

Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação
Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Universidade Federal de Mato Grosso Do Sul

**Elementos estruturadores de metacomunidades em peixes de
riachos neotropicais**

Walmir Benedito Freitas Mundim Junior



Campo Grande
Março 2016

Elementos estruturadores de metacomunidades em peixes de riachos neotropicais

Walmir Benedito Freitas Mundim Junior

Dissertação apresentada como requisito para a obtenção do título de **Mestre em Ecologia**, pelo Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul.

Orientador: Yzel Rondon Suárez

Banca avaliadora

Dr. Fábio Cop Ferreira
[Universidade Federal de São Paulo - UNIFESP]

Dr. Izaías Médeci Fernandes
[Universidade Federal de Rondônia - UFR]

Dr. Josué Raizer
[Universidade Federal da Grande Dourados - UFGD]

Dr. Mauricio Cetra
[Universidade Estadual Paulista- Unesp]

Dr. Rudi Ricardo Laps
[Universidade Federal de Mato Grosso do Sul - UFMS]

Mãe, oh mãe
Há tanta verdade em mim
Que mal posso me manter de pé
Se nunca lembrar de ti.

C. Branco

Agradecimentos

O desenvolvimento deste trabalho é resultante da colaboração de “*et al.*” que contribuíram diretamente ou indiretamente. Sou totalmente grato, pois sem ajuda de vocês não seria viável realizá-lo. De coração, agradeço a todos pela participação no meu processo de formação acadêmica e na vida como um todo.

Ao Yzel Rondon Suárez, orientador e grande amigo, não só pelo direcionamento da dissertação, das questões ecológicas e estatística, mas por me apresentar com outra perspectiva à grandeza da natureza, por me dar conselhos e puxões de orelha quando era necessário, sempre regado com muita musicalidade brasileira.. No final de tudo, as palavras são superficiais para descrever a minha gratidão, valeu Rondon por tudo!Agradeço também a Dora, esposa do Yzel por me acolher em tantos momentos, obrigado pela amizade.

Aos amores da minha vida, minha família, minha mãe Flora que é a melhor pessoa do universo e meu pai Dito o homem do coração enorme, aos meus irmãos Alfeu e o André, parceiros de toda vida e aos sobrinhos Sr. Gabriel e a Sra. Heloísa. Grato por tudo se tornar possível na minha vida, pela paciência e cumplicidade. E no balanço da vida sei que posso contar com vocês em todos os momentos, tanto na dificuldade e na alegria. Enfim, é muito amor envolvido, sem vocês eu não existo, amo vocês!

Aos meus grandes irmãos Gustavo e Roberta, que viraram minha família desde o começo da graduação e estamos até hoje nos amando, firme forte. Á vocês eu dedico todo meu amor e sonhos.

Agradeço também aos meus grandes amigos Diego, primo, irmão e parceiro, e ao Kaio pessoa de iluminada. Sou totalmente grato a vocês dois por proporcionar os melhores momentos, viagens e conversas, estamos juntos sempre.

Ao Vagner que no final do mestrado me deu grande apoio, você é demais, gratidão.

Em especial, agradeço a Luna que é um presente na minha vida, obrigado por me acolher na sua casa e na sua vida, colecionamos histórias memoráveis e compartilhamos o mundo, gratidão total. Agradeço também a sua família, a seu esposo Murilo por ser um grande amigo e pessoa de alma boa, sua filha Maia que é uma criança espetacular e aos seus pais, pessoas ilustres, vocês são minha família também, obrigado de coração!

Aos colegas de mestrado Luna e a Poliana que compartilhamos vários momentos inesquecíveis, curtimos o mundo (muito mesmo) e dividimos nossas histórias, aos seus abraços que são os melhores...Valeu Poli você é espetacular, vou ficar com saudades das nossas saídas por Campão e de cada por do sol vivenciado, não tenho palavras para definir o tanto que você representa na minha vida, amo você, amizade pra toda vida. Aos amigos Guellity, Junior, Celso e Pedro que se tornaram grandes amigos.

Ao meu cardume, meus queridos amigos de laboratório; Mônica vulgo “Magali” pessoa mais que especial, sou infinitamente grato em te conhecer, você é parceira para toda vida, sua “diferentona”, rainha dos melhores mergulhos e da lua. Monca, foram tantos momentos e emoções que só tenho que agradecer, seu sorriso sempre será lembrado. A dona Gabi por toda ajuda no campo e nas análises, tenho muito carinho por você, menina querida do coração gigante, vou guardar a sete chaves todos os momentos

que vivemos, até das nossas brigas e principalmente dos nossos papos cabeça, sua família é linda! Ah, não posso esquecer de forma alguma, obrigado menina por me alimentar SEMPRE. A “etê” da Fabi que é o grande pilar deste trabalho, que me ensinou e ajudou imensamente na identificação dos peixes e nas análises, minha professora do R. Dona da melhor dispensa *vulgo* “armário” com delícias diretamente do PY, além de ser a melhor parceira de viagem, tornando-as marcantes e hilárias. Obrigado por amparar e aconselhar, mostrando que a vida é muito mais, você é tudo rainha dos peixes. A Lucilene amiga do coração, obrigado por existir, sem você esse mestrado não teria graça nenhuma, você é muito especial, nossas brincadeiras são épicas, obrigado por me fazer feliz, rainha da carona. A Maiane que me mostrou que a vida é mais leve e solta... Te adoro e quando crescer quero ser a igual você. A Ana por compartilhar todo material comigo e pelo companheirismo no laboratório e também a Deise, Élide, Kellen e Vitorino pela força nas coletas de campo e pela amizade.

Aos amigos de toda vida, Laisla, Fábio, Sah, Débora Isaura, Scheilla, Maria Elisa, Pedrão, Fravits e Gustavo Akabane e Jaqueline Santos.

Ao Izaías pela ajuda na análise de EMS.

Aos professores Andréa, Rudi, Fábio, Erich, Rafael, e aos amigos de Priscila, Shibuya, Darlene, Elaine e Camila da UFMS e em especial a Rose pessoa dedicada de coração grande, você manda muito bem!

A CAPES a concessão da bolsa de estudo.

A FUNDECT pelo financiamento do projeto.

A UEMS pela estrutura e material cedidos.

Gratidão total!

Índice

Resumo.....	8
Abstract.....	9
Introdução.....	10
Métodos.....	11
Resultados.....	14
Discussão.....	20
Literatura Citada.....	25
Anexo.....	35

Resumo

A ecologia de comunidades busca a compreender fatores que determinam a distribuição das espécies em múltiplas escalas, partindo deste princípio, o estudo de metacomunidades propõe responder questionamentos sobre a relação entre a importância das diferentes escalas espaciais e as interações biológicas como determinantes da organização da distribuição das espécies. Neste sentido, os riachos são habitats ideais para as investigações ecológicas, por exibirem estruturas de forma hierárquica contextualizadas em ordem de riachos. No presente trabalho buscamos testar a hipótese de que o padrão de distribuição das assembleias de peixes varia na bacia do rio Amambai e nas diferentes ordens dos riachos. Utilizamos como modelo a bacia do rio Amambai, Alto Rio Paraná, Mato Grosso do Sul. Amostramos 64 trechos de riachos ao longo de toda bacia. Registramos 79 espécies de peixes, sendo que riqueza e composição de espécies mudou entre as diferentes ordens dos riachos e algumas espécies foram mais presentes. A riqueza de espécies, obtida por rarefação, foi maior em trechos de riachos localizados na porção inferior da bacia com alta velocidade de corrente. Para cada ordem de riacho, as características ambientais que mais influenciam a distribuição das espécies mudam. Constatamos diferenças na estrutura da metacomunidades, sendo que na bacia como um todo o padrão foi aninhado, nos riachos de 1ª ordem quase-aninhamento e nos demais riachos quase-clementsiano. Nossos resultados reforçam a ideia de que assembleias de riachos de baixa ordem são mais influenciadas por características locais e que o aumento do volume dos riachos leva ao aumento da riqueza das espécies que estão relacionadas à heterogeneidade espacial e posição longitudinal.

Palavras-chave: Distribuição das espécies de peixes, Elementos Estruturadores de Metacomunidades (EEM).

Abstract

The community ecology seeks to understand the factors that determine the distribution of species at multiple scales. The metacommunities studies propose to answer questions about the relationship between the importance of different spatial scales and biological interactions as determinants of the distribution of species. In this sense, the streams are ideal habitats for ecological research, for example, to exhibit in hierarchical structures conceived in order streams. In this work, we test the hypothesis that the pattern of distribution of fish assemblages varies in river basin Amambai and in different orders of streams. We use as a model the river basin Amambai, Upper Paraná, Mato Grosso of Sul. Sampled 64 streams that stretches along the entire basin. We recorded 79 species of fish the richness and the composition changed between the different orders of streams and some species were more present. Species richness, obtained by thinning, was higher in streams stretches located in the lower portion of the basin with the high-speed stream. For each stream order environmental characteristics that influenced the changed distribution of species. We found differences in the metacommunities structure in the basin of the Amambai as a nestedness pattern in streams 1st quasi-nested order and the other quasi-Clementsian streams. Our results reinforce the idea that fish assemblages of the low-order streams are more influenced by the local characteristics and the increased volume of the streams leads to increased wealth of species that are related to spatial heterogeneity and longitudinal position.

