

Variações espaço-temporais da ictiofauna de quatro reservatórios do alto Paraná: uma abordagem de longo termo e aspectos de conectividade fluvial



Hugo Marques

Botucatu, São Paulo

2019

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
CÂMPUS DE BOTUCATU

**Variações espaço-temporais da ictiofauna de
quatro reservatórios do alto Paran : uma
abordagem de longo termo e aspectos de
conectividade fluvial**

Hugo Marques

Orientador: Dr. Igor Paiva Ramos

Coorientador: Dr. Jo o Henrique Pinheiro Dias

Tese apresentada ao Instituto de Bioci ncias da Universidade Estadual Paulista “J lio de Mesquita Filho”, C mpus de Botucatu, como parte dos requisitos exigidos para a obten o do t tulo de Doutor em Ci ncias Biol gicas –  rea de concentra o: Zoologia.

Botucatu, S o Paulo

2019

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSANGELA APARECIDA LOBO-CRB 8/7500

Marques, Hugo.

Variações espaço-temporais da ictiofauna de quatro reservatórios do alto Paraná : uma abordagem de longo termo e aspectos de conectividade fluvial / Hugo Marques.
- Botucatu, 2019

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de Botucatu

Orientador: Igor Paiva Ramos

Coorientador: João Henrique Pinheiro Dias

Capes: 20502001

1. Biodiversidade. 2. Ecologia animal. 3. Comunidades animais. 4. Ictiofauna. 5. Ecologia dos reservatórios.

Palavras-chave: diversidade; ecologia de comunidades; ictiofauna; monitoramento de longo-termo; passagens para peixes.

“There is a pleasure in the pathless woods,
There is a rapture on the lonely shore,
There is society, where none intrudes,
By the deep sea, and music in its roar:
I love not man the less, but Nature more...”

Lord Byron: Childe Harold, Canto IV, Verso 178

Dedico este trabalho à minha família, que me faz ser quem sou. “A felicidade só é verdadeira, quando compartilhada...”
Amo vocês!

AGRADECIMENTOS

À Deus, pelo presente da vida, da consciência e discernimento para enfrentar os percalços do caminho; e força para não sucumbir durante esse processo.

À minha esposa Tábita e filha Helena, por serem tudo pra mim e me aturarem nesse período conturbado de nossas vidas!

Aos meus pais por todo suporte e carinho dado, apesar de nem sempre serem retribuídos. Sou o que sou graças a vocês. O estímulo de vocês pela busca de conhecimento foi fundamental para que eu completasse mais essa fase acadêmica.

Ao meu grande amigo e orientador Prof. Dr. Igor Paiva Ramos, por me guiar e aguentar nesse trabalho, com paciência e dedicação ímpares. Que nossa parceria seja duradoura e continue rendendo grandes frutos. Não tenho palavras para agradecer o quanto você tem sido importante em minha vida.

Ao meu grande mestre, incentivador e coorientador Dr. João Henrique Pinheiro Dias. Responsável pela minha formação como profissional, sempre ensinando e orientando com uma serenidade impressionante, mesmo nos momentos mais difíceis e pelos conselhos, palavras de incentivo e confraternizações nas mesas dos mais diversos bares!

Às minhas amigas Lidiane e Rita, chefes dos orientadores e grandes conselheiras nos momentos mais difíceis de meu doutorado. Vocês são muito importantes para mim e foram fundamentais para eu concluir essa etapa de minha vida, escutando pacientemente minhas lamurias, acalentando nos momentos difíceis e aconselhando sempre sabiamente.

À Dra. Lisiane Hahn, amiga e chefe durante parte do doutorado, pelo apoio, compreensão e grandes conselhos – seja no frio de Passo Fundo ou no calor de Altamira.

À Companhia Energética de São Paulo, que gentilmente cedeu os dados utilizados nesse projeto e sempre me apoiou desde os tempos de estagiário.

Ao Instituto de Biociências de Botucatu, pela oportunidade e apoio para o desenvolvimento deste trabalho.

À seção técnica do Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas do Instituto de Biociências de Botucatu pelo apoio e aos coordenadores do programa durante o período de meu doutorado, Prof. Dr. Reinaldo José da Silva e Prof. Dr. Antonio Leão Castilho.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES), pelo suporte financeiro durante parte do curso.

Aos amigos do Laboratório de Ecologia de Peixes da UNESP de Ilha Solteira, das disciplinas da Pós nos vários câmpus da UNESP, cuja nomeação seria injusta, por me ajudar, inspirar, trocar opiniões, ou mesmo tomar uma(s) depois do expediente...

A todos, o meu muito obrigado!

SUMÁRIO

Resumo	2
Abstract	3
Introdução Geral	4
Referências	7
Capítulo 1 - Padrões de riqueza e complexidade de assembleias em uma cascata de reservatórios na região Neotropical	11
Resumo	12
Abstract	13
Introdução	14
Material e Métodos	17
Resultados	22
Discussão	32
Referências	34
Capítulo 2 - A importância de tributários livres de barramentos para a conservação da biodiversidade de peixes em reservatórios Neotropicais	40
Resumo	41
Abstract	42
Introdução	43
Material e Métodos	45
Resultados	48
Discussão	53
Referências	57
Material Suplementar	66
Capítulo 3 - Passagens para peixes podem restaurar a conectividade fluvial? Um estudo de caso usando diversidade β como método de avaliação	74
Resumo	75
Abstract	76
Introdução	77
Material e Métodos	78
Resultados	80
Discussão	82
Referências	84
Considerações Gerais	90
Referências	91

RESUMO

A formação de reservatórios está entre os principais responsáveis pela perda de biodiversidade, uma vez que contribuem com a degradação de habitats, perda de conectividade fluvial, modificações no fluxo hidrológico e a introdução de espécies não nativas. Desta forma, as questões endereçadas deste estudo foram: (i) Testar o ajuste de diversos modelos de distribuição de abundância de espécies (SAD) aos dados do monitoramento ictiológico de uma cascata de reservatórios no alto Paraná. Ainda, avaliar se as assembleias de peixes dos reservatórios possuem padrão semelhante de riqueza e complexidade, através de análise dos modelos SAD e das curvas de acumulação de espécies e a comparação do parâmetro α do modelo gambin.; (ii) Determinar a importância de tributários não barrados para a conservação da ictiofauna de reservatórios e; (iii) Avaliar o papel de um sistema de transposição de peixes (STP) na restauração de conectividade fluvial. Foram utilizados dados do monitoramento ictiológico realizados em 14 locais ao longo dos reservatórios de Ilha Solteira, Três Irmãos, Eng. Souza Dias (Jupiá) e Eng. Sergio Motta (Porto Primavera), bacia do alto rio Paraná. Como resultados, (i) a análise comparativa das curvas de acumulação de espécies e das SAD evidencia as diferenças entre as assembleias dos reservatórios avaliados. Três Irmãos e Ilha Solteira apresentaram menor riqueza de espécies e possuem poucas espécies muito abundantes, Jupiá apresenta maior riqueza com muitas espécies de captura acidental, enquanto que Porto Primavera apresentou riqueza semelhante à de Jupiá, porém com poucas espécies dominantes raras, com distribuição próxima à lognormal. A comparação através do parâmetro α do modelo gambin mostrou uma maior complexidade da assembleia de Porto Primavera em relação aos demais reservatórios; (ii) A análise dos primeiros 14 anos após a formação do reservatório de Porto Primavera, mostra que não houve tendência de decréscimo da diversidade β ao longo do tempo, em relação ao ano inicial, ou entre os locais. Embora tenham ocorrido os distúrbios esperados no trecho lacustre, os locais situados próximos à foz dos tributários apresentaram assembleias de peixes resistentes, compensando os resultados na avaliação geral e (iii) ocorreu um incremento da similaridade entre jusante e montante após a operação do STP de Porto Primavera. A existência de afluentes conservados parece ser a principal variável que influencia na diferença na estrutura, variação a longo termo e complexidade das comunidades de reservatórios. Assim, a preservação desses tributários é imperativa, uma vez que eles contribuem para a manutenção da biodiversidade nas áreas impactadas pelo barramento. Em ambientes impactados como reservatórios, estudos de longo-termo são necessários para recomendações de manejo a fim de mitigar esses impactos e para subsidiar as decisões a respeito das áreas pristinas. Embora as passagens para peixes continuem a ser um tema incipiente e controverso para a região Neotropical, o STP de Porto Primavera provavelmente é efetivo no aspecto de restauração da conectividade fluvial.

Palavras-chave: ecologia de comunidades, ictiofauna, diversidade, monitoramento de longo-termo, passagens para peixes, tributários

ABSTRACT

The formation of reservoirs is among the main responsible for the biodiversity loss, as they contribute to the degradation of habitats, loss of river connectivity, changes in hydrological flow and the introduction of non-native species. In this way, the questions addressed in this study were: (i) To test the adjustment of several species abundance distribution models (SAD) to the ichthyological monitoring data of a reservoir cascade in the upper Paraná. Also, to evaluate if the fish assemblages of the reservoirs have similar pattern of richness and complexity, through analysis of the SAD models and the species accumulation curves and the comparison of the parameter α of the gambin model; (ii) To determine the importance of undammed tributaries for the conservation of the ichthyofauna of reservoirs; and (iii) To evaluate the role of a fishway in the restoration of fluvial connectivity. A total of 14 sites were surveyed in the Ilha Solteira, Três Irmãos, Eng. Souza Dias (Jupiá) and Eng. Sergio Motta (Porto Primavera), upper Paraná River. As results, (i) The comparative analysis of species accumulation curves and SAD shows the differences between the assemblies of the evaluated reservoirs. Três Irmãos and Ilha Solteira showed a lower abundance of species and have few abundant species, while Jupiá is richer with many rare species. Porto Primavera, on the other hand, presented similar richness to Jupiá, but with few rare and few dominant species, with a distribution close to the lognormal. The comparison through the parameter α of the gambin model showed a greater complexity of the Porto Primavera fish assemblage in relation to the other reservoirs. (ii) Analysis of the first 14 years after the formation of the Porto Primavera reservoir shows that there was no tendency for a decrease in β diversity over time, in relation to the initial year, or between sites. Although the expected disturbances occurred in the lacustrine sites, the sites near the mouth of the tributaries presented resistant fish assemblages, compensating the results in the overall evaluation. (iii) There was an increase in similarity between downstream and downstream after the STP operation in Porto Primavera. The existence of conserved tributaries seems to be the main variable that influences the difference in structure, long-term variation and complexity of reservoir communities. Thus, the preservation of these tributaries is imperative, since they contribute to the maintenance of biodiversity in the areas impacted by the damming. In impacted environments such as reservoirs, long-term studies are needed for management recommendations to mitigate these impacts and to support decisions regarding pristine areas. Although fish passages remain an incipient and controversial topic for the Neotropical region, the Porto Primavera fishway is likely to be effective in restoring river connectivity.

Keywords: community ecology, ichthyofauna, diversity, long-term monitoring, fish passages, tributaries

INTRODUÇÃO GERAL

Para satisfazer a crescente necessidade de água, energia e transporte, os sistemas fluviais têm sido amplamente alterados por meio de represamentos e desvios (Nilsson et al., 2005). Devido a isso, ecossistemas de água doce estão sob ameaça, sendo a perda e degradação de habitats, modificações no fluxo hidrológico, espécies invasoras, sobre-exploração e a poluição, consideradas as maiores ameaças à sua biodiversidade (Dudgeon et al., 2006).

Neste sentido, represamentos causam homogeneização da dinâmica fluvial regional, diminuindo a intensidade dos períodos de seca e cheia e a variação interanual da vazão (Poff et al., 2007) e fragmentam habitats, diminuindo a conectividade dos rios (Nilsson et al., 2005). Este processo é uma das formas mais drásticas de mudança de habitat, criando um novo ecossistema (Winemiller et al., 2016) ao alterar a dinâmica hidrológica, os padrões de produção biológica e a distribuição dos organismos no espaço e tempo (Nilsson et al., 2005). Tais efeitos afetam drasticamente a ictiofauna nativa (Agostinho et al., 2008), com reflexos em sua abundância e composição, caracterizada pela diminuição da riqueza de espécies e o aumento da dominância de espécies oportunistas (Agostinho et al., 2008). Ainda, represamentos aumentam a tendência à homogeneização da biota aquática (Rahel, 2002; Olden & Poff, 2004; Vitule et al., 2009; Petesse & Petrere Jr, 2012; Vitule et al., 2012; Daga et al., 2014), que é resultado da interação de três processos: introduções de espécies não nativas, eliminação de espécies nativas e alterações de habitats que facilitam estes dois processos (Rahel, 2002).

Introdução de espécies não nativas é uma das maiores ameaças à biodiversidade mundial (Mack et al., 2000) e causam grandes alterações na composição das ictiofaunas (Rahel, 2002; Latini & Petrere, 2004; Olden & Poff, 2004; Agostinho et al., 2007a; Vitule et al., 2009; Petesse & Petrere Jr, 2012; Vitule et al., 2012; Orsi & Britton, 2014). Uma vez alterado o ecossistema, aumentam as oportunidades de colonização para espécies não nativas e as chances de sucesso de seu estabelecimento (Havel et al., 2005; Johnson et al., 2008; Petesse & Petrere Jr, 2012; Alexander et al., 2015). Isso ocorre, pois, as mudanças abruptas sofridas nesse habitat tendem a favorecer a colonização dos reservatórios por espécies generalistas/oportunistas, devido à sua maior plasticidade trófica (Lowe-McConnell, 1999), reprodutiva e com demandas biológicas mais simples (Agostinho et al., 2008).

Ainda, de acordo com Johnson et al. (2008), a grande associação entre reservatórios e espécies não nativas ocorre devido ao fato de os reservatórios serem recentes (quando comparados a lagos naturais), apresentarem aumento da disponibilidade de recursos e sofrerem grande alteração do regime hidrológico. Com isso, a comunidade nativa em um reservatório pode apresentar menor resistência biótica, tornando-as mais suscetíveis a invasão de espécies (Shea & Chesson, 2002; Havel et al., 2005). Ademais, reservatórios são muitas vezes mais acessíveis aos seres humanos do que ambientes naturais (rios e lagos), o que aumenta a chance de novas invasões (pressão de propágulo), servindo como habitats "trampolim" para a continuação da disseminação de invasores de água doce (Havel et al., 2005; Johnson et al., 2008).

A bacia do rio Paraná sofreu um grande processo de homogeneização da biota aquática, com o alagamento da barreira natural de Sete Quedas, que separava duas regiões com ictiofaunas distintas (o alto e o baixo Paraná), após a formação do reservatório de Itaipu (Langeani et al., 2007; Júlio Jr. et al., 2009; Vitule et al., 2012). Devido a isso, a similaridade entre as duas regiões aumentou de 6 a 7,5%, considerando a formação de Itaipu e 10,5% considerando todas as formas de introdução (Vitule et al., 2012). Atualmente, das 310 espécies que ocorrem no alto Paraná, 74 (23,9%) são não nativas, das quais os principais meios de introdução foram: a construção de Itaipu, piscicultura, pesca esportiva e aquarismo, além de espécies de origem desconhecida (Langeani et al., 2007).

A fragmentação do habitat e a perda de conectividade são alguns dos principais impactos dos represamentos (Agostinho et al., 2002; 2009; 2016, Pompeu et al., 2012; Pelicice et al., 2015). Dentre as espécies que sofrem com os efeitos dessa fragmentação, destacam-se especialmente as reofílicas e migradores de longa distância (Carolsfeld et al., 2003; Agostinho et al., 2007a; Antonio et al., 2007; Agostinho et al., 2008; Makrakis et al., 2012; Pelicice et al., 2015). Segundo Agostinho et al. (2007a), somente 5% de 77 reservatórios analisados apresentam mais de três espécies migradoras, sendo que mais de 50% não apresenta nenhuma, demonstrando o impacto destes empreendimentos sobre tais espécies, muitas das quais com alto valor comercial e social (Carolsfeld et al., 2003). Isso ocorre principalmente devido ao seu comportamento reprodutivo, que requer habitats particulares e variações sazonais de variáveis abióticas (temperatura, turbidez, regime hidrológico) para completar seu ciclo reprodutivo (Carolsfeld et al., 2003; Agostinho et

al., 2008). Assim, as barragens obstruem a dispersão e migração de organismos (Nilsson et al., 2005), impedindo a migração ascendente de adultos em busca de locais de desova e restringem a migração descendente de adultos pós-desova (Carolsfeld et al., 2003; Agostinho et al., 2007a; Antonio et al., 2007; Agostinho et al., 2008; Makrakis et al., 2012; Pelicice et al., 2015). Para a movimentação passiva de ovos e larvas carregados pela corrente e de juvenis em migração descendente, além de a barragem ser um obstáculo, o reservatório em si também age como barreira ecológica (Pelicice et al., 2015).

De forma geral, a abundância das espécies sofre variações naturais ao longo do tempo, em menor e maior escala (Magurran et al., 2010; Magurran & Dornelas, 2010; Magurran & Henderson, 2010). Esse processo é importante para a manutenção da diversidade da comunidade (Magurran & Henderson, 2010) que ocorre de acordo com as condições ambientais e reflete processos ecológicos e evolutivos (Magurran & Dornelas, 2010). Ainda, as já citadas atividades antrópicas causam profundas transformações nos ecossistemas e a consequente perda de diversidade biológica (Magurran & Dornelas, 2010). Assim, o desafio é distinguir os processos naturais daqueles causados pelo homem (Magurran et al., 2010). Nesse contexto, monitoramentos de longo termo são importantes, pois possibilitam entender mudanças temporais na biodiversidade, ajudando a detectar e avaliar impactos antropogênicos por traz desse processo (Magurran et al., 2010). Em ambientes impactados como reservatórios, esses estudos são necessários para determinar os principais fatores que influenciam a estrutura da comunidade (Říha et al., 2009), fornecem informações sobre as respostas da ictiofauna à perturbação em escala temporal e são necessários para recomendações de manejo regional (Gido et al., 2000).

Com base neste conjunto de informações e considerando que mesmo os trechos preservados de tributários do alto Paraná já tem previsão da construção de novos barramentos (Agostinho et al., 2007b), as questões endereçadas deste estudo foram: (i) comparar os padrões de riqueza e complexidade de assembleias em uma cascata de reservatórios na região Neotropical; (ii) Determinar a importância de tributários não barrados para a conservação da ictiofauna de reservatórios; e (iii) Avaliar o papel de um sistema de transposição de peixes na restauração de conectividade fluvial.

REFERÊNCIAS

- Agostinho, A. A., Gomes, L. C., Fernandez, D. R., & Suzuki, H. I. (2002). Efficiency of fish ladders for neotropical ichthyofauna. *River Research and Applications*, 18(3), 299-306. doi:10.1002/rra.674
- Agostinho, A. A., Gomes, L. C., & Pelicice, F. M. (2007a). *Ecologia e manejo de recursos pesqueiros em reservatórios do Brasil*. Maringá, PR: EDUEM.
- Agostinho, A. A., Pelicice, F. M., Petry, A. C., Gomes, L. C., & Júlio, H. F. (2007b). Fish diversity in the upper Paraná River basin: habitats, fisheries, management and conservation. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 10(2), 174-186. doi:10.1080/14634980701341719
- Agostinho, A. A., Pelicice, F. M., & Gomes, L. C. (2008). Dams and the fish fauna of the Neotropical region: impacts and management related to diversity and fisheries. *Braz J Biol*, 68(4 Suppl), 1119-1132. doi:10.1590/S1519-69842008000500019
- Alexander, M. E., Kaiser, H., Weyl, O. L. F., & Dick, J. T. A. (2015). Habitat simplification increases the impact of a freshwater invasive fish. *Environmental Biology of Fishes*, 98(2), 477-486. doi:10.1007/s10641-014-0278-z
- Antonio, R. R., Agostinho, A. A., Pelicice, F. M., Bailly, D., Okada, E. K., & Dias, J. H. P. (2007). Blockage of migration routes by dam construction: can migratory fish find alternative routes? *Neotropical Ichthyology*, 5(2), 177-184.
- Carolsfeld, J., Harvey, B., Ross, C., & Baer, A. (2003). *Migratory fishes of South America : biology, fisheries and conservation status*. Victoria, BC, Canada: World Fisheries Trust.
- Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z., Knowler, D. J., Leveque, C., . . . Sullivan, C. A. (2006). Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biol Rev Camb Philos Soc*, 81(2), 163-182. doi:10.1017/S1464793105006950
- Daga, V. S., Skóra, F., Padial, A. A., Abilhoa, V., Gubiani, É. A., & Vitule, J. R. S. (2014). Homogenization dynamics of the fish assemblages in Neotropical reservoirs: comparing the roles of introduced species and their vectors. *Hydrobiologia*, 746(1), 327-347. doi:10.1007/s10750-014-2032-0

- Gido, K. B., Matthews, W. J., & Wolfinbarger, W. C. (2000). Long term changes in a reservoir fish assemblage: Stability in an unpredictable environment. *Ecological Applications*, 10(5), 1517-1529. doi:10.1890/1051-0761(2000)010[1517:LTCIAR]2.0.CO;2
- Havel, J. E., Lee, C. E., & Zanden, M. J. V. (2005). Do Reservoirs Facilitate Invasions into Landscapes? *BioScience*, 55(6), 518-525.
- Johnson, P. T., Olden, J. D., & Vander Zanden, M. J. (2008). Dam invaders: impoundments facilitate biological invasions into freshwaters. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6(7), 357-363. doi:doi:10.1890/070156
- Júlio Jr., H. F., Tós, C. D., Agostinho, Â. A., & Pavanelli, C. S. (2009). A massive invasion of fish species after eliminating a natural barrier in the upper rio Paraná basin. *Neotropical Ichthyology*, 7(4), 709-718. doi:10.1590/s1679-62252009000400021
- Langeani, F., Castro, R. M. C., Oyakawa, O. T., Shibatta, O. A., Pavanelli, C. S., & Casatti, L. (2007). Diversidade da ictiofauna do Alto Rio Paraná: composição atual e perspectivas futuras. *Biota Neotropica*, 7(3), 181-197. doi:10.1590/S1676-06032007000300020
- Latini, A. O., & Petrere, M. (2004). Reduction of a native fish fauna by alien species: an example from Brazilian freshwater tropical lakes. *Fisheries Management and Ecology*, 11(2), 71-79. doi:10.1046/j.1365-2400.2003.00372.x
- Lowe-McConnell, R. H. (1999). *Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais*. São Paulo: EDUSP.
- Mack, R. N., Simberloff, D., Mark Lonsdale, W., Evans, H., Clout, M., & Bazzaz, F. A. (2000). Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, 10(3), 689-710. doi:10.1890/1051-0761(2000)010[0689:BICEGC]2.0.CO;2
- Magurran, A. E., Baillie, S. R., Buckland, S. T., Dick, J. M., Elston, D. A., Scott, E. M., . . . Watt, A. D. (2010). Long-term datasets in biodiversity research and monitoring: assessing change in ecological communities through time. *Trends Ecol Evol*, 25(10), 574-582. doi:10.1016/j.tree.2010.06.016

- Magurran, A. E., & Dornelas, M. (2010). Biological diversity in a changing world. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 365(1558), 3593-3597. doi:10.1098/rstb.2010.0296
- Magurran, A. E., & Henderson, P. A. (2010). Temporal turnover and the maintenance of diversity in ecological assemblages. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 365(1558), 3611-3620. doi:10.1098/rstb.2010.0285
- Makrakis, M. C., Miranda, L. E., Makrakis, S., Fontes Junior, H. M., Morlis, W. G., Dias, J. H., & Garcia, J. O. (2012). Diversity in migratory patterns among Neotropical fishes in a highly regulated river basin. *J Fish Biol*, 81(2), 866-881. doi:10.1111/j.1095-8649.2012.03346.x
- Nilsson, C., Reidy, C. A., Dynesius, M., & Revenga, C. (2005). Fragmentation and flow regulation of the world's large river systems. *Science*, 308(5720), 405-408. doi:10.1126/science.1107887
- Olden, J. D., & Poff, N. L. (2004). Ecological processes driving biotic homogenization: Testing a mechanistic model using fish faunas. *Ecology*, 85(7), 1867-1875. doi:10.1890/03-3131
- Orsi, M. L., & Britton, J. R. (2014). Long-term changes in the fish assemblage of a neotropical hydroelectric reservoir. *J Fish Biol*, 84(6), 1964-1970. doi:10.1111/jfb.12392
- Peliciice, F. M., Pompeu, P. S., & Agostinho, A. A. (2015). Large reservoirs as ecological barriers to downstream movements of Neotropical migratory fish. *Fish and Fisheries*, 16(4), 697-715. doi:10.1111/faf.12089
- Pettesse, M. L., & Petreire Jr, M. (2012). Tendency towards homogenization in fish assemblages in the cascade reservoir system of the Tietê river basin, Brazil. *Ecological Engineering*, 48, 109-116. doi:10.1016/j.ecoleng.2011.06.033
- Poff, N. L., Olden, J. D., Merritt, D. M., & Pepin, D. M. (2007). Homogenization of regional river dynamics by dams and global biodiversity implications. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 104(14), 5732-5737. doi:10.1073/pnas.0609812104
- Rahel, F. J. (2002). Homogenization of Freshwater Faunas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1), 291-315. doi:10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150429

- Říha, M., Kubečka, J., Vašek, M., Seda, J., Mrkvička, T., Prchalová, M., . . . Tušer, M. (2009). Long-term development of fish populations in the Římov Reservoir. *Fisheries Management and Ecology*, 16(2), 121-129. doi:10.1111/j.1365-2400.2008.00650.x
- Shea, K., & Chesson, P. (2002). Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(4), 170-176.
- Vitule, J. R. S., Freire, C. A., & Simberloff, D. (2009). Introduction of Nāo-native freshwater fish can certainly be bad. *Fish and Fisheries*, 10(1), 98-108. doi:10.1111/j.1467-2979.2008.00312.x
- Vitule, J. R. S., Skóra, F., & Abilhoa, V. (2012). Homogenization of freshwater fish faunas after the elimination of a natural barrier by a dam in Neotropics. *Diversity and Distributions*, 18(2), 111-120. doi:10.1111/j.1472-4642.2011.00821.x
- Winemiller, K. O., McIntyre, P. B., Castello, L., Fluet-Chouinard, E., Giarrizzo, T., Nam, S., . . . Saenz, L. (2016). DEVELOPMENT AND ENVIRONMENT. Balancing hydropower and biodiversity in the Amazon, Congo, and Mekong. *Science*, 351(6269), 128-129. doi:10.1126/science.aac7082

CAPÍTULO 1

Padrões de riqueza e complexidade de assembleias em uma cascata de reservatórios na região Neotropical

RESUMO

Conhecer a biodiversidade de um local é o primeiro passo para a sua conservação. A utilização de curvas de acumulação de espécies (SAC, da sigla em inglês) e distribuições de abundância de espécies (SAD, da sigla em inglês) são úteis para descrever e esclarecer várias características de uma comunidade. Os parâmetros dos modelos SAD também são ferramentas úteis para comparar comunidades, sendo um importante indicador ecológico para determinar efeitos de distúrbios. Gambin é um modelo estocástico que combina distribuição gama com método de amostragem binomial com apenas um parâmetro (α) que possui bom ajuste à dados empíricos. Neste trabalho testamos o ajuste de diversos modelos SAD aos dados do monitoramento ictiológico de uma cascata de reservatórios no alto Paraná. Ainda, avaliamos se os reservatórios possuem padrão semelhante de riqueza e complexidade das assembleias de peixes, através de análise dos modelos SAD e a comparação do parâmetro α do modelo gambin. As amostragens foram realizadas em 14 locais ao longo dos reservatórios de Ilha Solteira, Três Irmãos, Eng. Souza Dias (Jupia) e Eng. Sergio Motta (Porto Primavera), bacia do alto rio Paraná. As SAC demonstraram a completude do inventário realizado nos reservatórios da cascata estudada, o que valida as comparações e inferências realizadas neste estudo. O modelo gambin apresentou melhor ajuste para os quatro reservatórios, corroborando a hipótese apresentada. A análise comparativa das SAC e das SAD evidência as diferenças entre as assembleias dos reservatórios avaliados. Três Irmãos e Ilha Solteira apresentaram menor riqueza de espécies e possuem poucas espécies muito abundantes, Jupia apresenta maior riqueza com muitas espécies de captura acidental, enquanto que Porto Primavera apresentou riqueza semelhante à de Jupia, porém com poucas espécies dominantes raras, com distribuição próxima à lognormal. A comparação através do parâmetro α do modelo gambin mostrou uma maior complexidade da assembleia de Porto Primavera em relação aos demais reservatórios. A existência de afluentes conservados parece ser a principal variável que influencia na diferença na estrutura e complexidade das comunidades dos reservatórios analisados. Isso pode subsidiar medidas de manejo visando a preservação desses trechos não barrados.

Palavras-chave: Ecologia de comunidades, Ictiofauna, Modelo Gambin, Monitoramento de longo-termo

ABSTRACT

Knowing the local biodiversity is the first step towards its conservation. The use of species accumulation curves (SAC) and species abundance distributions (SAD) are useful for describing and clarifying characteristics of a community. The parameters of the SAD models are also useful tools to compare communities, being an important ecological indicator to determine disturbances effects. Gambin is a stochastic model that combines gamma distribution with a binomial sampling method with only one parameter (α) that has good fit to empirical data. In this work we tested the adjustment of several SAD models to the data from the ichthyological monitoring of a reservoir cascade in the upper Paraná river. Also, we evaluated if the reservoirs have similar pattern of richness and complexity of the fish assemblages, through analysis of the SAD models and the comparison of the parameter α of the gambin model. Samplings were carried out at 14 sites along the Ilha Solteira, Três Irmãos, Eng. Souza Dias (Jupiá) and Eng. Sergio Motta (Porto Primavera) reservoirs, the upper Paraná river basin. The SACs demonstrated the completeness of the inventory in the reservoirs of the studied cascade, which validates the comparisons and inferences made in this study. The gambin model presented better fit for the four reservoirs, corroborating the presented hypothesis. The comparative analysis of SAC and SAD shows the differences between the assemblies of the evaluated reservoirs. Três Irmãos and Ilha Solteira showed a lower abundance of species and have few abundant species, while Jupiá is richer with many rare species. Porto Primavera, on the other hand, presented similar richness to Jupiá, but with few rare and few dominant species, with a distribution close to the lognormal. The comparison through the parameter α of the gambin model showed a greater complexity of the Porto Primavera fish assemblage in relation to the other reservoirs. The existence of preserved tributaries seems to be the main variable that influences the difference in the structure and complexity of the communities of the analyzed reservoirs. This may subsidize management measures aimed at preserving these undammed stretches.

