

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

ÁNGELA LILIANA GUTIÉRREZ CORTÉS

**Avaliação temporal dos padrões ecológicos de distribuição das assembleias
de peixes do alto rio Paraná, Brasil**

Maringá
2015

ÁNGELA LILIANA GUTIÉRREZ CORTÉS

**Avaliação temporal dos padrões ecológicos de distribuição das assembleias
de peixes do alto rio Paraná, Brasil**

Tese 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 Doutor em Ciências Ambientais.

Área de concentração: Ciências Ambientais

Orientador: Prof. Dr. Angelo Antonio Agostinho

Maringá
2015

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

G984a

Gutiérrez Cortés, Ángela Liliana, 1977-

Avaliação temporal dos padrões ecológicos de distribuição das assembleias de peixes do alto rio Paraná, Brasil / Ángela Liliana Gutiérrez Cortés. -- Maringá, 2015.
90 f. : il.

Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2015.

Orientador: Prof. Dr. Angelo Antonio Agostinho.

1. Peixes de água doce, Assembleias de - Distribuição - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. Peixes de água doce - Metacomunidades - Dispersão - 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

ÁNGELA LILIANA GUTIÉRREZ CORTÉS

Avaliação temporal dos padrões ecológicos de distribuição das assembleias de peixes do alto rio Paraná, Brasil.

Tese 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 Doutor em Ciências Ambientais pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Prof. Dr. Angelo Antonio Agostinho.
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

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

Dr.^a Juliana Déo Dias
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Prof. Dr. Dilermando Pereira Lima Junior
Universidade Federal de Mato Grosso (UFMT)

Prof. Dr. Nadson Ressayé Simões da Silva
Universidade Federal do Sul da Bahia (UFSB)

Aprovada em: 26 de março de 2015.

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

Dedico
Pelo amor, o apoio, a confiança e por entender a distância destes anos:
a meus pais que são a fonte de toda minha força, a minha irmã e minha
metade, pelo apoio incondicional.
A David meu melhor amigo e meu amor, pela paciência e o apoio.

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador, o Prof. Dr. Angelo Antonio Agostinho por me dar a oportunidade de trabalhar ao seu lado, pelos ensinamentos, apoio, a confiança e as orientações ao longo destes anos.

Ao Prof. Dr. Luiz Carlos Gomes pelos ensinamentos e a disposição sempre para ajudar a resolver os problemas.

Ao Prof. Dr. Luis Mauricio Bini pela disposição, as contribuições e pelo tempo em Goiânia.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA), Núcleo de Pesquisa em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia) por fornecer a logística necessária para desenvolver as atividades do curso.

Ao projeto Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (CNPq-PELD-Brasil) e a todas as mãos que durante estes 13 anos fizeram parte da coleta dos peixes.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de doutorado e ao Programa de Excelência Acadêmica (PROEX) pelo apoio na participação em congressos.

A Harumi pela colaboração e disposição para resolver as dúvidas com os dados do PELD e a Maria Carmo Roberto pelo fornecimento dos dados físico-químicos das coletas do PELD.

Ao Jocemara e a Aldenir pela colaboração e disposição.

Aos bibliotecários da Biblioteca Setorial do Nupélia, Maria Salete e João pela colaboração e acesso ao material bibliográfico.

Aos funcionários da Base de Pesquisa Avançada do Nupélia, Sebastião, Alfredo, Frora, Tato, Gazo, Tuti e Valdecir pela colaboração, os bons momentos no rio e paciência em campo.

Aos colegas do laboratório Mirtha, Anielly, Rosa, Raffael, Jean, Natalia e Larissa, porque se converteram em grandes amigos e foram um grande apoio para mim, principalmente nesta última parte do caminho. Obrigada a todos pelos bons momentos, as aulas de português e as muitas discussões nas que tentamos consertar América Latina e ainda não conseguimos.

A Rosi pela colaboração e a disposição de sempre para me auxiliar desde meu primeiro dia na UEM.

A Danielle Katharine Petsch por me receber com tanta generosidade, a Jaques pela ajuda e colaboração em Goiânia.

A Alexandrina Pujals pela ajuda na revisão do português no EGQ e na tese, e pela amizade.

A Jean Ortega pela ajuda, a paciência e disposição que sempre tem de compartilhar o conhecimento.

Aos meus amigos da Colômbia em Maringá, Mirtha y Silvia por se converter em grandes amigas; a David, Alfonso, Oscar e Aleja pelos bons momentos e as intermináveis discussões da nossa Colômbia ideal.

A meu pai pelo amor incondicional, por acreditar sempre que eu posso conseguir tudo, por me dar a força necessária para seguir sempre em frente e por entender meus silêncios dos últimos dias.

A minha mãe por mover o céu e a terra por mim, pela confiança infinita e por sempre me abastecer aqui em casa com chocolate, panela e arepas para não esquecer do sabor da minha terra.

A minha irmã por ser sempre incondicional, por ser minha melhor amiga e por manter nossa telepatia sempre ativa. Ainda te estranho todos os dias.

A David pelo amor, a incrível paciência e força que me dá todos os dias e por fazer cada dia que nossa família funcione.

A minha família por sempre me receber como se nunca tivesse saído de casa.

“...el tiempo y la distancia ya no existen para mí, lo dejé todo, aunque todo lo recuerdo muy bien y a fuerza de partir voy a saber lo que es volver y volver...”
Algún lugar encontraré- Andrés Calamaro.