Keywords: Distribution of fish species, the Elements of metacommunity structure (EMS).

Introdução

Estudos em ecologia de comunidades têm buscado entender mecanismos que determinam a distribuição e os arranjos ecológicos das comunidades biológicas (Soininen 2007, Logue et al. 2011), integrando aspectos locais e regionais (Rickefls 1987) e evidenciando interações e a dispersão das espécies em diferentes escalas de observações ecológicas (Chase 2005, Holyoak et al. 2005).

Dentro desta perspectiva, uma área que vem investigando questionamentos a respeito das comunidades ecológicas é a estrutura de metacomunidades, definida como um conjunto de comunidades locais interligadas por dispersão e por potenciais interações (Leibold et al. 2004). Buscando compreendendo a estruturação das comunidades locais no seu contexto regional, mensurando padrões e processos ocorrentes na natureza (Heino et al. 2015b).

Grande parte das investigações em metacomunidades avalia seus modelos teóricos de maneira mecanicista (Heino et al. 2015c), basicamente descrevendo os padrões encontrados e classificando os fatores espaciais ou ambientais como determinantes das metacomunidades (Cottenie 2005, Meynard et al. 2013). Por outro lado, outras propostas têm avaliado diferentes situações hipotéticas prováveis (*e.g.*, coerência, substituição e aglutinação) que descreveriam a estrutura das comunidades (Leibold & Mikkelsen 2002) que posteriormente são comparadas com a distribuição das espécies de forma a verificar quais padrões (*e.g.*, tabuleiro, aninhamento, clementsiano, gleasoniano, uniformemente espaçado) melhor descrevem a estrutura observada nas assembleias analisadas ou sua falta de padrão (*e.g.*, aleatório) (Presley et al. 2010). Este conjunto de procedimentos, chamado de Elementos Estruturadores de Metacomunidades, é a ferramenta mais utilizada atualmente (Eros et al. 2014, Mihaljevic et al. 2015, Tonkin et al. 2015).

Metacomunidades analisadas de forma simultânea fornecem compreensões a respeito dos padrões estruturadores das espécies, exibindo assim o melhor ajuste para os diferentes sistemas e ecológicos (Presley et al. 2010). As metacomunidades podem estar relacionadas a um conjunto de variáveis ecológicas que são descritoras do ambiente (Heino et al. 2015c), exibindo variações biogeográficas (Henriques-Silva et al. 2013), temporais (Fernandes et al. 2014) e estocástica (*e.g.*, enchentes) que podem transformar comunidades semelhantes em divergentes (Chase et al. 2009), reforçando o entendimento e a compreensão das assembleias respondem ao ambiente em que estão inseridas (Presley & Willig 2010).

Neste sentido, sistemas de riachos apresentam processos em múltiplas escalas, sendo bons modelos para avaliar questões relacionadas com a organização de metacomunidades (Heino et al. 2015c) por apresentarem processos em múltiplas escalas, denominado em ordem de riachos (Allan 2004) que exibem diferenças estruturais e morfológicas, tais com: taxa de densidade da drenagem, comprimento, largura e vegetação ripária, submersa, e flutuante (Barila et al. 1981, Richardson Danehy 2007).

Às características dos habitats (Gorman & Karr 1978) e das comunidades biológicas (Presley et al. 2010) é de grande importância para entender modelos de distribuição que estruturam comunidades biológicas inseridas neste contexto das ordens dos riachos. Por exemplo, em ecossistemas aquáticos continentais, as características dos

habitats e a dispersão de peixes, são dependentes da conectividade e do ciclo hidrológico nas diferentes escalas (Pringle 2001, Macedo-Soares et al. 2010). A investigação destes aspectos intrínsecos a ecologia de riachos são importantes para aproximar a teoria de metacomunidades da realidade aos ecossistemas naturais (Logue et al. 2011).

Existem atualmente 33.220 espécies de peixes no descritas no mundo (Froese & Pauly 2016), sendo aproximadamente 11.000 exclusivas de água doce (Lévêque et al. 2008). A região neotropical contém a maior diversidade de peixes de água doce do mundo, com estimativas de riqueza que chegam a 8.500 espécies (Lowe-McConnell 1999).

Os estudos sobre as assembleias de peixes de riachos na região neotropical têm se concentrado na análise da diversidade e composição de espécies em escala local. No Brasil, devido à existência de grandes áreas onde as amostragens das assembleias de peixes praticamente não existem, muitas bacias hidrográficas não tem nem ao menos uma listagem razoável das espécies de peixes, dificultando o conhecimento dos padrões mais básicos de distribuição das espécies.

No estado de Mato Grosso do Sul, estudos sobre as assembleias de peixes de riachos são concentrados na bacia do Alto Rio Paraná (Súarez e Petreire Jr 2007, Valério et al. 2007, Súarez & Lima-Júnior 2009, Súarez et al.2011, Lemke & Súarez 2013), enquanto alguns estudos esparsos foram publicados na bacia do rio Paraguai (Casatti et al. 2010, Teresa & Romero 2010). No entanto, apenas os estudos de Súarez et al. (2011) e Lemke & Súarez (2013) analisaram uma ampla região geográfica e um gradiente que inclui uma grande bacia hidrográfica no MS.

Examinar padrões espaciais das espécies usando a Análise de Elementos Estruturadores de Metacomunidades (EEM) pode ser proveitoso para as generalizações sobre a diversidade e a frequência relativa dos padrões da comunidade (Eros et al. 2012). Neste sentido, propomos avaliar os padrões estruturadores de metacomunidades de peixes de riachos bacia hidrográfica do Amambai, Alto Rio Paraná, buscando testar a hipótese de que o padrão de distribuição das assembleias de peixes, nos níveis das metacomunidades, apresentam padrões de distribuição diferenciados de acordo com a ordem dos riachos e para toda porção da bacia do Amambai.

Métodos

Área de Estudo

A bacia do rio Amambai localiza-se no Alto Rio Paraná, Mato Grosso do Sul. Possui uma área de 45.000 km² e cerca de 290 km de extensão. A nascente do rio Amambai está localizada em uma altitude de 592 metros, no município de Coronel Sapucaia e sua foz fica localizada entre os municípios de Naviraí e Itaquera a 226 metros de altitude. Os principais afluentes do rio Amambai são os rios Correntes, Verde e Guaembeperi na parte superior e na porção média é o rio Piratini é o principal tributário. O rio Amambai na sua porção inferior não apresenta grandes afluentes, possuindo uma maior área de várzea em na junção com o rio Paraná.

Amostragem

Durante os períodos de 2007 a 2012 foram amostrada 10 localidades periodicamente no período de seca e chuva, na microbacia do córrego Tarumã, porém nosso objetivo não foi averiguar a variação sazonal, desta forma as amostragens sazonais destes pontos foram agrupadas. Amostramos outros 54 trechos ao longo da bacia do Amambai, distribuídos aleatoriamente nos períodos de estiagem e chuva nos anos de 2014 e 2015 (Figura 1)

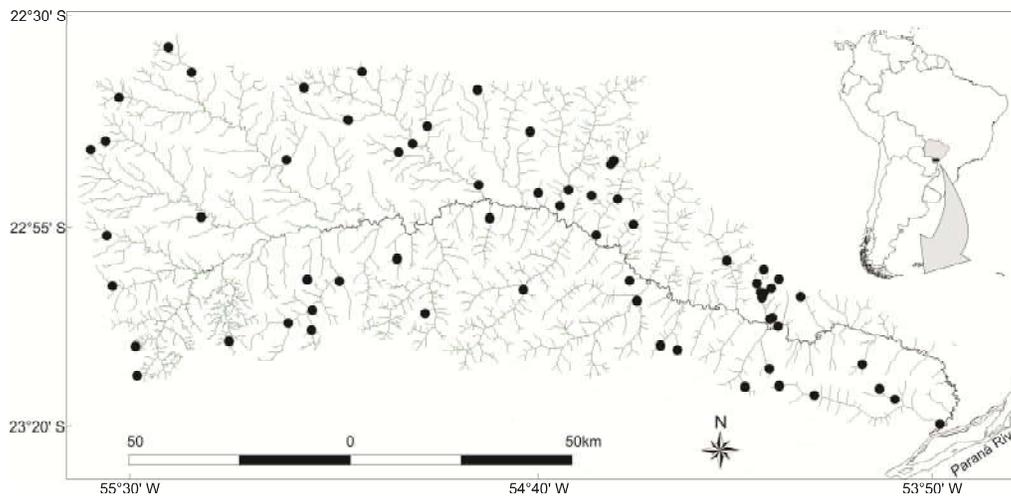


Figura 1: Locais de amostragem na bacia do Amambai, Alto Rio Paraná entre os anos de 2007 e 2015.

As amostragens foram realizadas utilizando uma tela retangular (80x120 cm, malha tipo mosquiteiro de 2 mm), rede de espera (1,5x10 m, malhas de 15, 20, 30, 40, 50 e 60 mm) e rede de arrasto (1,5x5 m, malha de 5 mm). Dependendo das características de cada localidade foram empregadas combinações de diferentes métodos de coleta. Nos locais com menor volume de água e menor profundidade foi utilizada tela retangular e quando possível rede de arrasto. Nas localidades com maior volume de água e maior profundidade foram utilizadas redes de espera que foram armadas no período vespertino e retiradas na manhã seguinte, armadas entre 16 e 17 horas.