Key words: Community ecology, Ichthyofauna, Gambin model, Long-term monitoring

INTRODUÇÃO

Ecossistemas de água doce podem ser considerados os mais ameaçados do mundo, devido à perda e degradação de habitats, modificações no fluxo hidrológico, introdução de espécies não nativas, sobre-exploração e poluição, consideradas as maiores ameaças à sua biodiversidade (Dudgeon et al., 2006). A formação de reservatórios está entre os principais responsáveis pela perda de biodiversidade nesses ecossistemas, uma vez que contribuem diretamente para as três primeiras ameaças supracitadas. Represamentos alteram a dinâmica hidrológica, os padrões de produção biológica e a distribuição dos organismos no espaço e tempo (Nilsson et al., 2005; Poff et al., 2007). Um de seus principais efeitos é a alteração na abundância e composição da ictiofauna, incluindo desde a redução drástica ou mesmo o desaparecimento local de espécies reofilicas e/ou migratórias e a disseminação de espécies oportunistas (Agostinho et al., 2007; Winemiller et al., 2016). Tais efeitos apresentam como padrão a diminuição da riqueza e o aumento da dominância de espécies oportunistas (Agostinho et al., 2008).

Conhecer a biodiversidade de um local é o primeiro passo para a sua conservação (Magurran, 2004) e quanto maior a amplitude da amostra – seja em espaço ou em tempo – maior a chance de se atingir esse objetivo (Purvis & Hector, 2000). Uma vez que represamentos geralmente são monitorados sistematicamente, a utilização desses dados se torna primordial para compreender a dinâmica das comunidades encontradas nos reservatórios. Nesse sentido, a utilização de curvas de acumulação de espécies (doravante mencionado como SAC, da sigla em inglês) e distribuições de abundância de espécies (doravante mencionado como SAD, da sigla em inglês) são úteis para descrever e esclarecer várias características de uma comunidade (Gotelli & Colwell, 2001; Magurran, 2004).

As curvas de acumulação de espécies são geradas através da relação do número de espécies coletadas em função do número de indivíduos capturados ou do número de amostragens realizadas (Gotelli & Colwell, 2001). SAC permitem avaliar a eficácia e a completude de um inventário e validar a comparação de riqueza de espécies entre áreas a partir de padronização de amostragem (Moreno & Halffter, 2000). Para essa comparação, a utilização do número de indivíduos capturados como medida de esforço (i.e., unidade de acumulação) é o método mais adequado (Moreno & Halffter, 2001; Willott, 2001). Principalmente em casos nos quais os períodos de

amostragens são diferentes, pois evita comparações tendenciosas quando a densidade de indivíduos e/ou número de coletas varia entre as unidades de amostragem (Moreno & Halffter, 2001). Entretanto, além da utilização do número de indivíduos, Moreno & Halffter (2001) também sugerem que o esforço amostral em cada coleta seja padronizado para que a probabilidade de captura seja a mesma, independente da densidade de indivíduos da área. Assim, curvas de rarefação são produzidas a partir da repetição aleatória de reamostragens de um conjunto de N indivíduos ou amostras (i.e., unidades de acumulação), gerando o número esperado de espécies encontradas em cada unidade de acumulação (Gotelli & Colwell, 2001). Dessa forma, essas curvas são intimamente relacionadas com as SAC, uma vez que podem ser definidas como a expectativa estatística da curva de acumulação correspondente.

As distribuições de abundância de espécies demonstram como elas são distribuídas dentro de uma comunidade ou assembleia ecológica, revelando padrões de raridade e dominância (Magurran, 2004; McGill et al., 2007; Matthews & Whittaker, 2014; Matthews et al., 2015). São mais precisas para descrever estruturas de comunidades do que medidas unidimensionais (e.g. índices ecológicos como Shannon-Wiener e equitabilidade), além de permitirem a comparação de duas comunidades sem espécies em comum, serem de fácil entendimento (inclusive com possibilidade de comparação visual) e moderada retenção de informação (McGill et al., 2007).

Os modelos SAD fornecem um método adequado para avaliar os efeitos de um impacto, como o represamento, em comunidades ecológicas, ou para avaliar a eficácia de uma determinada ação de conservação (Matthews et al., 2015). Atualmente existem mais de 30 modelos SAD, sendo as distribuições log-normal e logseries as mais comumente utilizadas (McGill et al., 2007; Matthews et al., 2015). De uma forma geral, comunidades não perturbadas tendem a ser melhor representadas pela primeira enquanto que a última se adequa melhor às comunidades impactadas (Matthews et al., 2015). Como nem sempre tais modelos se adequam a dados empíricos (Magurran, 2004; McGill et al., 2007), inclusive casos onde comunidades impactadas apresentam uma distribuição log-normal e outras não perturbadas apresentam distribuição logseries (Matthews et al., 2015), diversos outros modelos têm sido propostos (ver exemplos em Magurran (2004); McGill et al. (2007);

Matthews and Whittaker (2014)). Dentre as famílias de modelos, além dos puramente estatísticos (e.g. log-normal, logseries, gambin) destacam-se os que se baseiam em dinâmica de populações como a distribuição multinomial de soma zero (ZSM), predita pela teoria neutra de Hubbell (2001) e o modelo proposto por Volkov et al. (2003). Neste estudo os autores propuseram uma solução analítica para a teoria neutra, ao considerar a imigração dentro da metacomunidade para o reabastecimento de espécies na comunidade local, assim como ocorre na teoria de biogeografia de ilhas de MacArthur & Wilson (1967) e nas dinâmicas de fonte-sumidouro (Pulliam, 1988).

Para ser possível a comparação de diferentes assembleias utilizando modelos SAD, é necessário verificar a suficiência amostral da área, uma vez que o SAD deve representar a totalidade das espécies da assembleia (Ulrich et al., 2010). Esses autores defendem a utilização de dados brutos para o ajuste de modelos SAD (e.g. modelos de distribuição rank-abundância, RAD, representados por gráficos de Whittaker), ao invés de dados agrupados (binned) em escala logarítmica (gráficos de Preston). Isso leva a fortes implicações na escolha do modelo, uma vez que diversos modelos de abundância relativa são baseados em distribuições estatísticas, portanto, em dados binados (Ulrich et al., 2010), como o log-normal (Preston, 1948) e o gambin, que usa distribuição gama e não pode ser ajustado à RAD (Ugland et al., 2007). Apesar de existirem críticas a esse agrupamento de dados, como dados empíricos possuem grande variação devida à efeitos de amostragem, a precisão de modelos baseados em RAD ou em dados não agrupados é questionável (Matthews et al., 2014). Para adequar esses modelos é necessária a transformação logarítmica do número de indivíduos em oitavas (Magurran, 2004; Gray et al., 2006). Além de serem baseados em processos ecológicos, os modelos SAD precisam apresentar parâmetros com clara interpretação ecológica, apesar da maioria dos modelos falharem nesta questão (Ulrich et al., 2010).

Gambin é um modelo estocástico que combina distribuição gama com método de amostragem binomial (distribuição gama binomial, 'gambin') que possui um único parâmetro (alfa) que descreve a forma da distribuição (Ugland et al., 2007; Matthews et al., 2014). Possui bom ajuste a uma grande variedade de dados empíricos (Ugland et al., 2007; Matthews et al., 2014; Matthews et al., 2015), ao contrário da maioria dos modelos SAD (McGill et al., 2007). Os parâmetros dos modelos SAD também são ferramentas úteis para comparar comunidades, sendo um importante indicador

ecológico para determinar efeitos de distúrbios (Magurran, 2004; McGill et al., 2007; Matthews et al., 2014; Matthews et al., 2015). Neste sentido, o parâmetro α do modelo gambin é prático, facilmente interpretável (Matthews et al., 2014) e pode ser usado em análises comparativas e modelos de regressão (Matthews et al., 2015; Matthews et al., 2017).

Assim, conhecer a composição e a estrutura de uma assembleia em determinado ambiente é o primeiro passo para se entender os processos relacionados a esse padrão observado. A partir dos dados do monitoramento da ictiofauna em uma cascata de reservatórios do alto Paraná, realizado de maneira padronizada pela CESP – Companhia energética de São Paulo, concessionária dos reservatórios, por um período variável de 16 a 21 anos, nós levantamos as seguintes questões: (a) o modelo gambin é o mais adequado para o ajuste em assembleias de peixes em reservatórios Neotropicais? (b) reservatórios em cascata possuem padrão semelhante de riqueza e complexidade das assembleias de peixes? Nossa hipótese é que o modelo gambin seja o mais adequado para o ajuste aos dados do monitoramento de longo termo da ictiofauna, dado a flexibilidade deste modelo, que possui um único parâmetro livre (α) e um bom ajuste a diversos dados empíricos (McGill et al., 2007; Matthews et al., 2014; Matthews & Whittaker, 2014; Matthews et al., 2015). Pressupomos também que o reservatório de Porto Primavera possui uma maior complexidade da ictiofauna por ser o único dos estudados que possui sítios de reprodução preservados (Lima et al., 2013), incluindo o desenvolvimento inicial de espécies migradoras (da Silva et al., 2015), enquanto que não há evidências destes ambientes nos demais reservatórios analisados.

MATERIAL E MÉTODOS

O rio Paraná é o décimo maior em descarga de água do mundo e possui a segunda maior bacia de drenagem da América do Sul (Stevaux et al., 1997), compreendendo uma área de 891.000 km² (10,5% da área total do Brasil) (Agostinho et al., 2008). A bacia do alto Paraná, trecho a montante do Salto das Sete Quedas (inundado com o enchimento do reservatório de Itaipu), compreende o terço superior da bacia do rio Paraná (Abell et al., 2008), com pelo menos 145 grandes barragens, é a mais represada na região Neotropical (Agostinho et al., 2008).

Para o desenvolvimento do presente estudo, foram utilizados dados referentes ao monitoramento da ictiofauna em quatro reservatórios, localizados na bacia do alto rio Paraná: Ilha Solteira, Engenheiro Souza Dias (mais conhecida e doravante citada como Jupιά) e Engenheiro Sérgio Motta (mais conhecida e doravante citada como Porto Primavera), no rio Paraná e Três Irmãos, no rio Tietê (**Figura 1**). Este reservatório, apesar de se encontrar em um tributário e estar a 28 km de sua confluência com o rio Paraná, no reservatório de Jupιά, é conectado ao reservatório de Ilha Solteira pelo canal de Pereira Barreto (9,6 km de extensão). Esse canal foi construído para ampliar o alcance da hidrovía Tietê-Paraná, uma vez que a hidrelétrica de Ilha Solteira não possui eclusa para navegação. A conexão entre os reservatórios gera tanto implicações hidrológicas e operacionais (e. g. operação interligada das hidrelétricas) quanto ecológicas (e. g. facilitação da dispersão de espécies não nativas, ver Moretto et al. (2008)).

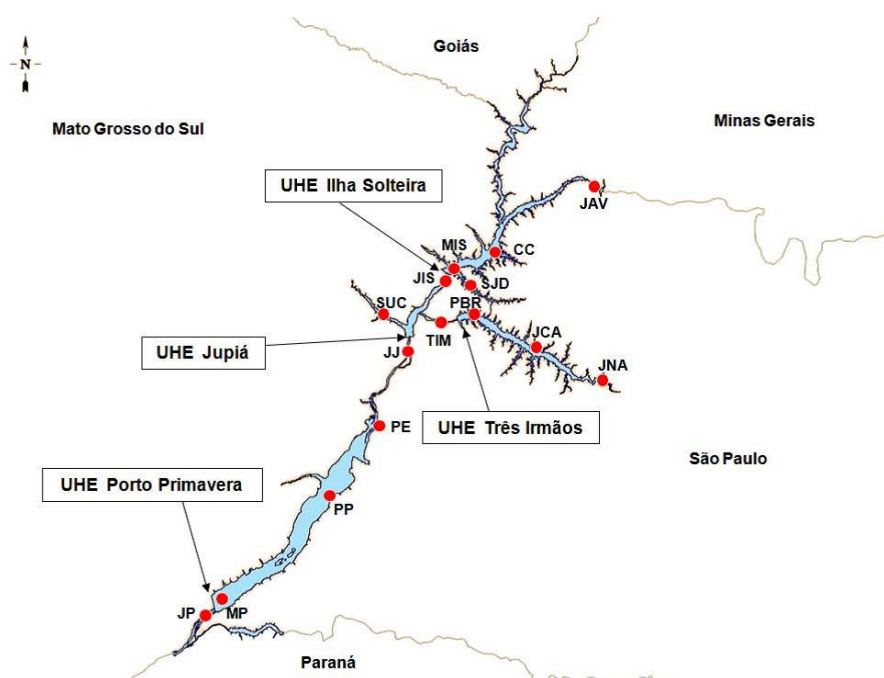


Figura 1. Área de estudo do trabalho, com as UHEs indicadas pelas setas - Ilha Solteira, Jupιά e Porto Primavera, localizadas no rio Paraná, e Três Irmãos, localizada no rio Tietê. Os locais de amostragem são representados pelos pontos vermelhos.

A usina de Porto Primavera, localizada a jusante de Jupιά, entrou em operação em março de 1999. Seu reservatório foi enchido em duas etapas, a primeira (cota 253 m) concluída em dezembro de 1998 e a segunda em março de 2001 (cota 257 m), na qual opera atualmente. Além disso é o único da área de estudo que possui sítios de

reprodução de espécies migradoras (da Silva et al., 2011; Makrakis et al., 2012; Lima et al., 2013; da Silva et al., 2015). A descrição das características de cada reservatório e a quantidade e período de amostragem são apresentados na **Tabela 1**.

Tabela 1. Características dos reservatórios e das amostragens realizadas na cascata do alto Paraná, Sudeste do Brasil.

	Três Irmãos	Ilha Solteira	Jupiá	Porto Primavera	Cascata
Tipo de operação	Acumulação	Acumulação	Fio-d'água	Fio-d'água	
Ano de formação	1991	1973	1969	1998	
Locais de amostragem	3	4	3	4	14
Número de amostragens	70	65	79	92	
Período de amostragem	1992,1993; 1998:2014	2000:2015	1995:2015	1999:2015	
Área (km²)	817	1.195	330	2.140	4.482
Elevação (m a.s.l.)	328	328	280	257	
Perímetro (km)	1.400	1.513	482	1.385	4.780
Área/perímetro	0,58	0,79	0,68	1,55	0,94
Profundidade média (m)	16,9	17,6	6,8	8,9	
Volume médio (x10⁶ m³)	13.800	21.060	3.680	20.000	
Vazão QMLT (m³.s⁻¹)	733	5.121	6.158	6.981	6.981
Tempo de residência (dias)	217,9	47,6	6,9	33,9	
Área de drenagem (km²)	70.600	375.460	470.000	574.000	1.490.060
Uso do entorno predominante	Pastagem	Pastagem	Pastagem	Pastagem	Pastagem

Amostragem e preparação dos dados

Amostragens foram realizadas em 14 locais ao longo dos quatro reservatórios (**Figura 1**). Os peixes foram coletados com redes de emalhar (malha de 30 a 200 mm) expostos por 24 horas em cada local de amostragem e identificados até o menor nível taxonômico possível (informações sobre os locais de amostragem podem ser encontradas na **Tabela 2**). Nós consideramos as campanhas de coleta de cada reservatório como uma unidade amostral. As campanhas consistem em todas as amostras realizadas em um determinado mês em um determinado reservatório, i.e., os indivíduos de cada espécie capturada em todos os locais de amostragem de determinado reservatório em determinado mês (campanha) foram agrupados, gerando uma matriz de abundância de indivíduos. A partir dessa matriz foi gerada a matriz de captura por unidade de esforço (CPUE) para cada campanha, determinada pela razão entre o número de indivíduos coletados e a área de redes utilizadas nas amostragens, multiplicada por 1000 (unidade: número de indivíduos por 1000 m² de

redes de emalhar em 24 horas de exposição). Todas as análises foram realizadas a partir desta matriz de CPUE.

Tabela 2. Coordenadas geográficas e características dos locais de amostragem dos reservatórios da cascata do alto Paraná, Sudeste do Brasil. As coordenadas são expressas em graus decimais (datum WGS84).

Reservatório	Local	X	Y	Hidrologia	Uso do entorno principal
Três Irmãos	JNA	-21.124000	-50.217667	Lótico	Silvicultura
Três Irmãos	JAC	-20.837972	-50.827222	Lêntico	Pastagem
Três Irmãos	PBA	-20.673556	-51.146389	Lêntico	Pastagem
Ilha Solteira	JAV	-19.795583	-50.432417	Lótico	Mata ciliar
Ilha Solteira	CCI	-20.244694	-51.055000	Lêntico	Pastagem
Ilha Solteira	SJD	-20.433528	-51.258000	Lêntico	Pastagem
Ilha Solteira	MIS	-20.371000	-51.359028	Lêntico	Pastagem
Jupia	JIS	-20.412389	-51.380889	Lótico	Barragem
Jupia	SUC	-20.600444	-51.852639	Lêntico	Pastagem
Jupia	TIM	-20.692500	-51.387306	Lótico	Mata ciliar/Pastagem
Porto Primavera	JJU	-20.855639	-51.631083	Lótico	Pastagem
Porto Primavera	PAN	-21.181181	-51.894383	Transição	Mata ciliar/Planície de inundação
Porto Primavera	PEP	-21.668300	-52.237261	Transição	Mata ciliar/Pastagem
Porto Primavera	MPP	-22.483269	-52.952997	Lêntico	Mata Ciliar

Para caracterizar a ictiofauna, as espécies foram classificadas quanto a ocorrência (nativa, não nativa ou desconhecida, de acordo com Langeani et al., 2007) e caráter migratório. O índice de constância (Dajoz, 1983), no qual o número de amostras que dada espécie foi capturada é dividido pelo número total de amostragens realizadas. Posteriormente, as espécies foram classificadas em três categorias de constância: constante ($C \geq 50\%$), acessória ($25\% < C < 50\%$) e acidental ($C \leq 25\%$).

Nós obtivemos a riqueza de espécies para cada reservatório utilizando estimadores baseados tanto em incidência (Jackknife1), quanto em abundância (ACE e Chao1), conforme recomendado por Hortal et al. (2006). As funções `specpool()` e `estimateR()` do pacote `vegan` (Oksanen et al., 2016) foram utilizadas para os estimadores baseados em incidência e abundância, respectivamente. A completude do monitoramento foi calculada a partir da relação entre o número de espécies observadas e cada estimador calculado e multiplicado por 100.

As SACs foram obtidas utilizando tanto as campanhas quanto indivíduos coletados como esforço de amostragem. Considerando as campanhas, além da curva do coletor (riqueza observada acumulada), foi gerada a curva média e seu desvio padrão, a partir da permutação aleatória dos dados (i.e. subamostragem sem

substituição, repetida 100 vezes) (Gotelli & Colwell, 2001). O método “random” elimina a influência do viés temporal nas amostras (Moreno & Halffter, 2000) e foi calculado usando a função `specaccum()` do pacote `vegan` (Oksanen et al., 2016). As SACs de rarefação e de extrapolação de espécies, considerando indivíduos como unidade amostral, foram geradas no pacote `iNEXT` (Chao et al., 2014; Hsieh et al., 2016). Para cada reservatório, a extrapolação foi estendida para um tamanho máximo de 100.000 indivíduos.

Para determinar o modelo SAD mais adequado para ser aplicado nas assembleias da cascata de reservatórios, nós avaliamos o ajuste dos modelos à série de dados analisada. Foram avaliados quatro modelos puramente estatísticos: logseries, log-normal, Poisson log-normal (PLN) e gama binomial (`gambin`). Além desses, os modelos de distribuição Multinomial de Soma Zero (ZSM) e o de Volkov, que consideram dinâmica de populações, também foram avaliados, uma vez que se acredita que a relação fonte-sumidouro apresenta um papel importante na assembleia de peixes do reservatório de Porto Primavera (Marques et al., 2018). Os modelos foram ajustados pela máxima verossimilhança e comparados pelo Critério de Informação de Akaike (AIC), sendo que os menores valores representam os melhores ajustes, desde que a diferença para o segundo melhor seja >2 (Burnham & Anderson, 2002). Para ajustar as distribuições logseries, log-normal, PLN, ZSM e Volkov foi utilizado o pacote `sads` (Prado et al., 2016) e para a distribuição `gambin` foi utilizado o pacote `gambin` (Matthews et al., 2014).

Antes de ajustar os modelos SAD, foi necessária a transformação do número de indivíduos em oitavas e depois atribuir o número de espécies em cada oitava de acordo com sua abundância (Magurran, 2004; Ugland et al., 2007). As oitavas são definidas a partir de uma transformação \log_2 , a qual duplica o número de classes de abundâncias dentro de cada oitava. Dessa forma, a oitava 0 contém as espécies com um indivíduo (uma classe de abundância), a oitava 1 as espécies com dois e três indivíduos (duas classes de abundância) e assim por diante. Esse método é considerado o mais robusto de agrupamento dentre vários testados por Gray et al. (2006).

Para verificar se os reservatórios possuem padrão semelhante de complexidade nas assembleias de peixes, nós calculamos o parâmetro α do modelo `gambin`, padronizado a partir da reamostragem (100 repetições) dos dados de cada

reservatório com um número constante de indivíduos (N). Isso foi feito para remover qualquer viés decorrente da diferença do tamanho amostral, uma vez que o parâmetro α varia de acordo com o tamanho da amostra (Matthews et al., 2014). Nós determinamos o valor de 16.224, que corresponde a 10% do valor total de indivíduos amostrados (i.e., a somatória de todos os indivíduos capturados em todos reservatórios, 162.241). Como não há uma regra para a definição do N, apesar do consenso de se utilizar ao menos 1.000 indivíduos (McGill et al., 2007), consideramos as simulações realizadas por Matthews et al. (2014), nas quais eles testam a precisão do parâmetro estimado para a metacomunidade como um todo a partir de quatro comunidades com N fixo e número de espécies variável (ver material suplementar do artigo original para maiores detalhes). A partir dos alfas gerados em cada reamostragem, para verificar se a complexidade da estrutura das assembleias de peixes difere entre os reservatórios, utilizamos análise de variância (ANOVA), com o parâmetro α como variável de resposta e teste *post hoc* Tukey's HSD para as comparações par-a-par. Todas as análises foram realizadas em R (R Core Team, 2016).

RESULTADOS

Um total de 162.241 indivíduos foram capturados, distribuídos em seis ordens, 27 famílias e 98 espécies (**Tabela 3**) na cascata de reservatórios avaliada. Characiformes e Siluriformes apresentaram o maior número de espécies, com 42 e 39 respectivamente, seguidos por Perciformes com 11, Gymnotiformes com quatro e Pleuronectiformes e Myliobatiformes com uma espécie cada. As espécies nativas predominaram com 57 espécies, enquanto 29 foram não nativas e 12 taxa foram identificados apenas ao nível do gênero. A distribuição das espécies de acordo com cada grupo por reservatório encontra-se na **Figura 2**. O reservatório de Porto Primavera apresentou um maior número de espécies migradoras consideradas constantes, com 10 espécies, enquanto que Três Irmãos apresentou apenas duas espécies. O mesmo ocorre em relação às espécies nativas, para qual Porto Primavera apresenta 21 espécies consideradas constantes e Três Irmãos apenas 11. A espécie *Plagioscion squamosissimus* foi a única capturada em todas as amostragens (C = 100%).

Tabela 3. Constância de captura e origem das espécies capturadas dos reservatórios estudados. Migradoras de longa distância destacadas em negrito (segundo Langeani et al. (2007)). TIR: Três Irmãos; ISA: Ilha Solteira; JUP: Jupia; e PPR: Porto Primavera.

Espécie	TIR	ISA	JUP	PPR	Origem
Characiformes					
Acestrorhynchidae					
<i>Acestrorhynchus lacustris</i> (Lütken, 1875)	84	82	81	76	Nativa
Anostomidae					
<i>Leporellus vittatus</i> (Valenciennes, 1850)	3	2	10	33	Nativa
<i>Leporinus elongatus</i> Valenciennes, 1850	31	43	32	76	Nativa
<i>Leporinus friderici</i> (Bloch, 1794)	87	100	95	99	Nativa
<i>Leporinus lacustris</i> Campos, 1945	71	58	80	47	Nativa
<i>Leporinus macrocephalus</i> Garavello & Britski, 1988	1	22	6	23	não nativa
<i>Leporinus obtusidens</i> (Valenciennes, 1836)	23	8	13	87	Nativa
<i>Leporinus octofasciatus</i> Steindachner, 1915	36	12	30	28	Nativa
<i>Leporinus</i> sp.	11	17	34	0	Desconhecida
<i>Leporinus striatus</i> Kner, 1859	17	3	9	29	Nativa
<i>Schizodon altoparanae</i> Garavello & Britski, 1990	3	2	3	71	Nativa
<i>Schizodon borellii</i> (Boulenger, 1900)	84	98	30	99	Nativa
<i>Schizodon nasutus</i> Kner, 1858	63	86	94	63	Nativa
Characidae					
Bryconidae					
<i>Brycon orbignyianus</i> (Valenciennes 1850)	40	42	57	15	Nativa
<i>Salminus brasiliensis</i> (Cuvier, 1816)	1	14	4	35	Nativa
<i>Salminus hilarii</i> Valenciennes, 1850	11	2	4	9	Nativa
Characidae					
<i>Astyanax altiparanae</i> Garutti & Britski, 2000	89	46	20	30	Nativa
<i>Astyanax fasciatus</i> (Cuvier, 1819)	3	0	0	0	Nativa
<i>Astyanax schubarti</i> Britski, 1964	1	0	0	0	Nativa
<i>Astyanax</i> sp.	0	0	1	1	Desconhecida
<i>Galeocharax knerii</i> (Steindachner, 1879)	17	17	8	25	Nativa
<i>Moenkhausia dichroua</i> (Kner, 1858)	26	9	1	14	não nativa
<i>Moenkhausia intermedia</i> Eigenmann, 1908	10	0	0	0	Nativa
<i>Roeboides descalvadensis</i> Fowler, 1932	24	18	5	29	não nativa
Crenuchidae					
<i>Characidium fasciatum</i> Reinhardt, 1867	4	0	0	0	Nativa
Curimatidae					
<i>Cyphocharax modestus</i> (Fernández-Yépez, 1948)	9	0	1	0	Nativa
<i>Cyphocharax nagelii</i> (Steindachner, 1881)	47	25	4	25	Nativa
<i>Steindachnerina insculpta</i> (Fernández-Yépez, 1948)	9	43	10	38	Nativa
<i>Steindachnerina</i> sp.	9	0	0	0	Desconhecida
Cynodontidae					
<i>Rhaphiodon vulpinus</i> Spix & Agassiz, 1829	44	100	97	80	Nativa
Erythrinidae					
<i>Hoplerethrinus unitaeniatus</i> (Agassiz, 1829)	1	0	3	5	não nativa
<i>Hoplias malabaricus</i> (Bloch, 1794)	99	100	100	100	Nativa
Hemiodontidae					
<i>Hemiodus orthonops</i> Eigenmann & Kennedy, 1903	0	0	0	22	não nativa
Parodontidae					
<i>Apareiodon</i> sp.	7	0	0	0	Desconhecida
<i>Parodon nasus</i> Kner, 1859	0	0	4	1	Nativa

Tabela 3 (Continuação). Constância de captura e origem das espécies capturadas dos reservatórios estudados. Migradoras de longa distância destacadas em negrito (segundo Langeani et al. (2007)). TIR: Três Irmãos; ISA: Ilha Solteira; JUP: Jupia; e PPR: Porto Primavera.

