

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE
AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS

RAGNA WOELTJE TAVARES

**A distância ambiental e geográfica determinando a similaridade da
assembleia de peixes em uma planície de inundação Neotropical**

Maringá
2016

RAGNA WOELTJE TAVARES

A distância ambiental e geográfica determinando a similaridade da assembleia de peixes em uma planície de inundação Neotropical

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais.

Área de concentração: Ciências Ambientais.

Orientador: Prof. Dr. Luiz Carlos Gomes

Maringá
2016

"Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)"
(Biblioteca Setorial - UEM. Nupélia, Maringá, PR, Brasil)

T231d Tavares, Ragna Woeltje, 1992-
A distância ambiental e geográfica determinando a similaridade da assembleia de peixes em uma planície de inundação Neotropical / Ragna Woeltje Tavares.-- Maringá, 2016.
37 f. : il.

Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)-- Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2016.
Orientador: Prof. Dr. Luiz Carlos Gomes.

1. Peixes de água doce - Assembleia - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. Peixes de água doce - Assembleia - Heterogeneidade ambiental - Capacidade dispersiva - Planície de inundação - Alto rio Paraná. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -597.178209816
NBR/CIP - 12899 AACR/2

RAGNA WOELTJE TAVARES

A distância ambiental e geográfica determinando a similaridade da assembleia de peixes em uma planície de inundação Neotropical

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Prof. Dr. Luiz Carlos Gomes
Nupélia/ Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof. Dr. Hugo José Message
Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Prof. Dr. Daniel Alves dos Santos
Unicesumar

Aprovada em: 17 de junho de 2016.

Local da defesa: Anfiteatro Prof. "Keshiyu Nakatani", Nupélia, Bloco G-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá

Dedico essa dissertação a minha querida mãe, Eliane pelo amor imensurável, e que muitas vezes me ouviu falar sobre esse estudo, e mesmo sem comemorar, a cada conquista e apoiava a cada obstáculo

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a meus pais, Eliane e Edson que sempre me apoiaram, e incentivaram a estar a onde estou. Principalmente você mãe, por ter ouvido meus prantos de desespero nas horas decisivas, e mesmo de longe trouxe a calma que eu precisava para voltar aos trilhos. Obrigada!

Às minhas irmãs por fazerem parte da minha vida, e serem as pessoas por quem eu me esforço para ser exemplo, amo vocês e sei que vocês estarão comigo aonde eu estiver.

Às minhas avós, pelo carinho e mimos que sempre recebi de formas totalmente opostas, Oma e Vó, amo vocês.

Ao meu orientador Luiz Carlos Gomes, pelo voto de confiança, e ter me aceitado como aluna sem nem ao menos me conhecer. Pela simplicidade como trata a vida, e as pessoas, obrigada por todo auxílio e dedicação.

Aos colegas de laboratório, com que tive a oportunidade de compartilhar, conhecimentos, risadas, e algumas grades. Principalmente as meninas, Amanda e Rafa que tornaram possível essa dissertação e Taise por estar sempre a disposição, amei trabalhar com vocês. Obrigada por toda ajuda galera e espero ter sido útil também!

Aos colegas da Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos, que me proporcionaram dois anos de muito companheirismo, risadas, churrascos e aprendizado.

Aos Amigos que fiz em Maringá dentro (Fran, Herick) e fora do PEA (Grasi, Allana) foram muitas horas de convivência e vocês tornaram todos esses momentos mais leves, e vão ficar sempre no meu coração e na minha memória.

As minhas amigas Anamaria e Leila, por darem apoio à distância, sempre torcerem por mim e até me ajudar com referências e ouvindo as minhas repetidas lamúrias. Saibam que o amor é recíproco.

Ao pessoal do museu, Renata, Nadaica, Gabriel, Bruno e Oscar que me ajudaram na identificação dos peixinhos

Aos professores do curso de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais por dedicarem seu tempo para construção do meu conhecimento.

À todos os funcionários do Nupélia/PEA, que por diversas vezes me auxiliaram e sempre de forma gentil. Tanto em Maringá quanto em Porto Rico tornando o dia-dia mais leve e divertido.

Ao pessoal da coleta, que enfrentaram comigo, chuva, 34° graus, muitos insetos e horas de barco sempre de bom humor e sem os quais o meu e muitos trabalhos seriam impossíveis.

À planície de Inundação do rio Paraná, que me rendeu muitos pores do sol, foi meu escritório por muitos meses e me fez ter certeza de que estou na profissão certa.

Ao órgão de fomento Capes pela bolsa de mestrado e apoio de coleta.

À Deus, que me deu forças, sabedoria e saúde para trilhar mais este caminho.

*“A satisfação que nosso trabalho nos proporciona
é sinal de que soubemos escolhê-lo”*

Clarisse Lispector

A distância ambiental e geográfica determinando a similaridade da assembleia de peixes em uma planície de inundação Neotropical

RESUMO

A similaridade entre comunidades em grande parte pode ser explicada pelas distâncias ambiental (heterogeneidade ambiental) e geográfica (capacidade dispersiva). Planícies de inundação são tipicamente heterogêneas, e é comum que ambientes similares (ambientalmente similares) nas planícies de inundação estejam mais distantes espacialmente do que ambientes heterogêneos, o que auxilia no entendimento da importância de cada distância para assembleia. Assim, foi hipotetizado que, i) a distância ambiental (usando os fatores: lântico/semilótico; com/sem macrófita para comparação da semelhança dos ambientes) determina a riqueza e a composição das assembleias de peixes ii) a distância geográfica determina o grau de similaridade da assembleia de peixes. Utilizou-se para o estudo, três rios da planície de inundação do alto rio Paraná com ambientes lânticos e semilóticos, com e sem a presença de macrófitas, e em diferentes distâncias geográficas. Para sumarizar os padrões na composição da assembleia de peixes, em relação à distância ambiental (Fatores - rio: Baía, Ivinhema e Paraná; ambiente: lântico e semilótico; e macrófitas: com e sem) foi realizada uma PCoA e a diferença na composição entre os três fatores foi testada por uma PERMANOVA trifatorial. A distância geográfica foi testada através de uma correlação de Pearson entre valores de similaridade a partir de um ponto inicial e as distâncias geográficas (em km) entre os pontos de onde as amostras foram coletadas. Em relação à importância da distância ambiental, a presença de macrófitas nos ambientes lânticos alterou de forma significativa a fauna de peixes, o que não ocorreu no caso dos ambientes semilóticos, onde a similaridade entre ambientes com e sem macrófita foi maior. Por outro lado, a hipótese de que a distância geográfica influencia na similaridade foi aceita em ambientes sem macrófitas. Com macrófitas, o efeito da distância não foi significativo, pois essas plantas atuam como filtros de espécies pré-adaptadas, independentemente da distância de dispersão.

Palavras-chave: Ictiofauna. Macrófitas. Lântico. Semilótico. Distribuição.

Environmental and geographic distance determining the similarity of the fish assemblage in a Neotropical floodplain

ABSTRACT

The similarity between communities in majority can be explained by environmental (environmental heterogeneity) and geographic (dispersive capacity) distances. Floodplains are typically heterogeneous, and it is common that similar environments in floodplains are more spatially distant than heterogeneous environments, what aids the understanding of the importance of each distance to the assembly. Thus, we hypothesized that, i) the environmental distance (lentic and semi-lotic; with/without macrophyte) determines the richness and the composition of the fish assemblages ii) the geographic distance determines the similarity of the fish assemblages. In this study, we used three rivers of upper Parana river floodplain with lentic and semi-lotic environment with and without the macrophytes presence and in different geographical distances. In order to summarize the patterns in fish assemblages composition in relation to environmental distance (factors - river: Baia, Ivinhema and Paraná; environment: lentic and semi-lotic, and macrophytes: with and without) we realized a PCoA and the difference in composition between the three factors was tested with a trifactorial PERMANOVA. The geographical distances were tested with a Pearson correlation between similarity values from a starting point, and the geographical distance (in km) of the points from where the samples were collected. Regarding the importance of the environmental heterogeneity (environmental distance), the presence of the macrophytes in the lentic environments changed significantly the fish fauna, but this did not occur in the semi-lotic environments, where the similarity between environments with and without macrophytes was higher. On the other hand, the hypothesis that the geographical distance influences the similarity was accept in environments without macrophytes. With macrophytes, the effect of distance was not significant, because these plants act like filters to pre-adapted species, independently of the dispersion distance.

Keywords: Ichthyofauna. Macrophytes. Lentic. Semi-lotic. Distribution.

