



UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO

JHONATAN SILVA LIMA

**AGREGAÇÃO ESPACIAL DAS POPULAÇÕES DE  
PEIXES DA PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO DO ALTO RIO  
PARANÁ**

GOIÂNIA, GO  
SETEMBRO/2024



UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

## TERMO DE CIÊNCIA E DE AUTORIZAÇÃO (TECA) PARA DISPONIBILIZAR VERSÕES ELETRÔNICAS DE TESES E DISSERTAÇÕES NA BIBLIOTECA DIGITAL DA UFG

Na qualidade de titular dos direitos de autor, autorizo a Universidade Federal de Goiás (UFG) a disponibilizar, gratuitamente, por meio da Biblioteca Digital de Teses e Dissertações (BDTD/UFG), regulamentada pela Resolução CEPEC nº 832/2007, sem resarcimento dos direitos autorais, de acordo com a [Lei 9.610/98](#), o documento conforme permissões assinaladas abaixo, para fins de leitura, impressão e/ou download, a título de divulgação da produção científica brasileira, a partir desta data.

O conteúdo das Teses e Dissertações disponibilizado na BD TD/UFG é de responsabilidade exclusiva do autor. Ao encaminhar o produto final, o autor(a) e o(a) orientador(a) firmam o compromisso de que o trabalho não contém nenhuma violação de quaisquer direitos autorais ou outro direito de terceiros.

### 1. Identificação do material bibliográfico

Dissertação       Tese       Outro\*: \_\_\_\_\_

\*No caso de mestrado/doutorado profissional, indique o formato do Trabalho de Conclusão de Curso, permitido no documento de área, correspondente ao programa de pós-graduação, orientado pela legislação vigente da CAPES.

**Exemplos:** Estudo de caso ou Revisão sistemática ou outros formatos.

### 2. Nome completo do autor

Jhonatan Silva Lima

### 3. Título do trabalho

Agregação espacial das populações de peixes da planície de inundação do Alto rio Paraná

### 4. Informações de acesso ao documento (este campo deve ser preenchido pelo orientador)

Concorda com a liberação total do documento  SIM  NÃO<sup>1</sup>

[1] Neste caso o documento será embargado por até um ano a partir da data de defesa. Após esse período, a possível disponibilização ocorrerá apenas mediante:

- a) consulta ao(a) autor(a) e ao(a) orientador(a);  
b) novo Termo de Ciência e de Autorização (TECA) assinado e inserido no arquivo da tese ou dissertação.

O documento não será disponibilizado durante o período de embargo.

Casos de embargo:

- Solicitação de registro de patente;
- Submissão de artigo em revista científica;
- Publicação como capítulo de livro;
- Publicação da dissertação/tese em livro.

**Obs. Este termo deverá ser assinado no SEI pelo orientador e pelo autor.**



Documento assinado eletronicamente por **Jhonatan Silva Lima, Discente**, em 16/09/2024, às 10:51, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Luis Mauricio Bini, Professor do Magistério Superior**, em 16/09/2024, às 11:17, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site  
[https://sei.ufg.br/sei/controlador\\_externo.php?acao=documento\\_conferir&id\\_orgao\\_acesso\\_externo=0](https://sei.ufg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0),  
informando o código verificador **4827347** e o código CRC **1D9798C4**.

---

Referência: Processo nº 23070.041133/2024-93

SEI nº 4827347

JHONATAN SILVA LIMA



## **AGREGAÇÃO ESPACIAL DAS POPULAÇÕES DE PEIXES DA PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO DO ALTO RIO PARANÁ**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, do Instituto de Ciências Biológicas, da Universidade Federal de Goiás (UFG) como requisito para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Evolução.

Área de Concentração: Ecologia e Evolução  
Linha de Pesquisa: Limnologia

Orientador: Prof. Dr. Luis Mauricio Bini  
Coorientadora: Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup>. Rafaela Vendrametto Granzotti

GOIÂNIA, GO  
SETEMBRO/2024

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor, através do  
Programa de Geração Automática do Sistema de Bibliotecas da UFG.

Lima, Jhonatan Silva

Agregação espacial das populações de peixes da planície de inundação  
do Alto rio Paraná [manuscrito] / Jhonatan Silva Lima. - 2024.  
83 f.: il.

Orientador: Prof. Dr. Luis Mauricio Bini; co-orientadora Dra.  
Rafaela Vendrametto Granzotti.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Goiás, Instituto  
de Ciências Biológicas (ICB), Programa de Pós-Graduação em Ecologia  
e Evolução, Goiânia, 2024.

Bibliografia. Anexos.

Inclui siglas, mapas, abreviaturas, gráfico, tabelas, lista de  
figuras, lista de tabelas.

1. Análise comparativa. 2. Índices de dispersão. 3. Nível  
hidrológico. 4. Lei Potência de Taylor. 5. Tamanho do corpo. I. Bini,  
Luis Mauricio, orient. II. Título.



UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
**ATA DE DEFESA DE DISSERTAÇÃO**

Ata nº **218** da sessão de Defesa de Dissertação de **Jhonatan Silva Lima** que confere o título de Mestre em **Ecologia e Evolução**, na área de concentração em **Ecologia e Evolução**.

Aos **dois dias do mês de setembro do ano de dois mil e vinte e quatro (02/09/2024)**, a partir da(s) **14:00 horas**, via **Web conferência**, seguindo Resolução CONSUNI/UFG Nº 141 de 13 de maio de 2022 e orientações do Ofício Circular no. 34/2022/PRPG/UFG (SEI 23070.030951/2022-07), realizou-se a sessão pública de Defesa de Dissertação intitulada **“Agregação espacial das populações de peixes da planície de inundação do Alto rio Paraná”**. Os trabalhos foram instalados pelo Orientador, **Prof. Dr. Luis Mauricio Bini (DECOL/ICB/UFG)** com a participação dos demais membros da Banca Examinadora: **Dr Fagner Júnior Machado de Oliveira (ARCADIS)**, membro titular externo; **Prof. Dr. Jean Carlo Gonçalves Ortega (UFPA)**, membro titular externo, cujas participações ocorreram por videoconferência. Durante a argüição os membros da banca não sugeriram alteração do título do trabalho. A Banca Examinadora reuniu-se em sessão secreta a fim de concluir o julgamento da Dissertação tendo sido o candidato **aprovado** pelos seus membros. Proclamados os resultados pelo **Prof. Dr. Luis Mauricio Bini**, Presidente da Banca Examinadora, foram encerrados os trabalhos e, para constar, lavrou-se a presente ata que é assinada pelos Membros da Banca Examinadora, **aos dois dias do mês de setembro do ano de dois mil e vinte e quatro (02/09/2024)**.

**TÍTULO SUGERIDO PELA BANCA**



Documento assinado eletronicamente por **Jean Carlo Gonçalves Ortega, Usuário Externo**, em 02/09/2024, às 16:39, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Fagner Junior Machado de Oliveira, Usuário Externo**, em 02/09/2024, às 16:40, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Luis Mauricio Bini, Professor do Magistério Superior**, em 02/09/2024, às 16:41, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site [https://sei.ufg.br/sei/controlador\\_externo.php?acao=documento\\_conferir&id\\_orgao\\_acesso\\_externo=0](https://sei.ufg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0), informando o código verificador **4753628** e o código CRC **7C85197B**.

## AGRADECIMENTOS

---

Esta dissertação é fruto de um esforço coletivo, exigindo dedicação e comprometimento não apenas de uma única pessoa, mas de muitos que, de maneira direta ou indireta, contribuíram para sua realização. Por isso, deixo aqui registrados meus sinceros agradecimentos a todos que me apoiaram ao longo desses dois anos de mestrado.

Primeiramente, agradeço ao meu orientador, Prof. Luis Mauricio Bini, não apenas pela excelente orientação, marcada por cobranças construtivas, valiosos conselhos e, acima de tudo, uma incrível paciência em suas explicações. Também sou profundamente grato pela oportunidade e confiança que me foram concedidas, que permitiram a realização deste trabalho. Sem dúvida, posso afirmar que aprendi muito com você.

Agradeço também à minha coorientadora, Prof.<sup>a</sup> Rafaela Vendrametto Granzotti, uma das pessoas mais incríveis que já tive o privilégio de conhecer. Sua dedicação e disposição em ajudar tornaram esta jornada muito mais enriquecedora. Não poderia ter pedido uma coorientadora melhor, pois seus ensinamentos foram não apenas valiosos, mas também fundamentais para a realização deste trabalho.

Aos meus familiares, especialmente à minha mãe, Jocivana Sousa da Silva, e ao meu pai, Jonas da Fonseca Lima, sou eternamente grato pelo incentivo, o apoio inabalável e os sacrifícios que fizeram para tornar possível a minha formação, pois sem eles, nada disso seria possível.

Aos meus amigos do Laboratório de Ecologia Aquática da UFG - Catarina, Jeanne, Laura Beatriz, Lígia, Matheus e Paulianne - sou imensamente grato pelo acolhimento que me ofereceram assim que cheguei a Goiânia. As diversas discussões interessantes que tivemos aliviaram o estresse e tornaram o dia a dia muito mais agradável e estimulante. Em especial, agradeço ao Carlos, a quem recorri muitas vezes quando precisei de ajuda, e que sempre esteve disposto a me auxiliar.

Aos meus amigos dos demais laboratórios do Departamento de Ecologia da UFG, agradeço pela interação e troca de conhecimento ao longo desses dois anos. Em especial, quero expressar minha gratidão aos colegas do LATEC, pelas ótimas conversas que tivemos durante o horário de almoço - ainda que muitas vezes não tão produtivas - elas foram sempre divertidas e contribuíram para tornar a jornada mais leve e agradável.

Agradeço também aos professores Renato Bolson Dala Corte e Taise Miranda Lopes, pelas valiosas contribuições ao longo deste trabalho, especialmente por meio de suas avaliações nos relatórios de acompanhamento discente e na qualificação. Um agradecimento especial para Fagner Junior Machado de Oliveira, Jean Carlo Ortega, Ludgero Cardoso G. Vieira e Priscilla de Carvalho, por gentilmente aceitarem participar da banca de defesa desta dissertação.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução e seus excelentes professores, expresso minha profunda gratidão por todos os ensinamentos que me proporcionaram uma formação de altíssima qualidade. Em especial, gostaria agradecer àqueles com quem tive o prazer de cursar uma disciplina, que fizeram toda a diferença em minha trajetória acadêmica.

Quero agradecer também todas as pessoas que estiveram envolvidas durante todos estes anos de coleta do PELD-CNPq na planície de inundação do Alto rio Paraná, dados estes que foram cruciais para realização desta dissertação. Em especial agradeço ao Prof. Angelo Antonio Agostinho.

Por fim agradeço à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES pela concessão da bolsa e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq pelo financiamento do PELD-PIAP.

Muito obrigado!!

## SUMÁRIO

---

<b>INTRODUÇÃO GERAL .....</b>	13
<b>Capítulo 1 .....</b>	17
<b>Variações hidrológicas não influenciam consistentemente a agregação espacial de peixes em uma planície de inundação .....</b>	18
<b>Introdução .....</b>	20
<b>Materiais e Métodos .....</b>	22
<i>Área de estudo .....</i>	22
<i>Fontes dos dados .....</i>	24
<i>Índices de agregação .....</i>	25
<i>Relação da agregação espacial com nível hidrológico e proporção de imaturos .....</i>	26
<b>Resultados .....</b>	28
<i>Índices de agregação .....</i>	28
<i>Efeitos do nível hidrológico na agregação .....</i>	30
<i>Influência da proporção de imaturos na agregação .....</i>	34
<b>Discussão .....</b>	35
<b>Referências .....</b>	38
<b>Material suplementar .....</b>	46
<b>Capítulo 2 .....</b>	57
<b>Explorando a influência das características de história de vida na Lei Potência de Taylor em peixes da planície de inundação do Alto rio Paraná .....</b>	58
<b>Introdução .....</b>	60
<b>Materiais e métodos .....</b>	62
<i>Área de estudo .....</i>	62
<i>Coleta dos dados .....</i>	63
<i>Estimativa da TPL espacial .....</i>	65
<i>Relações entre as características das espécies e os coeficientes angulares da TPL .....</i>	65
<b>Resultados .....</b>	67
<b>Discussão .....</b>	70
<b>Referências .....</b>	72
<b>Material suplementar .....</b>	78
<b>CONCLUSÕES GERAIS .....</b>	83

## LISTA DE FIGURAS

---

### CAPÍTULO 1

<b>Figura 1.</b> Lagoas amostradas na planície de inundação do Alto rio Paraná, Brasil. LPAT – Lagoa dos Patos; LVEN – Lagoa Ventura; LGUA – Lagoa Guaraná; LFEC – Lagoa Fechada; LGAR – Lagoa das Garças; LPVE – Lagoa Pau Véio. ....	23
<b>Figura 2.</b> Representação esquemática que ilustra a progressão dos procedimentos metodológicos de análise dos dados. Setas indicam a sequência em que foram realizados os procedimentos. ....	27
<b>Figura 3.</b> Valores médios do índice de Morisita (esquerda) e razão variância/média (direita) para cada espécie de peixe analisada neste estudo. A média de cada espécie foi calculada considerando as séries temporais de cada índice (ver Tabela S5 para os valores mínimos e máximos). As famílias das espécies são diferenciadas por cores. ....	29
<b>Figura 4. (A)</b> Coeficientes parciais das regressões entre o índice de Morisita e o nível hidrológico do rio Paraná, considerando a ausência de defasagens temporais (Lag0). A linha vermelha tracejada representa um coeficiente igual a zero, e as linhas horizontais indicam o intervalo de confiança de 95% para os coeficientes. Os círculos representam espécies não migradoras, enquanto os triângulos representam espécies migradoras. Pontos preenchidos indicam valores significativos ( $P < 0,05$ ). Os nomes completos das espécies e suas abreviações estão listados na Tabela S5. O modelo completo também inclui a proporção de indivíduos imaturos (ver Figura 6). <b>(B)</b> Relações entre o logaritmo do índice de Morisita e o logaritmo do nível hidrológico sem defasagens temporais para cada espécie de peixe. As famílias das espécies de peixes estão representadas por diferentes cores.....	31
<b>Figura 5. (A)</b> Coeficientes parciais das regressões entre a razão variância/média e o nível hidrológico do rio Paraná, considerando a ausência de defasagens temporais (Lag0). A linha vermelha tracejada representa um coeficiente igual a zero, e as linhas horizontais indicam o intervalo de confiança de 95% para os coeficientes. Os círculos representam espécies não migradoras, enquanto os triângulos representam espécies migradoras. Pontos preenchidos indicam valores significativos ( $P < 0,05$ ). Os nomes completos das espécies e suas abreviações estão listados na Tabela S5. O modelo completo também inclui a proporção de indivíduos imaturos (ver Figura 6). <b>(B)</b> Relações entre o logaritmo da razão variância/média e o logaritmo do nível hidrológico sem defasagens temporais para cada espécie de peixe. As famílias das espécies de peixes estão representadas por diferentes cores.....	33
<b>Figura 6.</b> Coeficientes parciais das regressões entre a agregação e a proporção de indivíduos imaturos, considerando a ausência de defasagens temporais (Lag0). Os resultados foram obtidos com o índice de Morisita (à esquerda) e a razão variância/média (à direita). Os modelos completos também incluem o nível hidrológico. A linha vermelha tracejada representa um coeficiente igual a zero, e as linhas horizontais mostram os intervalos de confiança de 95% para os coeficientes. Os círculos representam espécies não migradoras, enquanto os triângulos indicam espécies migradoras. Pontos preenchidos destacam valores significativos ( $P < 0,05$ ). Os nomes completos das espécies e suas abreviações estão listados na Tabela S5.....	34

**Figura S1.** Coeficientes parciais das regressões entre o índice de Morisita e o nível hidrológico do rio Paraná, considerando diferentes defasagens temporais: (Lag1) um mês, (Lag2) dois meses e (Lag3) três meses. A linha vermelha tracejada representa um coeficiente igual a zero, e as linhas horizontais indicam o intervalo de confiança de 95% para os coeficientes. Os círculos representam espécies não migradoras, enquanto os triângulos representam espécies migradoras. Pontos preenchidos indicam valores significativos ( $P < 0,05$ ). O nome completo das espécies e suas respectivas abreviações podem ser consultadas na Tabela S5. .... 55

**Figura S2.** Coeficientes parciais das regressões entre a razão variância/média e o nível hidrológico do rio Paraná, considerando diferentes defasagens temporais: (Lag1) um mês, (Lag2) dois meses e (Lag3) três meses. A linha vermelha tracejada representa um coeficiente igual a zero, e as linhas horizontais indicam o intervalo de confiança de 95% para os coeficientes. Os círculos representam espécies não migradoras, enquanto os triângulos representam espécies migradoras. Pontos preenchidos indicam valores significativos ( $P < 0,05$ ). O nome completo das espécies e suas respectivas abreviações podem ser consultadas na Tabela S5. .... 56

## CAPÍTULO 2

**Figura 1.** Lagoas amostradas na planície de inundação do Alto rio Paraná, Brasil. As lagoas dos Patos (LPAT) e Ventura (LVEN) estão associadas ao rio Ivinhema. As lagoas do Guaraná (LGUA) e Fechada (LFEC) estão associadas ao rio Baía. As lagoas do Pau Véio (LPVE) e das Garças (LGAR) estão associadas ao rio Paraná..... 63

**Figura 2.** Etapas utilizadas para as análises dos dados realizadas neste estudo..... 66

**Figura 3.** Relações entre o logaritmo da variância espacial da abundância e o logaritmo da abundância média para as espécies com os menores e maiores coeficientes angulares estimados neste estudo. Os resultados para as outras espécies de peixes estão apresentados na Figura S1..... 67

**Figura 4.** Estimativas dos coeficientes angulares da TPL espacial para 49 espécies de peixes da planície de inundação do Alto rio Paraná e características de história de vida para cada espécie: tamanho do corpo (TC), tipo de desova (TD), guilda reprodutiva (GR) e origem (OR). .... 68

**Figura 5.** Relação entre coeficiente angular da TPL e tamanho do corpo (em escala logarítmica) das espécies de peixes da planície de inundação do Alto rio Paraná. Cada ponto da regressão representa uma espécie de peixe. Os resíduos parciais estão apresentados nesta figura. .... 70

**Figura S1.** Resultados da regressão linear entre o logaritmo da variância espacial da abundância e o logaritmo da abundância média para todas as 49 espécies de peixes estudadas. A figura mostra os valores do intercepto (a) e do coeficiente angular (b) da TPL. A linha vermelha representa a reta de regressão ajustada. .... 80

## LISTA DE TABELAS

---

### CAPÍTULO 1

<b>Tabela S1.</b> Tamanho de primeira maturação (L <sub>50</sub> ) utilizados para estimar a proporção de indivíduos imaturos para as espécies de peixes da planície de inundação do Alto rio Paraná. Os valores de tamanho variam entre comprimento padrão ou total, não sendo possível determinar qual na maioria dos casos. ....	46
<b>Tabela S2.</b> Valores de ΔAIC para os modelos com o Índice de Morisita como variável resposta, testando diferentes estruturas de autocorrelação temporal: AR0 (sem estrutura de autocorrelação), AR1 (autocorrelação de primeira ordem) e AR2 (autocorrelação de segunda ordem). Os modelos competidores ( $\Delta\text{AIC} < 2$ ) estão destacados em negrito. ....	48
<b>Tabela S3.</b> Valores de ΔAIC para os modelos com a Razão variância/média como variável resposta, testando diferentes estruturas de autocorrelação temporal: AR0 (sem estrutura de autocorrelação), AR1 (autocorrelação de primeira ordem) e AR2 (autocorrelação de segunda ordem). Os modelos competidores ( $\Delta\text{AIC} < 2$ ) estão destacados em negrito. ....	49
<b>Tabela S4.</b> Frequência de ocorrência dos maiores valores de CPUE entre os meses de coleta para cada espécies. Os valores estão agregados pelas lagoas associadas aos rios Baia, Paraná e Ivinhema. ....	50

<b>Tabela S5.</b> Valores mínimos (min), máximos (max) e médios (med) dos níveis de agregação (Razão variância/média e índice de Morisita) para cada espécie analisada neste estudo. dp = desvio padrão. Estas estatísticas foram calculadas considerando as séries temporais dos índices. ....	52
-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

### CAPÍTULO 2

<b>Tabela 1.</b> Resultado do modelo de mínimos quadrados generalizados filogenéticos (PGLS) com estrutura de autocorrelação filogenética de Pagel. A variável resposta foi o coeficiente angular da TPL. As seguintes variáveis explanatórias foram testadas: tamanho do corpo (transformado em logaritmo), tipo de desova (total ou parcelada), guilda reprodutiva (LMEF, NEFW, NEFP e NIF) e origem (nativa ou não-nativa). Os níveis das variáveis categóricas que não aparecem no modelo são considerados como referência. LMEF: migratório de longa distância com fertilização externa e sem cuidado parental; NEFW: não migratórios ou migratórios de curta distância com fertilização externa e sem cuidados parentais; NEFP: não migratórios ou migratórios de curta distância com fertilização externa e cuidado parental; NIF: não migratórios ou migratórios de curta distância com fecundação interna e sem cuidado parental. ....	69
-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

<b>Tabela S1.</b> Características de história de vida das espécies de peixes do Alto rio Paraná. As abreviações são: TC = Tamanho do Corpo, TD = Tipo de Desova, GR = Guilda Reprodutiva e Origem. ....	78
---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

<b>Tabela S2.</b> Valores do Critério de Informação de Akaike (AIC) entre os modelos com diferentes tipos de autocorrelação filogenética. ....	79
------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

## **RESUMO GERAL**

---

Para diferentes grupos taxonômicos, tipos de ecossistemas e escalas espaciais, as populações biológicas tendem a apresentar distribuições agregadas. Em outras palavras, considerando um conjunto de  $n$  locais, espera-se que os indivíduos de uma determinada população se concentrem preponderantemente em apenas alguns dos locais analisados. No entanto, os níveis de agregação podem variar ao longo do tempo e entre espécies. Os níveis de heterogeneidade ambiental e conectividade espacial entre locais, por exemplo, flutuam temporalmente e, assim, podem afetar os níveis de agregação de uma determinada espécie. Nesse contexto, utilizando dados de abundância de populações de peixes em lagos na planície de inundação do Alto rio Paraná, o primeiro capítulo desta dissertação teve como objetivo testar a hipótese de que, durante períodos de águas baixas, as espécies de peixes exibiriam distribuições mais agregadas, em função da maior heterogeneidade ambiental e da menor conectividade hidrológica nesses períodos. Diferentemente do esperado, nós encontramos relações negativas e positivas entre a agregação e o nível hidrológico, dependendo da espécie e do índice de agregação utilizado. Portanto, nossos resultados indicam que o efeito do nível hidrológico sobre a agregação populacional não pode ser generalizado. No segundo capítulo, numa abordagem interespecífica, analisamos a relação entre atributos das espécies e o coeficiente angular da Lei de Potência de Taylor (TPL), um indicador do nível de agregação populacional. O tamanho corporal apresentou uma correlação significativa com o coeficiente angular da TPL, indicando que espécies de menor tamanho corporal tendem a apresentar níveis mais elevados de agregação. Este resultado sugere que o coeficiente angular da Lei Potência de Taylor que, em geral, varia entre  $> 1,0$  e  $< 2,0$ , pode ser determinado por fatores ecológicos e não é um resultado inescapável de artefatos estatísticos.

**Palavras-chave:** distribuição agregada; índices de dispersão; nível hidrológico; Lei Potência de Taylor; análise comparativa; tamanho do corpo.

## GENERAL ABSTRACT

---

For different taxonomic groups, types of ecosystems, and spatial scales, biological populations tend to exhibit aggregated distributions. In other words, considering a set of  $n$  sites, it is expected that individuals of a given population will predominantly concentrate in only a few of the analyzed sites. However, levels of aggregation may vary over time and among species. The levels of environmental heterogeneity and spatial connectivity among sites, for example, may fluctuate over time and, consequently, affect the aggregation levels of a particular species. In this context, using abundance data from fish populations in lakes of the Upper Paraná River floodplain, the first chapter of this dissertation aimed to test the hypothesis that, during low water periods, fish species would exhibit more aggregated distributions due to increased environmental heterogeneity and reduced hydrological connectivity during these periods. Contrary to expectations, we found both negative and positive relationships between aggregation and hydrological level, depending on the species and the index of aggregation used. Therefore, our results suggest that the effect of hydrological level on population aggregation cannot be generalized. In the second chapter, using a cross-species approach, we analyzed the relationship between species traits and the slope of Taylor's Power Law (TPL), an indicator of the level of population aggregation. Body size showed a significant correlation with the slope of TPL, indicating that species with smaller body sizes tend to exhibit higher levels of aggregation. This result suggests that the slope of Taylor's Power Law, which generally varies between  $> 1.0$  and  $< 2.0$ , may be determined by ecological factors rather than being an inescapable result of statistical artifacts.

**Keywords:** aggregate distribution; dispersion indices; hydrological level; Taylor's Power Law, comparative analysis; body size.

## INTRODUÇÃO GERAL

---

MacArthur (1972), na introdução do seu livro seminal “Geographical Ecology: patterns in the distribution of species”, asseverou que “To do science is to search for repeated patterns, not simply to accumulate facts.” A distribuição agregada dos indivíduos de uma população biológica é, neste contexto, um dos principais padrões em ecologia (Henderson & Southwood, 2016; Taylor, 2019). No entanto, diferentes processos ecológicos e comportamentais podem explicar esse padrão espacial (Fortin et al., 2003). A heterogeneidade ambiental ao logo do espaço, por exemplo, pode determinar que uma população apresente maior taxa de natalidade, bem como menor taxa de mortalidade, em certos locais. Assim, o padrão agregado emerge devido às densidades populacionais serem marcadamente maiores nesses locais em comparação com outros. A dispersão limitada também pode gerar padrões agregados, já que os indivíduos de uma população raramente alcançariam outros locais, mesmo que estes também sejam ambientalmente adequados (i.e., com características que poderiam aumentar a taxa de natalidade e reduzir a taxa de mortalidade). O aumento da conectividade entre locais, mesmo supondo os efeitos da elevada heterogeneidade ambiental sobre as taxas demográficas, por outro lado, pode reduzir os níveis de agregação. Neste caso, indivíduos podem ocorrer em locais ambientalmente menos favoráveis em um sistema de populações fonte-sumidouro (Pulliam, 1988).

Populações de peixes também tendem a apresentar distribuições fortemente agregadas em ecossistemas marinhos (Kuo et al., 2016; Maynou et al., 2006; Mellin et al., 2010; Pan et al., 2021) e continentais (Baumgartner & Zapata, 2024; Taylor, 2019). No entanto, os níveis de agregação dessas populações podem variar em função da variabilidade ambiental (Planque et al., 2011). O teste dessa hipótese foi o principal objetivo do primeiro capítulo desta dissertação. Especificamente, testamos a hipótese que o nível de agregação espacial de populações de peixes no Alto rio Paraná é negativamente correlacionado com o nível hidrológico. Esta expectativa é justificada considerando que os habitats das planícies de inundação apresentam maior conectividade hidrológica e são ambientalmente mais homogêneos durante os períodos de águas altas (Thomaz et al., 2007). Portanto,

como a dispersão dos indivíduos é facilitada e as diferenças ambientais entre habitats são reduzidas, espera-se uma redução nos níveis de agregação. Por outro lado, durante os períodos de águas baixas, os habitats são relativamente mais isolados e ambientalmente diferenciados, aumentando a agregação.

Os níveis de agregação populacional também variam entre espécies (e.g., Baumgartner & Zapata, 2024; Cobain et al., 2019; Pan et al., 2021). Assim, no segundo capítulo, testamos a hipótese de que características das espécies (i.e., tamanho do corpo, tipo de desova, guilda reprodutiva e origem) poderiam explicar a variação nos níveis de agregação entre as espécies de peixes na planície de inundação do Alto rio Paraná. Para tanto, utilizamos o coeficiente angular  $b$  da Lei Potência de Taylor (TPL), descrita por Taylor (1961), como uma medida do nível de agregação espacial. Este coeficiente angular indica a intensidade com a qual o logaritmo da variância espacial da abundância ( $\log(V)$ ) aumenta com o logaritmo da abundância média ( $\log(M)$ ). Quanto maior o valor de  $b$ , maior o nível de agregação espacial. Em geral, os valores de  $b$  variam entre  $> 1,0$  e  $< 2,0$  (Taylor, 2019). Alguns estudos, no entanto, sugerem que a relação entre  $\log(V)$  e  $\log(M)$  pode emergir por artefatos estatísticos e, neste caso, nenhum mecanismo ecológico precisaria ser proposto para explicar esta relação (e.g., Cohen & Xu, 2015). Assim, possíveis relações entre  $b$  e os atributos das espécies de peixes do Alto rio Paraná poderiam contribuir para avaliar a contribuição relativa de atributos ecológicos relevantes e determinar se a TPL emerge ao acaso (e.g., Baumgartner & Zapata, 2024).

