



**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA - INPA**



**Programa de Pós-Graduação do INPA**

**Programa de Pós-Graduação em Biologia de Água Doce e Pesca Interior**

**ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS DE PEIXES DE UM RIO IMPACTADO POR  
EMPREENHIMENTO HIDRELÉTRICO NA AMAZÔNIA CENTRAL**

**RODRIGO NEVES DOS SANTOS**

**Manaus, Amazonas  
Novembro /2012**



**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA - INPA**



**Programa de Pós-Graduação do INPA**

**Programa de Pós-Graduação em Biologia de Água Doce e Pesca Interior**

**ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS DE PEIXES DE UM RIO IMPACTADO POR  
EMPREENHIMENTO HIDRELÉTRICO NA AMAZÔNIA CENTRAL**

**RODRIGO NEVES DOS SANTOS**

**Orientador:** Dr. Efrem Ferreira

**Co-Orientadores:** Dra. Sidinéia Amadio

Dr. Jansen Zuanon

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação do INPA, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas, área de concentração em Biologia de Água Doce e Pesca Interior.

**Manaus, Amazonas  
Novembro /2012**

Fontes financiadoras: CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico); FAPEAM (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas) i

## AGRADECIMENTOS

A Deus, o qual podemos contemplar sua grandiosidade na natureza que nos cerca. Aos meus orientadores, Dr. Efrem Ferreira, Dra. Sidinéia Amadio e Dr. Jansen Zuanon, pela orientação, atenção, amizade e disposição durante a construção deste trabalho. Ao corpo docente do curso de Biologia de Água Doce e Pesca Interior, pela valiosa contribuição em minha formação. Às coordenadoras (antecedente e atual) do curso Dra. Ângela Varella e Dra. Sidinéia Amadio, pela imensa boa vontade em sempre buscar o melhor para o nosso curso. Aos membros da banca examinadora da Tese: Dra Erica Caramaschi, Dra Evanilde Benedito, Dr. Geraldo Mendes dos Santos, Dra Gislene Torrente-Vilara, Dra Harumi Suzuki, Dra Maria Mercedes Bittencourt e Dr Rosseval Galdino Leite. Às secretárias do curso Carminha Arruda e Elany Moreira. Aos amigos do Laboratório de Dinâmica de Populações de Peixes e ao Sr. Raimundo Sotero, pelo auxílio na coleta dos dados, em especial à Cylene Silva. Aos meus primeiros orientadores Dr. Francisco Gerson Araújo e Dr. Luciano Neves dos Santos e demais amigos da UFRRJ, os quais guiaram meus primeiros passos na Ictiologia. Aos companheiros e amigos de todas as horas, responsáveis por muitos momentos felizes vividos em Manaus, a vocês meu agradecimento especial: Ana Lúcia Tourinho, Cleber Duarte, Cristiana Ropke, Fabiane Almeida, Gina Vargas, Janaina Brito, João Bosco, Marcela Magalhães, Maria Claudia Gross, dentre outros de igual importância, mas que seria impossível listar todos aqui. A Sid, que durante os nove anos que estive em Manaus, sempre com apoio e carinho, me permitiu compartilhar de sua alegria constante, com sua orientação cuidadosa que, em muitas e valiosas vezes, foi muito além da academia.

Aos meus pais Zilda e Waldir, irmãos Magalí, Robinho e Mariléia e, sobrinhos Daniela, Wallace, Hyago, Vanessa, Bernardo, Biel e Thiago, os quais, independentemente de onde eu esteja, estarão sempre presentes em minha vida.

*Há um país imenso mais real  
Do que a vida que o mundo mostra Ter  
Mais do que a Natureza natural  
À verdade tremendo de viver.*

*Sob um céu uno e plácido e normal  
Onde nada se mostra haver ou ser  
Onde nem vento geme, nem fatal  
A idéias de uma nuvem se faz crer,*

*Jaz - uma terra não - não há um solo  
Mas estranha, gelando em desconsolo  
À alma que vê esse país sem véu,*

*Hirtamente silente nos espaços  
Uma floresta de escarnados braços  
Inutilmente erguidos para o céu.*

*Fernando Pessoa*

*Dedico essa Tese à minha mãe, Zilda Neves dos Santos, exemplo de luta e  
símbolo de amor*

## **Resumo**

De acordo com vários conceitos o habitat é considerado o modelo a partir do qual as características de história de vida das espécies evoluem. Ainda, os organismos podem apresentar diferentes respostas às mudanças ambientais naturais ou de origem antrópica, por meio de alterações morfológicas, fisiológicas e comportamentais, caso a espécie apresente um grau de plasticidade fenotípica suficiente para se adaptar às mudanças no ambiente. A presente tese teve como objetivo verificar os efeitos do represamento do rio Uatumã para formação da UHE Balbina sobre as estratégias reprodutivas da ictiofauna local. Para tal, (1) foram descritas características de história de vida das espécies, (2) a partir dessas características as espécies foram agrupadas em estratégias reprodutivas de acordo com o modelo do “contínuo triangular das estratégias” proposto por Winemiller (1989), e (3) foi identificado como essas características variam nas diferentes fases (pré e pós-represamento) e áreas (montante e jusante) após o represamento do rio Uatumã. As coletas na fase pré-represamento ocorreram durante o ano de 1985 e na fase pós em 2005/2007, bimestrais considerando as duas áreas. Os resultados referentes a fase pós-represamento revelaram uma maior proporção de espécies da estratégia sazonal a jusante do barramento (trecho rio), enquanto que a montante (trecho reservatório) houve uma maior proporção de espécies das estratégias equilíbrio e oportunista. Além disso, as espécies apresentaram variações nas características de história de vida, como diminuição do comprimento padrão e do tamanho de primeira maturação sexual na área a montante. A variabilidade verificada após 20 anos de formação do reservatório reflete a plasticidade das características de história de vida dos indivíduos, a qual contribuiu para que certas espécies permanecessem e colonizassem o novo ambiente formado em decorrência do represamento do rio Uatumã.

## **Abstract**

According to many concepts, habitat is the model from which life history traits evolve. Moreover, organisms may exhibit different responses to natural or anthropogenic environmental changes by modifying their morphological, physiological or behavioral characteristics, which are possible if the species presents a degree of phenotypic plasticity high enough to allow adaptations to the environmental changes. This work aimed to investigate the effects of the impoundment occurred in the Uatumã River, as consequence of the construction of the UHE Balbina, on the reproductive life history strategies of its ichthyofauna. Therefore, (1) the life history traits of species were describe, (2) according to these traits, the species were clustered into reproductive strategies according to the “triangular continuum” model proposed by Winemiller (1989), and (3) it was identified how these traits varied under different situations (before and after the impoundment) and between different areas (reservoir and downstream river) after impoundment. Surveys were carried out bimonthly, up and downstream, for both pre-impoundment (1985) and post-impoundment (2005 to 2007) phases. The results for the post impoundment phase indicate a higher proportion of fishes with seasonal strategy occurring in the river area, while in the reservoir there was a higher proportion of equilibrium and opportunistic strategies. The changes observed in the life history traits 20 years after the construction of the dam highlight their plasticity, a mechanism used by the organisms for their maintenance and colonization of this newly formed environment.

## Sumário

AGRADECIMENTOS.....	ii
RESUMO.....	v
ABSTRACT.....	vi
SUMÁRIO.....	vii
LISTA DE FIGURAS.....	viii
LISTA DE TABELAS.....	viii
ANEXOS.....	ix
APRESENTAÇÃO.....	1
REFERÊNCIAS.....	6
<b>CAPÍTULO I .....</b>	<b>9</b>
<b>RELAÇÃO ENTRE HISTÓRIA DE VIDA DOS PEIXES E IMPACTOS AMBIENTAIS DECORRENTES DE UM EMPREENDIMENTO HIDRELÉTRICO NO RIO UATUMÃ, AMAZÔNIA CENTRAL.....</b>	<b>9</b>
RESUMO.....	9
INTRODUÇÃO.....	10
MATERIAL E MÉTODOS.....	13
RESULTADOS.....	20
DISCUSSÃO.....	31
REFERÊNCIAS.....	40
<b>CAPÍTULO II .....</b>	<b>57</b>
<b>VINTE ANOS APÓS A INSTALAÇÃO DA UHE DE BALBINA: VARIAÇÕES INTRAESPECÍFICAS NAS CARACTERÍSTICAS DE HISTÓRIA DE VIDA DE OITO ESPÉCIES DE PEIXES NA AMAZÔNIA CENTRAL.....</b>	<b>57</b>
RESUMO.....	57
INTRODUÇÃO.....	58
MATERIAL E MÉTODOS.....	60
RESULTADOS.....	62
DISCUSSÃO.....	64
REFERÊNCIAS.....	70
<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS.....</b>	<b>84</b>



## Lista de Figuras

### Capítulo I

**Figura 1.** Mapa da área de estudo mostrando os pontos de coleta (setas): 1 e 2 = pontos do rio Uatumã (jusante); 3 e 4 = pontos dentro do reservatório de Balbina (montante). Os pontos 2 e 4 foram coletados nas fases pré- (1985) e pós-barramento (2005/2007).....50

**Figura 2. a)** Análise dos componentes principais (PCA) de nove características de história de vida de 55 espécies de peixes do rio Uatumã; **b)** Vetores das características de história de vida mostrando a posição das 3 categorias; **c)** Análise de agrupamento. As cores foram atribuídas aos diferentes grupos de acordo com a análise de agrupamento (verde = equilíbrio; azul = oportunistas; vermelho = sazonais).....51

**Figura 3. a)** Análise dos componentes principais (PCA) de nove características de história de vida de 31 espécies de peixes do reservatório de Balbina; **b)** Vetores das características de história de vida mostrando a posição das 3 estratégias; **c)** Análise de agrupamento. As cores foram atribuídas aos diferentes grupos de acordo com a análise de agrupamento (verde = equilíbrio; azul = oportunistas; vermelho = sazonais).....52

### Capítulo II

**Figura 1.** Exemplos coletados no rio Uatumã e no reservatório de Balbina durante o período de abril/2005 a fevereiro/2007: a) *Acestrorhynchus falcirostris*, *Acestrorhynchus microlepis*, *Agoniatas halecinus*, *Auchenipterichthys longimanus*, *Bryconops caudomaculatus*, *Geophagus brasiliensis*, *Metynnis hypsauchen*, *Plagioscion squamosissimos*.....77

**Figura 2.** Comprimento padrão médio de oito espécies de peixes amostradas nas fases pré-represamento (1985) e pós-represamento (2005/07) a montante e jusante da barragem da UHE Balbina. ....78

**Figura 3.** Tamanho da menor fêmea madura ( ◆ ) e da maior fêmea capturada ( ■ ) de oito espécies de peixes amostradas nas fases pré-represamento (1985) e pós-represamento (2005/07) a montante e jusante da barragem da UHE Balbina. Os valores de porcentagem indicam a proporção entre esses dois parâmetros para cada espécie, em cada período e trecho de amostragem. ....79

**Figura 4.** Fecundidade média de oito espécies de peixes amostradas nas áreas a montante e a jusante do reservatório de Balbina no período 2005/2007.....80

**Figura 5.** Tamanho médio dos ovócitos maduros de oito espécies de peixes amostradas nas áreas a montante e a jusante do reservatório de Balbina no período 2005/2007. ....81

## Lista de tabelas

### Capítulo I

**Tabela 1.** Índice de similaridade de Jaccard na área de influência da UHE Balbina nas diferentes fases (pré- e pós-represamento) e nas diferentes áreas (montante e jusante). .....53

**Tabela 2.** Duração do período de reprodução das espécies de peixes do rio Uatumã (quadrado preenchido = mês que ocorreram fêmeas maduras).....54

**Tabela 3.** Duração do período de reprodução das espécies de peixes do reservatório de Balbina (quadrado preenchido = mês que ocorreram fêmeas maduras).....56

### Capítulo II

**Tabela 1.** Resultados dos testes de Kruskal-Wallis (H') aplicado ao comprimento padrão (CP) das espécies de peixes nas fases pré- (1985) e pós-represamento (2005/07) nas áreas a montante e a jusante do reservatório da UHE Balbina. Letras diferentes (a, b e c) identificam diferenças significativas entre as médias dos ranks nas comparações múltiplas entre fases e áreas (p'). .....82

**Tabela 2.** Resultados dos testes de Man-Whitney aplicados aos valores de diâmetro médio dos maiores ovócitos maduros e de fecundidade das espécies de peixes nas áreas a montante e a jusante do reservatório de Balbina.....83

### Anexos

**Anexo I.** Espécies de peixes da área de influência da UHE Balbina. Pontos amostrados: Jusante-Pré e Montante-Pré (1985); Montante-pós e Jusante-pós (2005/2006).....87

**Anexo II.** Características de história de vida das espécies de peixe do rio Uatumã (a) e Características de história de vida das espécies de peixe do reservatório de Balbina (b).....92

**Anexo III.** Estádios de maturação gonadal e desenvolvimento ovocitário.....95

**Anexo IV.** Distribuição de frequência dos diâmetros de ovócitos de algumas espécies de peixe do rio Uatumã e do reservatório de Balbina.....101

## **Apresentação**

A construção de usinas hidrelétricas é uma das atividades mais controversas que afetam o caminho do desenvolvimento nos países tropicais, sendo essas obras responsáveis por causar grandes impactos ao ambiente (Fearnside, 1990). Na década de 1950 foram construídas as primeiras usinas hidrelétricas na região tropical, e essas mostraram que o represamento promove grandes mudanças limnológicas, estruturais, florísticas e faunísticas, tanto a montante como a jusante da represa (Lowe-McConnell, 1966; Welcomme, 1979).

Para a bacia amazônica, foi registrada uma série de impactos causados pela instalação de usinas hidrelétricas, tais como, a diminuição da diversidade biológica do sistema, translocação de populações humanas, perda de solos e de recursos madeireiros, impactos sobre a pesca, alterações na dinâmica hidrológica do sistema, aumento da temperatura da água, estratificação termal da coluna de água e emissão de gases de efeito estufa (Junk & Mello, 1987; Santos, 1995; Santos & Oliveira, 1999; Kemenes, 2006).

Considerada a maior bacia hidrográfica do mundo, a bacia amazônica drena uma área de aproximadamente  $7,1 \times 10^6 \text{ km}^2$ , com uma descarga de  $220.8000 \text{ m}^3/\text{s}$  no Oceano Atlântico (Goulding et al., 2003). Essa expressiva quantidade de água representa um grande potencial para a produção de energia, sendo esta uma das principais justificativas para a construção de hidrelétricas na região (juntamente com o virtual esgotamento do potencial hidrelétrico nas regiões Sul e Sudeste do país). Dessa forma, segundo o Plano Decenal de Expansão de Energia 2009/2019 do Ministério de Minas e Energia, o governo brasileiro planeja construir mais uma série de usinas hidrelétricas nos rios da região amazônica, sendo pelo menos 15 grandes empreendimentos até 2019.

Dentre as hidrelétricas em funcionamento na Amazônia brasileira, podemos citar Curuá-Una, no Pará, e Paredão, no Amapá, construídas em 1977 e consideradas de pequeno porte, pois cobrem uma área represada de cerca de 100 km<sup>2</sup> e capacidade de geração de aproximadamente 40 MW cada uma (Ferreira, 1993). A UHE Samuel, considerada de médio porte, está situada no rio Jamari, a 52 km da cidade de Porto Velho, Rondônia, e começou a operar em 1988, possuindo área de 540 km<sup>2</sup> (Santos, 1995). Construída no Estado do Pará e em funcionamento desde 1984, a UHE Tucuruí foi a primeira usina de grande porte implementada na Amazônia, possuindo 2.830 km<sup>2</sup> de área inundada e alta capacidade de geração de energia (Fearnside, 1990). A hidrelétrica de Balbina também é considerada de grande porte, entretanto, possui uma baixa eficiência de produção de energia (9,44 km<sup>2</sup>/MW) (Moreira, 2004). A produção de energia dessas usinas que soma menos de 1% da capacidade instalada do país, é destinada principalmente à região Norte (Agostinho et al., 2007).

Decorrente da construção dos reservatórios surgiu na região Amazônica uma nova modalidade de pesca, a pesca em reservatórios. Esse tipo de pesca ocorre principalmente nos reservatórios de Tucuruí e Balbina (Santos & Oliveira, 1999; Freitas & Rivas, 2006). Entretanto, a sustentabilidade dessas pescarias torna-se preocupante, uma vez que a alta produtividade dos anos imediatamente após a formação das barragens é, em geral, substituída por valores inferiores aos observados antes da formação da represa (Freitas & Rivas, 2006), um dos fatores que justificam o monitoramento constante dessas áreas modificadas após os represamentos.

Para verificar a magnitude das mudanças nas condições de pré- e pós-barramento de um rio, são necessárias informações que possam ser comparáveis nos dois momentos (Ferreira, 1993). A literatura disponível sobre a ictiofauna de áreas impactadas revela que as espécies são afetadas diretamente com a construção de uma

hidrelétrica, pois suas características biológicas e ecológicas estão intimamente relacionados com o ambiente aquático (Benedito-Cecilio & Agostinho, 1997; Philips & Johnston, 2004). A nova dinâmica aquática imposta pelo barramento, além de interferir na rota migratória de peixes, provoca alterações nos locais de alimentação e reprodução das espécies não-migradoras (Benedito-Cecílio, 1994; Abelha et al., 2005; Suzuki et al., 2011). A transformação de um ambiente lótico em lêntico, decorrente do represamento do rio, também conduz a mudanças no comportamento dos peixes, como resposta às novas exigências ambientais. Consequentemente, alterações metabólicas e nas características de história de vida das espécies são necessárias e estão limitadas à zona de tolerância específica para cada população (Agostinho et al., 1992; Benedito-Cecílio, 1994). Nesse contexto, a plasticidade fenotípica das características de história de vida consiste em um importante mecanismo biológico que permite alguns tipos de respostas adaptativas rápidas, que podem favorecer a permanência das espécies no ambiente impactado, enquanto outras, com menor plasticidade, simplesmente são excluídas/extirpadas localmente (Berg et al., 2010).

As características de história de vida (*life history traits*) dos peixes de água doce, bem como sua plasticidade em função das variações ambientais, têm sido amplamente estudadas (Balon, 1975; Winemiller, 1989; Winemiller & Rose, 1992; Henebry, 2011). Alguns autores, por meio de comparações dessas características entre as espécies, identificaram padrões que correspondem a diferentes estratégias reprodutivas (Winemiller, 1989; Ponton e Merona, 1998). Estudos recentes das relações entre as características de história de vida das espécies e impactos ambientais (Mérona et al., 2009; Henebry, 2011) indicam que para avaliar a amplitude de um impacto sobre uma determinada espécie, deve se considerar as diferentes respostas geradas por cada população (Blanck e Lamouroux 2007; Albrecht, et al., 2009; Olden

et al., 2010). Entretanto, no que concerne aos aspectos reprodutivos das espécies de peixes amazônicos, existe uma lacuna de estudos detalhados sobre as transformações funcionais que ocorrem em assembleias de peixes submetidas aos impactos do represamento.

Utilizando o rio Uatumã e o reservatório da UHE Balbina como áreas de estudos, a presente tese buscou conhecer as características de história de vida das espécies de peixes presentes naqueles ambientes. Posteriormente, e com base nessas informações prévias, o estudo analisou as relações entre as diferentes características reprodutivas das espécies e os impactos decorrentes da instalação do empreendimento hidrelétrico. Utilizando informações biológicas obtidas no ano de 1985, referentes às populações de peixes que habitavam o rio Uatumã antes da construção da UHE Balbina, a presente tese estabeleceu comparações com dados biológicos das espécies, obtidos entre 2005 e 2007, aproximadamente 20 anos após a formação do reservatório.

A presente Tese se encontra dividida em dois capítulos, o Capítulo I apresenta características de história de vida relacionadas à reprodução de 55 espécies de peixes do rio Uatumã e 31 espécies presentes no reservatório de Balbina. Inicialmente, foi realizada uma comparação entre a composição da ictiofauna local no ano de 1985, na fase pré-represamento, com o conjunto de espécies remanescentes na fase pós-represamento, em 2005/07. Em seguida, com auxílio de análises estatísticas multivariadas, as espécies foram agrupadas em estratégias reprodutivas de acordo com as categorias (sazonais, oportunistas e em equilíbrio) estabelecidas por Winemiller (1989), averiguando a aplicabilidade do modelo do “contínuo triangular das estratégias de vida” para espécies amazônicas. Finalmente, com o intuito de verificar se os impactos do represamento teriam causado modificações nas

características reprodutivas da assembleia de peixes, foram feitas análises comparativas das proporções de espécies nas três estratégias reprodutivas remanescentes na área do reservatório e no trecho de rio a jusante da barragem.

O Capítulo II investiga os efeitos do represamento do rio sobre as variações intraespecíficas de um conjunto de características de história de vida (comprimento padrão, tamanho de primeira maturação sexual, fecundidade e tamanho de ovócitos maduros) de oito espécies de peixes presentes tanto na área do reservatório da UHE Balbina como no trecho de rio a jusante da barragem. A hipótese testada nesse capítulo foi que as espécies que permaneceram na área de estudo após os impactos da instalação da UHE Balbina devem apresentar diferenças significativas nas suas características de história de vida, relacionadas à ocupação de dois ambientes com características ecológicas e dinâmicas muito diferentes (reservatório e rio).

Ao final da tese são apresentadas algumas Considerações Finais, contendo uma visão geral sobre os resultados obtidos, e uma breve discussão sobre como esse tipo de informação pode contribuir para uma melhor compreensão dos efeitos de intervenções antrópicas similares em outros rios da Bacia Amazônica.

## Referências

- Abelha, M.C.F.; Goulart, E.; Peretti, D. 2005. Estrutura trófica e variação sazonal do espectro alimentar da assembléia de peixes do reservatório de Capivari, Paraná, Brasil. In: Rodrigues, L.; Thomaz, S.M.; Agostinho, A.A.; Gomes, L.C. (Eds.) Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais. Maringá, Rima. 321p.
- Agostinho, A.A.; Júlio Júnior, H.F.J.; Borghetti, J.R. 1992. Considerações sobre o impacto do represamento na ictiofauna e medidas para sua atenuação, um estudo de caso: reservatório de Itaipu. *Revista UNIMAR*, 14:89-07.
- Agostinho, A.A.; Gomes, L.C.; Pelicice, F.M. 2007. *Ecologia e Manejo de Recursos Pesqueiros em Reservatórios do Brasil*. Maringá: EDUEM. 501p
- Albrecht, M.P.; Caramaschi, E.P.; Horn, M.H. 2009. Population responses of two omnivorous fish species to impoundment of a Brazilian tropical river. *Hydrobiologia*, 627: 181-193.
- Balon, E.K. 1975. Reproductive guilds of fishes: a proposal and definition. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 32:821–864.
- Benedito-Cecílio, L.; Agostinho, A.A. 1997. Estrutura das populações de peixes do reservatório de Segredo. In: Agostinho, A.A. & Gomes, L.C. (Eds). *Reservatório de Segredo: Bases ecológicas para o manejo*. Maringá, EDUEM. 377 p.
- Benedito-Cecilio, E. 1994. *Dominância, uso do ambiente e associações interespecíficas na ictiofauna do reservatório de Itaipu e alterações decorrentes de represamento*. São Carlos: UFSCar. Tese de Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais, Universidade Federal de São Carlos. 173 p.
- Berg, M.P.; Kiers, E.T.; Driessen, G.; Heijden, M.V.; Kooi, W.B.W.; Kuenen, M.L.; Verhoef, H. Ellers, J. 2010. Adapt or disperse: understanding species persistence in a changing world. *Global Change Biology*, 16: 587-598.
- Blanck, A.; Lamouroux, N. 2007. Large-scale intraspecific variation in life-history traits of European freshwater fish. *Journal of Biogeography*, 34: 862-875.
- Fearnside, P.M. 1990. A hidrelétrica de Balbina: O faraonismo irreversível versus ambiente na Amazônia. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA,



Manaus, 46p.

Ferreira, E.J.G. 1993. Composição, distribuição e aspectos ecológicos da ictiofauna de um trecho do rio Trombetas, na área de influência da futura UHE Cachoeira Porteira, estado do Pará, Brasil. *Acta Amazônica*, 1(4):1-87.

Freitas, C.E.C.; Rivas, A.A.F. 2006. A pesca e os recursos pesqueiros na Amazônia Ocidental. *Ciencia & Cultura*, 58 (3): 30-32.

Freitas, C.E.C.; Rivas, A.A.F.; Nascimento, F.A.; Siqueira-Souza, F.K. 2006. The effects of sport fishing growth on behavior of commercial fishermen in Balbina reservoir", Amazon, Brazil. *Environment, Sustainability and Development*, 10: 157-165.

Goulding, M.; Barthem, R.; Ferreira, E. 2003. *The Smithsonian: atlas of the Amazon*. Smithsonian Hong Kong, 253p.

Henebry, M.L. 2011. Biological and ecological trait associations and analysis of spatial and intraspecific variation in fish traits. Thesis Master of Science. Faculty of the Virginia Polytechnic Institute and State University. Virginia. 143p.

Junk, W.J.; Mello, J.A.N. 1987. Impactos ecológicos das represas hidrelétricas na bacia amazônica brasileira. *Tübinger Geographische Studien*, 95:367-385.

Kemenes, A. 2006. Estimativa das emissões de gases do efeito estufa (CO<sub>2</sub> e CH<sub>4</sub>) pela hidrelétrica de Balbina, Amazônia Central, Brasil. Tese de Doutorado, INPA/UFAM, 97p.

Lowe-McConnell, R.H. 1966. *Man-Made lakes*. Proceedings of a Symposium held at the Royal Geographical Society, London, Academic Press, London. 2218p.

Mérona, B.; Mol, J.; Vigouroux, R.; Chaves, P.T. 2009. Phenotypic plasticity in fish life-history traits in two neotropical reservoirs: Petit-Saut Reservoir in French Guiana and Brokopondo Reservoir in Suriname. *Neotropical Ichthyology*, 7(4): 683- 692.

Moreira, E.J. 2004. *Complexo hidrelétrico do rio Madeira: Estudos de viabilidade do AHE Jiaru. Relatório*. Vol. 1, Furnas/ Odebrecht, 122p.