Este trabalho foi elaborado e formatado conforme as normas da publicação científica *Journal of Fish Biology*. Disponível em: [http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/\(ISSN\)1095-8649](http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1095-8649)

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	11
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	13
2.1 ÁREA DE ESTUDO.....	13
2.2 AMOSTRAGENS.....	14
2.3 ANÁLISE DOS DADOS.....	15
3 RESULTADOS.....	17
3.1 VARIÁVEIS AMBIENTAIS	17
3.2 ICTIOFAUNA.....	19
3.3 DISTÂNCIA AMBIENTAL	20
3.4 DISTÂNCIA GEOGRÁFICA	21
4 DISCUSSÃO.....	22
REFERÊNCIAS	26
APÊNDICE A - Distribuição das espécies nos ambientes estudados (IVI =Ivinhema; BA =Baia; PA= Paraná; LEN= lêntico SL= semilótico; MA= macrófita ausente; MP= macrófita presente).....	33
APÊNDICE B - Menores distâncias em metros encontradas entre os locais das coletas.....	37

1 INTRODUÇÃO

Várias teorias foram elaboradas na tentativa de explicar a distribuição de espécies pelo Planeta (e.g. MacArthur & Wilson, 1967; Tilman, 1982; Hubbell, 2001; Chase & Leibold, 2003; Holyoak et al., 2005). Apesar de apresentarem singularidades, em ecologia de comunidades são apresentados quatro processos principais, para explicar a distribuição: seleção, deriva, especiação e dispersão (Vellend, 2010). Porém, questões sobre o porquê de algumas comunidades serem semelhantes entre si e outras tão diferentes, ainda são base para muita pesquisa.

A similaridade entre as comunidades é, em grande parte, explicada pelas distâncias entre elas, sejam essas ambiental ou geográfica (estudada em florestas temperadas por Gilbert & Lechowicz, 2004; modelo neutral e de nicho). A distância ambiental (*environmental distance*; Nekola & White, 1999) está ligada a heterogeneidade de habitats e a gradientes de fatores ambientais, remetendo à ideia de que o meio seleciona as espécies que têm pré-adaptações, morfológicas e fisiológicas, mais adequadas (Condit et al., 1996; Engen et al., 2002; Soares, 2006; Yunoki and Velasco, 2016). Por exemplo, peixes que sobrevivem a hipóxia (Jedicke et al., 1989; Bradshaw et al., 2015) ou a alteração de pH, decorrente da presença de macrófitas (Jones et al., 1996; Pierini & Thomaz, 2004) têm maior sucesso que outros organismos em ambientes como vegetação densa (Matthews, 1998). A distância geográfica está relacionada a capacidade de dispersão das espécies de peixes, ou seja, o quão distante uma espécie consegue chegar. A similaridade das comunidades é afetada de forma negativa por essas distâncias, ou seja, quanto maior a diferença entre os ambientes e quanto mais longe esses ambientes são um do outro, menor será a similaridade entre a composição de espécies (Tilman, 1982; Nekola & White, 1999; Muneeppeerakul et al., 2008).

Em planícies de inundação, a distância ambiental é dada por características intrínsecas dos habitats aquáticos, tais como lagoas conectadas e não conectadas com o rio, várzeas e a calha principal do rio (Junk, 1989). Esses ambientes se diferenciam em relação à velocidade da água, profundidade, persistência do ambiente aquático durante período de seca e nas características físicas e químicas da água (Thomaz et al., 2002). Essas características podem resultar em uma alta distância ambiental entre os diferentes habitats. A distância ambiental é fortemente influenciada pela vegetação aquática da

zona litorânea e pelo gradiente de profundidade existente (Eklov, 1997; Miranda, 2011; Petry et al., 2003; Agostinho et al., 2004; Tokeshi & Arakaki, 2012).

As morfologias das macrófitas aquáticas adicionam níveis distintos de complexidade local ao sistema aquático, que levam a uma maior diversidade de espécies (Lansac-Toha et al., 2003; Pelicice et al., 2005; Agostinho et al., 2007; Thomaz et al., 2008; Dibble & Pelicice, 2010; Patra et al., 2012), que procuram esses ambientes em busca de refugio contra predadores, disponibilidade de organismos que podem servir como alimentos (perifiton, invertebrados e a própria macrófita), além de serem local para postura de ovos e proteção da prole de diversas espécies (Thomaz & Cunha, 2010; Kovalenko et al., 2012; Massicotte et al., 2015). Tais fatores resultam em uma grande variedade de micro-habitats (Kostylev et al., 2005; Jana & Bairagi, 2014), que selecionam os organismos com melhores pré-adaptações (Becker, 2002, Langerhans et al., 2003, Cunico & Agostinho, 2006), atuando como filtros ambientais.

É comum, em planícies de inundação, que ambientes com características semelhantes entre si se encontrem espacialmente distantes. Por exemplo, lagoas em dois rios diferentes são mais semelhantes entre si do que com o rio a que estão conectadas, sendo essas lagoas ambientalmente próximas, mas geograficamente distantes. Assim, apesar da semelhança ambiental, as lagoas podem não apresentar assembleia semelhante devido a grande distância geográfica. Por outro lado, o contrário também pode acontecer: apesar da distância geográfica grande, podem apresentar maior similaridade entre suas comunidades devido à semelhança das condições ambientais, que podem tem funcionado como filtro, selecionando certas adaptações.

A capacidade de dispersão dos organismos é um determinante de sua presença ou ausência em uma comunidade. Essa capacidade está ligada à forma de dispersão (ativa ou passiva), ao tamanho do corpo, à conectividade entre *habitats* e à qualidade dos mesmos (De Biet et al., 2012). Em ambientes de água doce, a dispersão também depende do fluxo da água no *habitat* e da presença de estruturas facilitadoras de dispersão, como bancos de macrófitas (Bulla et al., 2011). Peixes de água doce possuem dispersão ativa e se distribuem por diferentes habitats de acordo com suas necessidades e limitações ecológicas (barreiras físicas) (Oliveira et al., 2001; Willis et al., 2005).

Por existirem correlações entre as características ambientais e a distância geográfica (Bell et al., 1991; 1993), há uma grande dificuldade em separar a influência de cada distância sobre a composição de espécies (Astorga et al., 2012), Assim, no

presente estudo, a distância ambiental foi medida pelas características de fluxo da água e presença e ausência de macrófitas. E o delineamento amostral utilizado, considerou tipos de ambientes semelhantes, mas a distâncias geográficas variáveis o que possibilita identificar a influencia de cada distancia; Além disso não são encontrados trabalhos que tratem dessas distâncias em planície de inundações.

Desse modo, foi hipotetizado que: i) a distância ambiental, caracterizada pelo fluxo da água e presença/ausência de macrófitas, determina a riqueza e a composição das assembleias de peixes; e ii) a distância geográfica determina a similaridade das assembleias de peixes. Para testar essas hipóteses, foram utilizados três rios da planície de inundação do alto rio Paraná, que foram comparados quanto à riqueza e a composição das assembleias de peixes. A distância ambiental considerou ambientes semi-lóticos e lênticos de rios da planície, bem como a presença e ausência de bancos de macrófitas aquáticas, e em diferentes distâncias geográficas (representada pelos rios amostrados), mas de certa maneira, todos conectados em períodos de cheias. Assim é esperado que ambientes similares (mesma característica de fluxo e presença e ausência de macrófitas) terão maior similaridade na composição das assembleias de peixes, e que essa similaridade diminui conforme aumenta a distância geográfica.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi realizado na planície de inundação do alto rio Paraná, localizada na divisa dos estados do Paraná e Mato Grosso do sul, este trecho representa o remanescente lótico desse rio, a jusante da barragem de Porto Primavera até o início do reservatório de Itaipu. O trecho estudado encontra-se na área de Proteção Ambiental das Ilhas e Várzeas do rio Paraná, além de parte estar inserida no Parque Estadual das Várzeas do Rio Ivinhema. A planície de inundação apresenta três rios principais, sendo eles os rios Baía, Ivinhema e Paraná.

Os pontos de coleta foram selecionados em ambientes lênticos (lagoas conectadas) e semi-lóticos (canais ou trechos do rio com menor velocidade da água), com e sem macrófitas aquáticas, nos três rios principais da planície.

O delineamento amostral utilizado, considerou tipos de ambientes semelhantes, mas a distâncias geográficas variáveis; esses ambientes (características similares, mas

distantes geograficamente) (Roberto et al., 2009) podem ser considerados próximos ambientalmente em relação aos fatores já citados e outros, como produção e características limnológicas diferentes (Tundisi & Matsumura-Tundisi, 2008).

No rio Baía foram selecionados pontos de coleta na lagoa Maria Luiza e na lagoa dos Porcos, e em trecho semi-lótico no próprio rio; no rio Ivinhema os pontos de coleta foram na lagoa Finado Raimundo, na lagoa do Pintado e em trecho semilótico do próprio rio; e, no rio Paraná, na Lagoa das Garças e no canal Cortado, esse último representando ambiente semi-lótico (Fig. 1).