## REFERÊNCIAS

- Baumgartner, M. T., & Zapata, O. E. P. (2024). Taylor's power law for freshwater fishes: Functional traits beyond statistical inevitability. *Journal of Animal Ecology*, 00, 1–13.  
<https://doi.org/10.1111/1365-2656.14135>
- Cobain, M. R. D., Brede, M., & Trueman, C. N. (2019). Taylor's power law captures the effects of environmental variability on community structure: An example from fishes in the North Sea. *Journal of Animal Ecology*, 88(2), 290–301. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12923>

Cohen, J. E., & Xu, M. (2015). Random sampling of skewed distributions implies Taylor's power law of fluctuation scaling. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(25), 7749–7754.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.1503824112>

Fortin, M.-J., Boots, B., Csillag, F., & Remmel, T. k. (2003). On the role of spatial stochastic models in understanding landscape indices in ecology. *Oikos*, 102(1), 203–212.  
<https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12447.x>

Henderson, P. A., & Southwood, R. (2016). *Ecological methods* (Fourth edition). John Wiley & Sons, Inc.

Kuo, T.-C., Mandal, S., Yamauchi, A., & Hsieh, C. (2016). Life history traits and exploitation affect the spatial mean-variance relationship in fish abundance. *Ecology*, 97(5), 1251–1259.  
<https://doi.org/10.1890/15-1270.1>

MacArthur, R. H. (1972). *Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species*. Princeton University Press.

Maynou, F., Olivar, M. P., & Emelianov, M. (2006). Patchiness of eggs, larvae and juveniles of European hake *Merluccius merluccius* from the NW Mediterranean. *Fisheries Oceanography*, 15(5), 390–401. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.2005.00398.x>

Mellin, C., Huchery, C., Caley, M. J., Meekan, M. G., & Bradshaw, C. J. A. (2010). Reef size and isolation determine the temporal stability of coral reef fish populations. *Ecology*, 91(11), 3138–3145. <https://doi.org/10.1890/10-0267.1>

Pan, R.-Y., Kuo, T.-C., & Hsieh, C. (2021). Hump-shaped relationship between aggregation tendency and body size within fish populations. *Ecography*, 44(9), 1418–1427.  
<https://doi.org/10.1111/ecog.05575>

Planque, B., Loots, C., Petitgas, P., Lindstrøm, U., & Vaz, S. (2011). Understanding what controls the spatial distribution of fish populations using a multi-model approach. *Fisheries Oceanography*, 20(1), 1–17. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.2010.00546.x>

Pulliam, H. R. (1988). Sources, Sinks, and Population Regulation. *The American Naturalist*, 132(5), 652–661.

Taylor, L. R. (1961). Aggregation, Variance and the Mean. *Nature*, 189(4766), Article 4766.  
<https://doi.org/10.1038/189732a0>

Taylor, R. A. J. (2019). *Taylor's power law: Order and pattern in nature* (1st edition). Elsevier.

Thomaz, S. M., Bini, L. M., & Bozelli, R. L. (2007). Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia*, 579(1), 1–13. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0285-y>

## **CAPÍTULO 1**

---

**VARIAÇÕES HIDROLÓGICAS NÃO INFLUENCIAM  
CONSISTENTEMENTE A AGREGAÇÃO ESPACIAL DE PEIXES EM UMA  
PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO**

1      **Variações hidrológicas não influenciam consistentemente a agregação espacial de peixes em**  
2                   **uma planície de inundação**

3

4      **Resumo**

- 5      1. Os estudos sobre os padrões de distribuição espacial de peixes têm sido realizados principalmente  
6               em ambientes marinhos. Assim, há uma escassez de trabalhos em ambientes continentais,  
7               especialmente aqueles que avaliam os fatores ambientais relacionados com as variações temporais  
8               dos níveis de agregação.
- 9      2. Utilizamos dados de abundância de peixes obtidos em um programa de pesquisa ecológica de  
10               longa duração (18 anos) na planície de inundação do Alto rio Paraná para avaliar se o nível  
11               hidrológico e a proporção de indivíduos imaturos influenciam o grau de agregação das populações  
12               de peixes nessa região.
- 13     3. Relacionamos dois índices de agregação (razão variância/média e índice de Morisita) com o nível  
14               hidrológico e consideramos, para os testes, quatro diferentes defasagens temporais e a proporção  
15               de indivíduos imaturos.
- 16     4. As populações de peixes apresentaram um padrão de distribuição agregado ao longo de todos os  
17               meses de coleta. Diferentemente do esperado, relações negativas e positivas entre a agregação e  
18               nível hidrológico, dependendo da espécie e do índice de agregação utilizado, foram encontradas.  
19               A proporção de indivíduos imaturos foi significativa relacionada com os níveis de agregação para  
20               poucas espécies.
- 21     5. Concluímos que não é possível generalizar a direção do efeito do nível hidrológico sobre a  
22               agregação. No entanto, os níveis de agregação de várias espécies foram determinados pelas  
23               maiores abundâncias na região mais preservada da planície de inundação do Alto rio Paraná.

24

25     **Palavras-chave:** ambientes aquáticos continentais; distribuição espacial; índices de agregação; pulso  
26     de inundação.

27

28     **Abstract**

29     1. Studies on the spatial distribution patterns of fish have been primarily conducted in marine  
30       environments. Thus, there is a scarcity of research in continental environments, particularly those  
31       evaluating environmental factors related to temporal variations in aggregation levels.

32     2. We used fish abundance data from a long-term ecological research program (18 years) in the  
33       Upper Paraná River floodplain to assess whether hydrological levels and the proportion of  
34       immature individuals influence the degree of aggregation of fish populations in this region.

35     3. We related two aggregation indices (variance-to-mean ratio and Morisita index) to the  
36       hydrological level at four different time lags and the proportion of immature individuals.

37     4. Fish populations exhibited an aggregated distribution pattern throughout all sampling months.  
38       Contrary to expectations, both negative and positive relationships between aggregation and  
39       hydrological level were found, depending on the species and the aggregation index used. While  
40       only a few species showed a significant relationship between the degree of aggregation and the  
41       proportion of immature individuals.

42     5. We conclude that it is not possible to generalize the direction of the effect of hydrological level  
43       on aggregation. However, for several species, the observed levels of aggregation were determined  
44       by higher abundances in the most preserved region of the floodplain of the Upper Paraná River.

45

46     **Keywords:** continental aquatic environments; spatial distribution; dispersion indexes; flood pulse.

47

48     **Introdução**

49         A formação de padrões de distribuição espacial de populações locais está diretamente  
50     relacionada com a dispersão de indivíduos em uma determinada região (Taylor, 2019). Por sua vez, a  
51     análise da distribuição espacial dos organismos é importante para os estudos sobre processos  
52     metapopulacionais, variação espacial na qualidade do habitat e ocupação das espécies (Cobain et al.,  
53     2019; Holt et al., 2002). Além disso, essa análise é essencial para o desenvolvimento de estratégias  
54     de conservação da biodiversidade, visto que, ao entender como as populações se distribuem  
55     espacialmente, é possível identificar áreas críticas para a conservação, prever respostas a mudanças  
56     ambientais e otimizar a gestão de recursos naturais (Ciannelli et al., 2013).

57         A distribuição espacial agregada, em contraste com a distribuição uniforme ou aleatória, é  
58     frequentemente observada em diversas escalas espaciais, grupos de organismos e tipos de  
59     ecossistemas (Maynou et al., 2006; Mellin et al., 2010; Methven et al., 2003; Taylor, 1961). Esse  
60     padrão pode ser explicado por diferentes mecanismos atuando simultaneamente. A heterogeneidade  
61     ambiental, por exemplo, é um fator determinante da agregação, pois os indivíduos tendem a se  
62     dispersarativamente para áreas mais adequadas (e.g., com maiores disponibilidades de recursos e  
63     com menores taxas de predação), considerando seus requisitos fisiológicos (Planque et al., 2011).  
64     Mesmo quando a dispersão ocorre passivamente, as condições ambientais ainda podem influenciar a  
65     agregação, uma vez que afetam as taxas de sobrevivência (Arevalo et al., 2023). Portanto, áreas  
66     ambientalmente adequadas, em comparação com outras menos adequadas, apresentariam maior  
67     densidade de indivíduos, seja pela dispersão ativa ou pela maior taxa de sobrevivência. Efeitos de  
68     Allee relacionados à sobrevivência também podem explicar a generalidade do padrão agregado.  
69     Particularmente, o risco de predação individual pode ser “diluído” com a agregação dos indivíduos  
70     (os chamados “dilution effect” ou “selfish herd effect”; Courchamp et al., 2008). Por exemplo, a  
71     agregação dos peixes ao formarem cardumes pode confundir predadores, aumentando a sobrevivência  
72     individual (Hartono et al., 2024).

73 Apesar da vasta literatura sobre padrões de distribuição espacial (ver revisão em Taylor, 2019),  
74 a escassez de estudos que exploram a dinâmica de agregação das populações de peixes em ambientes  
75 aquáticos continentais é notável, com a maioria das pesquisas concentrando-se principalmente em  
76 ambientes marinhos (Cobain et al., 2019; Kuo et al., 2016; Mellin et al., 2010; Methven et al., 2003;  
77 Pan et al., 2021). Por exemplo, Mellin et al. (2010) descobriram que a agregação média das  
78 populações de peixes nos recifes de coral diminui com o aumento da área do recife e aumenta com o  
79 isolamento do recife. Entretanto, tanto em ambientes aquáticos continentais como em ambientes  
80 marinhos, estudos sobre a dinâmica temporal dos níveis de agregação são escassos.

81 Variações do nível hidrológico são as principais forças ambientais que controlam a dinâmica  
82 ecológica em planícies de inundação (Junk et al., 1989). Considerando a agregação populacional,  
83 Bozelli et al. (2015) demonstraram, por exemplo, que as variações espaciais das densidades de  
84 espécies zooplânctônicas foram maiores durante os períodos de águas baixas do que nos períodos de  
85 águas altas. Esse padrão ocorre, provavelmente, porque as lagoas de uma planície de inundação ficam  
86 mais isoladas durante os períodos de águas baixas. Assim, a heterogeneidade ambiental promovida  
87 pelo isolamento causa a variação espacial das densidades dessas espécies, já que certas lagoas  
88 apresentam condições ambientais mais favoráveis do que outras. Além do isolamento durante o  
89 período de águas baixas, há também a redução das áreas das lagoas e o concomitante aumento da  
90 agregação nas espécies de peixes (Fernandes et al., 2009). Por outro lado, o período de águas altas  
91 além de facilitar a dispersão dos indivíduos ao aumentar a conectividade hidrológica, homogeneiza  
92 as condições ambientais (Thomaz et al., 2007). Assim, com a maior conectividade hidrológica e  
93 homogeneidade das condições ambientais, é esperado que a dispersão de populações de peixes para  
94 os diferentes habitats da planície seja facilitada, reduzindo os níveis de agregação.

95 Neste contexto, este estudo teve como objetivo examinar se o grau de agregação de populações  
96 de peixes da planície de inundação do Alto rio Paraná é influenciado pelo nível hidrológico. Além  
97 disso, como uma covariável relacionada com agregações reprodutivas, também avaliamos possíveis

98 efeitos da proporção de indivíduos imaturos na agregação espacial destas espécies. Esperamos que  
99 maiores níveis de agregação ocorram, em geral, durante os períodos de águas baixas do que nos  
100 períodos de águas altas. Como explicado acima, durante o período de águas baixas, os ambientes da  
101 planície de inundação são mais isolados e apresentam diferenças ambientais mais acentuadas  
102 (Thomaz et al., 2007) e, portanto, as abundâncias das espécies de peixes podem apresentar maiores  
103 variações espaciais. Por outro lado, durante o período de águas altas, a conectividade hidrológica  
104 entre os ambientes da planície de inundação tende a ser maior. Assim, com o aumento das taxas de  
105 dispersão das populações de peixes e homogeneidade ambiental, esperar-se-ia uma redução dos níveis  
106 de agregação. É esperado também que maiores proporções de indivíduos imaturos na população  
107 elevem o nível de agregação. Essa expectativa pode ser justificada considerando que áreas específicas  
108 da planície são utilizadas para reprodução (Barzotto et al., 2015; Bialetzki et al., 2005) e, portanto,  
109 podem apresentar maiores densidades de imaturos após o recrutamento, gerando maior agregação  
110 populacional. Finalmente, também avaliamos se há um efeito de defasagens temporais na relação  
111 entre agregação e nível hidrológico, uma vez que as alterações do nível hidrológico podem demorar  
112 alguns meses para afetar as populações de peixes (e.g., Espínola et al., 2016; Lobón-Cerviá, 2007).

113

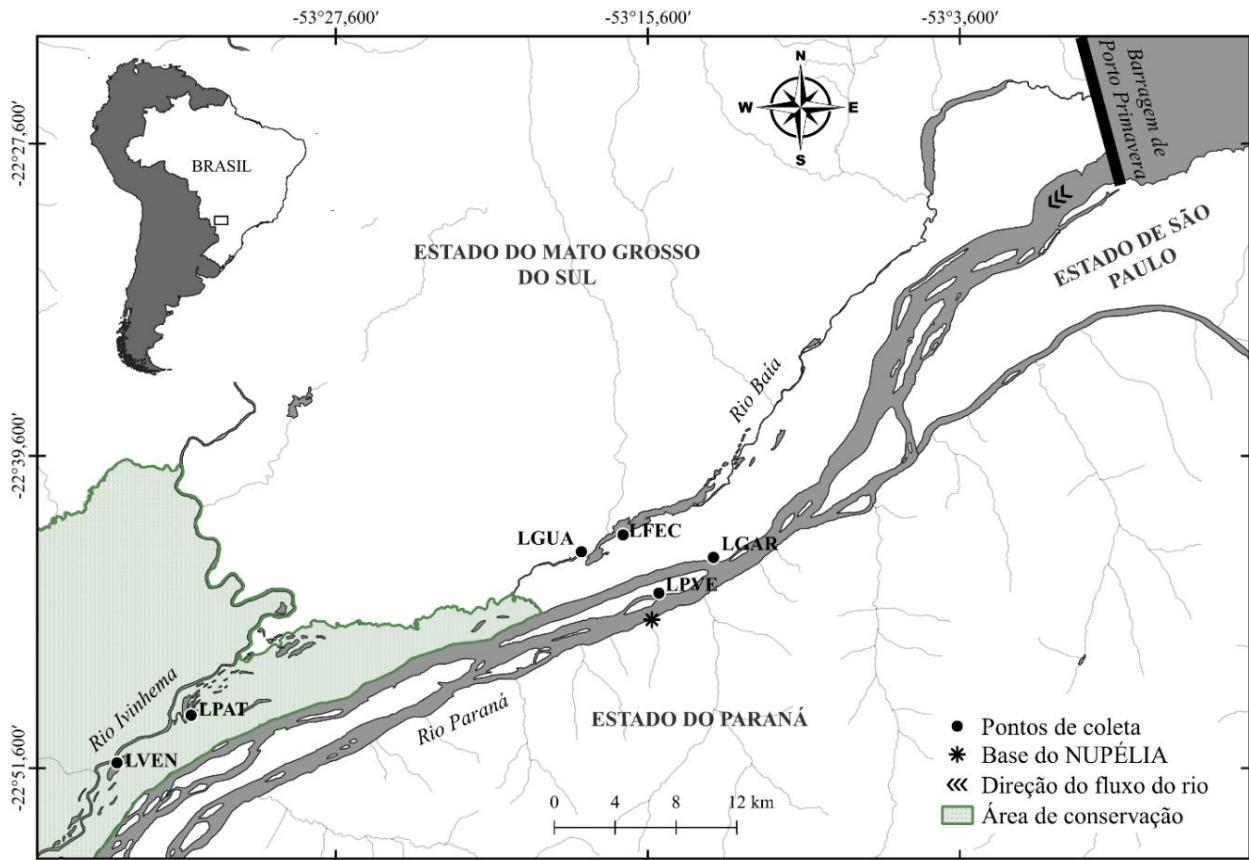
## 114 **Materiais e Métodos**

### 115 *Área de estudo*

116 O rio Paraná - com 4.695 km de extensão - é o segundo maior rio da América do Sul, formado  
117 pela confluência entre os rios Grande e Paranaíba na divisa dos estados de São Paulo, Minas Gerais  
118 e Mato Grosso do Sul (Agostinho et al., 1995). Sua planície de inundação em território brasileiro se  
119 estende por 230 km ao longo de sua margem direita, compreendida entre os reservatórios das usinas  
120 hidroelétricas de Itaipu e Porto Primavera (Agostinho et al., 2009). A faixa alagável pode variar entre  
121 3 e 8 km de largura, controlada principalmente pelo pulso de inundação dos rios Paraná e Ivinhema  
122 (Comunello et al., 2003; Souza-Filho & Fragal, 2013). Este estudo utilizou dados coletados em seis

123 lagoas associadas aos rios Paraná, Ivinhema e Baia, todas localizadas na planície de inundação do  
124 Alto rio Paraná (Figura 1).

125



126

127 **Figura 1.** Lagoas amostradas na planície de inundação do Alto rio Paraná, Brasil. LPAT – Lagoa dos  
128 Patos; LVEN – Lagoa Ventura; LGUA – Lagoa Guaraná; LFEC – Lagoa Fechada; LGAR – Lagoa  
129 das Garças; LPVE – Lagoa Pau Véio.

130

131 A variação do nível hidrológico nesta planície de inundação é fortemente regulada pelo grande  
132 número de barragens a montante, tanto no rio Paraná como em seus afluentes (Agostinho et al., 2009).  
133 Estas barragens provocaram, aproximadamente, uma redução de 40% da variação no nível  
134 hidrológico do rio Paraná desde meados da década de 60 até o final da década de 90, após o  
135 fechamento da barragem da usina hidroelétrica de Porto Primavera (Gubiani et al., 2007; ver também  
136 Zanon, 2021). Além disso, a construção destas barragens, especialmente a de Porto Primavera,

137 diminuiu a duração dos períodos de águas altas em aproximadamente metade dos dias comumente  
138 observados antes de sua construção (Souza-Filho, 2009). Entretanto, o rio Ivinhema é menos  
139 impactado pela regulação hidrológica do que os rios Paraná e Baía. Isso se deve à ausência de grandes  
140 barragens e ao fato de que parte do seu leito principal está inserida na área de proteção ambiental do  
141 Parque Estadual das Várzeas do Rio Ivinhema (Agostinho et al., 2009).

142

143 *Fontes dos dados*

144 Todos os dados utilizados neste estudo foram obtidos no âmbito do Programa de Pesquisas  
145 Ecológicas de Longa Duração (PELD) desenvolvido na planície de inundação do Alto rio Paraná  
146 (Sítio PIAP do PELD-CNPq). As coletas foram realizadas trimestralmente entre 2000 e 2017  
147 (geralmente nos meses de março, junho, setembro e dezembro). Em 2003 e 2017, as coletas foram  
148 realizadas somente nos meses de março e setembro, totalizando 68 meses de coleta. Para a coleta dos  
149 peixes foram utilizadas 11 redes de emalhe com 20 metros de comprimento e 1,5 metro de altura,  
150 cada qual com diferentes tamanhos de malhas (24, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 100, 120, 140, e 160 mm  
151 entre nós opostos). As baterias de redes (entre 2 e 3) permaneceram 24 horas na água e as despescas  
152 foram realizadas em intervalos de aproximadamente 8 horas (às 8h00min, 16h00min e 00h00min).

153 Os peixes capturados foram transportados para a Base Avançada do Núcleo de Pesquisas em  
154 Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (NUPÉLIA) da Universidade Estadual de Maringá (UEM). Em  
155 laboratório, os peixes foram identificados a nível de espécie a partir da literatura especializada (e.g.,  
156 Graça & Pavanelli, 2007; Ota et al., 2018). A abundância de cada espécie de peixe para cada amostra  
157 (i.e., local e mês de coleta; Figura 2) foi representada pela captura por unidade de esforço (CPUE;  
158 indivíduos/1000 m<sup>2</sup> de rede de espera expostas durante 24 horas). Após o cálculo da CPUE, para as  
159 análises subsequentes, selecionamos 49 espécies, dentre as 149 capturadas, que tiveram ao menos 30  
160 ocorrências durante os 68 meses de coleta, garantindo assim uma série temporal robusta para análise.

161 Os dados de nível hidrológico foram coletados diariamente no rio Paraná. O nível hidrológico  
162 foi mensurado com o auxílio de réguas limimétricas instaladas na Base Avançada do NUPÉLIA  
163 (município de Porto Rico, Paraná). Para este estudo, nós utilizamos as médias mensais do nível  
164 hidrológico. Embora seja reconhecida a contribuição do rio Ivinhema para dinâmica do nível  
165 fluviométrico na região, além dos impactos na amplitude de variação hidrológica causados pela  
166 construção das barragens a montante, o pulso de inundação do rio Paraná continua a controlar a  
167 ocorrência de inundações na planície como um todo (Comunello et al., 2003).

168 A proporção de indivíduos imaturos foi estimada, para cada espécie e mês de coleta, dividindo  
169 o número de indivíduos com tamanho igual ou inferior ao  $L_{50}$  (comprimento no qual 50% dos  
170 indivíduos de uma população estão aptos a reproduzir) pelo número total de indivíduos coletados. Os  
171 valores do tamanho de primeira maturação ( $L_{50}$ ) para cada espécie foram extraídos da literatura  
172 especializada, sendo preferencialmente provenientes de estudos conduzidos na bacia do rio Paraná  
173 (e.g., Suzuki et al., 2004). Utilizamos valores referentes a espécies pertencentes ao mesmo gênero  
174 para espécies que não apresentam estudos sobre o tamanho de primeira maturação (ver Tabela S1).

175

#### 176 *Índices de agregação*

177 Para cada mês de coleta  $t$  (variando entre 1 e 68) e considerando os dados de CPUE nas seis  
178 lagoas, nós utilizamos dois índices para calcular a agregação espacial: a razão variância/média e o  
179 índice de Morisita (Elliott, 1977; Taylor, 2019).

180 Primeiramente, para cada espécie de peixe, calculamos a média ( $\bar{x}$ ) e variância ( $s^2$ ) da CPUE  
181 entre as seis lagoas (Figura 2). Estas estatísticas foram então utilizadas para calcular a razão  $s^2/\bar{x}$  para  
182 cada mês de coleta. O índice de Morisita (IM) foi calculado utilizando a função “*dispmorisita*” do  
183 pacote “vegan” (Oksanen et al., 2022), no software estatístico R 4.3.2 (R Core Team, 2023). O índice  
184 de Morisita é dado por:

$$IM = n \frac{\sum x(x - 1)}{T(T - 1)}$$

186                onde o  $n$  é o número de locais (i.e., lagoas amostradas), o  $x$  é a abundância em um local de  
 187        amostragem (i.e., uma lagoa), e  $T$  é a soma da abundância dos locais ( $\sum x$ ).

188                Para ambos os índices, valores próximos a 1 indicam distribuições aleatórias, valores menores  
 189        que 1 indicam distribuições uniformes, e valores maiores que 1 indicam distribuições agregadas.  
 190        Utilizamos esses dois índices de agregação espacial para avaliar a estabilidade dos resultados frente  
 191        à escolha dos índices.

192                Níveis similares de agregação podem ser obtidos para diferentes distribuições dos valores de  
 193        CPUE entre as lagoas. Assim, avaliamos, para cada espécie e mês de coleta, quais lagoas, associadas  
 194        aos rios Ivinhema, Paraná e Baia, apresentaram os maiores valores de CPUE. A partir dessa análise,  
 195        quantificamos a frequência dos maiores valores de CPUE em cada rio, permitindo identificar em qual  
 196        rio cada espécie está mais agregada ao longo do tempo.

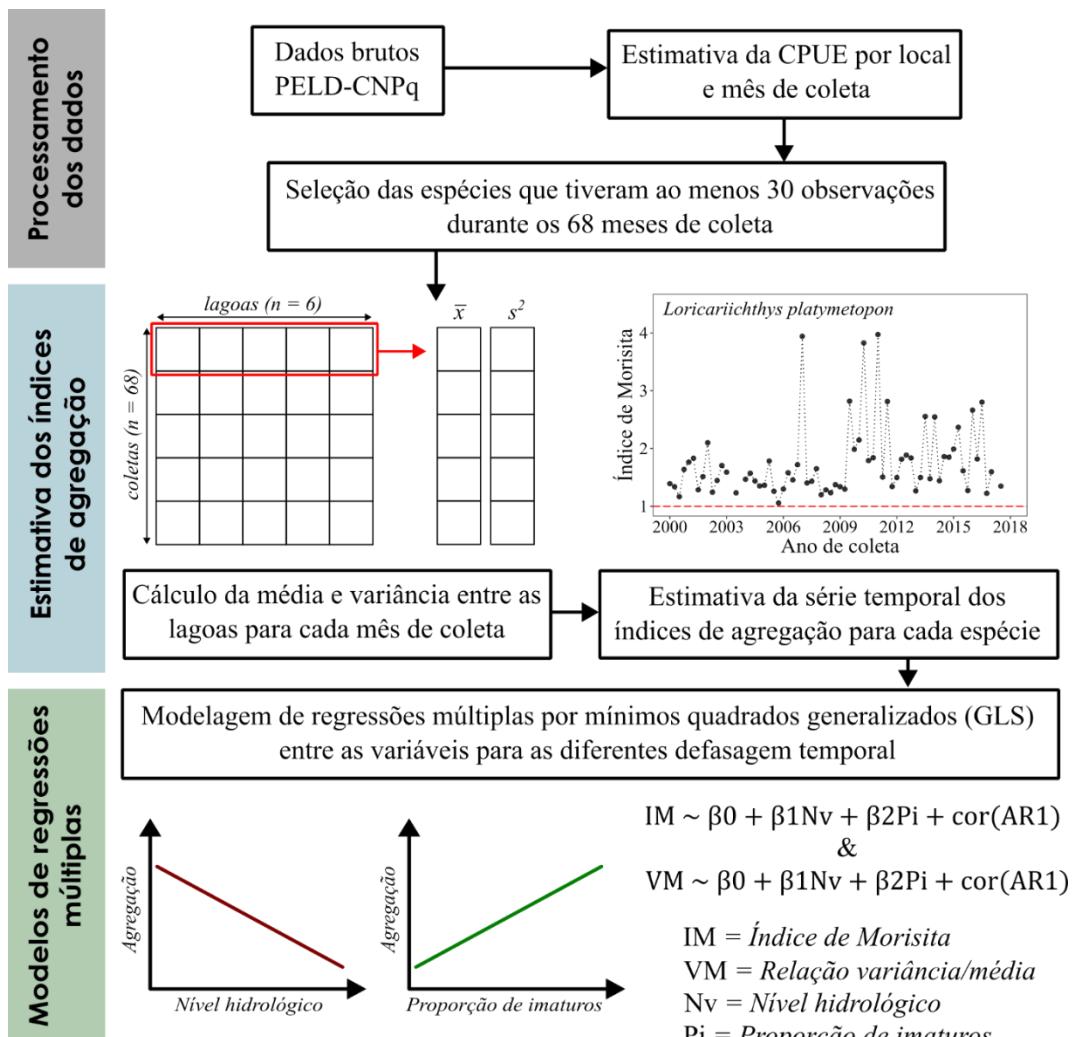
197

198        *Relação da agregação espacial com nível hidrológico e proporção de imaturos*

199                Utilizamos análises de regressões múltiplas por mínimos quadrados generalizados (GLS) para  
 200        examinar as relações entre a agregação espacial de cada espécie, o nível hidrológico do rio Paraná  
 201        em quatro defasagens temporais (zero, um, dois e três meses de atraso em relação ao mês coletado) e  
 202        a proporção de indivíduos imaturos (Figura 2). Os modelos foram construídos individualmente para  
 203        cada espécie e para cada índice de agregação (razão variância/média e índice de Morisita) como  
 204        variável resposta. As diferentes defasagens temporais do nível hidrológico foram consideradas  
 205        separadamente em cada modelo para evitar problemas de multicolinearidade entre as variáveis. Além  
 206        disso, calculamos o Fator de Inflação da Variância (VIF) entre o nível hidrológico e proporção de  
 207        imaturos para cada espécie. Para tanto, nós utilizamos a função “vif” do pacote “car” (Fox &  
 208        Weisberg, 2019). Os valores de VIF observados foram, em geral, menores que 2,0, indicando que os

209 resultados não foram influenciados por problemas de colinearidade. Assim, para cada espécie  
 210 estudada, foram gerados oito modelos diferentes, associando as quatro defasagens temporais com  
 211 cada um dos índices de agregação. Os índices de agregação e os níveis hidrológicos foram log-  
 212 transformados para reduzir os efeitos de observações discrepantes e normalizar as distribuições dos  
 213 resíduos. A proporção de indivíduos imaturos foi incluída para avaliar possíveis efeitos da reprodução  
 214 sazonal na agregação das espécies. Essa variável foi utilizada na tentativa diferenciar a agregação  
 215 resultante da escolha ativa de habitats pelos adultos daquela decorrente de eventos reprodutivos e da  
 216 deriva de larvas e juvenis para dentro das lagoas (Baumgartner et al., 2018).

217



218

219 **Figura 2.** Representação esquemática que ilustra a progressão dos procedimentos metodológicos de  
 220 análise dos dados. Setas indicam a sequência em que foram realizados os procedimentos.