No campo foram obtidas as seguintes variáveis ambientais: largura, profundidade média do riacho, velocidade média da água, pH, condutividade elétrica, turbidez da água, altitude (m), porcentagem da vegetação submersa e a largura dos trechos. Os peixes coletados foram fixados em formol 10% por um período de 48 horas e posteriormente foram preservados em álcool 70%. Os peixes foram identificados por meio de chave de identificação específica da bacia do Alto Rio Paraná, proposta por Graça & Pavanelli (2007) e também por chaves específicas de cada grupo taxonômico. O material biológico coletado foi depositado no Museu de Ictiologia do Núcleo de Pesquisas Limnológicas e Aquáticas (Nupelia – UEM) e Museu de Ictiologia da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul – UFMS.

Análise dos dados

Para estimar a riqueza total utilizamos o método bootstrap (Efron 1979). No intuito de averiguar a suficiência amostral e a eficiência dos métodos de coleta utilizados em relação à riqueza de espécies de peixes, utilizamos curva do coletor, que relaciona o número de espécies registradas com o número de amostras obtidas (Magurran, 1988). A curva do coletor foi calculada através do pacote Vegan (Oksanen et al. 2015) utilizando a função “specaccum” disponível na plataforma R (R Development Core Team 2015).

Com o objetivo de verificar a existência de autocorrelação espacial na composição de espécies de peixes amostradas realizamos uma análise de correlograma de Mantel (Legendre 1993). O correlograma de Mantel foi obtido por meio da função “mgram” do pacote ecodist (Goslee & Urban 2007), disponível na plataforma R (R Development Core Team 2015).

Com a finalidade de analisar a atuação das variáveis ambientais sobre a riqueza rarefeita de espécies de peixes, realizamos uma árvore condicional de inferência. A inferência condicional é uma classe não paramétrica da árvore de regressão, aplicável a todos os tipos de problemas da regressão, incluindo nominal, ordinal, bem como variáveis multivariadas. Esta ferramenta investiga a relação entre uma variável resposta e múltiplas variáveis explicativas, particionando a variabilidade na variável resposta, onde as observações são divididas em grupos mutuamente exclusivos e mais homogêneos possíveis (Hothorn et al. 2013). A análise de árvore condicional de inferência foi obtida por meio da função “ctree” no pacote party (Hothorn et al 2015), disponível na plataforma R (R Development Core Team 2015).

Para verificar a existência de padrões de metacomunidades de peixes nas diferentes ordens de riachos, utilizamos os Elementos Estruturadores de Metacomunidades (EEM), originalmente proposto por Leibold & Mikkelsen (2002) e aprimorado posteriormente por Presley et al. (2010). A (EEM) é baseada em três etapas: Coerência, Substituição, Aglutinações. Neste contexto, utilizamos esta ferramenta para verificar os padrões de metacomunidades para todas as porções de ordens de riachos e consecutivamente analisamos riachos de primeira e segunda ordem separadamente e os riachos de terceira e quarta ordem foram analisados em conjunto devido ao baixo número de riachos nestas ordens, dificultando o processo analítico.

Antes de calcular a análise de EEM, organizamos os dados das espécies em uma matriz de presença e ausência, ordenada por meio da análise de médias recíprocas (*i.e.*, Análise de Correspondência, CA). A análise de correspondência permite evidenciar que os locais que possuem a composição das espécies semelhantes, estão próximos uns dos outros e as espécies com as ocorrências semelhantes entre os locais, estão próximas umas das outras (Gotelli 2000) ao longo dos dois primeiros eixos da CA.

A primeira etapa da EEM é avaliar a Coerência, consistindo no cálculo do número de ausências e presenças (Abs) da matriz ordenada, comparada com os valores observados da distribuição nula aleatorizada. Neste sentido, se a Coerência for significativamente negativa em relação à distribuição nula é sugerido que essas espécies exibem um padrão de distribuição em tabuleiro. Quando a Coerência não for significativa é sugerido que as espécies são estruturadas aleatoriamente. Finalmente, quando a Coerência for significativamente positiva indica que as espécies podem

ocorrer em aninhamento ou substituição (*e.g.*, uniformemente espaçadas, clementsiano ou gleasoniano).

Na segunda etapa caso a coerência seja positiva e significativa é avaliada a Substituição das espécies ao longo do gradiente ambiental. A Substituição das espécies é mensurada com o número de vezes que uma espécie substitui outra entre locais para cada possível par de espécies ou de locais (ver Presley et al. 2010). Se a substituição for negativa e significativa, ocorre uma perda gradual de espécies ao longo do gradiente ambiental. Caso seja positiva e significativa, existe uma substituição de espécies.

Na terceira e última etapa, a Aglutinação de espécies é avaliada através do índice de Morisita e o teste do Qui-Quadrado, comparando os valores esperados e observados das distribuições em relação às Aglutinações das localidades. Quando o valor do índice de Morisita for maior que $I > 1$, indica que as composições das espécies exibem um padrão em Clementsiano, correspondente ao gradiente ambiental, exibindo fronteiras bem definidas. Quando o valor for menor que $I < 1$ indica que a aglutinação é uniformemente espaçada. E se o valor do índice de Morisita for igual a $I = 0$ indica que as espécies exibem o padrão em Gleasoniano, onde as espécies respondem de maneira individualista aos gradientes ecológicos. De forma complementar, Presley et al. (2010) propôs que quando o valor da substituição das espécies (turnover) não for significativo, pode ser interpretado como “quase estruturas”, sugerindo quase-gleasoniano, quase-clementsiano ou quase-uniformemente espaçadas e quase-aninhamento.

Para realizar a análise de EEM, geramos matrizes aleatórias (999 simulações), baseadas no modelo fixo-proporcional “r1”, que mantém as linhas fixas e os as colunas livres para variarem aleatoriamente. Este modelo preserva a frequência da ocorrência das espécies, permitindo que a riqueza das espécies por local varie aleatoriamente (Gotelli 2000). A análise EEM foi analisada utilizando o pacote “metacom” (Dallas 2014), na plataforma R (R Development Core Team 2015).

Buscando averiguar a relação dos fatores ambientais com a composição das espécies de peixes utilizamos uma Análise de Correspondência Canônica (Braak 1986) com os dados de ocorrência das espécies de peixes e comparar se essas mesmas variáveis foram importantes para os peixes nas diferentes ordens dos riachos. Para a realização desta análise, selecionamos determinadas variáveis ambientais (condutividade, pH, etc.) e posteriormente padronizamos as variáveis ambientais e utilizamos somente as espécies de peixes que ocorreram em pelo menos quatro amostras (>5% das amostras). Está análise foi realizada utilizando a função “cca” no pacote vegan (Oksanen et al. 2015) e para testar a significância de cada variável utilizamos a função “envfit” que obtêm uma medida do r^2 para as variáveis selecionadas, por meio da aleatorização (999 permutações), definindo a significância das variáveis fornecidas na análise de CCA. Todas as análises foram executadas na plataforma R (R Development Core Team 2015).

Resultados

No total, identificamos 79 espécies de peixes em 64 trechos de riachos ao longo da bacia do Amambai. Nos riachos de primeira ordem encontramos 48 espécies de peixes, nos de segunda ordem 56 espécies e nos de terceira e quarta ordem 62 espécies.

Estimamos que ocorra 90 espécies de peixes nos riachos amostrados (bootstrap: IC 95% de 82a 98 espécies).

Duas espécies predominam na bacia: *Phalloceros harpagos* com 4193 indivíduos ocorrendo em 84% das localidades e *Astyanax* sp. com 2056 indivíduos, ocorrendo em 79% dos locais amostrados. Contudo, ao analisar a diferenciação dos riachos de acordo com a ordem, observa-se que *Astyanax* sp. foi a espécie dominante nos riachos de primeira ordem, enquanto *P. harpagos* predomina nos riachos das demais ordens analisadas. De forma complementar, nos riachos de primeira ordem apesar de *Astyanax* sp. predominar, *P. harpagos* praticamente divide a dominância com ela. Por outro lado, nos riachos de segunda, terceira e quarta ordem, a espécie dominante, *P. harpagos*, apresenta ampla dominância sobre as demais espécies (Figura 2).

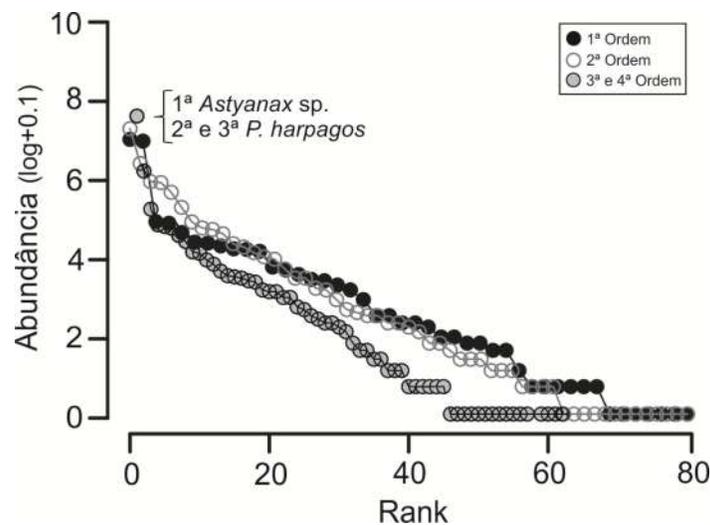


Figura 2. Distribuições de abundâncias das espécies de peixes em riachos de distintas ordens na bacia do Amambai, Alto Rio Paraná, entre os anos de 2007 e 2015.