AVALIAÇÃO TEMPORAL DOS PADRÕES ECOLÓGICOS DE DISTRIBUIÇÃO DAS ASSEMBLEIAS DE PEIXES DO ALTO RIO PARANÁ, BRASIL

RESUMO

Estudos que buscam entender padrões de distribuição das espécies têm sido desenvolvidos para diferentes ecossistemas do planeta. Há um crescimento acentuado nos que consideram escalas espaciais e temporais, com o intuito de incluir todas as fontes de variação. Os ecossistemas aquáticos tropicais são reconhecidos pela alta diversidade e complexidade ecológica, mas também, pelo alto grau de degradação derivada das atividades humanas. Avaliar as variações dos atributos destas comunidades, tais como a estrutura e a diversidade beta, em diferentes grupos de organismos permitem criar um arcabouço teórico que sirva como base para políticas de conservação. Foram analisados os padrões gerais de abundância das comunidades de peixes, da planície de inundação do alto rio Paraná, a partir de dados coletados ao longo de 13 anos de amostragem, tendo como foco (i) a contribuição das condições ambientais, assim como dos fatores espacial e temporal, na estrutura das assembleias de peixes; e (ii) a relação da diversidade beta das comunidades de peixes com a heterogeneidade ambiental, mediada pela ocorrência de períodos anuais de cheia e seca. A assembleia total (matriz taxonômica total) e as guildas tróficas e reprodutivas foram analisadas separadamente, para detectar diferenças nas respostas segundo a abordagem. Verificou-se que as mudanças da heterogeneidade ambiental, decorrentes dos períodos anuais com ciclo hidrológico distinto, exercem influência na estrutura das assembleias de peixes, independentemente dos seus traços funcionais. A magnitude desse efeito varia entre guildas, sendo maior nas espécies com pouca habilidade de dispersão (herbívoros, insetívoros, invertívoros e onívoros). Adicionalmente, encontrou-se que o componente temporal exerce efeito considerável nas assembleias de espécies com alta dispersão (migradoras, piscívoras, detritívoras). Foi constatada uma relação positiva entre a diversidade beta e a variação ambiental para algumas guildas tróficas (detritívoros, piscívoros, herbívoros), assim como entre a diversidade beta e o efeito gerado pela ocorrência de períodos secos nos ambientes da planície (migradores, invertívoros). Houve apenas uma guilda (insetívoros) que apresentou relação negativa entre a diversidade beta e a heterogeneidade ambiental. Conclui-se, que não podem ser feitas generalizações, pois esta relação depende dos traços funcionais (tróficos e reprodutivos) que caracterizam cada comunidade analisada e isso pode ser válido para outros grupos de organismos. Os resultados permitiram caracterizar a resposta das diferentes frações das assembleias (e.g., guildas tróficas e reprodutivas) à ocorrência do pulso de inundação o que permite prever a resposta a alterações dessa dinâmica hidrológica em este e outros sistemas similares. Este conhecimento poderia fornecer um embasamento sólido em relação a planos de conservação e manejo da ictiofauna de bacias com controle de vazão.

Palavras-chave: Ecologia de metacomunidades. Diversidade beta. Distribuição de espécies. Partição de variância. Planície de inundação tropical.

Temporal assessment of ecological patterns of the fish communities of upper Paraná River

ABSTRACT

Studies aiming to understand the patterns of species distribution have been developed to different ecosystems of the planet. There is a sharp increase in studies that consider spatial and temporal scales, in order to include all sources of variation. Tropical aquatic ecosystems not only are recognized by high diversity and ecological complexity, but also because the high degree of derived degradation of human activities. Evaluating the variations of the attributes of these communities, such as variations in structure and beta diversity in different groups of organisms allow create a theoretical framework that serves as the basis for conservation policies. In here, I analyzed the general patterns of fish communities in the floodplain of the upper Parana River. I explored data of floodplain fish communities collected over 13 years of sampling focusing in: i) the contribution of environmental conditions as well as the spatial and temporal scales, the structure of fish communities, and ii) the relationship of beta diversity of fish communities with environmental heterogeneity, mediated by the occurrence of annual periods of flood and drought. Total assembly was analyzed (total taxonomic matrix) and the trophic and reproductive guilds separately to detect differences in responses according to the approach. I confirmed that changes in environmental heterogeneity derived from the annual periods with different hydrological cycles, exerted influence in the structure of fish communities, regardless their functional characteristics. The magnitude of this effect varies among the guilds, being higher in the species with low dispersal ability (herbivores, insetivores, invertivores and onivores). In addition, I demonstrated that the temporal scale also had an effect in all communities, especially in the species belonging to guilds with high dispersal ability (migratory, piscivores, detritivores). A positive relationship was found between beta diversity and environmental variation for some trophic guilds (detritivores, piscivores, herbivores), as well as between beta diversity and the effect generated by the occurrence of dry periods in lowland environments (migratory species, invertivores). However, only one guild (insectivores) presented a negative relationship between beta diversity and environmental heterogeneity. In conclusion, generalizations can not be made because the relationship depends on the functional traits (trophic and reproductive) that characterize each community analyzed and this may be valid for other groups of organisms. In summary, these results allow us to characterize the response of the different fractions of the assemblies (eg, trophic and reproductive guilds) to the flood pulse occurrence which allows predicting the response to changes that hydrological dynamics in this and other similar systems. This knowledge could provide a solid basis in relation to conservation planning and management of basin fish fauna with flow control.