221 Utilizamos o critério de informação de Akaike (AIC) para avaliar três estruturas de  
222 autocorrelação temporal nos modelos (segundo Zuur et al., 2009): sem estrutura de autocorrelação  
223 (AR0), estrutura de autocorrelação de primeira ordem (AR1) e estrutura de autocorrelação de segunda  
224 ordem (AR2). A estrutura de autocorrelação temporal do tipo AR1 foi selecionada por apresentar os  
225 menores valores do critério de informação de Akaike (AIC) para a maioria das espécies (ver Tabela  
226 S2 e S3). As regressões lineares múltiplas de mínimos quadrados generalizados foram realizadas com  
227 a função “*gls*” do pacote “*nlme*” (Pinheiro & Bates, 2023), enquanto o cálculo do critério de  
228 informação de Akaike (AIC) foi realizado com a função “*AIC*” do pacote base do R 4.3.2 (R Core  
229 Team, 2023). Por fim, exploramos se a direção do efeito do nível hidrológico sobre a agregação  
230 mudou de acordo com a classificação taxonômica a nível de família e o tipo de migração das espécies.  
231 As informações sobre o tipo de migração das espécies foram extraídas do estudo realizado por  
232 Oliveira et al. (2018). Todos os códigos do R utilizados para a análise dos dados estão disponíveis no  
233 repositório GitHub [<https://github.com/Jhonatan-Lima/Dissertation>].

234

## 235 **Resultados**

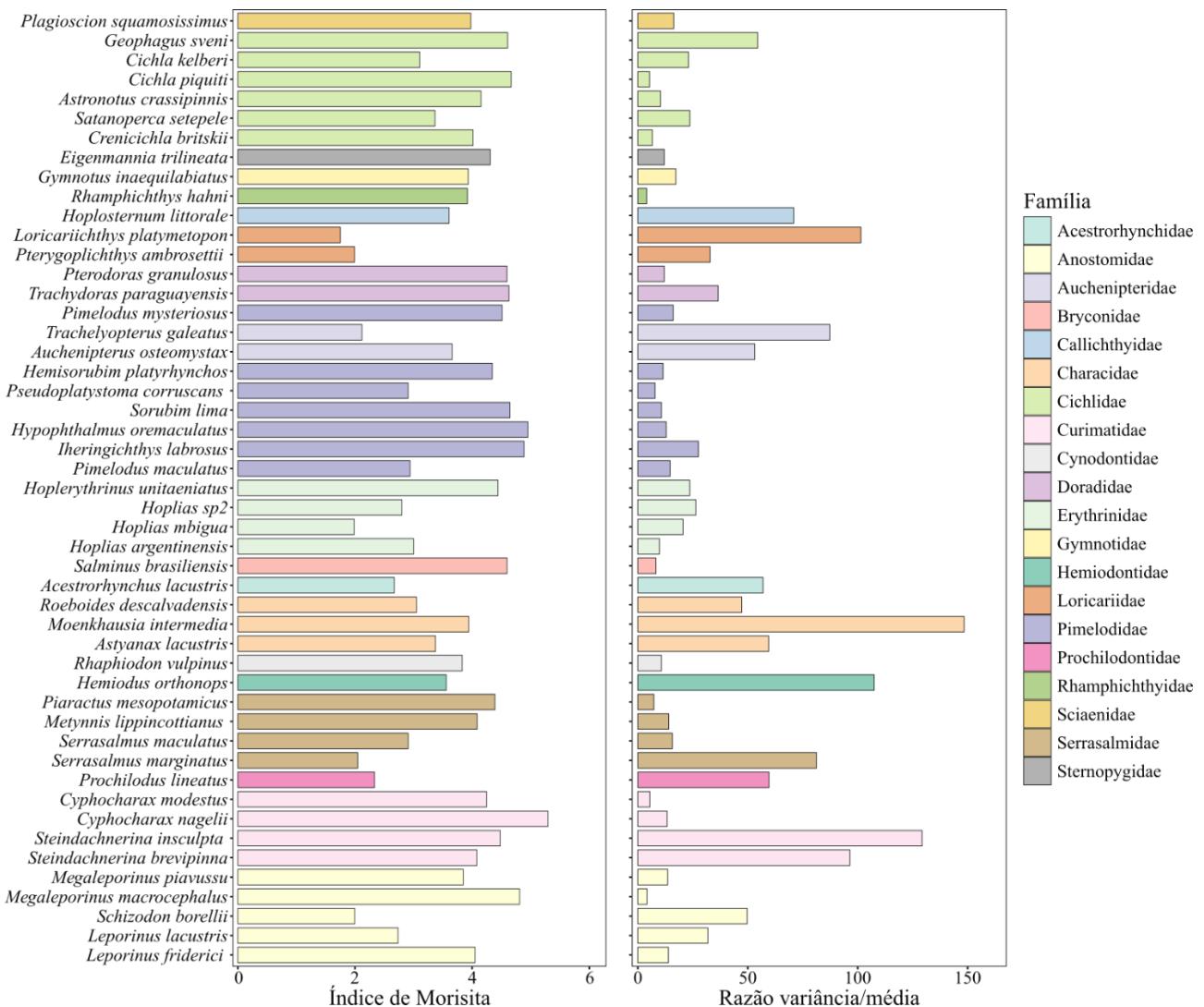
### 236 *Índices de agregação*

237 Os índices de agregação foram calculados para um conjunto de 49 espécies de peixes,  
238 distribuídas em 20 famílias e cinco ordens (Acanthuriformes, Cichliformes, Characiformes,  
239 Gymnotiformes e Siluriformes; ver Tabela S5). A correlação de Spearman entre o índice de Morisita  
240 e a razão variância/média variou entre -0,26 e 0,80, dependendo da espécie.

241 Os resultados dos índices de agregação revelaram um padrão consistente de distribuição  
242 espacial agregada ao longo do tempo (Tabela S5). Para a razão variância/média, observamos que a  
243 espécie com maior grau de agregação média entre os meses coletados foi *Moenkhausia intermedia*  
244 ( $148,41 \pm 380,20$ ; média  $\pm$  desvio padrão), enquanto a espécie com menor grau de agregação média  
245 foi *Rhamphichthys hahni* ( $3,99 \pm 1,68$ ). Por outro lado, *Cyphocharax nagelii* e *Loricariichthys*

246 *platypteron* apresentaram, respectivamente, o maior ( $5,29 \pm 1,30$ ) e o menor ( $1,75 \pm 0,63$ )  
 247 agregação média de acordo com o índice de Morisita (Figura 3).

248



249

250 **Figura 3.** Valores médios do índice de Morisita (esquerda) e razão variância/média (direita) para cada  
 251 espécie de peixe analisada neste estudo. A média de cada espécie foi calculada considerando as séries  
 252 temporais de cada índice (ver Tabela S5 para os valores mínimos e máximos). As famílias das espécies  
 253 são diferenciadas por cores.

254

255 Em geral, dentre as 49 espécies analisadas, 20, 17 e 12 espécies apresentaram maiores CPUE  
 256 nas lagoas associadas aos rios Ivinhema, Paraná e Baia, respectivamente (Tabela S4).  
 257 Especificamente, as espécies *Hemisorubim platyrhynchos*, *Megaleporinus piavussu*, *Prochilodus*

258 *lineatus*, *Pterodoras granulosus*, *Serrasalmus marginatus* e *Trachydoras paraguayensis*  
259 apresentaram maiores valores de CPUE nas lagoas do rio Ivinhema em pelo menos 40 dos 68 meses  
260 de coleta. *Crenicichla britskii*, *Cichla kelberi*, *Metynnus lippincottianus*, *Geophagus sveni*,  
261 *Steindachnerina insculpta* e *Satanoperca setepele* apresentaram maiores valores de CPUE nas lagoas  
262 associadas ao rio Paraná. Já as espécies *Astronotus crassipinnis*, *Gymnotus inaequilabiatus*,  
263 *Hoplosternum littorale*, *Leporinus lacustris* e *Pseudoplatystoma corruscans* agregaram-se  
264 principalmente nas lagoas associadas ao rio Baía (Tabela S4).

265

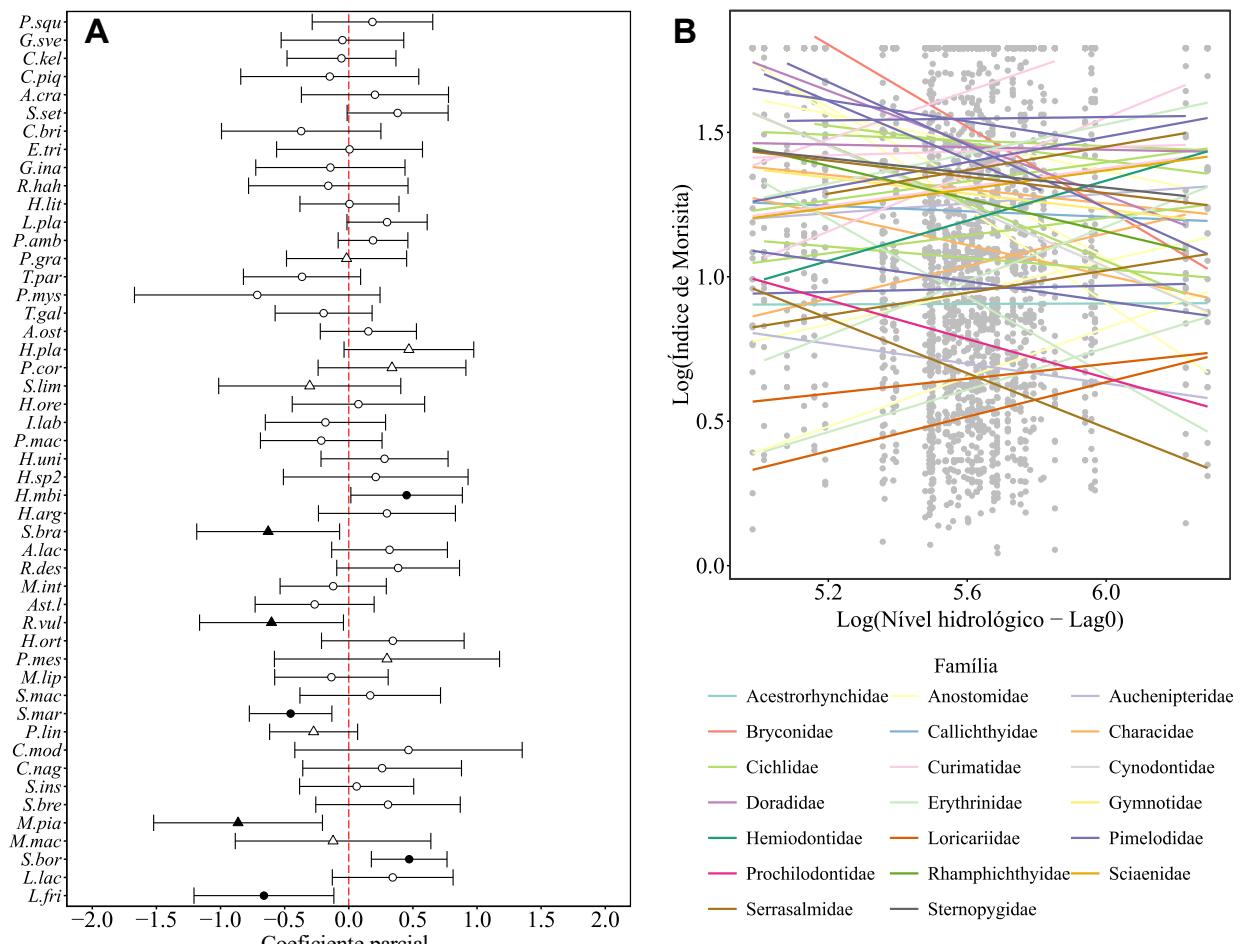
266 *Efeitos do nível hidrológico na agregação*

267 Independentemente do índice de agregação utilizado e considerando os modelos de cada  
268 defasagem temporal individualmente, as relações entre agregação e o nível hidrológico foram  
269 significativas apenas para algumas espécies (Figuras 4A e 5A). No entanto, ao considerar todas as  
270 defasagens temporais (ou seja, o resultado dos quatro modelos de defasagens temporais estudados),  
271 31 espécies apresentaram relações significativas entre agregação e nível hidrológico. Destas, 19  
272 espécies apresentaram uma relação significativa para o índice de Morisita (Figuras 4A e S1) e 20  
273 espécies para a razão variância/média (Figuras 5A e S2). Apenas oito espécies tiveram resultados  
274 significativos nas análises com ambos os índices: *Acestrorhynchus lacustris*, *Geophagus sveni*,  
275 *Hoplias mbigua*, *Leporinus friderici*, *Leporinus lacustris*, *Schizodon borellii*, *Trachydoras*  
276 *paraguayensis* e *Satanoperca setepele*. No entanto, destas oito espécies, cinco apresentaram direções  
277 opostas do efeito do nível hidrológico entre os dois índices. As exceções foram *L. lacustris*, *S. borellii*  
278 e *T. paraguayensis*, que mantiveram a mesma direção de efeito: efeito positivo para as duas primeiras  
279 espécies e negativo para a última.

280 Para o índice de Morisita, treze espécies apresentaram uma relação negativa entre a agregação  
281 e nível hidrológico, enquanto seis espécies apresentaram uma relação positiva (Figuras 4A e S1). A  
282 direção do efeito do nível hidrológico sobre a agregação foi consistente quando as espécies foram

283 agrupadas em famílias (Figura 4B). A relação entre agregação e nível hidrológico foi negativa para  
 284 Acestrorhynchidae, Bryconidae, Cynodontidae, Serrasalmidae, Doradidae e Pimelodidae. Por outro  
 285 lado, a relação entre agregação e nível hidrológico foi positiva para as espécies das famílias  
 286 Erythrinidae e Loricariidae. A relações foram tanto positivas quanto negativas para as espécies das  
 287 famílias Anostomidae e Cichlidae (Figuras 4 e S1). Após utilizar o critério de Bonferroni para  
 288 múltiplos testes, relações significativas entre o índice de Morisita e nível hidrológico (com um mês  
 289 de defasagem temporal) foram encontradas apenas para *Megaleporinus piavussu* e *Satanoperca*  
 290 *setepele*. A primeira demonstrou uma relação negativa e a segunda uma relação positiva (Figura S1).

291



292

293 **Figura 4.** (A) Coeficientes parciais das regressões entre o índice de Morisita e o nível hidrológico do  
 294 rio Paraná, considerando a ausência de defasagens temporais (Lag0). A linha vermelha tracejada

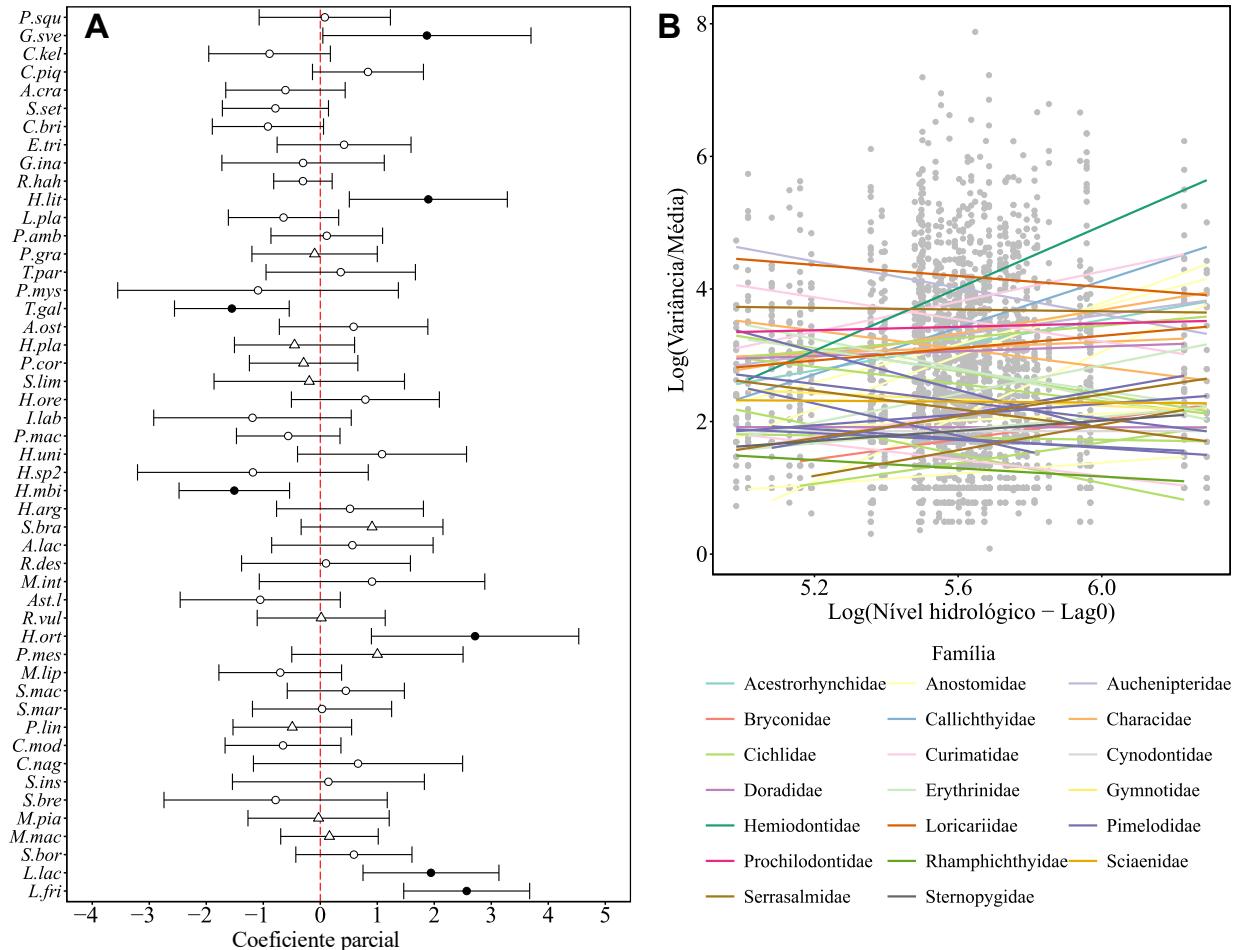
295 representa um coeficiente igual a zero, e as linhas horizontais indicam o intervalo de confiança de  
296 95% para os coeficientes. Os círculos representam espécies não migradoras, enquanto os triângulos  
297 representam espécies migradoras. Pontos preenchidos indicam valores significativos ( $P < 0,05$ ). Os  
298 nomes completos das espécies e suas abreviações estão listados na Tabela S5. O modelo completo  
299 também inclui a proporção de indivíduos imaturos (ver Figura 6). **(B)** Relações entre o logaritmo do  
300 índice de Morisita e o logaritmo do nível hidrológico sem defasagens temporais para cada espécie de  
301 peixe. As famílias das espécies de peixes estão representadas por diferentes cores.

302

303 Para a razão variância/média, o padrão observado foi similar ao índice de Morisita. Nove  
304 espécies apresentaram uma relação negativa entre a agregação e o nível hidrológico, enquanto onze  
305 espécies apresentaram uma relação positiva (Figuras 5A e S2). A direção do efeito foi, novamente,  
306 consistente entre as espécies dentro das famílias (Figura 5B). Especificamente, as famílias  
307 Erythrinidae, Gymnotidae, Rhamphichthyidae, Auchenipteridae, Doradidae e Sciaenidae  
308 apresentaram uma relação negativa. Em contraste, Acestrorhynchidae, Anostomidae, Hemiodontidae,  
309 Prochilodontidae e Callichthyidae mostraram uma relação positiva. As famílias Cichlidae e  
310 Serrasalmidae exibiram espécies com relações tanto positivas quanto negativas (Figuras 5 e S2). No  
311 entanto, após a aplicação do critério de Bonferroni, relações significativas e positivas entre razão  
312 variância/média e nível hidrológico foram encontradas apenas para *Hoplosternum littorale* e  
313 *Leporinus friderici* (Figura S2).

314 A relação entre o índice de Morisita e o nível hidrológico foi negativa para as espécies  
315 migradoras *Salminus brasiliensis*, *Pseudoplatystoma corruscans*, *Megaleporinus piavussu* e  
316 *Rhaphiodon vulpinus* (Figuras 4 e S1). Por outro lado, as espécies migradoras *Megaleporinus*  
317 *macrocephalus*, *Prochilodus lineatus* e *Piaractus mesopotamicus* apresentaram uma relação positiva  
318 utilizando a razão variância/média (Figuras 5 e S2).

319



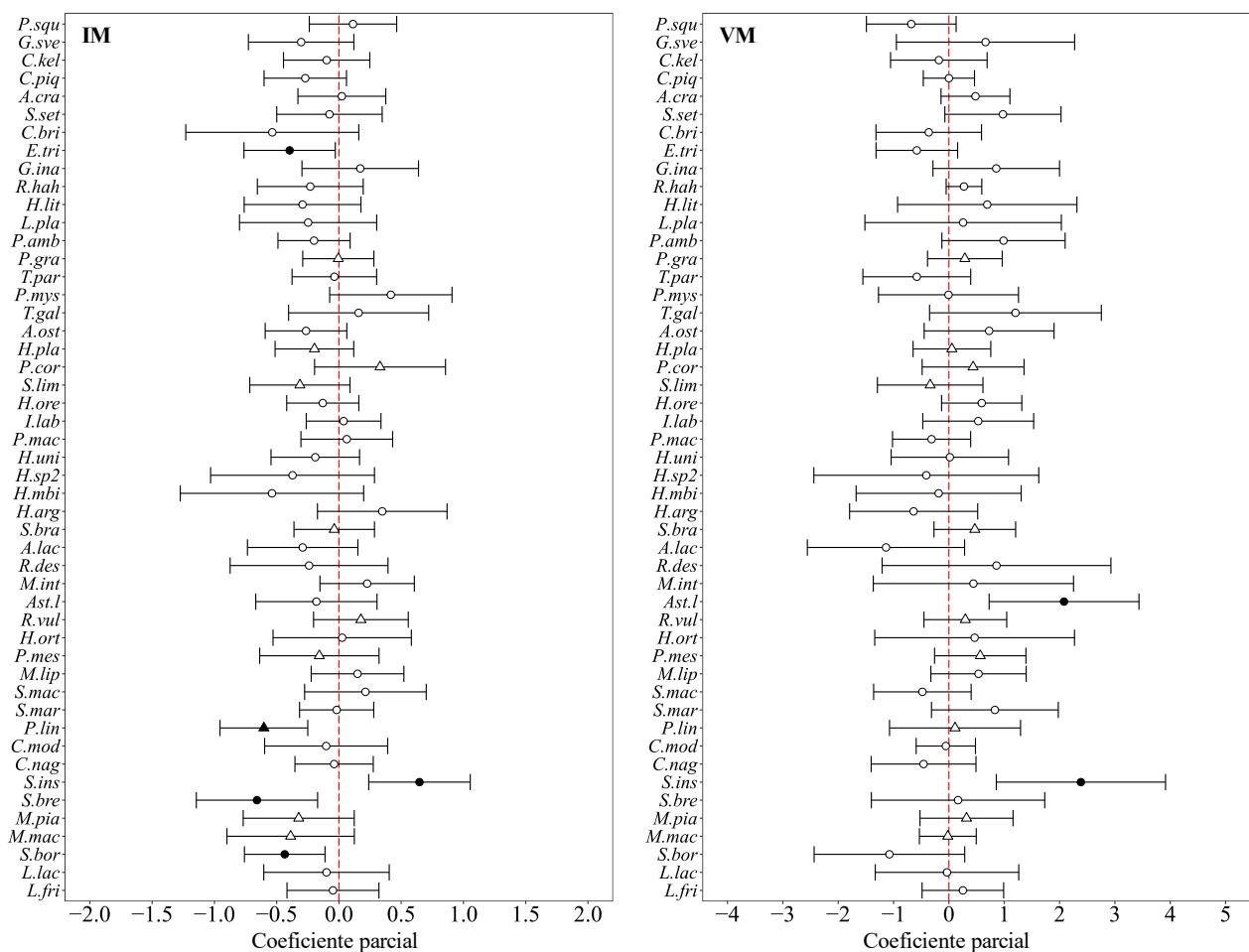
320

321 **Figura 5. (A)** Coeficientes parciais das regressões entre a razão variância/média e o nível hidrológico  
322 do rio Paraná, considerando a ausência de defasagens temporais (Lag0). A linha vermelha tracejada  
323 representa um coeficiente igual a zero, e as linhas horizontais indicam o intervalo de confiança de  
324 95% para os coeficientes. Os círculos representam espécies não migradoras, enquanto os triângulos  
325 representam espécies migradoras. Pontos preenchidos indicam valores significativos ( $P < 0,05$ ). Os  
326 nomes completos das espécies e suas abreviações estão listados na Tabela S5. O modelo completo  
327 também inclui a proporção de indivíduos imaturos (ver Figura 6). **(B)** Relações entre o logaritmo da  
328 razão variância/média e o logaritmo do nível hidrológico sem defasagens temporais para cada espécie  
329 de peixe. As famílias das espécies de peixes estão representadas por diferentes cores.

330

331 *Influência da proporção de imaturos na agregação*

332 Poucas espécies apresentaram uma relação significativa entre a agregação e a proporção de  
 333 indivíduos imaturos, independentemente do índice de agregação utilizado. Para o índice de Morisita,  
 334 *Eigenmannia trilineata*, *Prochilodus lineatus*, *Schizodon borellii* e *Steindachnerina brevipinna*  
 335 mostraram uma relação negativa entre proporção imaturos e a agregação, enquanto *Steindachnerina*  
 336 *insculpta* exibiu uma relação positiva. Para a razão variância/média, *Astyanax lacustris* e  
 337 *Steindachnerina insculpta* apresentaram uma relação positiva (Figura 6).



338

339 **Figura 6.** Coeficientes parciais das regressões entre a agregação e a proporção de indivíduos  
 340 imaturos, considerando a ausência de defasagens temporais (Lag0). Os resultados foram obtidos com  
 341 o índice de Morisita (à esquerda) e a razão variância/média (à direita). Os modelos completos também  
 342 incluem o nível hidrológico. A linha vermelha tracejada representa um coeficiente igual a zero, e as

343 linhas horizontais mostram os intervalos de confiança de 95% para os coeficientes. Os círculos  
344 representam espécies não migradoras, enquanto os triângulos indicam espécies migradoras. Pontos  
345 preenchidos destacam valores significativos ( $P < 0,05$ ). Os nomes completos das espécies e suas  
346 abreviações estão listados na Tabela S5.

347

348 **Discussão**

349 Nossos resultados evidenciaram que, independentemente do índice de agregação utilizado, as  
350 espécies de peixes estudadas exibiram um padrão de distribuição espacial agregado ao longo do  
351 tempo. A agregação é um padrão amplamente observado em estudos sobre populações de peixes  
352 (Cobain et al., 2019; Kuo et al., 2016; Maynou et al., 2006; Mellin et al., 2010; Methven et al., 2003;  
353 Pan et al., 2021). Além disso, mostramos que, para a maioria das espécies de peixes estudadas, as  
354 agregações ocorrem predominantemente em lagoas associadas ao rio Ivinhema. Provavelmente, este  
355 resultado pode ser explicado considerando os efeitos positivos do Parque Estadual das Várzeas do  
356 Rio Ivinhema sobre as populações de peixes (e.g., um tipo de efeito de transbordamento; Zolderdo et  
357 al., 2019) e a ausência de regulação hidrológica (Agostinho et al., 2004; Agostinho et al., 2009).

358 Nosso principal objetivo foi testar se os níveis de agregação das populações de peixes da  
359 planície de inundação do Alto rio Paraná estavam negativamente correlacionados com o nível  
360 hidrológico. No entanto, encontramos relações negativas (como esperado) e positivas (ao contrário  
361 do esperado). Essa variação foi observada independentemente do índice de agregação utilizado e da  
362 defasagem temporal testada. Além disso, após a aplicação do critério de Bonferroni, poucas espécies  
363 apresentaram resultados significativos. Nossa expectativa de uma relação positiva entre a agregação  
364 e a proporção de indivíduos imaturos também não foi corroborada para a maioria das espécies. Para  
365 as espécies que apresentaram relações significativas, a maioria mostrou correlações negativas com o  
366 índice de Morisita e correlações positivas com a razão variância/média.

367 De maneira geral, encontramos relações significativas entre a agregação dos peixes e o nível  
368 hidrológico em todas as defasagens temporais estudadas. Além disso, algumas espécies apresentaram  
369 relações significativas em mais de uma defasagem temporal. Estudos anteriores destacam a influência  
370 tardia do pulso de inundação na estrutura das comunidades, na diversidade funcional e na  
371 produtividade da pesca (Baumgartner et al., 2018; Castello et al., 2018; Chea et al., 2020). O mesmo  
372 efeito pode ocorrer, especialmente, na agregação de espécies com estratégias sazonais, com alta  
373 fecundidade, alta variação no recrutamento e fortemente relacionadas com mudanças ambientais  
374 (Winemiller, 2005). No entanto, o efeito da defasagem temporal pode depender da intensidade e da  
375 duração das cheias prévias, além das taxas de dispersão de diferentes espécies (Espínola et al., 2016).  
376 As relações significativas entre agregação e nível hidrológico em tempos anteriores também podem  
377 ocorrer devido ao tempo necessário para que processos ambientais locais atuem sobre as diferentes  
378 lagoas e causem a variação ou homogeneização na abundância, especialmente nas mais afastadas do  
379 canal do rio (Agostinho et al., 2009).

