidae						
		<i>Batrochoglanis</i> sp.	P	4	5		
		<i>Batrochoglanis villosus</i> (Eigenmann, 1912)*	M			1	2
		<i>Microglanis poecilus</i> Eigenmann, 1912	P	1	1		
	Scoloplacidae						

Ordem	Família	Espécies	Amostragem	Freq. puça	Abund. puçá	Freq. malha.	Abund. malha.
		<i>Scoloplax</i> sp.	P	5	6		
	Trichomycteridae						
		<i>Paracanthopoma</i> sp.	P	2	2		
		<i>Paravandellia</i> sp.	P	8	28		
		<i>Trichomycterus hasemani</i> (Eigenmann, 1914)	P	38	173		
Synbranchiformes							
	Synbranchidae						
		<i>Synbranchus madeirae</i> Rosen & Rumney, 1972	P	10	14		
TOTAL				1260	11774	492	133