Espécie	TIR	ISA	JUP	PPR	Origem
Prochilodontidae					
<i>Prochilodus lineatus</i> (Valenciennes, 1836)	66	62	65	83	Nativa
Serrasalminidae					
<i>Metynnis maculatus</i> (Kner, 1858)	96	100	100	51	não nativa
<i>Myleus tiete</i> (Eigenmann & Norris, 1900)	0	0	23	37	Nativa
<i>Piaractus mesopotamicus</i> (Holmberg, 1887)	56	60	57	15	Nativa
<i>Serrasalmus maculatus</i> Kner, 1858	61	92	97	74	Nativa
<i>Serrasalmus marginatus</i> Valenciennes, 1837	6	48	47	98	Nativa
Triportheidae					
<i>Triportheus angulatus</i> (Spix & Agassiz, 1829)	63	37	5	2	não nativa
Siluriformes					
Auchnipteridae					
<i>Ageneiosus inermis</i> (Linnaeus, 1766)	13	2	14	43	não nativa
<i>Ageneiosus militaris</i> Valenciennes, 1836	0	0	4	26	não nativa
<i>Auchenipterus osteomystax</i> (Miranda Ribeiro, 1918)	0	0	65	99	Nativa
<i>Parauchenipterus galeatus</i> (Linnaeus, 1766)	9	2	89	99	Nativa
Callichthyidae					
<i>Callichthys callichthys</i> (Linnaeus, 1758)	1	0	4	7	Nativa
<i>Hoplosternum littorale</i> (Hancock, 1828)	49	52	24	11	Nativa
Doradidae					
<i>Pterodoras granulosus</i> (Valenciennes, 1821)	0	0	18	57	não nativa
<i>Rhinodoras dorbignyi</i> (Kner, 1855)	4	8	4	17	Nativa
<i>Trachydoras paraguayensis</i> (Eigenmann & Ward, 1907)	0	0	0	83	não nativa
Heptapteridae					
<i>Pimelodella</i> sp.	7	0	1	18	Desconhecida
<i>Pimelodella vittata</i> (Lütken, 1874)	3	0	0	3	não nativa
<i>Rhamdia quelen</i> (Quoy & Gaimard, 1824)	37	18	63	24	Nativa
Loricariidae					
<i>Hypostomus ancistroides</i> (Ihering, 1911)	0	0	1	4	Nativa
<i>Hypostomus commersoni</i> Valenciennes, 1836	0	0	0	2	não nativa
<i>Hypostomus regani</i> (Ihering, 1905)	16	5	15	5	Nativa
<i>Hypostomus</i> sp.	26	15	27	4	Desconhecida
<i>Hypostomus</i> sp.1	3	8	6	67	Desconhecida
<i>Hypostomus</i> sp.2	1	8	9	28	Desconhecida
<i>Hypostomus</i> sp.4	0	0	0	3	Desconhecida
<i>Hypostomus uruguayensis</i> Reis, Weber & Malabarba, 1990	4	6	10	36	não nativa
<i>Loricaria</i> sp.	0	0	3	3	Desconhecida
<i>Loricariichthys platymetopon</i> Isbrücker & Nijssen, 1979	0	0	62	100	não nativa
<i>Megalancistrus parananus</i> (Peters, 1881)	14	46	51	40	Nativa
<i>Proloricaria proluxa</i> (Isbrücker & Nijssen, 1978)	4	0	5	0	Nativa
<i>Pterygoplichthys anisitsi</i> Eigenmann & Kennedy, 1903	47	89	42	70	Nativa
<i>Rhinelepis aspera</i> Spix & Agassiz, 1829	11	11	23	53	Nativa
<i>Rineloricaria</i> sp.	0	0	23	53	Desconhecida
Pimelodidae					
<i>Hemisorubim platyrhynchos</i> (Valenciennes, 1840)	0	0	16	90	Nativa
<i>Hypophthalmus edentatus</i> Spix & Agassiz, 1829	0	0	29	80	não nativa
<i>Iheringichthys labrosus</i> (Lütken, 1874)	1	0	8	62	Nativa
<i>Pimelodus microstoma</i> Steindachner, 1877	0	0	0	3	Nativa
<i>Pimelodus maculatus</i> La Cèpède, 1803	24	100	87	99	Nativa

Tabela 3 (Continuação). Constância de captura e origem das espécies capturadas dos reservatórios estudados. Migradoras de longa distância destacadas em negrito (segundo Langeani et al. (2007)). TIR: Três Irmãos; ISA: Ilha Solteira; JUP: Jupuí; e PPR: Porto Primavera.

Espécie	TIR	ISA	JUP	PPR	Origem
<i>Pimelodus ornatus</i> Kner, 1858	0	0	11	47	não nativa
<i>Pimelodus</i> sp.	0	8	15	0	Desconhecida
<i>Pinirampus pinirampu</i> (Spix & Agassiz, 1829)	17	49	68	23	Nativa
<i>Pseudoplatystoma corruscans</i> (Spix & Agassiz, 1829)	0	8	4	65	Nativa
<i>Sorubim lima</i> (Bloch & Schneider, 1801)	0	0	4	67	não nativa
<i>Zungaro jahu</i> (Ihering, 1898)	0	2	0	0	Nativa
Pseudopimelodidae					
<i>Pseudopimelodus mangurus</i> (Valenciennes, 1835)	0	0	0	4	Nativa
Perciformes					
Cichlidae					
<i>Astronotus crassipinis</i> Heckel, 1840	23	23	35	7	não nativa
<i>Cichla kelberi</i> Kullander & Ferreira, 2006	63	62	63	91	não nativa
<i>Cichla piquiti</i> Kullander & Ferreira, 2006	56	60	39	29	não nativa
<i>Cichlasoma paranaense</i> Kullander, 1983	14	3	8	0	Nativa
<i>Crenicichla britskii</i> Kullander, 1982	64	45	54	52	Nativa
<i>Crenicichla lepidota</i> Heckel, 1840	0	0	0	3	não nativa
<i>Geophagus brasiliensis</i> (Quoy & Gaimard, 1824)	34	15	35	0	Nativa
<i>Geophagus proximus</i> (Castelnau, 1855)	70	100	72	64	não nativa
<i>Oreochromis niloticus</i> (Linnaeus, 1758)	20	34	9	0	não nativa
<i>Satanoperca pappaterra</i> (Heckel, 1840)	73	88	66	98	não nativa
Scianidae					
<i>Plagioscion squamosissimus</i> (Heckel, 1840)	100	100	100	100	não nativa
Gymnotiformes					
Sternopygidae					
<i>Eigenmannia trilineata</i> López & Castello, 1966	13	3	15	4	nativa
<i>Eigenmannia virescens</i> (Valenciennes, 1836)	1	0	3	0	nativa
Gymnotidae					
<i>Gymnotus carapo</i> Linnaeus, 1758	23	15	37	16	nativa
Rhamphichthyidae					
<i>Rhamphichthys hahni</i> (Meinken, 1937)	0	0	25	29	não nativa
Myliobatiformes					
Potamotrygonidae					
<i>Potamotrygon</i> sp.	0	0	10	1	não nativa
Pleuronectiformes					
Achiridae					
<i>Catathyridium jenynsii</i> (Günter, 1862)	0	0	6	20	não nativa

Os números médios de espécies por reservatório de acordo com os estimadores Jackknife1, ACE e Chao1 são próximos aos valores de riqueza observados, com o reservatório de Jupuí apresentando maiores valores, seguido por Porto Primavera, Três Irmãos e Ilha Solteira, respectivamente (**Figura 3**). Considerando os valores estimados, os valores de completude da amostragem variaram entre 90% e 98%, todos indicando um bom nível de completude de amostragem (Moreno & Halffter, 2000; Cardoso et al., 2009). Os valores estimados

por cada estimador bem como a completude da amostragem para cada reservatório estão descritos na **Tabela 4**.

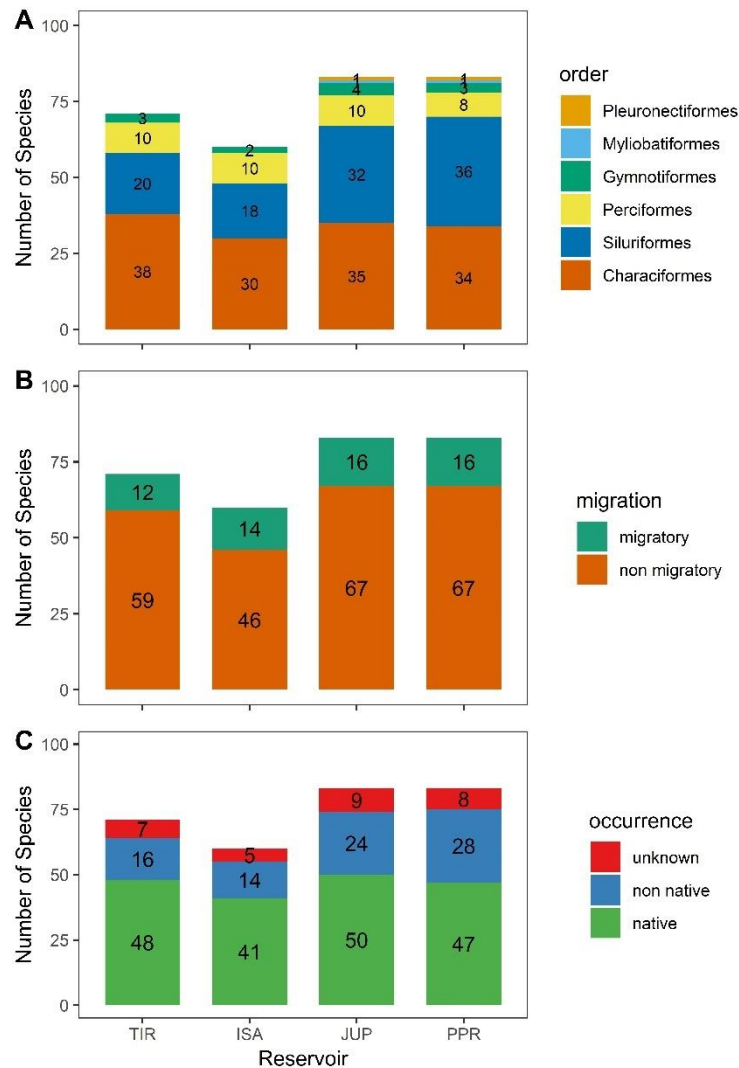


Figura 2. Riqueza de espécies por ordem (A); proporção de nativos e não nativos (B); e status migratório (C), por reservatório (TIR: Três Irmãos, ISA: Ilha Solteira; JUP: Jupuí, PPR: Porto Primavera) na bacia do Alto Rio Paraná, sudeste do Brasil.

As curvas de acumulação para os quatro reservatórios atingiram suas assíntotas, tanto as baseadas em amostragens (**Figura 4**), quanto as baseadas em indivíduos (**Figura 5**). Assim como demonstrado pelos estimadores de riqueza, as curvas demonstram a maior riqueza de espécies nos reservatórios de Porto Primavera e de Jupuí. Esse resultado ainda é corroborado pela extrapolação da riqueza nas curvas com indivíduos como unidade amostral (**Figura 5**).

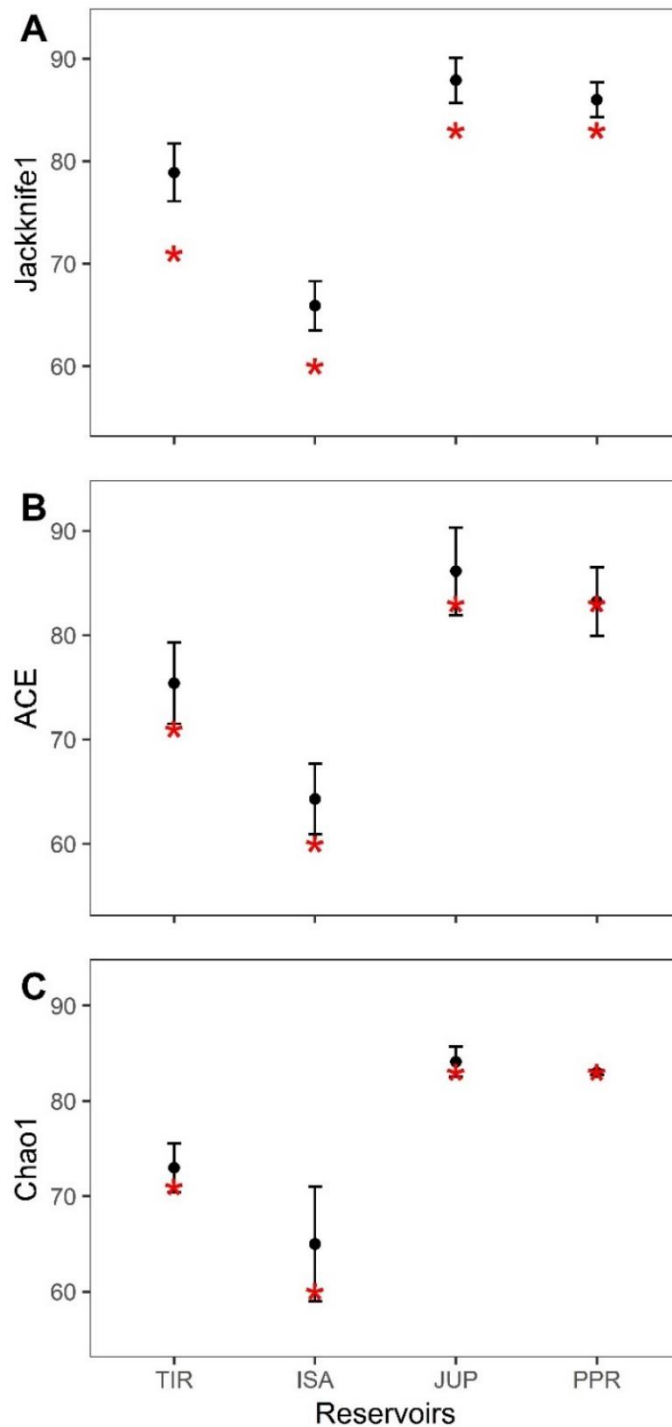


Figura 3. Estimadores de riqueza, (A) Jackknife1, baseados em incidência, ACE (B) e Chao1 (C), baseados em abundância, em cada reservatório da bacia do alto Paraná, Sudeste do Brasil (TIR: Três Irmãos; ISA: Ilha Solteira; JUP: Jupia; PPR: Porto Primavera). O * representa a riqueza observada, os pontos e as barras indicam a média e o erro padrão, respectivamente.

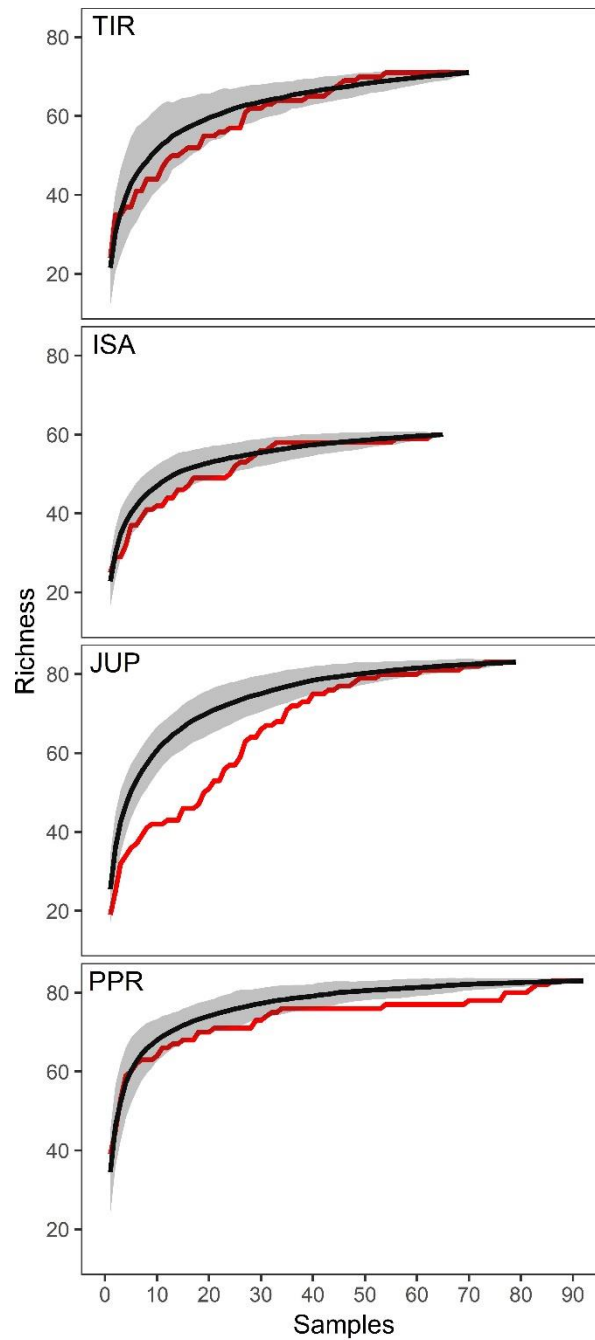


Figura 4. Curvas de acumulação de espécies baseadas em amostras para as assembleias de peixes em cada reservatório da cascata do alto Paraná, Sudeste do Brasil. Linhas vermelhas indicam as curvas do coletor. As linhas pretas indicam as curvas de rarefação, representando as médias das re-amostragens de todas as amostras agrupadas adicionadas em uma ordem aleatória, com a sombra cinza como o desvio padrão. TIR: Três Irmãos; ISA: Ilha Solteira; JUP: Jupiá; PPR: Porto Primavera.

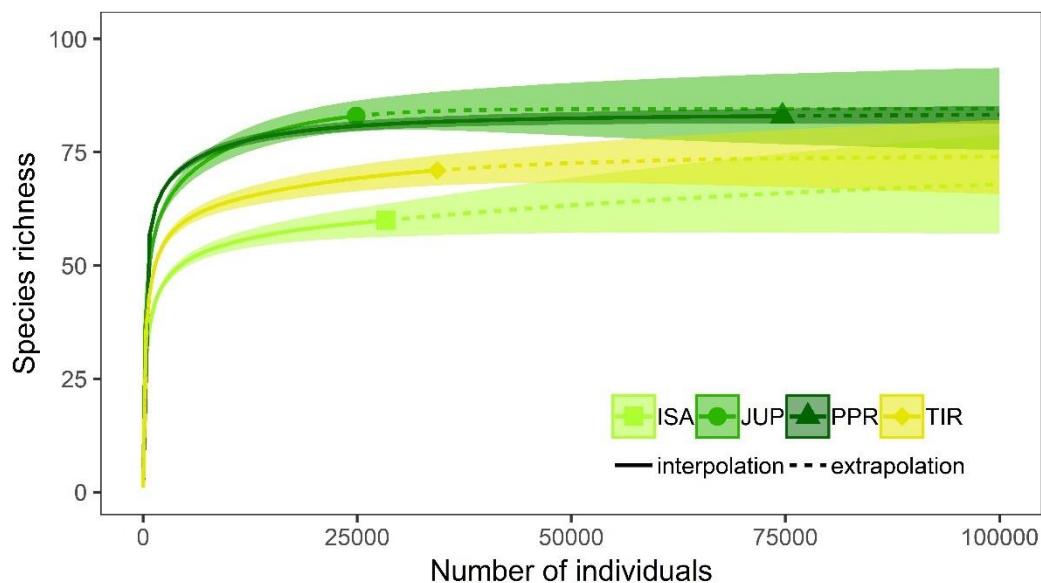


Figura 5. Curvas de acumulação de espécies baseadas em Indivíduos para as assembleias de peixes em cada reservatório da cascata do alto Paraná, Sudeste do Brasil. TIR: Três Irmãos; ISA: Ilha Solteira; JUP: Jupiá; PPR: Porto Primavera.

Tabela 4. Valores de riqueza estimados e completude da amostragem para a cascata e os reservatórios do alto Paraná, Sudeste do Brasil.

Reservatório	Estimador	Valor	SE	Completude %
Cascata	Riqueza	98	0	100
	Chao	98,7	1,3	99,3
	Jackknife1	100	1,4	98
	Bootstrap	99,5	1,1	98,5
Três Irmãos	Riqueza	71	0	100
	Chao	77,4	5,9	91,7
	Jackknife1	78,9	2,8	90
	Bootstrap	74,8	1,7	94,9
Ilha Solteira	Riqueza	60	0	100
	Chao	66	6,5	90,9
	Jackknife1	65,9	2,4	91
	Bootstrap	62,7	1,4	95,7
Jupiá	Riqueza	83	0	100
	Chao	86,1	3,7	96,4
	Jackknife1	87,9	2,2	94,4
	Bootstrap	85,9	1,5	96,7
Porto Primavera	Riqueza	83	0	100
	Chao	85,2	3,4	97,4
	Jackknife1	86	1,7	96,5
	Bootstrap	84,7	1,1	98

Considerando os dados binados para os quatro reservatórios o modelo gambin apresentou o melhor ajuste ($\Delta AIC = 0$, **Tabela 5**). O ajuste do modelo gambin foi robusto para todos os reservatórios de acordo com o teste de ajuste de Qui-quadrado (χ^2) de Pearson ($p > 0.05$, **Tabela 6**).

Tabela 5. Comparação dos AICs dos modelos testados para cada reservatório da cascata do alto Paraná, Sudeste do Brasil (ZSM: Multinomial de Soma Zero; PLN: Poisson log-normal).

Reservatório	Modelo	AIC	Δ AIC	logLik	Δ LogLik	df
Três Irmãos	Gambin	370.3	0.0	-183.2	265.1	2
	Volkov	895.1	524.7	-445.5	2.7	2
	Logseries	897.2	526.9	-447.6	0.7	1
	ZSM	897.4	527.0	-447.7	0.6	1
	PLN	897.5	527.2	-446.7	1.5	2
	log-normal	900.5	530.2	-448.3	0.0	2
Ilha Solteira	Gambin	312.0	0.0	-154.0	215.2	2
	Volkov	737.2	425.2	-366.6	2.6	2
	Logseries	738.2	426.1	-368.1	1.1	1
	ZSM	738.2	426.1	-368.1	1.1	1
	PLN	738.8	426.8	-367.4	1.8	2
	log-normal	742.4	430.4	-369.2	0.0	2
Jupiá	Gambin	422.8	0.0	-209.4	279.1	2
	Volkov	972.1	549.3	-484.0	4.4	2
	ZSM	972.1	549.3	-485.1	3.4	1
	Logseries	972.4	549.6	-485.2	3.3	1
	PLN	975.4	552.6	-485.7	2.7	2
	log-normal	980.9	558.1	-488.5	0.0	2
Porto Primavera	Gambin	434.0	0.0	-215.0	406.2	2
	Volkov	1224.1	790.1	-610.1	11.2	2
	PLN	1226.7	792.7	-611.4	9.8	2
	log-normal	1227.1	793.1	-611.6	9.6	2
	ZSM	1243.8	809.9	-620.9	0.3	1
	Logseries	1244.4	810.4	-621.2	0.0	1

Tabela 6. Parâmetros do modelo gambin ajustados para cada reservatório da cascata do alto Paraná, Sudeste do Brasil.

Reservatório	α	Oitava máx.	Oitava modal	χ^2 (p)	Média (sd)	Mediana (se)
Três Irmãos	3,71	12	4	16,90 (0,15)	3,62 (0,38)	3,54 (0,04)
Ilha Solteira	3,70	12	4	10,67 (0,56)	3,45 (0,37)	3,42 (0,04)
Jupiá	3,96	11	5	17,78 (0,09)	3,46 (0,27)	3,47 (0,03)
Porto Primavera	7,56	10	7	15,00 (0,13)	6,85 (0,72)	6,73 (0,07)

A análise comparativa das SAD ressalta as diferenças entre as assembleias dos quatro reservatórios. Três Irmãos e Ilha Solteira possuem poucas espécies muito abundantes, enquanto que Jupιά apresenta muitas espécies de captura acidental ($C \leq 25\%$). A SAD da assembleia de Porto Primavera, por sua vez, apresenta uma distribuição mais próxima da lognormal, com poucas espécies dominantes e poucas espécies raras, com um elevado número de espécies de abundância intermediária (**Figura 6**). Apesar da diferença entre as SAD, a comparação das assembleias através do parâmetro α do modelo gambin mostra uma maior complexidade da assembleia do reservatório de Porto Primavera em relação aos demais reservatórios (ANOVA, DF = 3; F = 1.280,7; $p < 0.001$, **Tabela 6** e **Figura 7**).

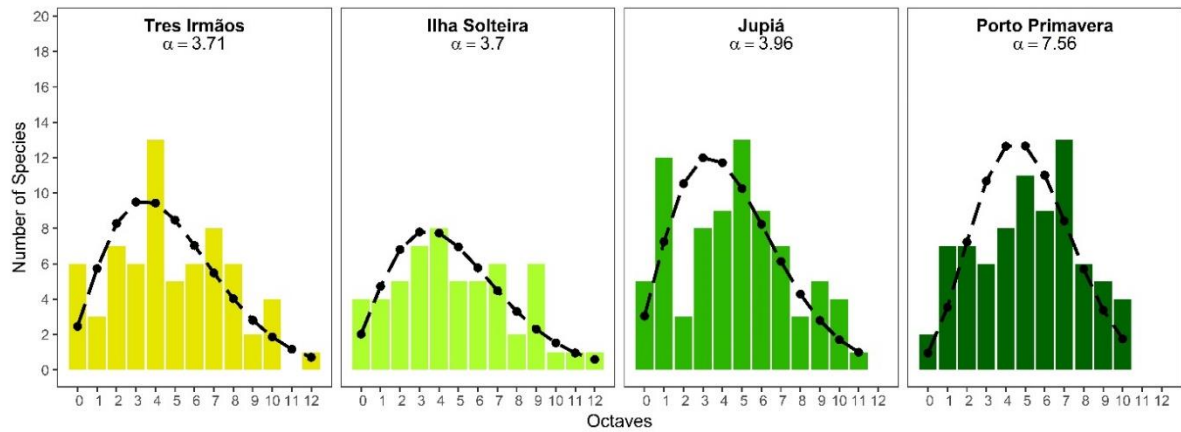


Figura 6. Ajuste da distribuição gambin (pontos pretos) aos dados observados (barras) para os reservatórios de (A) Três Irmãos, (B) Ilha Solteira, (C) Jupiá e (D) Porto Primavera, alto Paraná, Sudeste do Brasil. As oitavas de abundância foram criadas pela transformação \log_2 que duplica o número de classes de abundância dentro de cada oitava. Assim, a oitava 0 contém o número de espécies com 1 indivíduo, a oitava 1 o número de espécies com 2 ou 3 indivíduos, a oitava 2 o número de espécies com 4 a 7 indivíduos e assim por diante.

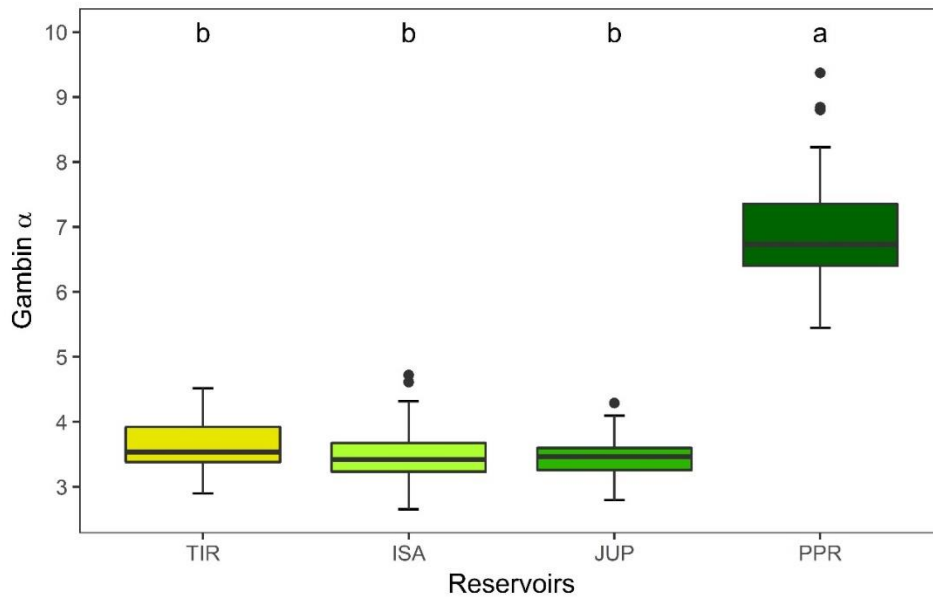


Figura 7. Os valores do parâmetro α da distribuição gambin (padronizados para manter constante o tamanho da amostra) entre os reservatórios (TIR: Três Irmãos, ISA: Ilha Solteira; JUP: Jupiá, PPR: Porto Primavera), alto Paraná, Sudeste do Brasil. Os gráficos da caixa exibem a mediana (linha preta), o primeiro e o terceiro quartis (caixa preta) e os valores mínimo e máximo (bigodes). Letras diferentes significam diferenças de significância de acordo com a ANOVA e o teste post hoc de Tukey HSD.

DISCUSSÃO

Neste estudo nós avaliamos as diferenças na complexidade de assembleias de peixes de quatro reservatórios em cascata no Sudeste do Brasil, utilizando SAC e modelos SAD, e testamos qual modelo SAD tem o melhor ajuste em assembleias de peixes neotropicais. Primeiro, avaliamos a completude do monitoramento e comparamos a riqueza dos reservatórios com o auxílio das SAC. Em seguida, confirmamos nossa previsão de que o modelo gambin possui o melhor ajuste para as assembleias testadas e comparamos a complexidade destas utilizando o parâmetro α do modelo gambin, que corroborou nossa previsão de uma maior complexidade da ictiofauna no reservatório de Porto Primavera.

As SAC permitem comparar diferentes assembleias (Gotelli & Colwell, 2001), avaliar a completude de um inventário/monitoramento (Moreno & Halffter, 2000) e avaliar a necessidade e os benefícios de amostragens adicionais (Deng et al., 2015). A avaliação da completude de um inventário/monitoramento pode fornecer uma medida padronizada e confiável de riqueza, o que permite comparações significativas entre ambientes, mesmo quando o esforço amostral empregado não é igual (Moreno & Halffter, 2000). O monitoramento realizado na cascata avaliada apresentou uma completude maior do que os 90% sugeridos por Moreno & Halffter (2000) como nível considerando satisfatório para os três estimadores utilizados neste estudo, o que valida as comparações e inferências obtidas a partir de nossos resultados.

Os modelos SAD são utilizados há muito tempo na ecologia de comunidades (Preston, 1948) e os constantes avanços teóricos e computacionais (McGill et al., 2007; Matthews & Whittaker, 2014; Matthews et al., 2015) permitem uma ampliação de suas aplicações (Fattorini et al., 2016; Matthews et al., 2017). Entretanto, acabam preteridos em favor dos índices de diversidade, que condensam muito a informação, o que leva a uma diminuição na capacidade de interpretação (Sæther et al., 2013; Matthews et al., 2015). Desta forma, são necessárias ferramentas adicionais para uma avaliação mais completa, uma vez que caracterizar a estrutura de uma comunidade ecológica, bem como compará-las é uma tarefa árdua, uma vez que as comunidades são complexas. Assim, avaliar o espectro da comunidade como um todo, utilizando os modelos SAD é uma abordagem mais elucidativa (Matthews et al., 2015).

O formato lognormal da SAD de Porto Primavera (**Figura 6**) indica uma comunidade estabilizada pela influência de diversos fatores ecológicos que em conjunto geram essa distribuição (Sizling et al., 2009; Ulrich et al., 2010). Em Jupuí a SAD tende também ao formato lognormal, mas se diferencia pelo alto número de espécies de captura accidental, o que tende a uma inclinação para esquerda da curva. Ilha Solteira e de forma ainda mais marcante Três Irmãos, possuem poucas espécies muito dominantes, o que faz com que as SAD apresentem mais oitavas do que as SAD de Jupuí e Porto Primavera, apesar de apresentarem um número menor de espécies.