380 Nossos resultados indicaram que a direção do efeito do nível hidrológico sobre a agregação  
381 foi altamente variável, dependendo da espécie e do índice de agregação utilizado. As planícies de  
382 inundação são caracterizadas por grande conectividade hidrológica e homogeneização das condições  
383 abióticas e bióticas durante os períodos de águas altas (Bozelli et al., 2015; Gomes et al., 2012;  
384 Thomaz et al., 2007). Dessa forma, esperávamos que a maior conectividade nesses períodos resultasse  
385 em menores níveis de agregação, uma vez que a dispersão para diferentes ambientes da planície seria  
386 facilitada. Entretanto, a relação negativa entre nível hidrológico e agregação foi observada apenas  
387 para poucas espécies, tanto para o índice de Morisita como para a razão variância/média. Relações  
388 positivas também foram registradas para os dois índices, indicando maior agregação durante os  
389 períodos de águas altas. Uma possível explicação para essa relação inesperada inclui uma maior  
390 atração de indivíduos para fontes de alimento e abrigo que são espacialmente agregadas, como bancos  
391 de macrófitas aquáticas (Dias et al., 2017; Ritz et al., 2011). Além disso, o início do período de águas

392 altas é um gatilho reprodutivo para algumas espécies de peixes migradores na região (Oliveira et al.,  
393 2015; Suzuki et al., 2009), que podem formar cardumes reprodutivos e se deslocar pela planície de  
394 inundação (Agostinho et al., 2003; Angulo-Valencia et al., 2016), aumentando assim a agregação.

395 Diversos estudos têm demonstrado que o grau de agregação de peixes pode ser influenciado  
396 por uma variedade de fatores, incluindo o tamanho do corpo, o estágio de desenvolvimento, a  
397 proporção de indivíduos adultos na população e o nível de exploração pela pesca (Kuo et al., 2016;  
398 Maynou et al., 2006; Methven et al., 2003; Pan et al., 2021). Portanto, diante da variabilidade dos  
399 resultados observados e dos vários fatores que podem influenciar a agregação, concluímos que apenas  
400 o nível hidrológico não é suficiente para predizer o grau agregação das populações de peixes na  
401 planície de inundação do Alto rio Paraná.

402 O baixo poder do nível hidrológico em predizer o grau de agregação das populações de peixes  
403 pode ser atribuída, ao menos em parte, à frequência limitada de inundações que alcançaram o nível  
404 necessário para o transbordamento do rio Paraná para as áreas mais baixas da planície durante o  
405 período de estudo (Oliveira et al., 2020). Dessa forma, a escassez de grandes inundações dificulta a  
406 homogeneização das condições ambientais e comprometem a migração (reprodutivas e tróficas) das  
407 espécies. Além disso, a curta duração dos períodos de cheias pode ser um fator restritivo adicional, já  
408 que os períodos de cheias mais prolongados, superiores a 30 dias, exercem uma influência positiva  
409 na abundância de algumas espécies. Assim, a brevidade dos períodos de cheias resulta em menores  
410 abundâncias para as espécies (Oliveira et al., 2015), dificultando a captura dos padrões espaciais.

411 Poucas espécies apresentaram relações significativas entre proporção de indivíduos imaturos  
412 e agregação. Além disso, dentre estas, a maioria apresentou uma relação negativa, contrariando nossas  
413 expectativas de que indivíduos imaturos exibiriam maior agregação devido ao maior recrutamento  
414 em determinadas regiões da planície, resultante de eventos reprodutivos localizados (Barzotto et al.,  
415 2015; Reynalte-Tataje et al., 2011, 2013). Uma possível explicação para este resultado pode estar  
416 relacionada à diminuição na densidade de ovos e larvas das espécies de peixes da planície de

417 inunda o do Alto rio Paran  ap s o fechamento da barragem de Porto Primavera (Sanches et al.,  
418 2006), o que afetaria as taxas de recrutamento e, consequentemente, a frequ cia desses indiv duos.

419 Em resumo, nossos resultados destacam a complexidade do efeito do n vel hidrol gico sobre  
420 a agreg o de peixes na plan cie de inund o do Alto rio Paran . Apesar das expectativas de uma  
421 rela o negativa entre o n vel hidrol gico e a agreg o, observamos tanto padr es positivos quanto  
422 negativos, sugerindo a influ ncia de m ltiplos fatores. Nossos resultados demostram claramente que  
423 as popula es de peixes apresentam padr es agregados, embora com n veis temporalmente vari veis.  
424 Ademais, estes padr es emergem porque, ao longo do tempo, regi es espec ficas da plan cie tendem  
425 a apresentar maiores valores de CPUE para v rias das esp cies analisadas. Assim,  recomend vel  
426 que estudos futuros analisem se os locais de agreg o coincidem com reas de desova para m ltiplas  
427 esp cies (Erisman et al., 2017). Essas investiga es poder o fornecer informa es valiosas para  
428 identificar regi es priorit rias para a conserva o das popula es de peixes na plan cie de inund o  
429 do Alto rio Paran .

430

### 431 Refer ncias

- 432 Agostinho, A. A., Bonecker, C. C., & Gomes, L. C. (2009). Effects of water quantity on connectivity:  
433 The case of the upper Paran  River floodplain. *Ecohydrology & Hydrobiology*, 9(1), 99–113.  
434 <https://doi.org/10.2478/v10104-009-0040-x>
- 435 Agostinho, A. A., Gomes, L. C., Suzuki, H. I., & Julio-Junior, H. F. (2003). Migratory fishes of the  
436 upper Paran  River basin, Brazil. In *Migratory Fishes of South America: Biology, Fisheries*  
437 and Conservation Status (pp. 19–99). World Bank and IDRC.
- 438 Agostinho, A. A., Vazzoler, A. E. A. de M., & Thomaz, S. M. (1995). The High River Paran  Basin:  
439 Limnological and Ichthyological Aspects. In *Limnology in Brazil* (pp. 59–103). Brazilian  
440 Academy of Sciences.

- 441 Agostinho, A., Thomaz, S., & Gomes, L. (2004). Threats for biodiversity in the floodplain of the  
442 Upper Paraná River: Effects of hydrological regulation by dams. *Ecohydrology and*  
443 *Hydrobiology*, 4, 267–280.
- 444 Angulo-Valencia, M. A., Agostinho, A. A., Suzuki, H. I., da Luz-Agostinho, K. D. G., & Agostinho,  
445 C. S. (2016). Impoundments affect fish reproduction regardless of reproductive strategy.  
446 *Lakes & Reservoirs: Science, Policy and Management for Sustainable Use*, 21(4), 362–374.  
447 <https://doi.org/10.1111/lre.12151>
- 448 Arevalo, E., Cabral, H. N., Villeneuve, B., Possémé, C., & Lepage, M. (2023). Fish larvae dynamics  
449 in temperate estuaries: A review on processes, patterns and factors that determine recruitment.  
450 *Fish and Fisheries*, 24(3), 466–487. <https://doi.org/10.1111/faf.12740>
- 451 Barzotto, E., Sanches, P. V., Bialetzki, A., Orvati, L., & Gomes, L. C. (2015). Larvae of migratory  
452 fish (Teleostei: Ostariophysi) in the lotic remnant of the Paraná River in Brazil. *Zoologia*  
453 (*Curitiba*), 32, 270–280. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702015000400002>
- 454 Baumgartner, M. T., Oliveira, A. G. de, Agostinho, A. A., & Gomes, L. C. (2018). Fish functional  
455 diversity responses following flood pulses in the upper Paraná River floodplain. *Ecology of*  
456 *Freshwater Fish*, 27(4), 910–919. <https://doi.org/10.1111/eff.12402>
- 457 Bialetzki, A., Nakatani, K., Sanches, P. V., Baumgartner, G., & Gomes, L. C. (2005). Larval fish  
458 assemblage in the Baía River: Temporal and spatial patterns. *Environmental Biology of Fishes*,  
459 73(1), 37–47. <https://doi.org/10.1007/s10641-004-3795-3>
- 460 Bozelli, R. L., Thomaz, S. M., Padial, A. A., Lopes, P. M., & Bini, L. M. (2015). Floods decrease  
461 zooplankton beta diversity and environmental heterogeneity in an Amazonian floodplain  
462 system. *Hydrobiologia*, 753(1), 233–241. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2209-1>
- 463 Castello, L., Hess, L. L., Thapa, R., McGrath, D. G., Arantes, C. C., Renó, V. F., & Isaac, V. J. (2018).  
464 Fishery yields vary with land cover on the Amazon River floodplain. *Fish and Fisheries*,  
465 19(3), 431–440. <https://doi.org/10.1111/faf.12261>

- 466 Chea, R., Pool, T. K., Chevalier, M., Ngor, P., So, N., Winemiller, K. O., Lek, S., & Grenouillet, G.  
467 (2020). Impact of seasonal hydrological variation on tropical fish assemblages: Abrupt shift  
468 following an extreme flood event. *Ecosphere*, 11(12), e03303.  
469 <https://doi.org/10.1002/ecs2.3303>
- 470 Ciannelli, L., Fisher, J. A. D., Skern-Mauritzen, M., Hunsicker, M. E., Hidalgo, M., Frank, K. T., &  
471 Bailey, K. M. (2013). Theory, consequences and evidence of eroding population spatial  
472 structure in harvested marine fishes: A review. *Marine Ecology Progress Series*, 480, 227–  
473 243. <https://doi.org/10.3354/meps10067>
- 474 Cobain, M. R. D., Brede, M., & Trueman, C. N. (2019). Taylor's power law captures the effects of  
475 environmental variability on community structure: An example from fishes in the North Sea.  
476 *Journal of Animal Ecology*, 88(2), 290–301. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12923>
- 477 Comunello, É., Souza Filho, E., Rocha, P., & Nanni, M. (2003). *Dinâmica de inundação de áreas*  
478 *sazonalmente alagáveis na planície aluvial do Alto rio Paraná: Estudo preliminar*.
- 479 Courchamp, F., Berec, L., & Gascoigne, J. (2008). *Allee effects in ecology and conservation*. Oxford  
480 University Press.
- 481 Dias, R. M., da Silva, J. C. B., Gomes, L. C., & Agostinho, A. A. (2017). Effects of macrophyte  
482 complexity and hydrometric level on fish assemblages in a Neotropical floodplain.  
483 *Environmental Biology of Fishes*, 100(6), 703–716. <https://doi.org/10.1007/s10641-017-0597-y>
- 485 Elliott, J. M. (1977). *Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates*  
486 (2nd ed.). Freshwater Biological Assoc.
- 487 Erisman, B., Heyman, W., Kobara, S., Ezer, T., Pittman, S., Aburto-Oropeza, O., & Nemeth, R. S.  
488 (2017). Fish spawning aggregations: Where well-placed management actions can yield big  
489 benefits for fisheries and conservation. *Fish and Fisheries*, 18(1), 128–144.  
490 <https://doi.org/10.1111/faf.12132>

- 491 Espínola, L. A., Rabuffetti, A. P., Abrial, E., Amsler, M. L., Blettler, M. C. A., Paira, A. R., Simões,  
492 N. R., & Santos, L. N. (2016). Response of fish assemblage structure to changing flood and  
493 flow pulses in a large subtropical river. *Marine and Freshwater Research*, 68(2), 319–330.  
494 <https://doi.org/10.1071/MF15141>
- 495 Fernandes, R., Gomes, L. C., Pelicice, F. M., & Agostinho, A. A. (2009). Temporal organization of  
496 fish assemblages in floodplain lagoons: The role of hydrological connectivity. *Environmental  
497 Biology of Fishes*, 85(2), 99–108. <https://doi.org/10.1007/s10641-009-9466-7>
- 498 Fox, J., & Weisberg, S. (2019). An R Companion to Applied Regression. SAGE Publications.
- 499 Gomes, L. C., Bulla, C. K., Agostinho, A. A., Vasconcelos, L. P., & Miranda, L. E. (2012). Fish  
500 assemblage dynamics in a Neotropical floodplain relative to aquatic macrophytes and the  
501 homogenizing effect of a flood pulse. *Hydrobiologia*, 685(1), 97–107.  
502 <https://doi.org/10.1007/s10750-011-0870-6>
- 503 Graça, W., & Pavanelli, C. (2007). *Peixes da planície de inundação do Alto rio Paraná e áreas  
504 Adjacentes*. Eduem.
- 505 Gubiani, É. A., Gomes, L. C., Agostinho, A. A., & Okada, E. K. (2007). Persistence of fish  
506 populations in the upper Paraná River: Effects of water regulation by dams. *Ecology of  
507 Freshwater Fish*, 16(2), 191–197. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2006.00211.x>
- 508 Hartono, A. D., Nguyen, L. T. H., & Tạ, T. V. (2024). A stochastic differential equation model for  
509 predator-avoidance fish schooling. *Mathematical Biosciences*, 367, 109112.  
510 <https://doi.org/10.1016/j.mbs.2023.109112>
- 511 Holt, A. R., Gaston, K. J., & He, F. (2002). Occupancy-abundance relationships and spatial  
512 distribution: A review. *Basic and Applied Ecology*, 3(1), 1–13. [https://doi.org/10.1078/1439-1791-00083](https://doi.org/10.1078/1439-<br/>513 1791-00083)
- 514 Junk, W. J., Bayley, P., & Sparks, R. (1989). The Flood Pulse Concept in River-Floodplain Systems.  
515 *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, 106, 110–127.

- 516 Kuo, T.-C., Mandal, S., Yamauchi, A., & Hsieh, C. (2016). Life history traits and exploitation affect  
517 the spatial mean-variance relationship in fish abundance. *Ecology*, 97(5), 1251–1259.  
518 <https://doi.org/10.1890/15-1270.1>
- 519 Lobón-Cerviá, J. (2007). Numerical changes in stream-resident brown trout (*Salmo trutta*):  
520 Uncovering the roles of density-dependent and density-independent factors across space and  
521 time. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 64(10), 1429–1447.  
522 <https://doi.org/10.1139/f07-111>
- 523 Maynou, F., Olivar, M. P., & Emelianov, M. (2006). Patchiness of eggs, larvae and juveniles of  
524 European hake *Merluccius merluccius* from the NW Mediterranean. *Fisheries Oceanography*,  
525 15(5), 390–401. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.2005.00398.x>
- 526 Mellin, C., Huchery, C., Caley, M. J., Meekan, M. G., & Bradshaw, C. J. A. (2010). Reef size and  
527 isolation determine the temporal stability of coral reef fish populations. *Ecology*, 91(11),  
528 3138–3145. <https://doi.org/10.1890/10-0267.1>
- 529 Methven, D. A., Schneider, D. C., & Rose, G. A. (2003). Spatial pattern and patchiness during  
530 ontogeny: Post-settled *Gadus morhua* from coastal Newfoundland. *ICES Journal of Marine  
531 Science*, 60(1), 38–51. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2002.1315>
- 532 Oksanen, J., Simpson, G. L., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B.,  
533 Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoeecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker,  
534 B., Borcard, D., Carvalho, G., Chirico, M., Caceres, M. D., Durand, S., ... Weedon, J. (2022).  
535 *vegan: Community Ecology Package* (Version 2.6-4) [Computer software]. <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html>
- 537 Oliveira, A. G., Baumgartner, M. T., Gomes, L. C., Dias, R. M., & Agostinho, A. A. (2018). Long-  
538 term effects of flow regulation by dams simplify fish functional diversity. *Freshwater Biology*,  
539 63(3), 293–305. <https://doi.org/10.1111/fwb.13064>

- 540 Oliveira, A. G., Suzuki, H. I., Gomes, L. C., & Agostinho, A. A. (2015). Interspecific variation in  
541 migratory fish recruitment in the Upper Paraná River: Effects of the duration and timing of  
542 floods. *Environmental Biology of Fishes*, 98(5), 1327–1337. <https://doi.org/10.1007/s10641-014-0361-5>
- 544 Oliveira, A. G. de, Lopes, T. M., Angulo-Valencia, M. A., Dias, R. M., Suzuki, H. I., Costa, I. C. B.,  
545 & Agostinho, A. A. (2020). Relationship of Freshwater Fish Recruitment With Distinct  
546 Reproductive Strategies and Flood Attributes: A Long-Term View in the Upper Paraná River  
547 Floodplain. *Frontiers in Environmental Science*, 8.  
548 <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fenvs.2020.577181>
- 549 Ota, R. R., Deprá, G. de C., Graça, W. J. da, & Pavanelli, C. S. (2018). Peixes da planície de inundação  
550 do alto rio Paraná e áreas adjacentes: Revised, annotated and updated. *Neotropical  
551 Ichthyology*, 16, e170094. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20170094>
- 552 Pan, R.-Y., Kuo, T.-C., & Hsieh, C. (2021). Hump-shaped relationship between aggregation tendency  
553 and body size within fish populations. *Ecography*, 44(9), 1418–1427.  
554 <https://doi.org/10.1111/ecog.05575>
- 555 Planque, B., Loots, C., Petitgas, P., Lindstrøm, U., & Vaz, S. (2011). Understanding what controls the  
556 spatial distribution of fish populations using a multi-model approach. *Fisheries  
557 Oceanography*, 20(1), 1–17. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.2010.00546.x>
- 558 Pinheiro, J., & Bates, D. (2023). *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models* (Version 3.1-164)  
559 [Computer software]. <https://cran.r-project.org/web/packages/nlme/index.html>
- 560 R Core Team (2023). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for  
561 Statistical Computing, Vienna, Austria.
- 562 Reynalte-Tataje, D. A., Agostinho, A. A., & Bialetzki, A. (2013). Temporal and spatial distributions  
563 of the fish larval assemblages of the Ivinheima River sub-basin (Brazil). *Environmental  
564 Biology of Fishes*, 96(7), 811–822. <https://doi.org/10.1007/s10641-012-0073-7>

- 565 Reynalte-Tataje, D. A., Nakatani, K., Fernandes, R., Agostinho, A. A., & Bialetzki, A. (2011).  
566                   Temporal distribution of ichthyoplankton in the Ivinhema River (Mato Grosso do Sul State/  
567                   Brazil): Influence of environmental variables. *Neotropical Ichthyology*, 9, 427–436.  
568                   <https://doi.org/10.1590/S1679-62252011005000017>
- 569 Ritz, D. A., Hobday, A. J., Montgomery, J. C., & Ward, A. J. W. (2011). Chapter Four—Social  
570                   Aggregation in the Pelagic Zone with Special Reference to Fish and Invertebrates. In M.  
571                   Lesser (Ed.), *Advances in Marine Biology* (Vol. 60, pp. 161–227). Academic Press.  
572                   <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-385529-9.00004-4>
- 573 Sanches, P. V., Nakatani, K., Bialetzki, A., Baumgartner, G., Gomes, L. C., & Luiz, E. A. (2006).  
574                   Flow regulation by dams affecting ichthyoplankton: The case of the Porto Primavera Dam,  
575                   Paraná River, Brazil. *River Research and Applications*, 22(5), 555–565.  
576                   <https://doi.org/10.1002/rra.922>
- 577 Souza-Filho, E. E. (2009). Evaluation of the Upper Paraná River discharge controlled by reservoirs.  
578                   *Brazilian Journal of Biology*, 69, 707–716. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842009000300024>
- 580 Souza-Filho, E. E., & Fragal, E. H. (2013). A influência do nível fluviométrico sobre as variações de  
581                   área de água e da cobertura vegetal na planície do Alto rio Paraná. *Revista Brasileira de  
582                   Geomorfologia*, 14(1). <https://doi.org/10.20502/rbg.v14i1.378>
- 583 Suzuki, H. I., Agostinho, A. A., Bailly, D., Gimenes, M. F., Júlio-Junior, H. F., & Gomes, L. C. (2009).  
584                   Inter-annual variations in the abundance of young-of-the-year of migratory fishes in the Upper  
585                   Paraná River floodplain: Relations with hydrographic attributes. *Brazilian Journal of Biology*,  
586                   69, 649–660. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842009000300019>
- 587 Suzuki, H. I., Vazzoler, A. E. A. D. M., Marques, E. E., Lizama, A. P., & Inada, P. (2004).  
588                   Reproductive ecology of the fish assemblages. In *The upper Paraná River and its floodplain:  
589                   Physical aspects, ecology and conservation* (pp. 271–291). Backhuys Publishers.

- 590 Taylor, L. R. (1961). Aggregation, Variance and the Mean. *Nature*, 189(4766), Article 4766.
- 591 https://doi.org/10.1038/189732a0
- 592 Taylor, R. A. J. (2019). *Taylor's power law: Order and pattern in nature* (1st edition). Elsevier.
- 593 Thomaz, S. M., Bini, L. M., & Bozelli, R. L. (2007). Floods increase similarity among aquatic habitats  
594 in river-floodplain systems. *Hydrobiologia*, 579(1), 1–13. https://doi.org/10.1007/s10750-  
595 006-0285-y
- 596 Winemiller, K. O. (2005). Life history strategies, population regulation, and implications for fisheries  
597 management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62(4), 872–885.  
598 https://doi.org/10.1139/f05-040
- 599 Zolderdo, A. J., Abrams, A. E. I., Reid, C. H., Suski, C. D., Midwood, J. D., & Cooke, S. J. (2019).  
600 Evidence of fish spillover from freshwater protected areas in lakes of eastern Ontario. *Aquatic  
601 Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 29(7), 1106–1122.  
602 https://doi.org/10.1002/aqc.3155
- 603 Zanon, J. (2021). Annual cycle dampening and decrease in predictability of water level fluctuations  
604 in a dam-regulated Neotropical floodplain. *Hydrobiologia*, 848, 1–15.  
605 https://doi.org/10.1007/s10750-021-04656-0
- 606 Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). *Mixed effects models and  
607 extensions in ecology with R*. Springer. https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6

## Material suplementar

**Tabela S1.** Tamanho de primeira maturação (L50) utilizados para estimar a proporção de indivíduos imaturos para as espécies de peixes da planície de inundação do Alto rio Paraná. Os valores de tamanho variam entre comprimento padrão ou total, não sendo possível determinar qual na maioria dos casos.

Espécie	L50	Referência	Observações
<i>Acestrorhynchus lacustris</i>	11,85	Suzuki et al., 2004	-
<i>Leporinus friderici</i>	14,65	Suzuki et al., 2004	-
<i>Leporinus lacustris</i>	9,40	Suzuki et al., 2004	-
<i>Megaleporinus macrocephalus</i>	18,85	Suzuki et al., 2004	Referente a <i>M. piavussu</i>
<i>Megaleporinus piavussu</i>	18,85	Suzuki et al., 2004	-
<i>Schizodon borellii</i>	16,20	Suzuki et al., 2004	-
<i>Salminus brasiliensis</i>	35,10	Suzuki et al., 2004	-
<i>Astyanax lacustris</i>	3,90	Suzuki et al., 2004	-
<i>Moenkhausia intermedia</i>	3,95	Suzuki et al., 2004	-
<i>Roeboides descalvadensis</i>	4,10	Suzuki et al., 2004	-
<i>Cyphocharax modestus</i>	7,40	Suzuki et al., 2004	-
<i>Cyphocharax nagelii</i>	7,95	Suzuki et al., 2004	-
<i>Steindachnerina brevipinna</i>	6,75	Suzuki et al., 2004	-
<i>Steindachnerina insculpta</i>	5,00	Suzuki et al., 2004	-
<i>Rhaphiodon vulpinus</i>	31,25	Suzuki et al., 2004	-
<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i>	15,25	Suzuki et al., 2004	-
<i>Hoplias mbigua</i>	15,80	Suzuki et al., 2004	Referente a <i>H. malabaricus</i>
<i>Hoplias argentinensis</i>	15,80	Suzuki et al., 2004	Referente a <i>H. malabaricus</i>
<i>Hoplias sp2</i>	15,80	Suzuki et al., 2004	Referente a <i>H. malabaricus</i>
<i>Hemiodus orthonops</i>	17,30	Agostinho et al., 2015	-
<i>Prochilodus lineatus</i>	22,65	Suzuki et al., 2004	-
<i>Metynnism lippincottianus</i>	11,00	Brazão et al., 2017	Referente a <i>M. maculatus</i>
<i>Piaractus mesopotamicus</i>	34,40	Barbosa et al., 2022	-
<i>Serrasalmus maculatus</i>	10,30	Suzuki et al., 2004	-
<i>Serrasalmus marginatus</i>	11,85	Suzuki et al., 2004	-
<i>Gymnotus inaequilabiatus</i>	18,75	Suzuki et al., 2004	-
<i>Rhamphichthys hahni</i>	40,60	Suzuki et al., 2004	-
<i>Eigenmannia trilineata</i>	10,40	Vazzoler, 1996	-
<i>Auchenipterus osteomystax</i>	15,00	Suzuki et al., 2004	-
<i>Trachelyopterus galeatus</i>	11,05	Suzuki et al., 2004	-
<i>Hoplosternum littorale</i>	8,30	Vazzoler, 1996	-
<i>Pterodoras granulosus</i>	24,80	Suzuki et al., 2004	-
<i>Trachydoras paraguayensis</i>	6,35	Suzuki et al., 2004	-
<i>Loricariichthys platymetopon</i>	15,10	Suzuki et al., 2004	-
<i>Pterygoplichthys ambrosetii</i>	24,20	Suzuki et al., 2004	-
<i>Hemisorubim platyrhynchos</i>	27,80	Suzuki et al., 2004	-
<i>Hypophthalmus oremaculatus</i>	24,55	Suzuki et al., 2004	Referente a <i>H. edentatus</i>

<i>Iheringichthys labrosus</i>	12,55	Suzuki et al., 2004	-
<i>Pimelodus maculatus</i>	15,25	Suzuki et al., 2004	-
<i>Pimelodus mysteriosus</i>	15,25	Suzuki et al., 2004	Referente a <i>P. maculatus</i>
<i>Pseudoplatystoma corruscans</i>	58,10	Suzuki et al., 2004	-
<i>Sorubim lima</i>	22,70	Suzuki et al., 2004	-
<i>Astronotus crassipinnis</i>	13,70	Sánchez-Botero & Araújo-Lima, 2001	-
<i>Cichla kelberi</i>	17,95	Suzuki et al., 2004	-
<i>Cichla piquiti</i>	22,50	Luiz et al., 2011	-
<i>Crenicichla britskii</i>	6,90	Suzuki et al., 2004	-
<i>Geophagus sveni</i>	8,20	Santos & Fontoura, 2000	Referente a <i>G. brasilienses</i>
<i>Satanoperca setepele</i>	8,05	Suzuki et al., 2004	-
<i>Plagioscion squamosissimus</i>	17,95	Suzuki et al., 2004	-

## Referências Tabela S1

- Agostinho, A. A., Suzuki, H. I., Fugi, R., Alves, D. C., Tonella, L. H., & Espindola, L. A. (2015). Ecological and life history traits of *Hemiodus orthonops* in the invasion process: Looking for clues at home. *Hydrobiologia*, 746(1), 415–430. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2030-2>
- Barbosa, L. M., Costa, R. M. R. da, Muniz, C. C., & Mateus, L. A. de F. (2022). Tamanho da primeira maturação de duas espécies de interesse pesqueiro na bacia do Alto Rio Paraguai: subsídios para o estabelecimento do tamanho mínimo de captura. *Biodiversidade*, 21(2), 46-57.
- Brazão, M. L., Castro, P. M. G., & Silva, M. H. C. (2017). Contribuição ao estudo de *Metynnis maculatus* (Pacu-CD) no reservatório de Três Irmãos, Baixo Tietê: Estrutura populacional e aspectos reprodutivos. *Em XII Reunião Científica do Instituto de Pesca* (Vol. 1, p. 5–7).
- Luiz, T. F., Velludo, M. R., Peret, A. C., Rodrigues-Filho, J. L., & Peret, A. M. (2011). Diet, reproduction and population structure of the introduced Amazonian fish *Cichla piquiti* (Perciformes: Cichlidae) in the Cachoeira Dourada reservoir (Paranaiba River, Central Brazil). *Revista de Biologia Tropical*, 59(2), 727–741.
- 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 Amazônica*, 31, 437–437. <https://doi.org/10.1590/1809-43922001313447>

Santos, G. O., & Fontoura, N. F. (2000). Dinâmica reprodutiva de *Geophagus brasiliensis* (Quoy & Gaimard, 1824), no açude Águas Belas, Viamão, Rio Grande do Sul. (Teleostei — Cichlidae). *Pesquisa Agropecuária Gaúcha*, 6(1).

Suzuki, H. I., Vazzoler, A. E. A. D. M., Marques, E. E., Lizama, A. P., & Inada, P. (2004). Reproductive ecology of the fish assemblages. In *The upper Paraná River and its floodplain: Physical aspects, ecology and conservation* (p. 271–291). Backhuys Publishers.

Vazzoler, A. E. A. D. M. (1996). *Biologia Da Reprodução De Peixes Teleósteos: Teoria E Pratica*. Eduem.

**Tabela S2.** Valores de  $\Delta\text{AIC}$  para os modelos com o Índice de Morisita como variável resposta, testando diferentes estruturas de autocorrelação temporal: AR0 (sem estrutura de autocorrelação), AR1 (autocorrelação de primeira ordem) e AR2 (autocorrelação de segunda ordem). Os modelos competidores ( $\Delta\text{AIC} < 2$ ) estão destacados em negrito.