Keywords: Metacommunities ecology. Beta diversity. Species distribution. Partitioning of variance. Tropical floodplain.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL.....	13
	REFERÊNCIAS.....	15
2	FATORES QUE INFLUENCIAM A ESTRUTURA DAS METACOMUNIDADES DE PEIXES DA PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO DO ALTO RIO PARANÁ.....	17
2.1	INTRODUÇÃO.....	19
2.2	MATERIAL E MÉTODOS.....	22
2.2.1	Área de estudo.....	22
2.2.2	Amostragens.....	24
2.2.3	Análises dos dados.....	25
2.3	RESULTADOS.....	28
2.4	DISCUSSÃO.....	36
	REFERÊNCIAS.....	43
3	VARIAÇÃO DA DIVERSIDADE BETA DAS COMUNIDADES DE PEIXES DA PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO DO ALTO RIO PARANÁ, AO LONGO DE UM GRADIENTE AMBIENTAL E TEMPORAL.....	47
3.1	INTRODUÇÃO.....	49
3.2	MATERIAL E MÉTODOS.....	51
3.2.1	Área de estudo.....	51
3.2.2	Amostragens.....	52
3.2.3	Análises de dados.....	54
3.3	RESULTADOS	57
3.4	DISCUSSÃO	62
	REFERÊNCIAS	65
4	CONSIDERAÇÕES FINAIS	69
	APÊNDICE A - Lista de espécies analisadas com, guilda trófica e reprodutiva e referências usadas para a classificação.....	70

REFERENCIAS Apêndice A..... 77

APÊNDICE B - Valores de AIC para os componentes ambiental, espacial e temporal para as matrizes analisadas (taxonômica, migradores de longa distância com fecundidade externa (MLFE), não migradores com fecundação externa sem cuidado parental (NFES), não migradores com fecundação externa com cuidado parental (NFEC), não migradores com fecundação interna (NFI), detritívoros, herbívoros, insetívoros, invertívoros, onívoros e piscívoros..... 81

1 INTRODUÇÃO GERAL

A biodiversidade pode ser definida como a riqueza de espécies e a abundância relativa delas no espaço e no tempo (Hubbell 2001). Esta biodiversidade não tem distribuição homogênea no planeta e está fortemente concentrada na região tropical (Magurran 2004). Os estudos em biodiversidade estão baseados, principalmente, em análises comparativas e consideram a comunidade como unidade natural de observação (Magurran 2004). Como muitos conceitos da Ecologia, a definição de comunidade tem protagonizado um intenso debate ao longo dos anos, mas a maioria dos ecólogos concorda em que consiste em populações de várias espécies que convivem em limites espaço-temporais determinados e está mediado pela ocorrência de interações ecológicas (e.g., competição, predação, parasitismo) (Magurran 2004, Holyoak et al. 2005, Ricklefs 2008).

A estrutura de uma comunidade é influenciada por um conjunto de fatores (e.g., condições ambientais locais, aspectos demográficos e estocasticidade ambiental) (Melo et al. 2012). A Ecologia pretende determinar como esses fatores influenciam a estrutura e distribuição das comunidades em diferentes tipos de ecossistemas (Peres-Neto et al. 2006, Auerbach e Poff 2011, Dray et al. 2012, Padial et al. 2014). Esses fatores ocorrem em escala local, espacial e temporal e as respostas das comunidades dependem do tipo de organismos de estudo (Magurran 2004, Winemiller et al. 2010) e podem-se converter em um filtro para as espécies que são selecionadas nas comunidades locais, dependendo da capacidade diferencial de dispersão entre locais e regiões (Peres-Neto e Cumming, 2010) (Figura 1.1).

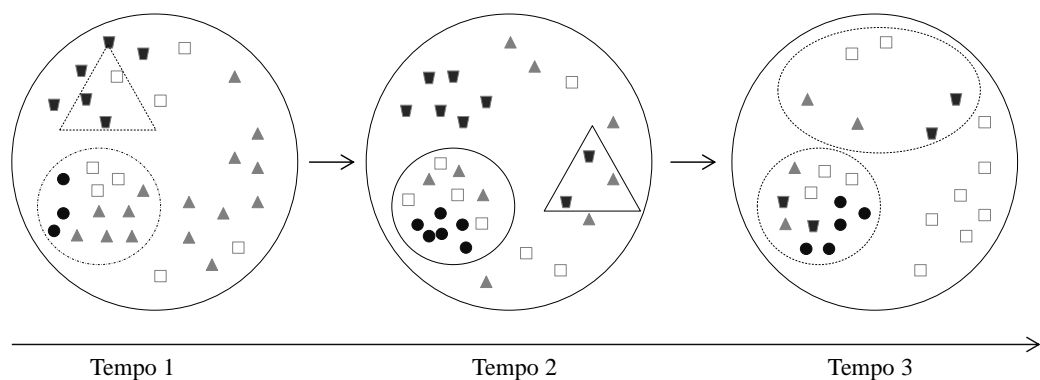


Figura 1.1. Modelo das mudanças espaço-temporais que ocorrem em um ecossistema que poderiam funcionar como filtros para a seleção das espécies que compõem as assembleias de organismos.

Como uma alternativa para interpretar as dinâmicas espaço-temporais das comunidades, surgiu o conceito de metacomunidades. Definida como um conjunto de comunidades que estão conectadas entre si pela dispersão das espécies, que potencialmente

interagem e podem ser descritas por quatro modelos (Leibold et al. 2004): (i) O modelo de *dinâmica de manchas*, assume que os ambientes locais são equivalentes e a diversidade está limitada pela baixa dispersão e alta habilidade competitiva das espécies; (ii) a *seleção de espécies* assume que as espécies têm habilidades competitivas diferentes em um gradiente ambiental; (iii) o *efeito de massa* está determinado por processos de dispersão que dependem das taxas de imigração e emigração controlados pela densidade das populações locais; (iv) o *modelo neutral* a equivalência ecológica das espécies em condições de homogeneidade ambiental, sendo que processos estocásticos os responsáveis de controlar a estrutura das comunidades (Holyoak et al. 2005). Sendo o modelo de seleção de espécies reconhecido como o principal para explicar a estrutura das comunidades (Cottenie 2005).