- Olden, J.D.; Kennard J.M.; Leprieur, F.; Tedesco, P.A.; Winemiller, K.O.; Garcia-Berthou, E. 2010. Conservation biogeography of freshwater fishes: recent progress and future challenges. *Diversity and Distributions*, 1-18.
- Philips, B.W.; Johnston, C.E. 2004. Fish assemblage recovery and persistence. *Ecology of Freshwater Fish*. 13: 145-153.
- Ponton, D.; Mérona, B. 1998. Fish Life-history tactics in a Neotropical river with a highly stochastic hydrological regime, the Sinnamary River, French Guiana, South America. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, 45: 201-224.
- Santos, G.M.; Oliveira Jr., A.B. 1999. A pesca no reservatório da hidrelétrica de Balbina (Amazonas, Brasil). *Acta Amazônica*, 29 (1): 145:163.
- Santos, G.M. 1995. Impacto da hidrelétrica Samuel sobre as comunidades de peixes do rio Jamari (Rondônia, Brasil). *Acta Amazônica*, 23(3/4): 246-280.
- Suzuki, F.M.; Pires, L.V.; Pompeu, P.S. 2011. Passage of fish larvae and eggs through the Funil, Itutinga and Camargos Reservoirs on the upper Rio Grande (Minas Gerais, Brazil). *Neotropical Ichthyology*, 9(3): 617-622.
- Welcomme, R.L. 1979. *Fisheries Ecology of Floodplain Rivers*. Longman, London. 317p.
- Winemiller, K.O. 1989. Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia*, 81: 225 - 241.
- Winemiller, K.O.; Rose, K.A. 1992. Patterns of life-history diversification in North American fishes: implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and aquatic sciences*, 49(10): 2196 - 2218.

## Capítulo I

### Relação entre história de vida dos peixes e impactos ambientais decorrentes de um empreendimento hidrelétrico no rio Uatumã, Amazônia Brasileira

#### Resumo

Com base no conceito de *r* e *k* estrategistas e em mecanismos de *trade-offs* entre reprodução, crescimento e sobrevivência dos peixes, Winemiller (1989) propôs uma classificação com três categorias de estratégias reprodutivas (oportunistas, equilíbrio e sazonal), originando o modelo do “contínuo triangular das estratégias” resultante das respostas adaptativas à previsibilidade e variabilidade ambiental. Com o objetivo de verificar a aplicabilidade do modelo de Winemiller (1989) nas espécies da região amazônica, bem como os efeitos do represamento do rio Uatumã para formação da UHE Balbina sobre as estratégias reprodutivas da ictiofauna, (1) foram determinadas as características de história de vida das espécies, separadamente a montante e a jusante do barramento, (2) a partir dessas características as espécies foram agrupadas em estratégias reprodutivas e (3) as proporções de espécies nas três estratégias reprodutivas foram comparadas entre os trechos jusante (trecho rio) e montante (trecho reservatório). Ainda, foi feita uma comparação da composição de espécies da ictiofauna atual com a existente antes do represamento do rio, em 1985. As coletas na fase pré-represamento ocorreram durante o ano de 1985 e na fase pós em 2005/2007, bimestrais, considerando as áreas a montante e a jusante. De acordo com os resultados referentes a fase pós-represamento, a classificação das espécies obtida mostra que o modelo de Winemiller (1989) é aplicável para a região amazônica. O trecho a jusante apresentou maior proporção de espécies da categoria sazonal, enquanto no reservatório houve uma maior proporção de espécies das categorias equilíbrio e oportunista. A categorização das espécies nos permitiu mensurar, em termos de

proporções, o impacto da formação do reservatório sobre as estratégias reprodutivas da assembleia de peixes, e ainda, gerar conhecimentos possivelmente aplicáveis a outros ambientes impactados por usinas hidrelétricas na região amazônica.

## INTRODUÇÃO

Os peixes são os vertebrados com a maior diversidade do planeta, exibindo grandes variações morfológicas, fisiológicas, ecológicas, comportamentais e nos atributos de história de vida (Balon, 1975; Wootton, 1990). Dentre eles, os peixes tropicais de água doce destacam-se por possuir a maior diversidade nos padrões reprodutivos (Lowe-McConnell, 1987), possivelmente originados em resposta a uma grande variedade de pressões seletivas impostas pelas características ambientais (Hugueny et al., 2010).

De acordo com a premissa estabelecida por Southwood (1977;1988), o habitat é considerado como o modelo (*habitat templet theory*) a partir do qual as características de história de vida das espécies evoluem. E ainda, a proporção de espécies com determinadas estratégias de vida variam de acordo com as condições ambientais (Townsend & Hildrew, 1994; Ricklefs & Wikelski, 2002). A previsibilidade e a variabilidade do habitat, ou seja, a sazonalidade na disponibilidade de recursos para a reprodução e sobrevivência da prole, possivelmente representam as principais pressões de seleção nesse sentido (Greenslade, 1983).

Com base no conceito de r e k estrategistas (Pianka, 1970) e em mecanismos de *trade-offs* entre reprodução, crescimento e sobrevivência dos peixes, Winemiller (1989) propôs uma classificação com três categorias de estratégias reprodutivas, originando o modelo do “contínuo triangular das estratégias de vida” (*triangular*

*continuum of strategies*), resultante das respostas adaptativas à previsibilidade e variabilidade ambiental. Posteriormente, Winemiller & Rose (1992) confirmaram as relações entre o habitat e as histórias de vida das espécies de peixes. Tais autores sugerem que, se as condições ambientais propícias para o desenvolvimento dos indivíduos imaturos forem sazonais, a seleção favorecerá (1) uma sincronia na reprodução das espécies no momento em que as condições ideais acontecerem, e (2) a produção de uma prole numerosa e que se desenvolverá sem cuidado parental. A essa categoria, os autores deram o nome de sazonal. Por outro lado, espécies que apresentam um conjunto de características associando baixa fecundidade, alto investimento energético na prole por meio de cuidado parental, ovócitos grandes e amplo período reprodutivo, correspondem à categoria equilíbrio, a qual ocorre principalmente em ambientes temporalmente estáveis. Uma terceira categoria, denominada oportunista, associa pequeno tamanho corporal com maturação precoce, reprodução contínua ao longo do ano e baixa fecundidade, e está relacionada com a capacidade de rápida colonização de ambientes temporalmente instáveis.

Na região Amazônica, boa parte dos grandes rios apresentam variações temporais marcantes nas condições ambientais, principalmente em decorrência do pulso de inundação (Junk et al., 1989), o que condiciona a existência de uma grande proporção de espécies de peixes da categoria sazonal. Entretanto, em ambientes aquáticos afetados por drásticas modificações ambientais, como o barramento do rio para instalação de usinas hidrelétricas, se espera que a proporção natural de espécies nas três estratégias reprodutivas possa ser bastante modificada (Mérigoux et al., 2001; Frimpong & Angermeier, 2009).

O rio Uatumã, um afluente da margem esquerda do rio Amazonas, constitui

um ambiente fortemente impactado pela instalação da usina hidrelétrica Balbina, que resultou na maior área artificialmente alagada na Amazônia brasileira, com mais de 2.300 km<sup>2</sup> (Fearnside, 1989). A barragem do rio Uatumã, que originou o reservatório de Balbina, foi concluída em 1987, a partir de então, foram gerados uma série de impactos ambientais que resultaram em mudanças na composição da ictiofauna (Freitas et al., 2006; Silva et al., 2008). Entretanto, não há estudos enfocando os efeitos do represamento do rio Uatumã sobre os atributos de história de vida dos peixes, o que poderia ser esperado em função das drásticas alterações na dinâmica hidrológica local, perda de habitats, e modificações nas condições limnológicas do rio, tanto no reservatório como no trecho de rio a jusante.

Sabe-se que adaptações anatômicas, fisiológicas e comportamentais resultantes do processo de seleção promoveram o ajuste das estratégias de vida das espécies aos eventos cíclicos ambientais, como o ciclo hidrológico (Ferraz de Lima, 1999), existindo uma estreita relação entre estímulos desencadeadores da desova, as condições ambientais locais e regionais e as características biológicas reprodutivas das espécies (Bailly et al., 2008; Suzuki et al., 2009). Decorridos 25 anos após o barramento do rio Uatumã, não se sabe como esse impacto ambiental pode ter afetado as relações entre as estratégias reprodutivas dos peixes e as variações ambientais, que normalmente funcionam como desencadeadores de eventos reprodutivos.

Com base no conhecimento das características de história de vida dos peixes, o presente estudo tem como principal objetivo verificar os efeitos do represamento do rio Uatumã para formação da UHE Balbina sobre as estratégias reprodutivas da ictiofauna. Para tal, (1) foi feita uma comparação da composição de espécies da ictiofauna atual com a existente antes do represamento do rio, em 1985, (2) foram

determinadas as características de história de vida das espécies, separadamente a montante e a jusante do barramento e (3) a partir dessas características as espécies foram agrupadas em estratégias reprodutivas. Este estudo parte da hipótese de que o represamento do rio Uatumã provocou mudanças nas proporções de espécies nas três estratégias reprodutivas propostas por Winemiller (1989), com redução na proporção de espécies sazonais e aumento na de oportunistas e equilíbrio, principalmente como resultado das alterações na dinâmica hidrológica local provocadas pelo represamento.

Com este estudo, espera-se contribuir com informações importantes sobre os efeitos do represamento na reprodução da ictiofauna depois de 20 anos de instalação de uma UHE em um rio da região Amazônica, buscando especialmente entender como algumas espécies persistem nos ambientes perturbados enquanto outras desaparecem.

## **Material e métodos**

### **Área de estudo**

A bacia hidrográfica do rio Uatumã possui uma área de drenagem de 70.600 km<sup>2</sup>, localizada entre os paralelos 1° e 3° Sul e meridianos 58° e 61° Oeste, entre os Estados do Amazonas e Roraima. O rio Uatumã é um afluente da margem esquerda do rio Amazonas, situado entre os rios Negro e Trombetas.

Localizada no município de Presidente Figueiredo, Estado do Amazonas, a aproximadamente 200 km de Manaus, a barragem do rio Uatumã foi fechada em 1987, sendo que a hidrelétrica entrou em funcionamento no ano de 1989 (Goodland et al., 1993). O reservatório de Balbina ocupa uma área de 2.360 km<sup>2</sup> e um volume total acumulado de 17.533x106m<sup>3</sup>, podendo ser considerado raso, tendo 1200 km<sup>2</sup> com

menos que 2 m e somente 6 km<sup>2</sup> com mais de 27 m de profundidade. A profundidade máxima registrada foi de 32 m, com média de 8,4 m (Kemenes et al., 2007).

As águas do reservatório apresentam condutividade entre 8,4-11,5µS cm<sup>-1</sup>, pH ligeiramente ácido (entre 6,0 e 7,2) e temperatura entre 29 e 32,5°C. Próximo à barragem, ao longo de todo ano, o reservatório apresenta estratificação de suas águas, o que resulta em baixas quantidades de oxigênio e altas concentrações de metano. Segundo dados cedidos pela empresa de energia elétrica Manaus Energia, a média mensal da vazão de água pelas turbinas é de 561,57 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup>, sendo 694,03 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup> nos meses chuvosos e 432,51 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup> nos meses mais secos.

As águas do rio Uatumã a jusante do reservatório, apresentam condutividade entre 12,6 e 17,0 µS cm<sup>-1</sup> e pH ligeiramente ácido, sendo a média de 5,7 ao longo do ano. A temperatura varia em torno de 29 a 30,1 °C. Na área onde vertem as águas provenientes das turbinas da usina, a quantidade de O<sub>2</sub> é baixa, podendo chegar a 0,7mg l<sup>-1</sup> (Kemenes et al., 2007). A pluviosidade média na área de influência da UHE Balbina oscila entre 52,9 mm nos meses menos chuvosos (junho a outubro) e 380,8 mm nos meses de maior intensidade das chuvas, entre novembro a maio (Silva et al., 2008).

Na margem esquerda do reservatório está localizada a Reserva Biológica do Uatumã (REBIO Uatumã). Com mais de 900 mil hectares, a reserva foi criada pelo IBAMA, em 1990, como forma de compensar os impactos ambientais causados com a instalação da UHE Balbina. A área da Reserva é considerada prioritária para a manutenção da diversidade biológica da Amazônia, e faz parte do Corredor Ecológico da Amazônia Central.

A área de estudo situa-se entre as coordenadas 02°07'23,6"S e 59°19'49,3"W e 01°31'19,5"S e 59°49'18,0"W. A seleção dos locais no período pós-representamento



foi feita de forma a incluir ambientes a montante e a jusante da barragem, que pudessem ser comparados com locais amostrados no período pré-represamento.

A seguir estão listados os pontos de coletas com suas respectivas coordenadas geográficas:

**Pré-enchimento (1985):**

Nessa fase foram estabelecidos 2 pontos de coleta, denominados da seguinte maneira:

**JUSANTE PRÉ:** ( $02^{\circ}05'S$  e  $59^{\circ}10'W$ ) corresponde ao ponto de coleta localizado onde atualmente está o trecho do rio Uatumã a jusante do reservatório.

**MONTANTE PRÉ:** ( $01^{\circ}30'S$  e  $59^{\circ}58'W$ ) corresponde ao ponto de coleta localizado onde atualmente está o reservatório.

**Pós-enchimento (2005/2007):**

Nessa fase foram estabelecidos quatro pontos de coleta, sendo dois a montante e dois a jusante do reservatório:

**JUSANTE PÓS** – ponto 1: ( $01^{\circ}55'11,8'' S$  e  $59^{\circ}28'19,0'' W$ ) – localizado imediatamente a jusante da barragem, no rio Uatumã; e ponto 2: ( $02^{\circ}07'23,6'' S$  e  $59^{\circ}19'49,3'' W$ ) - localizado no rio Uatumã, a aproximadamente 30 km de distância da barragem.

**MONTANTE PÓS** – ponto 3: ( $01^{\circ}54'23'' S$  e  $59^{\circ}27'39,4'' W$ ) –localizado na parte inicial do reservatório, a poucos metros da barragem; ponto 4: ( $01^{\circ}31'19,5'' S$  e  $59^{\circ}49'18,0'' W$ ) –localizado na REBIO Uatumã, a aproximadamente 60 km de distância da barragem.

Os pontos 2 e 4 foram coletados nas fases pré e pós barramento (Figura 1).

## **Captura dos peixes**

Foi utilizada uma bateria de malhadeiras, composta por nove redes com 10 m de comprimento cada, altura variável de 1,5 a 3,5 m, e com malhas variando de 24 a 110 mm entre nós opostos. As redes permaneceram armadas por um período de oito horas, em dois períodos diários: de 04:00 às 08:00h, e de 16:00 às 20:00h. Esses horários foram estabelecidos por serem de maior captura e também para evitar os frequentes ataques de botos (*Inia geoffrensis*, Iniidae) aos peixes emalhados.

Os exemplares coletados foram acondicionados em sacos plásticos, etiquetados com informações sobre o local e data de captura, e mantidos resfriados com gelo em recipientes isotérmicos, sendo então conduzidos para o Laboratório de Limnologia da empresa Manaus Energia na estação de Piscicultura de Balbina, onde foram triados. A coleta dos exemplares durante a fase pós-barramento, seguiu procedimento semelhante a fase pré-barramento.

## **Obtenção dos parâmetros biológicos das espécies**

No laboratório, todos os exemplares foram identificados, medidos (mm) e pesados (g). O comprimento padrão (CP) de cada exemplar foi mensurado desde a extremidade do focinho até a última vértebra, localizada na base da nadadeira caudal. Posteriormente, os exemplares foram seccionados ventralmente para exposição das gônadas e determinação macroscópica do sexo e estágio de desenvolvimento gonadal. Para identificação das fêmeas maduras e em reprodução, a escala de maturidade proposta por Lowerre-Barbieri et al., (2011) foi utilizada como referência, a qual é constituída por seis estádios de desenvolvimento para fêmeas: imaturo (F1), maturação (F2), maduro (F3), em reprodução (F4), esvaziado (F5) e regeneração (F6). Para a confirmação e possíveis correções da análise macroscópica dos estádios

de maturação gonadal, foram feitas análises histológicas dos ovários. As gônadas utilizadas para a análise microscópica foram submetidas às técnicas histológicas de rotina: fixação, desidratação, inclusão em parafina, cortes de 0,7 µm em micrótomo e coloração com Hematoxilina e Eosina (HE).

Para este capítulo os dados de 1985 foram utilizados apenas para comparar a composição de espécies nas fases pré- e pós-barramento, uma vez que na fase pré, as gônadas dos exemplares não foram coletadas.

### **Atributos de história de vida**

Nove atributos da história de vida das espécies do rio Uatumã e do reservatório de Balbina, coletados durante o período de abril de 2005 a fevereiro de 2007, foram utilizados para a categorização espécies nas estratégias reprodutivas: 1) comprimento padrão máximo (mm); 2) comprimento de primeira maturação sexual; 3) comprimento relativo de primeira maturação sexual; 4) duração do período reprodutivo (número de meses); 5) fecundidade absoluta; 6) fecundidade relativa; 7) diâmetro médio dos ovócitos maduros; 8) porcentagem de ovócitos maduros; 9) e presença de cuidado parental. Os atributos foram obtidos da seguinte forma:

(1) *Comprimento padrão máximo* ( $CP_{max}$ ): foi determinado por meio da medição (mm) da maior fêmea capturada para cada espécie.

(2) *Comprimento de primeira maturação sexual* (CP1M) e (3) *Comprimento relativo de primeira maturação sexual* (CP1M Rel): foi considerado o comprimento da menor fêmea madura capturada. O tamanho relativo de primeira maturação foi estimado por meio da razão entre o tamanho de primeira maturação e o tamanho máximo de fêmea observado (Merona et al., 2009).

(4) *Duração do período reprodutivo (em meses)*: o número de meses em que as espécies apresentaram atividade reprodutiva na área de influência da UHE Balbina foi determinado a partir da ocorrência de fêmeas em reprodução (estádios 3 e 4) nos meses de coleta (Ponton & Mérona, 1998).

(5) *Fecundidade absoluta e (6) fecundidade relativa*: a determinação da fecundidade foi feita pelo método gravimétrico, onde foi obtido o peso total e o peso de uma amostra dos ovários maduros. Após a pesagem, as amostras das gônadas foram imersas em solução de Gilson (Bagenal & Braum, 1968), permanecendo nessa solução até o desprendimento completo dos ovócitos, que posteriormente foram lavados em água corrente e preservados em álcool 70% até o momento da contagem. Por meio de um cálculo de regra de três, a contagem da amostra foi extrapolada para o peso total do ovário. A fecundidade relativa foi calculada por meio da razão entre a fecundidade absoluta e o comprimento total do exemplar.

(7) *Diâmetro médio dos ovócitos maduros, (8) porcentagem de ovócitos maduros e tipo de desova*: o diâmetro médio dos ovócitos maduros foi obtido utilizando-se ocular micrométrica, com base nos diâmetros dos 10 ovócitos de maior diâmetro presentes nos ovários maduros (Suzuki, 1999). A determinação do tipo de desova, bem como a porcentagem de ovócitos maduros, foi feita por meio de inspeção gráfica da distribuição das frequências de diâmetros dos ovócitos por classe de diâmetro de 0,1 mm. Para as distribuições que apresentaram dois grupos modais foi utilizado o termo desova total, que descreve um mecanismo de desenvolvimento ovocitário sincrônico em dois grupos; para as distribuições com mais de dois grupos modais, foi

utilizado o termo desova parcelada, que descreve um mecanismo de desenvolvimento ovocitário sincrônico em mais de dois grupos (Vazzoler, 1996).

(9) *Cuidado parental*: o registro da ocorrência ou não de cuidado parental foi feito com base em informações obtidas da literatura disponível (Aragão, 1981; Fontenele, 1950; Kullander, 2003; Prado et al., 2006; Santos et al, 2004; Soares et al., 2008).

### **Análise dos dados**

Para a comparação da similaridade na composição de espécies de peixes no trecho estudado do rio Uatumã, as análises foram realizadas entre as fases (pré- e pós-barramento) e entre as áreas (montante e jusante do barramento). Para essas análises foi utilizado o índice de similaridade de Jaccard, calculado com uso do Software PAST (Hammer et al., 2001).

A categorização das estratégias reprodutivas das espécies foi feita fundamentada nos resultados de Análises de Componentes Principais (PCA), realizadas com base em matrizes de correlação, derivadas de informações sobre atributos da história de vida de 31 espécies coletadas no reservatório de Balbina e 55 espécies coletadas no rio Uatumã a jusante do barramento (calculadas separadamente para cada situação). Adicionalmente, foi realizada uma Análise de Agrupamento, com base em distâncias Euclidianas e pelo método de ligação de UPGMA, para cada conjunto de espécies (reservatório e trecho de rio a jusante do barramento). As análises foram realizadas com os dados logaritmizados .

Para comparar a estrutura reprodutiva da ictiofauna do reservatório com a do rio, em termos de estratégias, foi contabilizada a proporção em porcentagem de espécies em cada estratégia reprodutiva para cada ambiente.

## **Resultados**

### **1. Composição da ictiofauna**

Na fase pré-barramento (1985) foram capturados 2.674 exemplares, pertencentes a 146 espécies (Anexo I). A ordem Characiformes apresentou o maior número de espécies (57 espécies) seguida por Siluriformes (46) e Perciformes (18). A família Characidae foi a mais rica com 23 espécies, seguida de Anostomidae e Cichlidae com 14 espécies cada. O ponto de coleta MONTANTE PRÉ apresentou 128 espécies e o ponto JUSANTE PRÉ apresentou 103.

Na fase pós-barramento foram capturados 4570 exemplares pertencentes a 122 espécies (Anexo I). A ordem Characiformes foi a mais rica (68 espécies), seguida por Siluriformes (26) e Perciformes (19). A família Characidae novamente foi a mais rica com 28 espécies, seguida de Cichlidae com 15 espécies, Anostomidae e Pimelodidae com 10 espécies cada. Nessa fase foram coletadas 42 espécies no ponto MONTANTE PÓS e 112 no ponto JUSANTE PÓS. Aproximadamente 60 espécies que ocorreram na fase pré-barramento, não ocorreram na fase pós.

O maior valor de similaridade (0,57) ocorreu na fase pré-barramento, entre os pontos MONTANTE PRÉ e JUSANTE PRÉ. Por outro lado, as menores similaridades foram registradas entre JUSANTE PRÉ e MONTANTE PÓS (0,20) e MONTANTE PRÉ e MONTANTE PÓS (0,22) (Tab. 01).

### **2. Características da história de vida das espécies no período pós-represamento**

As características de história de vida foram obtidas para 55 espécies coletadas no trecho a jusante no rio Uatumã e para 31 espécies coletadas na área do reservatório de Balbina (Anexo II), perfazendo um total de 56 espécies, uma vez que das 31 espécies coletadas no reservatório, apenas 1 não ocorreu no rio.

### **2.1. Comprimento padrão máximo (CP<sub>max</sub>)**

O CP<sub>max</sub> das espécies da área de influência da UHE Balbina apresentou uma ampla variação. *Moenkhausia lata* foi a que apresentou o menor, 65 mm, enquanto *Osteoglossum bicirrhosum*, com 560 mm foi o maior registrado.

### **2.2. Comprimento de primeira maturação sexual (CP<sub>1M</sub>) e Comprimento de primeira maturação sexual relativo (CP<sub>1MRel</sub>)**

O menor tamanho de primeira maturação registrado foi o de *M. lata* (55 mm), coletada no trecho de rio, enquanto o maior foi registrado para *O. bicirrhosum* (450 mm), coletada no trecho de reservatório. Para as espécies que apresentam CP<sub>max</sub> maiores, como *H. malabaricus*, *H. marginatus* e *P. flavipinis*, o tamanho de primeira maturação ocorre quando é atingido 20 a 40% do CP<sub>max</sub>. Por outro lado, espécies de pequeno porte, como *Cyphocharax plumbeus*, *C. abramoides*, *M. lata* e *Hemiodus atranalis*, só iniciam suas atividades reprodutivas ao atingirem comprimento em torno de 90% do CP<sub>max</sub>. Os tamanhos de primeira maturação para as espécies do rio Uatumã e do reservatório de Balbina estão apresentados no Anexo II.

### **2.3. Duração do período reprodutivo (Rep)**

A averiguação morfológica (macro e microscópica) do ciclo ovariano e do desenvolvimento ovocitário permitiram reconhecer quais as fêmeas em reprodução (F3 e F4) e os meses de maior atividade reprodutiva das espécies. O desenvolvimento ovocitário e as diferentes fases dos estádios de maturação dos ovários estão detalhados no Anexo III.

Algumas espécies apresentaram um curto período reprodutivo no rio Uatumã (Tab. 02). Para 27 delas, as fêmeas F3 e F4 foram encontradas em apenas 1 mês, sendo a maioria Characiformes, como *Acestrorhynchus falcistrostris* e *Triportheus auritus*. Por outro lado, para *T. albus*, *Moenkhausia lata* e *Plagioscion squamosissimus* foram registradas fêmeas maduras durante maior parte do período estudado. Para o reservatório, apenas quatro espécies apresentaram período reprodutivo em um único mês, dentre elas *Schizodon fasciatum* e *Myloplus asterias*. Diferentemente, para outras espécies como *Acestrorhynchus microlepis* e *Moenkhausia lepidura*, foram registradas fêmeas maduras durante todo período estudado (Tab. 3).

#### **2.4. Fecundidade absoluta (Fec) e relativa (FecRel)**

Houve uma grande amplitude na fecundidade das espécies da área de influência da UHE Balbina, compreendendo desde menores valores, como observados para *Osteoglossum bicirrhosum* (113 ovócitos) e *Geophagus altifrons* (297 ovócitos), até altos, como para *Laemolyta proxima* (153.455 ovócitos) e *Potamorhina latior* (112.729 ovócitos). Cerca de 47% das espécies apresentaram fecundidades menores que 10.000 ovócitos, e aproximadamente 22% apresentaram fecundidades entre 100.000 e 155.000 ovócitos. A menor fecundidade relativa foi 0,2 ovócitos/mm para *O. bicirrhosum* e a maior foi 663,1 ovócitos/mm para *Curimata inornata*.

#### **2.5. Diâmetro dos ovócitos maduros (Dov), Porcentagem de ovócitos maduros (%Ov) e tipo de desova**

O diâmetro médio dos ovócitos maduros variou de 0,4 a 8,0 mm. O menor tamanho médio foi registrado para *Anchovia surinamensis* e *Hypophthalmus*



*marginatus* com 0,4 mm no rio Uatumã; o maior diâmetro ocorreu em *Osteoglossum bicirrhosum*, também no rio, com 8,0 mm, seguido de *Geophagus altifrons* no reservatório, com 2,8 mm. A maioria das espécies (52,5%) possui ovócitos maiores que 1,0 mm, enquanto que 44,1 % possuem ovócitos com tamanho entre 0,5 e 1,0mm, e 3,4% das espécies possuem ovócitos maduros menores que 0,5 mm.

A porcentagem de ovócitos maduros variou entre 30% para *M. lata* e 91% para *Potamorhina latior*. A partir da inspeção gráfica foi possível observar que as espécies que possuem distribuição de frequência de diâmetro dos ovócitos com mais de duas modas apresentam as menores porcentagens de ovócitos maduros (30 a 60%), enquanto que as espécies com duas modas apresentaram altas porcentagens (70 a 90%). As distribuições de frequência dos diâmetros dos ovócitos para cada espécie, em ambos ambientes são apresentadas no Anexo IV.