Espécies	Lag0			Lag1			Lag2			Lag3		
	AR0	AR1	AR2									
A.cra	<b>0,00</b>	<b>0,94</b>	<b>1,62</b>	<b>0,00</b>	<b>1,35</b>	<b>1,08</b>	<b>0,00</b>	<b>1,39</b>	<b>1,90</b>	<b>0,00</b>	<b>1,65</b>	2,49
A.lac	5,31	<b>0,00</b>	<b>1,82</b>	3,21	<b>0,00</b>	<b>1,16</b>	2,96	<b>0,50</b>	<b>0,00</b>	3,64	<b>1,23</b>	<b>0,00</b>
A.ost	<b>0,00</b>	<b>1,34</b>	<b>1,97</b>	<b>0,00</b>	<b>0,96</b>	2,06	<b>0,00</b>	<b>0,97</b>	<b>1,69</b>	<b>0,00</b>	<b>1,05</b>	<b>1,80</b>
Ast.l	<b>0,00</b>	<b>1,82</b>	3,75	<b>0,00</b>	<b>1,85</b>	3,80	<b>0,00</b>	<b>1,24</b>	3,24	<b>0,00</b>	<b>1,40</b>	3,40
C.bri	<b>0,00</b>	<b>1,53</b>	3,48	<b>0,00</b>	<b>1,71</b>	3,62	<b>0,00</b>	<b>1,76</b>	3,68	<b>0,00</b>	<b>1,78</b>	3,73
C.kel	2,55	<b>0,55</b>	<b>0,00</b>	<b>1,54</b>	<b>0,20</b>	<b>0,00</b>	<b>1,58</b>	<b>0,14</b>	<b>0,00</b>	<b>1,60</b>	<b>0,20</b>	<b>0,00</b>
C.mod	<b>0,00</b>	<b>1,99</b>	2,85	<b>0,00</b>	<b>2,00</b>	2,62	<b>0,00</b>	<b>1,98</b>	3,03	<b>0,00</b>	<b>2,00</b>	3,00
C.nag	<b>0,00</b>	<b>0,84</b>	2,44	<b>0,00</b>	<b>0,28</b>	<b>1,97</b>	<b>0,00</b>	<b>0,51</b>	2,39	<b>0,00</b>	<b>0,12</b>	<b>1,97</b>
C.piq	<b>0,00</b>	<b>0,92</b>	2,19	<b>0,00</b>	<b>0,23</b>	<b>1,75</b>	<b>0,00</b>	<b>0,15</b>	<b>1,40</b>	<b>0,00</b>	<b>0,83</b>	<b>1,90</b>
E.tri	2,11	<b>0,00</b>	<b>0,97</b>	2,94	<b>0,00</b>	<b>1,34</b>	3,52	<b>0,00</b>	<b>1,35</b>	2,70	<b>0,00</b>	<b>0,98</b>
G.ina	<b>0,00</b>	<b>2,00</b>	3,64	<b>0,00</b>	<b>2,00</b>	3,50	<b>0,00</b>	<b>2,00</b>	3,36	<b>0,00</b>	<b>1,99</b>	3,49
G.sve	<b>0,00</b>	<b>1,68</b>	3,65	<b>0,00</b>	<b>1,82</b>	3,79	<b>0,00</b>	<b>1,91</b>	3,91	<b>0,00</b>	<b>1,92</b>	3,54
H.lit	<b>0,80</b>	<b>1,83</b>	<b>0,00</b>	<b>0,65</b>	<b>1,75</b>	<b>0,00</b>	<b>0,38</b>	<b>1,63</b>	<b>0,00</b>	<b>0,83</b>	2,29	<b>0,00</b>
H.mbi	<b>0,00</b>	<b>0,62</b>	<b>1,94</b>	<b>0,00</b>	<b>1,32</b>	2,23	<b>0,56</b>	<b>0,00</b>	<b>0,24</b>	<b>0,00</b>	<b>0,31</b>	<b>0,88</b>
H.ore	<b>0,00</b>	<b>0,69</b>	<b>0,37</b>	<b>0,00</b>	<b>0,67</b>	<b>0,03</b>	<b>0,00</b>	<b>1,15</b>	<b>0,91</b>	<b>0,00</b>	<b>1,00</b>	<b>0,99</b>
H.ort	<b>0,00</b>	<b>1,55</b>	3,36	<b>0,00</b>	<b>1,58</b>	<b>1,92</b>	<b>0,00</b>	<b>1,59</b>	<b>1,34</b>	<b>0,00</b>	<b>1,26</b>	<b>1,11</b>
H.pla	<b>1,52</b>	<b>1,23</b>	<b>0,00</b>	<b>0,22</b>	<b>0,97</b>	<b>0,00</b>	<b>0,00</b>	<b>0,80</b>	<b>1,21</b>	<b>0,51</b>	<b>0,00</b>	<b>0,51</b>
H.uni	<b>0,00</b>	<b>1,99</b>	<b>1,80</b>	<b>0,00</b>	<b>1,95</b>	<b>1,48</b>	2,79	4,54	<b>0,00</b>	<b>1,01</b>	2,77	<b>0,00</b>
H.sp2	6,33	<b>0,00</b>	<b>0,32</b>	4,59	<b>0,00</b>	<b>1,39</b>	4,71	<b>0,00</b>	<b>1,50</b>	4,15	<b>0,00</b>	<b>1,10</b>
H.arg	<b>0,00</b>	<b>0,60</b>	<b>1,05</b>	<b>0,00</b>	<b>0,68</b>	<b>1,33</b>	<b>0,00</b>	<b>0,63</b>	<b>0,21</b>	<b>1,00</b>	<b>1,04</b>	<b>0,00</b>
I.lab	<b>0,00</b>	<b>1,97</b>	3,76	<b>0,00</b>	<b>1,88</b>	3,60	<b>0,00</b>	<b>2,00</b>	3,98	<b>0,00</b>	<b>1,97</b>	3,38
L.fri	<b>0,00</b>	<b>1,94</b>	3,12	<b>0,00</b>	<b>1,58</b>	3,44	<b>0,00</b>	<b>1,79</b>	<b>1,92</b>	<b>0,00</b>	<b>1,89</b>	<b>0,45</b>
L.lac	<b>0,00</b>	<b>1,42</b>	3,18	<b>0,00</b>	<b>0,86</b>	2,84	<b>0,00</b>	<b>1,12</b>	2,66	<b>0,00</b>	<b>1,01</b>	2,50

L.pla	<b>0,00</b>	<b>1,39</b>	<b>0,99</b>	<b>0,00</b>	<b>1,22</b>	<b>0,67</b>	<b>0,00</b>	<b>1,62</b>	<b>0,57</b>	<b>0,00</b>	<b>1,88</b>	<b>0,86</b>
M.int	<b>0,00</b>	<b>1,98</b>	<b>1,69</b>	<b>0,00</b>	<b>1,98</b>	<b>1,21</b>	<b>0,00</b>	<b>1,97</b>	<b>1,77</b>	<b>0,00</b>	<b>1,96</b>	2,41
M.lip	<b>0,00</b>	<b>1,98</b>	<b>0,56</b>	<b>0,00</b>	<b>1,96</b>	<b>0,63</b>	<b>0,89</b>	2,62	<b>0,00</b>	<b>0,98</b>	2,70	<b>0,00</b>
M.mac	<b>0,00</b>	<b>1,97</b>	3,95	<b>0,00</b>	<b>1,97</b>	3,82	<b>0,00</b>	<b>1,96</b>	3,94	<b>0,00</b>	<b>1,89</b>	3,89
M.pia	<b>0,00</b>	<b>0,41</b>	2,41	<b>0,19</b>	<b>0,00</b>	<b>1,30</b>	<b>0,00</b>	<b>0,96</b>	<b>1,18</b>	<b>0,00</b>	<b>1,11</b>	2,00
P.amb	<b>0,00</b>	<b>0,80</b>	2,66	<b>0,00</b>	<b>1,51</b>	3,37	<b>0,00</b>	<b>1,82</b>	3,40	<b>0,00</b>	<b>1,66</b>	3,47
P.cor	10,90	8,30	<b>0,00</b>	8,30	7,19	<b>0,00</b>	4,22	4,58	<b>0,00</b>	2,71	3,27	<b>0,00</b>
T.gal	<b>0,00</b>	<b>1,80</b>	2,34	<b>0,00</b>	<b>1,83</b>	2,31	<b>0,00</b>	<b>1,85</b>	3,02	<b>0,00</b>	<b>1,66</b>	2,98
P.gra	<b>0,00</b>	<b>0,71</b>	<b>0,84</b>	<b>0,00</b>	<b>0,84</b>	<b>0,90</b>	<b>0,00</b>	<b>1,15</b>	<b>1,11</b>	<b>0,00</b>	<b>0,82</b>	<b>1,13</b>
P.lin	6,59	<b>0,00</b>	<b>1,84</b>	6,25	<b>0,00</b>	<b>1,87</b>	5,89	<b>0,00</b>	<b>1,95</b>	5,24	<b>0,00</b>	<b>1,93</b>
P.mac	<b>0,00</b>	<b>1,96</b>	3,57	<b>0,00</b>	<b>2,00</b>	3,95	<b>0,00</b>	<b>1,73</b>	2,80	<b>0,00</b>	<b>1,42</b>	<b>1,82</b>
P.mes	<b>0,86</b>	<b>0,00</b>	<b>1,91</b>	<b>1,86</b>	<b>0,00</b>	<b>2,00</b>	<b>1,48</b>	<b>0,00</b>	<b>1,65</b>	<b>0,74</b>	<b>0,00</b>	<b>1,68</b>
P.mys	<b>0,00</b>	<b>1,74</b>	3,24	<b>0,00</b>	<b>0,99</b>	<b>0,19</b>	<b>0,00</b>	<b>0,88</b>	2,09	<b>0,00</b>	<b>1,11</b>	2,44
P.squ	<b>0,00</b>	<b>1,96</b>	3,92	<b>0,00</b>	<b>1,87</b>	3,83	<b>0,00</b>	<b>1,97</b>	3,95	<b>0,00</b>	<b>1,97</b>	3,95
R.des	<b>0,00</b>	<b>0,04</b>	<b>0,48</b>	<b>0,00</b>	<b>0,00</b>	<b>0,20</b>	<b>0,00</b>	<b>0,16</b>	<b>0,17</b>	<b>0,00</b>	<b>0,17</b>	<b>0,46</b>
R.hah	<b>1,65</b>	<b>0,00</b>	<b>1,85</b>	<b>0,56</b>	<b>0,00</b>	<b>1,67</b>	<b>0,18</b>	<b>0,00</b>	<b>1,85</b>	<b>0,00</b>	<b>0,02</b>	<b>1,95</b>
R.vul	<b>0,00</b>	<b>1,71</b>	<b>0,97</b>	<b>0,00</b>	<b>2,00</b>	3,14	<b>0,00</b>	<b>2,00</b>	3,33	<b>0,00</b>	<b>2,00</b>	3,48
S.bor	<b>0,00</b>	<b>1,93</b>	2,33	<b>0,00</b>	<b>1,62</b>	<b>1,82</b>	<b>0,00</b>	<b>1,24</b>	<b>1,43</b>	<b>0,00</b>	<b>1,80</b>	<b>1,93</b>
S.bra	<b>0,00</b>	<b>1,00</b>	2,94	<b>0,01</b>	<b>0,00</b>	<b>1,82</b>	<b>0,00</b>	<b>0,01</b>	<b>1,74</b>	<b>0,00</b>	<b>0,17</b>	<b>1,93</b>
S.bre	3,70	5,67	<b>0,00</b>	5,37	7,26	<b>0,00</b>	4,10	6,00	<b>0,00</b>	<b>1,46</b>	3,43	<b>0,00</b>
S.ins	12,37	<b>0,00</b>	<b>1,85</b>	12,23	<b>0,00</b>	<b>1,88</b>	13,04	<b>0,00</b>	<b>1,97</b>	13,99	<b>0,00</b>	<b>1,84</b>
S.lim	<b>0,00</b>	<b>1,89</b>	3,88	<b>0,00</b>	<b>1,69</b>	3,66	<b>0,00</b>	<b>1,75</b>	3,73	<b>0,00</b>	<b>1,85</b>	3,80
S.mac	<b>1,03</b>	<b>0,00</b>	<b>1,62</b>	<b>1,14</b>	<b>0,00</b>	<b>1,57</b>	<b>1,16</b>	<b>0,00</b>	<b>1,56</b>	<b>0,96</b>	<b>0,00</b>	<b>1,70</b>
S.mar	2,01	3,59	<b>0,00</b>	2,32	4,17	<b>0,00</b>	10,19	11,67	<b>0,00</b>	13,63	14,33	<b>0,00</b>
S.set	6,60	<b>0,00</b>	<b>1,80</b>	11,65	<b>0,00</b>	<b>1,80</b>	6,17	<b>0,00</b>	<b>1,87</b>	3,37	<b>0,00</b>	<b>1,95</b>
T.par	<b>0,00</b>	<b>0,45</b>	<b>1,98</b>	<b>0,00</b>	<b>0,46</b>	2,27	<b>0,00</b>	<b>0,73</b>	<b>1,96</b>	<b>0,66</b>	<b>0,00</b>	<b>1,06</b>
<b>Total</b>	39	<b>46</b>	28	40	<b>46</b>	31	39	<b>44</b>	33	41	<b>43</b>	32

**Tabela S3.** Valores de ΔAIC para os modelos com a Razão variância/média como variável resposta, testando diferentes estruturas de autocorrelação temporal: AR0 (sem estrutura de autocorrelação), AR1 (autocorrelação de primeira ordem) e AR2 (autocorrelação de segunda ordem). Os modelos competidores ( $\Delta\text{AIC} < 2$ ) estão destacados em negrito.

Espécies	Lag0			Lag1			Lag2			Lag3		
	AR0	AR1	AR2									
A.cra	<b>0,00</b>	<b>0,01</b>	<b>1,55</b>	<b>0,00</b>	<b>0,00</b>	<b>1,32</b>	<b>0,00</b>	<b>1,37</b>	<b>1,27</b>	<b>0,00</b>	<b>1,43</b>	<b>1,98</b>
A.lac	6,26	5,69	<b>0,00</b>	6,37	5,21	<b>0,00</b>	4,32	4,29	<b>0,00</b>	<b>1,97</b>	3,06	<b>0,00</b>
A.ost	<b>0,00</b>	<b>1,98</b>	3,61	<b>0,00</b>	<b>2,00</b>	3,79	<b>0,00</b>	<b>1,90</b>	3,23	<b>0,00</b>	<b>1,91</b>	3,31
Ast.l	6,23	<b>1,14</b>	<b>0,00</b>	5,75	<b>1,60</b>	<b>0,00</b>	6,23	2,17	<b>0,00</b>	7,87	2,36	<b>0,00</b>
C.bri	<b>0,00</b>	<b>0,73</b>	2,26	<b>0,00</b>	<b>0,14</b>	<b>1,79</b>	<b>0,00</b>	<b>0,30</b>	<b>1,89</b>	<b>0,05</b>	<b>0,00</b>	<b>1,51</b>
C.kel	2,44	<b>0,81</b>	<b>0,00</b>	<b>0,93</b>	<b>0,39</b>	<b>0,00</b>	<b>1,10</b>	<b>0,56</b>	<b>0,00</b>	<b>1,12</b>	<b>0,57</b>	<b>0,00</b>
C.mod	<b>0,00</b>	<b>1,39</b>	2,56	<b>0,00</b>	<b>1,22</b>	<b>1,80</b>	<b>0,00</b>	<b>0,79</b>	<b>0,94</b>	<b>0,00</b>	<b>0,93</b>	2,25
C.nag	<b>0,00</b>	<b>1,92</b>	<b>1,28</b>	<b>0,00</b>	<b>1,98</b>	<b>0,66</b>	<b>0,00</b>	<b>2,00</b>	<b>0,51</b>	<b>0,00</b>	<b>2,00</b>	<b>0,93</b>
C.piq	<b>0,33</b>	2,07	<b>0,00</b>	3,06	5,05	<b>0,00</b>	2,45	4,44	<b>0,00</b>	<b>1,70</b>	3,67	<b>0,00</b>
E.tri	<b>0,64</b>	<b>0,00</b>	<b>1,69</b>	<b>0,18</b>	<b>0,00</b>	<b>1,80</b>	<b>0,66</b>	<b>0,00</b>	<b>1,98</b>	<b>0,78</b>	<b>0,00</b>	<b>1,78</b>
G.ina	<b>0,00</b>	<b>1,96</b>	<b>0,96</b>	<b>0,00</b>	<b>1,97</b>	<b>0,20</b>	<b>0,49</b>	2,47	<b>0,00</b>	<b>0,00</b>	<b>1,99</b>	<b>0,02</b>
G.sve	2,89	<b>0,00</b>	<b>1,69</b>	<b>0,60</b>	<b>0,00</b>	<b>2,00</b>	<b>0,00</b>	<b>0,16</b>	<b>1,76</b>	<b>0,25</b>	<b>0,00</b>	<b>1,89</b>
H.lit	4,68	<b>0,00</b>	<b>1,64</b>	4,91	<b>0,00</b>	<b>1,09</b>	4,63	<b>0,00</b>	<b>1,89</b>	2,56	<b>0,00</b>	<b>1,99</b>

H.mbi	7,63	<b>1,10</b>	<b>0,00</b>	2,70	<b>0,00</b>	<b>1,22</b>	<b>1,04</b>	<b>0,00</b>	<b>1,99</b>	<b>0,40</b>	<b>0,00</b>	<b>2,00</b>
H.ore	<b>0,00</b>	<b>1,78</b>	3,77	<b>0,00</b>	<b>1,75</b>	3,72	<b>0,00</b>	<b>1,52</b>	3,49	<b>0,00</b>	<b>1,41</b>	3,34
H.ort	<b>0,00</b>	<b>1,53</b>	2,54	<b>0,00</b>	<b>1,87</b>	2,70	<b>1,27</b>	3,27	<b>0,00</b>	<b>0,73</b>	2,68	<b>0,00</b>
H.pla	4,31	<b>0,00</b>	<b>1,91</b>	2,62	<b>0,00</b>	<b>1,81</b>	<b>1,77</b>	<b>0,00</b>	<b>1,90</b>	2,77	<b>0,00</b>	<b>1,99</b>
H.uni	<b>0,00</b>	<b>0,61</b>	<b>1,10</b>	<b>0,00</b>	<b>0,70</b>	2,07	<b>0,00</b>	<b>0,99</b>	2,72	<b>0,00</b>	<b>0,93</b>	2,77
H.sp2	<b>0,14</b>	<b>0,00</b>	<b>1,90</b>	4,08	<b>0,00</b>	<b>1,97</b>	2,72	<b>0,00</b>	<b>1,72</b>	<b>0,03</b>	<b>0,00</b>	<b>1,99</b>
H.arg	<b>0,00</b>	<b>0,82</b>	2,11	<b>0,00</b>	<b>0,42</b>	<b>1,62</b>	<b>0,00</b>	<b>0,45</b>	<b>1,34</b>	<b>0,00</b>	<b>1,18</b>	2,01
I.lab	<b>0,00</b>	<b>0,34</b>	<b>0,67</b>	<b>0,32</b>	<b>0,00</b>	<b>0,53</b>	<b>0,00</b>	<b>0,23</b>	<b>1,74</b>	<b>0,11</b>	<b>0,00</b>	<b>1,96</b>
L.fri	<b>0,00</b>	<b>1,81</b>	2,66	2,41	2,53	<b>0,00</b>	5,41	6,85	<b>0,00</b>	3,56	4,83	<b>0,00</b>
L.lac	<b>0,00</b>	<b>1,98</b>	3,93	<b>0,00</b>	<b>0,86</b>	2,84	<b>0,00</b>	<b>1,40</b>	3,05	<b>0,00</b>	<b>1,19</b>	3,16
L.pla	3,94	<b>0,00</b>	<b>1,70</b>	3,25	<b>0,00</b>	<b>1,82</b>	2,30	<b>0,00</b>	<b>1,98</b>	2,04	<b>0,00</b>	<b>1,89</b>
M.int	<b>0,49</b>	2,49	<b>0,00</b>	<b>0,65</b>	2,59	<b>0,00</b>	<b>0,77</b>	2,74	<b>0,00</b>	<b>0,79</b>	2,75	<b>0,00</b>
M.lip	<b>0,00</b>	<b>1,38</b>	2,15	<b>0,00</b>	<b>1,28</b>	2,77	<b>0,00</b>	<b>1,80</b>	3,32	<b>0,00</b>	<b>1,92</b>	2,71
M.mac	<b>0,94</b>	<b>0,00</b>	<b>1,60</b>	<b>1,09</b>	<b>0,00</b>	<b>1,21</b>	<b>0,00</b>	<b>0,55</b>	2,17	<b>0,13</b>	<b>0,00</b>	<b>1,91</b>
M.pia	<b>0,00</b>	<b>0,94</b>	2,67	<b>0,00</b>	<b>1,29</b>	3,02	<b>0,00</b>	<b>0,25</b>	<b>2,00</b>	<b>0,06</b>	<b>0,00</b>	<b>1,94</b>
P.amb	3,98	4,07	<b>0,00</b>	5,01	3,93	<b>0,00</b>	6,08	5,72	<b>0,00</b>	4,30	4,36	<b>0,00</b>
P.cor	<b>0,00</b>	<b>1,06</b>	3,00	<b>0,00</b>	<b>0,87</b>	2,85	<b>0,00</b>	<b>0,90</b>	2,79	<b>0,00</b>	<b>1,04</b>	2,39
T.gal	18,60	12,85	<b>0,00</b>	17,39	14,18	<b>0,00</b>	14,77	11,55	<b>0,00</b>	12,26	9,61	<b>0,00</b>
P.gra	<b>0,00</b>	<b>1,20</b>	<b>1,76</b>	<b>0,00</b>	<b>1,28</b>	<b>1,93</b>	<b>0,00</b>	<b>1,37</b>	<b>1,98</b>	<b>0,00</b>	<b>1,38</b>	<b>1,55</b>
P.lin	39,39	<b>0,00</b>	<b>1,28</b>	39,32	<b>0,00</b>	<b>0,81</b>	42,47	<b>0,00</b>	<b>1,02</b>	43,03	<b>0,00</b>	<b>1,58</b>
P.mac	<b>0,00</b>	<b>2,00</b>	3,89	<b>0,00</b>	<b>1,88</b>	3,82	<b>0,00</b>	<b>1,81</b>	3,52	<b>0,00</b>	<b>1,74</b>	3,44
P.mes	<b>0,00</b>	<b>1,61</b>	3,45	<b>0,00</b>	<b>1,54</b>	3,15	<b>0,00</b>	<b>1,49</b>	3,05	<b>0,00</b>	<b>1,49</b>	3,39
P.mys	<b>0,00</b>	<b>1,77</b>	3,15	<b>0,00</b>	<b>1,80</b>	3,38	<b>0,00</b>	<b>1,92</b>	3,49	<b>0,00</b>	<b>1,94</b>	3,83
P.squ	<b>0,00</b>	<b>0,27</b>	<b>0,84</b>	<b>0,00</b>	<b>0,18</b>	<b>0,76</b>	<b>0,00</b>	<b>0,64</b>	<b>1,08</b>	<b>0,00</b>	<b>0,40</b>	<b>1,49</b>
R.des	2,33	4,18	<b>0,00</b>	2,92	4,86	<b>0,00</b>	<b>1,62</b>	3,51	<b>0,00</b>	<b>1,38</b>	3,20	<b>0,00</b>
R.hah	<b>0,00</b>	<b>1,44</b>	<b>0,75</b>	<b>0,00</b>	<b>0,99</b>	<b>0,83</b>	<b>0,00</b>	<b>1,18</b>	<b>1,43</b>	<b>0,00</b>	<b>0,86</b>	<b>1,45</b>
R.vul	<b>0,85</b>	<b>1,55</b>	<b>0,00</b>	<b>0,75</b>	<b>1,11</b>	<b>0,00</b>	<b>0,06</b>	<b>1,50</b>	<b>0,00</b>	<b>0,00</b>	<b>1,64</b>	<b>0,62</b>
S.bor	20,70	<b>0,00</b>	<b>1,21</b>	20,53	<b>0,00</b>	<b>0,91</b>	16,18	<b>0,37</b>	<b>0,00</b>	15,86	<b>0,00</b>	<b>0,32</b>
S.bra	<b>0,00</b>	<b>0,17</b>	<b>0,34</b>	<b>0,00</b>	<b>0,32</b>	<b>1,22</b>	<b>0,22</b>	<b>0,00</b>	<b>1,08</b>	<b>0,84</b>	<b>0,00</b>	<b>1,58</b>
S.bre	<b>1,22</b>	<b>0,00</b>	<b>0,30</b>	<b>1,16</b>	<b>0,00</b>	<b>0,05</b>	<b>1,88</b>	<b>0,68</b>	<b>0,00</b>	2,58	<b>1,13</b>	<b>0,00</b>
S.ins	19,60	<b>0,00</b>	<b>1,46</b>	20,33	<b>0,00</b>	<b>1,44</b>	19,64	<b>0,00</b>	<b>1,46</b>	18,85	<b>0,00</b>	<b>1,41</b>
S.lim	<b>0,00</b>	<b>1,77</b>	3,67	<b>0,00</b>	<b>1,86</b>	3,76	<b>0,00</b>	<b>1,86</b>	3,57	<b>0,00</b>	<b>1,84</b>	3,54
S.mac	4,62	<b>0,00</b>	<b>1,99</b>	4,93	<b>0,00</b>	<b>1,96</b>	4,35	<b>0,00</b>	<b>1,74</b>	5,93	<b>0,00</b>	<b>1,96</b>
S.mar	<b>0,00</b>	<b>0,55</b>	2,31	<b>0,00</b>	<b>0,56</b>	2,34	<b>0,00</b>	<b>0,74</b>	2,48	<b>0,00</b>	<b>0,74</b>	<b>1,97</b>
S.set	<b>1,15</b>	<b>1,50</b>	<b>0,00</b>	<b>0,45</b>	<b>0,80</b>	<b>0,00</b>	<b>0,00</b>	<b>0,48</b>	<b>1,19</b>	<b>0,19</b>	<b>0,00</b>	<b>0,63</b>
T.par	2,96	<b>0,00</b>	<b>1,99</b>	4,36	<b>0,00</b>	<b>1,81</b>	5,56	<b>0,00</b>	<b>1,95</b>	2,88	<b>0,00</b>	<b>2,00</b>
<b>Total</b>	33	<b>43</b>	33	32	<b>42</b>	36	35	<b>39</b>	37	36	<b>40</b>	37

**Tabela S4.** Frequência de ocorrência dos maiores valores de CPUE entre os meses de coleta para cada espécies. Os valores estão agregados pelas lagoas associadas aos rios Baia, Paraná e Ivinhema.