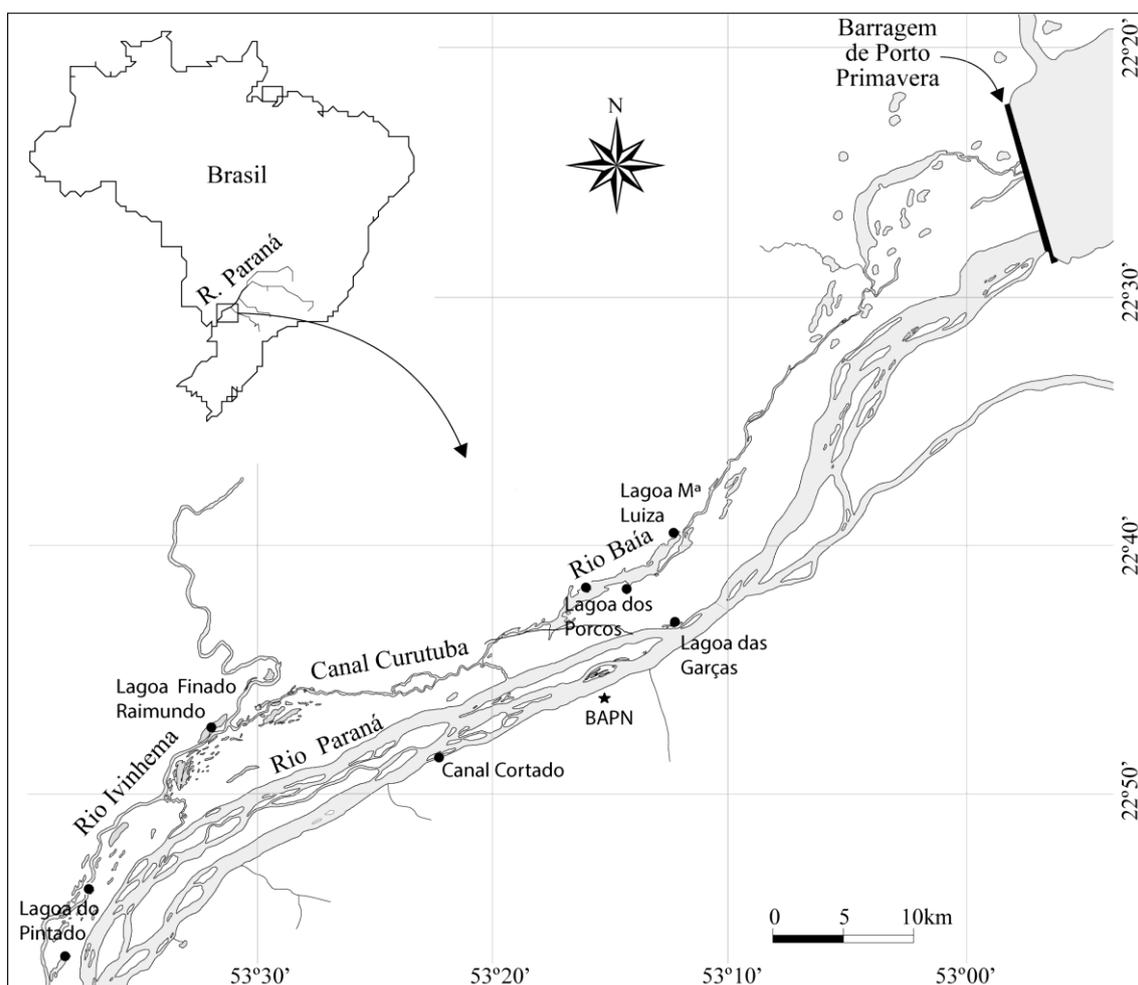


Figura 1. Mapa da planície de inundação do alto rio Paraná com identificação dos ambientes amostrados. BAPN – Base de Pesquisa avançada do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia).

2.2 AMOSTRAGEM

As coletas foram realizadas no mês de dezembro de 2014 (que corresponde ao

início da cheia), em nove locais distribuídos entre os três rios. Em todos os locais, as coletas foram realizadas na região litorânea, em áreas com presença e ausência de macrófitas aquáticas, totalizando 52 amostragens. Os bancos de macrófitas aquáticas selecionados tinham dominância de espécies do gênero *Eichhornia* (Kunth, 1843) (mais abundante; Ferreira et al., 2011), como forma de remover o possível efeito da variação das condições ambientais, associadas a arquitetura de cada espécie de macrófita, sobre a similaridade da ictiofauna (Agostinho et al, 2007).

A temperatura da água (°C) e o oxigênio dissolvido (mg/L) foram medidos em cada local amostrado, com auxílio de medidores multiparâmetros portáteis. A profundidade (cm) foi medida através de régua e a transparência da água (cm) com disco de Secchi de 0,30 m de diâmetro. Essas variáveis foram selecionadas por serem as mais importantes para a distribuição das espécies de peixes (Mathews, 1998; Petry et al., 2003; Miranda , 2011; Gomes et al., 2012). A distância, em quilômetros, entre os locais amostrados foi medida através do programa de imagens de satélite Google Earth Pro (7.1), com uso da ferramenta “Caminho”. Foram medidas as distâncias pela água entre todos os pontos amostrados, sem levar em consideração a direção do fluxo, uma vez que os peixes se deslocam exclusivamente pelo ambiente aquático e são capazes de nadar contra o fluxo.

Os peixes foram coletados durante o período diurno em todos os ambientes amostrados. Nas regiões litorâneas livres de bancos de macrófitas flutuantes foram utilizadas redes de arrasto (10 e 20 m de comprimento; malha de 0,5 cm entre nós opostos). Em regiões com presença de banco de macrófitas, foram utilizadas redes que foram operadas por baixo das plantas (aqui denominada rede de suspensão), levantando toda a estrutura e, conseqüentemente, todos os organismos associados a elas. Os bancos de macrófitas foram amostrados pela parte mais profunda, com embarcação, uma vez que, em muitos locais, não havia acesso por terra. Todos os indivíduos amostrados foram fixados em formaldeído 10%, e por fim, identificados em laboratório utilizando literatura específica até o menor nível taxonômico possível (Graça & Pavanelli, 2007).

2.3 ANÁLISE DE DADOS

Para todas as análises realizadas os fatores utilizados foram: rio (Baía, Ivinhema e Paran), ambiente (locais de amostragens classificados, de acordo com a distância

ambiental, em lântico e semi-lótico) e macrófitas (com – banco de macrófitas; sem – região litorânea sem estrutura).

-Variáveis ambientais

As variáveis, temperatura da água, oxigênio dissolvido (ambos medidos a 15 cm da superfície da água), profundidade e a transparência da água, dos diversos locais amostrados, foram sumarizados através de gráficos de média e erro padrão

-Ictiofauna

A riqueza de espécies total e a riqueza exclusiva dos locais amostrados foram apresentadas na forma de gráficos (média e erro padrão), mas classificados de acordo com os fatores de interesse. O levantamento ictiofaunístico e o enquadramento das espécies capturadas estão detalhados no Apêndice 1.

-Distância Ambiental

Para sumarizar os padrões na composição da assembleia de peixes, em relação à distância ambiental (Fatores) foi realizada uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA; *Principal Coordinates Analysis*; Pavoine, Dufour, e Chessel, 2004) utilizando uma matriz de composição (presença/ausência) de espécies, aplicada sobre a matriz de similaridade de Jaccard. Para a interpretação da PCoA, os escores das amostras foram gerados e apresentados graficamente, para a presença (Fig. 4A) e ausência (Fig. 4B) de macrófitas.

Como os objetivos do trabalho é apenas determinar tendências nas similaridades entre as amostras, foram utilizados os dados de captura com redes de suspensão (com macrófitas), e de arrasto (sem macrófitas), apesar de esses métodos possivelmente apresentarem capturabilidade distintas (Gomes et al, 2012).

A diferença na composição de peixes entre os três fatores foi testada pela Análise de Variância Permutacional (PERMANOVA *main test*), aplicada sobre a matriz de similaridade utilizada na PCoA. A interação foi significativa entre os fatores, sendo aplicado o teste *a posteriori* (*pair-wise test*) para identificar quais os níveis que diferiram. Permutações de Monte Carlo ($n = 4999$) foram usadas para testar a significância do teste ($p < 0.05$). A PCoA e a PERMANOVA foram feitas utilizando o

programa PRIMER 6 *add on* PermanovaTM (Clarke & Gorley, 2006; Anderson et al., 2008).

- Distância geográfica

Utilizando também a matriz de similaridade das espécies de peixes, gerada através do índice de Jaccard, foram realizadas correlações de Pearson entre os valores de similaridade de uma amostra da lagoa Maria Luiza (ponto inicial de comparação), comparada com as demais amostras, inclusive as obtidas nela mesmo, e as distâncias geográficas (em km) entre os pontos de onde as amostras foram coletadas. Os gráficos da relação entre a similaridade (Jaccard) das espécies e a distância geográfica foram feitos controlando o rio e tipo de ambiente, mas feitos separadamente em relação a presença ou ausência de macrófitas aquáticas.