A curva de acumulação das espécies apresenta certa inclinação, denotando que o esforço amostral ainda não é suficiente na estabilização da riqueza de espécies, tanto para a bacia como um todo, quanto para cada ordem analisada separadamente. Nota-se também que a riqueza de espécies nesta curva de acumulação está positivamente associada à ordem dos riachos (Figura 3).

Foi observado, através do correlograma de Mantel, que apenas a primeira classe de distância apresentou autocorrelação espacial significativa ($r= 0,21$, $p< 0,001$), inferindo que locais próximos tendem a apresentar assembleias mais similares devido à sua proximidade. Concomitantemente com o distanciamento geográfico, outras classes não apresentaram autocorrelação espacial com a composição das espécies, somente as últimas classes das distâncias apresentaram correlação significativa negativa, evidenciando que locais distantes (i.e. parte alta da bacia e parte baixa) exibem uma

composição de espécies distintas quando relacionamos estas classes com distâncias mais próximas (Figura 4).

Para o conjunto dos riachos de primeira ordem a significância do correlograma detectou autocorrelação espacial somente para quinta classe de distância ($p < 0,019$). Os riachos de segunda ordem apresentaram autocorrelação espacial para primeira classe de distância ($p < 0,001$). Para os riachos de terceira e quarta foi constatada autocorrelação para as primeiras duas classes de distâncias, por outro lado, outras duas classes de distâncias, na porção final do gradiente de distância, apresentam autocorrelação negativa (Anexo 1).

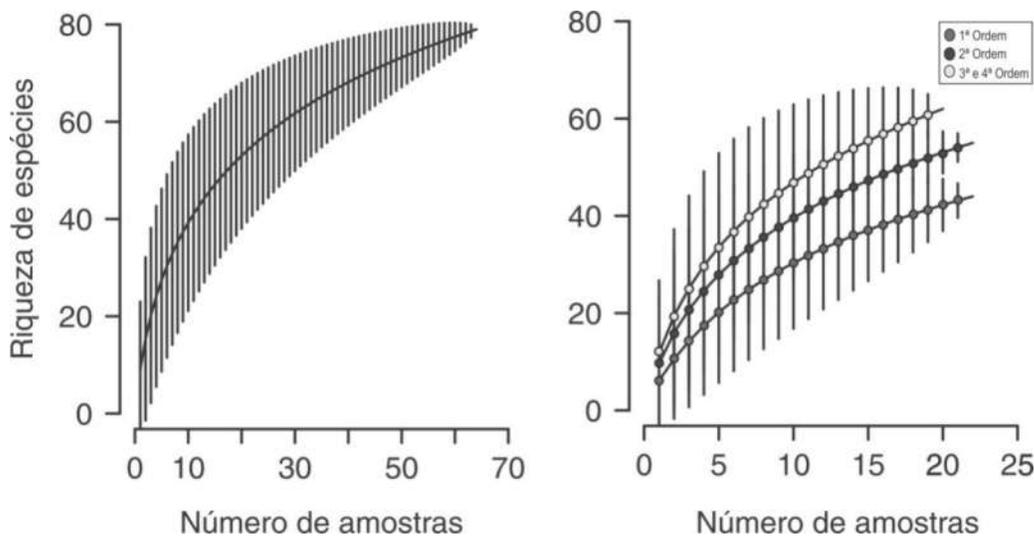


Figura 3: Curva de acumulação de espécies obtida a partir de amostragens de peixes realizadas na bacia do Amambai, Alto rio Paraná. (a) Todos locais ao longo da bacia e (b) todas as localidades divididas pela ordem dos riachos.

A análise de inferência condicional permitiu explicar 83% da variação na riqueza rarefeita de espécies. A variação na riqueza foi explicada principalmente pela largura e a velocidade da correnteza, sendo que locais com velocidade da água menor que 0,22 m/S apresentaram a menor riqueza rarefeita ($p = 0,001$) enquanto a maior riqueza rarefeita foi observada em locais que apresentaram velocidades maiores que 0,22 m/S e largura maior que 2,22 m ($p = 0,04$) (Figura 5).

Os dois primeiros eixos da Análise de Correspondência Canônica permitiram explicar 37% da variação na distribuição das espécies de peixes para toda a bacia do rio Amambai. O primeiro eixo explicou 23% e o segundo eixo explicou 14% da variação. As variáveis ambientais mais importantes verificadas a posteriormente com teste de significância foram a ordem dos riachos, altitude, abundância da vegetação submersa, concentração de oxigênio dissolvido, turbidez e a condutividade (Figura 6). Para os riachos de primeira os dois primeiros eixos da CCA explicaram 56% na variação da distribuição das espécies (primeiro eixo 35% e o segundo eixo 19%), evidenciando

relação significativa com os seguintes descritores ambientais largura e a vegetação submersa (Figura 6a).

Para os riachos de segunda ordem os dois primeiros eixos da CCA explicaram 42% da variação na composição de espécies (primeiro eixo 30% e segundo eixo 12 %) e as variáveis importantes na ocorrência dessas espécies, foram a altitude e largura (Figura 6b). Para os riachos de terceira e quarta os dois primeiros eixos explicaram 45% da variação na distribuição das espécies, o primeiro eixo explicou 27% e o segundo eixo 18% (Figura 6c). Os descritores ambientais com influência significativa foram o oxigênio dissolvido, condutividade, turbidez e a altitude (Tabela 1).

Para o conjunto de todos os pontos amostrados (n= 64) o padrão de distribuição das espécies se configura como aninhado. Os riachos de primeira ordem exibiram padrão de distribuição das espécies em quase-aninhamento. As assembleias dos riachos de segunda ordem apresentaram o padrão de quase-clementsiano e para os riachos de terceira e quarta ordem as assembleias exibiram o padrão de distribuição em quase-clementsiano.

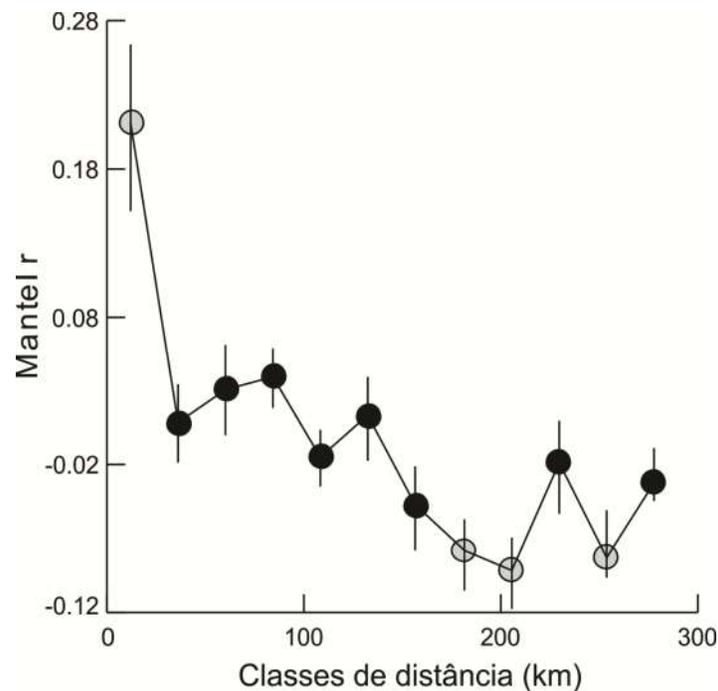


Figura 4: Autocorrelação espacial (Correlograma de Mantel) para espécies de peixes na bacia do Rio Amambai, alto Rio Paraná entre os anos de 2007 a 2015. Os pontos em cinza indicam correlação significativa ($<0,05$).