Espécies	Baía	Paraná	Ivinhema
<i>Acestrorhynchus lacustris</i>	A.lac	30	36
<i>Astronotus crassipinnis</i>	A.cra	47	10
<i>Astyanax lacustris</i>	Ast.l	22	12
<i>Auchenipterus osteomystax</i>	A.ost	22	38
<i>Cichla kelberi</i>	C.kel	15	56
<i>Cichla piquiti</i>	C.piq	8	29
<i>Crenicichla britskii</i>	C.bri	14	44

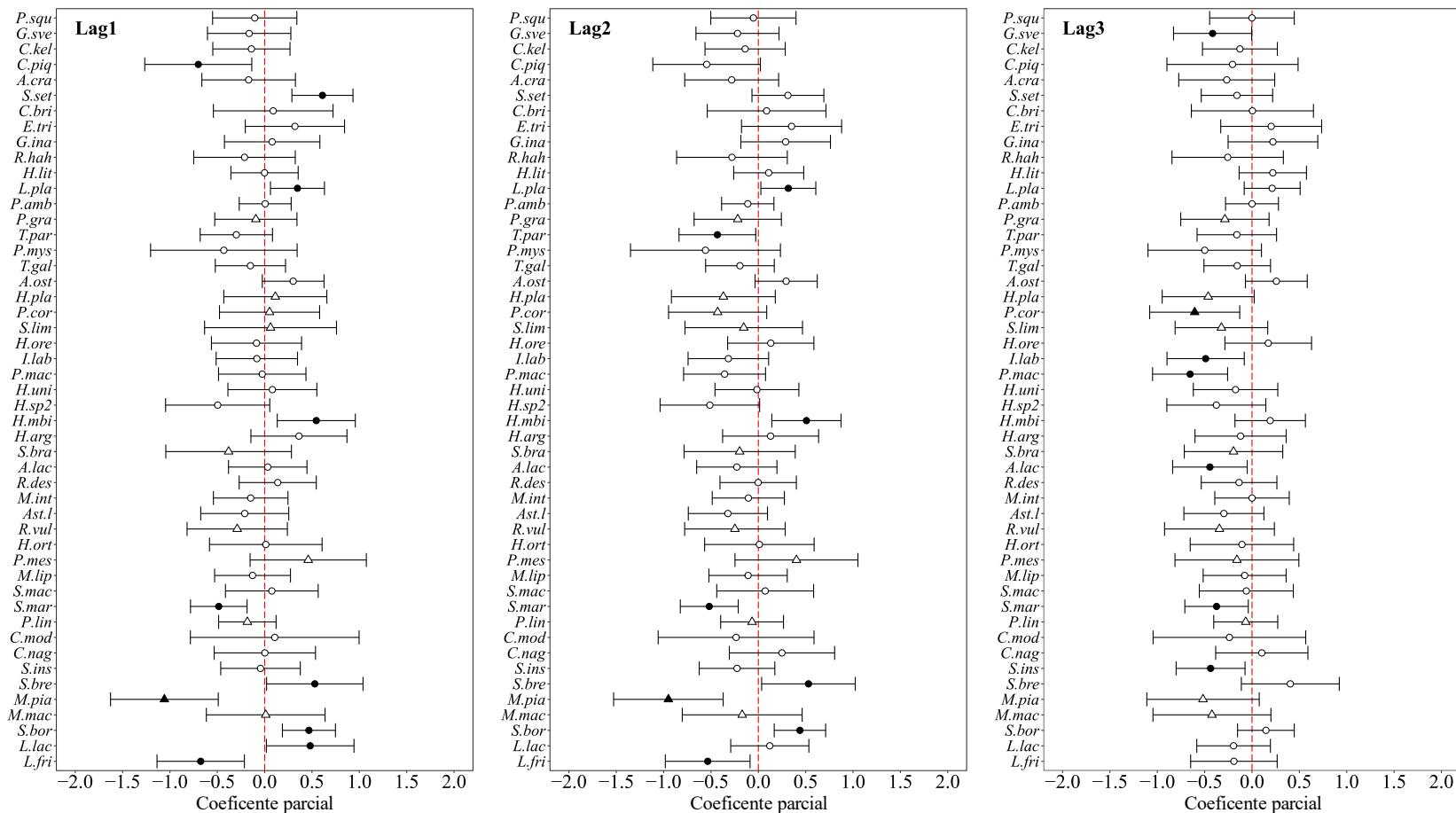
<i>Cyphocharax modestus</i>	C.mod	17	18	7
<i>Cyphocharax nagelii</i>	C.nag	4	25	5
<i>Eigenmannia trilineata</i>	E.tri	22	5	33
<i>Geophagus sveni</i>	G.sve	3	45	1
<i>Gymnotus inaequilabiatus</i>	G.ina	40	0	16
<i>Hemiodus orthonops</i>	H.ort	1	25	10
<i>Hemisorubim platyrhynchos</i>	H.pla	5	0	54
<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i>	H.uni	30	5	10
<i>Hoplias argentinensis</i>	H.arg	28	12	12
<i>Hoplias mbigua</i>	H.mbi	18	26	2
<i>Hoplias sp2</i>	H.sp2	32	2	12
<i>Hoplosternum littorale</i>	H.lit	51	3	12
<i>Hypophthalmus oreomaculatus</i>	H.ore	34	12	9
<i>Iheringichthys labrosus</i>	I.lab	5	24	27
<i>Leporinus friderici</i>	L.fri	5	35	22
<i>Leporinus lacustris</i>	L.lac	49	12	10
<i>Loricariichthys platymetopon</i>	L.pla	34	25	11
<i>Megaleporinus macrocephalus</i>	M.mac	9	10	20
<i>Megaleporinus piavussu</i>	M.pia	6	17	47
<i>Metynnism lippincottianus</i>	M.lip	11	54	0
<i>Moenkhausia intermedia</i>	M.int	28	25	15
<i>Piaractus mesopotamicus</i>	P.mes	2	7	29
<i>Pimelodus maculatus</i>	P.mac	24	28	23
<i>Pimelodus mysteriosus</i>	P.mys	6	11	14
<i>Plagioscion squamosissimus</i>	P.squ	22	6	34
<i>Prochilodus lineatus</i>	P.lin	20	12	40
<i>Pseudoplatystoma corruscans</i>	P.cor	45	10	25
<i>Pterodoras granulosus</i>	P.gra	14	2	48
<i>Pterygoplichthys amboinensis</i>	P.amb	30	6	36
<i>Rhamphichthys hahni</i>	R.hah	19	19	26
<i>Rhaphiodon vulpinus</i>	R.vul	13	22	28
<i>Roeboides descalvadensis</i>	R.des	22	17	34
<i>Salminus brasiliensis</i>	S.bra	1	5	27
<i>Satanoperca setepele</i>	S.set	12	65	0
<i>Schizodon borellii</i>	S.bor	24	37	14
<i>Serrasalmus maculatus</i>	S.mac	18	23	35
<i>Serrasalmus marginatus</i>	S.mar	11	6	53
<i>Sorubim lima</i>	S.lim	7	14	25
<i>Steindachnerina brevipinna</i>	S.bre	11	38	11
<i>Steindachnerina insculpta</i>	S.ins	7	41	16
<i>Trachelyopterus galeatus</i>	T.gal	38	8	24
<i>Trachydoras paraguayensis</i>	T.par	8	11	41

**Tabela S5.** Valores mínimos (min), máximos (max) e médios (med) dos níveis de agregação (Razão variância/média e índice de Morisita) para cada espécie analisada neste estudo. dp = desvio padrão. Estas estatísticas foram calculadas considerando as séries temporais dos índices.

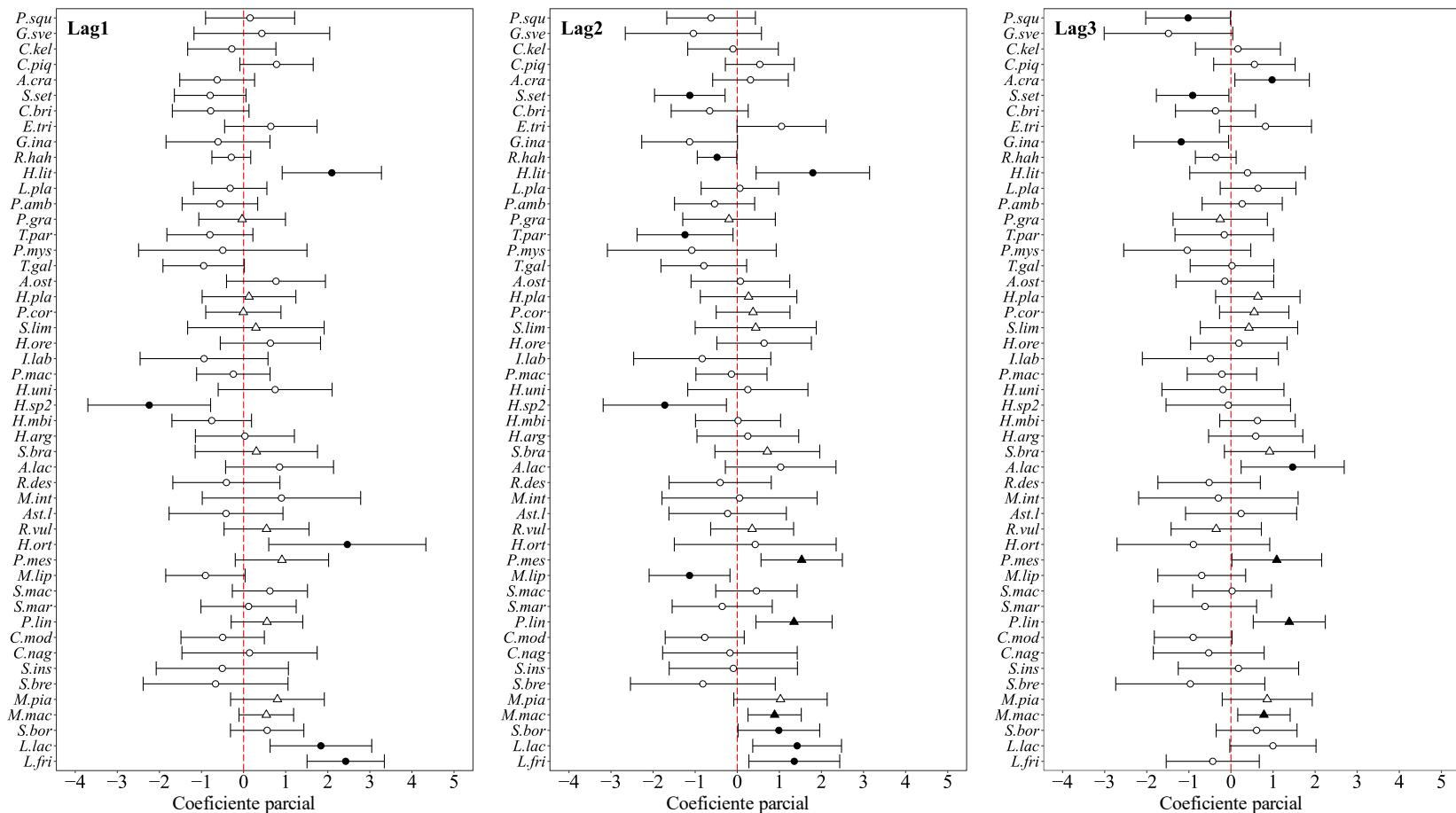
Espécie	Variância/Média				Morisita				
	min	max	med	dp	min	max	med	dp	
<b>CHARACIFORMES</b>									
<b>Acestrorhynchidae</b>									
<i>Acestrorhynchus lacustris</i> (Lütken, 1875)	A.lac	1,74	643,05	56,97	112,96	1,14	6,00	2,67	1,18
<b>Anostomidae</b>									
<i>Leporinus friderici</i> (Bloch, 1794)	L.fri	2,17	69,57	13,89	15,33	1,25	6,00	4,05	1,71
<i>Leporinus lacustris</i> (Campos, 1945)	L.lac	2,22	238,23	31,83	37,08	1,18	6,00	2,74	1,12
<i>Megaleporinus macrocephalus</i> (Garavello, Britski, 1988)	M.mac	1,85	24,24	4,18	4,19	1,34	6,00	4,81	1,83
<i>Megaleporinus piavussu</i> (Britski, Birindelli, Garavello, 2012)	M.pia	1,09	141,87	13,59	23,60	1,04	6,00	3,85	1,89
<i>Schizodon borellii</i> (Boulenger, 1900)	S.bor	2,07	872,94	49,75	111,08	1,13	3,71	1,99	0,64
<b>Bryconidae</b>									
<i>Salminus brasiliensis</i> (Cuvier, 1816)	S.bra	2,17	31,99	8,26	7,69	2,32	6,00	4,60	1,51
<b>Characidae</b>									
<i>Astyanax lacustris</i> (Lütken, 1875)	Ast.l	2,17	450,80	59,48	98,36	1,46	6,00	3,38	1,52
<i>Moenkhausia intermedia</i> (Eigenmann, 1908)	M.int	1,63	2638,07	148,41	380,20	1,44	6,00	3,94	1,39
<i>Roeboides descalvadensis</i> (Fowler, 1932)	R.des	1,63	364,87	47,24	65,91	1,34	6,00	3,05	1,18
<b>Curimatidae</b>									
<i>Cyphocharax modestus</i> (Fernández-Yépez, 1948)	C.mod	1,63	21,74	5,48	4,59	1,34	6,00	4,24	1,92
<i>Cyphocharax nagelii</i> (Steindachner, 1881)	C.nag	2,72	70,65	13,32	15,34	1,74	6,00	5,29	1,30
<i>Steindachnerina brevipinna</i> (Eigenmann, Eigenmann, 1889)	S.bre	2,03	750,00	96,46	151,41	1,18	6,00	4,08	1,65
<i>Steindachnerina insculpta</i> (Fernández-Yépez, 1948)	S.ins	2,17	1373,18	129,28	213,96	1,91	6,00	4,48	1,48
<b>Cynodontidae</b>									
<i>Rhaphiodon vulpinus</i> (Spix, Agassiz, 1829)	R.vul	1,63	85,08	10,72	14,54	1,44	6,00	3,83	1,67
<b>Erythrinidae</b>									

<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i> (Agassiz, 1829)	H.uni	2,17	137,62	23,59	33,84	1,85	6,00	4,44	1,59
<i>Hoplias mbigua</i> (Azpelicueta, Benítez, Aichino, Mendez, 2015)	H.mbi	2,25	75,40	20,55	15,68	1,18	6,00	1,99	0,99
<i>Hoplias argentinensis</i> (Rosso, González-Castro, Bogan, Cardoso, Mabragaña, Delpiani, Astarloa, 2018)	H.arg	1,63	34,63	9,80	9,16	1,16	6,00	3,00	1,51
<i>Hoplias sp2</i>	H.sp2	1,63	97,41	26,33	24,28	1,27	6,00	2,80	1,38
<b>Hemiodontidae</b>									
<i>Hemiodus orthonops</i> (Eigenmann, Kennedy, 1903)	H.ort	2,72	335,30	107,52	101,46	1,65	6,00	3,56	1,40
<b>Prochilodontidae</b>									
<i>Prochilodus lineatus</i> (Valenciennes, 1836)	P.lin	1,63	571,70	59,66	81,50	1,20	6,00	2,34	0,95
<b>Serrasalmidae</b>									
<i>Metynnis lippincottianus</i> (Cope, 1870)	M.lip	2,17	68,41	14,05	15,47	1,69	6,00	4,09	1,53
<i>Piaractus mesopotamicus</i> (Holmberg, 1887)	P.mes	2,17	30,98	7,30	7,48	1,37	6,00	4,39	1,77
<i>Serrasalmus maculatus</i> (Kner, 1858)	S.mac	1,36	270,81	15,68	36,74	1,09	6,00	2,91	1,47
<i>Serrasalmus marginatus</i> (Valenciennes, 1837)	S.mar	2,17	1329,98	81,24	166,46	1,07	4,12	2,05	0,71
<b>GYMNOTIFORMES</b>									
<b>Gymnotidae</b>									
<i>Gymnotus inaequilabiatus</i> (Valenciennes, 1839)	G.ina	1,63	62,32	17,26	16,79	1,34	6,00	3,93	1,51
<b>Rhamphichthyidae</b>									
<i>Rhamphichthys hahni</i> (Meinken, 1937)	R.hah	1,63	9,96	3,99	1,68	1,44	6,00	3,92	1,73
<b>Sternopygidae</b>									
<i>Eigenmannia trilineata</i> (López, Castello, 1966)	E.tri	1,63	137,62	12,00	21,59	1,44	6,00	4,31	1,71
<b>SILURIFORMES</b>									
<b>Auchenipteridae</b>									
<i>Auchenipterus osteomystax</i> (Miranda Ribeiro, 1918)	A.ost	2,72	567,35	53,16	83,25	1,86	6,00	3,66	1,21
<i>Trachelyopterus galeatus</i> (Linnaeus, 1766)	T.gal	8,31	584,50	87,34	100,12	1,16	6,00	2,12	0,80
<b>Callichthyidae</b>									
<i>Hoplosternum littorale</i> (Hancock, 1828)	H.lit	2,17	781,81	70,93	124,81	1,64	6,00	3,61	1,24
<b>Doradidae</b>									

<i>Pterodoras granulosus</i> (Valenciennes, 1821)	P.gra	2,17	112,52	12,02	18,69	1,66	6,00	4,60	1,57
<i>Trachydoras paraguayensis</i> (Eigenmann, Ward, 1907)	T.par	2,72	231,22	36,50	43,65	1,75	6,00	4,63	1,47
<b>Loricariidae</b>									
<i>Loricariichthys platymetopon</i> (Isbrücker, Nijssen, 1979)	L.pla	7,33	1043,49	101,49	142,67	1,06	3,97	1,75	0,63
<i>Pterygoplichthys ambrosetii</i> (Holmberg, 1893)	P.amb	4,05	165,99	32,90	32,13	1,26	4,09	1,99	0,60
<b>Pimelodidae</b>									
<i>Hemisorubim platyrhynchos</i> (Valenciennes, 1840)	H.pla	2,72	60,71	11,46	10,72	1,61	6,00	4,34	1,54
<i>Hypophthalmus oreomaculatus</i> (Nani, Fuster, 1947)	H.ore	2,17	54,35	12,91	13,81	1,85	6,00	4,95	1,50
<i>Iheringichthys labrosus</i> (Lütken, 1874)	I.lab	1,63	166,70	27,56	40,19	1,44	6,00	4,88	1,34
<i>Pimelodus maculatus</i> (Lacépède, 1803)	P.mac	2,17	79,92	14,65	15,58	1,29	6,00	2,94	1,41
<i>Pimelodus mysteriosus</i> (Azpelicueta, 1998)	P.mys	2,17	219,10	16,08	41,10	1,64	6,00	4,51	1,63
<i>Pseudoplatystoma corruscans</i> (Spix, Agassiz, 1829)	P.cor	1,63	43,43	7,82	7,86	1,24	6,00	2,91	1,47
<i>Sorubim lima</i> (Bloch, Schneider, 1801)	S.lim	2,17	92,39	10,75	17,99	1,85	6,00	4,65	1,66
<b>CICHLIFORMES</b>									
<b>Cichlidae</b>									
<i>Astronotus crassipinnis</i> (Heckel, 1840)	A.cra	1,63	182,29	10,30	24,08	1,41	6,00	4,15	1,72
<i>Cichla kelberi</i> (Kullander, Ferreira, 2006)	C.kel	1,43	349,00	23,03	45,61	1,07	6,00	3,10	1,18
<i>Cichla piquiti</i> (Kullander, Ferreira, 2006)	C.piq	2,17	48,26	5,34	7,51	1,68	6,00	4,67	1,69
<i>Crenicichla britskii</i> (Kullander, 1982)	C.bri	1,63	52,99	6,59	7,85	1,34	6,00	4,02	1,86
<i>Geophagus sveni</i> (Lucinda, Lucena, Assis, 2010)	G.sve	2,72	382,22	54,52	72,17	1,74	6,00	4,60	1,41
<i>Satanoperca setepele</i> (Ota, Deprá, Kullander, da Graça, Pavanelli, 2021)	S.set	2,72	127,95	23,62	23,87	1,77	6,00	3,37	1,30
<b>ACANTHURIFORMES</b>									
<b>Sciaenidae</b>									
<i>Plagioscion squamosissimus</i> (Heckel, 1840)	P.squ	1,63	79,92	16,35	17,54	1,44	6,00	3,98	1,51



**Figura S1.** Coeficientes parciais das regressões entre o índice de Morisita e o nível hidrológico do rio Paraná, considerando diferentes defasagens temporais: (Lag1) um mês, (Lag2) dois meses e (Lag3) três meses. A linha vermelha tracejada representa um coeficiente igual a zero, e as linhas horizontais indicam o intervalo de confiança de 95% para os coeficientes. Os círculos representam espécies não migradoras, enquanto os triângulos representam espécies migradoras. Pontos preenchidos indicam valores significativos ( $P < 0,05$ ). O nome completo das espécies e suas respectivas abreviações podem ser consultadas na Tabela S5.



**Figura S2.** Coeficientes parciais das regressões entre a razão variância/média e o nível hidrológico do rio Paraná, considerando diferentes defasagens temporais: (Lag1) um mês, (Lag2) dois meses e (Lag3) três meses. A linha vermelha tracejada representa um coeficiente igual a zero, e as linhas horizontais indicam o intervalo de confiança de 95% para os coeficientes. Os círculos representam espécies não migradoras, enquanto os triângulos representam espécies migradoras. Pontos preenchidos indicam valores significativos ( $P < 0,05$ ). O nome completo das espécies e suas respectivas abreviações podem ser consultadas na Tabela S5.

## CAPÍTULO 2

---

### **EXPLORANDO A INFLUÊNCIA DAS CARACTERÍSTICAS DE HISTÓRIA DE VIDA NA LEI POTÊNCIA DE TAYLOR EM PEIXES DA PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO DO ALTO RIO PARANÁ**

1      **Explorando a influência das características de história de vida na Lei Potência de Taylor em**  
2      **peixes da planície de inundação do Alto rio Paraná**

3

4      **Resumo**

5      1. A Lei Potência de Taylor descreve a relação positiva entre variância e média da abundância. O  
6      coeficiente angular dessa relação (em escala logarítmica) é um indicador direto do nível de  
7      agregação populacional. Em geral, valores de coeficiente angulares maiores que 1,0 indicam  
8      populações agregadas.

9      2. Utilizamos dados espaço-temporais de abundância das populações de peixes da planície de  
10     inundação do Alto rio Paraná para avaliar a influência de características das espécies (tamanho do  
11     corpo, tipo de desova, guilda reprodutiva e origem) no coeficiente angular da Lei Potência de  
12     Taylor. Para tanto, utilizamos um modelo de mínimos quadrados generalizados filogenéticos.

13     3. As populações de peixes apresentaram um padrão de distribuição espacial agregado, com  
14     coeficientes angulares variando entre 1,3 e 2,0. O tamanho do corpo foi a única variável  
15     significativamente correlacionada com o coeficiente angular, indicando que quanto menor o  
16     tamanho do corpo da espécie, maior sua tendência à agregação.

17     4. A relação entre o coeficiente angular e o tamanho do corpo sugere que mecanismos ecológicos e  
18     ambientais, além de artefatos estatísticos (como frequentemente discutidos na literatura), podem  
19     explicar a variação da Lei Potência de Taylor.

20

21     **Palavras-chave:** análise interespecífica; tamanho corporal; TPL espacial; ecossistema de água doce.

22

23    **Abstract**

24    1. The Taylor's Power Law describes the positive relationship between variance and mean  
25       abundance. The slope of this relationship (on a logarithmic scale) is a direct indicator of the level  
26       of population aggregation. Generally, slope greater than 1.0 indicate aggregated patterns.

27    2. In this study, we used spatiotemporal abundance data of fish populations from the Upper Paraná  
28       River floodplain to assess the influence of species traits (body size, spawning type, reproductive  
29       guild, and origin) on the slope of Taylor's Power Law. For this, we used a phylogenetic generalized  
30       least squares model.

31    3. The fish populations exhibited spatially aggregated distributions, with slopes ranging from 1.3 to  
32       2.0. Body size was the only variable significantly correlated with the slope, indicating that the  
33       smaller the species' body size, the greater its tendency to aggregate.

34    4. The relationship between the slope and body size suggests that ecological and environmental  
35       mechanisms, in addition to statistical artifacts (as frequently discussed in the literature), may  
36       explain the variation of Taylor's Power Law.

37

38    **Keywords:** interspecific analysis; body size; spatial TPL; freshwater ecosystem.

39

40 **Introdução**

41 A distribuição espacial da abundância de espécies é um tema basilar na ecologia de  
42 populações. Neste contexto, diversos métodos foram desenvolvidos para descrever e quantificar a  
43 agregação de indivíduos. Dentre estes, a Lei de Potência de Taylor (TPL) é uma abordagem simples  
44 e eficaz para quantificar o grau de agregação espacial de uma população (Taylor, 2019). De acordo  
45 com a TPL, a variância da abundância de uma população ( $V$ ) aumenta em função da média da  
46 abundância ( $M$ ):  $\log(V) = a + b\log(M)$ . Valores de  $b$  iguais a 1, menores que 1 e maiores que 1 indicam  
47 respectivamente, distribuições espaciais aleatórias, uniformes e agregadas (Taylor, 1961). No entanto,  
48 grande parte dos estudos realizados até o momento indica que  $b$  tende a ser maior que 1 e, raramente,  
49 maior que 2 (e.g., Cobain et al., 2019; Mellin et al., 2010; Xiao et al., 2015).

50 Existem duas abordagens principais para aplicar a TPL, dependendo do modo de coleta das  
51 amostras (Cobain et al., 2019). Na abordagem espacial, a relação média-variância é calculada a partir  
52 de dados de abundâncias obtidos em  $n$  locais e a amostragem é repetida, nos mesmos locais, em  $t$   
53 tempos. Assim, os valores de  $V$  e  $M$  são estimados para cada tempo  $t$  e o valor de  $b$  da regressão entre  
54  $\log(V)$  e  $\log(M)$  reflete o nível de agregação espacial dos indivíduos. Na abordagem temporal,  $V$ ,  $M$   
55 e  $b$  são estimados para dados de abundância obtidos ao longo do tempo e para  $n$  locais. Cada local de  
56 coleta é um ponto na relação entre  $V$  e  $M$ . Nesta abordagem,  $b$  mede a magnitude da variabilidade  
57 temporal da abundância das populações (Cobain et al., 2019; Taylor, 2019).

58 Estudos empíricos e teóricos têm investigado a relação entre o coeficiente angular ( $b$ ) da TPL  
59 e preditores espécie-específicos, tais como, tamanho do corpo, nível de exploração, sincronia espacial  
60 e características de história de vida (Baumgartner & Zapata, 2024; Kuo et al., 2016; Pan et al., 2021;  
61 Reuman et al., 2017). Por exemplo, Kuo et al. (2016) demonstraram que espécies de peixes na região  
62 costeira da Califórnia com características de r-estrategistas apresentam maior grau de agregação do  
63 que aquelas com características de k-estrategistas. Este estudo também demonstrou o grau de  
64 agregação tende a aumentar em espécies comercialmente exploradas pela pesca. Similarmente, Pan

65 et al. (2021), ao examinar dados da comunidade de peixes do Mar do Norte, encontraram uma relação  
66 quadrática entre nível de agregação ( $b$ ) e tamanho do corpo. De acordo com os autores, este resultado  
67 indica que adultos com maiores tamanhos corpóreos tendem a se distribuir de forma menos agregada  
68 com o aumento da abundância. Dentre as características de história de vida das espécies de peixes,  
69 estudos têm demonstrado que o tamanho do corpo é um dos principais fatores que determinam o  
70 coeficiente  $b$  da TPL (Baumgartner & Zapata, 2024; Cohen et al., 2012; Pan et al., 2021).

71 Dessa forma, este trabalho teve como objetivo verificar se características de história de vida  
72 estavam correlacionadas com o nível de agregação de espécies de peixes na planície de inundação do  
73 Alto rio Paraná. Em geral, esperamos elevados níveis de agregação considerando os resultados  
74 empíricos relatados na literatura (e.g., Cobain et al., 2019; Kuo et al., 2016; Taylor, 2019). Além disso,  
75 a elevada variabilidade ambiental em planícies de inundação contribui para que as populações de  
76 peixes, devido às suas marcantes diferenças nas preferências ambientais (e.g., ambientes lênticos  
77 *versus* lóticos), apresentem maiores abundâncias em determinados tipos de habitats (ver capítulo 1  
78 desta dissertação). Especificamente, esperamos que espécies de peixes de maior tamanho corporal  
79 apresentem menores níveis de agregação (Pan et al., 2021). Em contraste, esperamos que espécies  
80 com características que se assemelham às r-estrategistas (como peixes que fazem migrações de longa  
81 distância, sem cuidado parental) apresentem maior grau de agregação em comparação com espécies  
82 com características semelhantes às k-estrategistas (como peixes não-migradores, com cuidado  
83 parental; como observado por Kuo et al. 2016). Esta expectativa pode ser justificada considerando  
84 que, geralmente, as espécies migradoras formam cardumes para realizar migrações sazonais entre os  
85 rios e a planície de inundação, além de apresentarem desova total, características que possivelmente  
86 contribuem para maiores níveis de agregação na população ao concentrar maiores abundâncias em  
87 regiões específicas (Agostinho et al., 2003). Além disso, esperamos maior agregação para espécies  
88 não-nativas, assumindo que estas espécies tendem a apresentar altos valores de abundância em locais  
89 específicos após a colonização de novos ambientes (Gois et al., 2015; Rodrigues et al., 2018).

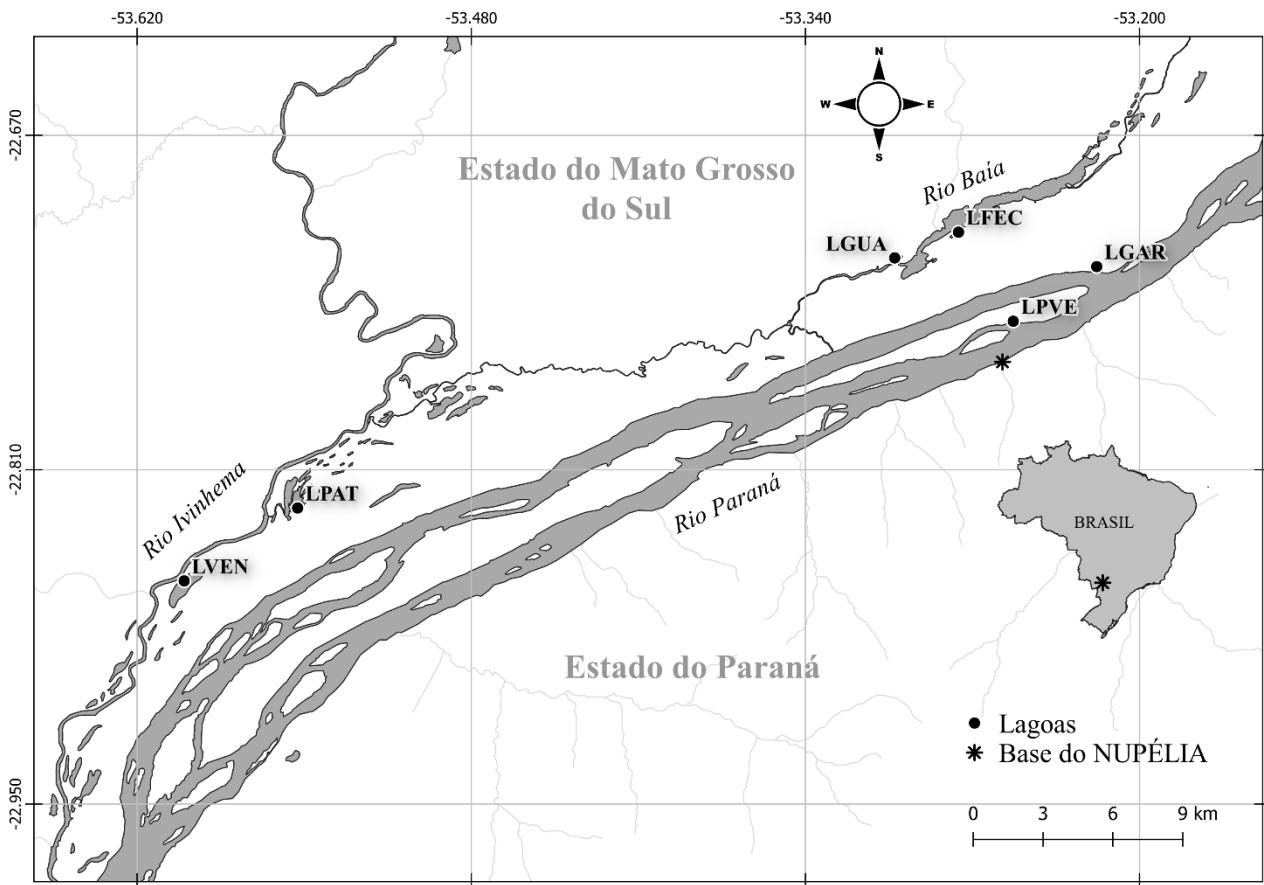
90 **Materiais e métodos**

91 *Área de estudo*

92 Este estudo foi realizado com dados coletados em seis lagoas da planície de inundação do Alto  
93 rio Paraná, localizada na região sul do Brasil, próxima à divisa entre os estados de Mato Grosso do  
94 Sul e Paraná (Figura 1). Essa planície pode ser dividida em três sub-regiões associadas aos três  
95 principais rios da margem direita: Baía, Ivinhema e Paraná. Cada um desses rios contém canais  
96 secundários e diversas lagoas permanentes e temporárias que podem estar conectadas ou não ao canal  
97 principal (Agostinho et al., 2009).