Nos ecossistemas aquáticos, as dinâmicas ecológicas são influenciadas pela capacidade de dispersão dos organismos, que é controlada pela conectividade entre os *habitat*. Essa dependência da conectividade revela a importância da presença de vias de fluxo que permitam o deslocamento das espécies entre os *habitat*. Em regiões tropicais, as planícies de inundação constituem um modelo adequado para analisar fenômenos ecológicos dentro do contexto de metacomunidades, pois apresentam algumas características básicas que permitem fazer inferências nesta escala (Heino 2013), como: (i) a possibilidade de dispersão mediante o pulso de inundação, que comunica os ambientes entre si e cujo efeito sazonal nos processos ecológicos das comunidades de organismos aquáticos tem sido amplamente demonstrado (e.g., reprodução, alimentação) (Agostinho et al. 2004, Thomaz et al. 2007, Luz-Agostinho et al. 2008, Suzuki et al. 2009), ii) condições climáticas comuns a toda a região, iii) um grande conjunto regional de espécies e os seus traços ecológicos e iv) heterogeneidade ambiental.

Foram analisados os padrões de distribuição de espécies das assembleias de peixes da planície de inundação do alto rio Paraná, mediante a análise de alguns atributos ecológicos das metacomunidades. Para isso, foi usado um conjunto de dados das comunidades de peixes da planície de inundação, coletados ao longo de 13 anos de observações, nas quais foi avaliada i) a contribuição da heterogeneidade ambiental, assim como das escalas espacial e temporal na estruturação das comunidades de peixes, e ii) a relação da diversidade beta das comunidades com a heterogeneidade ambiental mediada pela ocorrência de períodos de inundação e estiagem. Todas as observações foram realizadas tanto para dados taxonômicos, quanto funcionais para detectar diferenças nas respostas.

REFERÊNCIAS

- Agostinho, A.A, L.C. Gomes, S Veríssimo & E.K. Okada. 2004. Flood regime, dam regulation and fish in the Upper Paraná River: effects on assemblage attributes, reproduction and recruitment. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 14: 11–19
- Auerbach, D.A and N.L. Poff. 2011. Spatiotemporal controls of simulated metacommunity dynamics in dendritic networks. *Journal of the North American Benthological Society* 30:235–251.
- Cottenie, K. 2005. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology letters* 8:1175–82.
- Dray, S., R. Péliissier, P. Couteron, M.J. Fortin, P. Legendre, P. R. Peres-Neto, E. Bellier, R. Bivand, F. G. Blanchet, M. De Cáceres, A.-B. Dufour, E. Heegaard, T. Jombart, F. Munoz, J. Oksanen, J. Thioulouse, and H. H. Wagner 2012. Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. *Ecological Monographs* 82:257–275. <http://dx.doi.org/10.1890/11-1183.1>
- Heino, J. 2013. Environmental heterogeneity, dispersal mode, and co-occurrence in stream macroinvertebrates. *Ecology and Evolution* 3(2): 344–355
- Holyoak, M., M.A. Leibold, N.M. Mouquet, R.D. Holt e M.F. Hoopes. *Metacommunities: A framework for large- scale community ecology*. Em Holyoak, M., M.A. Leibold e R.D. Holt. 2005. *Metacommunities. Spatial Dynamics and Ecological Communities*. The University Chigago Press. 513 p.
- Hubbell, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton: Princeton University Press, 375 p.
- Leibold, MA, M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekarell, JM. Chase, MF. Hoopes, RD. Holt, JB. Shurin, R. Law, D. Tilman, M. Loreau e A. Gonzalez. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*. Volume 7, Issue 7, pages 601–613
- Luz-Agostinho, K. D. G., Agostinho, A. A., Gomes, L. C., Júlio-Jr., H. F. 2008. Influence of flood pulses on diet composition and trophic relationships among piscivorous fish in the upper Paraná River floodplain. *Hydrobiologia*, 607: 187-198.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Malden: Blackwell Publishing, 256 p.
- Melo, A., Schneck, F., Hepp, L. U., Simões, N. R., Siqueira, T., Bini, L. M. 2011. Focusing on variation: methods and applications of the concept of beta diversity in aquatic ecosystems. *Acta Limnológica Brasiliensia*, 23(3): 318-331.
- Padial, A., F. Ceschin, S.J. Declerck, L. De Meester, C.C. Bonecker, F. Lansac-Tôha, L. Rodrigues, L.C. Rodrigues, S. Train, L.F.M. Velho, and L.M. Bini. 2014. Dispersal Ability Determines the Role of Environmental, Spatial and Temporal Drivers of Metacommunity Structure. *PloS one* 9:e111227.
- Peres-Neto, P.R., P. Legendre, S. Dray e D. Borcard. 2006. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology* 87:2614–25.
- Peres-Neto, P e G. Cumming. 2010. A Multi-Scale Framework for the Analysis of Fish Metacommunities. *American Fisheries Society Symposium* 73:000–000

- Ricklefs, R.E. 2008. Disintegration of the Ecological Community. *The American Naturalist*, Vol. 172, No. 6, pp. 741-750
- Suzuki, H.I., A.A. Agostinho, D. Bailly, M.F. Gimenes, H.F. Júlio-Junior e L.C. Gomes. 2009. Inter-annual variations in the abundance of young-of-the-year of migratory fishes in the Upper Paraná River floodplain: relations with hydrographic attributes. *Braz. J. Biol.*, 69(2, Suppl.): 649-660.
- Thomaz, S.M., Bini, L.M., Bozelli, R.L. 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia*, 579: 1-13.
- Winemiller, K.O., A.S. Flecker, e D.J. Hoeinghaus. 2010. Patch dynamics and environmental heterogeneity in lotic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society* 29:84–99.