## **2.6. Cuidado parental (Cpar)**

Foi verificada a presença de cuidado parental para 10 espécies (18,2%) no rio Uatumã a jusante do barramento e 12 espécies (39%) no reservatório de Balbina. Dessas, *Catoprion mento*, *Cichla monoculus*, *C. temensis*, *C. vazzoleri*, *Geophagus altifrons*, *Hoplias malabaricus*, *O. bicirrhosum*, *Serrasalmus rombheus*, *Satanoperca acuticeps* e *S. jurupari* ocorreram em ambos ambientes, e *Serrasalmus* sp. e *Mesonauta festivus* ocorreram apenas no reservatório.

### **3. Categorização das estratégias reprodutivas das espécies de peixes na área do reservatório de Balbina e no rio Uatumã**

Os atributos de história de vida de 55 espécies do rio Uatumã e 31 do reservatório de Balbina refletem estratégias reprodutivas com características que se adequam às propostas por Winemiller (1989).

Tanto para o reservatório como para o trecho de rio a jusante do barramento, o primeiro eixo das Análises de Componentes Principais revelou um gradiente onde as espécies classificadas na estratégia sazonal e equilíbrio ocupam posições opostas, enquanto as oportunistas se posicionam em pontos intermediários do gradiente (Fig. 2 e 3). Corroborando a análise de componentes principais, a análise de agrupamento também revelou conjuntos de espécies com estratégias reprodutivas similares às propostas por Winemiller (1989).

#### **3.1. Categorização das espécies do rio Uatumã**

Para o rio Uatumã (Fig. 2a e 2b), o primeiro eixo da PCA representou 41,5% da variância e foi influenciado principalmente pela fecundidade, fecundidade relativa e porcentagem de ovócitos maduros (com autovalores 0,90; 0,89 e 0,77, respectivamente). Esse eixo posicionou as espécies sazonais à direita do gráfico, positivamente correlacionadas com os valores de alta fecundidade, pequenos ovócitos, alta porcentagem de ovócitos maduros e curto período reprodutivo. O segundo eixo capturou 28,9% da variância e foi influenciado principalmente pelo comprimento padrão, comprimento de primeira maturação sexual e cuidado parental (com autovalores 0,94; 0,89 e 0,50, respectivamente), separando principalmente as espécies

equilíbrio (no alto) das oportunistas (abaixo) na porção esquerda do espaço bidimensional.

As espécies que se enquadraram na categoria sazonal pertencem às famílias Characidae, Pristigasteridae, Pimelodidae e Curimatidae, entre outras. Exemplos extremos de espécies da categoria sazonal são *Curimata ocellata*, *Laemolyta proxima* e *Potamorhyna latior*. Essas espécies citadas não ocorreram no reservatório.

As espécies que se posicionaram no extremo oposto às sazonais no eixo 1, denominadas por Winemiller (1989) como equilíbrio (Fig. 2a) apresentam baixa fecundidade, ovócitos grandes, baixa porcentagem de ovócitos maduros e apresentam cuidado com a prole. São representadas principalmente pela família Cichlidae, como *Geophagus altifrons*, *Satanoperca jurupari*, e por *Hoplias malabaricus* (Erythrinidae).

Também pertencente a essa categoria, *Serrasalmus rhombeus* se destacou por apresentar a fecundidade mais alta do grupo (31300), ovócitos com diâmetro de 2,0 mm e presença de cuidado parental. Ainda dentro da categoria equilíbrio, as análises de componentes principais revelaram uma proximidade maior entre as espécies *S. jurupari*, *S. acuticeps* e *G. altifrons*, devido apresentarem características em comum, como a fecundidade, que é menor que a das outras espécies dessa categoria.

As espécies categorizadas como oportunistas se posicionaram nos pontos intermediários do gradiente; entretanto, no trecho rio foi possível observar que dentro desta categoria há uma tendência das espécies em formar subgrupos distintos, onde um apresenta desova parcelada e baixa porcentagem de ovócitos maduros se posicionou próximo das espécies equilíbrio, e o outro tem desova total e alta porcentagem de ovócitos maduros, o que as aproxima das sazonais. Por apresentar espécies com desova total, a categoria oportunista desse estudo difere daquela

proposta por Winemiller (1989). Espécies como *Astrodoras asterifrons*, *Caenotropus labyrinthicus*, *Chalceus epakros* e *Tetragonopterus chalceus* são oportunistas, se posicionaram mais próximas das espécies da categoria sazonal no *continuum* e não ocorreram no reservatório. Exemplos extremos da categoria *oportunistas* pertencem principalmente à família Characidae, como *Moenkhausia lepidura* (fecundidade de 2.2000 ovócitos, com 0,8 mm de diâmetro e sem cuidado parental), *M. lata* (fecundidade de 2377,5 ovócitos, com 0,8 mm de diâmetro e sem com cuidado parental) e *Bryconops alburnoides* (fecundidade de 2.500 ovócitos, com 1,0 mm de diâmetro e sem cuidado parental). Algumas espécies dessa categoria apresentaram atividade reprodutiva ao longo de todo período estudado.

### **3.2. Categorização das espécies do reservatório de Balbina**

Para o reservatório (Fig. 3a e 3b), o primeiro eixo da PCA representou 40,3% da variância e foi influenciado principalmente pelo diâmetro dos ovócitos, fecundidade relativa e cuidado parental (com autovalores de 0,93; 0,91 e 0,80, respectivamente). Esse eixo separa as espécies da categoria equilíbrio (com valores positivos) das oportunistas e sazonais (com valores negativos). O segundo eixo representou 28,9% da variância e foi influenciado principalmente pelo comprimento padrão, pelo tamanho de primeira maturação sexual e pela porcentagem de ovócitos maduros, separando as espécies da categoria sazonal com valores positivos e maioria das espécies oportunistas com valores negativos. As espécies da categoria equilíbrio pertencem principalmente à família Cichlidae, além de *Hoplias malabaricus* (Erythrinidae) e *Serrasalmus rombheus* (Serrasalminae).

Da mesma maneira que no rio Uatumã, dentro da categoria equilíbrio do reservatório, a Análise de Componentes Principais revelou uma proximidade maior

entre as espécies *Satanoperca jurupari*, *S. acuticeps* e *Geophagus altifrons*. Ao longo do eixo 1, a espécie *Osteoglossum bicirrhosum* foi a mais distante das demais do grupo equilíbrio, representando um exemplo extremo dessa categoria, provavelmente devido ao seu diâmetro de ovócitos ser muito maior que o das demais espécies.

As espécies que se posicionaram no extremo oposto do primeiro eixo foram categorizadas como pertencentes à categoria sazonal, formada principalmente por espécies de Anostomidae, Characidae, Curimatidae, Hemiodontidae e Sciaenidae.

As espécies categorizadas como oportunistas se posicionaram nos pontos intermediários do gradiente, sendo caracterizadas por apresentar pequeno tamanho corporal, baixa porcentagem de ovócitos maduros e ausência de cuidado com a prole. Da mesma forma que no rio Uatumã, exemplos da categoria oportunistas no reservatório pertencem principalmente à família Characidae, como *Moenkhasia lepdura*, *M. lata* e *Bryconops alburnoides*.

### **3.3. Análises de agrupamento das espécies com base nos atributos de história de vida**

A Análise de Agrupamento feita a partir de 55 espécies do rio Uatumã revelou quatro grandes grupos, os quais representam conjuntos de atributos de histórias de vida semelhantes (Fig. 2c). Dez espécies, principalmente de ciclídeos, formaram dois agrupamentos correspondentes à categoria equilíbrio, onde as espécies de *Satanoperca* e *Geophagus* se juntaram a *Osteoglossum bicirrhosum* em um grupo diferenciado dos demais da categoria, e as espécies de *Cichla* se uniram a dois serrasalmídeos (*Catoprion mento* e *Serrasalmus rhombeus*) e *H. malabaricus* para formar outro agrupamento de espécies tradicionalmente classificadas como equilíbrio. Esse último grupo se aproximou de um outro agrupamento maior formado por

espécies com estratégia oportunista, formado por 17 espécies. O quarto grupo foi formado por um conjunto de 28 espécies consideradas como pertencentes à categoria sazonal.

Na análise realizada para as 31 espécies de peixes coletadas na área do reservatório (Fig. 3c), o padrão geral de agrupamento observado para o trecho a jusante do barramento foi mantido. Novamente foi observada uma separação das espécies tipicamente classificadas na categoria equilíbrio em dois grupos, um com fecundidades médias menores (113 ovócitos para *O. bicirrhossum* a 804 ovócitos para *Serrasalmus* sp.) e outro com fecundidades maiores (4782 para *Catoprion mento* a 32835 para *Serrasalmus rhombeus*). Também houve a formação de um grupo coeso de espécies com estratégia oportunista (12 espécies), e o que mais se destaca é a drástica redução na quantidade de espécies agrupadas com base em atributos típicos de uma estratégia sazonal (apenas sete espécies).

Os diagramas apresentados a seguir apresentam as espécies coletadas na área do reservatório da UHE Balbina e no trecho do rio Uatumã a jusante do barramento, por tipo de estratégia reprodutiva:

## Rio Uatumã

**Equilíbrio**  
**N = 10 (18%)**

*Catoprion mento*  
*Cichla monoculus*  
*Cichla temensis*  
*Cichla vazzoleri*  
*Geophagus altifrons*  
*Hoplias malabaricus*  
*Osteoglossum bicirrhosum*  
*Satanoperca acuticeps*  
*Satanoperca jurupari*  
*Serrasalmus rhombeus*

**Oportunista**  
**N=17 (32%)**

*Acestrorhynchus grandoculis*  
*Acestrorhynchus microlepis*  
*Auchenipterichthys longimanus*  
*Auchenipterus brachyurus*  
*Astrodoras asterifrons*  
*Auchenipterus nuchalis*  
*Bryconops alburnoides*  
*Bryconops caudomaculatus*  
*Caenotropus labyrinthicus*  
*Chalceus epakros*  
*Hemiodus atranalis*  
*Metynnis hypsauchen*  
*Moenkhausia lata*  
*Moenkhausia lepidura*  
*Myloplus asterias*  
*Myloplus torquatus*  
*Tetragonopterus chalceus*

**Sazonal**  
**N=28 (50%)**

*Acestrorhynchus falcistrostris*  
*Agoniates halecinus*  
*Anchovia surinamensis*  
*Boulengerella maculata*  
*Curimata inornata*  
*Curimata ocellata*  
*Curimata vitattata*  
*Cynodon septenarius*  
*Cyphocharax abramoides*  
*Cyphocharax plumbeus*  
*Hemiodus argenteus*  
*Hemiodus immaculatus*  
*Hemiodus microlepis*  
*Hemiodus unimaculatus*  
*Hydrolycus tatauaia*  
*Hypophthalmus marginatus*  
*Laemolyta proxima*  
*Laemolyta taeniata*  
*Leporinus fasciatus*  
*Pachypops fourcroi*  
*Pellona flavipinnis*  
*Pinirampus pirinampu*  
*Plagioscion squamosissimus*  
*Potamorhina latior*  
*Schizodon fasciatus*  
*Sorubim elongatus*  
*Triportheus albus*  
*Triportheus auritus*

## Reservatório de Balbina

**Equilíbrio**  
N= 12 (39%)

**Oportunista**  
N= 12 (39%)

**Sazonal**  
N= 7 (22%)

*Catopryon mento*  
*Cichla monoculus*  
*Cichla temensis*  
*Cichla vazzoleri*  
*Geophagus altifrons*  
*Hoplias malabaricus*  
*Mesonauta festivus*  
*Osteoglossum bicirrhosum*  
*Satanoperca acuticeps*  
*Satanoperca jurupari*  
*Serrasalmus rhombeus*  
*Serrasalmus sp.*

*Acestrorhynchus falcistrostris*  
*Acestrorhynchus microlepis*  
*Acestrorhynchus grandoculis*  
*Auchenipterichthys longimanus*  
*Auchenipterus brachyurus*  
*Bryconops alburnoides*  
*Bryconops caudomaculatus*  
*Hemiodus atranalis*  
*Metynnis hypsauchen*  
*Moenkhausia lata*  
*Moenkhausia lepidura*  
*Myloplus asterias*

*Agoniates halecinus*  
*Curimata vitattata*  
*Hemiodus argenteus*  
*Hemiodus microlepis*  
*Hemiodus unimaculatus*  
*Plagioscion squamosissimus*  
*Schizodon fasciatus*

#### 4. Proporção de espécies das diferentes categorias reprodutivas no rio e no reservatório

No reservatório de Balbina houve um aumento na proporção das categorias equilíbrio e *oportunista* e uma diminuição da categoria sazonal. Foi possível observar que o rio apresenta maior proporção de espécies pertencentes à categoria sazonal (50%) que o reservatório (22%). Das 28 espécies dessa categoria registradas no rio, apenas sete ocorreram no reservatório. Dentre essas, destaca-se *Acestrorhynchus falcistrostris*, a qual foi categorizada como sazonal no rio e como oportunista no reservatório.

No rio Uatumã a categoria equilíbrio foi composta por 10 espécies (18%), enquanto que no reservatório essa categoria foi constituída pelas mesmas 10 e mais duas que não ocorreram no rio, *Mesonauta festivus* e *Serrasalmus sp.*, somando um total de 12 espécies (32%).



A categoria oportunista foi composta por 17 espécies no rio e 12 no reservatório. Apesar do rio Uatumã apresentar um número de espécies oportunistas maior do que no reservatório, a percentagem foi menor (32% e 39%, respectivamente).

## **Discussão**

### *Impactos na composição da ictiofauna 20 anos após o represamento*

Quando calculada a similaridade da composição das assembléias de peixes nos períodos pré- e pós-represamento, notamos que as amostras do pré-represamento são mais semelhantes entre si, e as amostras correspondente ao reservatório (pós-represamento) foram as que mais diferiram. Esses resultados indicam que a construção da barragem ocasionou impactos ambientais que alteraram as assembléias de peixes da área de influência da UHE Balbina, principalmente na área represada. Outros estudos já mostraram que o ecossistema formado com a implantação de um reservatório difere em muitos aspectos de um sistema fluvial natural, podendo causar alterações consideráveis na estrutura da ictiofauna (Poff et al., 1997; Gehrke et al., 2002; Montenegro et al., 2012). No presente estudo, um dos principais impactos observados nas assembleias de peixes foi a diminuição da riqueza de espécies existentes na área. De acordo com Moyle e Leidy (1992), alterações nos habitats são as principais causas de perda de diversidade de peixes de água doce.

As coletas no período pós-barramento evidenciaram que além de uma marcada diminuição de espécies dentro do reservatório, houve também uma diminuição da riqueza no trecho rio, a jusante da barragem. A formação do reservatório de Brokopondo, no rio Suriname, resultou em um efeito semelhante: em 1964 a

ictiofauna local era formada por 172 espécies, e em 2005, 40 anos depois do barramento a ictiofauna do reservatório possuía apenas 41 espécies (Mol et al., 2007). Na UHE Curuá-Una, no Estado do Pará, também foi registrada uma diminuição da diversidade, com o número de espécies dentro do lago sendo muito menor que aquele fora dele, com a estação de coleta mais próxima da barragem contendo apenas oito espécies (Ferreira, 1984). Para o reservatório de Samuel, instalada no rio Jamari, em Rondônia, também foi registrado uma diminuição de espécies dentro do lago (Santos, 1995).

Nosso estudo, é um dos raros que compara a composição da ictiofauna antes e um longo período (20 anos) após a formação de uma barragem na Amazônia brasileira. Entretanto, a diminuição drástica no número de espécies na área do reservatório, e com perda local de espécies também a jusante da barragem já eram fatos esperados, como observado no reservatório de Tucuruí, no trecho baixo da bacia do rio Tocantins (Santos et al., 2004; Mérona et al., 2010). Entretanto, como será visto a seguir, essa redução na riqueza da ictiofauna não ocorreu de forma homogênea entre as espécies com diferentes estratégias reprodutivas.

#### *Características de história de vida e categorização das estratégias reprodutivas*

Se comparadas com as assembleias de peixes de regiões de climas temperados (Wootton, 1984; Vila-Gispert & Moreno-Amich 2002; Henebry, 2011), as espécies do rio Uatumã e reservatório de Balbina apresentam uma maior variedade nas características de história de vida. A partir desses atributos, obtidos de 55 espécies, foram identificadas para o rio Uatumã e reservatório de Balbina três estratégias reprodutivas predominantes, as quais, de forma geral, correspondem adequadamente

às categorias oportunista, equilíbrio e sazonal propostas por Winemiller (1989).

Para ambos ambientes, as espécies classificadas na categoria equilíbrio se caracterizam principalmente por investir energia em cuidado parental e na produção de um baixo número de ovócitos grandes. Entretanto, no presente estudo, *H. malabaricus* e *S. rhombeus*, apesar de terem sido incluídas na categoria equilíbrio apresentaram fecundidade relativamente alta, com 14.130 e 32.835 ovócitos, respectivamente. *Osteoglossum bicirrhosum*, a espécie que apresentou a menor fecundidade (113 ovócitos) e o maior diâmetro de ovócito maduro (8,0 mm), também foi incluída nessa categoria. De acordo com Duarte & Alcaraz (1989), espécies de água doce e marinhas que apresentam ovócitos maiores, tendem a ter fecundidade menor, que associados ao cuidado parental (Winemiller e Rose, 1992), elevam a probabilidade de sobrevivência dos juvenis.

Os peixes da categoria sazonal, adaptados a habitats com abundância de recursos alimentares, se caracterizam por produzir grande quantidade de ovócitos pequenos, não apresentar cuidado parental e possuir período reprodutivo curto e sincronizado entre as espécies no momento de condições ambientais propícias (Winemiller e Rose, 1992). Neste estudo, *Laemolyta proxima*, *Potamorhyna latior* e *Curimata ocellata* (Characiformes) apresentaram as maiores fecundidades e podem ser consideradas exemplos típicos de espécies sazonais, uma vez que apresentaram fecundidade acima de 100.000 ovócitos, com pequenos diâmetros que variaram de 0,8 a 1,1 mm, e atividade reprodutiva sincronizada apenas num curto período, correspondente aos maiores índices pluviométricos na região.

Na Amazônia, a sincronia na reprodução dos peixes foi relatada em outros estudos (Amadio & Bittencourt, 2005; Godinho et al., 2010), principalmente para

espécies de Characiformes (Menezes & Vazzoler, 1992), com um pico de atividade reprodutiva no início da enchente (Amadio & Bittencourt, 2005). O sincronismo da reprodução com os períodos de altos índices pluviométricos e de progressivo aumento do nível águas dos rios, é resultado da forte influência que o pulso de inundação exerce sobre o ciclo de vida dos peixes amazônicos (Junk, 1985; Moreira, 2004; Neves dos Santos, 2010). As condições ambientais favoráveis nos períodos de maior nível dos rios promovem um aumento da sobrevivência da prole, e portanto, oferecem vantagens para a ocorrência da reprodução (Santos et al., 1991; Menezes & Vazzoler, 1992; Bailly et al., 2008). Além disso, a enchente promove a formação de grandes pradarias flutuantes, constituídas por bancos de herbáceas aquáticas, que formam um importante local de alimentação e abrigo para os juvenis de espécies com estratégia sazonal (bem como para espécies de pequeno porte, com estratégia oportunista; Sánchez-Botero & Araújo Lima, 2001).

Os peixes da categoria oportunista, em geral possuem atributos biológicos que incluem pequeno porte, ovócitos pequenos, desova parcelada com baixa proporção de ovócitos maduros liberados em cada evento reprodutivo, e período de reprodução longo. Um exemplo dessa categoria na área de estudo foi *Moenkhausia lepidura*, que apresentou reprodução contínua ao longo de todo período estudado, tanto no rio como no reservatório.

No trecho rio, as espécies classificadas como oportunistas possuem uma tendência em formar dois subgrupos, o primeiro constituído por espécies tipicamente oportunistas, com pequeno porte e baixa porcentagem de ovócitos maduros (e.g. *Moenkhausia lepidura*, *M. lata* e *Bryconops alburnoides*), e que ocorreram também no reservatório. No rio Sinnamary, na Guiana Francesa, Poton & Mérona (1998) também incluíram espécies dos gêneros *Moenkhausia* e *Bryconops* na categoria oportunista. O

segundo subgrupo foi formado por espécies como *Astrodoras asterifrons*, *Caenotropus labyrinthicus*, *Chalceus epakros*, *Tetragonopterus chalceus*, e *Myloplus torquatus*, que possuem porte intermediário, desova total e com alta porcentagem de ovócitos maduros, e curto período de reprodução, fez com que essas espécies se diferenciasssem das oportunistas típicas e se aproximassem das sazonais. Neste sentido, ao incluir algumas espécies com desova total, o uso da categoria oportunista no presente estudo difere daquela estabelecida originalmente por Winemiller (1989), e reforça a existência de um grupo de espécies com características intermediárias entre aquelas tipicamente sazonais e as oportunistas.

A existência de espécies com características intermediárias entre aquelas propostas para definir as três categorias reprodutivas corrobora o modelo de *continuum* de estratégias de vida proposto por Winemiller (1989), o que tem sido observado tanto para peixes marinhos como de água doce, em diferentes regiões (Winemiller & Rose, 1992; Vila-Gispert & Moreno-Amich, 2002; King & McFarlane, 2003; Vila-Gispert et al., 2002; Ponton & Mérona, 1998; Eros, 2005; Olden et al., 2006; Tedesco et al., 2008; Mims et al., 2010).

As análises realizadas no presente estudo, em dois tipos bem diferentes de ambientes (reservatório e rio) permitiram verificar que além da existência de espécies com estratégias intermediárias, a espécie *Acestrorhynchus falcistrostris* foi classificada em diferentes categorias para cada local, sendo considerada sazonal no rio Uatumã e oportunista no reservatório, com base em diferenças no tamanho dos indivíduos, na fecundidade absoluta e relativa e no tamanho dos ovócitos. Em áreas alteradas por usinas hidrelétricas no rio Uruguai, *Acestrorhynchus pantaneiro* também apresentou características de espécie com estratégia oportunista após o represamento, com ovócitos maduros pequenos (0,88 mm), desova parcelada e reprodução contínua ao

longo do ano. Essas características aparentemente permitiram que *A. pantaneiro* fosse capaz de colonizar rapidamente a área do reservatório e se tornar uma das espécies mais abundantes nas áreas afetadas pelo represamento (Meurer e Zaniboni-Filho, 2012). Outros estudos, no reservatório de Lajes, no Estado do Rio de Janeiro (Duarte et al., 2011; Gomes, et al., 2011), registraram para *Hypostomus affynnis*, uma espécie tipicamente da categoria equilíbrio, aumento na fecundidade e diminuição do tamanho dos ovócitos, ou seja, modificações mostram tendência para estratégia oportunista. Neste sentido, é possível que a plasticidade fenotípica de parte das espécies de peixes de ambientes tropicais explique as diferenças observadas na capacidade de resistir às alterações ambientais produzidas pela construção de hidrelétricas e de ocupar com sucesso os novos ambientes formados pelo represamento.

#### *Relações entre proporção das categorias reprodutivas e características dos habitats*

No trecho rio houve uma maior proporção de espécies da categoria sazonal (50%) que no reservatório (22%), enquanto que no reservatório houve uma maior proporção de espécies das categorias equilíbrio e oportunista. Essa mudança na proporção de espécies entre os dois tipos de ambientes indica que a mudança nas características hidrológicas gerais do sistema (de lóaticas para lênticas) provavelmente constitui o principal fator que regula as estratégias reprodutivas de peixes naquela bacia, ao suprimir (ou reduzir drasticamente) os efeitos do pulso sazonal de inundação, principalmente no trecho a montante do barramento.

Tedesco et al. (2008) registraram que espécies da categoria sazonal ao longo do contínuo fluvial de um rio na África Ocidental ocorreram em proporções maiores em rios com períodos hidrológicos bem definidos, com sazonalidade, previsibilidade e

duração prolongada de cada fase do ciclo hidrológico, ou seja, com regimes semelhantes aos rios da região amazônica. Com a formação do reservatório de Balbina no rio Uatumã, houve uma estabilização do ambiente, e a consequente homogeneização das fases do ciclo hidrológico, o que deve ter imposto limites à ocorrência da maioria das espécies da categoria sazonal, uma vez que a ocorrência de espécies dessa categoria está altamente relacionada com a previsibilidade e sazonalidade do ambiente (Mims & Olden, 2012). Para o rio Tocantins (Merona et al., 2010), a formação do reservatório de Tucuruí, afetou principalmente as famílias Auchenipteridae, Characidae e Hemiodontidae, por outro lado, as famílias e subfamílias Cichlidae, Anostomidae, Scianidae, Serrasalminae e Doradidae foram favorecidas pelo represamento, segundo os autores, as estratégias de reprodução empregadas pelas espécies são responsáveis pelas mudanças observadas. Para o alto rio Tocantins, onde foi implantada a UHE Serra da Mesa, após o represamento Albrecht et al, (2009) registraram diferenças significativas entre os padrões de reprodução e recrutamento entre duas espécies do gênero *Brycon*, onde não foram registrados indivíduos reprodutivos de *Brycon gouldingi*, classificada como sazonal e por outro lado, *B. falcatus*, classificada como oportunista apresentou indivíduos reprodutivos na cheia e na seca.

Outro aspecto importante que deve ser considerado, é a ausência de mecanismo de transposição de peixes em Balbina. Pelo menos teoricamente, esse tipo de mecanismo deveria permitir que os peixes migradores continuassem a subir o rio na tentativa de completar seus ciclos de vida, culminando em uma redução nas diferenças das proporções de espécies sazonais entre a área do reservatório e o trecho de rio a jusante. Na tentativa de mitigar os efeitos negativos do barramento do rio e reestabelecer a conectividade entre habitats críticos, principalmente das espécies de

estratégia sazonal, alguns mecanismos tem sido empregados nos reservatórios brasileiros, por exemplo, as escadas e elevadores de peixes (Fernandez et al., 2004; Oldani et al., 2007; Godinho e Kynard, 2009; Suzuki et al., 2011). Entretanto, para atenuar os impactos da interceptação das rotas de migração das espécies sazonais e contribuir efetivamente para a conservação das espécies, além dos movimentos ascendentes, os movimentos descendentes também devem ser assegurados por esses instrumentos de manejo, fato que segundo estudos recentes (Agostinho et al., 2007; Agostinho et al., 2008; Suzuki et al., 2011) não tem ocorrido.

De maneira inversa aos sazonais, espécies da categoria equilíbrio predominam em ambientes estáveis, sem grandes variações ao longo do ciclo hidrológico (Winemiller & Rose, 1992). No presente estudo, ficou evidenciado que a estabilização do ambiente aquático, decorrente do represamento do rio, aparentemente propiciou a proliferação de espécies dessa categoria dentro do reservatório (18% das espécies e no rio Uatumã, e 39% no reservatório). Bruton e Merron (1990), estudando a proporção de diferentes categorias reprodutivas das espécies de rios marcadamente sazonais e lagos com maior estabilidade, também registraram maior proporção de espécies com características semelhantes à categoria equilíbrio nos ambientes mais estáveis.