98 Planícies de inundação são caracterizadas pela elevada heterogeneidade ambiental, tanto  
99 espacial (Thomaz et al., 2004) quanto temporal, especialmente em função da alternância entre  
100 períodos de águas altas e baixas (Junk et al., 1989). Entretanto, as inundações na planície de inundação  
101 do Alto rio Paraná tornaram-se menos frequentes e duradouras devido à regulação hidrológica a  
102 montante, especialmente após a construção da Usina Hidrelétrica Engenheiro Sérgio Motta  
103 (Reservatório de Porto Primavera) (Souza-Filho, 2009). Assim, dentre as sub-regiões analisadas neste  
104 estudo, os ambientes associados ao rio Paraná são os mais impactados, devido aos diversos  
105 reservatórios em cascata a montante. Já os ambientes associados ao rio Baía são influenciados pela  
106 regulação hidrológica causada pelo reservatório de Porto Primavera. Finalmente, os ambientes  
107 associados ao rio Ivinhema são os mais preservados, uma vez que este rio está livre de grandes  
108 barragens (Agostinho et al., 2009). Apesar dos diversos impactos causados pelos barramentos, a  
109 região da planície de inundação do Alto rio Paraná abriga aproximadamente 200 espécies de peixes  
110 (Agostinho et al., 2004; Ota et al., 2018).

111



112

113 **Figura 1.** Lagoas amostradas na planície de inundação do Alto rio Paraná, Brasil. As lagoas dos Patos  
 114 (LPAT) e Ventura (LVEN) estão associadas ao rio Ivinhema. As lagoas do Guaraná (LGUA) e Fechada  
 115 (LFEC) estão associadas ao rio Baía. As lagoas do Pau Véio (LPVE) e das Garças (LGAR) estão  
 116 associadas ao rio Paraná.

117

118 *Coleta dos dados*

119 Os dados utilizados neste estudo foram obtidos ao longo de um Programa de Pesquisas  
 120 Ecológicas de Longa Duração na planície de inundação do Alto rio Paraná (Sítio PIAP do PELD-  
 121 CNPq). Para a coleta de peixes, foram utilizadas redes com diferentes tamanhos de malha (variando  
 122 de 24 a 160 mm entre nós opostos), cada uma medindo 20 metros de comprimento por 1,5 metros de  
 123 altura. As coletas foram trimestrais e realizadas em 68 meses entre 2000 e 2017, geralmente nos meses  
 124 de março, junho, setembro e dezembro.

125 Em cada lagoa estudada, as redes de emalhe foram deixadas na água por um período de 24  
126 horas, sendo as despescas realizadas às 8h00min, 16h00min e 00h00min. Os peixes capturados foram  
127 identificados até o nível de espécie com base na literatura especializada (ver detalhes em Graça &  
128 Pavanelli, 2007; Ota et al., 2018).

129 Os dados das características da história de vida das espécies de peixes foram obtidos tanto dos  
130 indivíduos coletados quanto da literatura especializada (Tabela S1). As seguintes variáveis foram  
131 mensuradas: tamanho do corpo, tipo de desova (total ou parcial), guilda reprodutiva e origem da  
132 espécie (nativa ou não-nativa na planície). O tamanho médio do corpo foi estimado a partir dos dados  
133 de comprimento padrão dos indivíduos coletados, enquanto informações sobre o tipo de desova foram  
134 obtidas da literatura (ver referências em Granzotti et al., 2021). Para a guilda reprodutiva, a  
135 classificação proposta por Suzuki et al. (2004) foi utilizada. Esta considera o modo de migração, o  
136 tipo de fertilização (interna ou externa) e a presença ou ausência de cuidado parental. Assim, as  
137 espécies foram classificadas nas seguintes guildas: (i) migratório de longa distância com fertilização  
138 externa e sem cuidado parental (LMEF); (ii) não migratórios ou migratórios de curta distância com  
139 fertilização externa e sem cuidados parentais (NEFW); (iii) não migratórios ou migratórios de curta  
140 distância com fertilização externa e cuidado parental (NEFP); e (iv) não migratórios ou migratórios  
141 de curta distância com fecundação interna e sem cuidado parental (NIF). Na ausência de dados  
142 reprodutivos quantitativos espécie-específicos, a classificação das espécies nas guildas reprodutivas  
143 descritas acima é comparável às estratégias reprodutivas propostas por Winemiller (1989). Dessa  
144 forma, podemos associar a guilda NEFW à estratégia oportunista, a guilda NEFP à estratégia de  
145 equilíbrio, e a guilda LMEF à estratégia sazonal. Por fim, a origem das espécies (nativas ou não-  
146 nativas) foi identificada com ajuda de especialistas e da literatura especializada (Ota et al., 2018).

147

148    *Estimativa da TPL espacial*

149    A captura por unidade de esforço (CPUE; indivíduos/1000 m<sup>2</sup> de rede expostas por 24 horas)  
150    foi calculada para cada espécie em cada local e mês de coleta (Figura 2). Para este estudo,  
151    selecionamos apenas as espécies que apresentarem no mínimo 30 ocorrências durante os meses de  
152    coleta ( $t = 68$ ), garantindo assim uma série temporal robusta para estimar a TPL. Os valores da média  
153    e da variância da CPUE entre os locais foram então estimados para cada espécie e mês de coleta  
154    (Figura 2). Esses valores foram transformados em logaritmos na base 10 (por convenção, visto que  
155    essa escolha não afeta o resultado final). Os coeficientes angulares da TPL foram estimados a partir  
156    de regressões lineares de mínimos quadrados ordinários (OLS) entre o logaritmo da variância e  
157    logaritmo da média, para cada uma das espécies de peixes. Assim, cada observação nessas regressões  
158    correspondeu a um mês de coleta. Para essa análise, foi utilizada a função "*lm*" do pacote base do  
159    software estatístico R 4.3.2 (R Core Team, 2023).

160

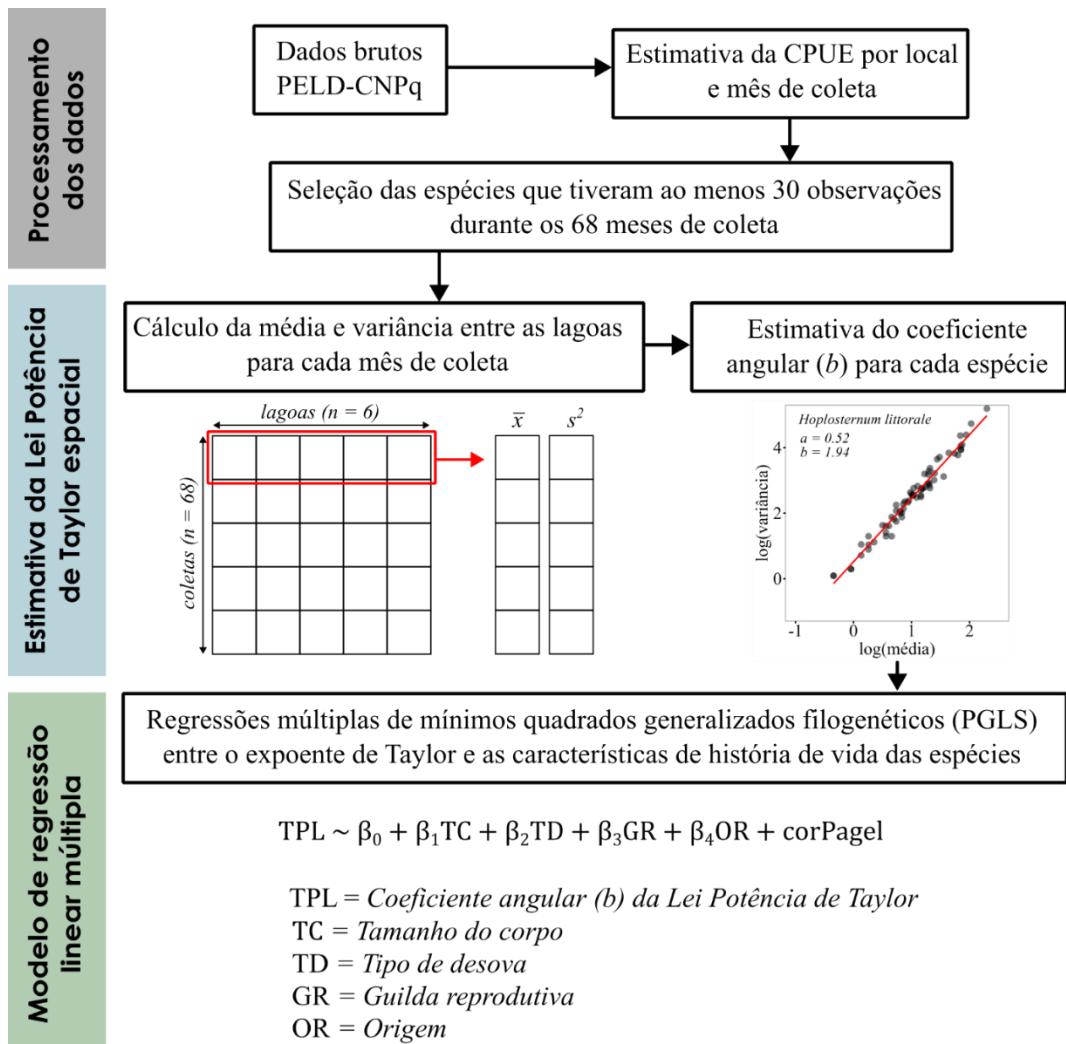
161    *Relações entre as características das espécies e os coeficientes angulares da TPL*

162    Utilizamos um modelo de mínimos quadrados generalizados filogenéticos (PGLS) para  
163    examinar a relação entre o coeficiente angular da TPL e as características de história de vida das  
164    espécies (tamanho médio do corpo, tipo de desova, guilda reprodutiva e origem). Para analisar  
165    possíveis problemas de instabilidade na estimativa dos coeficientes parciais de regressão causados  
166    por multicolinearidade, nós calculamos o Fator de Inflação de Variância Generalizada (GVIF, Fox &  
167    Monette, 1992) utilizando a função “*vif*” do pacote “*car*” (Fox & Weisberg, 2019).

168    Utilizamos um conjunto de 100 hipóteses filogenéticas a partir de uma filogenia de peixes  
169    ósseos compilada por Rabosky et al. (2018) nos modelos PGLS. Podamos as filogenias e incluímos  
170    apenas as espécies presentes em nosso conjunto de dados utilizando a função  
171    “*fishtree\_complete\_phylogeny*” do pacote “*fishtree*” (Chang et al., 2019). Em seguida, modificamos

172 a relação entre Ostariophysi de acordo com Hughes et al. (2018), corrigindo a posição dos clados da  
 173 seguinte forma: (Characiformes (Gymnotiformes (Siluriformes))). Após isso, aplicamos uma  
 174 transformação utilizando a função “*force.ultrametric*” do pacote “*phytools*” (Revell, 2012) para  
 175 garantir que as árvores fossem ultramétricas. Posteriormente, obtivemos uma única filogenia com  
 176 máxima credibilidade de clado utilizando a função “*maxCladeCred*” do pacote “*phangorn*” (Schliep,  
 177 2011).

178



179

180 **Figura 2.** Etapas utilizadas para a progressão das análises dos dados realizadas neste estudo. Setas  
 181 indicam a sequência em que foram realizados os procedimentos.

182

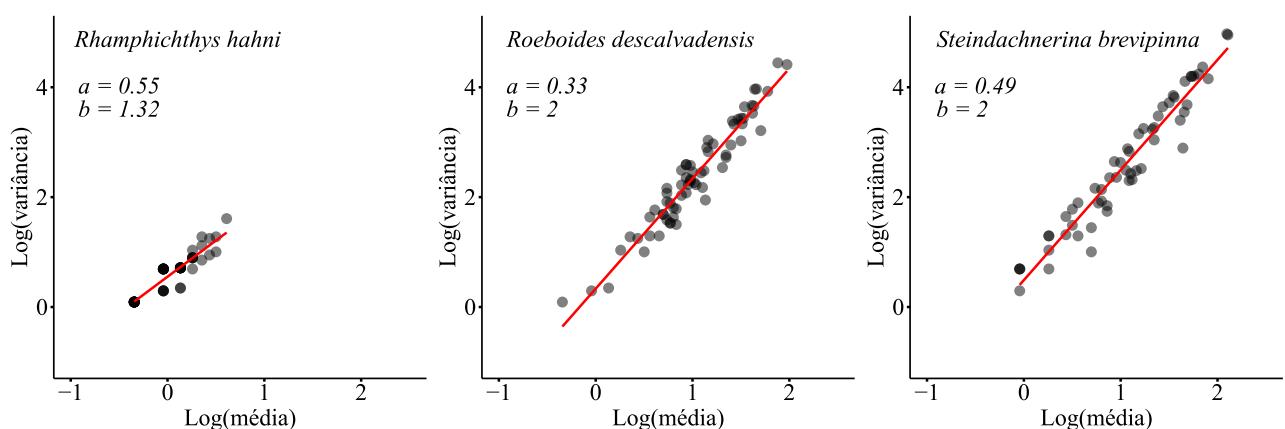
183 Seguindo Zuur et al. (2009), utilizamos o Critério de Informação de Akaike (AIC) para  
184 comparar um modelo sem autocorrelação filogenética aos modelos com diferentes estruturas de  
185 autocorrelação filogenética (Blomberg, Browniano, Grafen, Martins e Pagel) disponíveis no pacote  
186 “ape” (Paradis & Schliep, 2019). Para isso, empregamos a função “*gls*” presente no pacote “*nlme*”  
187 (Pinheiro & Bates, 2023) e a função “*AIC*” do pacote base do R 4.3.2 (R Core Team, 2023). Os  
188 códigos do R utilizados para análise de dados e replicação desta pesquisa estão disponíveis online no  
189 repositório GitHub [<https://github.com/Jhonatan-Lima/Dissertation>].

190

## 191 Resultados

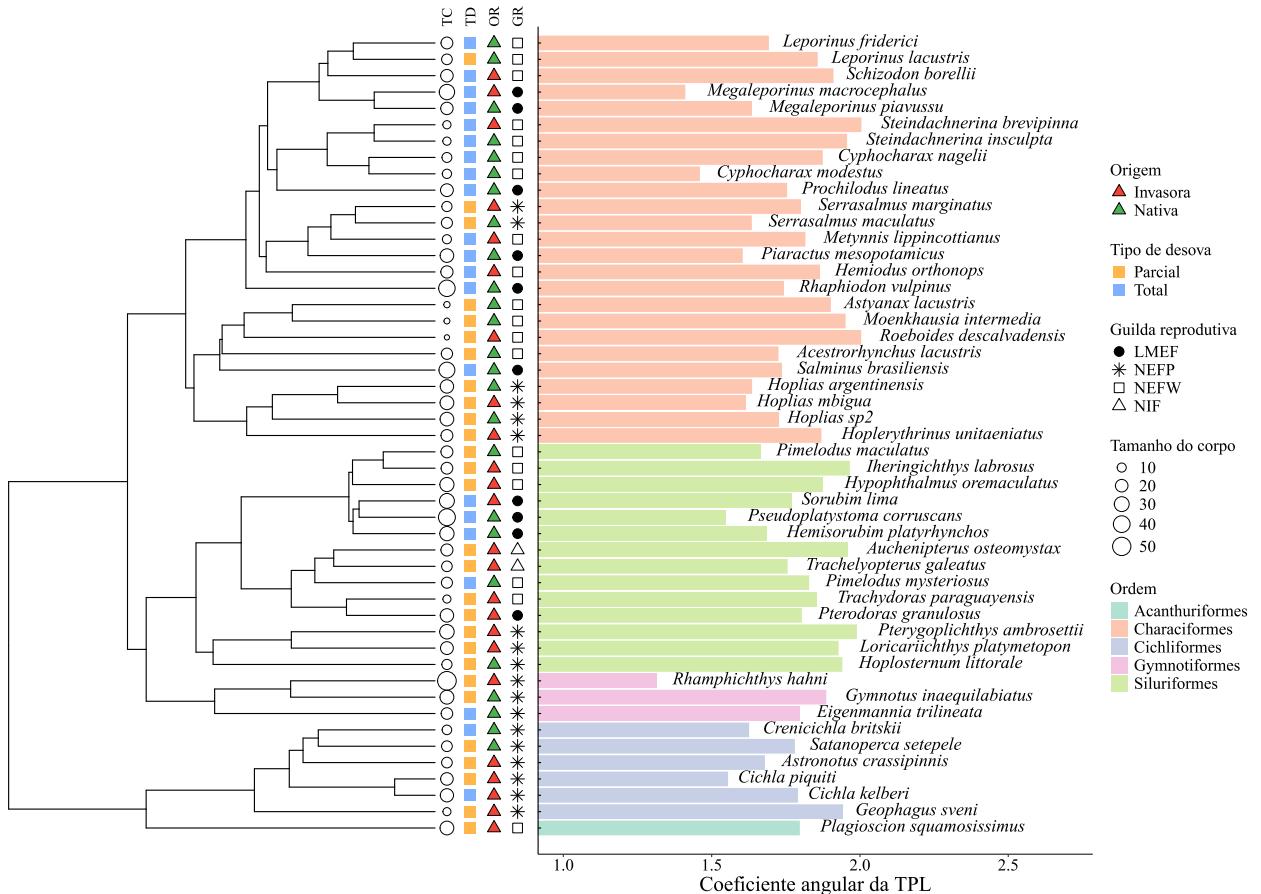
192 Os coeficientes angulares da TPL ( $b$ ) foram estimados para um conjunto de 49 espécies de  
193 peixes, abrangendo as ordens Acanthuriformes, Cichliformes, Characiformes, Gymnotiformes e  
194 Siluriformes. Os valores de  $b$  variaram entre 1,316 (para *Rhamphichthys hahni*) e 2,004 (para  
195 *Roeboides descalvadensis* e *Steindachnerina brevipinna*) (Figura 3). O valor médio de  $b$  - igual 1,774  
196 ( $\pm 0,157$  desvios padrão) - indicam que as populações de peixes da planície de inundação do Alto rio  
197 Paraná exibem uma distribuição espacial agregada (Figura 4).

198



199

200 **Figura 3.** Relações entre o logaritmo da variância espacial da abundância e o logaritmo da  
201 abundância média para as espécies com os menores e maiores coeficientes angulares estimados neste  
202 estudo. Os resultados para as outras espécies de peixes estão apresentados na Figura S1.



203

204 **Figura 4.** Estimativas dos coeficientes angulares da TPL espacial para 49 espécies de peixes da  
 205 planície de inundação do Alto rio Paraná e características de história de vida para cada espécie:  
 206 tamanho do corpo (TC), tipo de desova (TD), guilda reprodutiva (GR) e origem (OR).

207

208 Com base nos valores do Critério de Informação de Akaike (AIC) e na distribuição dos  
 209 resíduos, observamos que o modelo sem autocorrelação filogenética e aqueles com estruturas de  
 210 autocorrelação filogenética de Pagel e Grafen apresentaram o melhor ajuste (Tabela S2). Portanto,  
 211 optamos por prosseguir com as análises utilizando o modelo com estrutura de autocorrelação  
 212 filogenética de Pagel. A análise do Fator de Inflação de Variância Generalizado (GVIF) indicou que  
 213 não houve colinearidade substancial entre as variáveis explanatórias, uma vez que os valores de GVIF  
 214 variaram entre 1,07 e 1,28.

215 O tamanho do corpo foi o único preditor estatisticamente significativo do coeficiente angular  
216 da TPL espacial, demonstrando um efeito negativo (Tabela 1). Em outras palavras, quanto maior o  
217 tamanho do corpo, menor o grau de agregação da espécie (Figura 5).

218

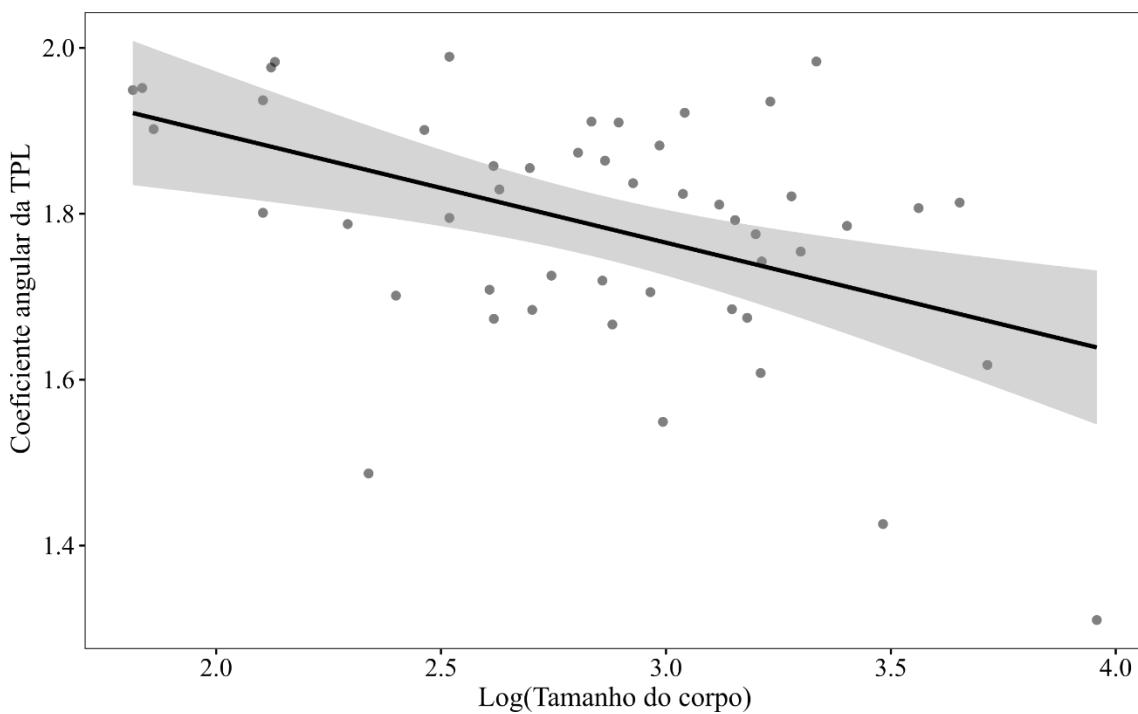
219 **Tabela 1.** Resultado do modelo de mínimos quadrados generalizados filogenéticos (PGLS) com  
220 estrutura de autocorrelação filogenética de Pagel. A variável resposta foi o coeficiente angular da  
221 TPL. As seguintes variáveis explanatórias foram testadas: tamanho do corpo (transformado em  
222 logaritmo), tipo de desova (total ou parcelada), guilda reprodutiva (LMEF, NEFW, NEFP e NIF) e  
223 origem (nativa ou não-nativa). Os níveis das variáveis categóricas que não aparecem no modelo são  
224 considerados como referência. LMEF: migratório de longa distância com fertilização externa e sem  
225 cuidado parental; NEFW: não migratórios ou migratórios de curta distância com fertilização externa  
226 e sem cuidados parentais; NEFP: não migratórios ou migratórios de curta distância com fertilização  
227 externa e cuidado parental; NIF: não migratórios ou migratórios de curta distância com fecundação  
228 interna e sem cuidado parental.

229

Preditores	Coeficiente	IC (95%)	P
Intercepto	2.18	1.80 – 2.56	<b>&lt;0.001</b>
Tamanho do corpo	-0.14	-0.24 – -0.03	<b>0.012</b>
Tipo de desova: Total	-0.03	-0.13 – 0.07	0.603
Guilda reprodutiva: NEFP	-0.01	-0.15 – 0.14	0.940
Guilda reprodutiva: NEFW	0.04	-0.10 – 0.19	0.552
Guilda reprodutiva: NIF	0.04	-0.21 – 0.29	0.772
Origem: Nativa	-0.05	-0.14 – 0.03	0.203
Pseudo-R <sup>2</sup>	0.315		

230

231



232

233 **Figura 5.** Relação entre coeficiente angular da TPL e tamanho do corpo (em escala logarítmica) das  
234 espécies de peixes da planície de inundação do Alto rio Paraná. Cada ponto da regressão representa  
235 uma espécie de peixe. Os resíduos parciais estão apresentados nesta figura.

236

## 237 Discussão

238 Nossos resultados revelam um padrão de distribuição agregado para todas as espécies de  
239 peixes estudadas na planície de inundação do Alto rio Paraná. O fato do coeficiente angular da TPL  
240 variar entre 1,32 e 2,00 é condizente com resultados de estudos anteriores para populações de peixes  
241 (Baumgartner & Zapata, 2024; Cobain et al., 2019; Kuo et al., 2016; Mellin et al., 2010). Diversos  
242 mecanismos populacionais e ambientais podem explicar a generalidade desse padrão (e.g., processos  
243 dependentes da densidade, disponibilidade de recursos e migração; Kendal, 2004; Kilpatrick & Ives,  
244 2003). No entanto, artefatos estatísticos ou de amostragem também podem explicar a variação do  
245 coeficiente angular da TPL, sem a necessidade de considerar qualquer mecanismo ecológico ou  
246 comportamental. Por exemplo, Cohen & Xu (2015) demonstraram que amostragens aleatórias “em  
247 blocos de qualquer distribuição de frequência assimétrica” geram padrões que não diferem daqueles

248 esperados pela TPL. No entanto, embora vários trabalhos tenham enfatizado a “inevitabilidade  
249 estatística” da TPL (ver Baumgartner & Zapata, 2024), estudos recentes demonstraram que o  
250 coeficiente angular da TPL pode estar correlacionado com características das espécies e variáveis  
251 ambientais (Baumgartner & Zapata, 2024; mas ver também Johnson & Wilber, 2017). Por exemplo,  
252 o aumento da sincronia populacional tende a reduzir o coeficiente angular da TPL (Reuman et al.,  
253 2017). Em uma análise exploratória e *a posteriori*, no entanto, nós não encontramos uma correlação  
254 significativa entre os níveis de sincronia estimados por Granzotti et al. (2022) e os níveis de agregação  
255 (estimados pelo coeficiente angular da TPL) encontrados neste estudo ( $r = -0,16$ ;  $P > 0,05$ ).

256 Embora não seja tanto uma condição necessária como suficiente, a relação entre o coeficiente  
257 angular da TPL e atributos das espécies (populacional e de história de vida) sugere que mecanismos  
258 ecológicos podem ser aventados. De fato, ao testarmos a hipótese geral de relações entre nível de  
259 agregação e traços da história de vida das espécies de peixes, constatamos que o tamanho do corpo  
260 foi significativamente correlacionado com o grau de agregação das espécies. Especificamente, nossos  
261 resultados indicaram que os níveis de agregação diminuíram com o aumento do tamanho do corpo  
262 das espécies de peixes. A relação negativa entre o coeficiente angular da TPL e o tamanho do corpo  
263 das espécies de peixes coaduna com estudos anteriores (Kuo et al., 2016; Pan et al., 2021; ver também  
264 Baumgartner & Zapata, 2024 para uma análise temporal). Essa relação pode ser explicada pelo fato  
265 de que espécies de peixes com menor tamanho corporal (e.g., *Roeboides descalvadensis*) geralmente  
266 adotam estratégias oportunistas caracterizadas pelo período de vida curto, alto esforço reprodutivo,  
267 alta resiliência demográfica e maiores abundâncias populacionais (Winemiller, 1989, 2005). Essas  
268 características favorecem uma maior variabilidade nas abundâncias das populações ao longo do  
269 tempo e do espaço, o que resulta em um aumento no valor do coeficiente angular da TPL. De forma  
270 oposta, espécies com maiores tamanhos corporais (e.g., *Rhamphichthys hahni*) tendem a adotar  
271 estratégias de equilíbrio, que estão associadas com uma menor abundância populacional, baixa  
272 fecundidade, cuidado parental e maior capacidade de evitar condições ambientais adversas devido às

273 altas taxas de dispersão destas espécies (Comte & Olden, 2018; Winemiller, 1989, 2005). Estas  
274 características proporcionam uma certa estabilidade populacional que tende a reduzir as variações de  
275 abundância ao longo do tempo e do espaço, implicando em menores coeficientes angulares da TPL.

276 Em nossa área de estudo, flutuações no nível hidrológico podem afetar a agregação de espécies  
277 de peixes, além de regularem a reprodução e a sobrevivência destas espécies, especialmente após a  
278 construção da barragem de Porto Primavera (Barzotto et al., 2015; Sanches et al., 2006). Além disso,  
279 não podemos descartar a influência da atividade pesqueira na região (Costa et al., 2012), que pode  
280 até mesmo inverter as relações entre o coeficiente angular da TPL e as características de história de  
281 vida (Kuo et al., 2016). Assim, efeitos ambientais e antropogênicos podem introduzir uma  
282 considerável variabilidade nos dados, dificultando a detecção de relações entre o nível de agregação  
283 e outras características das espécies (tipo de desova, guilda reprodutiva e origem) em nosso estudo.