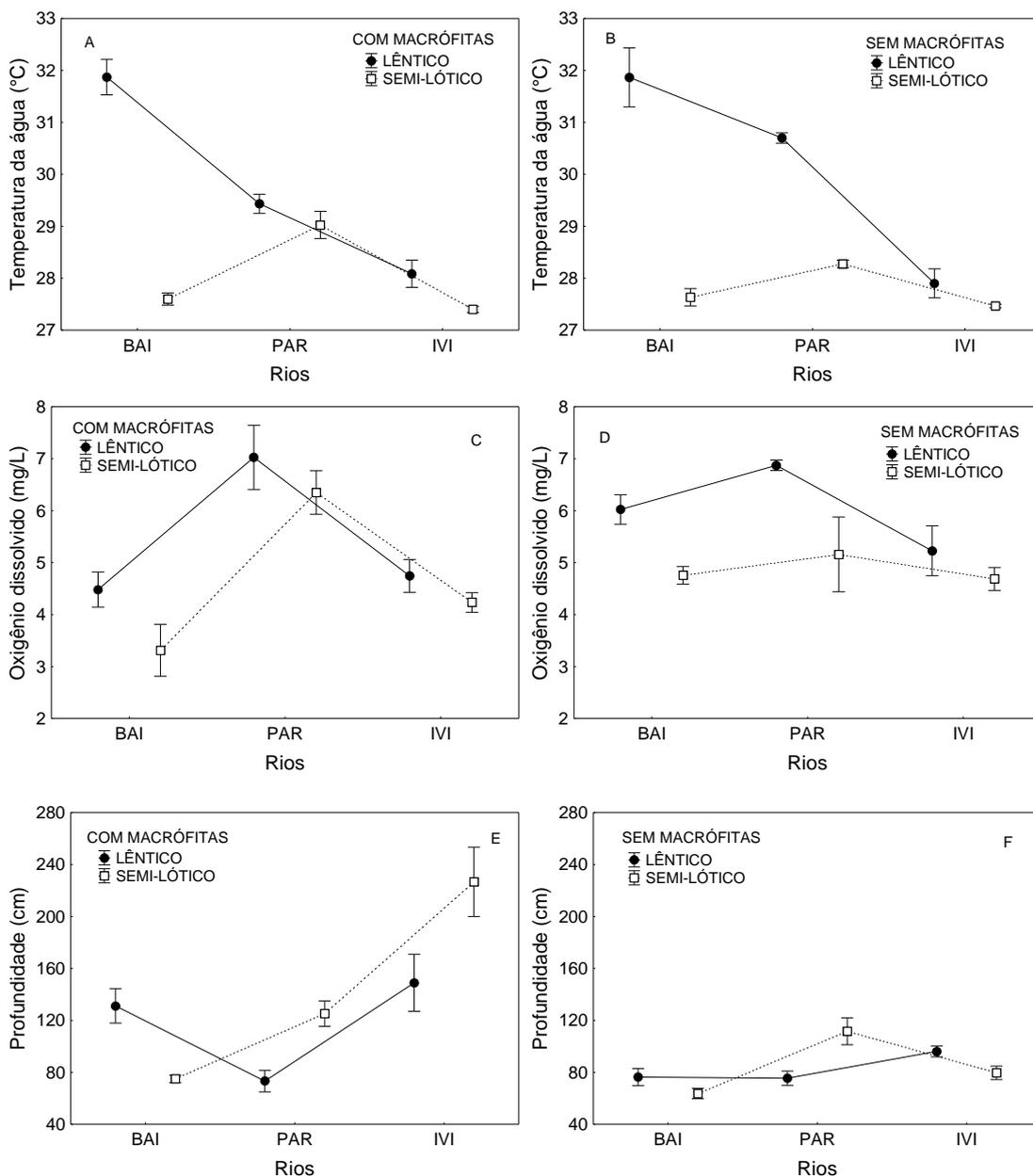
3 RESULTADOS

3.1 VARIÁVEIS AMBIENTAIS

As médias da temperatura da água variaram entre 27,6 (no rio Ivinhema) e 32,0 °C (Baia). Para as amostras obtidas na presença de macrófitas (Fig. 2A) as médias foram semelhantes entre os ambientes lênticos e semi-lóticos, exceto para o rio Baia. Essa tendência foi similar nas amostras obtidas em ausência macrófitas, nas quais também foram observadas diferenças, nessa variável, para os ambientes do rio Paraná (Fig. 2B). Já as médias do oxigênio dissolvido variaram entre 3,3 (Baia) e 7,0 mg/L (Paraná), com os menores valores registrados nos ambientes lênticos, com macrófitas, do rio Baia e os maiores no rio Paraná (Fig. 2C). Para as áreas sem macrófitas, os valores médios na concentração de oxigênio dissolvido foram pouco variáveis, mas sempre maiores nos ambientes lênticos (Fig. 2D). É importante ressaltar que os valores registrados não são restritivos para os peixes.

A profundidade, para as áreas amostradas com macrófitas variou entre 80 cm (rio Paraná) e 240 cm (rio Ivinhema). Nesse último rio, as médias foram elevadas tanto para os ambientes lênticos como para os semi-lóticos (Fig. 2E). Para as áreas amostradas sem macrófitas, a profundidade não passou de 120 cm (Fig. 2F). Lembrar

que, como as áreas com macrófitas foram amostradas da embarcação, portanto a profundidade sempre será maior. A transparência, medida pelo disco de Secchi, variou entre 25 cm (Ivinhema) e 150 cm (Paraná). Por se tratar de uma variável que depende das características regionais, os valores médios apresentaram tendências similares entre as áreas com e sem macrófitas (Fig. 2G e 2H).



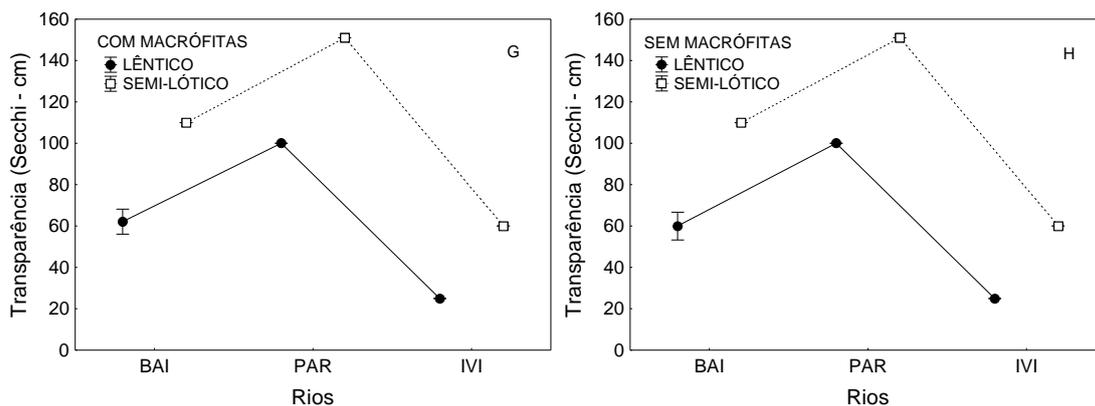


Figura 2. Média e erro das variáveis ambientais (temperatura da água – A e B; oxigênio dissolvido – C e D; profundidade (E e F), e transparência (G e H), para as áreas com (A, C, E, e G) e sem (B, D, F, e H) macrófitas e ambientes (lênitico e semi-lótico) e rios (BAI: Baia; PAR: Paraná; IVI: Ivinhema).

3.2 ICTIOFAUNA

No total foram registradas 69 espécies (total de 2743 indivíduos), das quais 41 ocorreram no rio Baia (550 indivíduos), 57 no rio Ivinhema (1378 indivíduos) e 32 no rio Paraná (815 indivíduos) (para mais detalhes ver lista de espécies no Apêndice 1). As espécies mais abundantes foram *Moenkhausia bonita* (670 indivíduos; capturada em todos os locais, exceto na ausência de macrófitas, nos ambientes semi-lóticos do rio Ivinhema), *Hemiodus orthonops* (320 indivíduos; capturados, sendo que 319 foram capturados no ambiente lênitico, sem macrófitas do rio Ivinhema), e *Moenkhausia gracilima* (252 indivíduos, com 233 capturados no ambiente lênitico do rio Paraná, independente da presença ou ausência de macrófitas). Algumas espécies, com baixa abundância, também apresentaram distribuição ampla, como, por exemplo *Pamphorichthys* sp. (capturada, essencialmente, em todos os rios e ambientes com macrófitas) e *Serrasalmus marginatus* (não capturada apenas no ambiente semi-lótico do rio Ivinhema).

A riqueza de espécies, por amostra, variou entre dois e 20. Para as áreas amostradas com macrófitas, os ambientes lênticos, em todos os rios considerados, apresentaram maior média que os semi-lóticos (Fig. 3A). Para ambos os ambientes, os menores valores foram registrados no rio Baia e os maiores no rio Ivinhema. Já para as amostras em áreas sem macrófitas, os valores médios variaram pouco, com valores semelhantes entre os ambientes lênticos e semi-lóticos para os rios Baia e Paraná (médias próximas a 6,0 espécies). Para o rio Ivinhema, os valores médios do número de espécies, no ambiente lênitico (próximo a 11,0 espécies) foi mais que o dobro daqueles

do semi-lótico (próximo a 4,0 espécies) (Fig. 3B).