Tanto no rio quanto no reservatório, a categoria equilíbrio foi composta principalmente por espécies de Cichlidae (Perciformes). Devido aos complexos comportamentos reprodutivos característicos das espécies incluídas nessa categoria, como cômte, confecção de ninhos e cuidado com os ovos, larvas e muitas vezes dos juvenis, tais espécies são melhor adaptadas para habitats com características lacustres ou lênticas (Barlow, 2002). No rio Paraná, a formação do reservatório de Itaipu também favoreceu a proliferação dos ciclídeos, entretanto, especialmente na zona



litorânea, as espécies de pequeno porte da ordem Characiformes, com características oportunistas, eram as mais abundantes (Agostinho et al., 1999).

Em nosso estudo a proporção de espécies da categoria oportunista também diferiu nos ambientes, tendo aumentado de 32% no rio para 39% no reservatório. Para as assembleias de peixes de outros ambientes artificialmente represados, como alguns reservatórios pertencentes à bacia do rio Paraná (e.g. Suzuki et al., 2005), também foi observada maior proporção de espécies que empregam estratégias do tipo oportunista, especialmente as do gênero *Astyanax*. Essas espécies, devido ao seu pequeno porte, maturação precoce e, na maioria das vezes, reprodução contínua ao longo de todo ano, com ovócitos liberados em pequenos lotes, possuem capacidade de rápida colonização de novos ambientes. Tais características indicam um alto esforço reprodutivo, o que torna essas espécies capazes de obter sucesso após uma perturbação ambiental (Townsend & Hildrew, 1994; Mérigoux et al., 2001). Por outro lado, Olden et al., (2010), em um estudo comparativo dos riachos do Sul dos Estados Unidos e Leste da Austrália, registraram que com o aumento da instabilidade hidrológica (típica de riachos), há uma predominância de espécies da categoria oportunista e diminuição da frequência de espécies da categoria sazonal. As espécies oportunistas respondem positivamente à variabilidade no fluxo da água e negativamente aos efeitos da sazonalidade e previsibilidade ambiental (Mims & Olden, 2012).

Esse estudo constitui o maior registro das características de história de vida para as espécies de peixes amazônicas, em especial para ambientes impactados por usinas hidrelétricas. A classificação das espécies obtida mostra que o modelo de Winemiller (1989) é aplicável para a região amazônica, e que a participação de espécies com características intermediárias deve ser maior do que a inicialmente

considerada por este autor. A categorização das espécies nos permitiu mensurar, em termos de proporções, o impacto da formação do reservatório sobre as estratégias reprodutivas da assembleia de peixes, e ainda, gerar conhecimentos possivelmente aplicáveis a outros ambientes impactados por usinas hidrelétricas na região amazônica.

## Referências

- 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 Tundisi, J.G.; Straskraba, M. (eds). *Theoretical Reservoir Ecology and its Applications*. International Institute of Ecology, São Carlos, Brazil.
- 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. *Brazilian Journal of Biology*, 68 (4): 1119-1132.
- Agostinho, A.A.; Marques, E.E.; Agostinho, C.S.; Almeida, D.A.; Oliveira, R.j.; Melo, J..R.B. 2007. Fish ladder of Lajeado Dam: migrations on one-way routes? *Neotropical Ichthyology*, 5 (2):121-130.
- Albrecht, M.P.; Caramaschi, E.P.; Horn, M.H. 2009. Population responses of two omnivorous fish species to impoundment of a Brazilian tropical river. *Hydrobiologia*, 627: 181-193.
- Amadio, S.A.; Bittencourt, M.M. 2005. Táticas reprodutivas de peixes em ambientes de várzea na Amazônia Central. In: Renno, J.F.;García. C.; Duponchelle, F.; Nuñez, J (eds). 2005. *Biología de las Poblaciones de Peces de la Amazonía y Piscicultura*. Comunicaciones del Coloquio Internacional. Iquitos. 259 pg.

- Aragão, L.P. 1981. Desenvolvimento embrionário e larval, alimentação e reprodução do aruanã, *Osteoglossum bicirrhosum* Vandelli, 1829, do lago Janauacá – Amazonas, Brasil. Dissertação, Instituto Nacional de Pesquisas/Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Amazonas. 192 p.
- Bagenal, T.B.; Braum, E. 1968. Egg and life history. In: Ricker, W.E. (Ed.). Methods for Assessment of Fish Production in Fresh Waters. Oxford, Blackwell, IBP Handbook 3, 427p.
- Bailly D.; Agostinho, A.A.; Suzuki, H.I. 2008. Influence of the flood regime on the reproduction of fish species with different reproductive strategies in the Cuiabá river, upper Pantanal, Brasil. *River Research and Applications*, 24: 1218- 1229.
- Balon, E.K. 1975. Reproductive guilds of fishes: a proposal and definition. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 32:821–864.
- Barlow, G.W. 2002. *The Cichlid Fishes: Nature's Grand Experiment In Evolution*. Basic books, Cambridge. 352pg.
- Bruton, M.N.; Merron, G.S. 1990. The proportion of different eco-ethological sections of reproductive guilds of fishes in some African waters. *Environmental Biology of Fishes*, 28:179–187.
- Duarte, C.M.; Alearaz, M. 1989. To produce many small or few large eggs: a size-independent reproductive tactic of fish. *Oecologia*, 80: 401-404.
- Duarte, S.; Araújo, F.G.; Bazzoli, N. 2001. Reproductive plasticity of *Hypostomus affinis* (Siluriformes: Loricariidae) as a mechanism to adapt to a reservoir with poor habitat complexity. *Zoologia*, 28 (5): 577–586.

- Eros, T. 2005. Life-history diversification in the Middle Danubian fish fauna: a conservation perspective. *Large Rivers*, 16 (1-2): 289-304.
- Fearnside, P.M. 1989. Brazil's Balbina Dam: Environment and the Legacy of the Pharoahs In Amazonia. *Environmental Management*, 13(4): 401-423.
- Fernandez, D.R.; Agostinho, A.A.; Bini; L.M. 2004. Seletividade em Uma escada de peixes experimental na barragem do reservatório de Itaipu. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 47(4): 579-586.
- Ferraz de Lima, J.A. 1999. Influência da ação antrópica na renovação dos estoques pesqueiros do rio Cuiabá. In: Ferreira, M.S.F.D. (Ed.). *O rio Cuiabá como subsídio para a educação ambiental*. Cuiabá, EDUFMT, 103-132.
- Fontenele, O. 1950. Contribuição para o conhecimento da biologia dos tucunarés (Actinopterygii, Cichlidae), em cativeiro. Aparelho de reprodução, hábitos de desova e incubação. *Revista Brasileira de Biologia*, 10(4): 503-519.
- Freitas, C.E.C.; Rivas, A.A.F.; Nascimento, F.A.; Siqueira-Souza, F.K. 2006. The effects of sport fishing growth on behavior of commercial fishermen in Balbina reservoir", Amazon, Brazil. *Environment, Sustainability and Development*, 10: 157-165.
- Frimpong, E.A.; Angermeier, P.L. 2009. FishTraits: a database of ecological and life-history traits of freshwater fishes of the United States. *Fisheries*, 34: 487–495.
- Gehrke, P.C.; Gilligan, D.M.; Barwick, M. 2002. Changes in fish communities of the shoalhaven river 20 years after construction of tallowa dam, Australia. *River research and applications*, 18: 265–286.

- Godinho, A.L.; Kynard, B. 2009. Migratory fishes of Brazil: life history and fish passage needs. *River Research and Application*. 25: 702–712.
- Godinho, A.L.; Lamas, I.R.; Godinho, H.P. 2010. Reproductive ecology of Brazilian freshwater fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 87: 143-162.
- Gomes, I.D.; Araujo, F.G.; Huehara, W.; Sales, A. 2011. Reproductive biology of the armoured catfish *Loricariichthys castaneus* (Castelnau, 1855) in Lajes reservoir, southeastern Brazil. *Journal of Applied Ichthyology*, 27: 1322–1331.
- Goodland, R.J.A.; Juras, A.; Pachauri, R. 1993. Can hydro-reservoirs in tropical moist forest be environmental sustentable? *Environmentally Conservation*, 20(2): 122-130.
- Greenslade, P.J.M. 1983. Adversity selection and the habitat templet. *The American Naturalist*, 122:352–365.
- Hammer, Ø.; Harper, D.A.T.; Ryan P. D. 2001. PAST: Paleontological Statistics, Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp.
- Henebry, M.L. 2011. Biological and ecological trait associations and analysis of spatial and intraspecific variation in fish traits. Thesis Master of Science. Faculty of the Virginia Polytechnic Institute and State University. Virginia. 143p.
- Hugueny, B.; Oberdorff, T. Tedesco, P. 2010. Community Ecology of River Fishes: A Large-Scale Perspective. *American Fisheries Society*, 73:210–218.
- Junk, W.J.; Bayley, P.B.; Sparks, R.E. 1989. The Flood Pulse Concept in River-Floodplain Systems. Pp.110-127. *In: Dodge, D.P. (ed.). Proceedings of the International Large River Symposium. Canadian Special Publish Fisheries Aquatic Science*. 106p.

- Junk, W.J. 1985. Temporary fat storage, an adaptation of some fish species to the river level fluctuations and related environmental changes of the Amazon river. *Amazoniana*, IX (3): 315-351.
- Kemenes, A.; Forsberg, B.R.; Melack, J.M. 2007. Methane release below a tropical hydroelectric dam. *Geophysical Research Letters*, 34: L12809.
- King, J.R., McFarlane, G.A. 2003. Marine life history strategies: applications to fishery management. *Fish Management and Ecology*, 10:249–264.
- Kullander, S.O. 2003. Family Cichlidae (Cichlids). In: Reis, R.E.; Kullander, S.O.; Ferraris Jr, C.J. (orgs.). Check list of the freshwater fishes of South and Central América. EDIPUCRS, Porto Alegre, 106-169.
- Lowe McConnell, R.H. 1987. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge University Press, London. 382 p.
- Lowerre-Barbieri, S.K.; Brown-Peterson, N.J.; Wyanski, D.M.; Saborido-Rey, F.; Macewicz, B.J. 2011. A standardized terminology for describing reproductive development in fishes. *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science* [online serial] 3:52–70.
- Menezes, N.; Vazzoller, A.E.A.M. 1992. Reproductive characteristics of Characiformes. In: W.C. Hamlett (Ed.). *Reproductive Biology of South American Vertebrates: aquatic and terrestrial*. Springer-Verlag. p. 60-70.
- Mèrigoux, S.; Doledec, S.; Statzner, B. 2001. Species traits in relation to habitat variability and state: neotropical juvenile fish in floodplain creeks. *Freshwater Biology*, 46:1251–1267.
- Mérona, B.; Mol, J.; Vigouroux, R.; Chaves, P.T. 2009. Phenotypic plasticity in fish life-history traits in two neotropical reservoirs: Petit-Saut Reservoir in French

- Guiana and Brokopondo Reservoir in Suriname. *Neotropical Ichthyology*, 7(4): 683- 692.
- Merona, B.; Juras, A.A.; Santos, G.M.; Sintra, I.H.A. 2010. Os peixes e a pesca no baixo rio Tocantins: vinte anos depois da UHE Tucuruí. São Carlos, Eletrobras-Eletronorte. 208p.
- Meurer, S.; Zaniboni-Filho, E. 2012. Reproductive and feeding biology of *Acestrorhynchus pantaneiro* Menezes, 1992 (Osteichthyes: Acestrorhynchidae) in areas under the influence of dams in the upper Uruguay River, Brazil. *Neotropical ichthyology*, 10(1): 159-166.
- Mims, M.C.; Olden, J.D. 2012. Life history theory predicts fish assemblage response to hydrologic regimes. *Ecology*, 93(1): 35–45.
- Mims, M. C., J. D. Olden, Z. R. Shattuck, and N. L. Poff. 2010. Life history trait diversity of native freshwater fishes in North America. *Ecology of Freshwater Fish* 19:390–400.
- Mol, J.H.; Mérona, B.; Ouboter, P.E.; Sahdew, S. 2007. The fish fauna of Brokopondo Reservoir, Suriname, during 40 years of impoundment. *Neotropical Ichthyology*, 5(3): 351-368.
- Montemegro, A.K.A.; Torelli, J.E.R.; Crispim, M.C., Hernández, M.I.M.; Medeiros, A.M.A. 2012. Ichthyofauna diversity of Taperoá II reservoir, semi-arid region of Paraíba, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 72 (1):113-120.
- Moyle, P.B.; Leidy, R.A. 1992. Loss of aquatic ecosystems: evidence from fish faunas. In: Fielder, P.L.; Jain, S.K. (Eds.). *Conservation Biology: the Theory and Practice of Nature Conservation, Preservation and Management*. New York, Chapman & Hall. Pp. 127-169.

- Moreira, S.S. 2004. Relações entre o ciclo hidrológico, atividade alimentar e táticas reprodutivas de quatro espécies de peixes na área do Catalão, Amazônia Central. Dissertação de mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/ Universidade Federal do Amazonas. Manaus, Amazonas, AM, 108p.
- Neves dos Santos, R.; Ferreira, E.; Amadio, S. 2010. Patterns of energy allocation to reproduction in three amazonian fish species. *Neotropical Ichthyology*, 8(1):155-161.
- Oldani, N. O.; Baigún, C.R.M.; Nestler, J.M.; Goodwin, R.A. 2007. Is fish passage technology saving fish resources in the lower La Plata River basin? *Neotropical Ichthyology*, 5: 89-102.
- Olden, J.D.; Kennard J.M.; Leprieur, F.; Tedesco, P.A.; Winemiller, K.O.; Garcia-Berthou, E. 2010. Conservation biogeography of freshwater fishes: recent progress and future challenges. *Diversity and Distributions*, 1-18.
- Olden, J.D.; Poff, N.L.; Bestgen, K.R. 2006. Life-history strategies predict fish invasions and extirpations in the Colorado River Basin. *Ecological Monographs*, 76: 25-40.
- Pianka, E.R. 1970. On r- and k-selection. *American Naturalist*, 104: 592-597.
- Poff, N.L. 1997. Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, 16: 391-409.
- Ponton, D.; Mérona, B. 1998. Fish Life-history tactics in a Neotropical river with a highly stochastic hydrological regime, the Sinnamary River, French Guiana, South America. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, 45: 201-224.



- Prado, C.P.A.; Gomiero, L.M.; Froehlich, O. 2006. Spawning and parental care in *Hoplias malabaricus* (Teleostei, Characiformes, Erythrinidae) in the Southern Pantanal, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 66(2B): 697-702.
- Ricklefs, R.E.; Wikelski, M. 2002. The physiology/life-history nexus. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(10): 462- 468.
- Sánchez-Botero, J.I.; Araújo-Lima, C.A.R.M. 2001. As macrófitas aquáticas como berçário para a ictiofauna da várzea do rio Amazonas. *Acta Amazonica*, 31(3): 437-447.
- Santos, G. M.; B. Mérona; Juras, A.A.; Jégu, M. 2004. Peixes do baixo rio Tocantins: 20 anos depois da Usina Hidrelétrica Tucuruí. Brasília, Eletronorte, 215p.
- Santos, G.M. 1995. Impacto da hidrelétrica Samuel sobre as comunidades de peixes do rio Jamari (Rondônia, Brasil). *Acta Amazônica*, 23(3/4): 246-280.
- Santos, G.M.; E. Ferreira; Zuanon, J.A.S. 1991. Ecologia de peixes da Amazônia. In: Val, A. L.; Figliuolo, R.; Feldberg, E. (Eds). *Bases Científicas para Estratégias de Preservação e Desenvolvimento da Amazônia: Fatos e Perspectivas*. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Amazonas, 280p.
- Silva, C.C.; Ferreira, E.J.G.; de Deus, C.P. 2008. Diet of *Bryconops alburnoides* and *B. caudomaculatus* (Osteichthyes: Characiformes) in the region affected by Balbina Hydroelectric Dam (Amazon drainage, Brazil). *Neotropical Ichthyology*, 6(2): 237-242.
- Soares, M.G.M.; Costa, E.L.; Siqueira-Souza, F.K.; Anjos, H.D.B.; Yamamoto, C.; Freitas, C.E.C. 2008. Peixes de lagos do Médio Solimões. Piatam, Manaus, 160p.
- Southwood, T.R.E. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology*, 46: 337-365.

- Southwood, T.R.E. 1988. Tactics, strategies and templets. *Oikos*, 52: 3-18.
- Suzuki H.I.; Bulla, C.K.; Agostinho, A.A.; Gomes, L.C. 2005. Estratégias reprodutivas de assembléias de peixes em reservatórios. *In: Biocenoses em Reservatórios: Padrões espaciais e temporais*. Rodrigues, L.; Thomaz, S.M.; Agostinho, A.A.; Gomes, L.C. São Carlos: Rima. 333p.
- Suzuki, H.I.; Agostinho, A.A.; Bailly, D.; Gimenes, M.F.; Ferreira, J.J.H; Gomes, L.C. 2009. Interannual variations in the abundance of young-of-the-year of migratory fishes in the Upper Paraná River floodplain: relations with hydrographic attributes. *Brazilian Journal of Biology*, 69: 649-660.
- Suzuki, F.M.; Pires, L.V.; Pompeu, P.S. 2011. Passage of fish larvae and eggs through the Funil, Itutinga and Camargos Reservoirs on the upper Rio Grande (Minas Gerais, Brazil). *Neotropical Ichthyology*, 9(3): 617-622.
- Suzuki, H. 1999. Estratégias reprodutivas de peixes relacionadas ao sucesso na colonização em dois reservatórios do rio Iguaçu, PR, Brasil. Tese, Universidade Federal de São Carlos. São Carlos. 111p.
- Tedesco, P.A., Hugueny, B.; Oberdorff, T.; Dürr, H.H.; Mérigoux, S.; Mérona, B. 2008. River hydrological seasonality influences life history strategies of tropical riverine fishes. *Oecologia*, 156: 691-702.
- Townsend, C.R.; Hildrew, A.G. 1994. Species traits in relation to a habitat templet for river systems. *Freshwater Biology*, 31: 265-275.
- Vazzoler, A.E.A.M. 1996. *Biologia e reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática*. Maringá: EDUEM. São Paulo: SBI, 169p.
- Vila-Gispert, A.; Moreno-Amich, R. 2002. Life-history patterns of 25 species from European freshwater fish communities. *Environmental Biology of Fishes*, 65:

387-400.

Vila-Gispert, A.; Moreno-Amich, R.; Garcia-Berthou, E. 2002. Gradients of life-history variation: an intercontinental comparison of fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 12: 417–427.

Winemiller, K.O. 1989. Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia*, 81:225 - 241.

Winemiller, K.O.; Rose, K.A. 1992. Patterns of life-history diversification in North American fishes: implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and aquatic sciences*, 49(10):2196 - 2218.

Wootton, R.J. 1990. *Ecology of teleost fishes*. London, Chapman and Hall, 404p.

Wootton, R.J. 1984. Introduction: Tactics and strategies in fish reproduction. In: Potts, G.W.; Wootton, R. J., eds. *Fish reproduction: strategies and tactics*. London: Academic Press, p. 1 - 12.

## LISTA DE FIGURAS

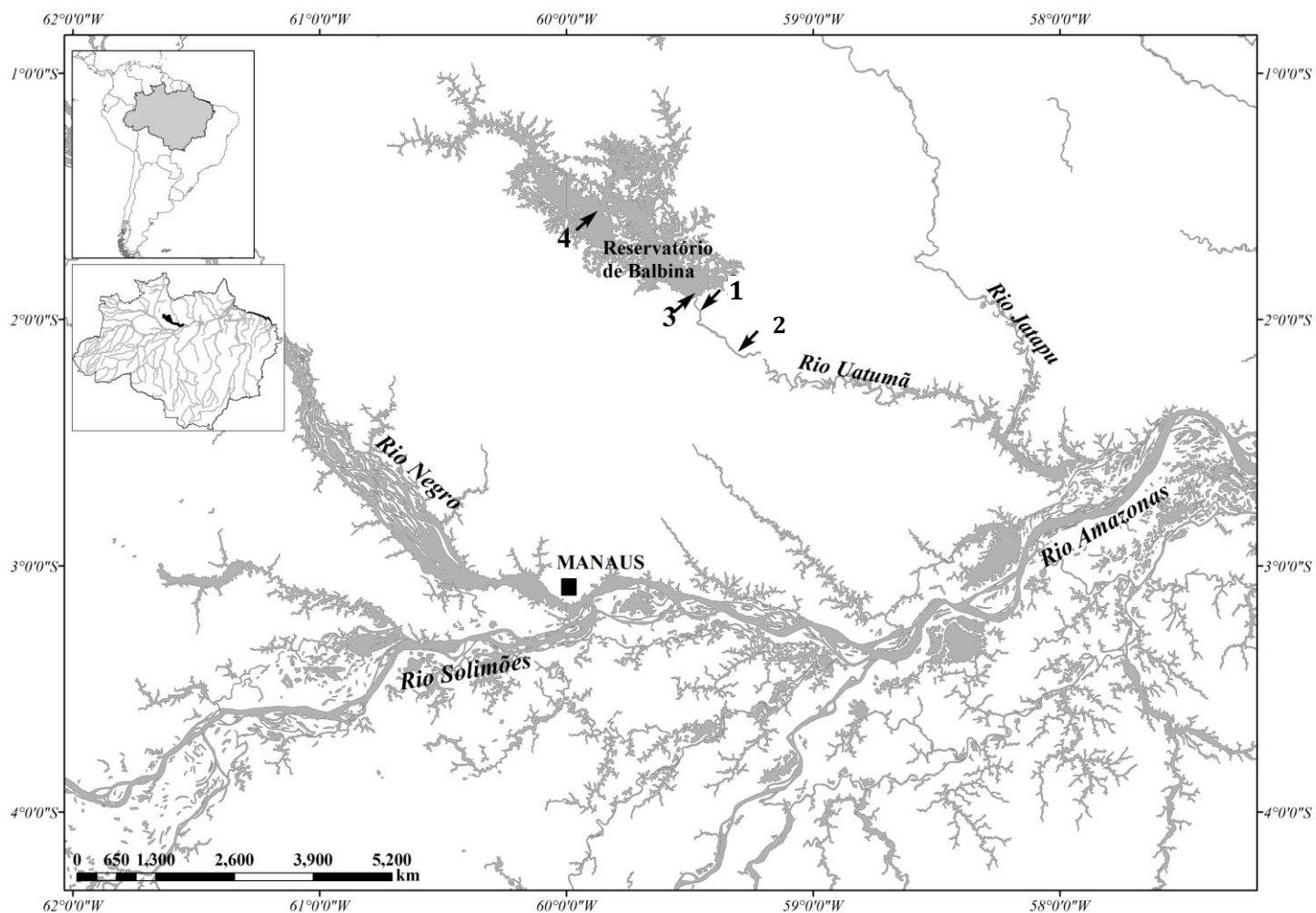


Figura 1. Mapa da área de estudo mostrando os pontos de coleta (setas): 1 e 2 = pontos do rio Uatumã (jusante); 3 e 4 = pontos dentro do reservatório de Balbina (montante). Os pontos 2 e 4 foram coletados nas fases pré- (1985) e pós-barramento (2005/2007).

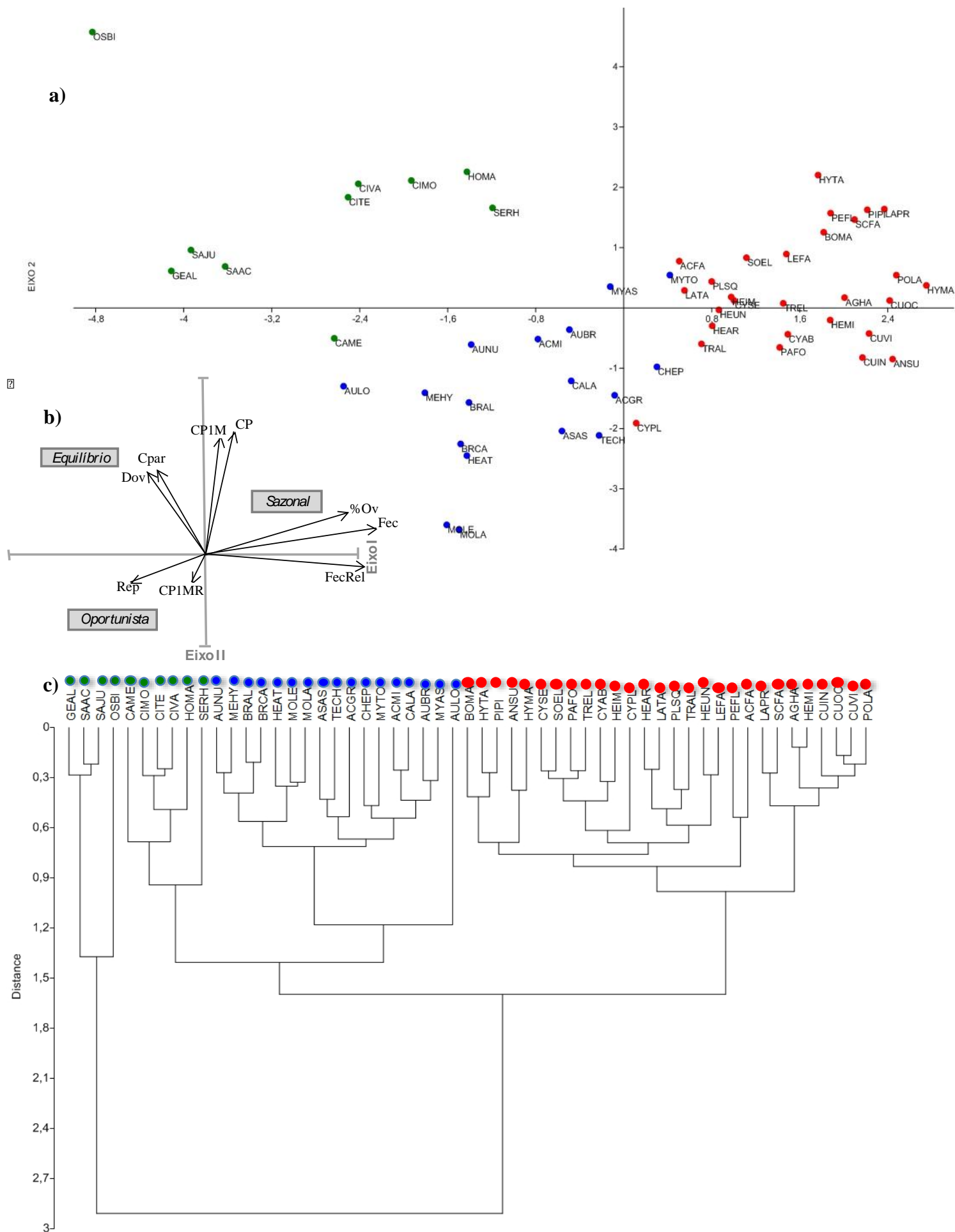


Figura 2. **a)** Análise dos componentes principais (PCA) de nove características de história de vida de 55 espécies de peixes do rio Uatumã; **b)** Vetores das características de história de vida mostrando a posição das 3 categorias; **c)** Análise de agrupamento. As cores foram atribuídas aos diferentes grupos de acordo com a análise de agrupamento (verde = equilíbrio; azul = oportunistas; vermelho = sazonais). Códigos das espécies estão apresentados no Anexo 1.