O reservatório de Jupuí, embora menor e com menor diversidade de habitats, apresentou a mesma riqueza de espécies em comparação com Porto Primavera, apesar de um menor esforço amostral (79 e 92 coletas, respectivamente). Entretanto, as coletas em Jupuí ocorreram em maior intervalo de tempo (21 e 17 anos, respectivamente). A forma como se dá o aumento da curva do coletor (**Figura 4**) corrobora essa inferência, uma vez que é mais gradual e com maior inclinação se comparada à curva de Porto Primavera. Jupuí também apresenta um maior número de espécies accidentais ($C \leq 25\%$, **Tabela 1**) em relação a Porto Primavera (47 e 33, respectivamente), o que é evidenciado pelos SADs (**Figura 6**). Tais condições possivelmente explicam esses valores de riqueza.

O parâmetro α do modelo Gambin reflete a complexidade dos processos que estruturam a comunidade (Ugland et al., 2007). Valores de α pequenos indicam uma distribuição unimodal com inclinação positiva, i.e., altas densidades em menores abundâncias (Fattorini et al., 2016), com um maior número de espécies accidentais e poucas muito abundantes. Por outro lado, valores maiores, como o caso do reservatório de Porto Primavera, indicam uma distribuição próxima à lognormal em escala logaritimizada de abundâncias (Ugland et al., 2007; Matthews et al., 2014) em uma comunidade mais complexa quando comparada aos outros reservatórios deste estudo. Quanto maior o α , menor a quantidade de espécies de captura accidental e maior o número de espécies de abundância intermediária com poucas espécies muito abundantes (Matthews et al., 2014; Fattorini et al., 2016). Considerando o alto α e sua relação com a complexidade das interações da comunidade com o ambiente (Ugland et al., 2007), isso demonstra a maior complexidade de habitats encontrada em Porto Primavera. A presença de tributários importantes como sítios de reprodução (da Silva

et al., 2015) atuando como habitats-fonte e mantendo a diversidade como um todo do reservatório (Marques et al., 2018) contribui para o maior valor de α . Os reservatórios de Jupuíá, Ilha Solteira e Três Irmãos, apesar possuírem tamanho, idade e riqueza e distribuição de espécies diferentes, possuem comunidades com uma complexidade similar, de acordo com a comparação dos parâmetros α .

A existência de afluentes conservados parece ser a principal variável que influencia na diferença na estrutura e complexidade das comunidades dos reservatórios analisados. Desta forma, medidas como a criação de unidades de conservação nos trechos não barrados desses tributários ainda podem ser tomadas (Azevedo-Santos et al., 2018), visando a manutenção de populações viáveis de espécies migradoras no reservatório de Porto Primavera, o único a montante da planície de inundação com tributários preservados que atuam como habitats-fonte para a região (da Silva et al., 2015; Marques et al., 2018).

REFERÊNCIAS

- Abell, R., Thieme, M. L., Revenga, C., Bryer, M., Kottelat, M., Bogutskaya, N., . . . Bussing, W. (2008). Freshwater ecoregions of the world: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *BioScience*, 58(5), 403-414.
- Agostinho, A. A., Gomes, L. C., & Pelicice, F. M. (2007). *Ecologia e manejo de recursos pesqueiros em reservatórios do Brasil*. Maringá, PR: EDUEM.
- Agostinho, A. A., Pelicice, F. M., & Gomes, L. C. (2008). Dams and the fish fauna of the Neotropical region: impacts and management related to diversity and fisheries. *Braz J Biol*, 68(4 Suppl), 1119-1132. doi:10.1590/S1519-69842008000500019
- Azevedo-Santos, V. M., Frederico, R. G., Fagundes, C. K., Pompeu, P. S., Pelicice, F. M., Padial, A. A., . . . Cowie, R. (2018). Protected areas: A focus on Brazilian freshwater biodiversity. *Diversity and Distributions*. doi:10.1111/ddi.12871
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach* (2nd ed.). New York: Springer-Verlag

- Cardoso, P., Aranda, S. C., Lobo, J. M., Dinis, F., Gaspar, C., & Borges, P. A. V. (2009). A spatial scale assessment of habitat effects on arthropod communities of an oceanic island. *Acta Oecologica*, 35(5), 590-597. doi:10.1016/j.actao.2009.05.005
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K., & Ellison, A. M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84(1), 45-67. doi:10.1890/13-0133.1
- da Silva, P. S., Assumpção, L., Lima, A. F., Makrakis, M. C., Makrakis, S., & Dias, J. H. P. (2011). Distribuição espacial e temporal de ovos e larvas de peixes no rio Aguapeí SP, alto rio Paraná. *Forum Ambiental da Alta Paulista*, 7(3), 462-478.
- da Silva, P. S., Makrakis, M. C., Miranda, L. E., Makrakis, S., Assumpção, L., Paula, S., . . . Marques, H. (2015). Importance of Reservoir Tributaries to Spawning of Migratory Fish in the Upper Paraná River. *River Research and Applications*, 31(3), 313-322. doi:10.1002/rra.2755
- Dajoz, R. (1983). *Ecologia geral*. Petrópolis: Vozes.
- Deng, C., Daley, T., & Smith, A. (2015). Applications of species accumulation curves in large-scale biological data analysis. *Quantitative Biology*, 3(3), 135-144. doi:10.1007/s40484-015-0049-7
- Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z., Knowler, D. J., Leveque, C., . . . Sullivan, C. A. (2006). Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biol Rev Camb Philos Soc*, 81(2), 163-182. doi:10.1017/S1464793105006950
- Fattorini, S., Rigal, F., Cardoso, P., & Borges, P. A. V. (2016). Using species abundance distribution models and diversity indices for biogeographical analyses. *Acta Oecologica*, 70, 21-28. doi:10.1016/j.actao.2015.11.003
- Gotelli, N. J., & Colwell, R. K. (2001). Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species Riqueza. *Ecology Letters*, 4(379-391).

- Gray, J. S., Bjorgesæter, A., & Ugland, K. I. (2006). On plotting species abundance distributions. *J Anim Ecol*, 75(3), 752-756. doi:10.1111/j.1365-2656.2006.01095.x
- Hortal, J., Borges, P. A. V., & Gaspar, C. (2006). Evaluating the performance of species Riqueza estimators: sensitivity to sample grain size. *Journal of Animal Ecology*, 75(1), 274-287. doi:10.1111/j.1365-2656.2006.01048.x
- Hsieh, T. C., Ma, K. H., & Chao, A. (2016). iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12), 1451-1456. doi:10.1111/2041-210x.12613
- Hubbell, S. P. (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*: Princeton University Press.
- Lima, A. F., Makrakis, M. C., Silva, P. S., V., A. A., Makrakis, S., Assumpção, L., . . . Dias, J. H. P. (2013). Padrões de distribuição e ocorrência espaço-temporal de ovos e larvas de peixes nos rios Pardo e Anhanduí, bacia do alto rio Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Biociências*, 11(1), 7-13.
- MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, NJ: Princeton Univ. Press.
- Magurran, A. E. (2004). *Measuring Biological Diversity*. Oxford, UK: Blackwell Publishing.
- Makrakis, M. C., Da Silva, P. S., Makrakis, S., Lima, A. F., Assumpção, L., Paula, S., . . . Dias, J. H. P. (2012). Spawning and nursery habitats of neotropical fish species in the tributaries of a regulated river. In K. Pourali & V. N. Raad (Eds.), *Larvae: Morphology, biology and life cycle* (pp. 153-166). New York: Nova Science Publishers.
- Marques, H., Dias, J. H. P., Perbiche-Neves, G., Kashiwaqui, E. A. L., & Ramos, I. P. (2018). Importance of dam-free tributaries for conserving fish biodiversity in Neotropical reservoirs. *Biological Conservation*, 224, 347-354. doi:10.1016/j.biocon.2018.05.027
- Matthews, T. J., Borges, P. A. V., de Azevedo, E. B., & Whittaker, R. J. (2017). A biogeographical perspective on species abundance distributions: recent

advances and opportunities for future research. *Journal of Biogeography*, n/a-n/a. doi:10.1111/jbi.13008

Matthews, T. J., Borregaard, M. K., Ugland, K. I., Borges, P. A. V., Rigal, F., Cardoso, P., & Whittaker, R. J. (2014). The gambin model provides a superior fit to species abundance distributions with a single free parameter: evidence, implementation and interpretation. *Ecography*, 37(10), 1002-1011. doi:10.1111/ecog.00861

Matthews, T. J., & Whittaker, R. J. (2014). Fitting and comparing competing models of the species abundance distribution: assessment and prospect. *Frontiers of Biogeography*, 6(2).

Matthews, T. J., Whittaker, R. J., & Fuller, R. (2015). REVIEW: On the species abundance distribution in applied ecology and biodiversity management. *Journal of Applied Ecology*, 52(2), 443-454. doi:10.1111/1365-2664.12380

McGill, B. J., Etienne, R. S., Gray, J. S., Alonso, D., Anderson, M. J., Benecha, H. K., . . . White, E. P. (2007). Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecol Lett*, 10(10), 995-1015. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01094.x

Moreno, C. E., & Halffter, G. (2000). Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology*, 37(1), 149-158. doi:10.1046/j.1365-2664.2000.00483.x

Moreno, C. E., & Halffter, G. (2001). On the measure of sampling effort used in species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology*, 38(2), 487-490. doi:10.1046/j.1365-2664.2001.00590.x

Moretto, E. M., Marciano, F. T., Velludo, M. R., Fenerich-Verani, N., Espíndola, E. L. G., & Rocha, O. (2008). The recent occurrence, establishment and potential impact of *Geophagus proximus* (Cichlidae: Perciformes) in the Tietê River reservoirs: an Amazonian fish species introduced in the Paraná Basin (Brazil). *Biodiversity and Conservation*, 17(12), 3013-3025. doi:10.1007/s10531-008-9413-5

- Nilsson, C., Reidy, C. A., Dynesius, M., & Revenga, C. (2005). Fragmentation and flow regulation of the world's large river systems. *Science*, *308*(5720), 405-408. doi:10.1126/science.1107887
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., . . . Wagner, H. (2016). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.4-1.
- Poff, N. L., Olden, J. D., Merritt, D. M., & Pepin, D. M. (2007). Homogenization of regional river dynamics by dams and global biodiversity implications. *Proc Natl Acad Sci U S A*, *104*(14), 5732-5737. doi:10.1073/pnas.0609812104
- Prado, P. I., Miranda, M. D., & Chalom, A. (2016). *sads: Maximum Likelihood Models for Species Abundance Distributions*. R package version 0.3.1.
- Preston, F. W. (1948). The Commonness, And Rarity, of Species. *Ecology*, *29*(3), 254-283. doi:10.2307/1930989
- Pulliam, H. R. (1988). Sources, Sinks, and Population Regulation. *The American Naturalist*, *132*(5), 652-661. doi:10.1086/284880
- Purvis, A., & Hector, A. (2000). Getting the measure of biodiversity. *Nature*, *405*(6783), 212-219. doi:10.1038/35012221
- Sæther, B.-E., Engen, S., & Grøtan, V. (2013). Species diversity and community similarity in fluctuating environments: parametric approaches using species abundance distributions. *Journal of Animal Ecology*, *82*(4), 721-738. doi:doi:10.1111/1365-2656.12068
- Sizling, A. L., Storch, D., Sizlingova, E., Reif, J., & Gaston, K. J. (2009). Species abundance distribution results from a spatial analogy of central limit theorem. *Proc Natl Acad Sci U S A*, *106*(16), 6691-6695. doi:10.1073/pnas.0810096106
- Stevaux, J. C., Souza-Filho, E. E., & Jabur, I. C. (1997). A história quaternária do rio Paraná em seu alto curso. In A. E. A. M. Vazzoler, A. A. Agostinho, & N. S. Hahn (Eds.), *A Planície de Inundação do Alto Rio Paraná. Aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos* (pp. 47-72). Maringá: EDUEM.
- Team, R. C. (2016). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria. Retrieved from <https://www.R-project.org/>

- Ugland, K. I., Lamshead, P. J. D., McGill, B., Gray, J. S., O'Dea, N., Ladle, R. J., & Whittaker, R. J. (2007). Modelling dimensionality in species abundance distributions: description and evaluation of the Gambin model. *Evolutionary Ecology Research*, 9, 313–324.
- Ulrich, W., Ollik, M., & Ugland, K. I. (2010). A meta-analysis of species-abundance distributions. *Oikos*, 119(7), 1149-1155. doi:10.1111/j.1600-0706.2009.18236.x
- Volkov, I., Banavar, J. R., Hubbell, S. P., & Maritan, A. (2003). Neutral theory and relative species abundance in ecology. *Nature*, 424(6952), 1035-1037. doi:10.1038/nature01883
- Willott, S. J. (2001). Species accumulation curves and the measure of sampling effort. *Journal of Applied Ecology*, 38(2), 484-486. doi:10.1046/j.1365-2664.2001.00589.x
- Winemiller, K. O., McIntyre, P. B., Castello, L., Fluet-Chouinard, E., Giarrizzo, T., Nam, S., . . . Saenz, L. (2016). DEVELOPMENT AND ENVIRONMENT. Balancing hydropower and biodiversity in the Amazon, Congo, and Mekong. *Science*, 351(6269), 128-129. doi:10.1126/science.aac7082

CAPÍTULO 2

A importância de tributários livres de barramentos para a conservação da biodiversidade de peixes em reservatórios Neotropicais

Capítulo publicado na revista *Biological Conservation*: MARQUES, H., DIAS, J. H. P., PERBICHE-NEVES, G., KASHIWAQUI, E. A. L. & RAMOS, I. P. 2018. Importance of dam-free tributaries for conserving fish biodiversity in Neotropical reservoirs. *Biological Conservation*, 224, 347-354.

RESUMO

Barragens modificam a dinâmica hidrológica, os padrões de produtividade biológica e a distribuição espaço-temporal dos organismos. Por outro lado, tributários podem funcionar como áreas fonte em reservatórios, uma vez que abrigam sítios de desova e desenvolvimento inicial para espécies nativas de peixes. Analisamos a série temporal dos primeiros 14 anos após a formação do reservatório de Porto Primavera, com tributários livres no Sudeste do Brasil. Para analisar a influência da formação do reservatório sobre a assembleia de peixes avaliamos a abundância (CPUE = captura por unidade de esforço) e as diversidades α (riqueza de espécies e índice de Shannon-Wiener) e β (dissimilaridade de Sørensen e *turnover*) em quatro locais de amostragem ao longo do reservatório. Não foi verificada tendência de decréscimo da diversidade β ao longo do tempo, em relação ao ano inicial, ou entre os locais. Embora tenham ocorrido os distúrbios esperados no trecho lacustre, os locais situados próximos à foz dos tributários apresentaram assembleias de peixes resistentes, compensando os resultados na avaliação geral. Atribuímos essa variação não usual dos atributos ecológicos à uma provável dinâmica demográfica de fontes e sumidouros, com os tributários não barrados sendo as fontes e o reservatório o sumidouro para espécies nativas. Destacamos que a presença desses tributários tem minimizado a tendência esperada de homogeneização biótica. Assim, a preservação desses tributários é imperativa, uma vez que eles contribuem para a manutenção da biodiversidade nas áreas impactadas pelo barramento. A inclusão dessa agenda nos programas de manejo ambiental e no planejamento de novos empreendimentos poderá possibilitar um equilíbrio entre a demanda de produção elétrica e a conservação da diversidade da ictiofauna.

Palavras-chave: diversidade, reservatórios, monitoramento de longo termo, ictiofauna, tributários, homogeneização.

ABSTRACT

Dams change the hydrological dynamics, patterns of biological production and distribution of organisms in space and time. In contrast, tributary rivers can function as source areas in reservoirs, since they harbor spawning and early development grounds for native fish species. Here, we analyze a time series of the first 14 years after the impoundment of the Porto Primavera Reservoir, a large reservoir with free tributaries in southeastern Brazil. To evaluate the impact of damming on the fish assemblage, we evaluated the abundance (catch per unit effort, CPUE) and α (species richness and Shannon-Wiener index) and β (Sørensen dissimilarity and turnover) diversity of four sites distributed along the reservoir. Overall, there was no decreasing trend in the α diversity and no increasing trend in the β diversity relative to the initial year or among the sites over time. Despite the expected disturbance in the fish assemblage at the lacustrine site, the sites located near the tributary mouths presented resistant fish assemblages, compensating the results of the overall assessment. We attribute this unusual variation in the ecological attributes to source-sink demographic dynamics, with the undammed tributaries as the source and the reservoir as the sink for native species. We highlight that the presence of these rivers minimized the expected trend towards biotic homogenization, and the preservation of the tributaries is imperative since they contribute to diversity maintenance in areas that are already impacted by damming. The inclusion of this agenda in environmental management programs and new impoundment plans will allow a balance between the demand for electricity production and the conservation of fish diversity.

Keywords: diversity, impoundments, long-term monitoring, fish fauna, tributaries, homogenization.

INTRODUÇÃO

O barramento de rios causa a homogeneização da dinâmica fluvial pela redução da intensidade de cheias e secas e a variação interanual de fluxos (Poff et al., 2007). Além disso, a formação de reservatórios fragmenta habitats, reduz a conectividade fluvial (Nilsson et al., 2005), e restringe o acesso dos peixes às áreas de desenvolvimento inicial e alimentação (Winemiller et al., 2016). Esse processo antrópico representa uma das mais drásticas mudanças de habitat (Agostinho et al., 2008; Agostinho et al., 2016), uma vez que modifica a dinâmica hidrológica natural, as variáveis limnológicas, os padrões de produtividade biológica e de distribuição espacial e temporal dos organismos (Nilsson et al., 2005). Esses efeitos mudam drasticamente vários aspectos da ictiofauna nativa, resultando em consequências para a abundância e composição de espécies, com redução da riqueza (Agostinho et al., 2007; Agostinho et al., 2008; Agostinho et al., 2016). Espécies migratórias são mais severamente afetadas, pelo impedimento das migrações reprodutivas e da completude de seus ciclos de vida (Agostinho et al., 2016; Winemiller et al., 2016). Por outro lado, algumas espécies oportunistas e sedentárias, com ciclos de vida curtos e hábitos alimentares generalistas, são favorecidas sob as novas condições, podendo proliferar (Agostinho et al., 2008; Agostinho et al., 2016). Além disso, barramentos favorecem a homogeneização da biota aquática (Rahel, 2002; Olden & Poff, 2004; Vitule et al., 2009; Petesse & Petrere Jr, 2012; Vitule et al., 2012). Isso resulta da interação de três processos: a introdução de espécies não nativas, a eliminação de espécies nativas e as mudanças de habitat, que facilita os dois processos anteriores (Rahel, 2002).

Independente dos impactos causados por atividades humanas e a consequente perda de diversidade biológica (Magurran & Dornelas, 2010), há uma tendência de variação natural dessa diversidade ao longo do tempo, em maior ou menor amplitude (Magurran et al., 2010; Magurran & Dornelas, 2010; Magurran & Henderson, 2010). Essa variação natural é importante para a manutenção da diversidade em nível de comunidade (Magurran & Henderson, 2010) e ocorre em função das condições ambientais, refletindo processos ecológicos e evolucionários (Magurran & Dornelas, 2010). Embora seja bem conhecido que comunidades ecológicas sofrem variações temporais, ainda há poucas informações sobre como essas mudanças ocorrem ao longo do tempo (Magurran & Henderson, 2010). Dessa forma, o desafio é distinguir

as variações causadas por processos naturais daquelas de origem antrópica (Magurran et al., 2010).

Nesse sentido, monitoramentos de longo termo são indispensáveis, uma vez que permitem o entendimento de mudanças temporais na biodiversidade, possibilitando detectar e monitorar os impactos antrópicos subjacentes a esses processos (Magurran et al., 2010). Em ambientes impactados como rios represados, são necessários estudos de longo termo para a determinação dos principais fatores que influenciam a estrutura faunística (Říha et al., 2009). Esses estudos também podem fornecer informações sobre as respostas da ictiofauna às perturbações ao longo do tempo e são necessárias para medidas de manejo e conservação (Gido et al., 2000). Complementarmente, dados de longo termo possibilitam verificar hipóteses relacionadas aos processos de sucessão ecológica e relações diversidade/estabilidade (Magurran et al., 2010; Mellin et al., 2014).

Em modelos de metacomunidade, onde um grande número de espécies ocupa habitats diversificados, comunidades estruturalmente distintas podem oferecer respostas diferenciadas a variações ambientais, uma vez que flutuações negativas em uma comunidade podem ser compensadas por flutuações positivas em outra, incrementando a resiliência da metacomunidade como um todo (Mellin et al., 2014). Um conjunto de dinâmicas demográficas em um modelo de fonte e sumidouro, onde populações que vivem em ambientes espacialmente heterogêneos selecionam habitats com base nas diferenças de qualidade ambiental (Pulliam, 1988), pode atingir esse processo. Nesse sentido, estudos recentes vêm demonstrando que tributários podem funcionar como áreas fonte em reservatórios, uma vez que abrigam áreas de desova e desenvolvimento inicial para assembleias de peixes (da Silva et al., 2015; Nunes et al., 2015; Angulo-Valencia et al., 2016; Ferreira et al., 2016; Kruk et al., 2017), o que é essencial para a conservação da ictiofauna.

A bacia hidrográfica do alto Paraná é uma das mais represadas do mundo (Agostinho et al., 2004), com pelo menos 150 grandes barragens (Stevaux et al., 2009) e sofre efeitos cumulativos de mudanças no uso do solo, poluição e introdução de espécies (Agostinho et al., 2008). É a bacia mais estudada bacia da região Neotropical (Agostinho et al., 2008), entretanto, pouco é conhecido sobre os efeitos de longo prazo dos represamentos sobre as diversidades α e β da ictiofauna. Especialmente em reservatórios com tributários não regulados, que podem exercer o papel de áreas

fonte (Nunes et al., 2015; Angulo-Valencia et al., 2016; Ferreira et al., 2016), essas informações são importantes por poderem subsidiar medidas de manejo visando a conservação desses tributários.

O objetivo deste estudo foi avaliar os efeitos de longo prazo do represamento sobre a estrutura da ictiofauna de um grande reservatório com tributários pouco regulados ou isentos de regulação, avaliando as tendências das diversidades α e β de suas assembleias de peixes ao longo de um período de 14 anos. Espera-se que, devido à presença de tributários preservados, com regimes hidrológicos naturais, as tendências de redução da diversidade α e aumento da diversidade β possam ser reduzidas, o que possibilitaria minimizar o impacto do represamento sobre a ictiofauna.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo

O rio Paraná está entre os 10 maiores do mundo em vazão e é a segunda maior drenagem da América do Sul (Stevaux et al., 1997). O alto Paraná abrange o terço superior dessa bacia (Abell et al., 2008), com área de 891.000 km², equivalendo a 10,5% da área total do Brasil (Agostinho et al., 2008). Trata-se do trecho da bacia a montante das Sete Quedas, que foram submersas com a formação do reservatório de Itaipu em 1982. Esse evento induziu uma invasão massiva de espécies do baixo Paraná (Júlio Jr. et al., 2009), o que resultou em homogeneização biótica (Vitule et al., 2012). O reservatório de Porto Primavera está localizado na planície aluvial do alto Paraná, Sudeste do Brasil (**Figura 1**). Foi formado com a finalidade de geração hidroelétrica e iniciou sua operação em março de 1999. Com comprimento de 10.186 m, é a barragem mais extensa do Brasil. Conta com um sistema de passagem para peixes do tipo degrau-tanque com orifícios (Makrakis et al., 2007; Wagner et al., 2012). O reservatório foi formado em dois estágios, com o primeiro (cota 253 m acima do nível do mar) completado em dezembro de 1998 e o segundo (cota 257 m) atingido em março de 2001. O reservatório opera em sistema de fio d'água, com variações muito pequenas do nível da água (< 0,4 m) e vazão média de longo termo de 6.981 m³.s⁻¹ e tempo médio de residência da água de 33,9 dias. Em função de sua área, Porto Primavera é o maior reservatório da bacia do alto Paraná, com comprimento de

270 km, área de 2.040 km² e profundidade média de 6.8 m, com bacia de drenagem de 572.480 km² (Shibatta & Dias, 2006).

Existem quatro tributários maiores, sem regulação de fluxo ou com regulação de baixa intensidade, que afluem ao reservatório (**Figura 1**). Os rios Verde (com bacia de drenagem de 24.184 km² e vazão média de 222 m³.s⁻¹) e Pardo (39.419 km²; 359 m³.s⁻¹) estão na margem direita, e os rios Aguapeí (13.196 km²; 98 m³.s⁻¹) e Peixe (10.769 km²; 84 m³.s⁻¹) se localizam na margem esquerda.

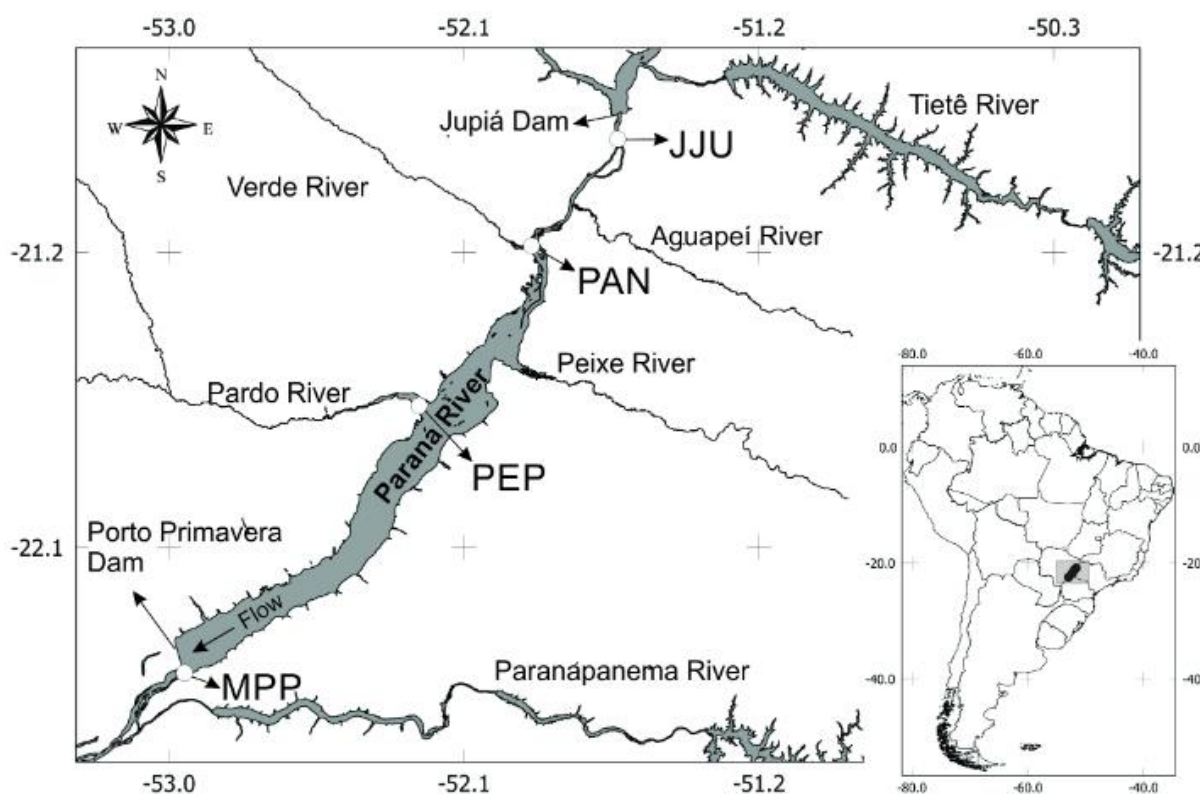


Figura 1. Locais de coleta no reservatório de Porto Primavera, alto Paraná, Sudeste do Brasil. JJU: Jusante Jupia (zona lítica); PAN: Panorama, e PEP: Presidente Epitácio (zona de transição); e MPP: Montante Porto Primavera (zona lântica).

Coletas e análise dos dados

Foram realizadas coletas trimestrais em quatro pontos (**Figura 1**) entre 1999 e 2012 (coordenadas e descrições de cada ponto estão na **Tabela S1**). Dados dos anos de 2002 e 2010 não foram utilizadas devido à falta de padronização de coletas. Os peixes foram coletados com redes de emalhar (malhas 30 a 200 mm – ver **Tabela S2** para descrição detalhada) dispostas 24 h em cada ponto.

Com base na matriz de abundância dos exemplares coletados em cada local, por 1.000 m² de rede a cada 24 horas, foi gerada a captura por unidade de esforço (CPUE). Os dados de CPUE foram log-transformados para atender os pressupostos dos testes paramétricos. Todas as análises foram realizadas com o software R (R Development Core Team, 2016). A partir das matrizes de CPUE agrupadas anualmente foi calculado o índice de diversidade de Shannon-Wiener (H'), conforme Magurran (2004). Para calcular a riqueza de espécies, o esforço entre coletas foi padronizado com uso da função de rarefação do pacote *vegan* (Oksanen et al., 2016).

Para avaliar as tendências temporais da diversidade α (usando riqueza rarefeita de espécies e índice de Shannon-Wiener como medidas), abundância (\log_{10} CPUE) e diversidade β , foram usadas regressões de quadrados mínimos ordinários (OLS) (Magurran et al., 2015). A diversidade β indica o processo de homogeneização (Magurran et al., 2015), e foi medida pela dissimilaridade de Sørensen e seu componente *turnover* (Baselga, 2010), sendo ambos calculados em relação ao primeiro ano do represamento (1999), com uso da função *beta.pair* no pacote *betapart* (Baselga & Orme, 2012). A seguir, foi utilizada a função *beta.multi-function* do pacote *betapart* para computar, ano a ano, a dissimilaridade de Sørensen para todos os locais de coleta. Para verificar eventuais diferenças de tendências entre os locais, as regressões foram executadas para cada local. A seguir foram analisadas as tendências da diversidade α para espécies nativas e não nativas separadamente. Para avaliar a variância temporal e espacial da riqueza rarefeita de espécies, índice de Shannon-Wiener e abundância (\log_{10} CPUE), foram executadas análises de variância (*one-way* ANOVA) usando esses atributos como variáveis resposta. Os locais de coleta foram considerados como réplicas das variáveis explanatórias (coletas anuais) na avaliação temporal, e as coletas anuais como réplicas da variável explanatória (locais de coleta) na avaliação espacial. Para as comparações par a par, quando a ANOVA mostrou diferenças significativas para $p < 0.05$, foram realizadas análise *post hoc* entre os fatores (p. ex., os locais de coleta na análise espacial) com uso de diferenças mínimas significantes de Fisher (LSD).