2 FATORES QUE INFLUENCIAM A ESTRUTURA DAS METACOMUNIDADES DE PEIXES DA PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO DO ALTO RIO PARANÁ

RESUMO

A descrição de como o conjunto de comunidades estão conectadas entre si, pela dispersão, e quais os fatores que determinam os padrões de composição de espécies, são objeto dos esforços na investigação de metacomunidades. Entre os modelos de metacomunidades propostos, o de seleção de espécies tem sido o melhor sucedido para explicar o funcionamento de metacomunidades aquáticas continentais, sendo baseado no efeito dos filtros ambientais, independentemente da dispersão. Foram avaliados quais são os mecanismos que influenciam a estrutura das metacomunidades de peixes em uma planície de inundação tropical. Adicionalmente, foi testado se a resposta dessas metacomunidades se alterou quando foram tratadas como unidades taxonômicas ou funcionais (guildas tróficas e reprodutivas). Os dados para a análise foram coletados durante 13 anos, em amostragens trimestrais, em nove estações de amostragem na planície de inundação do alto rio Paraná. A contribuição de três conjuntos de variáveis (ambientais, espaciais e temporais), para a estrutura das metacomunidades de peixes, foi avaliada através de partição de variância. Todas as matrizes funcionais analisadas (guildas), responderam de acordo com as previsões do modelo de controle ambiental, típico da seleção de espécies, evidenciado pela importância do componente ambiental estruturado espacial e temporalmente. Por outro lado, foi observado que parte da estrutura das assembleias de peixes da planície também é determinada pelas escalas temporal e espacial e, apesar da mudança da importância relativa entre guildas, a variabilidade nessas escalas, parecem sempre estar associados à heterogeneidade ambiental derivada da ocorrência de períodos de cheia e seca.

Palavras-chave: seleção de espécies, controle ambiental, partição de variância, peixes de água doce, região neotropical.

FACTORS INFLUENCING THE FISH METACOMMUNITIES STRUCTURE IN THE FLOODPLAIN OF THE UPPER PARANÁ RIVER

ABSTRACT

The description of how the set of communities are connected by the dispersal and what factors determine patterns of species composition are the subject of the research efforts of metacommunities. Among the proposed metacommunities models, the selection of species has been the most successful in explaining metacommunity dynamics in aquatic environments and is based on the effect of environmental filters, independently of dispersal. In this study I evaluated the mechanisms that determine metacommunity structure in a tropical floodplain. Additionally, I tested whether the response of these metacommunities changed when were treated as taxonomic or functional units (i.e. trophic and reproductive traits). Data for the analysis were collected during 13 years in quarterly samples in nine stations in the upper Paraná River floodplain. The contribution of the three sets of variables (environmental, spatial and temporal) for the structure of the fish metacommunities was evaluated through variance partitioning. All analyzed functional matrices (guilds), responded according to the predictions of the model of environmental control, typical of species selection, evidenced by the importance of environmental component structured spatially and temporally. Moreover, it was observed that the structure of fish communities of the plain is also influenced by temporal and spatial scales and, despite the changes in the relative importance of a given guild in relation to another, the variability in these scales always seems to be associated with environmental heterogeneity derived from the occurrence of floods and droughts in the plain.

Key words: species selection, environmental control, variance partition, freshwater fish, neotropical region.

2.1 INTRODUÇÃO

A estrutura das comunidades biológicas é controlada por gradientes ambientais e processos espaciais (Bouvier et al. 2009, Westley et al. 2010) e interações bióticas (e.g., competição e predação). Nas últimas décadas, a teoria de metacomunidades tem buscado compreender a dinâmica das comunidades locais mediante observações em múltiplas escalas espaciais (Leibold et al. 2004). Uma metacomunidade é definida como um conjunto de comunidades locais ligadas pela dispersão de espécies (Leibold et al. 2004, Holyoak et al. 2005, Peres-Neto e Cumming 2010, Winemiller et al. 2010).

Tradicionalmente, o estudo da Ecologia de comunidades se restringiu a escalas locais. Mesmo os primeiros trabalhos na área de metacomunidades consideravam somente escalas local e regional (Hoeinghaus et al. 2007, Brown et al. 2011, Dray et al. 2012). Recentemente, estudos consideram também outras escalas, o que incrementa o entendimento dos padrões ecológicos que ocorrem ao longo do tempo (Falke e Fausch 2010, Westley et al. 2010, Padial et al. 2014) ou do espaço (Amoros e Bornette 2002, Bouvier et al. 2009). Vários pesquisadores têm proposto que observações em múltiplas escalas são mais abrangentes e permitem entender melhor a estrutura e dinâmica das comunidades analisadas (Anderson e Gribble 1998, Økland 2003, Leibold et al. 2004, Holyoak et al. 2005, Ricklefs 2008, Auerbach e Poff 2011, Brown et al. 2011, Dray et al. 2012), as observações em escalas espaciais são um retrato de variações temporais sob as quais as espécies de uma metacomunidade estão submetidas.