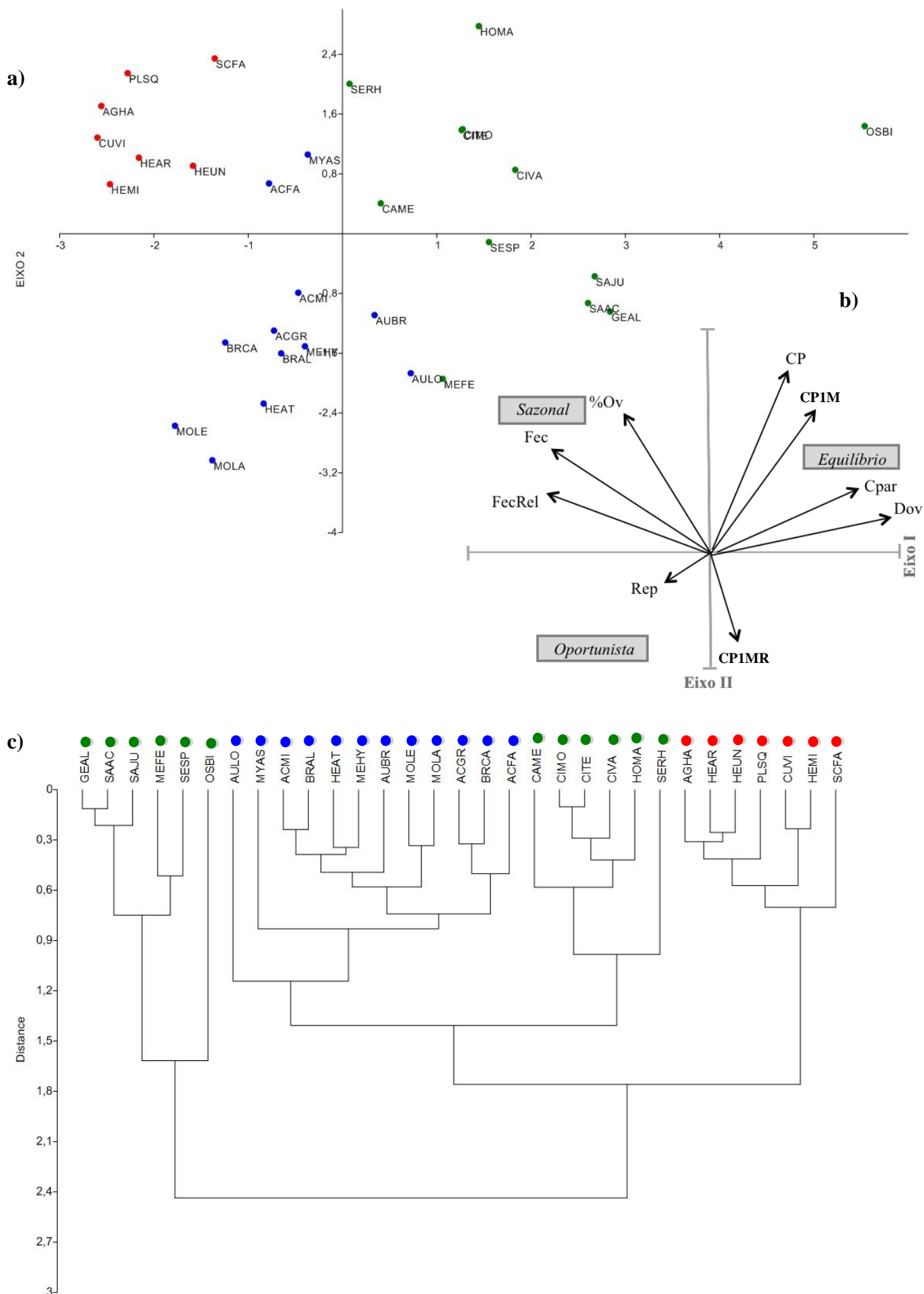


Figura 3. **a)** Análise dos componentes principais (PCA) de nove características de história de vida de 31 espécies de peixes do reservatório de Balbina; **b)** Vetores das características de história de vida mostrando a posição das 3 estratégias; **c)** Análise de agrupamento. As cores foram atribuídas aos diferentes grupos de acordo com a análise de agrupamento (verde = equilíbrio; azul = oportunistas; vermelho = sazonais). Códigos das espécies estão no Anexo 1.

## LISTA DE TABELAS

**Tabela 1.** Índice de similaridade de Jaccard na área de influência da UHE Balbina nas diferentes fases (pré- e pós-represamento) e nas diferentes áreas (montante e jusante).

Área/ ano	Jusante /1985	Montante /1985	Jusante /2006	Montante /2006
<b>Jusante /1985</b>	1,00	0,57	0,42	0,20
<b>Montante /1985</b>	0,57	1,00	0,36	0,22
<b>Jusante /2006</b>	0,42	0,36	1,00	0,32
<b>Montante /2006</b>	0,20	0,22	0,32	1,00

**Tabela 2.** Duração do período de reprodução das espécies de peixes do rio Uatumã (quadrado preenchido = mês que ocorreram fêmeas maduras).

ESPÉCIE	FEV	ABR	JUN	AGO	OUT	DEZ
<i>Acestrorhynchus falcirostris</i>						
<i>Acestrorhynchus grandoculis</i>						
<i>Acestrorhynchus microlepis</i>						
<i>Agoniatas halecinus</i>						
<i>Anchovia surinamensis</i>						
<i>Auchenipterichthys longimanus</i>						
<i>Auchenipterus brachyurus</i>						
<i>Auchenipterus nuchalis</i>						
<i>Astrodoras asterifrons</i>						
<i>Boulengerella maculata</i>						
<i>Bryconops alburnoides</i>						
<i>Bryconops caudomaculatus</i>						
<i>Caenotropus labyrinthicus</i>						
<i>Catoprion mento</i>						
<i>Chalceus epakros</i>						
<i>Cichla monoculus</i>						
<i>Cichla temensis</i>						
<i>Cichla vazzoleri</i>						
<i>Curimata inornata</i>						
<i>Curimata ocellata</i>						
<i>Curimata vittata</i>						
<i>Cynodon septenarius</i>						
<i>Cyphocharax abramoides</i>						
<i>Cyphocharax plumbeus</i>						
<i>Geophagus altifrons</i>						
<i>Hemiodus argenteus</i>						
<i>Hemiodus atranalis</i>						
<i>Hemiodus immaculatus</i>						
<i>Hemiodus microlepis</i>						
<i>Hemiodus unimaculatus</i>						
<i>Hoplias gr. malabaricus</i>						
<i>Hydrolycus tatauaia</i>						
<i>Hypophthalmus marginatus</i>						
<i>Laemolyta próxima</i>						
<i>Laemolyta taeniata</i>						
<i>Leporinus fasciatus</i>						
<i>Metynnis hypsauchen</i>						
<i>Moenkhausia lata</i>						
<i>Moenkhausia lepdura</i>						



<i>Myleus asterias</i>						
<i>Myloplus torquatus</i>						
<i>Osteoglossum bicirrhosum</i>						
<i>Pachypops fourcoi</i>						
<i>Pellona flavipinnis</i>						
<i>Pinirampus pininampu</i>						
<i>Plagioscion squamosissimus</i>						
<i>Potamorhina latior</i>						
<i>Satanoperca acuticeps</i>						
<i>Satanoperca jurupai</i>						
<i>Schizodon fasciatum</i>						
<i>Serrasalmus rombheus</i>						
<i>Sorubim elongatus</i>						
<i>Tetragonopterus chalceus</i>						
<i>Triportheus albus</i>						
<i>Triportheus auritus</i>						

**Tabela 3.** Duração do período de reprodução das espécies de peixes do reservatório de Balbina (quadrado preenchido = mês que ocorreram fêmeas maduras).

ESPÉCIE	FEV	ABR	JUN	AGO	OUT	DEZ
<i>Acestrorhynchus falcirostris</i>						
<i>Acestrorhynchus grandoculis</i>						
<i>Acestrorhynchus microlepis</i>						
<i>Agoniatas halecinus</i>						
<i>Auchenipterichthys longimanus</i>						
<i>Auchenipterus brachyurus</i>						
<i>Bryconops alburnoides</i>						
<i>Bryconops caudomaculatus</i>						
<i>Catoprion mento</i>						
<i>Cichla monoculus</i>						
<i>Cichla temensis</i>						
<i>Cichla vazzoleri</i>						
<i>Curimata vittata</i>						
<i>Geophagus altifrons</i>						
<i>Hemiodus argenteus</i>						
<i>Hemiodus atranalis</i>						
<i>Hemiodus microlepis</i>						
<i>Hemiodus unimaculatus</i>						
<i>Hoplias malabaricus</i>						
<i>Mesonauta festivus</i>						
<i>Metynnis hypsauchen</i>						
<i>Myloplus asterias</i>						
<i>Moenkhausia lata</i>						
<i>Moenkhausia lepidura</i>						
<i>Osteoglossum bicirrhosum</i>						
<i>Plagioscion squamosissimus</i>						
<i>Satanoperca acuticeps</i>						
<i>Satanoperca jurupari</i>						
<i>Schizodon fasciatum</i>						
<i>Serrasalmus rhombeus</i>						
<i>Serrasalmus sp</i>						

## Capítulo II

### **Vinte anos após a instalação da UHE de Balbina: variações intraespecíficas nas características de história de vida de oito espécies de peixes na Amazônia Central**

#### **Resumo**

As características de história de vida são definidas como atributos individuais que influenciam diretamente no número de descendentes viáveis. Tais características podem apresentar variações intraespecíficas, originadas por impactos antrópicos, como construção de reservatórios. Este estudo tem como objetivo avaliar as alterações intraespecíficas ocorridas nas características de história de vida de espécies de peixes em decorrência da instalação de uma UHE na região amazônica. Foram comparadas informações referentes a populações de peixes presentes no rio Uatumã antes do barramento pela UHE Balbina em 1987, com dados obtidos aproximadamente 20 anos após a formação do reservatório. Além de comparações das características biológicas das espécies entre as fases (pré e pós-barramento), também foram realizadas comparações nas diferentes áreas (montante e jusante) da fase pós. As coletas na fase pré ocorreram durante o ano de 1985 e na fase pós em 2005/2007, bimestralmente, considerando as áreas a montante e a jusante. As características de história de vida analisadas em nosso estudo foram: comprimento padrão, tamanho de primeira maturação sexual, fecundidade e diâmetro dos ovócitos maduros. Houve variações significativas no tamanho dos exemplares das espécies entre as duas fases, com uma marcada diminuição do comprimento padrão médio e tamanho de primeira maturação sexual dos peixes na fase pós. A fecundidade e os diâmetros dos ovócitos maduros apresentaram diferentes padrões de variação entre as espécies nas duas áreas, em geral

as modificações ocorreram no sentido de aumentar o investimento reprodutivo a montante.

## **Introdução**

O sucesso na ocupação de um novo ambiente e manutenção do equilíbrio populacional de uma espécie estão relacionados com a capacidade dos indivíduos de produzir um número suficiente de descendentes viáveis para manter a população (Stearns, 1993). As diferentes maneiras que um organismo pode alocar recursos para o crescimento, reprodução e sobrevivência refletem adaptações das características de sua história de vida ao ambiente (Swenton e Kodric-Brown, 2012). Disponibilidade de recursos, atributos abióticos do ambiente, predação e competição, podem influenciar essas características, de modo que a seleção natural favorecerá os indivíduos que maximizam seu *fitness* frente às dificuldades impostas pelo ambiente (Reznick 1983).

Os organismos podem apresentar diferentes respostas às mudanças ambientais naturais ou de origem antrópica, por meio de alterações morfológicas, fisiológicas e comportamentais (Wootton, 1990). Tais alterações são possíveis se a espécie apresentar um grau de plasticidade fenotípica suficiente para se adaptar, em curto prazo, às mudanças no ambiente (Chevin et al., 2010). A plasticidade fenotípica é decorrente da interação entre o genótipo e o ambiente que expressa uma característica relacionada ao aumento da sobrevivência ou do sucesso reprodutivo, possibilitando respostas adaptativas rápidas que favorecem a permanência da espécie no ambiente (Stearns, 1993).

Segundo Stearns (2000), as características de história de vida são definidas como atributos individuais que influenciam diretamente no número de descendentes viáveis. Alguns autores, por meio de comparações dessas características em peixes

teleósteos, têm encontrado uma grande variedade de estratégias e padrões, caracterizando diferentes grupos funcionais (Winemiller, 1989; Winemiller e Rose, 1992; Rochet, 2000). Tais características podem apresentar variações intraespecíficas, temporais e espaciais (Mann et al., 1984), originadas de causas naturais (Mazzoni e Iglesias-Rios, 2002; León et al., 2011) ou provocadas por impactos ambientais de origem antrópica, como a pesca (Lambert, 2012; Mariani, 2012), mineração (Sianga et al, 2012), ou construção de reservatórios (Mérona et al, 2009; Correia, 2011).

Dentre as características de história de vida relacionadas com a reprodução, se destacam o tamanho no qual a espécie alcança a primeira maturação sexual, o número de ovócitos produzidos por fêmea por período reprodutivo (fecundidade), e o tamanho dos ovócitos. Estudos com peixes neotropicais mostraram que essas características são flexíveis para algumas espécies, e podem sofrer alterações após um evento de perturbação ambiental, como o barramento de um rio para instalação de uma usina hidrelétrica (Suzuki et al., 2005; Mérona et al, 2009).

A comparação das características populacionais antes e depois de uma perturbação ambiental é considerada um método eficaz para avaliar as eventuais alterações nas suas estratégias de vida; entretanto, um mesmo tipo de impacto pode produzir diferentes padrões de respostas nas populações de diferentes espécies (Adams e Olver, 1977; Munkittrick e Dixon, 1989; Ricklefs e Wikelski, 2002).

Este estudo tem como objetivo geral avaliar as alterações ocorridas nas características de história de vida de espécies de peixes em decorrência da instalação de uma UHE na região amazônica. Foram comparadas informações referentes a populações de peixes que habitavam o rio Uatumã antes do barramento pela UHE Balbina em 1987, com dados obtidos aproximadamente 20 anos após a formação do reservatório. Também foram realizadas comparações entre as populações amostradas

nos trechos a montante e a jusante da barragem, apenas para o período pós-represamento. Os objetivos específicos deste trabalho foram: (1) identificar quais características de história de vida são afetadas pela formação do reservatório; e (2) identificar como as características variam nas diferentes fases (pré- e pós-represamento) e nas diferentes áreas (montante e jusante) após o represamento do rio Uatumã.

Conforme apresentado no Capítulo I da presente tese, após o represamento houve um aumento da proporção de espécies das estratégias equilíbrio e oportunista no reservatório. Dessa forma, este estudo parte da premissa que as espécies que permaneceram no ambiente impactado devem apresentar diferenças significativas nas suas características de história de vida, como diminuição do comprimento padrão e de primeira maturação, indicando uma transição das características no sentido dos sazonais para oportunistas e equilíbrio, principalmente em função da perda da previsibilidade das mudanças ambientais sazonais, agora controladas pela barragem.

## **Material e métodos**

### **Espécies estudadas**

As espécies foram selecionadas para este estudo por serem as mais abundantes e apresentarem diferentes estratégias reprodutivas (Fig.1): *Acestrorhynchus falcistrostris* (Cuvier, 1819) e *Acestrorhynchus microlepis* (Schomburgk, 1841), piscívoras, habitam margem dos rios e lagos, e normalmente são classificadas como oportunistas; *Bryconops caudomaculatus* (Günther, 1864), invertívora de pequeno porte, habita margens de rios e lagos (Santos et al., 2004) e pertence à estratégia oportunista; *Auchenipterichthys longimanus* (Günther, 1864), insetívora, habita margem de rios e lagos e pertence à estratégia oportunista; *Metynnis hypsauchen* (Müller & Troschel, 1844), herbívora (Silva, 2006), com desova parcelada, habita

margens de rios e lagos (Santos et al., 2004) e pertence à estratégia oportunista; *Agoniatas halecinus* (Müller & Troschel, 1845), carnívora, no reservatório de Balbina consome principalmente insetos (Silva, 2006) habita margens de rios e lagos (Santos et al., 2004), e apresenta características reprodutivas do tipo sazonal; *Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840), piscívora (Silva, 2006), habita rios e lagos, possui desova total e período de reprodução prolongado (Santos et al., 2004), e pertence à estratégia sazonal; *Geophagus altifrons* (Heckel, 1840), invertívora (Silva, 2006), habita margens de rios e lagos, tem desova parcelada e cuida da prole (Santos et al., 2004), e pertence à estratégia equilíbrio.

Para detalhes sobre a área de estudo, captura dos peixes e tomada de dados em geral, vide Capítulo I da presente Tese.

### **Características de história de vida e análise dos dados**

No presente estudo, foram consideradas as seguintes características:

- a) Comprimento padrão médio (CP);
- b) Comprimento de primeira maturação sexual (CP1M) e Comprimento relativo de primeira maturação sexual (CP1MR);
- c) Fecundidade (FE);
- d) Diâmetro médio dos ovócitos maduros (DO).

A fecundidade e o Diâmetro médio dos ovócitos maduros só foram comparados entre as diferentes áreas (montante e jusante) da fase pós-represamento, uma vez que na fase pré-represamento as gônadas dos exemplares não foram coletadas. Para metodologia de obtenção das características de história de vida ver Capítulo I.

## **Análise dos dados**

Os conjuntos de dados analisados não apresentaram distribuição normal (Teste de Shapiro Wilk) e/ou homocedasticidade (Teste de Levene), mesmo após transformação matemática. Dessa forma, foram utilizados testes não paramétricos, e o nível de significância adotado foi  $p \leq 0,05$ . Para a comparação do CP foi utilizado o teste Kruskal-Wallis e para a fecundidade e diâmetro dos ovócitos foi utilizado o teste Mann-Whitney. Os dados de 1985 serão analisados conjuntamente, sem distinção de montante e jusante, uma vez que foram obtidos antes do represamento.

## **Resultados**

### Comprimento padrão médio

Houve variações significativas no tamanho dos exemplares de todas as espécies antes e após o represamento do rio Uatumã, com uma marcada diminuição do comprimento padrão médio dos peixes após a formação do reservatório. Além disso, também foi observada diferença significativa entre os valores de CP dos exemplares coletados a montante (reservatório) e jusante (rio Uatumã), no período pós-represamento, com tendência de serem menores a montante.

Dentre as espécies com comprimento padrão médio significativamente menor a montante, estão incluídas *Agoniatas halecinus*, *Auchenipterichthys longimanus*, *Geophagus altifrons* e *Metynnis hypsauchem*. Não houve diferenças significativas no tamanho dos exemplares de *Bryconops caudomaculatus*, *Acestrorhynchus falcirostris* e *Acestrorhynchus microlepis* (Tab. 1, Fig. 2).



## Tamanho de primeira maturação

Das oito espécies consideradas para a comparação entre as fases pré- e pós-represamento, cinco apresentaram fêmeas que iniciaram o processo reprodutivo com tamanho menor a montante da barragem, no período pós-represamento: *A. falcistrostris* aumentou seu CP1M de 230 mm na fase pré, para 260 mm no trecho a jusante da fase pós, e diminuiu para 185 mm a montante; *A. microlepis* apresentou pouca diferença entre o CP1M na fase pré (130 mm) e a jusante da fase pós (135 mm), enquanto que os exemplares do reservatório apresentaram uma diminuição desse atributo (115 mm); *A. halecinus* aumentou o CP1M de 146 mm na fase pré, para 158 mm a jusante e também houve diminuição a montante (138mm); *B. caudomaculatus* diminuiu o CP1M de 142 mm na fase pré, para 93 mm a jusante, e 72 mm a montante ; *M. hypsauchen* repetiu o padrão da espécie anterior, com CP1M de 135 mm na fase pré, 125 mm a jusante e 72mm a montante (Fig 3).

Para as demais espécies o CP1M foi maior na área a montante: *A. longimanus* (85 mm na fase pré, 77mm a jusante e 100 mm a montante), *G. altifrons* (109 mm, 116 mm, 230 mm) e *P. squamosissimus* (205 mm, 170 mm, 238 mm) (Fig 3).

## Diâmetro dos ovócitos e fecundidade

Para as diferentes áreas (montante e jusante) da fase pós-represamento, foram identificados três padrões diferenciados de variações da fecundidade e do diâmetro dos ovócitos maduros:

(1) diminuição da fecundidade e do diâmetro dos ovócitos maduros a montante: apesar de nem todas as diferenças serem estatisticamente significativas entre as áreas, quatro das oito espécies analisadas apresentaram menor diâmetro dos ovócitos maduros (Fig. 5) e menor fecundidade a montante (reservatório) (Fig. 4). Dentre elas

incluem *Acestrorhynchus falcistrostris*, *Auchenipterichthys longimanus*, *Geophagus altifrons* e *Metynnis hypsauchen*;

(2) diminuição da fecundidade e aumento do diâmetro dos ovócitos maduros a montante: para *Agoniatès halecinus* e *Acestrorhynchus microlepis* foram registrados menores valores de fecundidade no reservatório (Fig. 4), entretanto, o diâmetro do ovócito foi maior que o observado no rio Uatumã a jusante da barragem (Fig. 5);

(3) aumento da fecundidade e diminuição do diâmetro dos ovócitos maduros: inversamente ao padrão anterior, *Bryconops caudomaculatus* e *Plagioscion squamosissimus* apresentaram maior fecundidade (Fig. 4) e menor diâmetro de ovócitos (Fig. 5) na área do reservatório do que a jusante da barragem. Os valores das fecundidades para cada espécie a montante e a jusante, bem como os testes estatísticos, estão apresentados na tabela 2.

## **Discussão**

Todas as espécies estudadas apresentaram variações nas suas características de história de vida, seja entre as fases (pré- e pós-represamento) e/ou entre áreas (montante e jusante da barragem). Considerando que as espécies utilizadas neste estudo atualmente estão entre as mais abundantes na área de influência da UHE Balbina, esse resultado indica que tais mudanças estão relacionadas às adaptações que permitiram a essas espécies tolerar as modificações ambientais e obter sucesso na ocupação e manutenção da população, tanto na área do reservatório quanto nos dois trechos de rio isolados pela barragem. A maioria das espécies apresentaram alterações significativas no diâmetro dos ovócitos e/ou na fecundidade, e todas apresentaram variações no comprimento padrão médio dos exemplares e no comprimento de primeira maturação. Plasticidade intraespecífica nas características de história de vida

de peixes teleósteos tem sido amplamente registrada, tanto para peixes marinhos, quanto para de água doce (Dias, 1989; Doherty et al. 2005; Blanck e Lamouroux, 2007; Keefer et al., 2012). A plasticidade permite que as espécies tolerem mudanças ambientais por meio de alterações das características de história de vida, sem que ocorram mudanças na composição genética, havendo apenas regulação diferencial da expressão gênica (Wootton, 1990).

Alguns estudos indicam que essa plasticidade apresenta um forte sinal filogenético (Rochet, 2000; Ricklefs e Wikelski, 2002), entretanto, em nosso estudo, algumas espécies filogeneticamente próximas apresentaram padrões diferentes nas variações das características de história de vida. Por exemplo, o tamanho médio dos ovócitos maduros variou de forma diferente para duas espécies do gênero *Acestrorhynchus*, sendo menor para a população de *Acestrorhynchus falcirostris* e maior para a população de *A. microlepis*, ambos na área do reservatório. Entre as espécies da família Characidae incluídas neste estudo, a fecundidade de *Agoniates halecinus* foi menor na área do reservatório, enquanto que para *Bryconops caudomaculatus* foi significativamente maior. Nos reservatórios Petit-Saut e Brokopondo, nas Guianas, Mérona et al., (2009) relataram que de seis espécies da família Characidae analisadas, cinco apresentaram amplas variações em suas características de história de vida após o impacto, porém de maneira diferenciada entre as espécies da mesma família.

Após o represamento do rio Uatumã foi observado uma diminuição significativa do comprimento padrão médio dos exemplares estudados. O crescimento dos peixes é uma característica de história de vida muito variável, sendo comum que as espécies respondam a alterações no ambiente por meio de variações nas suas taxas de crescimento, e, conseqüentemente, no tamanho dos indivíduos (Wootton, 1990).

O tamanho máximo que uma espécie atinge pode ser influenciado, dentre outros fatores, pela disponibilidade e qualidade dos recursos alimentares (Laffargue et al., 2007). Sabe-se que a formação de reservatórios ocasiona mudanças na composição e na proporção dos recursos alimentares disponíveis (Fugi et al., 2005; Agostinho et al., 2007). Para o rio Uatumã, os estudos da composição da dieta das espécies, realizados na fase pré-represamento por (Leite, 1987) e após o represamento por (Silva, 2006; Silva et al., 2008), revelaram que houve uma série de alterações nos itens alimentares consumidos pelos peixes, podendo esse fato ser considerado como uma das condições que promoveram alterações nos seus tamanhos. Os autores registraram que *A. halecinus* se alimentava principalmente de peixes em 1985, e passou a consumir predominantemente insetos em 2005/2007; para *G. altifrons* foi registrada dieta composta principalmente de insetos adultos e detritos em 1985, com mudança para larvas de insetos e detritos; *P. squamosissimus* consumia apenas peixe em 1985, e passou a incluir larvas de insetos na dieta; *A. longimanus* possuía dieta composta por larvas de insetos e frutos, e passou a consumir somente larvas de insetos.

Conforme registrado por dados de desembarque pesqueiro local, no reservatório de Balbina existe uma grande biomassa de espécies piscívoras, principalmente os tucunarés (*Cichla* spp.) e piranha-preta (*Serrasalmus rhombeus*) (Santos e Oliveira, 1999; Freitas & Rivas, 2006). A presença de predadores também é considerada um outro fator que determina a alteração de comprimentos em populações de peixes consumidos como presas (Gosline e Rodd, 2008; Walsh e Reznick, 2008). Ambientes represados propiciam o aumento das populações de espécies-presa, o que, por sua vez, favorece a proliferação de espécies carnívoras/piscívoras (Santos, 1995; Catanhêde et al., 2008). Em outros reservatórios

brasileiros também já foi observado um crescimento populacional de espécies piscívoras como registrado por Abelha et al., (2001; 2005) para uma série de reservatórios na Bacia do rio do Paraná, por Araújo-Lima et al., (1995) para reservatórios nas Bacias dos rios Amazonas, Paraná e Tocantins e por Santos (1995) para o reservatório de Samuel no rio Jamari em Rondônia.