As diferenças das assembleias de peixes entre os locais de coleta foram quantificadas por ordenação multidimensional não métrica (NMDS), utilizando a função *metaMDS()* do pacote *vegan* (Dixon, 2003), baseada no índice de dissimilaridade de Bray-Curtis. Essa análise é recomendada para a ordenação de

comunidades com NMDS randomizada múltiplas vezes, comparando todos os resultados e encerrando após obter duas vezes solução similar com mínimo *stress* (Oksanen et al., 2016). Após a ordenação, foi utilizado o procedimento de permutação de múltiplas respostas (MRPP, McCune & Grace (2002)) baseado na distância euclidiana, com 999 permutações, para verificar se os locais de coleta apresentaram agrupamento significativo em espaço bidimensional NMDS (função *mrpp()*, pacote *vegan* (Oksanen et al., 2016)).

Para quantificar a variância da estrutura da assembleia de peixes nos locais de coleta (também uma medida da diversidade β , como descrito por Anderson et al. (2006)), foi utilizada a função *betadisper()*, com a distância de Bray-Curtis, do pacote *vegan* (Oksanen et al., 2016). Para testar se ocorreram diferenças de variância entre os locais de coleta foi utilizado um teste de permutação (função *permutest()* com 999 permutações, pacote *vegan*), incluindo comparações par a par. Este teste permuta os resíduos do modelo de *betadisper* para gerar uma distribuição da permutação de F, considerando a hipótese nula de não haver diferença nas dispersões entre os grupos. Todas as análises foram realizadas em R (R Core Team, 2016).

RESULTADOS

Foram coletados 30.731 exemplares, distribuídos em seis ordens, 23 famílias e 79 taxa (**Tabela S3**). Characiformes e Siluriformes foram as ordens mais especiosas, com 34 (43%) e 33 (42%) espécies respectivamente. As demais ordens foram Perciformes, com sete espécies (9%), Gymnotiformes, com três espécies (4%), e Pleuronectiformes e Myliobatiformes, com uma espécie cada (1%). As espécies nativas foram predominantes, com 46 espécies (58,2%), enquanto 24 espécies (30,4%) foram não nativas e nove taxa (11,4%) foram identificados apenas até o nível de gênero.

Após a formação do reservatório, cinco espécies que não haviam sido coletadas entre os períodos de enchimento foram amostradas: as não nativas *Geophagus proximus*, *Hemiodus orthonops*, *Cichla piquiti* e *Triportheus nematurus* e a nativa *Salminus hilarii*. As outras 20 espécies não nativas estavam presentes antes de 2001. De modo similar, 13 espécies presentes no período inicial (1999 a 2001), não foram coletadas após 2009 (*Roeboides descavadensis*, *Leporinus striatus*,

Rhinodoras dorbignyi, *Hypostomus* sp.4, *Pimelodella* sp.1, *Moenkhausia intermedia*, *Astyanax* sp., *Hypostomus ancistroides*, *Callichthys callichthys*, *Eigenmannia trilineata*, *Hoplerythrinus unitaeniatus* e *Parodon nasus*, em ordem decrescente de abundância). Desses, apenas *R. descalfadensis* estava entre as 30 espécies mais abundantes no período de enchimento.

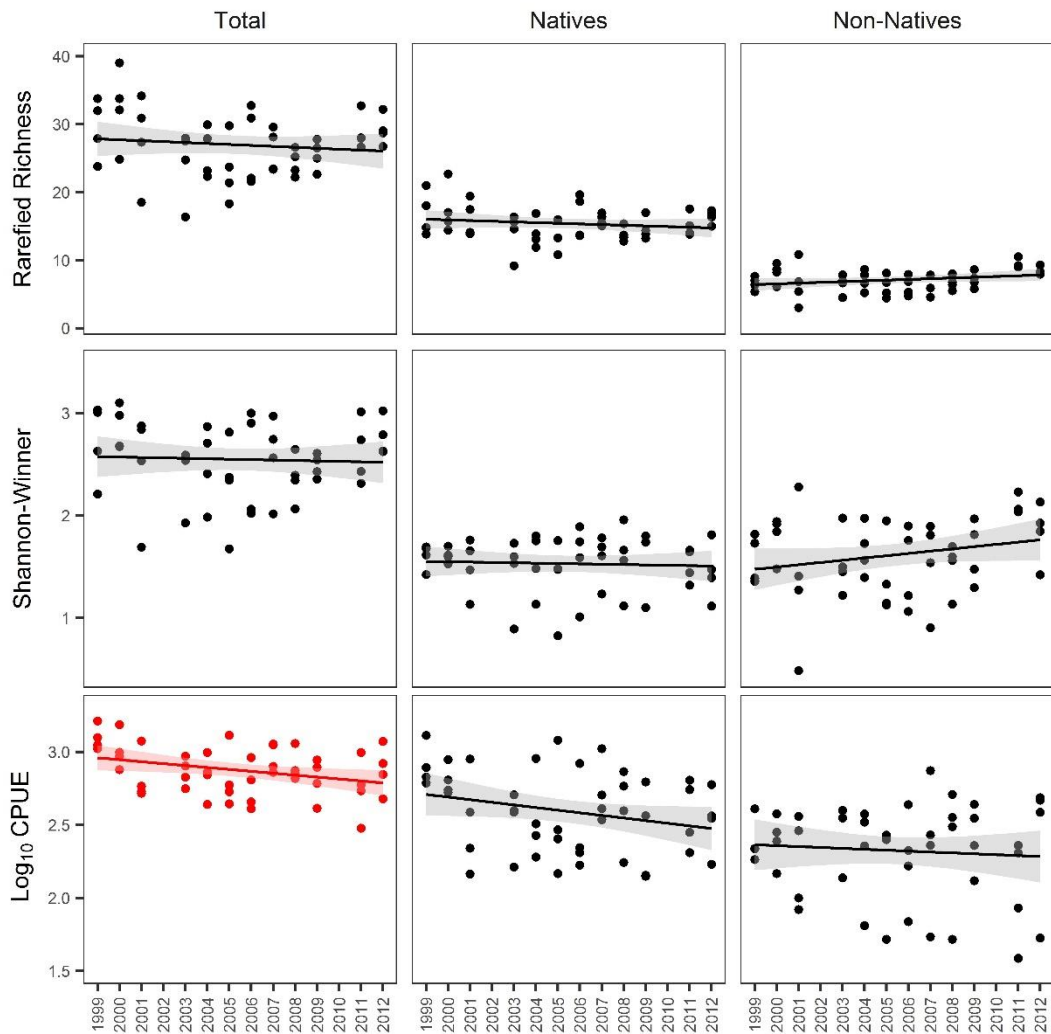


Figura 2. Tendências temporais da diversidade α (riqueza rarefeita de espécies e índice de Shannon-Wiener) e abundância (painéis superior, médio e inferior, respectivamente), considerando todas as espécies nativas e não nativas (painéis à esquerda, central e à direita, respectivamente no reservatório de Porto Primavera, alto Paraná, Sudeste do Brasil). Linhas de tendência (regressão OLS) são vermelhas se significativamente positivas ($p < 0.05$, $n=12$) e pretas se não significativas (não houve inclinações negativas significativas). Os parâmetros das regressões estão apresentados na **Tabela S4**.

Não foi constatada tendência de decréscimo da diversidade α ao longo dos 14 anos de coletas (**Figura 2**, parâmetros da regressão na **Tabela S4**). Apesar da tendência decrescente na abundância total (regressão OLS, $r^2=0.11$, $p=0.02$, $n=48$), não se verificou tendência significativa na riqueza de espécies nativas e não nativas (**Figura 2**; parâmetros da regressão na **Tabela S4**). Quando analisada por local de coleta, a diversidade α mostrou tendência de incremento da riqueza de espécies não nativas no local MPP (lacustre) ($r^2=0.40$, $p=0.03$, $n=12$), enquanto nos outros locais não se verificou tendência para nenhum grupo (i.e., riqueza total, de espécies nativas e não nativas; **Figura S1** e parâmetros da regressão na **Tabela S5**).

Acerca do processo de homogeneização, houve uma tendência de incremento na dissimilaridade de Sørensen ($r^2=0.44$, $p=0.026$, $n=11$) e no *turnover* de espécies ($r^2=0.66$, $p=0.002$, $n=11$) relativa ao ano inicial apenas no local representativo do ambiente lacustre, MPP. Da mesma forma, não houve uma tendência geral (considerando todos os locais de coleta) tanto na dissimilaridade de Sørensen quanto no *turnover* de espécies no reservatório (**Figura 3**; parâmetros da regressão na **Tabela S6**). Complementarmente, não houve tendência significativa na dissimilaridade de Sørensen entre os locais de coleta ($r^2=0.01$, $p=0.80$, $n=12$; **Figura 4**).

A comparação entre anos também não revelou diferenças significativas para os valores da riqueza rarefeita (ANOVA, $DF=11$; $F=1.46$; $p=0.19$), o índice de Shannon-Wiener (ANOVA, $DF=11$; $F=0.83$; $p=0.61$) e abundância (ANOVA, $DF=11$; $F=1.93$; $p=0.07$) (**Figura S2**). Quanto ao aspecto espacial, o local de coletas em ambiente lacustre (MPP) mostrou menores riqueza (ANOVA, $DF=3$; $F=6.68$; $p < 0.001$) e índice de Shannon-Wiener (ANOVA, $DF=3$; $F=4.06$; $p=0.005$), enquanto o local de coleta em ambiente fluvial (JJU) apresentou o maior valor de abundância (ANOVA, $DF=3$; $F=4.06$; $p=0.012$) (**Figura S3**).

Em relação à estrutura da assembleia de peixes, não houve diferenças significativas entre os locais de coleta (i.e., agrupamento significativo, MRPP, $A=0.206$, $p=0.001$), como exposto pela ordenação NMDS ($stress=0.19$; **Figura 5**). Além disso, houve diferenças significativas da variância na assembleia de peixes (permutest, $F=4.76$, $p=0.004$), com maior variância (i.e., maior diversidade β ao longo do tempo) no local de coleta em ambiente lacustre que em outros locais (**Figura 5** e **Figura S4**).

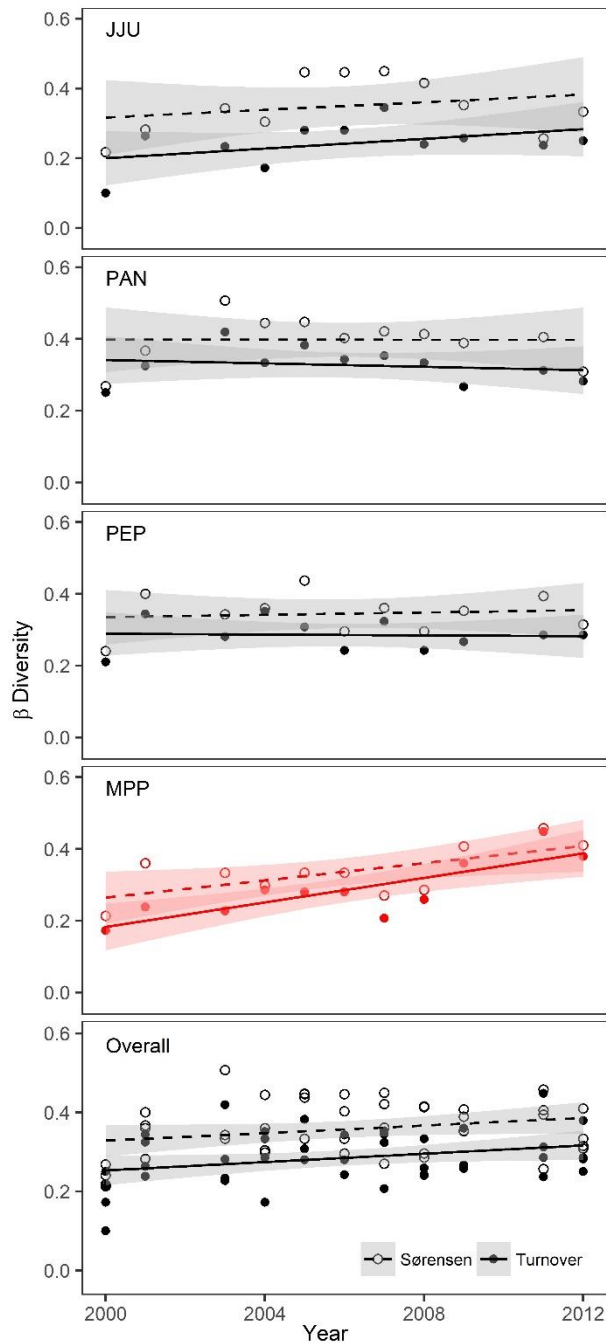


Figura 3. Tendências temporais na diversidade β (dissimilaridade de Sørensen e *turnover*, em relação ao ano inicial) para cada um e para o conjunto dos locais de coleta ao longo dos primeiros 14 anos do reservatório de Porto Primavera, alto Paraná, Sudeste do Brasil. Linhas de tendência (regressão OLS) em vermelho se significativamente positivas ($p < 0.05$, $n=11$) e preto se não significantes (não há inclinações significativamente negativas). Os parâmetros das regressões estão descritos na **Tabela S6**.

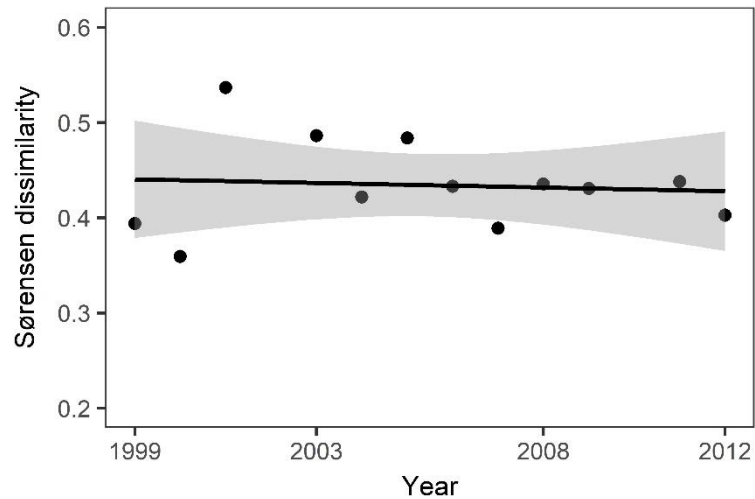


Figura 4. Diversidade β (dissimilaridade de Sørensen) considerando todos os locais de coleta ao longo dos primeiros 14 anos do reservatório de Porto Primavera, alto Paraná, Sudeste do Brasil. Não há tendência significativa (regressão OLS, $r^2=0.01$, $p=0.80$, $n=12$).

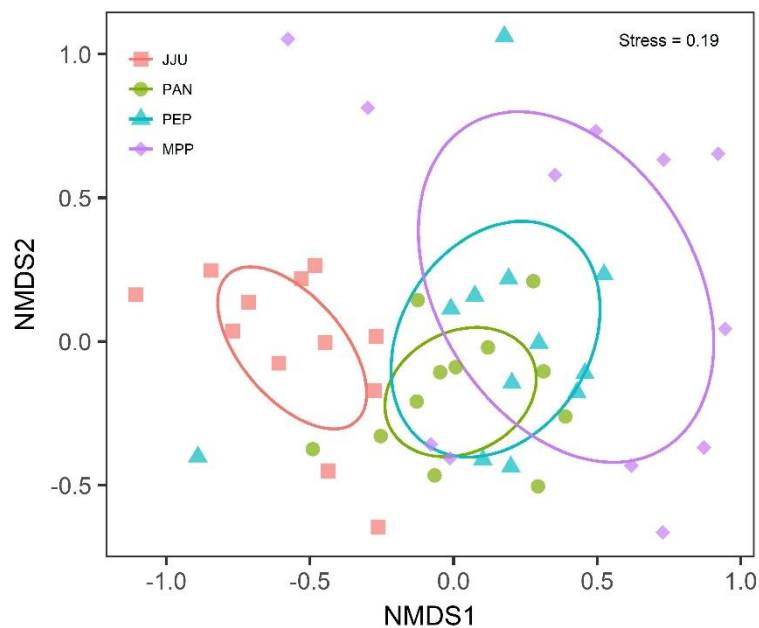


Figura 5. Escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) mostrando a distribuição de cada ano de coleta pelos locais de coleta (JJU: Jusante Jupιά; PAN: Panorama; PEP: Presidente Epitácio; MPP: Montante Porto Primavera) no reservatório de Porto Primavera, alto Paraná, Sudeste do Brasil. As médias do grupo e a covariância dentro do grupo definem o centroide e a forma de cada elipse de dispersão, respectivamente.

DISCUSSÃO

A despeito do impacto inerente do represamento, inclusive os impactos a jusante (Agostinho et al., 2004; Sanches et al., 2006; Agostinho et al., 2009; Vasconcelos et al., 2014), as variações temporais da ictiofauna do reservatório de Porto Primavera apresentaram atributos distintos daqueles de outros reservatórios na região Neotropical. Ao longo do processo de amadurecimento de reservatórios neotropicais há uma tendência geral de redução da diversidade α (Agostinho et al., 1999; Agostinho et al., 2008) e da abundância (Petrere Jr, 1996). A avaliação dos primeiros 14 anos do reservatório de Porto Primavera não demonstrou tendência significativa de redução das métricas da diversidade α , e, a despeito de uma tendência decrescente da abundância total, não se verificou tendência de redução do número de espécies nativas. Ademais, a comparação entre os anos não mostrou diferenças de diversidade α ou abundância. No mesmo sentido, a homogeneização esperada da assembleia de peixes do reservatório (Poff et al., 2007; Petesse & Petrere Jr, 2012; Daga et al., 2014) não ocorreu como tendência geral, como demonstra a diversidade β relativa ao ano inicial e as mudanças da diversidade β entre os locais de coleta deste estudo. Exceto no local de coleta MPP, a composição da assembleia de cada local não mostrou tendência de crescimento do *turnover* temporal em relação ao ano inicial, ao contrário do que é típico para outras assembleias após distúrbios (Dornelas et al., 2014; Magurran et al., 2015). Os resultados observados em MPP eram esperados, uma vez que esse local está situado no trecho lacustre do reservatório, onde os impactos do represamento são provavelmente maiores que nos outros locais de coleta.

O reservatório de Porto Primavera vem mantendo uma alta riqueza de espécies, com 79 espécies amostrada durante este estudo, o que corresponde a cerca de 25% da ictiofauna registrada por Langeani et al. (2007) para toda a bacia hidrográfica do alto Paraná. Essa riqueza é também superior ao número médio de espécies (30) em 77 reservatórios brasileiros (Agostinho et al., 2007), mas consistente com algumas das previsões baseadas na relação espécies/área (Eadie et al., 1986; Albert & Reis, 2011), uma vez que Porto Primavera é um grande reservatório. Outra singularidade do reservatório de Porto Primavera é a presença de 17 espécies migradoras de longa distância (**Tabela S3**). Agostinho et al. (2007) assinalaram, em um levantamento de 77 reservatórios brasileiros, que apenas 5% deles abrigam mais

que três espécies migradoras de longa distância, e em mais de 50% essas espécies não ocorrem. Por outro lado, o elevado número de espécies não nativas (24) pode ser explicado em parte pela submersão das Sete Quedas, barreira geográfica natural entre as ecorregiões do baixo e alto Paraná (Abell et al., 2008) após a formação do reservatório de Itaipu em 1982. Após esse evento, 33 espécies do baixo Paraná colonizaram o alto Paraná (Júlio Jr. et al., 2009), resultando na homogeneização dessas duas assembleias (Vitule et al., 2012). Assim, um considerável processo de homogeneização ocorrera décadas antes da formação do reservatório de Porto Primavera, e esse processo pode ainda estar em andamento devido aos efeitos do represamento e outros fatores como a crescente exploração da aquicultura nessa bacia hidrográfica. Das 24 espécies não nativas registradas neste estudo, 14 são oriundas do baixo Paraná e vêm sendo observadas desde os anos iniciais da formação do reservatório. Apenas quatro espécies não nativas foram registradas após sua formação, e, dessas, uma (*H. orthonops*) é também oriunda do baixo Paraná (Agostinho et al., 2015). Adicionalmente, após a formação do reservatório, três novas espécies não nativas (*G. proximus*, *C. piquiti* e *T. nematurus*) e uma nova espécie nativa foram registradas (*S. hilarii*). Embora tenha seu primeiro registro em Porto Primavera em 2003, *G. proximus* se tornou uma das espécies mais abundantes do reservatório. Ademais, o número de espécies (13) que não foram observadas após a segunda fase de formação do reservatório, em 2001, é baixo quando comparado com o obtido em avaliação de longo termo de outro grande reservatório da mesma bacia (reservatório de Capivara), onde 27 das 50 espécies originais desapareceram (Orsi & Britton, 2014).

Quando reservatórios são formados, é esperado um incremento da produção primária, resultando em um crescimento inicial da abundância de peixes (Petrere Jr, 1996; Agostinho et al., 1999; Agostinho et al., 2008). Entretanto, essa tendência não foi observada no reservatório de Porto Primavera, possivelmente devido à dois fatores correlacionados. O primeiro é o sistema de operação hidráulica do reservatório, do tipo fio d'água, que atenua os pulsos de cheia, que são eventos especialmente importantes para as espécies migradoras devido ao incremento sazonal de recursos tróficos e à conectividade com a planície de inundação, que proporciona áreas de recrutamento (Petrere Jr, 1983; Alvim & Peret, 2004). O outro fator é o baixo tempo de residência da água, o que é comum em sistemas de operação a fio d'água e

intensifica o transporte da matéria orgânica autóctone, reduzindo, portanto, a disponibilidade de nutrientes e restringindo a produção primária (Kimmel & Groeger, 1984). Porto Primavera também submergi amplas áreas de planície de inundação e reduziu os locais de berçário (e.g., lagoas marginais), o que poderia causar a perda de abundância e de diversidade α . Entretanto, não ocorreu nem a tendência de redução da diversidade α total (seja riqueza rarefeita ou índice de Shannon-Wiener) nem a tendência de decréscimo da riqueza de espécies nos locais de coleta, inclusive para espécies nativas.

Uma explicação consistente para essas singularidades é o papel dos tributários como áreas de desova e desenvolvimento inicial para espécies nativas. Há pelo menos nove espécies migratórias (*Brycon orbignyanus*, *Hemisorubim platyrhynchos*, *Pimelodus maculatus*, *Pimelodus ornatus*, *Prochilodus lineatus*, *Pseudoplatystoma corruscans*, *Rhaphiodon vulpinus*, *Salminus brasiliensis* e *Sorubim lima*) no reservatório que também ocorrem em seus tributários em pelo menos um estágio de desenvolvimento inicial (da Silva et al., 2015). Além das espécies migratórias, pelo menos 24 espécies não migratórias também têm sido registradas no ictioplâncton desses tributários (da Silva et al., 2011; Makrakis et al., 2012; Lima et al., 2013). Esses números são provavelmente maiores, já que diversos taxa registrados nesses estudos foram identificados apenas até o nível de gênero, como é o caso das espécies de *Megaleporinus*.

A reprodução dos peixes é afetada pelos represamentos independentemente de suas estratégias reprodutivas (Angulo-Valencia et al., 2016), e a maioria das espécies de peixes, mesmo as sedentárias, têm algum grau de dependência de trechos fluviais (Agostinho et al., 2008; Angulo-Valencia et al., 2016; Miranda & Dembkowski, 2016). Assim, a presença de tributários não regulados ou com baixa regulação hidrológica em reservatórios é importante para a manutenção de habitats (Eadie et al., 1986) e da diversidade de peixes (Agostinho et al., 2004; Hoffmann et al., 2005; Agostinho et al., 2007; Angulo-Valencia et al., 2016; Ferreira et al., 2016). Além disso, eles podem funcionar como habitats fonte (Pulliam, 1988; Pulliam & Danielson, 1991; Dias, 1996), minimizando os efeitos dos represamentos dos rios na homogeneização das ictiofaunas locais e regionais.

A análise da β total, com relação àquela do ano inicial, não demonstrou tendência significativa de incremento, o que é corroborado pelas mudanças da

diversidade β entre os locais de coleta. Quando os locais são analisados separadamente, observa-se um crescimento significativo, porém esperado, na diversidade β do local de coleta em ambiente lacustre (MPP), uma vez que se trata do mais impactado pelo represamento (**Figuras 3, 5, S1, S3 e S4**). Por outro lado, nos locais de coleta próximos da foz dos tributários (PAN e PEP), não houve tendência de incremento. Nesse sentido, a despeito da esperada homogeneização que está ocorrendo na zona lacustre, a presença dos tributários parece mitigar essa tendência geral de homogeneização. É notável que, embora o local de coleta PEP tenha características lacustres (ver **Figura 1** e a descrição dos locais na **Tabela S1**), apresentou uma tendência quanto à diversidade β mais similar à do local de coleta PAN que à de MPP, provavelmente devido à presença do tributário.

Pode-se atribuir o padrão de variação temporal tanto da diversidade α quanto β no reservatório de Porto Primavera a uma provável dinâmica demográfica fonte-sumidouro (Hansen, 2011), com os tributários como as áreas fonte (da Silva et al., 2011; Makrakis et al., 2012; Lima et al., 2013; da Silva et al., 2015) e o próprio reservatório como área sumidouro. Nesse sentido, a assembleia de peixes do alto Paraná se adequa ao conceito de metacomunidade (Leibold et al., 2004) que provê estabilidade ao conjunto da ictiofauna (Mellin et al., 2014), minimizando as tendências esperadas de homogeneização biótica (Petesse & Petrere Jr, 2012; Daga et al., 2014). O modelo fonte-sumidouro é adequado para explicar a dinâmica dos peixes migradores neotropicais, que selecionam diferentes habitats para diferentes estágios de seus ciclos de vida (Agostinho et al., 2003; Godinho & Kynard, 2009). Portanto, tributários que funcionam como berçários devem ser protegidos, uma vez que atuam como áreas fonte para a manutenção das populações (Hansen, 2011; Nunes et al., 2015; Angulo-Valencia et al., 2016; Ferreira et al., 2016).

Além disso, há grandes bancos de macrófitas no reservatório (Pitelli et al., 2014), aumentando a heterogeneidade de habitats na região entre os locais PAN e PEP. A diversidade β apresentou baixa variação da estrutura da assembleia dessa área. Na mesma linha, a existência de trechos fluviais a montante de reservatórios, como ocorre em Porto Primavera, pode mitigar os impactos do represamento nas espécies migradoras (Gubiani et al., 2010; Miranda & Dembkowski, 2016), o que também contribui para a manutenção da diversidade de peixes. Nesse sentido, além das planícies de inundação dos tributários, as zonas fluviais e as macrófitas

contribuem para a complexidade estrutural do ambiente favorecendo a diversidade biológica e a estabilidade da assembleia de peixes nesse reservatório.

Devido à crescente demanda por novos empreendimentos hidroelétricos, as partes interessadas deveriam analisar os projetos de novos reservatórios no contexto e na escala de bacia hidrográfica, considerando a manutenção dos serviços ecossistêmicos e a conservação da biodiversidade (Winemiller et al., 2016). De acordo com os resultados deste estudo, que são consistentes com um vasto corpo de literatura (Ponton et al., 2000; Oliveira et al., 2004; da Silva et al., 2015; Nunes et al., 2015; Angulo-Valencia et al., 2016; Ferreira et al., 2016; Kruk et al., 2017), é notável a importância dos tributários para a manutenção da diversidade das assembleias de peixes em reservatórios. Portanto, a manutenção de tributários não regulados e conservados é uma importante ferramenta para a conservação da biodiversidade e deve ser considerada em novos projetos de represamentos em tributários de reservatórios (Pompeu, 2012). Na mesma linha, é imperativo manter controle restrito de outras atividades potencialmente nocivas ao ambiente, tais como o uso irregular do solo, aquicultura, pesca e mineração, bem como adotar ações no sentido de melhorar o uso, manejo e políticas para os recursos naturais (Pelicice et al., 2017). Isso deveria orientar programas de manejo ambiental de reservatórios na região Neotropical, possibilitando o necessário equilíbrio entre produção de energia elétrica e conservação da diversidade de peixes.

REFERÊNCIAS

- Abell, R., Thieme, M. L., Revenga, C., Bryer, M., Kottelat, M., Bogutskaya, N., . . . Bussing, W. (2008). Freshwater ecoregions of the world: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *BioScience*, 58(5), 403-414.
- Agostinho, A. A., Bonecker, C. C., & Gomes, L. C. (2009). Effects of water quantity on connectivity: the case of the upper Paraná River floodplain. *Ecohydrology & Hydrobiology*, 9(1), 99-113. doi:10.2478/v10104-009-0040-x
- Agostinho, A. A., Gomes, L. C., & Pelicice, F. M. (2007). *Ecologia e manejo de recursos pesqueiros em reservatórios do Brasil*. Maringá, PR: EDUEM.