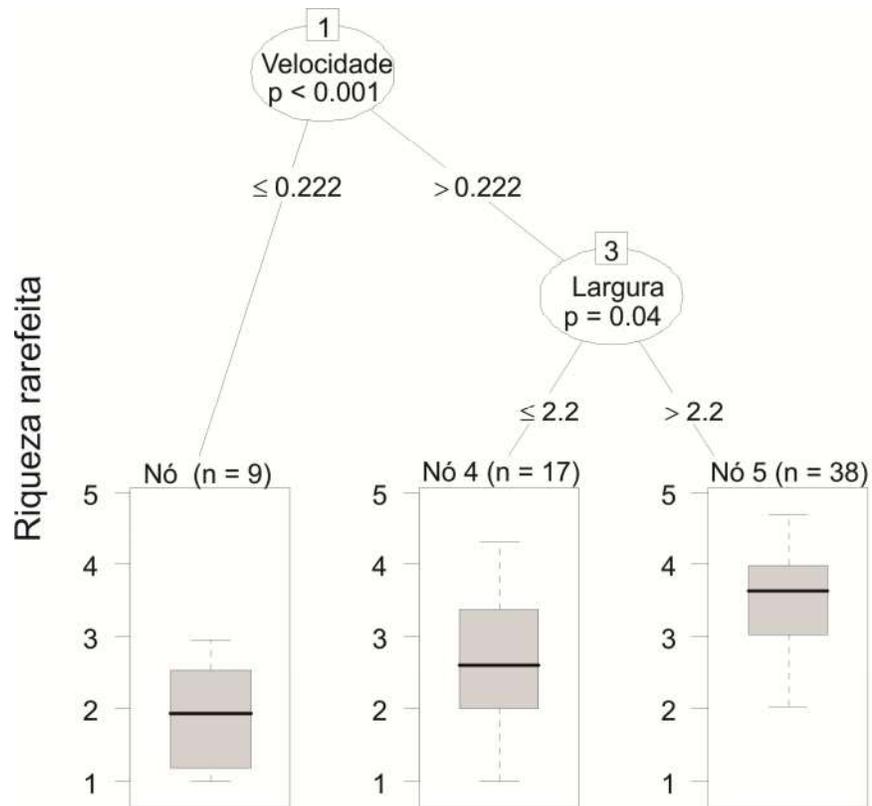


Figura 5. Árvore de inferência condicional da riqueza de espécies de peixes em riachos na bacia do Amambai, Alto Rio Paraná entre 2007a 2015.

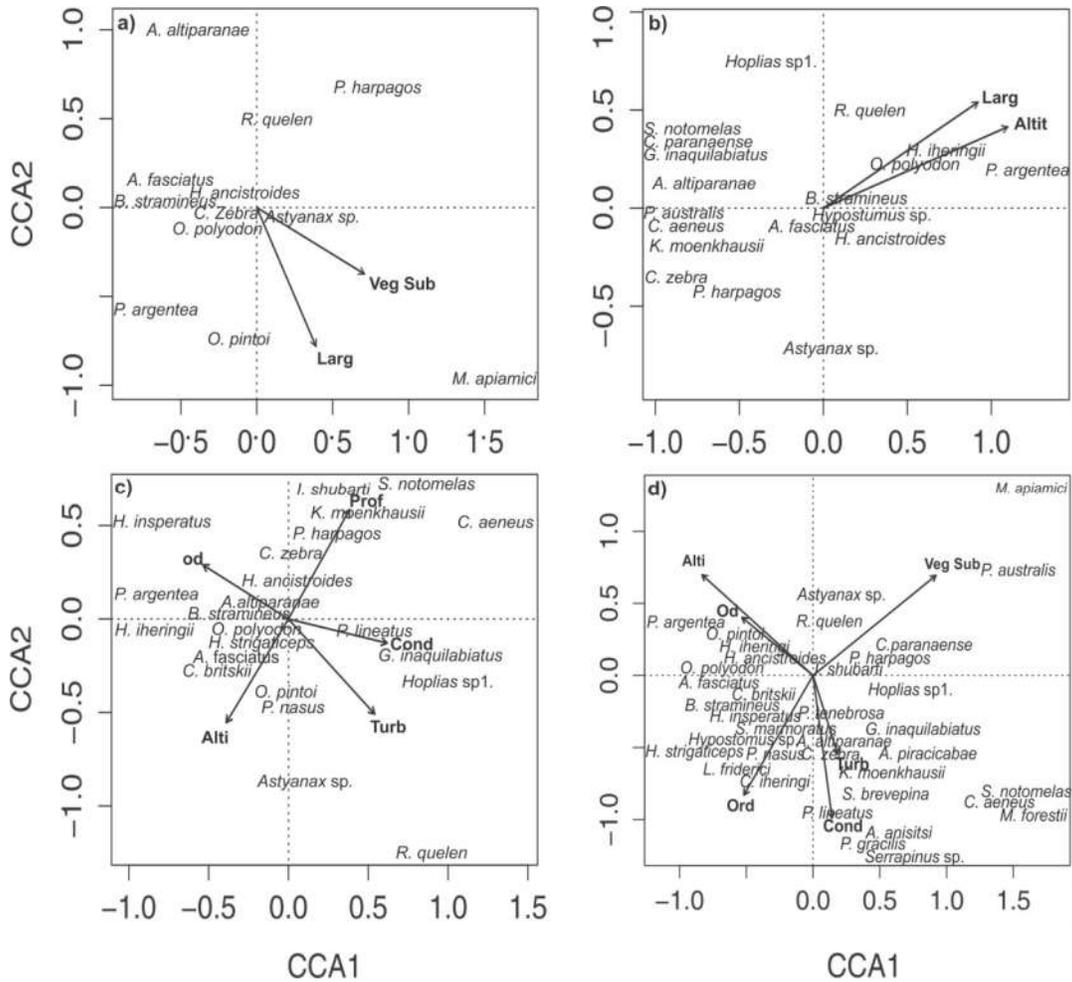


Figura 6. Análise de correspondência canônica (CCA) para espécies de peixes e descritores ambientais na bacia do Rio Amambai, alto Rio Paraná, entre os anos de 2007 e 2015. Gráfico com a presença dos descritores ambientais significativos (<0,05). Od: oxigênio dissolvido, Cond: condutividade, Turb: turbidez, Alti: altitude, Prof: profundidade, Veg. Sub: vegetação submersa, Ord: ordem dos riachos e Larg: largura. a) riachos de primeira ordem b) riachos de segunda ordem c) riachos de terceira e quarta ordem e d) todas as ordens de riachos da bacia do Amambai.

Tabela 1. Relação espécies-ambientes ao longo dos dois primeiros eixos da CCA evidenciando o valor do r^2 e a significância de cada descritor ambiental para as diferentes ordens de riachos da bacia do Amambai e o resumo da variação dos dois primeiros eixos da ordenação.

Var. ambientais	Geral	1ª Ordem	2ª Ordem	3ª/4ª Ordem
Ordem	0.20**	-	-	-
Altitude	0.38***	0.20	0.48**	0.50**
Largura	-	0.51**	0.40**	0.18
Profundidade	-	0.24	0.02	0.50**
Velocidade	0.04	0.03	0.18	0.25
Sedimento	0.06	0.03	0.16	0.09
Veg. Submersa	0.43***	0.43**	0.19	0.16
Oxig. Dissolv.	0.14*	0.01	0.14	0.33*
Turbidez	0.10*	0.21	0.02	0.62**
Condutividade	0.32**	0.17	0.02	0.36*
pH	0.05	0.11	0.04	0.20
% de explicação	37%	56%	42%	45%

Discussão

A porção do Alto Paraná com 900 mil km², abriga 360 espécies de peixes (Langeani et al. 2007), sendo que algumas delas ainda se encontram em fase de descrição. Neste estudo encontramos peixes de 79 dessas espécies, podendo ser considerada uma riqueza elevada 21,9% da riqueza encontrada no Alto Rio Paraná, sendo que a bacia do rio Amambai representa aproximadamente 1,13% da área do Alto Rio Paraná. Outros estudos, realizados em escala de bacia hidrográfica no Alto Rio Paraná são relativamente escassos, ressaltando-se os trabalhos de Suárez & Petrere-Jr (2003) para a bacia do rio Iguatemi, Suárez et al. (2011), para a sub-bacia do Ivinhema e Fagundes et al. (2015) para três sub-bacias do alto rio Paraná.

A dominância das espécies *Astyanax* sp. e *P. harpagos*, na bacia do rio Amambai como um todo, seguidas das espécies *S. notomelas*, *A. altiparanae* e *H. ancistroides* que exibem ampla distribuição geográfica em todo o Alto Rio Paraná (Castro et al. 2003, Suárez & Petrere-Júnior 2005, Fialho et al. 2007, Suárez et al. 2011)

corroborar os preceitos da teoria neutra da biodiversidade que propõem que as espécies mais abundantes tendem a ter maior distribuição geográfica (Hubbel 2001). Neste sentido, as espécies mais comuns, provavelmente, devem ser aquelas com maior valência ecológica e maior capacidade de dispersão, além de características de história de vida que garantam a sobrevivência em condições ambientais variadas. Neste sentido, não só os trabalhos supracitados, mas vários outros disponíveis ressaltam a ampla distribuição das espécies *S. notomelas*, *A. altiparanae*, *H. ancistroides*, *P. harpagos*, com exceção de *Astyanax* sp. que merece um maior aprofundamento nos estudos, pois apesar de pertencer ao grupo *paranae*, análises preliminares sugerem ser uma espécie não descrita.

A relação positiva entre as ordens dos riachos e a riqueza de espécies era esperada, uma vez que a ordem dos riachos sintetiza o volume dos mesmos, representando variáveis como largura, profundidade e velocidade, amplamente destacadas na literatura como importantes descritores da diversidade de espécies (e.g., Ibañez et al. 2007, Brown & Swan 2010, Carvalho et al. 2015) e para região neotropical (Cetra & Petrere Jr 2006), sendo esta explicação usualmente associada à relação espécie-área, sendo que o maior volume dos riachos representa maior disponibilidade de recursos/nichos e assim permite a coexistência de maior número de espécies nas assembleias.