284 Em conclusão, nossos resultados sugerem que o tamanho do corpo é um fator chave na  
285 determinação dos padrões de agregação espacial das espécies de peixes na planície de inundação do  
286 Alto rio Paraná.

287

## 288 Referências

- 289 Agostinho, A. A., Bonecker, C. C., & Gomes, L. C. (2009). Effects of water quantity on connectivity:  
290 The case of the upper Paraná River floodplain. *Ecohydrology & Hydrobiology*, 9(1), 99–113.  
291 <https://doi.org/10.2478/v10104-009-0040-x>
- 292 Agostinho, A. A., Gomes, L. C., Suzuki, H. I., & Julio-Junior, H. F. (2003). Migratory fishes of the  
293 upper Paraná River basin, Brazil. In *Migratory Fishes of South America: Biology, Fisheries*  
294 and *Conservation Status* (pp. 19–99). World Bank and IDRC.
- 295 Agostinho, A., Thomaz, S., & Gomes, L. (2004). Threats for biodiversity in the floodplain of the  
296 Upper Paraná River: Effects of hydrological regulation by dams. *Ecohydrology and*  
297 *Hydrobiology*, 4, 267–280.

- 298 Arthington, A. H., Dulvy, N. K., Gladstone, W., & Winfield, I. J. (2016). Fish conservation in  
299 freshwater and marine realms: Status, threats and management. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 26(5), 838–857. <https://doi.org/10.1002/aqc.2712>
- 300
- 301 Barzotto, E., Sanches, P. V., Bialetzki, A., Orvati, L., & Gomes, L. C. (2015). Larvae of migratory  
302 fish (Teleostei: Ostariophysi) in the lotic remnant of the Paraná River in Brazil. *Zoologia*  
303 (Curitiba), 32, 270–280. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702015000400002>
- 304 Baumgartner, M. T., & Zapata, O. E. P. (2024). Taylor's power law for freshwater fishes: Functional  
305 traits beyond statistical inevitability. *Journal of Animal Ecology*, 00, 1–13.  
306 <https://doi.org/10.1111/1365-2656.14135>
- 307 Chang, J., Rabosky, D. L., Smith, S. A., & Alfaro, M. E. (2019). An r package and online resource  
308 for macroevolutionary studies using the ray-finned fish tree of life. *Methods in Ecology and*  
309 *Evolution*, 10(7), 1118–1124. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13182>
- 310 Cobain, M. R. D., Brede, M., & Trueman, C. N. (2019). Taylor's power law captures the effects of  
311 environmental variability on community structure: An example from fishes in the North Sea.  
312 *Journal of Animal Ecology*, 88(2), 290–301. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12923>
- 313 Cohen, J. E., Plank, M. J., & Law, R. (2012). Taylor's law and body size in exploited marine  
314 ecosystems. *Ecology and Evolution*, 2(12), 3168–3178. <https://doi.org/10.1002/ece3.418>
- 315 Cohen, J. E., & Xu, M. (2015). Random sampling of skewed distributions implies Taylor's power law  
316 of fluctuation scaling. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(25), 7749–7754.  
317 <https://doi.org/10.1073/pnas.1503824112>
- 318 Comte, L., & Olden, J. D. (2018). Evidence for dispersal syndromes in freshwater fishes. *Proceedings*  
319 *of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1871), 20172214.  
320 <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.2214>

- 321 Costa, R. S., Okada, E. K., Agostinho, A. A., & Gomes, L. C. (2012). Variação temporal no  
322 rendimento e composição espécie-fica da pesca artesanal do alto rio Paraná, PR - Brasil: Os  
323 efeitos crônicos dos barramentos. *Boletim do Instituto de Pesca*, 38(3), Article 3.
- 324 Fox, J., & Monette, G. (1992). Generalized Collinearity Diagnostics. Journal of the American  
325 Statistical Association, 87(417), 178–183. <https://doi.org/10.1080/01621459.1992.10475190>
- 326 Fox, J., & Weisberg, S. (2019). An R Companion to Applied Regression. SAGE Publications.
- 327 Gois, K. S., Pelicice, F. M., Gomes, L. C., & Agostinho, A. A. (2015). Invasion of an Amazonian  
328 cichlid in the Upper Paraná River: Facilitation by dams and decline of a phylogenetically  
329 related species. *Hydrobiologia*, 746(1), 401–413. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2061-8>
- 330 Graça, W., & Pavanelli, C. (2007). *Peixes da planície de inundação do Alto rio Paraná e áreas*  
331 *Adjacentes*. Eduem.
- 332 Granzotti, R. V., Agostinho, A. A., & Bini, L. M. (2022). Drivers and spatial patterns of population  
333 synchrony of fish species in a floodplain. *Freshwater Biology*, 67(5), 857–872.  
334 <https://doi.org/10.1111/fwb.13886>
- 335 Granzotti, R. V., Cassemiro, F. A. S., Agostinho, A. A., & Bini, L. M. (2021). Rescue effect drives  
336 local persistence of fish species in the Upper Paraná River floodplain. *Freshwater Biology*,  
337 66(5), 914–925. <https://doi.org/10.1111/fwb.13686>
- 338 Hughes, L. C., Ortí, G., Huang, Y., Sun, Y., Baldwin, C. C., Thompson, A. W., Arcila, D., Betancur-  
339 R., R., Li, C., Becker, L., Bellora, N., Zhao, X., Li, X., Wang, M., Fang, C., Xie, B., Zhou, Z.,  
340 Huang, H., Chen, S., ... Shi, Q. (2018). Comprehensive phylogeny of ray-finned fishes  
341 (Actinopterygii) based on transcriptomic and genomic data. *Proceedings of the National  
342 Academy of Sciences*, 115(24), 6249–6254. <https://doi.org/10.1073/pnas.1719358115>
- 343 Johnson, P., & Wilber, M. (2017). Biological and statistical processes jointly drive population  
344 aggregation: Using host-parasite interactions to understand Taylor's power law. *Proceedings*

- 345           of     the     Royal     Society     B:     Biological     Sciences,     284,     20171388.  
346           <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1388>
- 347     Junk, W. J., Bayley, P., & Sparks, R. (1989). The Flood Pulse Concept in River-Floodplain Systems.  
348           *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, 106, 110–127.
- 349     Kendal, W. S. (2004). Taylor's ecological power law as a consequence of scale invariant exponential  
350           dispersion     models.     *Ecological     Complexity*,     1(3),     193–209.  
351           <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2004.05.001>
- 352     Kilpatrick, A. M., & Ives, A. R. (2003). Species interactions can explain Taylor's power law for  
353           ecological time series. *Nature*, 422(6927), 65–68. <https://doi.org/10.1038/nature01471>
- 354     Kuo, T.-C., Mandal, S., Yamauchi, A., & Hsieh, C. (2016). Life history traits and exploitation affect  
355           the spatial mean-variance relationship in fish abundance. *Ecology*, 97(5), 1251–1259.  
356           <https://doi.org/10.1890/15-1270.1>
- 357     Mellin, C., Huchery, C., Caley, M. J., Meekan, M. G., & Bradshaw, C. J. A. (2010). Reef size and  
358           isolation determine the temporal stability of coral reef fish populations. *Ecology*, 91(11),  
359           3138–3145. <https://doi.org/10.1890/10-0267.1>
- 360     Ota, R. R., Deprá, G. de C., Graça, W. J. da, & Pavanello, C. S. (2018). Peixes da planície de inundação  
361           do alto rio Paraná e áreas adjacentes: Revised, annotated and updated. *Neotropical  
362           Ichthyology*, 16, e170094. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20170094>
- 363     Pan, R.-Y., Kuo, T.-C., & Hsieh, C. (2021). Hump-shaped relationship between aggregation tendency  
364           and body size within fish populations. *Ecography*, 44(9), 1418–1427.  
365           <https://doi.org/10.1111/ecog.05575>
- 366     Paradis, E., & Schliep, K. (2019). ape 5.0: An environment for modern phylogenetics and  
367           evolutionary analyses in R. *Bioinformatics* (Oxford, England), 35(3), 526–528.  
368           <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty633>

- 369 Pinheiro, J., & Bates, D. (2023). *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models* (Version 3.1-164)  
370 [Computer software]. <https://cran.r-project.org/web/packages/nlme/index.html>
- 371 R Core Team (2023). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for  
372 Statistical Computing, Vienna, Austria.
- 373 Rabosky, D. L., Chang, J., Title, P. O., Cowman, P. F., Sallan, L., Friedman, M., Kaschner, K., Garilao,  
374 C., Near, T. J., Coll, M., & Alfaro, M. E. (2018). An inverse latitudinal gradient in speciation  
375 rate for marine fishes. *Nature*, 559(7714), 392–395. [https://doi.org/10.1038/s41586-018-0273-1](https://doi.org/10.1038/s41586-018-<br/>376 0273-1)
- 377 Reuman, D. C., Zhao, L., Sheppard, L. W., Reid, P. C., & Cohen, J. E. (2017). Synchrony affects  
378 Taylor's law in theory and data. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(26),  
379 6788–6793. <https://doi.org/10.1073/pnas.1703593114>
- 380 Revell, L. J. (2012). phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things).  
381 *Methods in Ecology and Evolution*, 3(2), 217–223. [https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00169.x](https://doi.org/10.1111/j.2041-<br/>382 210X.2011.00169.x)
- 383 Rodrigues, A. C., de Santana, H. S., Baumgartner, M. T., & Gomes, L. C. (2018). Coexistence  
384 between native and nonnative species: The invasion process and adjustments in distribution  
385 through time for congeneric piranhas in a Neotropical floodplain. *Hydrobiologia*, 817(1),  
386 279–291. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3541-z>
- 387 Sanches, P. V., Nakatani, K., Bialetzki, A., Baumgartner, G., Gomes, L. C., & Luiz, E. A. (2006).  
388 Flow regulation by dams affecting ichthyoplankton: The case of the Porto Primavera Dam,  
389 Paraná River, Brazil. *River Research and Applications*, 22(5), 555–565.  
390 <https://doi.org/10.1002/rra.922>
- 391 Schliep, K. P. (2011). phangorn: Phylogenetic analysis in R. *Bioinformatics*, 27(4), 592–593.  
392 <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq706>

- 393 Souza-Filho, E. E. (2009). Evaluation of the Upper Paraná River discharge controlled by reservoirs.
- 394       *Brazilian Journal of Biology*, 69, 707–716. <https://doi.org/10.1590/S1519->
- 395       69842009000300024
- 396 Suzuki, H. I., Vazzoler, A. E. A. D. M., Marques, E. E., Lizama, A. P., & Inada, P. (2004).
- 397       Reproductive ecology of the fish assemblages. In *The upper Paraná River and its floodplain: Physical aspects, ecology and conservation* (pp. 271–291). Backhuys Publishers.
- 398
- 399 Taylor, L. R. (1961). Aggregation, Variance and the Mean. *Nature*, 189(4766), Article 4766.
- 400       <https://doi.org/10.1038/189732a0>
- 401 Taylor, R. A. J. (2019). *Taylor's power law: Order and pattern in nature* (1st edition). Elsevier.
- 402 Thomaz, S. M., Agostinho, A. A., & Hahn, N. S. (Eds.). (2004). *The upper Paraná River and its*
- 403       *floodplain: Physical aspects, ecology and conservation*. Backhuys Publishers.
- 404 Winemiller, K. O. (1989). Patterns of variation in life history among South American fishes in
- 405       seasonal environments. *Oecologia*, 81(2), 225–241. <https://doi.org/10.1007/BF00379810>
- 406 Winemiller, K. O. (2005). Life history strategies, population regulation, and implications for fisheries
- 407       management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62(4), 872–885.
- 408       <https://doi.org/10.1139/f05-040>
- 409 Xiao, X., Locey, K. J., & White, E. P. (2015). A Process-Independent Explanation for the General
- 410       Form of Taylor's Law. *The American Naturalist*, 186(2), E51-60.
- 411       <https://doi.org/10.1086/682050>
- 412 Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). *Mixed effects models and*
- 413       *extensions in ecology with R*. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6>

## Material suplementar

**Tabela S1.** Características de história de vida das espécies de peixes do Alto rio Paraná. As abreviações são: TC = Tamanho do Corpo, TD = Tipo de Desova, GR = Guilda Reprodutiva e Origem.

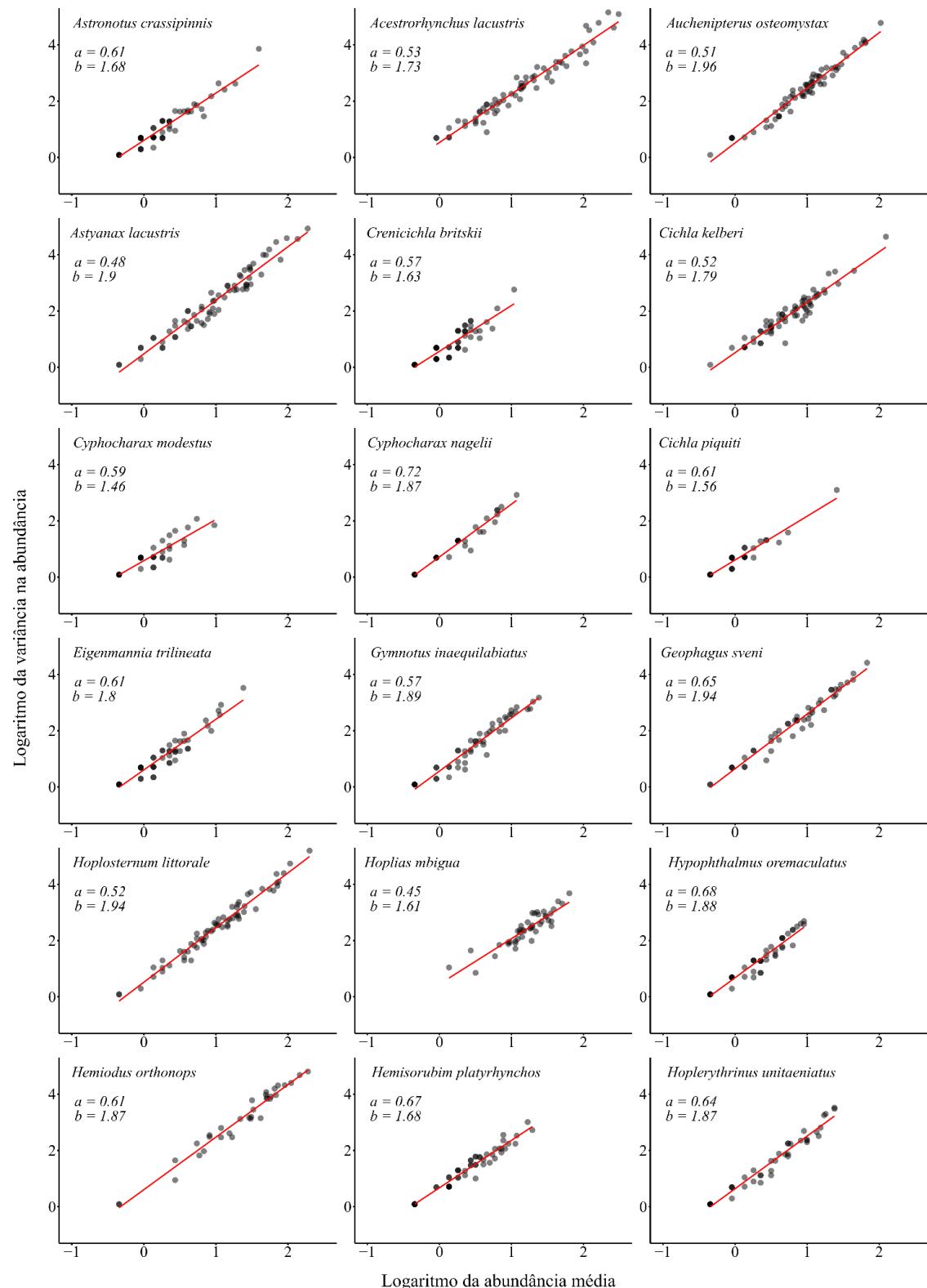
Espécie	TC	TD	GR	Origem
<i>Acestrorhynchus lacustris</i>	15,57	Parcial	NEFW	Nativa
<i>Leporinus friderici</i>	17,44	Total	NEFW	Nativa
<i>Leporinus lacustris</i>	13,69	Parcial	NEFW	Nativa
<i>Megaleporinus macrocephalus</i>	32,54	Total	LMEF	Exótica
<i>Megaleporinus piavussu</i>	19,40	Total	LMEF	Nativa
<i>Schizodon borellii</i>	19,80	Total	NEFW	Exótica
<i>Salminus brasiliensis</i>	35,22	Total	LMEF	Nativa
<i>Astyanax lacustris</i>	6,43	Parcial	NEFW	Nativa
<i>Moenkhausia intermedia</i>	6,27	Parcial	NEFW	Nativa
<i>Roeboides descaldensis</i>	6,14	Parcial	NEFW	Exótica
<i>Cyphocharax modestus</i>	10,37	Total	NEFW	Nativa
<i>Cyphocharax nagelii</i>	11,74	Total	NEFW	Nativa
<i>Steindachnerina brevipinna</i>	8,35	Total	NEFW	Exótica
<i>Steindachnerina insculpta</i>	8,42	Total	NEFW	Nativa
<i>Rhaphiodon vulpinus</i>	38,59	Total	LMEF	Nativa
<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i>	17,54	Parcial	NEFP	Exótica
<i>Hoplias mbigua</i>	24,79	Parcial	NEFP	Exótica
<i>Hoplias argentinensis</i>	23,26	Parcial	NEFP	Nativa
<i>Hoplias sp2</i>	24,52	Parcial	NEFP	Nativa
<i>Hemiodus orthonops</i>	18,67	Total	NEFW	Exótica
<i>Prochilodus lineatus</i>	20,86	Total	LMEF	Nativa
<i>Metynnismalabaricus</i>	9,90	Total	NEFW	Exótica
<i>Piaractus mesopotamicus</i>	24,06	Total	LMEF	Nativa
<i>Serrasalmus maculatus</i>	14,92	Parcial	NEFP	Nativa
<i>Serrasalmus marginatus</i>	12,41	Parcial	NEFP	Exótica
<i>Gymnotus inaequilabiatus</i>	25,33	Parcial	NEFP	Nativa
<i>Rhamphichthys hahni</i>	52,34	Parcial	NEFP	Exótica
<i>Eigenmannia trilineata</i>	16,52	Total	NEFP	Nativa
<i>Auchenipterus osteomystax</i>	18,08	Parcial	NIF	Exótica
<i>Trachelyopterus galeatus</i>	13,57	Parcial	NIF	Exótica
<i>Hoplosternum littorale</i>	12,41	Parcial	NEFP	Nativa
<i>Pterodoras granulosus</i>	23,42	Parcial	LMEF	Exótica
<i>Trachydoras paraguayensis</i>	8,20	Parcial	NEFW	Exótica
<i>Loricariichthys platymetopon</i>	20,94	Parcial	NEFP	Exótica
<i>Pterygoplichthys ambrosettii</i>	28,06	Parcial	NEFP	Exótica
<i>Hemisorubim platyrhynchos</i>	27,10	Total	LMEF	Nativa
<i>Hypophthalmus oreomaculatus</i>	26,55	Parcial	NEFW	Exótica

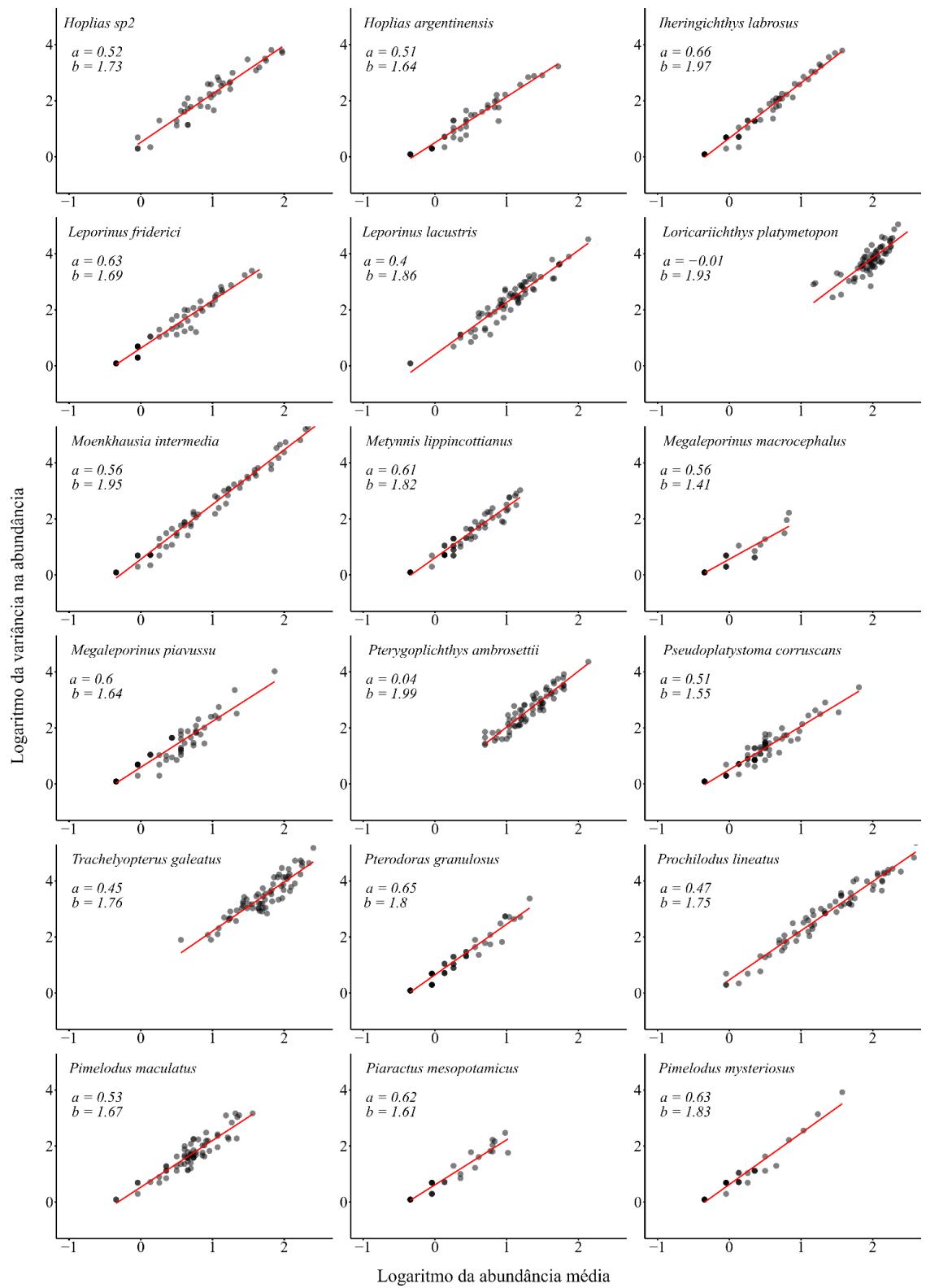
<i>Iheringichthys labrosus</i>	17,02	Parcial	NEFW	Exótica
<i>Pimelodus maculatus</i>	17,83	Parcial	NEFW	Nativa
<i>Pimelodus mysteriosus</i>	14,84	Total	NEFW	Nativa
<i>Pseudoplatystoma corruscans</i>	41,04	Total	LMEF	Nativa
<i>Sorubim lima</i>	30,04	Total	LMEF	Exótica
<i>Astronotus crassipinnis</i>	13,70	Parcial	NEFP	Exótica
<i>Cichla kelberi</i>	22,61	Total	NEFP	Exótica
<i>Cichla piquiti</i>	19,95	Parcial	NEFP	Exótica
<i>Crenicichla britskii</i>	11,02	Total	NEFP	Nativa
<i>Geophagus sveni</i>	8,20	Parcial	NEFP	Exótica
<i>Satanoperca setepele</i>	13,87	Parcial	NEFP	Nativa
<i>Plagioscion squamosissimus</i>	24,85	Parcial	NEFW	Exótica

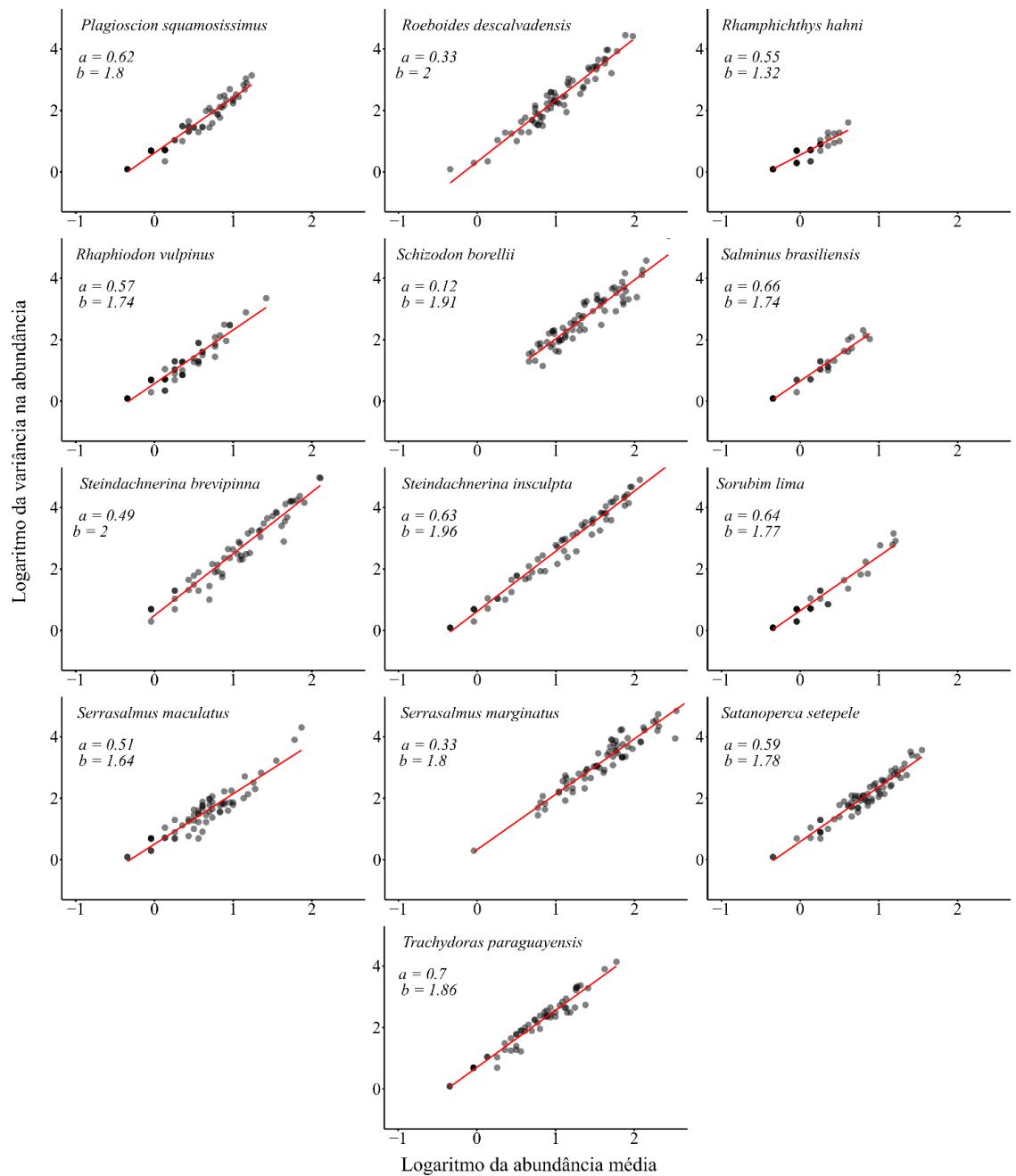
**Tabela S2.** Valores do Critério de Informação de Akaike (AIC) entre os modelos com diferentes tipos de autocorrelação filogenética.

Modelo	df	AIC	ΔAIC
pgls.mod (sem autocorrelação)	8	-17,03	0,00
pgls.pagel	9	-15,22	1,80
pgls.grafen	9	-15,21	1,82
pgls.martins	9	-15,03	2,00
pgls.brownian	8	-3,19	13,84
pgls.blomberg	8	-3,19	13,84

**Figura S1.** Resultados da regressão linear entre o logaritmo da variância espacial da abundância e o logaritmo da abundância média para todas as 49 espécies de peixes estudadas. A figura mostra os valores do intercepto ( $a$ ) e do coeficiente angular ( $b$ ) da TPL. A linha vermelha representa a reta de regressão ajustada.







## **CONCLUSÕES GERAIS**

---

Observamos uma distribuição espacial agregada para todas as espécies de peixes estudadas na planície de inundação do Alto rio Paraná, independentemente do método utilizado para estimar os níveis de agregação. Os índices de agregação revelaram tanto relações positivas quanto negativas com o nível hidrológico do rio Paraná, contrariando nossas expectativas iniciais de uma relação negativa. Esperávamos que uma maior conectividade entre os ambientes, proporcionada pelo aumento do nível das águas, resultasse em uma homogeneização das abundâncias devido às maiores taxas de dispersão. Estes resultados sugerem a influência de fatores adicionais que contribuem para a agregação das espécies. Por outro lado, o tamanho corporal das espécies mostrou ser um fator relevante na formação do padrão agregado, com espécies de menor porte exibindo níveis mais elevados de agregação, de acordo com as expectativas. Esse resultado pode reforçar a ideia de que a TPL não resulta apenas de artefatos estatísticos.