A riqueza de espécies exclusivas variou, em cada amostra, entre zero e quatro. Os menores valores médios foram registrados no rio Baía, seguido do Paraná, e maiores no Ivinhema; valores maiores foram registrados para os ambientes lênticos, tanto na presença e ausência macrófitas (Fig. 3C e 3D).

Além disso Juvenis de diversas espécies também foram capturadas nas amostras, com destaque para *Pterygoplichthys ambrosetti*, *Cichla* spp., *Parauchenipterus galeatus*, *Tatia neivae*, e os Gymnotiformes (*E. trilineata*, *E. virescens* e *R. hahni*).

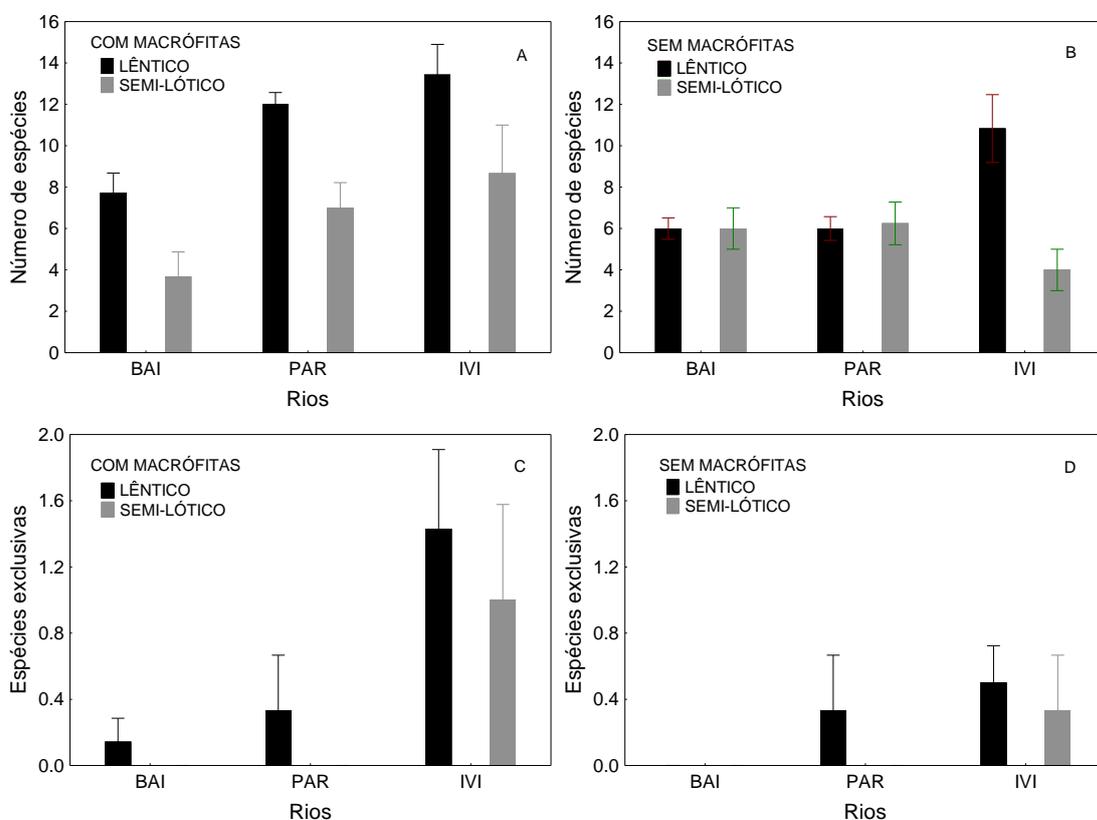


Figura 3. Média e erro padrão da riqueza total (A e B) e exclusiva (C e D) para os diversos rios (BAI: Baía; PAR: Paraná; IVI: Ivinhema), ambientes (lêntico e semi-lótico) e áreas com e sem macrófitas.

3.3 DISTÂNCIA AMBIENTAL

Em uma análise geral da figura 4, pode se notar que as amostras obtidas em áreas com e sem macrófitas se separam de forma evidente. As amostras com macrófitas ocuparam, principalmente, o II e III quadrantes, enquanto que as sem os quadrantes I e

IV (Figs. 4A e 4B). Para as amostras obtidas em locais com macrófitas (Fig. 4A), é possível observar que as amostras do rio Baia se separaram das demais, exceto daquelas obtidas em ambientes semi-lóticos do rio Paraná (essas amostras estão no quadrante III da Fig. 4A). As amostras obtidas no rio Ivinhema estão mais na parte inferior da figura, mas com as amostras obtidas nos ambientes semi-lóticos mais próximas daquelas dos ambientes lânticos do rio Paraná (essas amostras estão no quadrante III da figura). Então, de maneira geral, para as áreas com macrófitas, na ordenação a dispersão dos pontos dos ambientes lânticos foi maior que a dispersão daquelas obtidas em ambientes semi-lóticos. Dessa maneira, a hipótese da distância ambiental parece mais adequada apenas para esses últimos ambientes, com os lânticos apresentando faunas mais distintas, aumentando a variabilidade na ordenação.

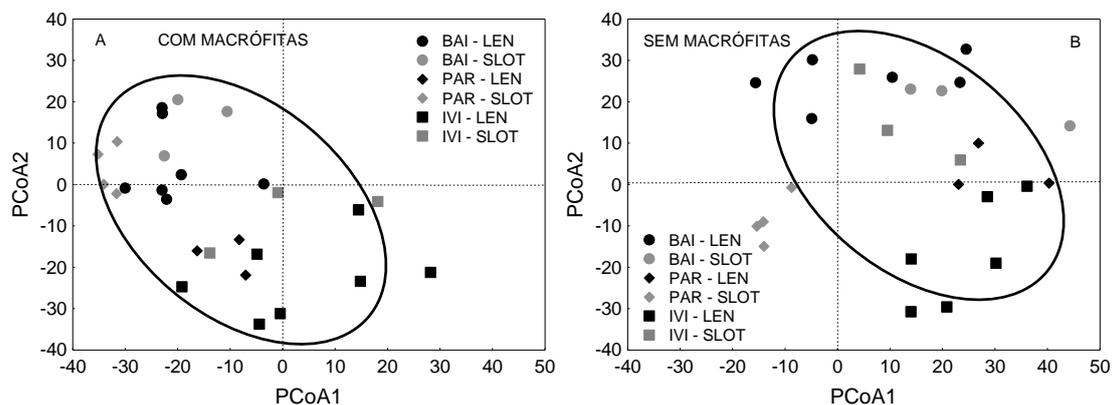


Figura 4. Ordenação resultante da aplicação da Análise de Coordenadas Principais (Eixo 1 – PCoA1 e Eixo 2 – PCoA2) para os fatores macrófitas (A – com macrófitas; B – sem macrófitas), ambiente (LEN: lânticos, e SLOT: semi-lótico) e rio (BAI- Baia; PAR- Paraná; IVI- Ivinhema).

Para as amostras obtidas na ausência de macrófitas, também foi verificada separação dos rios, com as amostras obtidas no rio Baia, posicionadas mais superiormente na figura 4B, enquanto que, aquelas obtidas no rio Ivinhema (especialmente aquelas dos ambientes lânticos), estiveram localizadas na parte mais inferior da figura. Chama atenção a sobreposição das amostras obtidas no ambiente semi-lótico do rio Paraná com aquelas obtidas em presença de macrófitas desse mesmo rio e do Ivinhema (ver Fig. 4A para detalhes). Então, para as áreas sem macrófitas, também não foi observado semelhança na fauna das amostras obtidas em áreas lânticas, o que não corrobora a hipótese da distância ambiental. Aqui, também, foi observado

menor dispersão nas amostras obtidas em ambiente semi-lótico.

O resultado da interação de terceira ordem (rios, ambientes, e macrófitas) da PERMANOVA foi significativo (Pseudo-F = 2,04; $p = 0,006$), o que não permite a interpretações dos fatores principais, em separado.

3.4 DISTÂNCIA GEOGRÁFICA

As correlações entre a similaridade da composição de espécies, entre uma amostra da lagoa Maria Luiza e as demais, e a distância entre os ambientes (Apêndice 2) foram negativas, ou seja, a similaridade diminuiu com o aumento da distância (Fig. 5). Nas áreas com macrófitas, a similaridade apresentou maior variabilidade em distâncias próximas, não resultado em relação significativa ($r = -0,37$; $p = 0,06$) (Fig. 5A). Porém, nas áreas sem macrófitas, a relação negativa foi significativa ($r = -0,49$; $p = 0,02$) (Fig. 5B).