- Agostinho, A. A., Gomes, L. C., S., V., & Okada, E. K. (2004). Flood regime, dam regulation and fish in the Upper Paraná River: effects on assemblage attributes, reproduction and recruitment. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, *14*, 11-19. doi:10.1007/s11160-004-3551-y
- Agostinho, A. A., Gomes, L. C., Santos, N. C. L., Ortega, J. C. G., & Pelicice, F. M. (2016). Fish assemblages in Neotropical reservoirs: Colonization patterns, impacts and management. *Fisheries Research*, *173*, 26-36. doi:10.1016/j.fishres.2015.04.006
- Agostinho, A. A., Gomes, L. C., Suzuki, H. I., & Júlio Jr., H. F. (2003). Migratory fishes of the Upper Paraná River basin, Brazil. In J. Carolsfeld, B. Harvey, C. Ross, & A. Baer (Eds.), *Migratory fishes of South America: biology, fisheries and conservation status* (pp. 19-98). Ottawa: World Fisheries Trust: The World Bank: International Development Research Centre.
- Agostinho, A. A., Miranda, L. E., Bini, L. M., Gomes, L. C., Thomaz, S. M., & Suzuki, H. I. (1999). Patterns of colonization in neotropical reservoirs, and prognoses on aging. In J. G. Tundisi & M. Straskraba (Eds.), *Theoretical reservoir ecology and its applications* (pp. 227-265). São Carlos: International Institute of Ecology (IIE).
- Agostinho, A. A., Pelicice, F. M., & Gomes, L. C. (2008). Dams and the fish fauna of the Neotropical region: impacts and management related to diversity and fisheries. *Braz J Biol*, *68*(4 Suppl), 1119-1132. doi:10.1590/S1519-69842008000500019
- Agostinho, A. A., Suzuki, H. I., Fugi, R., Alves, D. C., Tonella, L. H., & Espindola, L. A. (2015). Ecological and life history traits of *Hemiodus orthonops* in the invasion process: looking for clues at home. *Hydrobiologia*, *746*(1), 415-430. doi:10.1007/s10750-014-2030-2
- Albert, J. S., & Reis, R. E. (2011). Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes. Berkeley, CA: Univ of California Press.
- Alvim, M. C. C., & Peret, A. C. (2004). Food resources sustaining the fish fauna in a section of the upper São Francisco River in Três Marias, MG, Brazil. *Braz J Biol*, *64*(2), 195-202. doi:10.1590/S1519-69842004000200003

- Anderson, M. J., Ellingsen, K. E., & McArdle, B. H. (2006). Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecol Lett*, 9(6), 683-693. doi:10.1111/j.1461-0248.2006.00926.x
- Angulo-Valencia, M. A., Agostinho, A. A., Suzuki, H. I., da Luz-Agostinho, K. D. G., & Agostinho, C. S. (2016). Impoundments affect fish reproduction regardless of reproductive strategy. *Lakes & Reservoirs: Research & Management*, 21(4), 362-374. doi:10.1111/lre.12151
- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19(1), 134-143. doi:10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x
- Baselga, A., & Orme, C. D. L. (2012). betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(5), 808-812. doi:10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x
- da Silva, P. S., Assumpção, L., Lima, A. F., Makrakis, M. C., Makrakis, S., & Dias, J. H. P. (2011). Distribuição espacial e temporal de ovos e larvas de peixes no rio Aguapeí SP, alto rio Paraná. *Forum Ambiental da Alta Paulista*, 7(3), 462-478.
- da Silva, P. S., Makrakis, M. C., Miranda, L. E., Makrakis, S., Assumpção, L., Paula, S., . . . Marques, H. (2015). Importance of Reservoir Tributaries to Spawning of Migratory Fish in the Upper Paraná River. *River Research and Applications*, 31(3), 313-322. doi:10.1002/rra.2755
- Daga, V. S., Skóra, F., Padial, A. A., Abilhoa, V., Gubiani, E. A., & Vitule, J. R. S. (2014). Homogenization dynamics of the fish assemblages in Neotropical reservoirs: comparing the roles of introduced species and their vectors. *Hydrobiologia*, 746(1), 327-347. doi:10.1007/s10750-014-2032-0
- Dias, P. C. (1996). Sources and sinks in population biology. *Trends Ecol Evol*, 11(8), 326-330. doi:10.1016/0169-5347(96)10037-9
- Dixon, P. (2003). VEGAN, a package of R functions for community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 14(6), 927-930. doi:10.1111/j.1654-1103.2003.tb02228.x
- Dornelas, M., Gotelli, N. J., McGill, B., Shimadzu, H., Moyes, F., Sievers, C., & Magurran, A. E. (2014). Assemblage Time Series Reveal Biodiversity Change but Not Systematic Loss. *Science*, 344, 4. doi:10.1126/science.1248484

- Eadie, J. M., Hurly, T. A., Montgomerie, R. D., & Teather, K. L. (1986). Lakes and rivers as islands: species-area relationships in the fish faunas of Ontario. *Environmental Biology of Fishes*, 15(2), 81. doi:10.1007/bf00005423
- Ferreira, D. G., Souza-Shibatta, L., Shibatta, O. A., Sofia, S. H., Carlsson, J., Dias, J. H. P., . . . Makrakis, M. C. (2016). Genetic structure and diversity of migratory freshwater fish in a fragmented Neotropical river system. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 1-23. doi:10.1007/s11160-016-9441-2
- Gido, K. B., Matthews, W. J., & Wolfenbarger, W. C. (2000). Long term changes in a reservoir fish assemblage: Stability in an unpredictable environment. *Ecological Applications*, 10(5), 1517-1529. doi:10.1890/1051-0761(2000)010[1517:LTCIAR]2.0.CO;2
- Godinho, A. L., & Kynard, B. (2009). Migratory fishes of Brazil: Life history and fish passage needs. *River Research and Applications*, 25(6), 702-712. doi:10.1002/rra.1180
- Gubiani, E. A., Gomes, L. C., Agostinho, A. A., & Baumgartner, G. (2010). Variations in fish assemblages in a tributary of the upper Paraná River, Brazil: A comparison between pre and post-closure phases of dams. *River Research and Applications*, 26(7), 848-865. doi:10.1002/rra.1298
- Hansen, A. J. (2011). Contribution of Source-Sink Theory to Protected Area Science. In J. Liu, V. Hull, A. T. Morzillo, & J. A. Wiens (Eds.), *Sources, Sinks, and Sustainability across Landscapes* (pp. 339-360): Cambridge University Press.
- Hoffmann, A. C., Orsi, M. L., & Shibatta, O. A. (2005). Diversidade de peixes do reservatório da UHE Escola Engenharia Mackenzie (Capivara), Rio Paranapanema, bacia do alto rio Paraná, Brasil, e a importância dos grandes tributários na sua manutenção. *Iheringia. Série Zoologia*, 95(3). doi:10.1590/s0073-47212005000300012
- Júlio Jr., H. F., Tós, C. D., Agostinho, Â. A., & Pavanelli, C. S. (2009). A massive invasion of fish species after eliminating a natural barrier in the upper rio Paraná basin. *Neotropical Ichthyology*, 7(4), 709-718. doi:10.1590/s1679-62252009000400021

- Kimmel, B. L., & Groeger, A. W. (1984). Factors controlling primary production in lakes and reservoirs: A perspective. *Lake and Reservoir Management*, 1(1), 277-281. doi:10.1080/07438148409354524
- Kruk, A., Cieplucha, M., Zięba, G., Błońska, D., Tybulczuk, S., Tszydela, M., . . . Penczak, T. (2017). Spatially diverse recovery (1986–2012) of fish fauna in the Warta River, Poland: The role of recolonizers' availability after large-area degradation. *Ecological Engineering*, 102, 612-624. doi:10.1016/j.ecoleng.2017.01.019
- Langeani, F., Castro, R. M. C., Oyakawa, O. T., Shibatta, O. A., Pavanelli, C. S., & Casatti, L. (2007). Diversidade da ictiofauna do Alto Rio Paraná: composição atual e perspectivas futuras. *Biota Neotropica*, 7(3), 181-197. doi:10.1590/S1676-06032007000300020
- Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M. F., . . . Gonzalez, A. (2004). The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7(7), 601-613. doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x
- Lima, A. F., Makrakis, M. C., Silva, P. S., V., A. A., Makrakis, S., Assumpção, L., . . . Dias, J. H. P. (2013). Padrões de distribuição e ocorrência espaço-temporal de ovos e larvas de peixes nos rios Pardo e Anhanduí, bacia do alto rio Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Biociências*, 11(1), 7-13.
- Magurran, A. E. (2004). *Measuring Biological Diversity*. Oxford, UK: Blackwell Publishing.
- Magurran, A. E., Baillie, S. R., Buckland, S. T., Dick, J. M., Elston, D. A., Scott, E. M., . . . Watt, A. D. (2010). Long-term datasets in biodiversity research and monitoring: assessing change in ecological communities through time. *Trends Ecol Evol*, 25(10), 574-582. doi:10.1016/j.tree.2010.06.016
- Magurran, A. E., & Dornelas, M. (2010). Biological diversity in a changing world. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 365(1558), 3593-3597. doi:10.1098/rstb.2010.0296

- Magurran, A. E., Dornelas, M., Moyes, F., Gotelli, N. J., & McGill, B. (2015). Rapid biotic homogenization of marine fish assemblages. *Nat Commun*, 6, 8405. doi:10.1038/ncomms9405
- Magurran, A. E., & Henderson, P. A. (2010). Temporal turnover and the maintenance of diversity in ecological assemblages. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 365(1558), 3611-3620. doi:10.1098/rstb.2010.0285
- Makrakis, M. C., Da Silva, P. S., Makrakis, S., Lima, A. F., Assumpção, L., Paula, S., . . . Dias, J. H. P. (2012). Spawning and nursery habitats of neotropical fish species in the tributaries of a regulated river. In K. Pourali & V. N. Raad (Eds.), *Larvae: Morphology, biology and life cycle* (pp. 153-166). New York: Nova Science Publishers.
- Makrakis, S., Makrakis, M. C., Wagner, R. L., Dias, J. H. P., & Gomes, L. C. (2007). Utilization of the fish ladder at the Engenheiro Sergio Motta Dam, Brazil, by long distance migrating potamodromous species. *Neotropical Ichthyology*, 5(2), 197-204. doi:10.1590/S1679-62252007000200014
- McCune, B., & Grace, J. B. (2002). CHAPTER 24 MRPP (Multi-response Permutation Procedures) and Related Techniques. In B. McCune & J. B. Grace (Eds.), *Analysis of Ecological Communities*. Gleneden Beach, OR: MjM Software Design.
- Mellin, C., Bradshaw, C. J. A., Fordham, D. A., & Caley, M. J. (2014). Strong but opposing β -diversity-stability relationships in coral reef fish communities. *Proc Biol Sci*, 281(1777), 20131993. doi:10.1098/rspb.2013.1993
- Miranda, L. E., & Dembkowski, D. J. (2016). Evidence for Serial Discontinuity in the Fish Community of a Heavily Impounded River. *River Research and Applications*, 32(6), 1187-1195. doi:10.1002/rra.2936
- Nilsson, C., Reidy, C. A., Dynesius, M., & Revenga, C. (2005). Fragmentation and flow regulation of the world's large river systems. *Science*, 308(5720), 405-408. doi:10.1126/science.1107887
- Nunes, D. M. F., Magalhães, A. L. B., Weber, A. A., Gomes, R. I. Z., Normando, F. T., Santiago, K. B., . . . Bazzoli, N. (2015). Influence of a large dam and importance of an undammed tributary on the reproductive ecology of the threatened fish

- matrinxã Brycon orthotaenia Günther, 1864 (Characiformes: Bryconidae) in southeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 13(2), 317-324. doi:10.1590/1982-0224-20140084
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., . . . Wagner, H. (2016). vegan: Community Ecology Package. R package version 2.4-1.
- Olden, J. D., & Poff, N. L. (2004). Clarifying biotic homogenization. *Trends Ecol Evol*, 19(6), 282-283; author reply 283-284. doi:10.1016/j.tree.2004.03.024
- Oliveira, E. F., Goulart, E., & Minte-Vera, C. V. (2004). Fish diversity along spatial gradients in the Itaipu Reservoir, Parana, Brazil. *Braz J Biol*, 64(3A), 447-458. doi:10.1590/S1519-69842004000300008
- Orsi, M. L., & Britton, J. R. (2014). Long-term changes in the fish assemblage of a neotropical hydroelectric reservoir. *J Fish Biol*, 84(6), 1964-1970. doi:10.1111/jfb.12392
- Pellicice, F. M., Azevedo-Santos, V. M., Vitule, J. R. S., Orsi, M. L., Lima Junior, D. P., Magalhães, A. L. B., . . . Agostinho, A. A. (2017). Neotropical freshwater fishes imperilled by unsustainable policies. *Fish and Fisheries*. doi:10.1111/faf.12228
- Pettesse, M. L., & Petrere Jr, M. (2012). Tendency towards homogenization in fish assemblages in the cascade reservoir system of the Tietê river basin, Brazil. *Ecological Engineering*, 48, 109-116. doi:10.1016/j.ecoleng.2011.06.033
- Petrere Jr, M. (1983). Relationships Among Catches, Fishing Effort and River Morphology for Eight Rivers in Amazonas State(Brazil), During 1976-1978. *Amazoniana*, 8(2).
- Petrere Jr, M. (1996). Fisheries in large tropical reservoirs in South America. *Lakes & Reservoirs: Research and Management*, 2, 111-133. doi:10.1111/j.1440-1770.1996.tb00054.x
- Pitelli, R. L. C. M., Pitelli, R. A., Rodrigues, C. J., & Dias, J. H. P. (2014). Aquatic plant community in Porto Primavera Reservoir. *Planta Daninha*, 32(3), 467-473. doi:10.1590/S0100-83582014000300001

- Poff, N. L., Olden, J. D., Merritt, D. M., & Pepin, D. M. (2007). Homogenization of regional river dynamics by dams and global biodiversity implications. *Proc Natl Acad Sci U S A*, *104*(14), 5732-5737. doi:10.1073/pnas.0609812104
- Pompeu, P. S. (2012). Rios de preservação permanente: uma alternativa para a conservação da ictiofauna? *Ação Ambiental*, *13*(47), 12-14.
- Ponton, D., Sylvie Mériçoux, S., & Copp, G. H. (2000). Impact of a dam in the neotropics: what can be learned from young-of-the-year fish assemblages in tributaries of the Ri7er Sinnamary (French Guiana, South America)? *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, *10*, 25-51.
- Pulliam, H. R. (1988). Sources, Sinks, and Population Regulation. *The American Naturalist*, *132*(5), 652-661. doi:10.1086/284880
- Pulliam, H. R., & Danielson, B. J. (1991). Sources, sinks and habitat selection: A landscape perspective on population dynamics. *The American Naturalist*, *137*(Supplement), 50-66.
- R Development Core Team (2016). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria. Retrieved from <https://www.R-project.org/>
- Rahel, F. J. (2002). Homogenization of Freshwater Faunas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *33*(1), 291-315. doi:10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150429
- Říha, M., Kubečka, J., Vašek, M., Sed'a, J., Mrkvička, T., Prchalová, M., . . . Tušer, M. (2009). Long-term development of fish populations in the Římov Reservoir. *Fisheries Management and Ecology*, *16*(2), 121-129. doi:10.1111/j.1365-2400.2008.00650.x
- Sanches, P. V., Nakatani, K., Bialezki, A., Baumgartner, G., Gomes, L. C., & Luiz, E. A. (2006). Flow regulation by dams affecting ichthyoplankton: the case of the Porto Primavera Dam, Paraná River, Brazil. *River Research and Applications*, *22*(5), 555-565. doi:10.1002/rra.922
- Shibatta, O. A., & Dias, J. H. P. (2006). *40 Peixes do Brasil*. Rio de Janeiro: Doiis.
- Stevaux, J. C., Martins, D. P., & Meurer, M. (2009). Changes in a large regulated tropical river: The Paraná River downstream from the Porto Primavera Dam,

Brazil. *Geomorphology*, 113(3-4), 230-238.
doi:10.1016/j.geomorph.2009.03.015

- Stevaux, J. C., Souza-Filho, E. E., & Jabur, I. C. (1997). A história quaternária do rio Paraná em seu alto curso. In A. E. A. M. Vazzoler, A. A. Agostinho, & N. S. Hahn (Eds.), *A Planície de Inundação do Alto Rio Paraná. Aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos* (pp. 47-72). Maringá: EDUEM.
- Vasconcelos, L. P., Alves, D. C., & Gomes, L. C. (2014). Fish reproductive guilds downstream of dams. *J Fish Biol*, 85(5), 1489-1506. doi:10.1111/jfb.12501
- Vitule, J. R. S., Freire, C. A., & Simberloff, D. (2009). Introduction of Não-native freshwater fish can certainly be bad. *Fish and Fisheries*, 10(1), 98-108. doi:10.1111/j.1467-2979.2008.00312.x
- Vitule, J. R. S., Skóra, F., & Abilhoa, V. (2012). Homogenization of freshwater fish faunas after the elimination of a natural barrier by a dam in Neotropics. *Diversity and Distributions*, 18(2), 111-120. doi:10.1111/j.1472-4642.2011.00821.x
- Wagner, R. L., Makrakis, S., Castro-Santos, T., Makrakis, M. C., Dias, J. H. P., & Belmont, R. F. (2012). Passage performance of long-distance upstream migrants at a large dam on the Paraná River and the compounding effects of entry and ascent. *Neotropical Ichthyology*, 10(4), 785-795. doi:10.1590/S1679-62252012000400011
- Winemiller, K. O., McIntyre, P. B., Castello, L., Fluet-Chouinard, E., Giarrizzo, T., Nam, S., . . . Saenz, L. (2016). DEVELOPMENT AND ENVIRONMENT. Balancing hydropower and biodiversity in the Amazon, Congo, and Mekong. *Science*, 351(6269), 128-129. doi:10.1126/science.aac7082

MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela S1: Locais de amostragem do Reservatório de Porto Primavera, alto Paraná, Sudeste do Brasil. As coordenadas são expressas em graus decimais.

Local	Latitude	Longitude	Característica	Uso do entorno	Descrição
JJU	-20.855639	-51.631083	Lótico	Pastagem	Localizado a jusante da barragem de Jupia. Ambiente lótico, com margens ocupadas principalmente por pastagens.
PAN	-21.181181	-51.894383	Transição/ Foz de tributário	Mata ciliar/ Planície de inundação	Localizado na foz do rio Verde, na margem direita. Ambiente de transição, com margem caracterizada por várzea, com várias lagoas laterais e mata ciliar.
PEP	-21.668300	-52.237261	Lêntico/ Foz de tributário	Pastagem	Localizado na foz do rio Pardo, na margem direita. Ambiente lêntico, com margens cobertas principalmente por pastagens, algumas áreas pantanosas e em menor escala, mata ciliar.
MPP	-22.483269	-52.952997	Lêntico	Mata ciliar/ reflorestamento	Localizado a montante da barragem de Porto Primavera, na margem esquerda. Ambiente lacustre, onde a margem é ocupada por floresta de reflorestamento, também próxima a estruturas de barragens.

Tabela S2. Número, comprimento e altura das redes de emalhar usadas em cada local de amostragem para o reservatório de Porto Primavera, alto Paraná, Sudeste do Brasil. Os sites são divididos em duas classes. A classe 1 abrange os sites de transição (PAN e PEP) e lêntico (MPP). A classe 2 inclui o local lótico (JJU).

Tamanho da malha (nós adjacentes, mm)	Altura (m)	Classe de comprimento 1 (m)	Classe de comprimento 2 (m)	Área total classe 1 (m ²)	Área total classe 2 (m ²)	Área total (m ²)
30	2	40	20	80	40	120
40	2	40	20	80	40	120
50	2	40	20	80	40	120
60	2	40	20	80	40	120
70	2	40	20	80	40	120
80	2	40	20	80	40	120
90	2	40	20	80	40	120
100	2	40	20	80	40	120
120	2	40	20	80	40	120
140	2	40	20	80	40	120
160	2	40	20	80	40	120
200	2	40	20	80	40	120
Total		480 m	240 m	960 m ²	480 m ²	1440 m ²

Tabela S3. Soma da CPUE (captura por unidade de esforço) das espécies registradas no reservatório de Porto Primavera, alto Paraná, Sudeste do Brasil. A matriz de CPUE foi gerada a partir da matriz de abundância dos indivíduos coletados em cada amostragem, estimada a partir da multiplicação de indivíduos capturados pela área de emalhada utilizada na amostragem, multiplicada por 1000. Assim, a unidade CPUE é o número de indivíduos capturados por 1000 m de redes de emalhar, definido por 24 horas.

Espécies	Local				Anos											
	JJU	PAN	PEP	MPP	1999	2000	2001	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2011	2012
CHARACIFORMES																
Acestrorhynchidae																
<i>Acestrorhynchus lacustris</i>	55	178	83	78	110	88	96	3	2	8	7	9	8	2	14	46
Anostomidae																
<i>Leporellus vittatus</i>	188			36		4	23	33	1		5	124		2	24	7
<i>Leporinus friderici</i>	1616	243	325	315	270	204	257	50	242	306	338	213	180	153	166	120
<i>Leporinus lacustris</i>	12	23	21	37	27	22	11	11	1	1	9		1	1	2	5
<i>Leporinus octofasciatus</i>	173	1	4	10			2	6	1		4	156	2	1	9	6
<i>Leporinus striatus</i>	83	8			49	13	27	2								
<i>Megaleporinus elongatus</i> ^a	146	28	91	31	104	35	4	8	11	11	29	52	1	3	10	25
<i>Megaleporinus macrocephalus</i> ^{a,c}	15	2	4	15		2	1				3	18	1		6	4
<i>Megaleporinus obtusidens</i> ^a	183	76	133	159	92	90	36	6	14	6	20	96	45	44	58	44
<i>Schizodon altoparanae</i>	626	92	35	83	108	107	57	36	134	43	23	104	13	204	6	1
<i>Schizodon borellii</i>	2881	1049	564	252	457	282	390	267	497	717	395	433	435	314	232	327
<i>Schizodon nasutus</i>	148	20	454	160	47	2		15	4	33	24	168	201	35	173	78
Characidae																
<i>Astyanax lacustris</i>	109	132	5	5	209	24	3		2			8		2		3
<i>Astyanax</i> sp.	12				12											
<i>Brycon orbignyanus</i> ^a	31	12	36	7	69											16
<i>Galeocharax knerii</i>	10	4	6		1	10	4	1	2					1	1	
<i>Moenkhausia intermedia</i>	15	13			5	20	3									
<i>Roebooides descavadensis</i> ^b	23	103	5	3	86	17	28		1				2			
<i>Salminus brasiliensis</i> ^a	9	5	3	33	1	1	8	1				2		2	28	7
<i>Salminus hilarii</i> ^a				6											1	5
<i>Triportheus nematurus</i> ^b		1														1
Curimatidae																
<i>Cyphocharax nagelii</i>	92	18	4	4	69	30	10		1			3				4
<i>Steindachnerina insculpta</i>	189	140	26	8	135	119	8	7	4	4	13		1	13	8	52
Cynodontidae																
<i>Rhaphiodon vulpinus</i> ^a	258	83	97	57	13	21	7	19	46	108	47	68	76	65	14	13
Erythrinidae																
<i>Hoplerethrinus unitaeniatus</i> ^c		1		1							1		1			
<i>Hoplias malabaricus</i>	430	378	272	114	114	108	111	106	63	59	60	109	117	75	89	182
Hemiodontidae																
<i>Hemiodus orthonops</i> ^b	75	94	168											6	26	304
Parodontidae																
<i>Parodon nasus</i>		1			1											
Prochilodontidae																
<i>Prochilodus lineatus</i> ^a	499	118	68	470	61	268	88	1	5	3	2	99	77	77	330	143
Serrasalminidae																
<i>Metynnis maculatus</i> ^b	77	210	50	68	22	2	7	2	1				90	127	51	103
<i>Myleus tiete</i>	83	140	56	140			4	54	39	108	93	115	6			
<i>Piaractus mesopotamicus</i> ^a	4	15	2	2		1	2	3		2		4	1		9	
<i>Serrasalmus maculatus</i>	53	21	59	237	79	20	35	10	3	28	47	57	25	7	19	39
<i>Serrasalmus marginatus</i>	402	299	960	665	1079	267	127	171	76	125	65	141	110	55	51	59
SILURIFORMES																
Auchnipteridae																
<i>Ageneiosus inermis</i> ^b	8	35	40	1	20	23	5	1	1			7	16	9	1	1
<i>Ageneiosus militaris</i> ^b		41	53			5	14	43	20	1			1	7	3	
<i>Auchenipterus osteomystax</i>	348	1321	330	725	131	615	106	482	357	142	76	109	407	32	141	125
<i>Parauchenipterus galeatus</i>	855	661	534	458	433	419	195	177	119	125	55	150	134	244	191	268
Callichthyidae																

Espécies	Local				Anos												
	JJU	PAN	PEP	MPP	1999	2000	2001	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2011	2012	
<i>Callichthys callichthys</i>		4	4	1	2		2			2	2	1					
<i>Hoplosternum littorale</i>	2	18	1		10		2		2	1		3	1			2	
Doradidae																	
<i>Pterodoras granulosus</i> ^{a,b}	167	96	119	12	9	134	1	34	44	61	14	8	19	20	8	41	
<i>Rhinodoras dorbignyi</i>	2	10	10	6	2	11	16										
<i>Trachydoras paraguayensis</i> ^b	308	858	564	15	223	149	8	119	20	54	35	138	323	334	111	230	
Heptapteridae																	
<i>Pimelodella</i> sp.1	2	11	13		2	24											
<i>Pimelodella</i> sp. 2			1	4		4								1			
<i>Rhamdia quelen</i>	8	1	3	6	4	8	4	1								1	
Loricariidae																	
<i>Rineloricaria</i> sp.	15	31	141		34	31	7	15	30	5	47	3		2		13	
<i>Hypostomus ancistroides</i>			6		6												
<i>Hypostomus commersoni</i> ^f		5							5								
<i>Hypostomus</i> sp.1	204	10	155	46	141	72	67	32	21	10	13	2	8	16	2	31	
<i>Hypostomus</i> sp.2	72	1	3	1	12	5	55	4									
<i>Hypostomus</i> sp.3	10	8	13	2	1	16	3	7					2	1	3		
<i>Hypostomus</i> sp.4			10	1	11												
<i>Loricaria</i> sp.		1									1						
<i>Loricariichthys platymetopon</i> ^b	367	562	1027	245	271	228	264	395	213	234	104	163	58	56	31	183	
<i>Megalancistrus parananus</i>	38	1	3	6	1	9	23	3	2	4					4	1	
<i>Pterygoplichthys anisitsi</i>	135	82	93	203	16	41	7				105	125	70	39	41	70	
<i>Rhinelepis aspera</i> ^a	63	42	84	238		1	16	79	81	122	10	6	1	1	77	31	
Pimelodidae																	
<i>Hemisorubim platyrhynchos</i> ^a	136	72	131	1	40	103	65	19	9	8	13	8	20	14	31	10	
<i>Hypophthalmus edentatus</i> ^b	26	152	42	435	68	82	43	205	129	18	36	18	8		25	23	
<i>Iheringichthys labrosus</i>	63	151	116	21	8	4	16	13	47	33	9	23	41	90	52	16	
<i>Pimelodus maculatus</i> ^a	212	154	104	79	41	79	65	36	29	13	20	64	42	34	69	58	
<i>Pimelodus ornatus</i> ^{a,b}	10	28	13		2	7	2	5	6	2	5	4	11	3	2		
<i>Pinirampus pirinampu</i> ^a	4	11	4		2	3	3	3	3	3	1		4				
<i>Pseudoplatystoma corruscans</i> ^a	27	11	25	23	12	23	18	2	5	4	2	5	4	3	4	3	
<i>Sorubim lima</i> ^{a,c}	131	18	18	23	7	40	6	8	8	8	4	10	14	21	44	19	
Pseudopimelodidae																	
<i>Pseudopimelodus mangurus</i>	2			1		3											
PERCIFORMES																	
Cichlidae																	
<i>Astronotus crassipinis</i> ^c	2	2	2	1	2					1	1					3	
<i>Cichla kelberi</i> ^f	129	87	120	155	94	13	20	30	49	18	76	59	29	34	30	39	
<i>Cichla piquiti</i> ^f	29	19	24	9						5		13	2	14	9	39	
<i>Crenicichla britskii</i>	36	1	13	15	11	7	6	6	3	2	9	9	2	6	1		
<i>Geophagus proximus</i> ^c	200	343	274	1383				39	59	71	432	630	440	263	88	179	
<i>Satanoperca pappaterra</i> ^f	82	196	179	258	97	51	26	84	89	157	58	47	36	17	27	25	
Sciaenidae																	
<i>Plagioscion squamosissimus</i> ^c	265	467	635	1228	113	252	397	316	351	189	110	182	180	226	85	194	
GYMNOTIFORMES																	
Sternopygidae																	
<i>Eigenmannia trilineata</i>		2	3				3						2				
Gymnotidae																	
<i>Gymnotus carapo</i>	4	1		2		2	1			1		1				2	
Rhamphichthyidae																	
<i>Rhamphichthys hahn</i> ^b	6	7	3	8	7	8	1		2	1	2					3	
MYLIOBATIFORMES																	
Potamotrygonidae																	
<i>Potamotrygon</i> sp. ^b	2															2	
PLEURONECTIFORMES																	
Achiridae																	
<i>Catathyridium jenynsi</i> ^b	1	2	4	1		2			1	2	1	1				1	

Local, o acumulado por local, considerando todos os anos; Anos, o acumulado por ano considerando todos os locais.

^a Espécies migradoras; ^b Espécies não-nativas, originadas do baixo Paraná

^c Espécies não-nativas, outras origens.

Tabela S4: Parâmetros de estimativa da regressão por mínimos quadrados ordinários (OLS) ($n = 48$) ajustados da diversidade alfa particionada (usando espécies Riqueza como medida) e abundância (\log_{10} CPUE) para o reservatório de Porto Primavera, alto Paraná, Sudeste do Brasil.