Leibold et al. (2004) sintetizam as principais características dos modelos de metacomunidades. Nessa síntese, o modelo de dinâmica de manchas (*patch dynamics*) assume que os *habitat* contíguos são semelhantes nas suas condições ambientais e a composição local de espécies é determinada por um balanço entre as habilidades competitivas e de dispersão das espécies. As interações entre as espécies são as principais forças estruturantes da comunidade. Já o modelo de seleção de espécies (*species sorting*) atribui a influência à heterogeneidade ambiental e interações entre as espécies na estruturação das comunidades locais. Por outro lado, o modelo de efeito de massa (*mass effect*) assume processos de dispersão assimétrica, controlados pelas taxas de imigração e emigração em função das diferenças nas densidades das populações entre os *habitat*, gerando padrões nos quais as condições locais influenciam a estrutura da comunidade. Finalmente, o modelo neutro (*neutral model*) assume homogeneidade ambiental entre os *habitat* e equivalência ecológica

das espécies, em termos de capacidades competitivas, dispersão e aptidão. De acordo com esse modelo, processos estocásticos determinam a estrutura das comunidades locais. No entanto, é importante considerar que processos determinísticos podem, por desconhecimento, serem considerados erroneamente estocásticos, ou seja, que a estocasticidade poderia ser relacionada com os modelos de interpretação, mas não com a natureza dos processos ecológicos (Vellend et al. 2014). O cenário mais provável é que as comunidades sejam afetadas por processos estocásticos e determinísticos ao mesmo tempo (Vellend et al. 2014).

Para complementar as interpretações em múltiplas escalas, tem sido usada também uma abordagem funcional das assembleias, baseada nos traços das espécies, como uma alternativa útil para o entendimento das dinâmicas ecológicas (Welcomme et al. 2006, Vasconcelos et al. 2014). Segundo a abordagem funcional, as espécies são agrupadas em guildas baseadas nos traços funcionais que estão associadas as suas histórias de vida (i.e. grupo de espécies que exploram um mesmo tipo de recurso ou que utilizam a mesma estratégia reprodutiva), independentemente do nível taxonômico (Kikkawa e Anderson 1986). Análises de atributos ecológicos das comunidades como a diversidade beta, podem variar segundo a posição trófica e o tipo de dispersão dos organismos (Soininen et al. 2007). Por isso, incorporar as análises dos traços funcionais na interpretação da dinâmica e distribuição das comunidades, pode incrementar o entendimento do funcionamento delas, uma vez que fatores como a variáveis ambientais locais podem favorecer o incremento da diversidade de traços ecológicos (Welcomme et al. 2006, Auerbach e Poff 2011).

Nos ecossistemas de planícies de inundação o regime hidrológico é o fator estruturador dos processos ecológicos (Junk et al. 1989, Agostinho et al. 2001, Agostinho et al. 2004, Suzuki et al. 2009, Fernandes et al. 2014). A alternância entre períodos de seca e cheia determina a possibilidade de dispersão dos peixes entre os corpos de água (Agostinho et al. 2004, Thomaz et al. 2007, Suzuki et al. 2009). O efeito da cheia de inundação na composição e estrutura das assembleias de peixes nas planícies de inundação tem sido amplamente demonstrado (Agostinho et al. 2004, Thomaz et al. 2007, Suzuki et al. 2009, Scarabotti et al. 2011, Padial et al. 2014). A reprodução é um dos processos mais influenciados pelo incremento da dispersão gerada pela inundação, já que é o momento de maior possibilidade de dispersão e alcançam uma grande quantidade de novos *habitat* em áreas inundadas. Assim, quando desce o nível do sistema hídrico, parte dos peixes retorna para seus ambientes originais, mas outra parte pode permanecer isolada pela falta de conectividade, até a chegada da nova inundação. Devido a essa dependência da conectividade

entre os *habitat* para a dispersão, os peixes são sensíveis à fragmentação, como a causada pela construção de barragens que mediante o controle da vazão, diminui a magnitude das inundações que causam o isolamento dos corpos de água mais afastados dos canais principais. Estudos mostram que para a assembleia de peixes, devido ao fato que a capacidade de dispersão está mediada pela alta dependência da conectividade entre os *habitat*, a influência dos fatores ambientais na estruturação da comunidade é baixa, em relação aos fatores espaciais e temporais (Scarabotti et al. 2011, De Bie et al. 2012, Padial et al. 2014).

Nesse contexto, este estudo avaliou a hipótese de que a estrutura das assembleias de peixes da planície do alto rio Paraná é influenciada principalmente pelo efeito ponderado de fatores associados com a conectividade e a possibilidade de dispersão em escalas espaciais e temporais, e em menor proporção pelo efeito de fatores ambientais locais. Para isso, foi utilizada uma abordagem taxonômica com toda a assembleia e por agrupação em guildas utilizando separadamente os traços reprodutivos e tróficos das espécies com as seguintes predições: i) Quando são avaliadas as assembleias completas (matriz taxonômica), a variação da estrutura é explicada pela contribuição similar dos componentes puros e as frações compartilhadas. Isto devido a que à assembleia completa reúne espécies com grande variedade de traços ecológicos associados à dispersão, reprodução e alimentação. Quando consideradas as guildas tróficas, ii) as guildas cujo alimento é de origem principalmente autóctone como (detritívoros, piscívoros e invertívoros), são controladas pelos fatores espacial e temporal independentemente, pois a oferta de alimento pode variar de um local a outro e de um período a outro. Por isso os peixes dependem da distância entre os ambientes e a possibilidade de dispersão entre eles, para se alimentar; iii) as guildas que possuem a capacidade de explorar recursos tanto alóctones, quanto autóctones (herbívoros, insetívoros, onívoros), são controladas pelo componente espacial, assim como pela variação espacial do ambiente, devido a que a obtenção de alimento está limitada pela oferta do recurso e pela possibilidade de dispersão entre os ambientes. A variação da estrutura das assembleias das guildas reprodutivas será, iv) a estrutura da guilda das espécies migradoras (MLFE) responde a um controle ambiental e temporal, pois apresenta maior capacidade de dispersão e uma alta dependência da conectividade para executar os deslocamentos; v) a guilda das espécies sedentárias com fecundação externa sem cuidado parental (NFES), responde ao controle espacial e temporal, pois a combinação entre as possibilidades de dispersão e as condições externas (e.g. momento do ciclo hidrológico) podem determinar a ocorrência dos eventos reprodutivos; vi) as guildas das espécies não migradoras (NFEC) com cuidado parental e com

fecundação externa (NFI), são controladas pelo componente espacial, pois tem maior independência da sazonalidade para a reprodução.