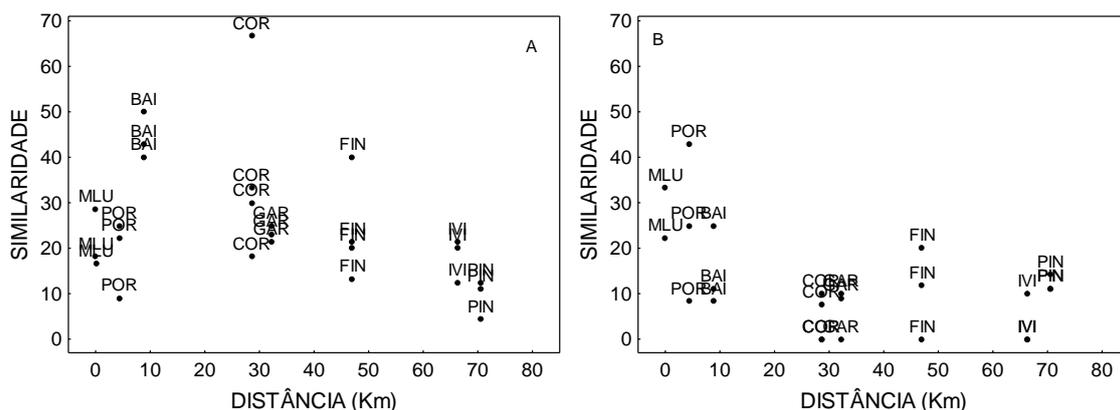


Figura 5. Relação entre a distância (km) e a similaridade utilizando como ponto de referência a lagoa Maria Luiza, para as amostras obtidas em áreas com macrófitas (A), e sem macrófitas (B). As abreviações são: MLU – lagoa Maria Luiza; POR – lagoa dos Porcos; BAI – ambiente semi-lótico do rio Baia; COR – ambiente semi-lótico do rio Paraná; GAR – lagoa das Garças; FIN – lagoa Finado Raimundo; IVI – ambiente semi-lótico do rio Ivinhema; PIN – lagoa do Pintado.

4 DISCUSSÃO

Os ambientes léticos, dos rios Baia, Paraná, e Ivinhema, tiveram composições distintas das assembleias de peixes. A correlação significativa com a distância geográfica indica que essas diferenças foram devido a capacidade de dispersão entre as espécies. Nos ambientes semi-lóticos, podemos inferir que a distância ambiental teve maior influência na composição da assembleia de peixes, devido a maior similaridade entre eles, que não foi influenciada pela distancia geográfica. As amostras obtidas em

áreas sem macrófitas tiveram diferenças na similaridade apenas nos ambientes lênticos, ou seja, nesses ambientes, apesar da semelhança ambiental, a ictiofauna difere. Então, essa diferença na similaridade, entre todos os ambientes, pode ser explicada pela distância geográfica.

Em relação à importância da distância ambiental, a presença de macrófitas, nos ambientes lênticos, resultou em alterações significativas na composição da fauna de peixes, o que não foi observado para os ambientes semi-lóticos, para os quais a similaridade entre as amostras obtidas em áreas com e sem macrófitas foi maior. Por outro lado, a hipótese de que a distância geográfica influencia na similaridade não foi rejeitada para os ambientes amostrados em áreas desprovidas de macrófitas. Porém, nas áreas com macrófitas, o efeito da distância geográfica não foi significativo, pois essas plantas parecem atuar como filtros de espécies, selecionando aquelas com pré-adaptações (*M. bonita*, para hipóxia) ou que as usam para completarem seus ciclos de vida (juvenis de *P. ambrosetti*, *P. galeatus* e *T. neivae*), independentemente da distância de dispersão, o que aumentou muito a variabilidade entre essas amostras.,

As macrófitas elevam, em geral, a riqueza de espécies (Gomes et al., 2012), e nesse estudo apresentaram o maior número de espécies exclusivas quando comparadas ao mesmo ambiente sem os bancos de macrófitas. Sabe-se que as macrófitas exigem dos peixes mais adaptações, devido a dificultarem a visibilidade pela presença das raízes e alterarem as características físico-químicas do ambiente. Assim, há a possibilidade de que espécies pré-adaptadas para viver em bancos de macrófitas ocorreram de forma exclusiva nas áreas com a presença dessas plantas, pois, para que essas espécies possam passar de banco para banco, método esse conhecido como trampolim ecológico (Baum et al., 2004; Leidner & Haddad, 2011), e se dispersar, elas precisam enfrentar ambientes sem macrófitas, dificultando assim sua dispersão, como parece ser o caso de alguns Gymnotiformes encontrados nas amostras (*E. trilineata*, *E. virescens* e *R. hahni*), comuns nos bancos de macrófitas da planície do alto rio Paraná (Bulla et al., 2011; Gomes et al., 2012).

Nos ambientes semi-lóticos, de maneira geral, a espécie das assembleias foi menos variável, indicando a adequação da hipótese de que ambientes da planície de inundação com características similares em relação ao fluxo de água e à presença de bancos de macrófitas selecionam espécies de peixes com requerimentos similares. Um

fator que explica essa similaridade é a ampla conectividade hidrológica típica de planícies de inundação, devido as cheias (Junk et al., 1989; Ward et al., 1999; Bunn & Arthington, 2002), que têm um papel importante na sucessão ecológica (Ward et al., 1999) e na homogeneização, tanto das condições limnológicas como da própria comunidade biológica, principalmente em período de cheia (Thomaz et al., 2007; Gomes et al., 2012). Apesar das coletas, nesse estudo, terem sido realizadas no período anterior à cheia (Dezembro, enchimento), a conectividade maior entre ambientes semi-lóticos, dentro de um mesmo rio, do que entre as lagoas, explica esses resultados de maior similaridade nos ambientes mais conectados, uma vez que as trocas de sedimentos e organismos nesse tipo de ambiente são contínuas (Agostinho et al., 1997; Ward & Standford, 1995). Além disso, os ambientes lóticos são os primeiros a sofrerem as influências das cheias (Oliveira et al., 2001) e, assim, são os primeiros a apresentarem evidências de homogeneização das assembleias de peixes.

Apesar da conhecida influência positiva da presença de bancos de macrófitas na composição de assembleias de peixes (Pelicice et al., 2005; Gomes et al., 2012), os resultados encontrados, nos ambientes semi-lóticos, cujas áreas na presença e ausência de macrófitas tiveram composições da assembleia de peixes similares, mesmo com a diferença na heterogeneidade de *habitat* conferida por essas plantas. Além da possível homogeneização das características bióticas e abióticas nesses ambientes semi-lóticos, devido à cheia, certa similaridade na composição da assembleia de peixes em ambientes de águas abertas e cobertos com macrófitas já foi constatada, como descrito em Gomes et al. (2012). Os mecanismos desse compartilhamento e sobreposição de espécies entre áreas abertas e vegetadas abrangem movimentos diários e fase de vida das espécies. Muitos peixes se locomovem das áreas abertas para as áreas vegetadas em busca de abrigo contra predação durante o dia (Agostinho et al., 2007), e peixes associadas a macrófitas incluem, além de espécies de tamanho pequeno (Ex.: *M. bonita*), juvenis de espécies de grande porte (Ex.: *P. ambrosetti*) (Delariva et al., 1994; Mechiatti et al., 2000; Agostinho et al., 2003), que também são encontrados em áreas abertas, explicando assim a sobreposição de espécies. Outra possibilidade é de que os ambientes semi-lóticos sirvam de corredores para a movimentação dos peixes na região (Thomaz et al., 2012), fato que também pode levar a homogeneização da assembleia de peixes, independente da presença ou não de macrófitas.

Os ambientes lênticos, nos três rios estudados, tiveram composição da assembleia

de peixes distinta, e a presença de macrófitas influenciou significativamente essa diferença. Assim, no caso desse tipo de ambiente, foi refutada a hipótese de que ambientes com características lênticos apresentam assembleias de peixes similares, e a presença de macrófitas é o fator mais importante nessa dissimilaridade. A conectividade entre lagoas de um mesmo rio, ou de diferentes rios, é pequena comparada àquela de ambientes lóticos (Junk et al., 1989), o que leva a menores trocas de nutrientes, e componentes físico-químicos entre esses ambientes, aumentando sua dissimilaridade, inclusive abiótica, como as encontradas nesse trabalho.

Para as amostras obtidas nas áreas com macrófitas, não foi verificada queda significativa na similaridade de acordo com a distância geográfica do ambiente considerado como ponto inicial de dispersão (lagoa Maria Luiza). Isso pode ser decorrente do fato de que, esses ambientes, podem servir de filtro para as espécies de peixes, selecionando aqueles, como já descrito, com pré-adaptações para explorá-lo, além da presença de juvenis de espécies de maior porte, que as usam como local de crescimento, o que pode, também, resultar na elevada variabilidade encontrada na similaridade para esses ambientes, pois depende da seleção do local para reprodução. Já nas áreas amostradas desprovidas de macrófitas, a similaridade foi significativamente relacionada à distância geográfica, ou seja, a dispersão de espécies entre locais sem macrófitas, seja ele lêntico ou semi-lótico, teve um decaimento na similaridade conforme o aumento da distância. Isso demonstra a maior importância da capacidade de dispersão das espécies do que da semelhança ambiental, para esses organismos, nesses tipos de ambientes.