A relação entre a riqueza de peixes e os aspectos fisiográficos dos locais que descrevem o volume dos riachos (e.g., largura, profundidade e velocidade), resultado que já haviam sido evidenciadas anteriormente por vários autores, desde Vannote et al. (1980) que mostraram a importância das variáveis ambientais associadas à variação longitudinal (Teoria do Rio Contínuo), salientando a relevância dos descritores ambientais na escala local e regional influenciando os aspectos estruturais das assembleias de peixes (Pease et al. 2012). Faush (1984) também associou a riqueza das espécies com os aspectos fisiográficos dos riachos que refletem os fatores biogeográficos, evidenciando o papel da diferenciação de nichos e dispersão das espécies (Hoeinghaus et al. 2007).

Desta forma, ao avaliarmos a riqueza rarefeita, através da árvore de inferência condicional, evidenciamos que riqueza de espécies é determinada primariamente pelos filtros ambientais associados à capacidade de colonização e estabelecimento das espécies nos riachos, uma vez que a largura e a velocidade da correnteza foram as variáveis que definiram a riqueza rarefeita nos riachos avaliados. O papel da velocidade é que demonstrou um resultado mais interessante, onde, locais com baixas velocidades apresentaram baixas riquezas rarefeitas e considerando que a média da velocidade para todos os trechos amostrados foi de $0,58 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ os maiores valores de riqueza rarefeita são encontrados nos trechos de riachos com velocidades acima da média para a bacia do rio Amambai, resultado este confirmado pela variável largura onde em maiores larguras existe maior riqueza rarefeita. A baixa riqueza rarefeita observada em riachos com menor velocidade é resultado do fato de que estes riachos, de primeira ordem, são constituídos de nascentes com características bem específicas: poucas espécies de peixes e grande dominância das espécies que ali ocorreram, levando a uma baixa riqueza rarefeita (i.e. *Melanorivulus apiamici*, *P. harpagos*, *Pyrrhulina australis* e *S. notomelas*) características de ambientes com baixa velocidade de correnteza e com muita vegetação.

Na literatura, quando as assembleias de peixes de riachos são analisadas em escala de bacia hidrográfica, variáveis hidrológicas como a altitude, largura, profundidade e velocidade da correnteza são variáveis usualmente representativas para a distribuição das espécies de peixes (Jackson et al. 2001, Hoeinghaus et al. 2007). Dos onze descritores ambientais, oito foram importantes ao menos para uma das escalas analisadas, lembrando que a ordem foi utilizada apenas para a bacia como um todo. A altitude do trecho de riacho amostrado foi o descritor ambiental que foi significativo com mais frequência, tanto quando analisado para a bacia toda, quanto para os riachos de 2ª ordem e para os de 3ª e 4ª ordem. No entanto, a ausência de significância para os riachos de 1ª ordem é que chamou mais atenção, sendo que nesses riachos, as variáveis mais importantes foram a largura dos riachos, seguida da abundância de vegetação submersa. Riachos de primeira ordem são moldados pela vegetação e suas espécies têm alto grau endemismo, distribuições geográficas restritas e pequeno porte, sugerindo que tal contexto é consistente com a ideia de que os filtros ambientais em escala local limitam a ocorrência de algumas espécies nos riachos de primeira ordem (Langeani et al. 2005, Troia et al. 2014). Por outro lado, para os riachos de 2ª ordem também constatamos que poucas variáveis explicavam a distribuição das espécies de peixes, mas já havia evidência de uma relação com a posição na bacia hidrográfica, influenciados basicamente pela altitude em que se localizam e pela largura, demonstrando um efeito da posição longitudinal, representado pela altitude e corroborado por vários autores (e.g., Jaramillo-Villa et al. 2010, Lorion et al. 2011).

Na medida em que os riachos vão ganhando volume, observamos um aumento no número de descritores ambientais que são considerados significativos (e.g. oxigênio dissolvido, condutividade, turbidez e altitude) na diferenciação da composição das espécies, variáveis ambientais estas que são consistentes com outros trabalhos (Taylor & Warren 2001, Suárez 2008). Já Assembleias de peixes de riachos de 3ª. e 4ª. ordem são influenciadas por um conjunto maior de variáveis sendo que as mais importantes (turbidez, altitude e profundidade) são variáveis que atuam limitando a migração para espécies de diferentes tamanhos, uma vez que a turbidez pode interferir tanto na dispersão quanto na alimentação de espécies visualmente orientadas, enquanto a altitude indica a posição da bacia hidrográfica, claramente fornecendo um indicativo da facilidade de colonização deste habitat e a profundidade definindo não só a heterogeneidade espacial (Lorion et al. 2011) mas também várias das características limnológicas, disponibilidade de alimento, abrigo, entre outros aspectos (Casatti 2002).

Outro resultado importante é que as variáveis importantes para as assembleias em riachos 3ª e 4ª ordem se assemelham bastante com o resultado encontrado para a bacia do rio Amambai como um todo, denotando o papel hierárquico das variáveis ambientais sobre a composição de espécies de peixes. Neste sentido, evidenciamos que peixes de riachos possuem uma ligação intrínseca com as variáveis ambientais, tanto em escalas locais quanto regionais que são determinantes nas distribuições das espécies de peixes (Gorman & Karr 1978, Barila et al. 1981, Peres-Neto et al. 1995, Brown & Swan 2010).

O particionamento da bacia de acordo com as ordens dos riachos permitiu visualizar diferenças no padrão de distribuição para toda bacia do Amambai (e.g. aninhamento) e nas subsequentes divisões dos riachos encontramos as quase-estruturas, seguindo a classificação proposta por Presley et al. (2010), onde para a primeira ordem quasi-aninhamento e para as demais ordens exibiram o padrão em quasi-clementsiano. Desta forma, nossas análises evidenciaram que a resposta das

assembleias em relação ao gradiente ambiental, fatos constatados em trabalhos anteriores que abordam metacomunidades (Cottenie 2005, Heino & Mykra 2008, Siqueira et al. 2012, Eros et al. 2014) em larga escala (Henriques-Silva et al. 2013, Heino et al. 2015a) e em pequena escala (Gothe et al. 2013). Neste sentido, o ponto interessante do nosso estudo é que na escala maior da bacia estudada as espécies tendem a ter uma perda na taxa da substituição das espécies, mas quando separamos os riachos nas diferentes ordens o padrão muda, evidenciando que os riachos mais volumosos tendem a ter uma relação positiva com a substituição das espécies.

No presente estudo o padrão de aninhamento pode estar relacionado com a dominância de algumas espécies abundantes (i.e. *Astyanax* sp., *P. harpagos*, *Bryconamericus stramineus*) com boa capacidade de dispersão, mas que são praticamente as únicas a ocuparem riachos de primeira ordem (Taylor & Warren 2001). Pensando no contexto espacial, evidenciamos que os locais próximos compartilham a composição das espécies similares e com o grau de isolamento a composição das espécies tende a ser diferente, denotando que espécies com capacidade de dispersão limitada (Hubbell 2001), não colonizam apenas locais bem conectados e/ou estão respondendo as condições ambientais. Acarretando na hierarquização das espécies onde grupos diferentes de espécies são suscetíveis as condições determinísticas do ambiente, resultando que as espécies menos tolerantes estão aninhadas dentro da distribuição das espécies que possuem maior amplitude de nicho (Smith & Brown 2002, Chase 2007, Heino 2011).

Os riachos amostrados pertencentes às diferentes ordens exibiram a coerência positiva e a taxa de substituição de espécie não significativa. Segundo, Presley et al. (2010) as quase-estruturas emergem devido às forças estruturadoras mais fracas nos ambientes. Os riachos de primeira ordem apresentaram o padrão de distribuição em quasi-aninhamento. Efeito esse que elucida que as espécies dos riachos de primeira ordem estão fortemente ligadas com o ambiente (Gothe et al. 2013), já que nesses ambientes de cabeceira as espécies tendem a um maior endemismo (Fausch 1984) e alto grau de isolamento (Chernoff & Willink 2000).

A distribuição em padrão quasi-clementsiano foi constatada para as espécies amostradas em riachos de segunda, terceira e quarta ordem. Esse padrão é comumente evidenciado para diferentes grupos biológicos, por exemplo, peixes de riachos (Eros et al. 2014) e macroinvertebrados (Heino et al. 2015b). Isso sugere que os peixes estão respondendo aos efeitos dos filtros ambientais no gradiente ambiental estudado (Presley et al. 2009, Meynard et al. 2013), pressupondo a formação de fronteiras bem definidas para os riachos mais volumosos, onde as espécies respondem o gradiente ambiental de forma semelhante (Keith et al. 2011, Heino et al. 2015c). Assim, evidenciando os fatores biogeográficos e os padrões espaciais que são cruciais para a compreensão da distribuição e abundância das espécies (Levin 1992).