Métrica	Grupo	Intercessão	Inclinação	r^2	p
Riqueza	Total	305.022	-0.13865	0.01497	0.407
Riqueza	Nativas	212.062	-0.09807	0.02597	0.274
Riqueza	Não-Nativas	-210.319	0.10842	0.06943	0.070
CPUE	Total	29.341	-0.01320	0.10698	0.023
CPUE	Nativas	38.591	-0.01795	0.07150	0.066
CPUE	Não-Nativas	14.719	-0.00618	0.00633	0.591

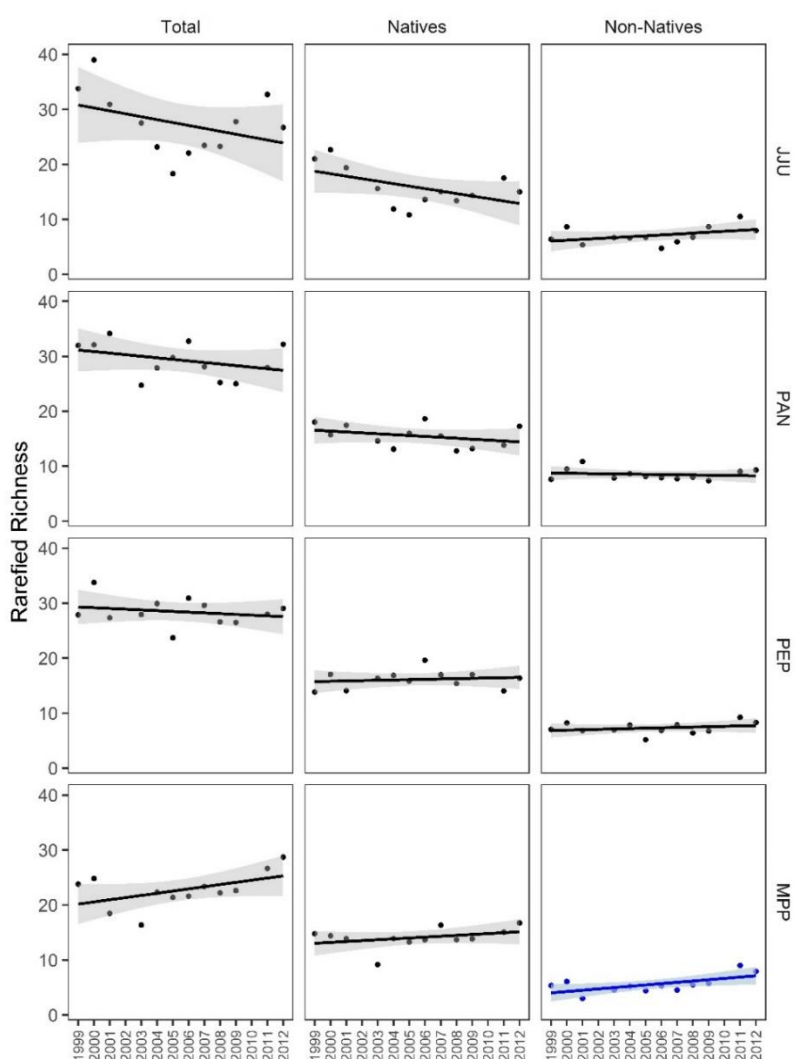


Figure S1: Tendências na diversidade alfa (riqueza de espécies rarefeitas), considerando todas as espécies nativas e não-nativas (painéis esquerdo, médio e direito, respectivamente) em cada local de amostragem. As linhas de tendência (regressão OLS) são codificadas por cor azul se forem significativamente positivas ($p < 0,05$, $n = 12$) e negras se não forem significativas (não houve declives negativos significativos). Ver a Tabela S5 para os parâmetros de regressão.

Tabela S5: Parâmetros de estimativa da regressão por mínimos quadrados (OLS) ($n = 12$) ajustados da diversidade alfa particionada (usando riqueza de espécies rarefeita como medida) para os locais de amostragem do reservatório de Porto Primavera, alto Paraná, Sudeste do Brasil.

Grupo	Local	Intercessão	Inclinação	r^2	p
Total	JJU	1091.960	-0.53084	0.14511	0.222
Total	PAN	598.604	-0.28387	0.13098	0.248
Total	PEP	298.799	-0.13481	0.05054	0.482
Total	MPP	-769.273	0.39492	0.25517	0.094
Nativas	JJU	920.741	-0.45122	0.27461	0.080
Nativas	PAN	342.252	-0.16293	0.11369	0.284
Nativas	PEP	-102.399	0.05910	0.02292	0.639
Nativas	MPP	-312.346	0.16277	0.13265	0.244
Não-Nativas	JJU	-320.369	0.16328	0.18416	0.164
Não-Nativas	PAN	86.039	-0.03866	0.02600	0.617
Não-Nativas	PEP	-131.184	0.06905	0.07623	0.385
Não-Nativas	MPP	-475.761	0.24001	0.40346	0.026*

* valor significativo de p (Nível de significância: 0,05).

Tabela S6: Estimativa dos parâmetros da regressão por mínimos quadrados (OLS) ($n = 11$) ajustados da diversidade β particionada (dissimilaridade de Sørensen) em relação ao ano inicial de cada local de amostragem e a tendência geral (comum) do reservatório de Porto Primavera alto Paraná, Sudeste do Brasil.

Local	Medida	Intercessão	Inclinação	r^2	p
JJU	Sørensen	-10.622	0.00547	0.06799	0.439
	Nestedness	3.080	-0.00148	0.01153	0.753
	Turnover	-13.702	0.00695	0.18420	0.188
PAN	Sørensen	0.515	-0.00006	0.00001	0.992
	Nestedness	-4.551	0.00230	0.07384	0.419
	turnover	5.065	-0.00236	0.03429	0.586
PEP	Sørensen	-2.898	0.00162	0.01257	0.743
	nestedness	-4.318	0.00218	0.05506	0.487
	turnover	1.420	-0.00057	0.00248	0.884
MPP	Sørensen	-23.764	0.01201	0.43855	0.026*
	nestedness	10.246	-0.00508	0.30829	0.076
	turnover	-34.010	0.01710	0.66228	0.002*
Overall	Sørensen	-11,632	0,00597	0,05985	0,069
	nestedness	-3,654	0,00186	0,02941	0,206
	turnover	-7,978	0,00411	0,04183	0,131

Medidas: Dissimilaridade de Sørensen; e seus componentes *nestedness* (aninhamento) e *turnover*.

* valor significativo de p (Nível de significância: 0,05).

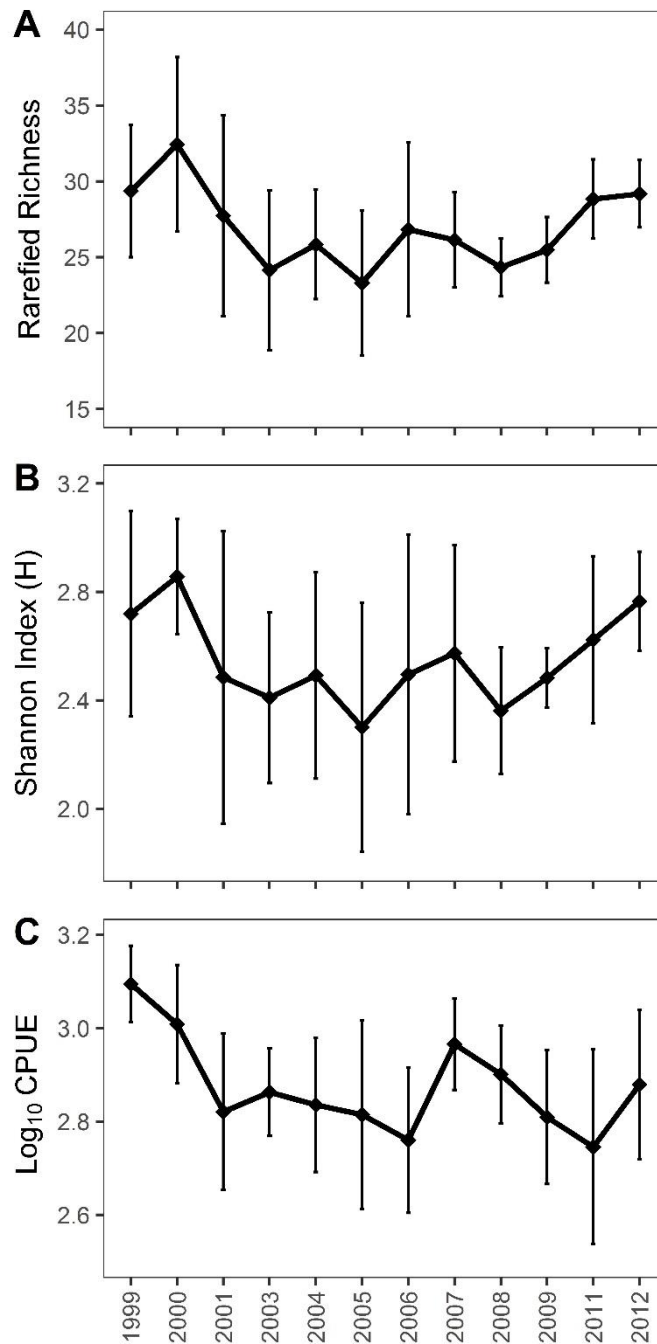


Figure S2: Valores médios de (A) Riqueza rarefeita de espécies, (B) índice de Shannon-Wiener e (C) abundância nos anos de amostragem no reservatório de Porto Primavera, alto rio Paraná, Sudeste do Brasil. Barras indicam o intervalo de confiança (95%); não houve diferença entre os anos, considerando $p < 0,05$ (análise de variância).

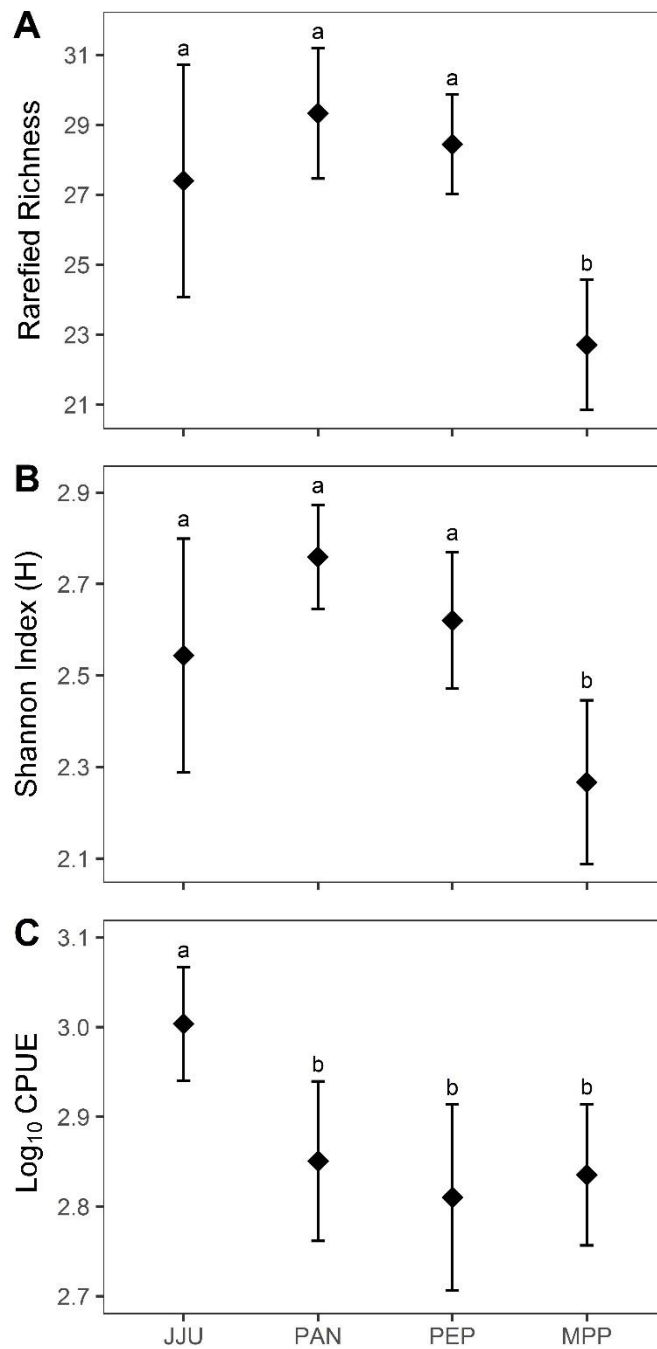


Figure S3: Valores médios de (A) Riqueza rarefeita de espécies, (B) índice Shannon-Wiener e (C) abundância nos locais de amostragem no reservatório de Porto Primavera, alto rio Paraná, Brasil. Barras indicam o intervalo de confiança (95%); letras diferentes indicam diferenças significativas, considerando $p < 0,05$ (análise de variância).

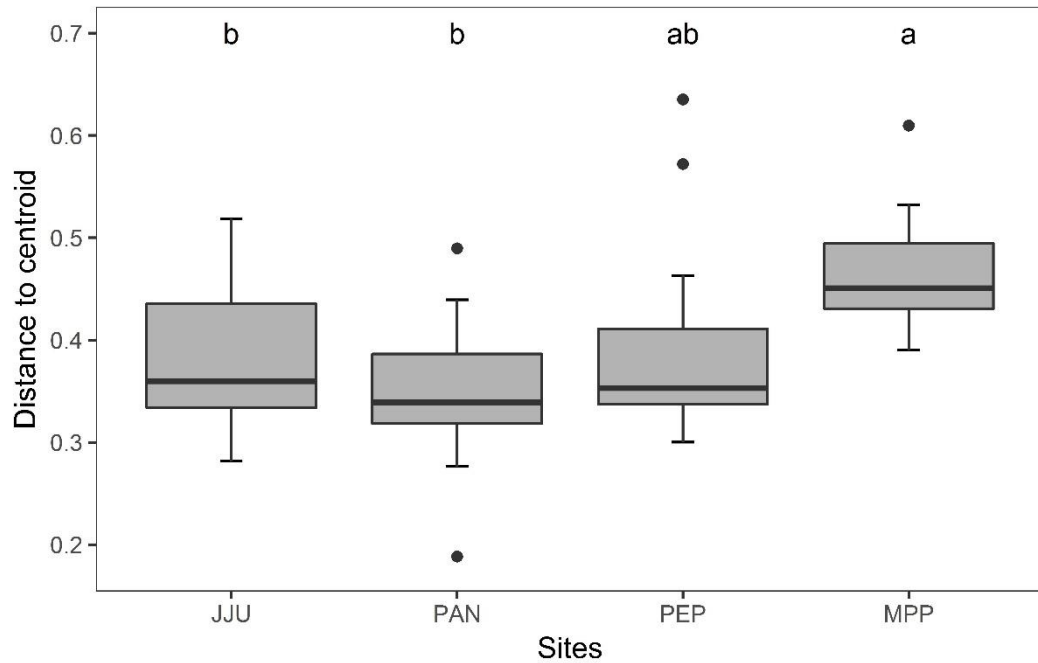


Figure S4: Distância do ano de amostragem para os centróides dentro do local de amostragem e estimativas da diversidade beta calculada pela dispersão multivariada. As linhas horizontais nos gráficos mostram as medianas, base e topo das caixas mostram os percentis 25 e 75, os bigodes mostram os intervalos ($\pm 1,5 * IQR$). Letras diferentes indicam diferenças significativas, considerando $p < 0,05$ (teste de permutação, 999 permutações).

CAPÍTULO 3

Passagens para peixes podem restaurar a conectividade fluvial? Um estudo de caso usando diversidade β como método de avaliação

Capítulo publicado na revista *Acta Limnologica Brasiliensia*: MARQUES, H., DIAS, J. H. P. & RAMOS, I. P. 2018. Can fishways restore river connectivity? A case study using β diversity as a method of assessment. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 30.

RESUMO

Sistemas de transposição são estruturas que objetivam proporcionar o livre movimento dos peixes quando barreiras são acrescentadas a ambientes naturais fluviais. Entretanto, a efetividade dos sistemas de transposição como ferramenta de conservação é ainda um tema incipiente e controverso em bacias hidrográficas neotropicais. Testamos a hipótese de que sistemas de transposição de peixes (STP) aumentam a conectividade fluvial usando a diversidade β como indicador, uma vez que valores mais baixos dessa métrica indicam maior similaridade entre as assembleias de peixes. Coletas trimestrais com redes de emalhar foram realizadas em uma área a jusante e outra a montante da barragem de Porto Primavera, bacia do alto Paraná, antes (fevereiro/1999 a maio/2001) e após (fevereiro/2003 a maio/2005) o início de operação do STP. Inicialmente verificamos a correlação das assembleias de peixes entre as áreas aplicando dois testes de Mantel (jusante *versus* montante, antes e após a operação do STP), usando matrizes de distância geradas a partir do índice de Bray-Curtis. A seguir calculamos a diversidade β usando o índice de Sørensen entre jusante e montante, visando comparar os valores antes e após a operação do STP, com aferição pelo teste Assintótico Wilcoxon-Mann-Whitney. Para sumarizar as alterações de estrutura da assembleia entre áreas e períodos foi aplicado um escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS) baseado nas dissimilaridades de Bray-Curtis, com uso de procedimentos de permutação multi-resposta (MRPP). Os testes de Mantel demonstraram ausência de correlação entre as assembleias de jusante e montante antes da operação do STP e existência de correlação após. A diversidade β apresentou valores inferiores antes em relação à depois, evidenciando o incremento da similaridade entre jusante e montante após a operação do STP. A análise por MRPP indicou que as alterações nas assembleias de peixes entre as áreas não foram ao acaso, ocorrendo diferenças menores após ($A = 0.08$) a abertura do STP que antes ($A = 0.09$). Embora as passagens para peixes continuem a ser um tema incipiente e controverso para a região Neotropical, o STP de Porto Primavera provavelmente é efetivo no aspecto de restauração da conectividade.

Palavras-chave: sistemas de transposição de peixes; assembleia de peixes; conectividade fluvial; diversidade β ; conservação.

ABSTRACT

Fishways are structures that aim to provide the free movement of fish when barriers are added to natural river environments. However, the effectiveness of fishways as a conservation tool is still an incipient and controversial topic in neotropical watersheds. β diversity was used as an indicator to test the hypothesis that a fishway can increase river connectivity, as a reduction in the value of this metric indicates greater similarity among fish assemblages. Quarterly sampling was performed with gillnets upstream and downstream of the Porto Primavera dam, Upper Paraná Basin, before the opening of the fishway between February 1999 and May 2001, and between February 2003 and May 2005 with the fishway in operation (10 samples per period/site). The correlation between the fish assemblages and sites was verified by applying two Mantel tests (downstream versus upstream before and one equivalent after the fishway) using the distance matrices generated by the Bray-Curtis index. The β diversity between downstream and upstream was calculated using the Sørensen index for each sample for the comparison of such values before and after the operation of the fishway, which were tested with Asymptotic Wilcoxon-Mann-Whitney Test. To summarize changes in the structure of the fish assemblages between the sites and periods nonmetric multidimensional scaling (NMDS) was applied based on Bray-Curtis dissimilarities, using multi-response permutation procedures (MRPP). The Mantel tests showed no correlation between the upstream and downstream assemblages before the operation of the fishway but greater correlation after. β diversity was lower after than before the fishway, representing an increase in similarity between downstream and upstream with the fishway. MRPP analysis indicated that the fish assemblages between the sites differed more than was expected by chance, with smaller divergence between the sampling sites after the fishway ($A = 0.08$) than before it opened ($A = 0.09$). Although fishways remain an incipient and controversial theme for neotropical fish, the Porto Primavera fishway appears to be effective in terms of the restoration of connectivity.

Keywords: fish passage; fish assemblage; fluvial connectivity; β diversity; conservation.

INTRODUÇÃO

A fragmentação de habitats e a perda de conectividade são alguns dos principais impactos do barramento de rios (Agostinho et al., 2002, 2016; Godinho & Kynard, 2009; Pompeu et al., 2012; Pelicice et al., 2015). Sistemas de transposição para peixes (STP) são comumente propostos como uma ferramenta para a restauração da conectividade fluvial, provendo uma passagem (Larinier, 2002) que possibilita aos peixes migratórios completarem suas migrações (Godinho & Kynard, 2009). Sistemas de transposição são estruturas que objetivam proporcionar o livre movimento dos peixes quando barreiras são acrescentadas a ambientes naturais fluviais (Makrakis et al., 2015), para que a construção de barragens não impeça os fluxos de organismos aquáticos, nem cause isolamento demográfico e genético entre suas populações (Lucas & Baras, 2001).

Entretanto, a efetividade dos sistemas de transposição como ferramenta de conservação é ainda um tema incipiente e controverso em bacias hidrográficas neotropicais (Agostinho et al., 2002; Pelicice & Agostinho, 2008; Pompeu et al., 2012; Lira et al., 2017). Entre os fatores que contribuem para a controvérsia estão o grande número de espécies migratórias neotropicais (Carolsfeld et al., 2003), com grande diversidade de características bionômicas e padrões migratórios (Makrakis et al., 2012b), e a ausência de monitoramentos permanentes ou de longo termo acerca da eficácia dos sistemas de transposição para a conservação. A maioria dos estudos sobre STPs em rios neotropicais focam na performance dos peixes durante a passagem, sem uma abordagem mais ampla (Lira et al., 2017), de modo que a abordagem de assuntos críticos permanece incipiente. Há poucos estudos sobre estruturação genética em peixes migratórios (e.g. Lopes et al. (2007); Gomes et al. (2013); Ferreira et al. (2016)), por exemplo, a despeito de evidências da eficácia de STPs na mitigação desse processo em rios europeus (Gousskov et al., 2016). Além disso, estudos abordando esforço fisiológico e seletividade ao longo da passagem (e.g. Volpato et al. (2009)) permanecem incipientes. Acerca da migração pós-passagem até os sítios de desova, sucesso no recrutamento a montante, migração para jusante e viabilidade populacional a longo termo, a maioria dos estudos disponíveis se concentram principalmente em aspectos conceituais, sem estudos específicos de campo (e.g. Pelicice & Agostinho (2008); Godinho & Kynard (2009); Pelicice et al. (2015)). Temas relevantes e dependentes da conectividade fluvial, como

o papel dos peixes migratórios como subsídio em materiais e processos dentro de sistemas fluviais (Flecker, 1996; Flecker et al., 2010; Wheeler et al., 2015), permanecem pouco entendidos em bacias hidrográficas neotropicais (Flecker, 1996).

Uma vez que a conectividade é um assunto chave para temas subsequentes em migração de peixes (superação do obstáculo das barragens, recrutamento a montante, fluxo genético etc.), o objetivo do presente estudo foi testar a hipótese de que o sistema de transposição para peixes instalado na barragem de Porto Primavera, alto Paraná, está incrementando a conectividade fluvial para as assembleias de peixes.

MATERIAIS E MÉTODOS

A Usina Hidroelétrica Engenheiro Sérgio Motta (conhecida e denominada doravante Porto Primavera) está localizada no rio Paraná (coordenadas geográficas (22°28'S, 52°57'W), na bacia do alto Paraná, Sudeste do Brasil, na divisa entre os estados de São Paulo e Mato Grosso do Sul. Seu reservatório foi formado em duas etapas, a primeira das quais concluída em dezembro de 1998 (cota 253 m acima do nível do mar) e a segunda completada em março de 2001 (cota 257 m). O STP implantado nessa barragem (Figura 1) é um sistema do tipo escada tanque-orifício, com 520 m de comprimento e vazão variável de 3,0 a 3,5 m³.s⁻¹ (Wagner et al., 2012), tendo iniciado sua operação em outubro de 2001.

Coletas padronizadas trimestrais foram realizadas a montante e a jusante da barragem (**Figura 1**) de fevereiro de 1999 a maio de 2001, período anterior à operação do STP, e de fevereiro de 2003 a maio de 2005, após o início de sua operação, consistindo de 10 coletas por período em cada tratamento. Os peixes foram coletados com um conjunto de redes de emalhar (30 a 200 mm de malha) exposto em cada área de amostragem durante 24 horas.

A abundância de cada espécie foi indexada como captura por unidade de esforço (CPUE), expressa como o número de indivíduos da espécie capturado por 1000 m² de redes em 24 horas. A correlação entre as assembleias de peixes de cada sítio nos dois períodos foi verificada através da aplicação de dois testes de Mantel (jusante x montante antes e depois da operação do STP), utilizando as matrizes de distância geradas pelo índice de Bray-Curtis. Para calcular a diversidade β , o índice

de dissimilaridade de Sørensen entre jusante e montante foi calculado para cada período amostral. A diversidade β , como métrica da diferença entre unidades espaciais em termos da composição de espécies (Magurran, 2004), foi adotada como indicador de conectividade, uma vez que baixos valores dessa métrica significam maior similaridade entre assembleias de peixes em decorrência da conectividade fluvial. O Teste Assintótico de Wilcoxon-Mann-Whitney foi empregado para comparar os valores da dissimilaridade de Sørensen antes e após a operação do STP.

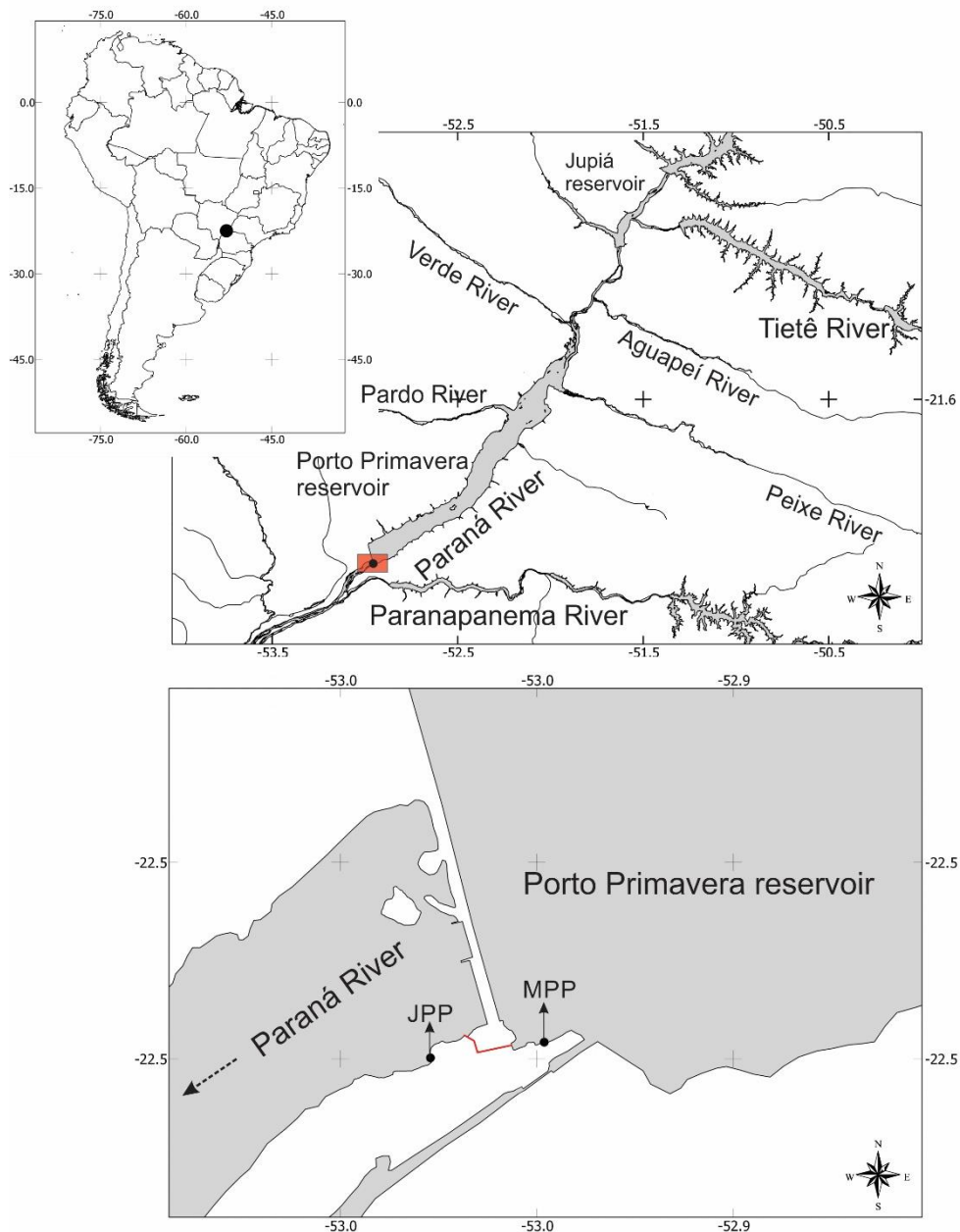


Figura 1. Localização da barragem de Porto Primavera e da sua passagem para peixes (em vermelho), bem como dos dois pontos de amostragem a jusante (JPP) e a montante (MPP) da barragem.

Para sumarizar a estrutura da assembleia de peixes entre os sítios (jusante e montante da barragem) para cada período (antes e após a abertura do STP), foi aplicado um escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS) baseado nas dissimilaridades de Bray-Curtis (Legendre & Legendre, 1998). NMDS é uma técnica de ordenação robusta e amplamente utilizada em ecologia de comunidades de peixes (Smith et al., 2016). A seguir, um procedimento de permutação multi-resposta (MRPP) foi utilizado para testar se a estrutura das assembleias apresentou diferenças significativas entre os sítios em cada período e comparar a magnitude dessa diferença (ou seja, o efeito de tamanho). Esta é uma técnica robusta, com a vantagem, em relação a outras técnicas, de não demandar pressupostos de distribuição, como normalidade e homogeneidade de variância (McCune & Grace, 2002). Este procedimento foi realizado com 999 permutações, baseado na distância de Bray-Curtis. Todas as análises estatísticas foram executadas com o software de uso livre R (R Core Team, 2016).

RESULTADOS

De acordo com o teste de Mantel, não houve correlação das assembleias entre montante e jusante antes da abertura do STP ($r=0.120$; $p=0.3$), mas ocorreu após a operação ($r=0.322$, $p=0.03$). A diversidade β foi mais alta antes (mediana 0.57) que depois (mediana 0.47) da operação do STP ($Z=-2.08$, $p=0.04$, **Figura 2**).