O início da reprodução representa uma fase crítica na vida de um indivíduo, uma vez que a energia que antes era alocada apenas para o crescimento e manutenção passa a ser alocada periodicamente para a reprodução (Hislop, 1984). Amplas variações no tamanho de primeira maturação podem ocorrer em diferentes populações de uma mesma espécie (Lambert, 2012), as quais geralmente estão associadas a alterações no ambiente (Walsh e Morgan, 1999). Os efeitos da perturbação ambiental na idade e no tamanho de primeira maturação dos indivíduos de uma população estão correlacionados com os efeitos da perturbação na taxa de crescimento e mortalidade (Jobling, 1995). Uma resposta comum entre os peixes é um aumento na taxa de crescimento e um decréscimo na idade/tamanho de primeira maturação, uma vez que existe uma correlação negativa entre taxa de crescimento e idade de primeira maturação sexual (Wootton, 1990). Considerando que geralmente o decréscimo na idade de primeira reprodução é acompanhado pelo decréscimo do tamanho no qual os peixes maturam (Wootton, 1990), tais considerações podem ser aplicáveis para cinco (*A. falcirostris*, *A. microlepis*, *A. halecinus*, *B. caudomaculatus* e *M. hypsauchen*) das oito espécies de nosso estudo, as quais apresentaram diminuição do tamanho de primeira maturação no reservatório, com reprodução iniciando em torno de 60% do comprimento máximo atingido.

Por outro lado, *A. longimanus*, *G. altifrons* e *P. squanosissimus* apresentaram um tamanho de primeira maturação maior no reservatório, com a reprodução

iniciando somente após alcançarem aproximadamente 70% a 80% do comprimento máximo registrado para a espécie. A reprodução mais tardia permite que os peixes alcancem comprimentos maiores, o que pode significar investimento nas reproduções futuras, uma vez que alguns atributos reprodutivos (e.g. fecundidade) têm relação positiva com o comprimento dos indivíduos. Retardar a maturação para obter maior capacidade de acumular reservas energéticas parece ser uma eficiente tática para maximizar o sucesso no primeiro evento reprodutivo (Mérona et al., 2009).

Foram registradas diferenças intraespecíficas significativas na fecundidade e no tamanho dos ovócitos das populações de peixes do rio Uatumã (jusante da barragem) e do reservatório de Balbina, entretanto, com diferentes padrões de variação. Sabe-se que, em geral, as espécies de peixes apresentam uma relação inversa entre a fecundidade e o tamanho dos ovócitos (Nikolsky, 1963; Léon et al., 2011). Em nosso estudo esse padrão foi confirmado para *A. halecinus*, *A. microlepis* e *B. caudomaculatus*.

À medida que aumenta o investimento de energia em cada indivíduo da prole, há diminuição do número de indivíduos, porém, com maior probabilidade individual de se tornarem adultos e obterem sucesso reprodutivo (Smith e Fretwell, 1974). O aumento no tamanho do ovócito está correlacionado com um aumento na sobrevivência de juvenis, uma vez que ovos maiores produzem larvas maiores. Larvas maiores podem capturar uma maior amplitude de tamanhos de presas, sobreviver a maiores períodos de falta de alimentos, e ter maior chance de escapar de predadores (Moddie et al., 1989). Além disso, alguns estudos evidenciaram que ovócitos menores produzem prole menos viável e com menor taxa de sobrevivência nas fases de larva ou juvenis (Miller et al., 1988; Hutchings 1991; Heath et al., 1999).

Um outro fator que deve ser considerado é que a fecundidade tende a aumentar com o tamanho do indivíduo, pois é dependente do tamanho dos ovócitos e do espaço disponível na cavidade celomática (Lowe McConnell, 1987; Vazzoler, 1996). Assim, a variação encontrada entre as espécies estudadas também pode estar relacionada com o comprimento dos exemplares analisados. Suzuki (1999), analisando a reprodução das espécies de peixes em dois reservatórios do Estado do Paraná, também registrou que indivíduos da maioria das espécies aumentam de tamanho com um incremento da cavidade celomática, proporcionando espaço para um maior número de ovócitos.

As histórias de vida dos organismos são resultados de um balanço (*trade-off*) entre diferentes táticas que possibilitam uma adaptação às variações ambientais, gerando um equilíbrio que permite a sobrevivência da espécie (Munkittrick & Dixon, 1988; Blanck & Lamouroux 2007; Mérona et al., 2009). No reservatório da UHE Balbina, respostas como a diminuição do tamanho de primeira maturação (*A. halecinus*, *A. falcirostris*, *A. microlepis*, *B. caudomaculatus* e *M. hypsauchen*), aumento do diâmetro dos ovócitos e/ou na fecundidade (*A. halecinus*, *A. microlepis*, *B. caudomaculatus* e *P. squamosissimus*) indicam um maior esforço reprodutivo dessas espécies. Entretanto, ao observar mais detalhadamente cada característica de história de vida, ficou claro que as populações podem responder de diferentes maneiras a um mesmo impacto, e ainda, tais variações podem ser mais ou menos intensas, dependendo da espécie e da tática considerada. Outros estudos também já registraram tais variações.

Os efeitos do represamento do rio Uatumã resultaram em mudanças nas características reprodutivas das espécies de peixes, causando diminuição no tamanho dos indivíduos e aumento no investimento em reprodução, corroborando nossa

hipótese inicial. A variabilidade verificada após 20 anos de formação do reservatório reflete a plasticidade das características de história de vida dos indivíduos, a qual contribuiu para que certas espécies permanecessem e colonizassem o novo ambiente formado em decorrência do represamento do rio Uatumã. Considerando o grande número de UHEs que o governo brasileiro pretende implantar na região amazônica, pode-se apontar o comprimento padrão, comprimento de primeira maturação, a fecundidade e o tamanho dos ovócitos como características úteis para elucidar respostas espécie-específicas aos impactos a serem gerados. Tais informações constituem importantes ferramentas de auxílio para a tomada de decisão quanto às medidas de conservação e manejo de espécies potencialmente afetadas por futuros represamentos de rios da Amazônia brasileira.

## **Referências**

- Abelha, M.C.F.; Goulart, E.; Peretti, D. 2005. Estrutura trófica e variação sazonal do espectro alimentar da assembléia de peixes do reservatório de Capivari, Paraná, Brasil. *In*: Rodrigues, L.; Thomaz, S.M.; Agostinho, A.A.; Gomes, L.C. (Eds.) Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais. Maringá, Rima. 321p.
- Abelha, M.C.F. 2001. Dieta e estrutura trófica da ictiofauna de pequenos reservatórios do Estado do Paraná. Dissertação, Universidade Estadual de Maringá, Maringá. 33p.
- Adams, G.F.; Olver, C.H. 1977. Yield properties and structure of boreal percid communities in Ontario. *Journal of Fish Research Canadian*, 34: 1613-1625.
- Agostinho, A.A.; Gomes, L.C.; Pelicice, F.M. 2007. Ecologia e Manejo de Recursos Pesqueiros em Reservatórios do Brasil. Maringá: EDUEM. 501p.
- Araújo-Lima, C.A.R.M.; Agostinho, A.A.; Fabré, N.N. 1995. Trophic aspects of fish communities in Brazilian rivers and reservoir. *In*: Tundisi, J.G.; Bicudo, C.E.M.;



- Matsumura-Tundisi, T. (Eds). *Limnology in Brazil*. Rio de Janeiro: ABC/SBL. p: 105-136.
- Bagenal, T.B.; Braum, E. 1968. Egg and life history. In: Ricker, W.E. (Ed.). *Methods for Assessment of Fish Production in Fresh Waters*. Oxford, Blackwell, IBP Handbook 3, 427p.
- Blanck, A.; N. Lamouroux. 2007. Large-scale intraspecific variation in life-history traits of European freshwater fish. *Journal of Biogeography*, 34: 862-875.
- Cantanhêde, G.; Hahn, N.S.; Fugi, R.; Gubiani, E.A. 2008. Alterations on piscivorous diet following change in abundance of prey after impoundment in a Neotropical river. *Neotropical Ichthyology*, 6(4): 631-636.
- Chevin, L.M.; Lande, R.; Mace, G.M. 2010. Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: towards a predictive theory. *Plos Biology*, 8(4): 1-8. (e1000357).
- Correia, M.A.L. 2011. *Variação na alocação de recursos para reprodução em três espécies de ciclídeos na área de influência da UHE Serra da Mesa (GO) após 15 anos de formação do reservatório*. Dissertação, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. 84 p.
- Dias, J.F. 1989. *Padrões reprodutivos em teleósteos da costa brasileira: uma síntese*. Dissertação, Universidade de São Paulo, São Paulo. 105p.
- Doherty, C.A.; Galloway, B.; Curry, R.A.; Munkittrick, K.R. 2005. Performance of white sucker populations along the Saint John River main stem, New Brunswick, Canada: an example of effects based cumulative effects assessment. *Water Quality Research Journal of Canada*, 40(3): 361-373.
- Freitas, C.E.C.; Rivas, A.A.F. 2006. A pesca e os recursos pesqueiros na Amazônia Ocidental. *Ciencia & Cultura*, 58(3): 30-32.
- Fugi, R.; Hahn, N.S.; Loureiro-Crippa, V.E.; Novakowski, G.C. 2005. Estrutura trófica da ictiofauna em reservatórios. *In: Biocenoses em Reservatórios: Padrões espaciais e*

- temporais. Rodrigues, L.; Thomaz, S.M.; Agostinho, A.A.; Gomes, L.C. São Carlos: Rima. 333p.
- Goodland, R.J.A.; Juras, A.; Pachauri, R. 1993. Can hydro-reservoirs in tropical moist forest be environmental sustentable? *Environmentally Conservation*, 20(2): 122-130.
- Gosline, A.K.; Rodd, F.H. 2008. Predator-induced plasticity in guppy (*Poecilia reticulata*) life history traits. *Aquatic Ecology*, 42:693–699.
- Heath, D.D.; Fox, C.W.; Heath, J.W. 1999. Maternal effects on offspring size: variation through early development in Chinook salmon. *Evolution*, 53(5):1605-1611.
- Hislop, J.R.G. 1984. A comparison of the reproductive tactics and strategies of cod, haddock, whiting and Norway pout in the Northern Sea. In: Ports, G.W.; Wootton, R.J. (eds). *Fish reproduction: strategies and tactics*. Academic Press, Oxford. 330p.
- Hutchings, J.A. 1991. Fitness consequences of variation in egg size and food abundance in brook trout *Salvelinus fontinalis*. *Evolution*, 45(5): 1162-1168.
- Jobling, M. 1995. *Environmental biology of fishes*. Fish and fisheries series 16, Chapman & Hall. London. 455p.
- Keefer, M.L.; Taylor, G.A. Garletts, D.F.; Helms, C.K.; Gauthier, G.A.; Pierce, T.M.; Caudill, C.C. 2012. Reservoir entrapment and dam passage mortality of juvenile Chinook salmon in the Middle Fork Willamette River. *Ecology of Freshwater Fish*, 21: 222–234.
- Kemenes, A.; Forsberg, B.R.; Melack, J.M. 2007. Methane release below a tropical hydroelectric dam. *Geophysical Research Letters*, 34: L12809.
- Laffargue, P.; Lagardère, F.; Rijnsdorp, A.D.; Fillon, A.; Amara, A. 2007. Growth performances of juvenile sole *Solea solea* under environmental constraints of embayed nursery áreas. *Aquatic Living Resource*, 20: 213–221.

- Lambert, Y. 2012. Long term changes in life history characteristics and reproductive potential of northern Gulf of St. Lawrence cod (*Gadus morhua*) and consequences for the stock productivity. Fisheries Research, DOI10.1016/j.fishres.2012.05.017.
- Leite, R.G. 1987. Alimentação e hábitos alimentares de peixes do rio Uatumã, área de abrangência da Usina Hidrelétrica de Balbina, Amazonas, Brasil. Dissertação. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/ Universidade do Amazonas, Manaus. 81p.
- Léon, J.L.P.; Rodriguez, R.; Acosta, M.; Uribe, M.C. 2011. Egg size and its relationship with fecundity, newborn length and female size in Cuban poeciliid fishes (Teleostei: Cyprinodontiformes). Ecology of Freshwater Fish. 20: 243–250.
- Lowe McConnell, R.H. 1987. Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge University Press, London. 382 p.
- Mann, R.H.K.; Mills, C.A.; Crisp, D.T. 1984. Geographical variation in the life history tactics of some species of freshwater. In: Potts, G.W.; Wootton, R.J. (ed.). Fish Reproduction: strategies and tactics. Academic Press. Oxford. 330p.
- Mariani, S.; Sala-Bozano, M.; Choquet, J.; Benvenuto, C. 2012. Spatial and temporal patterns of size at sex change in two exploited coastal fish. Environmental biology of fishes, DOI 10.1007/s10641-012-0039-9.
- Mazzoni, R., Iglesias-Rios, R. 2002. Environmentally related life history variations in *Geophagus brasiliensis*. Journal of Fish Biology, 61: 1606 - 1618.
- Mérona, B.; Mol, J.; Vigouroux, R.; Chaves, P.T. 2009. Phenotypic plasticity in fish life-history traits in two neotropical reservoirs: Petit-Saut Reservoir in French Guiana and Brokopondo Reservoir in Suriname. Neotropical Ichthyology, 7(4): 683- 692.
- Miller, T.J.; Crowder, L.B.; Rice, J.A.; Marschall, E.A. 1988. Larval size and recruitment mechanisms in fishes: toward a conceptual framework. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 45(9):1657-1670.

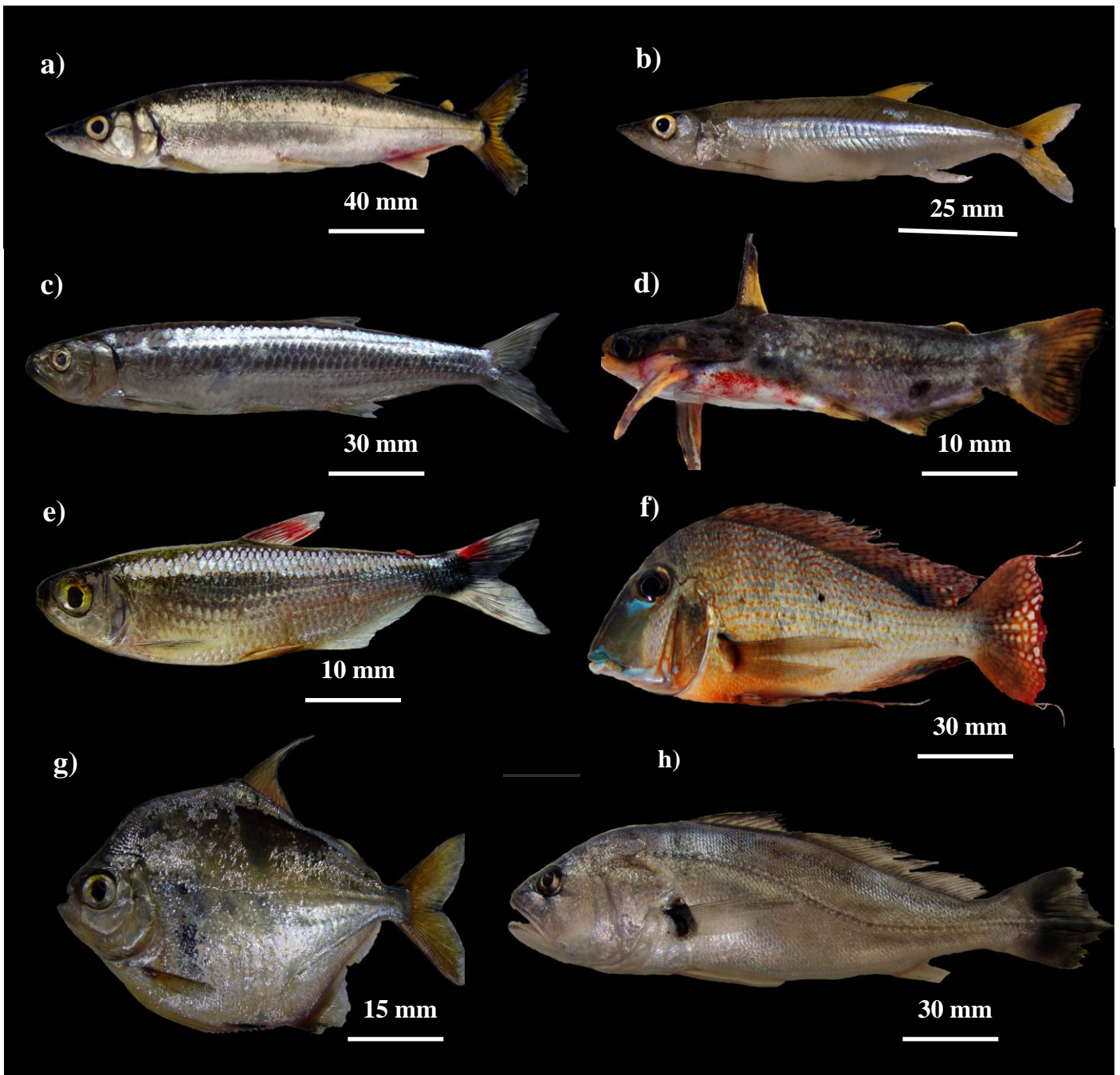
- Moodie, G.E.E.; Loadman, N.L.; Wiegand, M.D.; Mathias, J.A. 1989. Influence of Egg Characteristics on Survival, Growth and Feeding in Larval Walleye (*Stizostedion vitreum*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 46:516-521.
- Munkittrick, K.R.; Dixon, D.G. 1988. Growth, fecundity and energy stores of Whitesucker (*Catostomus commersoni*) from lakes containing elevated levels of copper and zinc. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 45: 1355-1365.
- Munkittrick, K.R.; Dixon, D.G. 1989. A holistic approach to ecosystem health assessment using fish population characteristics. Hydrobiologia, 188-189(1): 123-135.
- Nikolsky, G.V. 1963. The ecology of fishes. New York. Academic Press. 352 p.
- Reznick, D.N. 1983. The structure of guppy life histories: the tradeoff between growth and reproduction. Ecology, 64:862–873.
- Ricklefs, R.E.; Wikelski, M. 2002. The physiology/life-history nexus. Trends in Ecology & Evolution, 17(10): 462- 468.
- Rochet, M.J. 2000. A comparative approach to life-history strategies and tactics among four orders of teleost fish. Journal of Marine Science, 57: 228–239.
- Santos, G.M.; Oliveira, J.A.B. 1999. A pesca no reservatório da hidrelétrica de Balbina (Amazonas, Brasil). Acta Amazônica, 29(1): 145-163.
- Santos, G.M.; Mérona, B.; Juras, A.A.; Jégu, M. 2004. Peixes do baixo rio Tocantins: 20 anos depois da Usina Hidrelétrica Tucuruí. Brasília, Eletronorte. 215p.
- Santos, G.M. 1995. Impacto da hidrelétrica Samuel sobre as comunidades de peixes do rio Jamari (Rondônia, Brasil). Acta Amazônica, 23(3/4): 246-280.
- Siangas, E.L.; Pouilly, M.; Vallejos, A.; Pérez, T.; Rejas, D. 2012. Effect of water quality on growth of four fish species in the Iténez basin (Upper Madera, Amazon). Environmental Biology of Fishes, April 2012.
- Silva, C.C.; Ferreira, E.J.G.; de Deus, C.P. 2008. Diet of *Bryconops alburnoides* and *B. caudomaculatus* (Osteichthyes: Characiformes) in the region affected by Balbina Hydroelectric Dam (Amazon drainage, Brazil). Neotropical Ichthyology, 6(2): 237-242.

- Silva, C.C. 2006. Dieta da comunidade de peixes na área de influência da UHE de Balbina - rio Uatumã, Amazonas, Brasil. Dissertação. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. Manaus, 64p.
- Smith, C.C.; Fretwell, S.D. 1974. The optimal balance between size and number of offspring. *The American Naturalist*, 108(4): 499-506.
- Stearns, S.C. 2000. Life history evolution: successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften*, 87: 476-486.
- Stearns, S.C. 1993. The evolution of life histories. Oxford, New York, Tokyo, Oxford University Press, 249p.
- Suzuki, H.I.; Bulla, C.K.; Agostinho, A.A.; Gomes, L.C. 2005. Estratégias reprodutivas de assembléias de peixes em reservatórios. *In: Biocenoses em Reservatórios: Padrões espaciais e temporais*. Rodrigues, L.; Thomaz, S.M.; Agostinho, A.A.; Gomes, L.C. São Carlos: Rima. 333p.
- Suzuki, H. 1999. Estratégias reprodutivas de peixes relacionadas ao sucesso na colonização em dois reservatórios do rio Iguçu, PR, Brasil. Tese, Universidade Federal de São Carlos. São Carlos. 111p.
- Swenton, D.M.; Kodric-Brown, A. 2012. Habitat and life history differences between two species of *Gambusia*. *Environmental Biology of Fishes*, 94 (4): 669-680.
- Vazzoler, A.E.A.M. 1996. Biologia e reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática. Maringá: EDUEM. São Paulo: SBI, 169p.
- Walsh, M.R.; Reznick, D.N. 2008. Interactions between the direct and indirect effects of predators determine life history evolution in a killifish. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 105:594 - 599.
- Walsh, S.J.; Morgan, M.J. 1999. Variation in maturation of yellowtail flounder (*Pleuronectes ferruginea*) on the Grand Bank. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 25: 47-59.

Winemiller, K.O.; Rose, K.A. 1992. Patterns of life-history diversification in North American fishes: implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and aquatic sciences*, 49(10): 2196 – 2218.

Wootton, R.J. 1990. *Ecology of teleost fishes*. London, Chapman and Hall, 404p.

## Lista de figuras



**Figura 1.** Espécies de peixes coletadas no rio Uatumã e no reservatório de Balbina durante o período de abril/2005 a fevereiro/2007: *Acestrorhynchus falcistrostris*; *A. microlepis*; *Agoniates halecinus*; *Auchenipterichthys longimanus*; *Bryconops caudomaculatus*; *Geophagus altifrons*; *Metynniss hypsauchen*; *Plagioscion squamosissimus*.

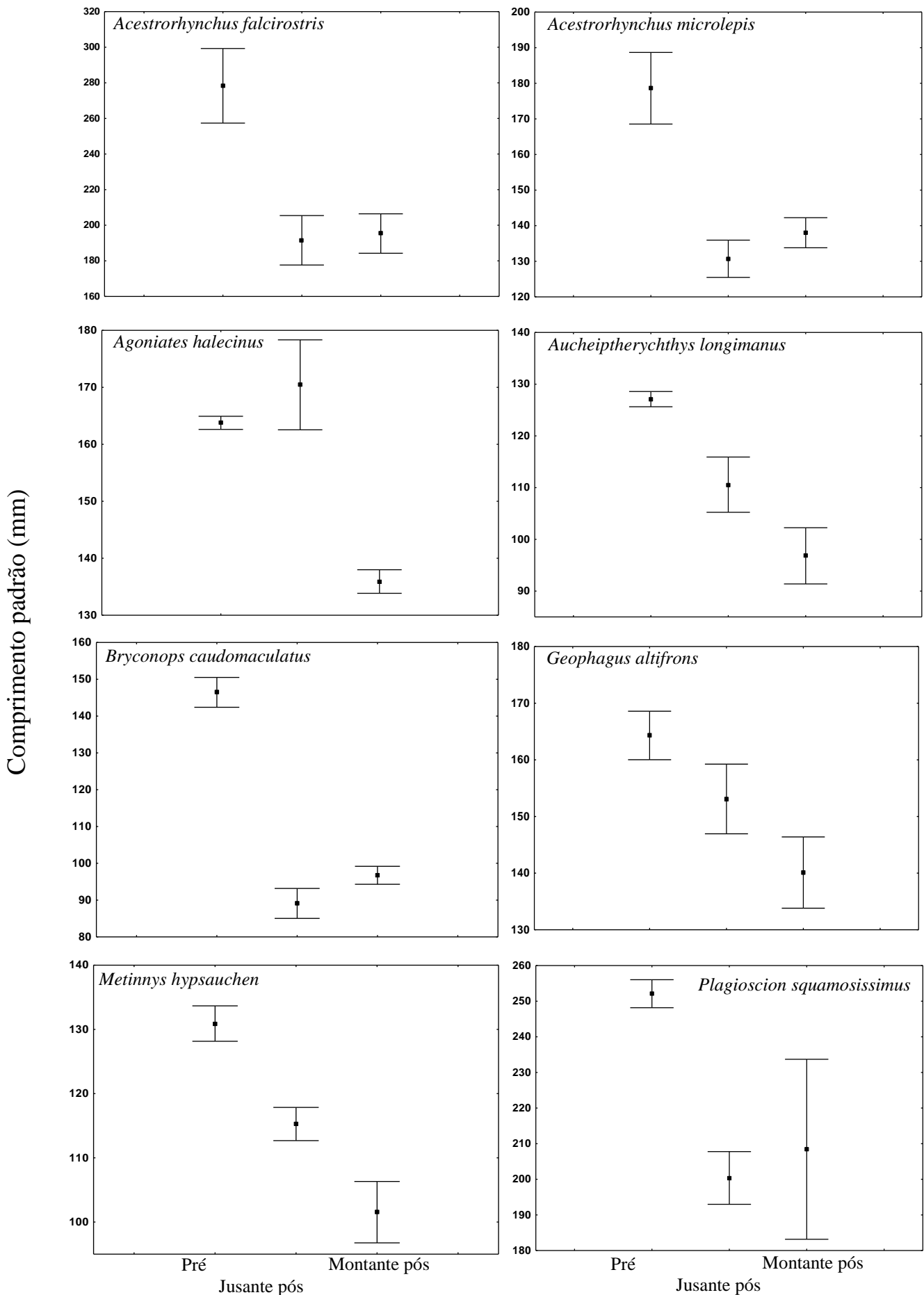
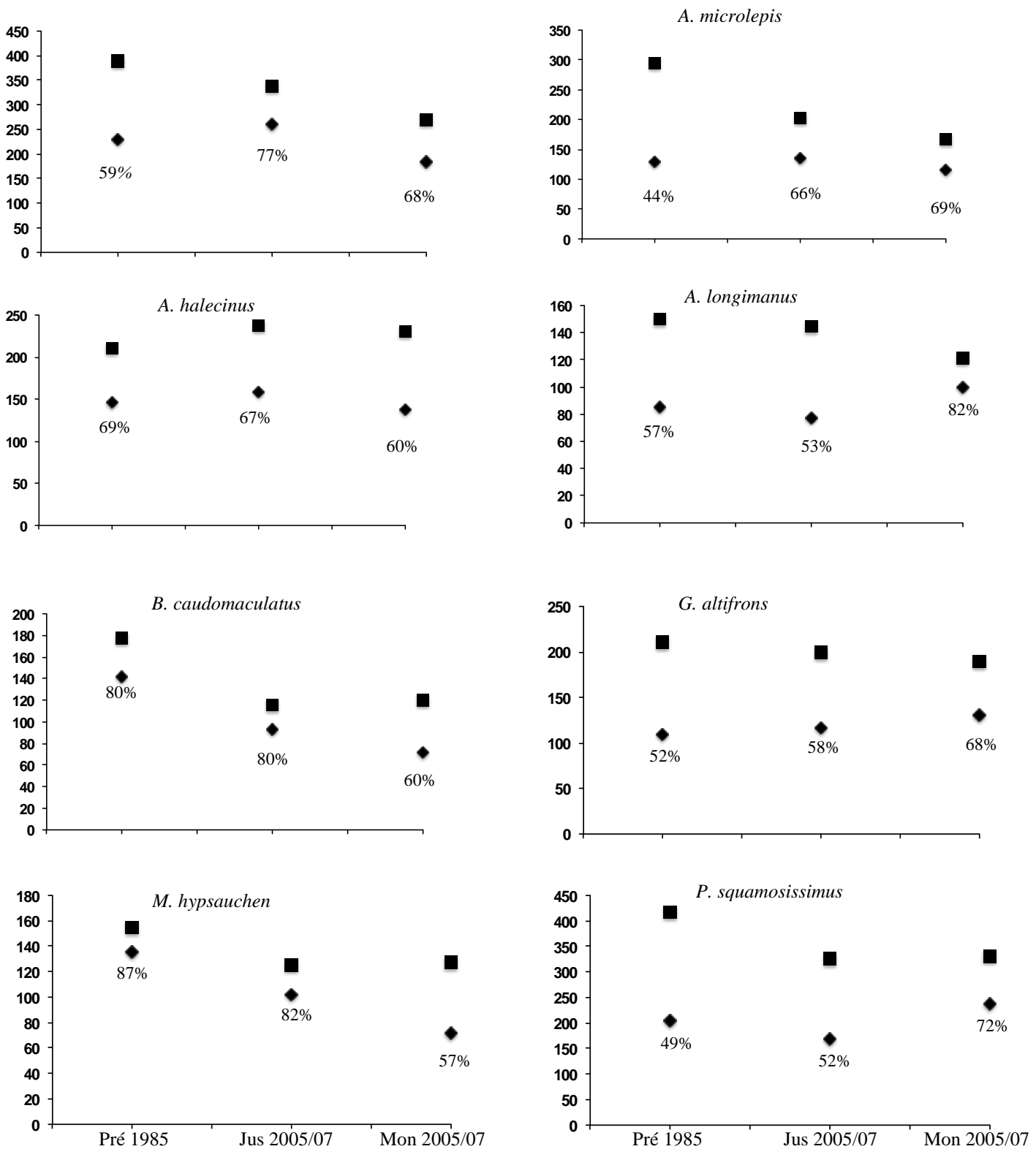


Figura 2. Comprimento padrão médio de oito espécies de peixes amostradas nas fases pré-represamento (1985) e pós-represamento (2005/07) nas áreas a montante e jusante da barragem da UHE Balbina.