De modo geral, constatamos que as assembleias de peixes exibem diferenças na riqueza de espécies em função da ordem dos riachos e em função de características ambientais associadas à facilidade de colonização dos habitats. A composição de espécies pode ser descrita por um subconjunto diferenciado de descritores ambientais de acordo com a ordem dos riachos, assim como o padrão de estruturação de metacomunidades que muda de quase-aninhamento em riachos de 1ª ordem, para quase-clementsiano nos riachos de 2ª e 3ª ou 4ª ordens e aninhado para a bacia toda do rio Amambai, respondendo ao gradiente ambiental de forma hierárquica (Marsh-Matthews

& Matthews 2000). Dado o exposto, sugerimos que os conceitos ecológicos à cerca da teoria de metacomunidades podem ser úteis na ampliação das generalizações a respeito dos peixes de riachos, dando suporte para o aprofundamento de estudos que visam a conservação já que as assembleias de peixes demonstraram distinções nos padrões de distribuição (*e.g.*, clementsiano, aninhamento) e que respondem ao arranjo das ordens dos riachos determinados pelo gradiente ambiental.

Literatura Citada

Allan JD. 2004. Landscapes And Riverscapes: The Influence of Land Use on Stream Ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 35: 257-284.

Barila, TY, Williams RD& Stauffer Jr, JR. 1981. The Influence of Stream Order and Selected Stream Bed Parameters on Fish Diversity in Raystown Branch, Susquehanna River Drainage, Pennsylvania. *Journal of Applied Ecology*: 125-131.

Braak CJF. 1986. Canonical Correspondence Analysis: A New Eigenvector Technique for Multivariate Direct Gradient Analysis. *Ecology* 67: 1167-1179.

Brown BL & Swan CM. 2010. Dendritic Network Structure Constrains Metacommunity Properties in Riverine Ecosystems. *Journal of Animal Ecology* 79: 571-580.

Carvalho RA & Tejerina-Garro FL. 2015. The Influence of Environmental Variables on the Functional Structure of Headwater Stream fish Assemblages: A Study of Two Tropical Basins in Central Brazil. *Neotropica ichthyology* 13: 349-360.

http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1679-62252015000200349&lng=en&nrm=iso. Acesso 18/01/2016.

Casatti L. 2002. Alimentação dos Peixes em um Riacho do Parque Estadual Morro do Diabo, Bacia do Alto Rio Paraná, Sudeste do Brasil. *Biota Neotropica* 2:

<http://www.biotaneotropica.org.br/v2n2/pt/abstract?article+BN02502022002> Acesso 06/01/2016.

Castro R & et al. 2003. Estrutura e Composição da Ictiofauna de Riachos do Rio Paranapanema, Sudeste e Sul do Brasil”. *Biota Neotropica* 3: 1-31.

Casatti L, Romero RM, Teresa FB, Sabino J & Langeani F. 2010. Stream Ichthyofauna Reflecting Conservation Gradient in the Bodoquena Plateau, Central West of Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia* 22: 50-59.

Cetra M & Petreire-Jr M. 2006. Fish Assemblage Structure of the Corumbataí River Basin, São Paulo State, Brazil: Characterization and Anthropogenic Disturbances. *Brazilian Journal of Biology* 66:431-439.

Cottenie, K. 2005. Integrating Environmental and Spatial Processes in Ecological Community Dynamics. *Ecology Letters* 8: 1175-1182.

Chase JM. 2005. Towards a Really Unified Theory for Metacommunities. *Functional Ecology* 19: 182-186.

Chase JM. 2007. Drought Mediates the Importance of Stochastic Community Assembly. *PNAS* 104: 1730-1734.

Chase JM, Biro EG, Ryberg WA, & Smith KG. 2009. Predators Temper the Relative Importance of Stochastic Processes in the Assembly of Prey Metacommunities. *Ecology Letters* 12: 1210-1218.

Chernoff B. & Willink PW. 2000. Ecological and Geographical Structure in Assemblages of Freshwater Fishes in the Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brasil. P. 183-201. Em: Willink PW, Chernoff B, Alonso LE, Montambault JR & Lourival R. (Eds.). *A Biological Assessment of the Aquatic Ecosystems of the Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brazil*. Washington, *Bulletin of Biological Assessment* 18, Conservation International: 307.

Dallas T. 2014. metacom: An R Package for the Analysis of Metacommunity Structure. *Ecography* 3: 402-405.

Efron B. 1979. Bootstrap methods: another look at the jackknife *Annals of Statistics* 7: 1-26.

Eros T, Sály P, Takács P, Specziár A & Bíró P. 2012. Temporal Variability in the Spatial and Environmental Determinants of Functional Metacommunity Organization - Stream Fish in a Human-Modified Landscape. *Freshwater Biology* 57: 1914-1928

Eros T, Sály P, Takacs P, Higgins CL, Biro P & Schmera D. 2014. Quantifying Temporal Variability in the Metacommunity Structure of Stream Fishes: The Influence of Non-Native Species and Environmental Drivers. *Hydrobiologia* 722: 31-43.

Fausch KD, Karr JR & Yant PR. 1984. Regional Application of an Index of Biotic Integrity Based on Stream Fish Communities, *Transactions of the American Fisheries Society* 113: 39-55.

Fagundes DC & et al. 2015. The Stream Fish Fauna From Three Regions of the Upper Paraná River Basin. *Biota Neotropica* 15: 1-8.

Fernandes IM, Henriques-Silva R, Penha J, Zuanon J, & Peres-Neto PR. 2014. Spatiotemporal Dynamics in a Seasonal Metacommunity Structure is Predictable: The Case of Floodplain-Fish Communities. *Ecography* 37: 464-475.

Fialho AP., Oliveira LG., Tejerina-Garro FL & Gomes LC. 2007. Fish Assemblage Structure in Tributaries of the Meia Ponte River, Goiás, Brazil. *Neotropical Ichthyology* 5: 53-60.

Froese R & D Pauly. Editors. 2016. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org. Acesso em 25/01/2016.

Gorman OT & Karr JR. 1978. Habitat Structure and Stream Fish Communities. *Ecology* 159: 507-515.

Gotelli NJ. 2000. Null Model Analysis of species Co-Occurrence Patterns. *Ecology* 81: 2606-2621

Goslee SC & Urban DL. 2007. The Ecodist Package for Sissimilarity-Based Analysis of Ecological Data. *Journal of Statistical Software* 22:1-19.

Gothe E, Angeler DG, Gottschalk S, Lofgren S & Sandin L. 2013. The Influence of Environmental, Biotic and Spatial Factors on Diatom Metacommunity Structure in Swedish Headwater Streams. *PLoS ONE* 8: e72237. doi: 10.1371/journal.pone.0072237.

Graça WJ, Pavanelli CS. 2007. Peixes da Planície de Inundação do Alto RioParaná e Áreas Adjacentes. Maringá: Eduem.

Heino, J., Mykra, H. 2008. Control of Stream Insect Assemblages: Roles of Spatial Configuration and Local Environmental Factors. *Ecological Entomology*, v. 33, p. 614-622.

Heino J. 2011. A Macroecological Perspective of Diversity Patterns in the Freshwater Realm. *Freshwater Biology* 56: 1703-1722.

Heino J, et al. 2015a. A Comparative Analysis Reveals Weak Relationships Between Ecological Factors and Beta Diversity of Stream Insect Metacommunities at Two Spatial Levels. *Ecology and Evolution* 5: 1235-1248.

Heino J, Soininen J, Alahuhta J, Lappalainen J & Virtanen R. 2015b. A Comparative Analysis of Metacommunity Types in the Freshwater Realm. *Ecology and Evolution* 5: 1525-1537.

- Heino J, Nokela T, Soininen J, Tolkkinen M, Virtanen L. & Virtanen R. 2015c. Elements of Metacommunity Structure and Community-Environment Relationships in Stream Organisms. *Freshwater Biology* 60: 973-988.
- Henriques-Silva R, Lindo Z & Peres-Neto PR. 2013. A Community of Metacommunities: Exploring Patterns in Species Distributions Across Large Geographical Areas. *Ecology* 94: 627-639.
- Hoeinghaus DJ, Winemiller KO & Birnbaum JS. 2007. Local and Regional Determinants of Stream Fish Assemblage Structure: Inferences Based on Taxonomic vs. Functional Groups. *Journal of Biogeography* 34: 324-338.
- Holyoak M, Leibold MA, Holt RD. 2005. *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities*. University of Chicago Press 1: 307-330.
- Hothorn T, Hornik K, Zeileis A. 2013. Unbiased Recursive Partitioning: A Conditional Inference Framework. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 15: 651-674.
- Hubbell S.P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography* Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Ibañez C, Oberdorff T, Teugels G, Mamononekene V, Lavoué S, Fermon Y, Paugy D & Toham AK. 2007. Fish Assemblages Structure and Function Along Environmental Gradients in Rivers of Gabon (Africa). *Ecology of Freshwater Fish* 16: 315-334.
- Jackson DA, Peres-Neto PR & Olden JD. 2001. What Controls Who Is Where In Freshwater Fish Assemblages: The Roles Of Biotic, Abiotic, And Spatial Factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58:157-170.

Jaramillo-Villa U, Maldonado-Ocampo JA & Escobar F. 2010. Altitudinal Variation in Fish Assemblage Diversity in Streams of the Central Andes of Colombia. *Journal of Fish Biology* 76: 2401–2417.

Keith DA, Akcakaya HR, Thuiller W, Midgley GF, Pearson RG, Phillips SJ, Regan HM, Araujo MB & Rebelo TG. 2011. Predicting Extinction Risks Under Climate Change: Coupling Stochastic Population Models with Dynamic Bioclimatic Habitat Models. *Biology Letters*. 4: 560-563.