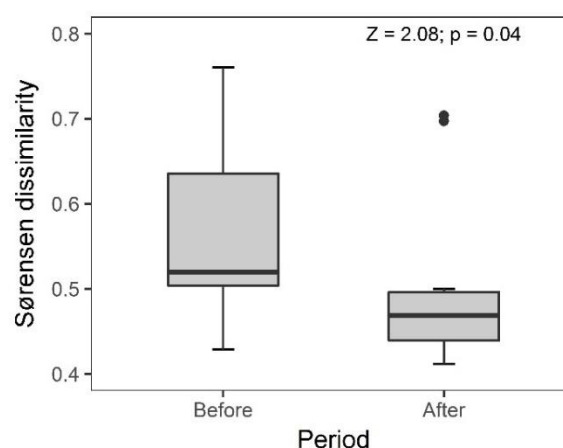


Figura 2. Comparação dos resultados de diversidade β antes (fevereiro de 1999 a maio de 2001) e após (fevereiro de 2003 a maio de 2005) do início da operação da passagem para peixes de Porto Primavera pelo teste Assintótico de Wilcoxon-Mann-Whitney, revelando uma redução na dissimilaridade de Sørensen.

Ordenações NMDS estáveis foram obtidas antes (stress=0.15; 20 iterações) após (stress=0.15; 20 iterações) a abertura do STP (**Figura 3**). A análises MRPP indicou agrupamento significativo ($p < 0.001$) das assembleias de peixes e ambas as comparações, ou seja, as assembleias diferiram entre os sítios mais do que seria esperado pelo efeito do acaso. A robustez dessas diferenças, entretanto, variou, com a divergência entre as áreas após a operação do STP, do ponto de vista qualitativo-quantitativo, foi menor ($A=0.08$) que antes da abertura ($A=0.09$), indicando um leve incremento na similaridade entre assembleias de peixes com a operação do STP.

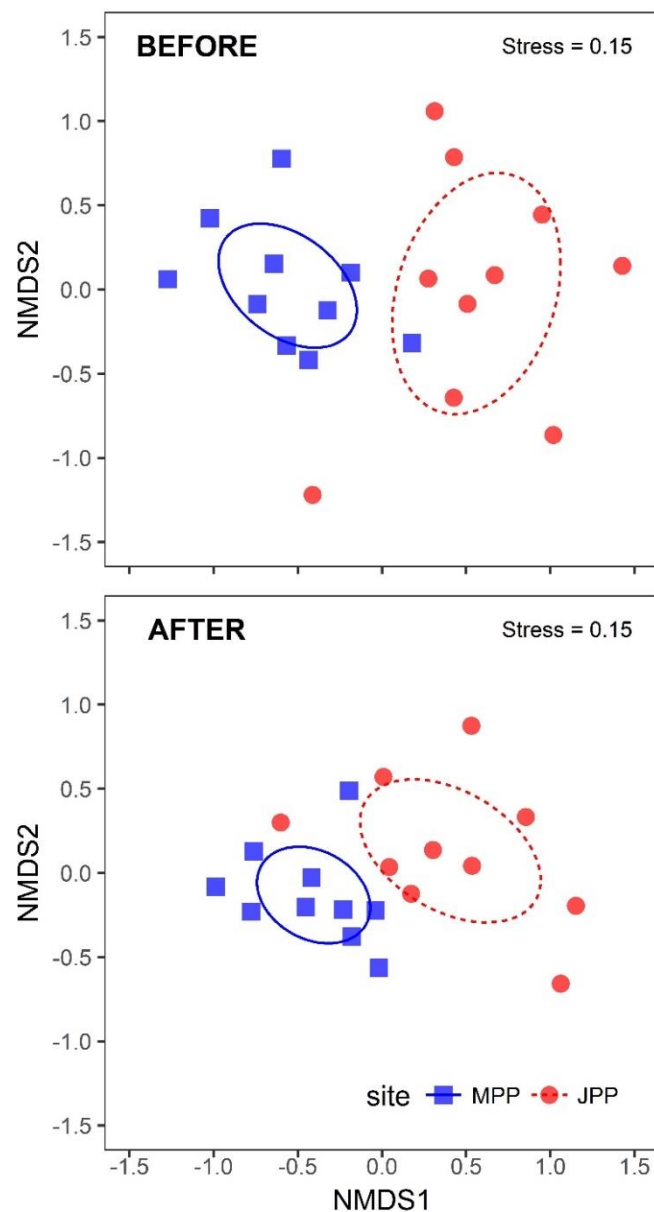


Figura 3. Ordenação do NMDS entre as amostragens antes e depois do início da operação da passagem para peixes de Porto Primavera, alto Paraná, Sudeste do Brasil.

Embora os resultados das abordagens qualitativa (índice de dissimilaridade de Sørensen) e qualitativa-quantitativa (Mantel, NMDS e MRPP) tenham diferido em grau, elas indicaram a mesma tendência de decréscimo da diversidade β e um conseqüente incremento na similaridade entre os sítios de jusante e montante da barragem após o início da operação do STP.

DISCUSSÃO

Os resultados do presente estudo amparam a conclusão de que o STP de Porto Primavera vem possibilitando a restauração da conectividade fluvial naquele trecho do rio Paraná, uma vez que houve uma redução da diversidade β entre jusante e montante a partir de sua operação. A variação da diversidade β entre as abordagens qualitativa (dissimilaridade de Sørensen) e qualitativa-quantitativa (NMDS e MRPP, usando a dissimilaridade de Bray-Curtis) pode ser atribuída às diferenças entre os habitats de montante e jusante da barragem. Embora STPs busquem possibilitar aos peixes a migração a montante, superando o obstáculo da barragem, eles alcançam habitats lênticos ou semi-lênticos após este processo, o que pode representar um extenso filtro ambiental para as espécies migratórias (Pelicice et al., 2015). De fato, estudos de marcação e recaptura desenvolvidos em Porto Primavera antes da existência do STP demonstraram que os peixes migradores evitaram o trecho sob influência do barramento, movendo-se rapidamente para trechos lóticos tanto a jusante quanto a montante (Antonio et al., 2007), o que pode explicar a menor similaridade verificada nas abordagens qualitativas-quantitativas.

A maioria dos estudos de STPs neotropicais focam a performance e a seletividade de espécies migradoras ou de grupos funcionais de espécies (Lira et al., 2017), inclusive no STP de Porto Primavera (Wagner et al., 2012). Essa abordagem continua necessária, principalmente para os estudos de aspectos de hidrologia, engenharia e habilidade natatória dos peixes (Santos et al., 2012, Assumpção et al., 2012, Santos et al., 2007). Persiste, entretanto, uma carência de outras pesquisas que considerem a conectividade em si, tal como o presente estudo.

Avaliar a conectividade através da diversidade β parece ser uma ferramenta útil para aferir a eficácia de um STP para a conservação da ictiofauna, embora seja um método raramente utilizado para esse fim. De acordo com Ward et al. (1999), a

diversidade β pode ser usada como uma medida do grau de conectividade entre habitats fluviais, uma vez que em habitats fragmentados a conectividade é baixa, restringido os fluxos de matéria, energia e organismos entre áreas e reduzindo a biodiversidade. Por outro lado, conectividade excessiva pode reduzir a heterogeneidade de habitats, também induzindo redução da biodiversidade (Ward et al., 1999) e incrementando a homogeneização biótica (Rahel, 2002). Correlações entre diversidade β e conectividade vêm sendo aplicadas em escalas que variam da local (Alves et al., 2005; Lansac-Tôha et al., 2009) à continental (Griffiths, 2017).

Embora os resultados do presente estudo possibilitem a conclusão de que o STP de Porto Primavera tem sido eficaz, pelo menos em termos de restauração da conectividade, outros aspectos relevantes, não abordados no presente estudo, devem ser considerados para conclusões adequadas acerca do papel dos STPs como ferramenta de conservação na bacia do alto Paraná.

Um dos objetivos dos STPs é propiciar fluxo gênico, mantendo o potencial evolucionário das espécies em habitats fragmentados (Gousskov et al., 2016). Estudos como o de Ferreira et al. (2016), que objetivam avaliar a diversidade genética, são importantes para subsidiar decisões sobre fluxos gênicos em áreas sob influência de barragens. Também é importante o efeito de STPs nos fluxos de materiais e energia. A contribuição da migração de peixes para o transporte de nutrientes é mais amplamente documentada para espécies anádromas no hemisfério norte, com estudos dos efeitos das migrações de salmão sobre a produtividade de rios e florestas ripárias (Willson et al., 1998; Helfield & Naiman, 2001; Kohler et al., 2013). Embora espécies potamódromas não se envolvam no transporte de nitrogênio derivado de ambientes marinhos, elas também contribuem para o fluxo de nutrientes, que é importante para a conservação da ictiofauna e dos processos ecossistêmicos (Flecker et al., 2010; Wheeler et al., 2015).

Em termos de performance de passagem, o STP de Porto Primavera tem taxas satisfatórias de migração para montante (Wagner et al., 2012) e há evidências de permeabilidade bidirecional, como vem sendo demonstrado por monitoramento através de telemetria por radiofrequência (Gutfreund et al., 2018). Entretanto, é necessário a manutenção de monitoramentos de longo termo, incluindo mais estudos sobre correlações entre eficiência de passagem e variáveis ambientais (Wagner et al., 2012). Para maximizar a eficiência de passagem e ampliar o número de peixes que

superem a barreira, o STP precisa minimizar o atraso nas migrações em função das barragens (Nyqvist et al., 2017), embora todo obstáculo crie atraso na migração dos peixes (Larinier, 2008). Esse atraso pode afetar o desenvolvimento gonadal e das características sexuais secundárias, reduzindo o potencial reprodutivo (Fenkes et al., 2016) e, portanto, o recrutamento.

A contribuição efetiva desses migradores para o recrutamento, tanto a montante quanto a jusante, e para a dinâmica populacional das espécies migradoras precisa ser melhor entendido. Estudos que consideram a ocorrência e densidade do ictioplâncton têm revelado sítios de desova a jusante (Reynalte-Tataje et al., 2013; Barzotto et al., 2015) e a montante (Da Silva et al., 2011, 2015; Makrakis et al., 2012a) de Porto Primavera. É imperativo avaliar o equilíbrio entre o recrutamento de montante e de jusante para adequar a operação de STPs, evitando o risco de que eles funcionem como armadilhas ecológicas, transferindo populações de um ambiente de alta qualidade (fluvial) para um inferior (reservatório) e reduzindo a aptidão reprodutiva dos indivíduos (Pelicice & Agostinho, 2008).

No reservatório de Porto Primavera, tributários de montante também minimizam a tendência esperada de homogeneização biótica (Marques et al., 2018). Entretanto, uma importante consequência não intencional de STPs pode ser a passagem de espécies não nativas, propiciando novas interações não desejáveis de predação e competição (McLaughlin et al., 2013). A facilitação dos movimentos de espécies não nativas devido ao incremento da conectividade pode, portanto, causar a longo termo a homogeneização da ictiofauna (Vitule et al., 2012; Rahel, 2007).

Esses e outros aspectos devem ser integrados em uma abordagem ecossistêmica, sendo ainda necessária a estruturação de um arcabouço teórico adequado acerca de STP em ambientes neotropicais. Essa abordagem integrada pode subsidiar soluções para o quebra-cabeças da conservação da ictiofauna na da bacia do alto Paraná, no qual, embora amplamente estudado, ainda há peças faltando.

REFERÊNCIAS

- Agostinho, A. A., Gomes, L. C., Fernandez, D. R. & Suzuki, H. I. 2002. Efficiency of fish ladders for neotropical ichthyofauna. *River Research and Applications*, 18, 299-306.

- Agostinho, A. A., Gomes, L. C., Santos, N. C. L., Ortega, J. C. G. & Pelicice, F. M. 2016. Fish assemblages in Neotropical reservoirs: Colonization patterns, impacts and management. *Fisheries Research*, 173, 26-36.
- Alves, G. M., Velho, L. F. M., Lansac-Tôha, F. A., Robertson, B. & Bonecker, C. C. 2005. Effect of the connectivity on the diversity and abundance of cladoceran assemblages in lagoons of the upper Paraná river floodplain. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 17, 317-327.
- Antonio, R. R., Agostinho, A. A., Pelicice, F. M., Bailly, D., Okada, E. K. & Dias, J. H. P. 2007. Blockage of migration routes by dam construction: can migratory fish find alternative routes? *Neotropical Ichthyology*, 5, 177-184.
- Assumpção, L. D., Makrakis, M. C., Makrakis, S., Wagner, R. L., Silva, P. S. D., Lima, A. F. D. & Kashiwaqui, E. A. L. 2012. The use of morphometric analysis to predict the swimming efficiency of two Neotropical long-distance migratory species in fish passage. *Neotropical Ichthyology*, 10, 797-804.
- Barzotto, E., Sanches, P. V., Bialecki, A., Orvati, L. & Gomes, L. C. 2015. Larvae of migratory fish (Teleostei: Ostariophysi) in the lotic remnant of the Paraná River in Brazil. *Zoologia (Curitiba)*, 32, 270-280.
- Carolsfeld, J., Harvey, B., Ross, C. & Baer, A. 2003. *Migratory fishes of South America: biology, fisheries and conservation status*. Victoria, BC, Canada, World Fisheries Trust.
- Da Silva, P. S., Assumpção, L., Lima, A. F., Makrakis, M. C., Makrakis, S. & Dias, J. H. P. 2011. Distribuição espacial e temporal de ovos e larvas de peixes no rio Aguapeí SP, alto rio Paraná. *Forum Ambiental da Alta Paulista*, 7, 462-478.
- Da Silva, P. S., Makrakis, M. C., Miranda, L. E., Makrakis, S., Assumpção, L., Paula, S., Dias, J. H. P. & Marques, H. 2015. Importance of Reservoir Tributaries to Spawning of Migratory Fish in the Upper Paraná River. *River Research and Applications*, 31, 313-322.
- David, G. 2017. Connectivity and vagility determine β diversity and nestedness in North American and European freshwater fish. *Journal of Biogeography*, 44, 1723-1733.

- Fenkes, M., Shiels, H. A., Fitzpatrick, J. L. & Nudds, R. L. 2016. The potential impacts of migratory difficulty, including warmer waters and altered flow conditions, on the reproductive success of salmonid fishes. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol*, 193, 11-21.
- Ferreira, D. G., Souza-Shibatta, L., Shibatta, O. A., Sofia, S. H., Carlsson, J., Dias, J. H. P., Makrakis, S. & Makrakis, M. C. 2016. Genetic structure and diversity of migratory freshwater fish in a fragmented Neotropical river system. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 1-23.
- Flecker, A. S. 1996. Ecosystem Engineering by a Dominant Detritivore in a Diverse Tropical Stream. *Ecology*, 77, 1845-1854.
- Flecker, A. S., McIntyre, P. B., Moore, J. W., Anderson, J. T., Taylor, B. W. & Hall, R. O. 2010. Migratory Fishes as Material and Process Subsidies in Riverine Ecosystems. *American Fisheries Society Symposium*, 73, 559–592.
- Godinho, A. L. & Kynard, B. 2009. Migratory fishes of Brazil: Life history and fish passage needs. *River Research and Applications*, 25, 702-712.
- Gomes, P. C., Lopera-Barrero, N. M., Vargas, L., Streit Junior, D. P., Povh, J. A., Sirol, R. N. & Ribeiro, R. P. 2013. Genetic diversity of *Salminus brasiliensis* (Characiformes: Characidae) collected in the passage ladder of the Canoas I hydropower plant in the Paranapanema River, Brazil. *Semina: Ciências Agrárias*, 34.
- Gousskov, A., Reyes, M., Wirthner-Bitterlin, L. & Vorburger, C. 2016. Fish population genetic structure shaped by hydroelectric power plants in the upper Rhine catchment. *Evolutionary Applications*, 9, 394-408.
- Gutfreund, C., Makrakis, S., Castro-Santos, T., Celestino, L., Dias, J. H. P. & Makrakis, M. 2018. Effectiveness of a fish ladder for two Neotropical migratory species in the Paraná River. *Marine and Freshwater Research*.
- Helfield, J. M. & Naiman, R. J. 2001. Effects of salmon-derived nitrogen on riparian forest growth and implications for stream productivity. *Ecology*, 82, 2403-2409.
- Kohler, A. E., Kusnierz, P. C., Copeland, T., Venditti, D. A., Denny, L., Gable, J., Lewis, B. A., Kinzer, R., Barnett, B., Wipfli, M. S. & Karlsson, J. 2013. Salmon-mediated

- nutrient flux in selected streams of the Columbia River basin, USA. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 70, 502-512.
- Lansac-Tôha, F., Bonecker, C., Velho, L., Simões, N., Dias, J., Alves, G. & Takahashi, E. 2009. Biodiversity of zooplankton communities in the Upper Paraná River floodplain: interannual variation from long-term studies. *Brazilian Journal of Biology*, 69, 539-549.
- Larinier, M. 2002. Fishways - General considerations. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 21-27.
- Larinier, M. 2008. Fish passage experience at small-scale hydro-electric power plants in France. *Hydrobiologia*, 609, 97-108.
- Legendre, P. & Legendre, L. 1998. *Numerical ecology*. Amsterdam, Elsevier Science BV.
- Lira, N. A., Pompeu, P. S., Agostinho, C. S., Agostinho, A. A., Arcifa, M. S. & Pelicice, F. M. 2017. Fish passages in South America: an overview of studied facilities and research effort. *Neotropical Ichthyology*, 15.
- Lopes, C. M., Almeida, F. S. D., Orsi, M. L., Britto, S. G. D. C., Sirol, R. N. & Sodr e, L. M. K. 2007. Fish passage ladders from Canoas Complex - Paranapanema River: evaluation of genetic structure maintenance of *Salminus brasiliensis* (Teleostei: Characiformes). *Neotropical Ichthyology*, 5, 131-138.
- Lucas, M. C. & Baras, E. 2001. *Migration of Freshwater Fishes*. Malden, MA, Wiley-Blackwell.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Oxford, UK, Blackwell Publishing.
- Makrakis, M. C., Da Silva, P. S., Makrakis, S., Lima, A. F., Assumpção, L., Paula, S., Miranda, L. E. & Dias, J. H. P. 2012a. Spawning and nursery habitats of neotropical fish species in the tributaries of a regulated river. In: Pourali, K. & Raad, V. N. (eds.) *Larvae: Morphology, biology and life cycle*. New York: Nova Science Publishers.
- Makrakis, M. C., Miranda, L. E., Makrakis, S., Fontes Junior, H. M., Morlis, W. G., Dias, J. H. & Garcia, J. O. 2012b. Diversity in migratory patterns among Neotropical fishes in a highly regulated river basin. *J Fish Biol*, 81, 866-81.

- Makrakis, S., Dias, J. H. P., Lopes, J. M. L., Fontes Junior, H. M., Godinho, A. L., Martinez, C. B. & Makrakis, M. C. 2015. Premissas e Critérios Mínimos para Implantação, Avaliação e Monitoramento de Sistemas de Transposição para Peixes. *Boletim Sociedade Brasileira de Ictiologia*, 16-23.
- Marques, H., Dias, J. H. P., Perbiche-Neves, G., Kashiwaqui, E. A. L. & Ramos, I. P. 2018. Importance of dam-free tributaries for conserving fish biodiversity in Neotropical reservoirs. *Biological Conservation*, 224, 347-354.
- Mccune, B. & Grace, J. B. 2002. MRPP (Multi-response Permutation Procedures) and Related Techniques. In: Mccune, B. & Grace, J. B. (eds.) *Analysis of Ecological Communities*. Gleneden Beach, OR: MjM Software Design.
- Mclaughlin, R. L., Smyth, E. R. B., Castro-Santos, T., Jones, M. L., Koops, M. A., Pratt, T. C. & Vélez-Espino, L.-A. 2013. Unintended consequences and trade-offs of fish passage. *Fish and Fisheries*, 14, 580-604.
- Nyqvist, D., Greenberg, L. A., Goerig, E., Calles, O., Bergman, E., Ardren, W. R. & Castro-Santos, T. 2017. Migratory delay leads to reduced passage success of Atlantic salmon smolts at a hydroelectric dam. *Ecology of Freshwater Fish*, 26, 707-718.
- Pelicice, F. M. & Agostinho, A. A. 2008. Fish-passage facilities as ecological traps in large neotropical rivers. *Conservation Biology*, 22, 180-8.
- Pelicice, F. M., Pompeu, P. S. & Agostinho, A. A. 2015. Large reservoirs as ecological barriers to downstream movements of Neotropical migratory fish. *Fish and Fisheries*, 16, 697-715.
- Pompeu, P. S., Agostinho, A. A. & Pelicice, F. M. 2012. Existing and Future Challenges: The Concept of Successful Fish Passage in South America. *River Research and Applications*, 28, 504-512.
- R Core Team 2016. *R: A language and environment for statistical computing*. In: COMPUTING, R. F. F. S. (ed.). Vienna, Austria.
- Rahel, F. J. 2002. Homogenization of Freshwater Faunas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 291-315.
- Rahel, F. J. 2007. Biogeographic barriers, connectivity and homogenization of freshwater faunas: it's a small world after all. *Freshwater Biology*, 52, 696-710.

- Reynalte-Tataje, D. A., Agostinho, A. A. & Bialecki, A. 2013. Temporal and spatial distributions of the fish larval assemblages of the Ivinheima River sub-basin (Brazil). *Environmental Biology of Fishes*, 96, 811-822.
- Santos, H. A., Pompeu, P. S. & Martinez, C. B. 2007. Swimming performance of the migratory Neotropical fish *Leporinus reinhardti* (Characiformes: Anostomidae). *Neotropical Ichthyology*, 5, 139-146.
- Santos, H. D. A. E., Viana, E. M. D. F., Pompeu, P. S. & Martinez, C. B. 2012. Optimal swim speeds by respirometer: an analysis of three neotropical species. *Neotropical Ichthyology*, 10, 805-811.
- Smith, C. D., Quist, M. C. & Hardy, R. S. 2016. Fish Assemblage Structure and Habitat Associations in a Large Western River System. *River Research and Applications*, 32, 622-638.
- Vitule, J. R. S., Skóra, F. & Abilhoa, V. 2012. Homogenization of freshwater fish faunas after the elimination of a natural barrier by a dam in Neotropics. *Diversity and Distributions*, 18, 111-120.
- Volpato, G. L., Barreto, R. E., Marcondes, A. L., Andrade Moreira, P. S. & De Barros Ferreira, M. F. 2009. Fish ladders select fish traits on migration—still a growing problem for natural fish populations. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 42, 307-313.
- Wagner, R. L., Makrakis, S., Castro-Santos, T., Makrakis, M. C., Dias, J. H. P. & Belmont, R. F. 2012. Passage performance of long-distance upstream migrants at a large dam on the Paraná River and the compounding effects of entry and ascent. *Neotropical Ichthyology*, 10, 785-795.
- Ward, J. V., Tockner, K. & Schiemer, F. 1999. Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity. *Regulated Rivers: Research & Management*, 15, 125-139.
- Wheeler, K., Miller, S. W. & Crowl, T. A. 2015. Migratory fish excretion as a nutrient subsidy to recipient stream ecosystems. *Freshwater Biology*, 60, 537-550.
- Willson, M. F., Gende, S. M. & Marston, B. H. 1998. Fishes and the Forest. *BioScience*, 48, 455-462.

CONSIDERAÇÕES GERAIS

Atualmente documentar as perdas de biodiversidade, diagnosticando suas causas e propor soluções tornou-se uma parte importante da ecologia de água doce (Strayer & Dudgeon, 2010). A bacia do alto Paraná possui grande diversidade de peixes, com pelo menos 310 espécies distribuídas em 11 ordens e 38 famílias (Langeani et al., 2007). Apesar da alta diversidade característica, o alto Paraná tem sofrido alterações marcantes nos padrões de distribuição e estrutura da comunidade de peixes (Agostinho et al., 2008). Isso ocorre principalmente pela bacia possuir a maior ocupação humana do país, com 32% da população em 10,5% do território nacional (Agostinho et al., 2007b). Devido a isso, a bacia é altamente impactada pela presença de barragens, que afetaram o curso de praticamente todos os rios principais (Agostinho et al., 2007a; Agostinho et al., 2008). Praticamente todo ambiente já foi impactado, restando poucas áreas preservadas. Ademais, trechos lóticos ainda preservados de alguns tributários possuem previsão da construção de novos barramentos (Agostinho et al., 2007b).

Devido à essa crescente demanda por novos empreendimentos hidroelétricos, as partes interessadas deveriam analisar os projetos de novos reservatórios no contexto e na escala de bacia hidrográfica de forma holística, considerando a manutenção dos serviços ecossistêmicos e a conservação da biodiversidade (Winemiller et al., 2016). De acordo com os dados apresentados nessa tese, que são consistentes com um vasto corpo de literatura (Ponton et al., 2000; Oliveira et al., 2004; da Silva et al., 2015; Nunes et al., 2015; Angulo-Valencia et al., 2016; Ferreira et al., 2016; Kruk et al., 2017), a manutenção de tributários não regulados e conservados é uma importante ferramenta para a conservação da biodiversidade. Dessa forma, a conservação de rios não regulados deve ser considerada no planejamento de novas barragens em uma bacia hidrográfica como forma de proteger a ictiofauna local (Pompeu, 2012). Em relação a passagens de peixes, a mesma abordagem ecossistêmica deveria ser considerada na adoção e operação dos sistemas de transposição, visando a manutenção de populações viáveis das espécies nativas (Pompeu et al., 2012) e concomitantemente considerando as possíveis consequências indesejadas na passagem (McLaughlin et al., 2013). Essa análise integrada pode subsidiar medidas de manejo necessárias para a conservação da ictiofauna na da bacia do alto Paraná.

REFERÊNCIAS

- Agostinho, A. A., Gomes, L. C., & Pelicice, F. M. (2007a). *Ecologia e manejo de recursos pesqueiros em reservatórios do Brasil*. Maringá, PR: EDUEM.
- Agostinho, A. A., Pelicice, F. M., & Gomes, L. C. (2008). Dams and the fish fauna of the Neotropical region: impacts and management related to diversity and fisheries. *Braz J Biol*, 68(4 Suppl), 1119-1132. doi:10.1590/S1519-69842008000500019
- Agostinho, A. A., Pelicice, F. M., Petry, A. C., Gomes, L. C., & Júlio, H. F. (2007b). Fish diversity in the upper Paraná River basin: habitats, fisheries, management and conservation. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 10(2), 174-186. doi:10.1080/14634980701341719
- Angulo-Valencia, M. A., Agostinho, A. A., Suzuki, H. I., da Luz-Agostinho, K. D. G., & Agostinho, C. S. (2016). Impoundments affect fish reproduction regardless of reproductive strategy. *Lakes & Reservoirs: Research & Management*, 21(4), 362-374. doi:10.1111/lre.12151
- da Silva, P. S., Makrakis, M. C., Miranda, L. E., Makrakis, S., Assumpção, L., Paula, S., . . . Marques, H. (2015). Importance of Reservoir Tributaries to Spawning of Migratory Fish in the Upper Paraná River. *River Research and Applications*, 31(3), 313-322. doi:10.1002/rra.2755
- Ferreira, D. G., Souza-Shibatta, L., Shibatta, O. A., Sofia, S. H., Carlsson, J., Dias, J. H. P., . . . Makrakis, M. C. (2016). Genetic structure and diversity of migratory freshwater fish in a fragmented Neotropical river system. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 1-23. doi:10.1007/s11160-016-9441-2
- Kruk, A., Cieplucha, M., Zięba, G., Błońska, D., Tybulczuk, S., Tsydel, M., . . . Penczak, T. (2017). Spatially diverse recovery (1986–2012) of fish fauna in the Warta River, Poland: The role of recolonizers' availability after large-area degradation. *Ecological Engineering*, 102, 612-624. doi:10.1016/j.ecoleng.2017.01.019
- Langeani, F., Castro, R. M. C., Oyakawa, O. T., Shibatta, O. A., Pavanelli, C. S., & Casatti, L. (2007). Diversidade da ictiofauna do Alto Rio Paraná: composição atual e perspectivas futuras. *Biota Neotropica*, 7(3), 181-197. doi:10.1590/S1676-06032007000300020

- McLaughlin, R. L., Smyth, E. R. B., Castro-Santos, T., Jones, M. L., Koops, M. A., Pratt, T. C., & Vélez-Espino, L.-A. (2013). Unintended consequences and trade-offs of fish passage. *Fish and Fisheries*, 14(4), 580-604. doi:10.1111/faf.12003
- Nunes, D. M. F., Magalhães, A. L. B., Weber, A. A., Gomes, R. I. Z., Normando, F. T., Santiago, K. B., . . . Bazzoli, N. (2015). Influence of a large dam and importance of an undammed tributary on the reproductive ecology of the threatened fish matrinxã *Brycon orthotaenia* Günther, 1864 (Characiformes: Bryconidae) in southeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 13(2), 317-324. doi:10.1590/1982-0224-20140084
- Oliveira, E. F., Goulart, E., & Minte-Vera, C. V. (2004). Fish diversity along spatial gradients in the Itaipu Reservoir, Parana, Brazil. *Braz J Biol*, 64(3A), 447-458. doi:10.1590/S1519-69842004000300008
- Pompeu, P. S. (2012). Rios de preservação permanente: uma alternativa para a conservação da ictiofauna? *Ação Ambiental*, 13(47), 12-14.
- Pompeu, P. S., Agostinho, A. A., & Pelicice, F. M. (2012). Existing and Future Challenges: The Concept of Successful Fish Passage in South America. *River Research and Applications*, 28(4), 504-512. doi:10.1002/rra.1557
- Ponton, D., Sylvie Mériçoux, S., & Copp, G. H. (2000). Impact of a dam in the neotropics: what can be learned from young-of-the-year fish assemblages in tributaries of the River Sinnamary (French Guiana, South America)? *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 10, 25-51.
- Strayer, D. L., & Dudgeon, D. (2010). Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. *Journal of the North American Benthological Society*, 29(1), 344-358. doi:10.1899/08-171.1
- Winemiller, K. O., McIntyre, P. B., Castello, L., Fluet-Chouinard, E., Giarrizzo, T., Nam, S., . . . Saenz, L. (2016). DEVELOPMENT AND ENVIRONMENT. Balancing hydropower and biodiversity in the Amazon, Congo, and Mekong. *Science*, 351(6269), 128-129. doi:10.1126/science.aac7082