**Figura 3.** Tamanho da menor fêmea madura (◆) e da maior fêmea capturada (■) de oito espécies de peixes amostradas nas fases pré-represamento (1985) e pós-represamento (2005/07) e nas áreas a montante e jusante da barragem da UHE Balbina. Os valores de porcentagem indicam a proporção (CP1MR) entre esses dois parâmetros para cada espécie, em cada período e trecho de amostragem.

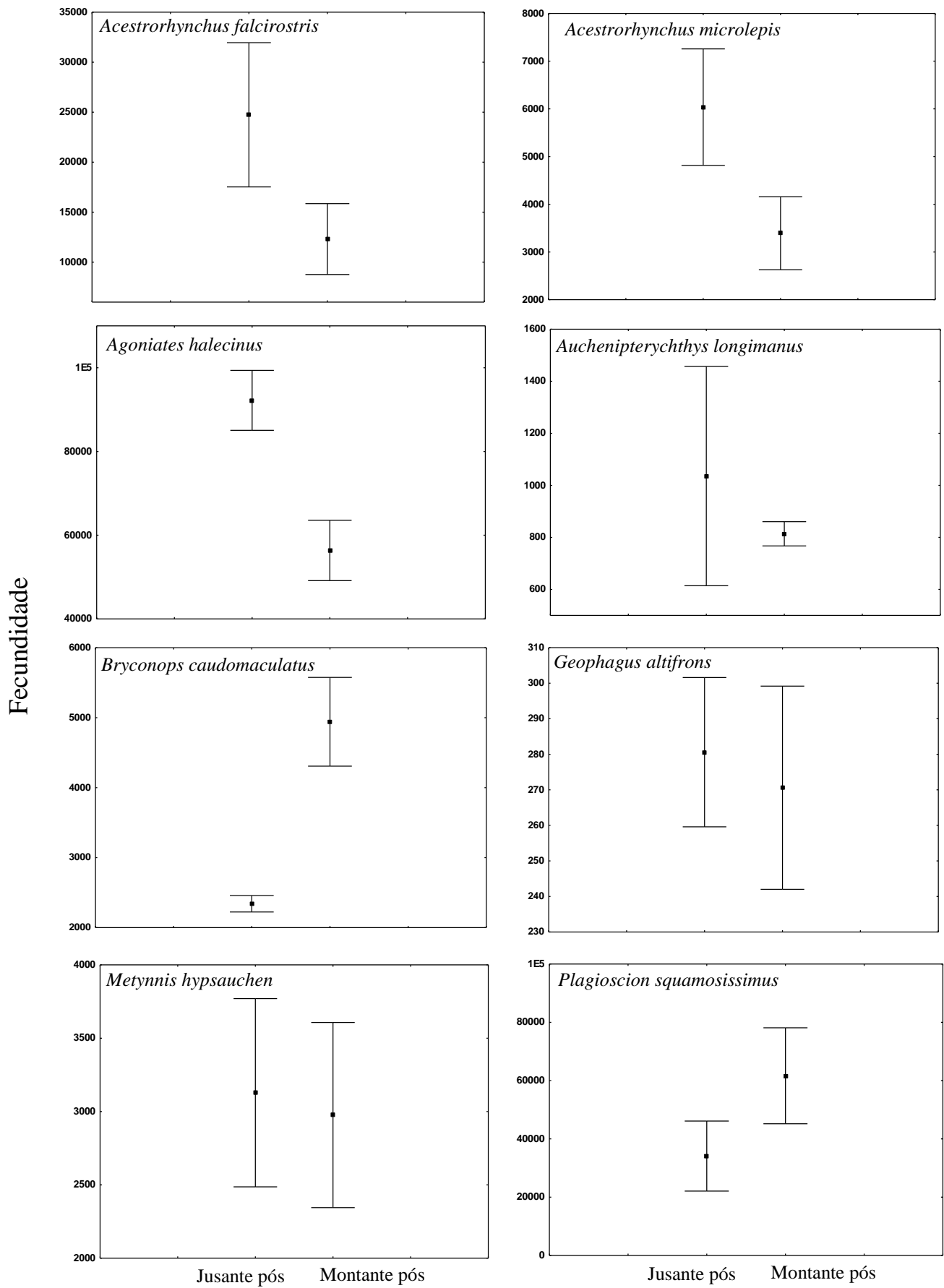


Figura 4. Fecundidade média de oito espécies de peixes amostradas nas áreas a montante e a jusante do reservatório de Balbina no período 2005/2007.

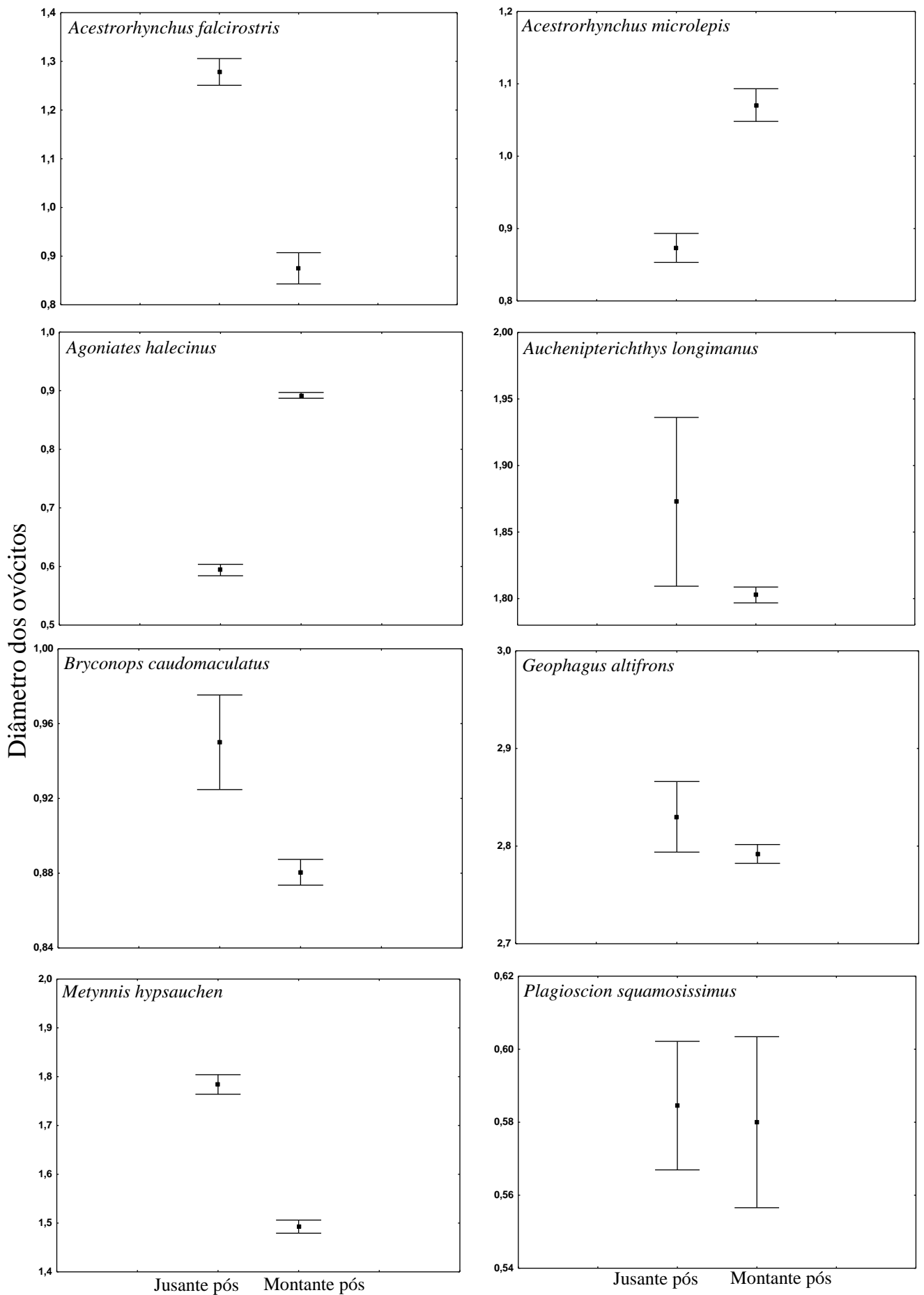


Figura 5. Tamanho médio dos ovócitos maduros de oito espécies de peixes amostradas nas áreas a montante e a jusante do reservatório de Balbina no período 2005/2007.

## Tabelas

**Tabela 1.** Resultados dos testes de Kruskal-Wallis (H') aplicado ao comprimento padrão (CP) das espécies de peixes nas fases pré- (1985) e pós-represamento (2005/07) nas áreas a montante e a jusante do reservatório da UHE Balbina. Letras diferentes (a, b e c) identificam diferenças significativas entre as médias dos ranks nas comparações múltiplas entre fases e áreas (p'). Para as siglas das espécies veja Anexo II .

Espécie	CP (mm)						KW(H)	p	p'		
	Pre 1985	N	Jus 2005/07	N	Mon 2005/07	N			Pre 1985	Jus 2005/07	Mon 2005/07
Acfa	278,0 ± 72,8	56	191,5 ± 78,2	63	195,3 ± 34,1	39	39,1	<0,01	a	b	b
Acmi	178,6 ± 36,1	52	130,7 ± 22,1	72	138,0 ± 15,9	57	72,8	<0,01	a	b	b
Agha	163,7 ± 14,2	590	170,4 ± 25,0	42	135,9 ± 14,3	407	307,2	<0,01	a	a	b
Aulo	127,1 ± 14,0	352	110,6 ± 18,2	46	96,8 ± 15,3	33	94,1	<0,01	a	b	c
Brca	146,4 ± 15,3	57	89,1 ± 14,0	49	96,7 ± 9,3	59	105,8	<0,01	a	b	b
Geal	164,3 ± 33,4	237	153,1 ± 24,2	62	140,1 ± 22,4	51	48,0	<0,01	a	b	c
Mehy	130,9 ± 10,3	57	115,3 ± 4,7	16	101,5 ± 20,0	70	84,2	<0,01	a	b	c
Plsq	252,1 ± 48,6	590	200,4 ± 35,3	175	208,4 ± 58,4	23	103,8	<0,01	a	b	b

**Tabela 2.** Resultados dos testes de Man-Whitney aplicados aos valores de diâmetro médio dos maiores ovócitos maduros e de fecundidade das espécies de peixes nas áreas a montante e a jusante do reservatório de Balbina. Para as siglas das espécies veja Anexo II .

Espécie	Fecundidade					Diâmetro dos ovócitos				
	Jus 2005/07	N	Mon 2005/07	N	p	Jus 2005/07	N	Mon 2005/07	N	p
Acfa	24739 ± 9015,8	6	11245 ± 4352,1	8	<0,01	1,3 ± 0,03	6	0,87 ± 0,05	8	<0,01
Acmi	6035 ± 2245,1	13	3394 ± 1609,4	17	<0,01	0,87 ± 0,04	13	1,07 ± 0,04	17	<0,01
Agha	92212 ± 11550	10	56355 ± 11633	10	<0,01	0,59 ± 0,01	10	0,89 ± 0,007	10	<0,01
Aulo	1035 ± 713,1	12	814 ± 78,9	11	1,08	1,87 ± 0,1	12	1,80 ± 0,01	11	0,37
Brca	2341 ± 240,4	16	4941 ± 1447	20	<0,01	0,95 ± 0,05	16	0,88 ± 0,01	20	<0,01
Geal	280 ± 24	6	270 ± 32,4	6	0,5	2,8 ± 0,04	6	2,79 ± 0,01	6	0,1
Mehy	3128 ± 1035,3	10	2976 ± 1247,3	16	0,8	1,78 ± 0,03	10	1,49 ± 0,03	16	<0,01
Plsq	23483 ± 23252	11	68454 ± 45654	8	<0,01	0,584 ± 0,02	11	0,580 ± 0,03	8	0,7

## **Considerações finais**

A classificação das estratégias de vida das espécies de peixes do rio Uatumã e do reservatório da UHE Balbina mostra que o modelo de Winemiller (1989) é aplicável para a região amazônica, e que a participação de espécies com características intermediárias entre os tipos originalmente propostos deve ser maior do que a inicialmente considerada por esse autor. A classificação nos permitiu, ainda, mensurar o impacto da formação do reservatório sobre as estratégias reprodutivas da assembléia de peixes. As diferenças observadas entre as proporções a montante e a jusante da barragem, mostram que as condições ambientais impostas pela instalação do reservatório de Balbina foram determinantes na reestruturação da ictiofauna residente. O aumento na proporção de espécies com estratégias dos tipos oportunista e equilíbrio indica que essas estratégias reprodutivas parecem ser mais bem sucedidas frente às novas condições ambientais, caracterizadas pela menor amplitude das variações ambientais sazonais, e pela maior variabilidade (ou imprevisibilidade) do nível da água no reservatório, determinada pela necessidade de geração de energia elétrica.

As análises detalhadas das características de história de vida das espécies nas diferentes fases (pré- e pós-represamento) e áreas (montante e jusante) após o represamento evidenciaram que as espécies de peixes residentes na área influenciada pela UHE de Balbina, e que ocorrem nos dois ambientes (rio e reservatório), alteraram várias de suas características de história de vida, como diminuição no comprimento padrão e do tamanho de primeira maturação sexual, bem como modificações no tamanho e número de ovócitos. Essa variabilidade, verificada após 20 anos de formação do reservatório reflete a plasticidade das características de história de vida dos indivíduos, a qual contribuiu para que certas espécies

permanecessem na área. Entretanto, sob um mesmo tipo de impacto, as espécies alteraram de maneira diferenciada suas táticas; neste sentido, fatores espécie-específicos e particularidades de cada ambiente podem ter efeitos acentuadamente diferentes sobre as espécies de uma assembleia.

Os reservatórios de hidrelétricas na Amazônia constituem ambientes novos para a ictiofauna regional, pois só foram instalados na região há cerca de 30 anos. Considerando a idade do reservatório de Balbina, o panorama registrado representa uma amostra das alterações ecológicas ocorridas em um espaço de tempo que pode ser considerado médio, dado que ultrapassa a expectativa de vida da maioria das espécies de peixes da região, mas não representa um grande acúmulo de gerações após o impacto. Neste sentido, para se obter respostas mais conclusivas sobre a nova organização da ictiofauna quanto às suas estratégias reprodutivas no ambiente represado, há necessidade de um acompanhamento de longo prazo, que permita a realização de análises mais detalhadas sobre a estabilidade dessa nova condição ao longo do tempo. Da mesma forma, predições teóricas sobre a amplitude das flutuações populacionais em ambientes alterados só poderão ser testadas a partir de uma série temporal adequada. Finalmente, apenas um estudo prolongado será capaz de avaliar a viabilidade das populações de peixes na área do reservatório, em face das mudanças climáticas globais em curso.

Nosso estudo enfatiza a importância da realização de pesquisas detalhadas antes e após grandes impactos em ambientes aquáticos, ao mostrar que generalizações sobre os efeitos de perturbações ambientais nas características de história de vida das espécies (em especial as relacionadas à reprodução) na Amazônia não são indicadas. Enfatiza ainda que, o comprimento padrão, comprimento de primeira maturação sexual, fecundidade e tamanho dos ovócitos, se confirmam como parâmetros úteis

para elucidar respostas espécie-específicas aos impactos decorrentes da instalação de empreendimentos hidrelétricos na região.

A detecção de alterações nas características biológicas das espécies decorrentes das mudanças ambientais ocorridas na bacia do rio Uatumã demonstra o potencial de adaptação de diversas espécies de peixes às novas condições ecológicas decorrentes do represamento. Entretanto, o tipo de informação utilizada neste estudo não permite elucidar se as alterações registradas nas características de história de vida são de origem genotípica (ou seja, se houve seleção de indivíduos com características genéticas compatíveis com as novas condições) ou apenas fenotípica (onde os indivíduos teriam a capacidade de modular suas respostas biológicas às novas condições). Neste sentido, estudos genéticos deveriam ser realizados antes e após os impactos do represamento, o que infelizmente não foi realizado para a ictiofauna do rio Uatumã e representa uma perda inestimável de informações biológicas e evolutivas. De um ponto de vista prático, recomenda-se fortemente que a construção de um banco de dados genéticos sobre a ictiofauna seja uma condição obrigatória nos Termos de Referência de Estudos de Impactos Ambientais na Amazônia.



**Anexo I.** Espécies de peixes da área de influência da UHE Balbina. Pontos amostrados: Jusante-Pré e Montante-Pré (1985); Montante-pós e Jusante-pós (2005/2006).

	<b>Jusante Pré</b>	<b>Montante Pré</b>	<b>Jusante Pós</b>	<b>Montante Pós</b>
<b>Osteoglossiformes</b>				
<b>Osteoglossidae</b>				
<i>Osteoglossum bicirrhosum</i>	x	x	x	x
<b>Clupeiformes</b>				
<b>Clupeidae</b>				
<i>Anchovia surinamensis</i>	x	x	x	
<i>Lycengraulis batesii</i>	x			
<b>Pristigasteridae</b>				
<i>Ilisha amazonica</i>			x	
<i>Pellona castelnaeana</i>	x	x	x	
<i>Pellona flavipinnis</i>	x	x	x	
<b>Characiformes</b>				
<b>Acestrorhynchidae</b>				
<i>Acestrorhynchus cf. grandoculis</i>			x	x
<i>Acestrorhynchus falcatus</i>	x	x		
<i>Acestrorhynchus falcirostris</i>	x	x	x	x
<i>Acestrorhynchus microlepis</i>	x	x	x	x
<b>Anostomidae</b>				
<i>Anostomoides laticeps</i>	x	x	x	
<i>Gnathodolus bidens</i>		x		
<i>Laemolyta proxima</i>	x		x	
<i>Laemolyta taeniata</i>	x	x	x	
<i>Leporinus agassizi</i>	x	x	x	
<i>Leporinus brunneus</i>	x	x		
<i>Leporinus cylindriiformes</i>	x	x	x	
<i>Leporinus desmotes</i>		x		
<i>Leporinus fasciatus</i>	x	x	x	x
<i>Leporinus friderici</i>	x	x		
<i>Leporinus granti</i>		x	x	
<i>Pseudanos gracilis</i>	x		x	
<i>Pseudanos trimaculatus</i>		x		
<i>Rhytiodus argenteofuscus</i>			x	
<i>Schizodon fasciatum</i>	x	x	x	x
<b>Characidae</b>				
<i>Agoniatés halecinus</i>	x	x	x	x
<i>Brycon amazonicus</i>			x	
<i>Brycon melanopterum</i>	x	x		
<i>Bryconops alburnoides</i>	x	x	x	x
<i>Bryconops caudomaculatus</i>	x	x	x	x
<i>Bryconops giacopinii</i>			x	x
<i>Catoprion mento</i>	x	x	x	x
<i>Chalceus epakros</i>	x	x	x	

	Jusante Pré	Montante Pré	Jusante Pós	Montante Pós
<i>Charax gibosus</i>	x	x	x	
<i>Colossoma macropomum</i>			x	
<i>Heterocharax cf. macrolepis</i>	x	x		
<i>Metynnis hypsauchen</i>	x	x	x	x
<i>Moenkhausia lata</i>			x	
<i>Moenkhausia lepidura</i>		x	x	x
<i>Myloplus asterias</i>			x	x
<i>Myloplus rhomboidalis</i>	x	x		
<i>Myloplus rubripinnis</i>	x	x		
<i>Myleus schomburgki</i>	x	x		
<i>Myleus setiger</i>	x	x		
<i>Myloplus torquatus</i>	x	x	x	
<i>Pristobrycon striolatus</i>	x	x	x	
<i>Pygopristis denticulata</i>			x	
<i>Serrasalmus altispinnis</i>				x
<i>Serrasalmus elongatus</i>	x	x	x	
<i>Serrasalmus eigenmanni</i>	x	x		x
<i>Serrasalmus gouldingi</i>			x	
<i>Serrasalmus rhombeus</i>	x	x	x	x
<i>Serrasalmus sp</i>				x
<i>Serrasalmus serrulatus</i>			x	
<i>Tetragonopterus argenteus</i>			x	
<i>Tetragonopterus chalceus</i>	x	x	x	
<i>Triportheus angulatus</i>		x		
<i>Triportheus albus</i>	x	x	x	
<i>Triportheus auritus</i>	x	x	x	
<b>Chilodontidae</b>				
<i>Caenotropus labyrinthicus</i>	x	x	x	
<i>Chilodus punctatus</i>	x	x		
<b>Ctenoluciidae</b>				
<i>Boulengerella cuvieri</i>	x	x	x	
<i>Boulengerella lucius</i>	x	x	x	
<i>Boulengerella maculata</i>	x	x	x	
<b>Curimatidae</b>				
<i>Curimata inornata</i>	x	x	x	
<i>Curimata kneri</i>			x	
<i>Curimata ocellata</i>	x	x	x	
<i>Curimata roseni</i>			x	
<i>Curimata vittata</i>	x	x	x	x
<i>Cyphocharax abramoides</i>		x	x	
<i>Cyphocharax leucostictus</i>			x	
<i>Cyphocharax nigripinnis</i>			x	
<i>Cyphocharax plumbeus</i>			x	
<i>Potamorhina latior</i>			x	
<b>Cynodontidae</b>				
<i>Cynodon gibbus</i>	x	x		
<i>Cynodon septenarius</i>			x	
<i>Hydrolycus tatauaia</i>	x	x	x	

	Jusante Pré	Montante Pré	Jusante Pós	Montante Pós
<i>Rhaphiodon vulpinus</i>	x		x	
<b>Erythrinidae</b>				
<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i>	x	x		
<i>Hoplias malabaricus</i>	x	x	x	x
<b>Hemiodontidae</b>				
<i>Anodus elongatus</i>	x	x		
<i>Argonectes longiceps</i>	x	x	x	
<i>Hemiodus argenteus</i>		x	x	x
<i>Hemiodus atranalís</i>		x	x	x
<i>Hemiodus immaculatus</i>	x	x	x	
<i>Hemiodus microlepis</i>	x		x	x
<i>Hemiodus semitaeniatus</i>	x	x	x	
<i>Hemiodus</i> sp			x	
<i>Hemiodus thayeria</i>		x		
<i>Hemiodus unimaculatus</i>	x	x	x	x
<i>Micromischodus sugillatus</i>		x		
<b>Prochilodontidae</b>				
<i>Prochilodus nigricans</i>		x		
<i>Semaprochilodus insignis</i>			x	
<i>Semaprochilodus taeniurus</i>			x	
<b>Siluriformes</b>				
<b>Auchenipteridae</b>				
<i>Ageneiosus inermis</i>	x	x		
<i>Ageneiosus polystictus</i>		x		x
<i>Ageneiosus</i> sp.	x	x		
<i>Ageneiosus</i> sp. n. vittatus	x	x	x	x
<i>Ageneiosus ucayalensis</i>	x	x		
<i>Asterophysus batrachus</i>		x		
<i>Auchenipterichthys longimanus</i>	x	x	x	x
<i>Auchenipterus brachyurus</i>			x	x
<i>Auchenipterus nuchalis</i>	x	x	x	
<i>Centromochlus heckelii</i>		x		
<i>Centromochlus</i> sp				x
<i>Parauchenipterus galeatus</i>		x		
<i>Tatia aulopygia</i>	x	x	x	
<i>Tatia intermédia</i>	x			x
<i>Tatia</i> sp.	x	x	x	
<i>Tatia nigra</i>			x	
<i>Trachycorystes trachycorystes</i>		x		
<b>Doradidae</b>				
<i>Acanthodoras spinosissimus</i>	x			
<i>Anadoras grypus</i>	x	x	x	
<i>Ossancora fimbriata</i>	x	x		
<i>Astrodoras asterifrons</i>			x	
<i>Nemadoras hemipeltis</i>	x		x	