REFERÊNCIAS

- Agostinho AA, Gomes LC, Julio Junior HF (2003) Relações entre macrófitas aquáticas e fauna de peixes. Capítulo 13 do livro Ecologia e Manejo de Macrófitas aquáticas. EDUEM
- Agostinho AA, Thomaz SM, Gomes LC (2004) Threats for biodiversity in the floodplain of the Upper Paraná River: effects of hydrological regulation by dams. *Ecohydrology and Hydrobiology* 4(3): 255-256
- Agostinho AA, Thomaz SM, Gomes LC, Baltar SLSMA (2007) Influence of the macrophyte *Eichhornia azurea* on fish assemblage of the Upper Paraná River floodplain (Brazil). *Aquatic Ecology* 41:611-619
- Anderson MJ, Gorley RN, Clarke KR (2008) PERMANOVA for PRIMER: guide to software and statistical methods. PRIMER-E Ltd., Plymouth, United Kingdom 2140 pp
- Astorga A, Oksanen J, Luoto M, Soininen J, Virtanen R, Muotka T(2012) Distance decay of similarity in freshwater communities: do macro- and microorganisms follow the same rules? *Global Ecology and Biogeography* 21: 365-375
- Baum KA, Haynes KJ, Dilleuth FP, Cronin JT (2004) The matrix enhances the effectiveness of corridors and stepping stones. *Ecology* 85:2671–2676.
- Bell G, Lechowicz MJ, Appenzeller A, Chandler M, DeBlois E, Jackson L, Mackenzie B, Preziosi R, Schallenberg M, Tinker N (1993) *Oecologia* 96: 114–121.
- Bell G, Lechowicz MJ(1991) *Journal of Ecology* 79: 663–685
- Bradshaw EL, Allen MS, Netherland M(2015) Spatial and temporal occurrence of hypoxia influences fish habitat quality in dense *Hydrilla verticillata*. *Journal of Freshwater Ecology* 30:491-502
- Bulla CK, Gomes LC, Miranda LE, Agostinho AA (2011) The ichthyofauna of drifting macrophyte mats in the Ivinhema River, upper Paraná River basin Brazil. *Neotropical Ichthyology* 9(2):403-409

Bunn SE, Arthington AH (2002) Basic Principles and Ecological Consequences of Altered Flow Regimes for Aquatic Biodiversity. *Environmental Management* 30(4): 492–507

Chase JM, Leibold MA (2003) *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. Chicago (IL): University of Chicago Press.

Clarke KR, Gorley RN (2006) *PRIMER v6: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth 192pp

Condit R, Hubbell SP, Foster RB (1996) Changes in tree species abundance in a Neotropical forest: impact of climate change. *Journal of Tropical Ecology* 12:231–256.

Cottenie K (2005) Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology letters* 8: 1175-1182

Cunico AM, Agostinho AA (2006) Morphological patterns of fish and their relationships with reservoirs hydrodynamics. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49(1): 125-134.

De Bie T, De Meester L, Brendonck L, Martens K, Goddeeris B, et al. (2012) Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecol Lett* 15: 740–747. doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01794.x

Delariva RL, Agostinho AA, Nakatani K, Baumgartner G (1994) Ichthyofauna Associated to aquatic macrophytes in the upper parana river floodplain. *UNIMAR* 16(suplemento 3): 41-60

Dibble ED, Pelicice FM (2010) Influence of aquatic plant-specific habitat on an assemblage of small neotropical floodplain fishes. *Ecology of Freshwater Fish*

Engen S, Lande R, Walla T, DeVries PJ (2002) Analyzing spatial structure of communities using the two-dimensional Poisson lognormal species abundance model. *The American Naturalist* 160:60–73.

Eklöv P(1997) Effects of habitat complexity and prey abundance on the spatial and temporal distributions of perch (*Perca fluviatilis*) and pike (*Esox lucius*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54:1520-1531

Ferreira FA, Mormul RP, Thomaz SM, Pott A, Pott VJ (2011) Macrophytes in the upper Paraná river floodplain: checklist and comparison with other large South American wetlands. *Rev Biol Tro* 59:541-556

Ferreira K(2015) Alteração dos níveis fluviométricos a jusante de barragens: influência da inversão de fluxo sobre a assembleia de peixes em tributários da planície de inundação do alto rio paran. Dissertao em Ecologia de Ambientes aquticos continentais- Universidade Estadual de Maring

Gilbert B, Lechowicz MJ (2004) Neutrality, niches, and dispersal in a temperate forest understory. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*101: 7651-7656.

Gomes LC, Bulla CK, Agostinho AA, Vasconcelos LP, Miranda LE(2012) Fish assemblage dynamics in a Neotropical floodplain relative to aquatic macrophytes and the homogenizing effect of a flood pulse. *Hydrobiologia* 685:97-107

Graça WJ, Pavanelli CS (2007) Peixes da Planície de inundação do Alto rio Paraná e áreas adjacentes. Maring, EDUEM.

Heino J, Grönroos M, Soinen J, Virtanen R, Muotka T (2012) Context dependency and metacommunity structuring in boreal headwater streams. *Oikos* 121: 537-544

Holyoak M, Leibold MA, Holt RD (2005) *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities*. Chicago (IL): University of Chicago Press.

Hubbell SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biogeography and Biodiversity*. Princeton (NJ): Princeton University Press.

Jana D, Bairagi N (2014) Habitat complexity, dispersal and metapopulations: Macroscopic study of a predator–prey system. *Ecological Complexity* 17: 131-139

Jackson EL, Rowden AA, Attrill MJ, Bossey SJ, Jones MB (2001) The importance of seagrass beds as a habitat for fishery species. *Oceanography and marine biology* 39: 269-304.

Jedicke A, Furch B, Saint-Paul U, Schlüter UB (1989) Increase in the oxygen concentration in Amazon waters resulting from the root exudation of two notorious

water plants, *Eichhonia crassipes* (Pontederiaceae) and *Pistia stratiotes*(Araceae). *Amazoniana* XI:53–69

Jones JJ, Hardwick K, Eaton JW (1996) Diurnal carbonrestrictions on the photosynthesis of dense stands of *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John. *Hydrobiologia* 340:11–16

Junk WJ, Bayley PB, Sparks RE (1989) The Flod Pulse Concept in River-Floodplain Systems. *Fishes Aquatic Science* 106:110-127

Kovalenko KE, Thomaz SM, Warfe DM(2012) Habitat complexity: approaches and future directions. *Hydrobiologia* 685:1-17

Kunt CS(1843) *Enumeratio Plantarum*. 4:129-132

Langerhans RB, Layman CA, Langerhans AK, Dewitt TJ (2003). Habitat-associated morphological divergence in two Neotropical fish species. *Biological Journal of the Linnean Society* 80:689–698.

Lansac-Toha FA, Velho LFM, Bonecker CC (2003). Influência de macrófitas aquáticas sobre a estrutura da comunidade zooplancônica. In: Thomaz SM, Bini LM (eds). *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. Maringá: EDUEM, 2003.

Leidner AK, Haddad NM (2011) Combining measures of dispersal to identify conservation strategies in fragmented landscapes. *Conservation Biology* 25: 1022–1031.

Lopes TM, Cunha ER, Silva JCB, Behrend RDL, Gomes LC (2015) Dense macrophytes influence the horizontal distribution of fish in floodplain lakes. *Environmental Biology Fish.* 98: 1741-1755

MacArthur RH, Wilson EO (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Princeton (NJ): Princeton University Press.

Matthews WJ (1998) *Patterns in Freshwater Fish Ecology*. Springer Science+ Business Media Dordrecht

Massicotte P, Bertolo A, Brodeur P, Hudon C, Mingelbier M, Magnan P (2015) Influence of the aquatic vegetation landscape on larval fish abundance. *Journal of Great Lakes Research* 41:873-880

McCune B, Mefford MJ (2011) PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 6. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, U.S.A.

Meschiatti AJ, Arcifa MS, Fenerich-Verani N (2000) Fish communities associated with macrophytes in Brazilian floodplain lakes. *Environmental Biology of Fishes* 58: 133-143

Miranda LE (2011) Depth as an organizer of fish assemblages in floodplain lakes. *73(2)*: 211-221.