2.2 MATERIAL E MÉTODOS

2.2.1 Área de estudo

As amostragens foram realizadas na planície de inundação do rio Paraná, no último trecho do rio livre de represamentos em território brasileiro, delimitada ao norte pela barragem de Porto Primavera e ao sul pelo reservatório de Itaipu. Nesse trecho, o rio tem um canal anastomosado com baixa inclinação (0,09 m/km), uma ampla planície de inundação e alta taxa de sedimentação, que gera barras e ilhas (Souza e Stevaux 1997). Os principais canais da rede de drenagem são os rios Paraná, Ivinhema, Baía e o canal Curutuba. As lagoas apresentam conexões permanentes ou intermitentes com os rios, dependendo dos níveis dos rios principais (Vazzoler et al. 1997) (Figura 2.1).

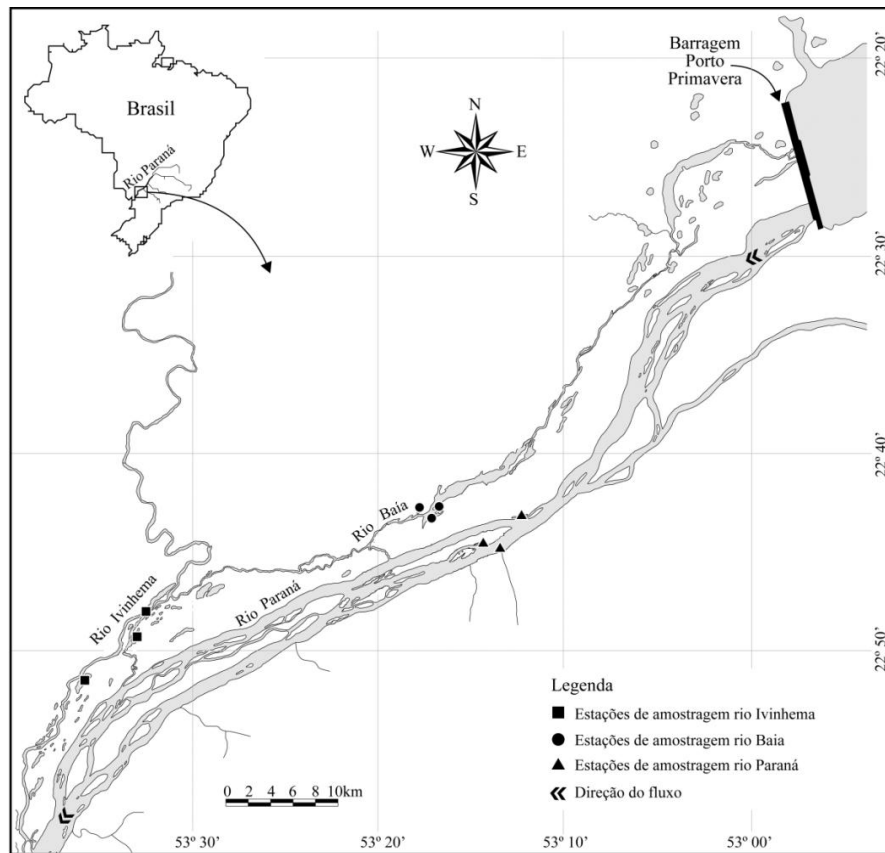


Figura 2.1. Mapa da planície de inundação do alto rio Paraná com os pontos de coleta. Os triângulos representam os pontos da sub-bacia do rio Paraná, os círculos representam os pontos da sub-bacia do rio Baía e os quadrados representam os pontos da sub-bacia do rio Ivinhema.

Nos 13 anos de amostragem ocorreram cheias apenas nos períodos de 2005, 2007, uma forte cheia em 2010 e 2011, considerando o nível de 450 cm necessários para atingir a planície completa. Por outro lado, esses níveis não foram alcançados nos anos de 2001 quando ocorreu uma grande seca, 2003 e 2008, tendo caráter efêmero nos demais (Figura 2.2a). Já o rio Ivinhema, que apresenta valores de nível da água mais baixos do que o Paraná e atingem o limite de inundação da várzea nos 2,75 m, teve inundações todos os anos. Deve-se lembrar que, quando ocorre inundação da planície, as águas do rio Paraná influenciam a bacia do rio Ivinhema (Figura 2.2b) (Arenas-Ibarra et al. 2012).