	Jusante Pré	Montante Pré	Jusante Pós	Montante Pós
<i>Pterodoras granulosos</i>			X	
<b>Heptapteridae</b>				
<i>Rhamdia</i> sp				
<b>Loricariidae</b>				
<i>Ancistrus</i> sp		X		
<i>Dekeyseria scaphirhyncha</i>	X	X		
<i>Harttia uatumensis</i>		X		
<i>Hemiodontichthys acipenserinus</i>	X			
<i>Hypostomus carinatus</i>	X	X	X	
<i>Hypostomus cochlodon</i>		X		
<i>Hypostomus hemiurus</i>	X			
<i>Limatulichthys griséus</i>		X		
<i>Loricaria cataphracta</i>				
<i>Pseudacanthicus spinosus</i>		X		
<i>Pseudancistrus</i> sp		X		
<i>Pseudoloricaria laeviuscula</i>	X	X		
<i>Rineloricaria phoxocephala</i>			X	
<i>Rineloricaria</i> sp		X		
<b>Pimelodidae</b>				
<i>Brachyplatystoma rousseauxii</i>		X		
<i>Calophysus macropterus</i>	X	X	X	
<i>Hemisorubim platyrhynchos</i>	X	X		
<i>Hypophthalmus edentatus</i>	X		X	
<i>Hypophthalmus fimbriatus</i>	X		X	
<i>Hypophthalmus marginatus</i>	X	X	X	
<i>Leiarius pictus</i>		X		
<i>Pimelodella</i> cf. <i>Cristata</i>	X	X		
<i>Pimelodus albofasciatus</i>	X	X		X
<i>Pimelodus blochii</i>		X	X	X
<i>Pimelodus ornatus</i>	X	X	X	
<i>Pimelodus</i> sp. <i>Balbina</i>			X	X
<i>Pinirampus pirinampu</i>	X	X	X	
<i>Platynemateichthys notatus</i>		X		
<i>Pseudoplatystoma punctifer</i>	X			
<i>Pseudoplatystoma tigrinum</i>	X	X		
<i>Sorubim elongatus</i>	X	X	X	
<b>Gymnotiformes</b>				
<b>Gymnotidae</b>				
<i>Electrophorus electricus</i>		X		
<b>Hypopomidae</b>				
<i>Steatogenys elegans</i>			X	
<b>Sternopygidae</b>				
<i>Eigenmannia limbata</i>		X		
<i>Eigenmannia</i> aff. <i>virescens</i>	X	X		

	Jusante Pré	Montante Pré	Jusante Pós	Montante Pós
<i>Rhabdolichops troscheli</i>	x			
<i>Sternopygus macrurus</i>		x		
<i>Sternopygus</i> sp.			x	
<b>Rhamphichthyidae</b>				
<i>Rhamphichthys marmoratus</i>		x	x	
<i>Rhamphichthys rostratus</i>		x		
<b>Beloniformes</b>				
<b>Belonidae</b>				
<i>Potamorrhaphis guianensis</i>	x	x	x	
<i>Pseudotylorus microps</i>		x		
<b>Perciformes</b>				
<b>Sciaenidae</b>				
<i>Pachypops fourcroy</i>		x	x	
<i>Pachypops trifilis</i>			x	
<i>Pachyurus junki</i>		x		
<i>Pachyurus schomburgki</i>	x	x		
<i>Plagioscion montei</i>			x	
<i>Plagioscion squamosissimus</i>	x	x	x	x
<b>Cichlidae</b>				
<i>Acarichthys heckelii</i>			x	
<i>Acaronia nassa</i>			x	
<i>Biotodoma cupido</i>	x	x	x	
<i>Caquetaia spectabilis</i>	x	x		x
<i>Chaetobranchopsis orbicularis</i>		x		
<i>Chaetobranchus flavescens</i>		x	x	
<i>Cichla monoculus</i>	x	x	x	x
<i>Cichla temensis</i>			x	x
<i>Cichla vazzoleri</i>	x	x	x	x
<i>Crenicichla johanna</i>	x	x		
<i>Crenicichla lugubris</i>	x	x		
<i>Geophagus altifrons</i>	x	x	x	x
<i>Geophagus</i> sp.				x
<i>Heros</i> sp.		x		X
<i>Hypselecara coryphaenoides</i>		x		
<i>Mesonauta festivus</i>		x	x	X
<i>Pterophylum scalare</i>			x	
<i>Satanoperca acuticeps</i>			x	
<i>Satanoperca jurupari</i>		x	x	
<i>Symphysodon discus</i>	x			
<b>Polycentridae</b>				
<i>Monocirrhus polyacanthus</i>	x			
<b>Pleuronectiformes</b>				
<b>Achiridae</b>				
<i>Hypoclinemus mentalis</i>	x			

**Anexo II. a) Características de história de vida das espécies de peixe do rio Uatumã**

Espécie	Código	FEC	FECrel	DOV	%OV	REP	CPAR	CP	CP1M	CPMR	Nrpd
<i>Acestrorhynchus falcirostris</i>	ACFA	24509	72,3	1,3	40	1	0	339	260	0,77	6
<i>Acestrorhynchus cf. grandoculis</i>	ACGR	3607	29,6	0,8	50	1	0	122	117	0,96	2
<i>Acestrorhynchus microlepis</i>	ACMI	5539	27,4	1,3	56	4	0	202	135	0,67	13
<i>Agoniatas halecinus</i>	AGHA	94810	400,0	0,9	90	2	0	237	158	0,67	16
<i>Anchovia surinamensis</i>	ANSU	36364	191,4	0,4	89	1	0	190	95	0,53	2
<i>Astrodoras asterifrons</i>	ASAS	1992	24,9	1,7	77	1	0	79	75	0,88	1
<i>Auchenipterichthys longimanus</i>	AULO	659	4,5	2	40	3	0	145	77	0,53	11
<i>Auchenipterus brachyurus</i>	AUBR	3958	24,4	1,9	83	2	0	162	116	0,74	1
<i>Auchenipterus nuchalis</i>	AUNU	2466	14,5	1,6	41	2	0	170	128	0,75	9
<i>Boulengerella maculata</i>	BOMA	28827	87,4	0,7	83	1	0	330	305	0,85	1
<i>Bryconops alburnoides</i>	BRAL	2500	18,2	1	41	4	0	137	120	0,8	2
<i>Bryconops caudomaculatus</i>	BRCA	2431	21,0	0,9	36	4	0	120	72	0,80	16
<i>Caenotropus labyrinthicus</i>	CALA	4564	30,8	1,2	79	4	0	148	89	0,59	18
<i>Catoprion mento</i>	CAME	4963	37,6	1,8	29	3	1	132	110	0,83	3
<i>Chalceus epakros</i>	CHEP	7066	47,1	1	81	2	0	150	106	0,7	5
<i>Cichla monoculus</i>	CIMO	9020	26,5	2,5	55	4	1	340	200	0,59	1
<i>Cichla temensis</i>	CITE	7820	23,7	2,2	32	4	1	330	215	0,67	3
<i>Cichla vazzoleri</i>	CIVA	5675	17,2	2,4	44	4	1	330	235	0,71	5
<i>Curimata inornata</i>	CUIN	92834	663,1	0,9	79	1	0	140	124	0,89	3
<i>Curimata ocellata</i>	CUOC	101500	451,1	0,8	83	1	0	225	210	0,62	3
<i>Curimata vittata</i>	CUVI	89000	508,6	0,9	83	1	0	175	117	0,67	3
<i>Cynodon septenarius</i>	CYSE	12844	65,9	1	80	1	0	195	185	0,95	2
<i>Cyphocharax abramoides</i>	CYAB	25563	164,9	1	89	1	0	155	145	0,94	3
<i>Cyphocharax plumbeus</i>	CYPL	15173	134,3	0,8	70	2	0	113	103	0,91	15
<i>Geophagus altifrons</i>	GEAL	300	1,5	2,8	42	3	1	200	111	0,55	3
<i>Hemiodus argenteus</i>	HEAR	19197	103,8	1,1	81	2	0	185	138	0,75	16
<i>Hemiodus atranalis</i>	HEAT	3465	36,1	1	35	4	0	96	90	0,94	3
<i>Hemiodus immaculatus</i>	HEIM	22069	116,2	1,7	85	1	0	190	137	0,71	2

<i>Hemiodus microlepis</i>	HEMI	88990	445,1	0,9	84	2	0	200	140	0,7	3
<i>Hemiodus unimaculatus</i>	HEUN	45730	214,7	1,2	70	3	0	213	156	0,72	8
<i>Hoplias malabaricus</i>	HOMA	14130	44,0	2,2	56	3	1	321	299	0,85	8
<i>Hydrolycus tatauaia</i>	HYTA	51132	113,6	1	74	1	0	450	264	0,8	1
<i>Hypophthalmus marginatus</i>	HYMA	64171	200,5	0,4	84	1	0	320	138	0,43	34
<i>Laemolyta proxima</i>	LAPR	153454	438,4	1,1	79	1	0	350	277	0,79	1
<i>Laemolyta taeniata</i>	LATA	19942	87,9	1,4	90	3	0	227	161	0,71	12
<i>Leporinus fasciatus</i>	LEFA	54113	193,3	1,2	91	2	0	280	203	0,73	6
<i>Metynnis hypsauchen</i>	MEHY	3226	17,8	1,8	40	3	0	125	102	0,82	8
<i>Moenkhausia lepidura</i>	MOLE	2200	32,8	0,8	38	6	0	67	61	0,94	3
<i>Moenkhausia lata</i>	MOLA	2377	36,6	0,8	30	3	0	65	55	0,84	14
<i>Myloplus asterias</i>	MYAS	4727	18,9	1,3	78	2	0	250	143	0,57	2
<i>Myloplus torquatus</i>	MYTO	8687	34,7	1,4	70	1	0	250	145	0,58	1
<i>Pachypops fourcroyi</i>	PAFO	14015	87,6	0,6	79	1	0	168	160	0,88	1
<i>Pellona flavipinnis</i>	PEFL	29035	52,8	0,7	79	1	0	550	118	0,21	1
<i>Pinirampus pirinampu</i>	PIPI	64444	168,3	0,8	85	1	0	383	275	0,72	3
<i>Plagioscion squamosissimus</i>	PLSQ	33613	102,8	0,8	78	6	0	327	170	0,52	21
<i>Potamorhina latior</i>	POLA	112729	469,7	0,9	91	1	0	240	182	0,76	2
<i>Satanoperca acuticeps</i>	SAAC	326	1,6	2,2	44	2	1	200	125	0,63	2
<i>Satanoperca jurupari</i>	SAJU	300	1,4	2,1	33	2	1	220	170	0,77	2
<i>Schizodon fasciatus</i>	SCFA	101200	311,4	1,3	86	1	0	325	225	0,69	3
<i>Serrasalmus rhombeus</i>	SERH	31300	92,1	2	40	3	1	340	133	0,39	2
<i>Sorubim elongatus</i>	SOEL	19863	79,5	1,2	79	1	0	250	220	0,88	18
<i>Tetragonopterus chalceus</i>	TECH	3142	34,9	1,2	90	2	0	90	70	0,78	4
<i>Triportheus albus</i>	TRAL	21621	113,2	0,8	87	5	0	191	140	0,73	21
<i>Triportheus auritus</i>	TRAU	18298	85,1	0,8	84	1	0	215	155	0,72	3
<i>Osteoglossum bicirrhosum</i>	OSBI	115	0,2	8	60	2	1	560	450	0,96	3

b) Características de história de vida das espécies de peixe do reservatório de Balbina

Espécie	Código	FEC	FECrel	DOV	%OV	REP	CPAR	CP	CP1M	CP1MR	Nrpd
<i>Acestrorhynchus falcirostris</i>	ACFA	165412	41	0,9	52	2	0	270	185	0,68	8
<i>Acestrorhynchus cf. grandoculis</i>	ACGR	8274	59	1	40	2	0	140	117	0,84	2
<i>Acestrorhynchus microlepis</i>	ACMI	3357	20	1,3	50	6	0	167	115	0,69	23
<i>Agoniatès halecinus</i>	AGHA	65728	286	0,9	90	4	0	230	138	0,60	23
<i>Auchenipterichthys longimanus</i>	AULO	842	7	1,7	45	1	0	121	100	0,82	11
<i>Auchenipterus brachyurus</i>	AUBR	3884	24	1,9	38	2	0	162	120	0,74	2
<i>Bryconops alburnoides</i>	BRAL	2490	19	1	45	5	0	130	95,5	0,73	82
<i>Bryconops caudomaculatus</i>	BRCA	6090	51	0,9	43	3	0	120	93	0,60	20
<i>Catoprion mento</i>	CAME	4782	25	1,9	60	4	1	190	100	0,53	1
<i>Cichla monoculus</i>	CIMO	8902	29	2,4	50	4	1	310	190	0,61	1
<i>Cichla temensis</i>	CITE	8101	25	2,3	56	4	1	315	220	0,70	2
<i>Cichla vazzoleri</i>	CIVA	6090	18	2,4	41	4	1	340	238	0,70	5
<i>Curimata vittata</i>	CUVI	88680	479	0,9	89	2	0	185	120	0,65	3
<i>Geophagus altifrons</i>	GEAL	297	2	2,8	39	2	1	200	130	0,68	3
<i>Hemiodus argenteus</i>	HEAR	42539	199	0,9	69	4	0	214	115	0,54	17
<i>Hemiodus atranalis</i>	HEAT	3822	38	1	38	4	0	101	80	0,79	54
<i>Hemiodus microlepis</i>	HEMI	89020	540	0,9	78	3	0	165	137	0,83	1
<i>Hemiodus unimaculatus</i>	HEUN	44600	209	1,2	68	3	0	220	139	0,63	6
<i>Hoplias malabaricus</i>	HOMA	1135	19	2	52	3	1	600	278	0,46	2
<i>Mesonauta festivus</i>	MEFE	559	6	1,8	44	3	1	100	58	0,58	3
<i>Metynnis hypsauchen</i>	MEHY	2903	23	1,5	39	3	0	127	72	0,57	25
<i>Moenkhausia lepidura</i>	MOLE	2426	35	0,8	57	6	0	69	54	0,78	44
<i>Moenkhausia lata</i>	MOLA	2001	31	0,8	46	3	0	65	53	0,82	4
<i>Myloplus asterias</i>	MYAS	4815	20	1,3	78	1	0	260	140	0,54	2
<i>Plagioscion squamosissimus</i>	PLSQ	48068	146	0,6	82	3	0	330	238	0,72	7
<i>Satanoperca acuticeps</i>	SAAC	302	1,4	2,2	40	2	1	200	100	0,50	2
<i>Satanoperca jurupari</i>	SAJU	308	1,5	2,1	49	2	1	220	146	0,66	2
<i>Schizodon fasciatus</i>	SCFA	99450	306	1,3	80	1	0	330	209	0,63	3
<i>Serrasalmus rhombeus</i>	SERH	32835	97	2	51	5	1	340	140,8	0,41	20
<i>Serrasalmus sp</i>	SESP	804	4	1,9	59	3	1	200	124	0,62	1
<i>Osteoglossum bicirrhosum</i>	OSBI	113	0,2	8	60	2	1	580	419	0,93	1



### **Anexo III. Estádios de maturação gonadal e desenvolvimento ovocitário**

Os ovários das espécies de peixes do rio Uatumã e do reservatório de Balbina apresentaram-se como órgãos pares, localizados na parte dorsal da cavidade celomática e fusionados na porção caudal, originando o oviduto. Algumas espécies apresentaram peculiaridades em sua morfologia ovariana, como *Sorubim elongatus* e *Geohagus altifrons*, que possuem a parte cranial dos ovários em forma triangular e *Osteoglossum bicirrhosum* que possui apenas o ovário esquerdo funcional, sendo o direito atrofiado e afuncional. Alterações no tamanho, coloração e vascularização das gônadas ocorreram de acordo com a fase de maturação em que se encontravam. Em todas as espécies analisadas, foram observadas diferenças entre as fases do desenvolvimento ovariano ao longo do ciclo reprodutivo.

Microscopicamente, considerando o ovário de todas as espécies analisadas, foi possível observar a túnica ovariana, a qual é formada por uma espessa camada de tecido conjuntivo. Musculatura lisa e vasos sanguíneos também foram observados nessa camada, sendo mais evidentes nas espécies da ordem Siluriformes. Além disso, também para todas as espécies, ovócitos em diferentes fases de desenvolvimento, fixados nas lamelas ovulíferas, foram registrados.

#### *Desenvolvimento ovocitário*

Foram identificadas sete fases de desenvolvimento ovocitário para as espécies de peixes da área de influência da UHE Balbina:

*Ovogônias* (O<sub>I</sub>) (Fig 1b) – Apresentam núcleo grande, central e basófilo. Geralmente mostravam-se agrupadas formando “ninhos”. Constituem as menores células da linhagem ovogênica e representam a primeira fase de desenvolvimento ovocitário.

*Perinucleolar (O<sub>II</sub>)* (Fig. 1a e 1c) – São visualizados nucléolos na zona periférica do núcleo. Diferenciam-se dos ovócitos da fase I principalmente pelo tamanho da célula, e também pelo tamanho do núcleo em relação ao citoplasma, que já se encontra bem definido. Essa fase de desenvolvimento ovocitária é encontrada em todas as fases de maturação dos ovários.

*Vesículas corticais (O<sub>III</sub>)* - O citoplasma apresenta grandes vacúolos, os quais são encontrados inicialmente na posição perinuclear da célula e posteriormente se posicionam em todo o citoplasma (Fig 1d e 1g). Nesta fase observou-se o surgimento da membrana vitelínica, rodeada por células foliculares; essas novas estruturas constituem o folículo ovariano. A membrana vitelínica da espécie *Bryconops alburnoides* apresenta uma camada dupla não observada nas outras espécies. Essa camada é rodeada por células foliculares cúbicas e, junto a elas, na maioria das vezes foi possível observar capilares (Fig 1e). Os ovócitos na fase alvéolos corticais (O<sub>III</sub>), são característicos de ovários em maturação.

*Vitelogênese (O<sub>IV</sub>)* – esta fase é caracterizada por apresentar vitelogênese lipídica e proteica. Grandes vesículas dos alvéolos corticais são observadas e grânulos de proteína começam a ser depositados no citoplasma. Esses grânulos podem apresentar diferentes formas, variando de acordo com a espécie (e.g. *Mesonauta insignis* (Fig. 1 c) com grânulos em forma de bastão e *Hemiodus microlepis* com grânulos arredondados (Fig. 1f)).

*Ovócitos vitelogênicos (O<sub>v</sub>)* – Nesta fase os grânulos de proteína tomam maior espaço no citoplasma à medida que vão se desenvolvendo em tamanho e em número (Fig 1e, 1g e 1h). A membrana vitelínica e as células foliculares tornam-se mais evidentes. Estes ovócitos são característicos de ovários que já estão em maturação avançada.

Folículo pós-ovulatório (*Pof*) – são originados das células foliculares na fase pós-desova. As células foliculares, após entrarem em hipertrofia, formam cordões de células que tomam o espaço antes ocupado pelo ovócito.

Folículos atrésicos (*Fat*) – ovócitos que não foram eliminados na desova e que são degenerados e absorvidos. É comum a ruptura da membrana vitelínica e a fusão dos grânulos de proteína, formando uma massa amorfa. Esses folículos são mais frequentes nos ovários esvaziados.

De acordo com as características macro e microscópicas, e considerando a adaptação proposta por Lowerre-Barbieri *et al.*, (2011), foi utilizada a seguinte escala de maturação gonadal para os peixes do Rio Uatumã e Reservatório de Balbina:

*Estádio 1: Imaturo* - os ovários são muito pequenos, filamentosos, translúcidos, sem sinais de vascularização. O diâmetro do oviduto é reduzido e os ovócitos não são perceptíveis a olho nu (Fig. 2a).

*Estádio 2: Em maturação* - os ovários são maiores e intensamente vascularizados (Fig. 2b), sendo que o oviduto apresenta-se como uma lâmina delgada em forma de tubo, transparente e vazia. Na fase mais adiantada desse estágio os ovócitos são perceptíveis a olho nu, na forma de pequenos corpos esféricos opacos.

*Estádio 3: Maduros* - os ovários apresentam-se túrgidos, com um grande número de ovócitos grandes, opacos ou translúcidos, ocupando grande parte da cavidade abdominal (Fig. 2c,d,e).

*Estádio 4: Em reprodução* - são semelhantes ao estágio 3, exceto pela turgidez dos ovários. Nesse estágio os ovócitos atingiram seu pleno desenvolvimento e já começam a ser liberados, caso os ovários sejam levemente pressionados.

*Estádio 5: Esvaziado* - os ovários apresentam-se flácidos, com membranas distendidas de tamanho relativamente grande, mas não volumosos. Apresentam zonas hemorrágicas, e alguns ovócitos que não foram eliminados na desova se encontram em absorção (Fig. 2f).

*Estádio 6: Em regeneração* - os ovários apresentam tamanho reduzido, porém são maiores que os de indivíduos imaturos. São translúcidos, com fraca vascularização, não sendo observados ovócitos a olho nu.

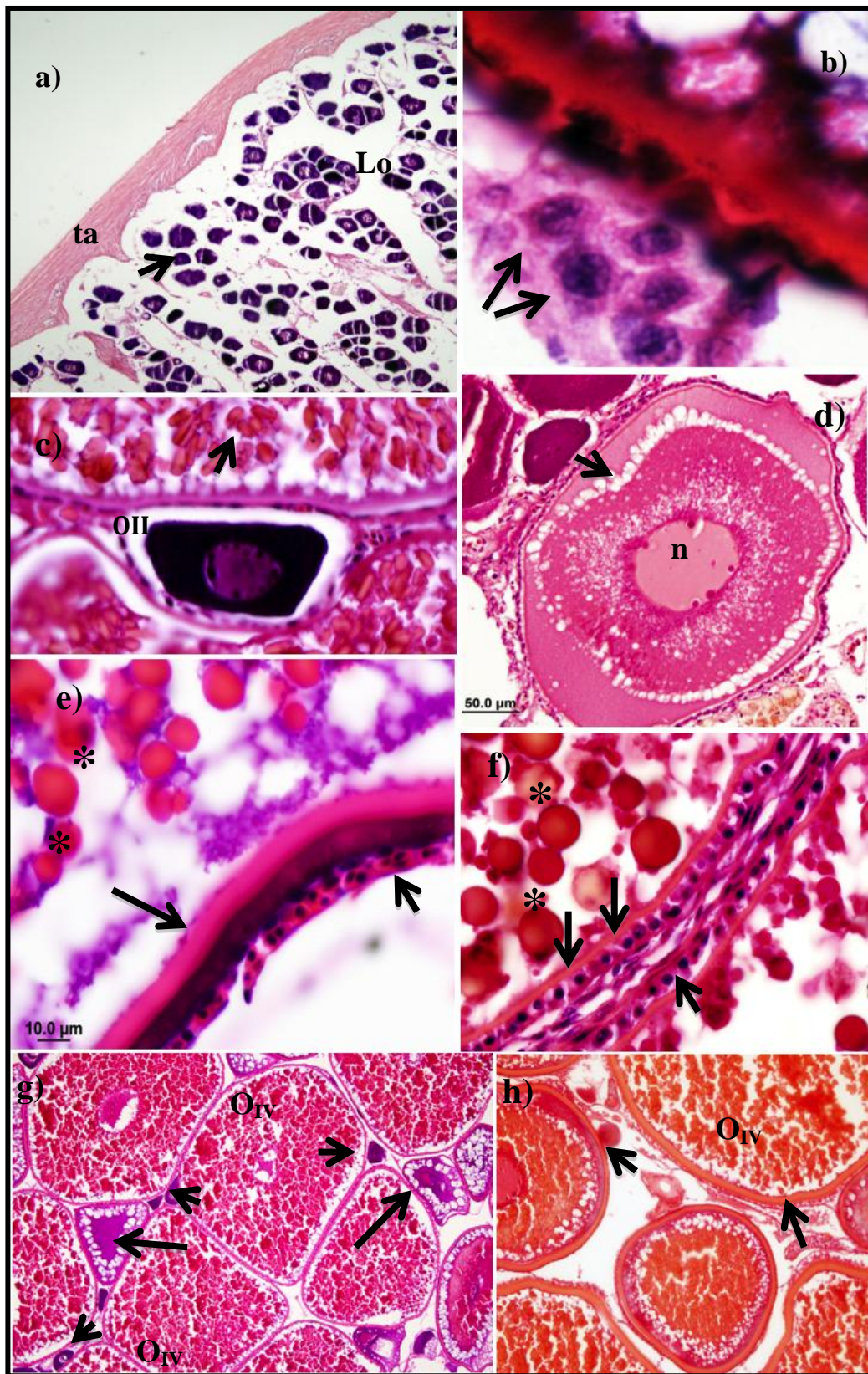


Figura 1 Anexo III. **a)** Ovário de *Agoniates halecinus* no estágio 6, evidenciando a túnica albugínea (**ta**), ovócitos  $O_{II}$  (**seta**) e as lamelas ovulíferas (**Lo**). **b)** Ninho de oögonias  $O_I$  (**setas**) no ovário de *Agoniates halecinus*. **c)** Ovário maduro de *Mesonauta festivus* evidenciando ovócitos maduros com grânulos de vitelo em forma de bastão (**seta**) e outro ovócito em fase inicial de desenvolvimento ( $O_{II}$ ). **d)** Ovócito em início de vitelogênese  $O_{III}$ , com formação de vacúolos dos alvéolos corticais (**setas**); **n** = núcleo. **e)** Ovócito maduro  $O_{IV}$  de *Bryconops alburnoides* com grânulos de vitelo (\*), membrana vitelínica com dupla camada (**seta longa**) e capilar sanguíneo com hemácias (**seta curta**). **f)** Ovócito maduro  $O_{IV}$  de *Hemiodus microlepis* com grânulos de vitelo de forma arredondada (\*), membrana vitelínica (**seta longa**) e células foliculares (**seta curta**). **g)** Ovário maduro de *Acestrorhynchus microlepis* com ovócitos na fase inicial de desenvolvimento  $O_{II}$  (**seta curta**), ovócitos em início de vitelogênese  $O_{III}$  (**seta longa**) e ovócitos maduros  $O_{IV}$  ( $O_{IV}$ ). **h)** Ovário maduro de *Hemiodus atranalis* com ovócitos na fase inicial de desenvolvimento  $O_{II}$  (**seta curta**), membrana vitelínica (**seta longa**) e ovócitos maduros  $O_{IV}$  ( $O_{IV}$ ).



Figura 2 Anexo III. **a)** Ovário imaturo de *Chalceus epakros*; **b)** ovário em maturação de *Triportheus elongatus*; **c)** ovário maduro de *Auchenipterichthys longimanus*; **d)** ovário maduro de *Sorubim elongatus*; **e)** ovário maduro de *Serrasalmus rhombeus*; **f)** ovário esvaziado de *Bryconops caudomaculatus*.

**Anexo IV.** Distribuição de frequência dos diâmetros de ovócitos de algumas espécies de peixe do rio Uatumã.