Muneepeerakul R, Bertuzzo E, Lynch HJ, Fagan WF, Rinaldo A, Rodriguez-iturbe Ignacio (2008) Neutral metacommunity models predict fish diversity patterns in Mississippi–Missouri basin. *Nature* 453:220-222

Mykrä H, Muotka T (2007) Scale-related patterns in the special and environmental components of stream macroinvertebrate assemblage variation. *Global Ecology and Biogeography* 16:149-159

Nekola JC, White PS (1999) The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography* 26(4): 867-878

Oliveira EF, Goulart E (2000) Distribuição espacial de peixes em ambientes lênticos: interação de fatores. *Acta Scientiarum* 22 (2):445-453

Patra A, Santra KB, Manna CK (2012) Macroinvertebrate community associated with macrophytes in the santragachi jheel lake, west Bengal, india. *Ekológia* 31(3) 274-294

Pavoine S, Dufour AB, Chessel D (2004) From dissimilarities among species to dissimilarities among communities: a double principal coordinate analysis. *Journal of Theoretical Biology* 228:523–537

Pelicice FM, Agostinho AA, Thomaz SM (2005) Fish assemblages associated with *Egeria* in a tropical reservoir: investigating the effects of plant biomass and diel period. *Acta Oecologica* 27:9-16

Petry P, Bayley PB, Markle DF (2003) Relationships between fish assemblages, macrophytes and environmental gradients in the Amazon River floodplain. *Journal of Fish Biology* 63:547-579

Pierini SA, Thomaz SM (2004) Effects of inorganic carbon source on photosynthetic rates of *Egeria najas* Planchon and *Egeria densa* Planchon (Hydrocharitaceae). *Aquat Bot* 78:135–146

Rocha RRA, Thomaz SM (2004) Variação temporal de fatores limnológicos em ambientes da planície de inundação do alto rio Paraná (PR/MS, Brasil). *Acta Scientiarum* 26: 261- 271.

Schiesari L, Zuanon J, Azevedo-Ramos C, Garcia M, Gordo M, Messias M, Monteiro E (2003) Macrophyte rafts as dispersal vectors for fishes and amphibians in the Lower Solimões River, Central Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 19: 333 - 336.

Soares MGM, Menezes NA, Junk WJ (2006) Adaptations of fish species to oxygen depletion in a central amazonian floodplain lake. *Hydrobiologia* 568:353-367

Tilman D (1982) *Resource Competition and Community Structure*. Princeton (NJ): Princeton University Press

Tokeshi M, Arakaki S (2012) Habitat complexity in aquatic systems: fractals and beyond. *Hydrobiology* 685: 27-47

Thomaz SM, Agostinho AA, Gomes LC, Silveira MJ, Rejmanek M, Aslan CE, Chow E (2012) Using space-for-time substitution and time sequence approaches in invasion ecology. *Freshwater Biology* 57: 2401-2410

Thomaz SM, Cunha ER (2010) The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages composition and biodiversity. *Acta Limnologica Brasiliensia* 22: (2)218-236

Thomaz SM, Roberto MC, Bini LM (1997) Caracterização limnológica dos ambientes aquáticos e influência dos níveis fluviométricos. Livro *A planície de inundação do alto Rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos*. Maringá, EDUEM.

Tundisi, JG, Matsumura-Tundisi, T (2008) *Limnologia*. Oficina de Textos.

Vellend M (2010) Conceptual synthesis in community ecology. *Quarterly Review of Biology*.

Ward JV, Stanford JA (1995) Ecological Connectivity in Alluvial River Ecosystems and its Disruption by Flow Regulation. *Regulated Rivers: Research & Management* 11: 105-119

Willis SC, Winemiller KO, Lopez-Fernandez H(2005) Habitat structural complexity and morphological diversity of fish assemblages in a Neotropical floodplain river. *Oecologia* 142:284–295

Yunoki t, Velasco LT (2016) Fish metacommunity dynamics in the patchy heterogeneous habitats of varzea lakes, turbid river channels and transparent clear and black water bodies in the Amazonian Lowlands of Bolivia. *Environmental biology of fishes* 99:391-408

APÊNDICE

APÊNDICE A - Distribuição das espécies nos ambientes estudados (IVI =Ivinhema; BA =Baia; PA= Paraná; LEN= lântico SL= semilótico; MA= macrófita ausente; MP= macrófita presente).

Espécie	IVI	IVI	IVI	IVI	BA	BA	BA	BA	PA	PA	PA	PA
	LEN	LEN	SL	SL	LEN	LEN	SL	SL	LEN	LEN	SL	SL
	MA	MP	MA	MP	MA	MP	MA	MP	MA	MP	MA	MP
<i>Apareiodon sp</i>									X			
<i>Aphyocharax anisitsi</i>			X				X					
<i>Aphyocharax dentatus</i>	X	X	X	X	X					X		
<i>Apistogramma commbrae</i>	X	X	X	X	X	X				X		X
<i>Astronotus crassipinnis</i>											X	
<i>Astyanax altiparanae</i>	X	X	X		X		X		X	X		
<i>Brachyhypopomus cf. gauderio</i>		X		X		X						
<i>Bryconamericus stramineus</i>	X	X		X			X		X			
<i>Characidium aff. Zebra</i>				X								
<i>Cichla kelberi</i>	X					X					X	

<i>Cichla piquiti</i>					X	X		
<i>Cichla sp.</i>	X			X	X		X	
<i>Cichlasoma paranaense</i>		X		X			X	X
<i>Crenicichla britskii</i>		X	X		X			X
<i>Eigenmannia trilineata</i>		X						
<i>Eigenmannia virescens</i>		X						
<i>Galeocharax knerii</i>	X							
<i>Geophagus cf. proximus</i>	X			X	X	X		
<i>Gymnotus inaequilabiatus</i>		X			X			
<i>Hyphessobrycon Stramineus</i>							X	
<i>Hemmigramus ora</i>							X	X
<i>Hemiodus orthonops</i>	X	X		X				
<i>Hoplias sp</i>		X	X	X		X	X	X
<i>Hoplias sp1</i>		X			X		X	
<i>Hoplias sp2</i>					X			
<i>Hoplias sp3</i>					X			
<i>Hyphessobrycon eques</i>	X	X	X		X			X
<i>Hyphessobrycon guarani</i>	X	X				X	X	
<i>Hypostomus cochliodon</i>			X					
<i>Knodus moenkhausii</i>	X		X	X		X		

<i>Laetacara araguaie</i>					X	X						X
<i>Laetacara sp</i>		X										
<i>Leporinus friderici</i>	X	X										
<i>Leporinus sp.</i>	X	X	X			X						X
<i>Loricaria proluxa</i>	X		X									
<i>Metynnis lippincottianus</i>						X			X	X	X	
<i>Moenkhausia aff. Intermedia</i>	X	X		X		X						X
<i>Moenkhausia aff. sanctaefilomenae</i>		X										
<i>Moenkhausia bonita</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Moenkhausia forestii</i>	X	X			X	X				X		
<i>Moenkhausia gracilima</i>	X			X			X		X	X	X	
<i>Myloplus tiete</i>												X
<i>Oligosarcus paranensis</i>		X										
<i>Platanichthys platana</i>	X	X										
<i>Pamphorichthys sp</i>		X	X	X	X	X		X		X		X
<i>Parauchenipterus galeatus</i>								X				X
<i>Pimelodella gracilis</i>	X	X										
<i>Plagioscion squamosissimus</i>	X											
<i>Psellogrammus kennedyi</i>	X	X							X	X	X	

APÊNDICE B - Menores distâncias em metros encontradas entre os locais das coletas.

Local 1	Local 2	Distância
Lagoa Finado Raimundo	Lagoa do Pintado	26611
Lagoa Finado Raimundo	Local do Rio Ivinhema	22408
Lagoa Finado Raimundo	Lagoa Maria Luiza	46981
Lagoa Finado Raimundo	Lagoa dos Porcos	43976
Lagoa Finado Raimundo	Local do Rio Baia	38000
Lagoa Finado Raimundo	Lagoa das Garças	45403
Lagoa Finado Raimundo	Canal Cortado	41790
Lagoa do Pintado	Local do Rio Ivinhema	4203
Lagoa do Pintado	Lagoa Maria Luiza	70446
Lagoa do Pintado	Lagoa dos Porcos	67468
Lagoa do Pintado	Local do Rio Baia	61492
Lagoa do Pintado	Lagoa das Garças	61306
Lagoa do Pintado	Canal Cortado	41343
Local do Rio Ivinhema	Lagoa Maria Luiza	66218
Local do Rio Ivinhema	Lagoa dos Porcos	63243
Local do Rio Ivinhema	Local do Rio Baia	57267
Local do Rio Ivinhema	Lagoa das Garças	62604
Local do Rio Ivinhema	Canal Cortado	42848
Lagoa Maria Luiza	Lagoa dos Porcos	4326
Lagoa Maria Luiza	Local do Rio Baia	8760
Lagoa Maria Luiza	Lagoa das Garças	32160
Lagoa Maria Luiza	Canal Cortado	28547
Lagoa dos Porcos	Local do Rio Baia	6071
Lagoa dos Porcos	Lagoa das Garças	29185
Lagoa dos Porcos	Canal Cortado	25572
Local do Rio Baia	Lagoa das Garças	23209
Local do Rio Baia	Canal Cortado	19596
Lagoa das Garças	Canal Cortado	20262