Langeani F, Casatti L, Gameiro, HS, Bellucco-Do-Carmo A & Rossa-Feres DC. 2005a. Riffle and pool fish communities in a large stream of southeastern Brazil Neotropica *Ichthyology* 3:305-311.

Langeani F, Castro RMC, Oyakawa OT, Shibatta OA, Pavanelli, CS & Casatti L. 2007. Diversidade da Ictiofauna do Alto Rio Paraná: Composição Atual e Perspectivas Futuras. *Biota Neotropica* 7:
[.http://www.biotaneotropica.org.br/v7n3/pt/abstract?article+bn03407032007](http://www.biotaneotropica.org.br/v7n3/pt/abstract?article+bn03407032007) Acesso: 20/11/2015

Legendre P. 1993. Spatial Autocorrelation: Trouble or New Paradigm? *Ecology* 74 (6): 1659-73.

Leibold MA. & Mikkelsen GM. 2002. Coherence, Species Turnover, And Boundary Clumping: Elements Of Meta-Community Structure. *Oikos* 97: 237-250.

Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Law R, Tilman D, Loreau M & Gonzalez A. 2004. The Metacommunity Concept: A Framework for Multi-Scale Community Ecology. *Ecology Letters* 7: 601-613.

- Lemke AP & Suárez YR. 2013. Influence of Local and Landscape Characteristics on the Distribution and Diversity of Fish Assemblages of Streams in the Ivinhema River Basin, Upper Paraná River. *Acta Limnologica Brasiliensia* 25: 451-462.
- Lévêque C, Oberdorff T, Paugy D, Stiassny MLJ & Tedesco PA. 2008. Global Diversity of Fish (Pisces) in Freshwater. *Hydrobiologia* 595: 545-567.
- Levin SA. 1992. The Problem of Pattern and Scale in Ecology. *Ecology* 73: 1943-1967.
- Logue JB, Mouquet N, Peter H & Hillebrand H. 2011. Empirical Approaches to Metacommunities: A Review and Comparison With Theory. *Trends in Ecology and Evolution* September 26: 482-49.
- Lorion MC, Kennedy BP & Braatne JH. 2011. Altitudinal Gradients In Stream Fish Diversity And The Prevalence Of Diadromy In The Sixaola River Basin, Costa Rica. *Environmental Biology of Fishes* 91: 487-499.
- Lowe-McConnell RH. 1999. *Estudos Ecológicos de Comunidades de Peixes Tropicais*. São Paulo, EDUSP: 584p.
- Magurran AE. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. New Jersey: Princeton University Press.
- Macedo-Soares D, Petry AC, Farjalla VF & Caramaschi EP. 2010. Hydrological Connectivity in Coastal Inland Systems: Lessons From a Neotropical Fish Metacommunity. *Ecology of Freshwater Fish* 19: 7-18.
- Marsh-Matthews E & Matthews WJ. 2000. Geographic, Terrestrial and Aquatic Factors: Which Most Influence the Structure of Stream Fish Assemblages in the Midwestern United States? *Ecology Freshwater Fish* 9: 9-21

Meynard CN, Lavergne S, Boulangéat I, Garraud L, Es VJ, Mouquet N & Thuiller W. 2013. Disentangling the Drivers of Metacommunity Structure Across Spatial Scales. *Journal of Biogeography*: 1-12.

Mihaljevic JR, Joseph MB & Johnson PT. (2015). Using Multispecies Occupancy Models to Improve the Characterization and Understanding of Metacommunity Structure. *Ecology* 96: 1783-1792.

Oksanen J & et al. 2015. Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.3-0. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

Peres-Neto, PR. 1995. Introdução A Análises Morfométricas. *Oecologia Brasiliensis*, 2:57-89.

Pease AA, González-Díaz AA, Rodiles-Hernández ROCIO & Winemiller KO. 2012. Functional Diversity and Trait–Environment Relationships of Stream Fish Assemblages in a Large Tropical Catchment. *Freshwater Biology* 57: 1060-1075.

Presley SJ & Willig MR. 2010. Bat Metacommunities Structure on Caribbean Islands and the Role of Endemics. *Global Ecology and Biogeography* 19: 185-199.

Presley SJ, Higgins CL & Willig MR. 2010. A Comprehensive Framework for the Evaluation of Metacommunity Structure. *Oikos* 119: 908-917.

Pringle CM. 2001. Hydrologic Connectivity and the Management of Biological Reserves: A global Perspective. *Ecological Applications* 11: 981-998.

R Core Team (2015). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.

- Ricklefs RE. 1987. Community Diversity: Relative Roles of Local and Regional Processes. *Science* 235: 167-171.
- Richardson JS & Danehy RJ. 2007. A Synthesis of The Ecology of Headwater Streams and their Riparian Zones in Temperate Forests. *Forest Science* 53: 131-147.
- Siqueira T, Bini LM, Roque FO & Cottenie K. 2012. A Metacommunity Framework for Enhancing the Effectiveness of Biological Monitoring Strategies. *PLoS ONE* 7: 1-12.
- Soininen J. 2007. Environmental and Spatial Control of Freshwater diatoms — A Review. *Diatom Research* 22:2: 473-490
- Súarez YR & Petreire-Júnior M. 2003. Associações de Espécies de Peixes em Ambientes Lóticos da Bacia Do Rio Iguatemi, Estado do Mato Grosso do Sul. *Acta Scientiarum Biological Sciences* 25:361-367.
- Súarez YR & Petreire Jr M. 2005. Organização das Assembléias de Peixes em Riachos da Bacia do Rio Iguatemi, Mato Grosso do Sul. *Acta Scientiarum Biological Sciences* 22:161-167.
- Súarez YR & Petreire Jr M. 2007. Environmental Factors Predicting Fish Communities Structure of Two Neotropical Rivers in Brazil. *Neotropica Ichthyology* 5:61-68.
- Súarez YR . 2008. Spatial and Temporal Variation in Fish Species Diversity and Composition in Streams of Ivinhema River basin, Upper Paraná River. *Biota Neotropica* 8: 197-204.
- Súarez, YR, Souza, MM, Ferreira FS, Pereira MJ, Silva EA, Ximenes LQL, Azevedo LG, Martins OC & Lima Júnior SE. 2011. Patterns of Species Richness and

- Composition of Fish Assemblages in Streams of the Ivinhema River Basin, Upper Paraná River. *Acta Limnologica Brasiliensia* 23: 177-188.
- Smith KF & Brown JH. 2002. Patterns of Diversity, Depth Range and Body Size Among Pelagic Fishes Along a Gradient of Depth. *Global Ecology and Biogeography* 11: 313-322.
- Taylor CM & Warren Jr. ML. 2001. Dynamics in Species Composition of Stream Fish Assemblages: Environmental Variability and Nested Subsets. *Ecology*, 82 :2320-2330.
- Teresa FB & Romero RM. 2010. Influence of the Riparian Zone Phytophysiognomies on the Longitudinal Distribution of Fishes: Evidence From a Brazilian Savanna Stream. *Neotropical Ichthyology* 8: 163-170.
- Tonkin JD, Sundermann A, Jähnig SC & Haase P. 2015. Environmental Controls on River Assemblages at the Regional Scale: An Application of the Elements of Metacommunity Structure Framework. *PLoS ONE* 10: 1-19.
- Troia MJ & Gido KB. 2014. Towards a Mechanistic Understanding of Fish Species Niche Divergence Along a River Continuum. *Ecosphere* 5:41
- Valério SB, Suárez YR, Felipe TRA, Tondato KK & Ximenes, LQL. 2007. Organization Patterns of Headwater-Stream Fish Communities in the Upper Paraguay-Paraná Basins. *Hydrobiologia* 583: 241-250.
- Vannote RL, Minshall GW, Cummins KW, Sedell JR & Cushing CE. 1980. The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 130-137.

Anexo 1. Tabela do resultado do correlograma de Mantel para as diferentes ordens de riachos da bacia do rio Amambai, Alto Rio Paraná.

1ª Ordem				2ª Ordem				3ª/4ª Ordem			
Km	Classes	Mantel r	p	Km	Classes	Mantel r	p	Km	Classes	Mantel r	p
16,0	13	0,09	0,16	15,36	17	0,25	0,00	13,91	13	0,13	0,16
48,0	20	-0,11	0,11	46,09	50	-0,14	0,07	41,72	30	0,19	0,04
79,9	61	0,06	0,39	76,82	31	-0,04	0,61	69,53	45	0,15	0,03
111,9	41	-0,10	0,15	107,54	37	0,05	0,50	97,34	33	0,08	0,25
143,9	47	0,17	0,02	138,27	32	0,01	0,83	125,15	29	-0,10	0,16
175,9	17	-0,04	0,58	169,00	19	0,06	0,38	152,96	21	-0,16	0,05
207,9	17	-0,03	0,71	199,72	32	-0,10	0,20	180,77	13	-0,28	0,00
239,8	6	-0,09	0,21	230,45	5	0,04	0,58	208,58	4	-0,14	0,09
271,8	8	-0,07	0,41	261,18	6	-0,05	0,47	236,39	1	-0,13	0,08