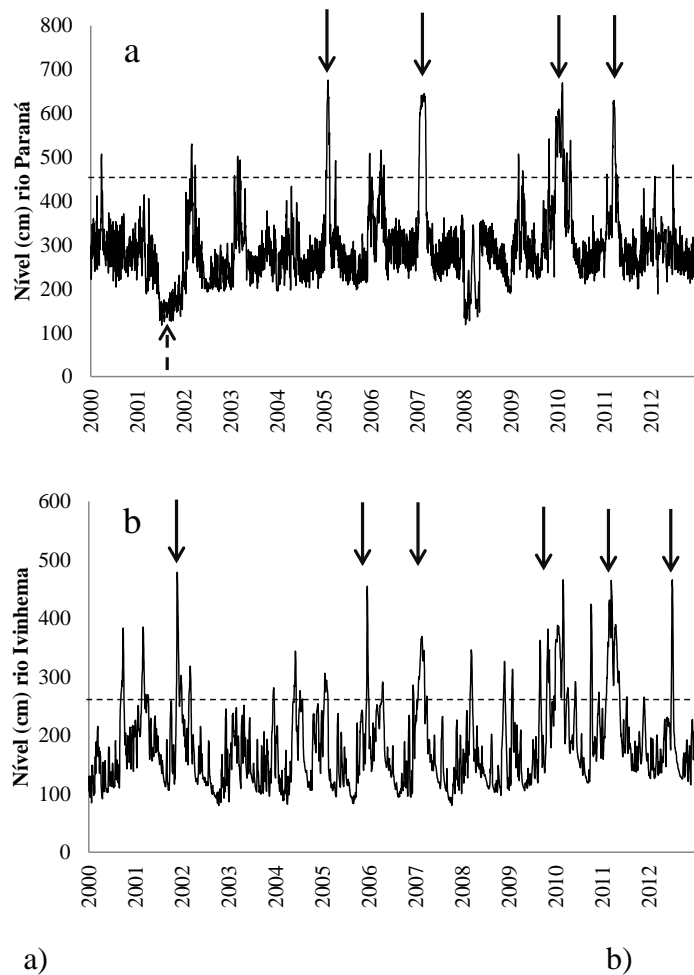


Figura 2.2. Variação diária do nível hidrométrico entre os anos de 2000 e 2012. a) rio Paraná; linha preta, indica nível de inundação da planície; b) nível hidrométrico do rio Ivinhema; linha preta, corresponde indica nível de inundação da várzea do rio Ivinhema. Fonte ANA – Posto Fluviométrico de Porto São José-PR.

2.2.2 Amostragens

Quinze variáveis ambientais foram mensuradas: temperatura da água (°C), pH, condutividade (μS), oxigênio dissolvido (mg/L), turbidez (NTU), material inorgânico em suspensão (MSI; mg/L), material orgânico em suspensão (MSO; mg/L), alcalinidade (mEq/L), clorofila-a (mg/L), concentração de nitritos (mg/L), concentração de amônio (NH_4 mg/L), concentração fósforo total (mg/L), concentração de ortofostato (PO_4 mg/L) e abundância de zooplâncton (indivíduos/ml). O nível fluviométrico também foi medido calculando o valor médio (cm) por campanha do sub-sistema Ivinhema para o rio Ivinhema e as lagoas dos Patos e Ventura, e o nível médio do rio Paraná foi considerado tanto para as estações de amostragem do sub-sistema do Paraná quanto para aquelas do sub-sistema do Baía. O nível fluviométrico foi considerado uma variável ambiental local, assim como as variáveis limnológicas. Os dados foram medidos na Estação Fluviométrica de Porto São José, operada pela Agência Nacional de Águas. As distâncias entre as estações de amostragem foram determinadas mediante medições em metros em imagens de satélite (Google Earth), seguindo a rota mais curta entre elas sempre pelo curso da água.

As amostragens de peixes foram realizadas trimestralmente entre o ano 2000 e 2012 em nove estações de amostragem (Figura 2.1), três em cada subsistema. No subsistema do rio Paraná, foram amostrados um ponto no rio e as lagoas Pousada das Garças e Ressaco de Pau Velho, que tem comunicação permanente com o rio Paraná. No sub-sistema do rio Baía, foram amostrados um ponto no rio e a lagoa do Guaraná, conectada com o rio ao longo do ano, e a lagoa Fechada, que permanece isolada durante o período de seca. Por fim no sub-sistema do rio Ivinhema foi amostrado um ponto no rio, a lagoa Ventura, com conexão temporal ao rio Ivinhema, e a lagoa dos Patos com conexão permanente. Foram utilizadas redes de espera de diferentes malhas (30; 40; 50; 60; 70; 80; 100; 120; 140 e 160 mm entre nós opostos), as quais foram expostas por 24 h realizando-se despescas durante a manhã, a tarde e a noite. Os exemplares foram identificados segundo a classificação de Graça & Pavanelli (2007). Os dados de abundância foram indexados pela captura por unidade de esforço (CPUE) (indivíduos 24 hora/1000 m^2 rede).

As espécies foram classificadas em sete guildas tróficas, com base em estudos prévios realizados na região (Hahn et al. 1997, Hahn et al. 2004). As espécies que não tinham sido classificadas anteriormente foram agrupadas com bibliografia adicional (APÊNDICE A). As guildas tróficas são: detritívoros, herbívoros, insetívoros, invertívoros, onívoros, piscívoros e

planctívoros. Esta última guilda trófica não foi considerada nas análises, já que apresentou apenas uma espécie. Para a classificação em guildas reprodutivas foi adotada a classificação proposta por Suzuki et al. (2004), sendo elas: migradoras de longa distancia e fecundação externa (MLFE), não migradoras com fecundação externa e com cuidado parental (NFEC), não migradoras com fecundação externa sem cuidado parental (NFES) e não migradoras com fecundação interna (NFI). Foram geradas então 11 matrizes com os dados de abundância de cada agrupação (taxonômica, MLFE, NFEC, NFES, NFI, detritívoros, herbívoros, insetívoros, invertívoros, onívoros e piscívoros) devidamente transformados com a função de Hellinger (Legendre & Legendre 1998) (Figura 2.3).

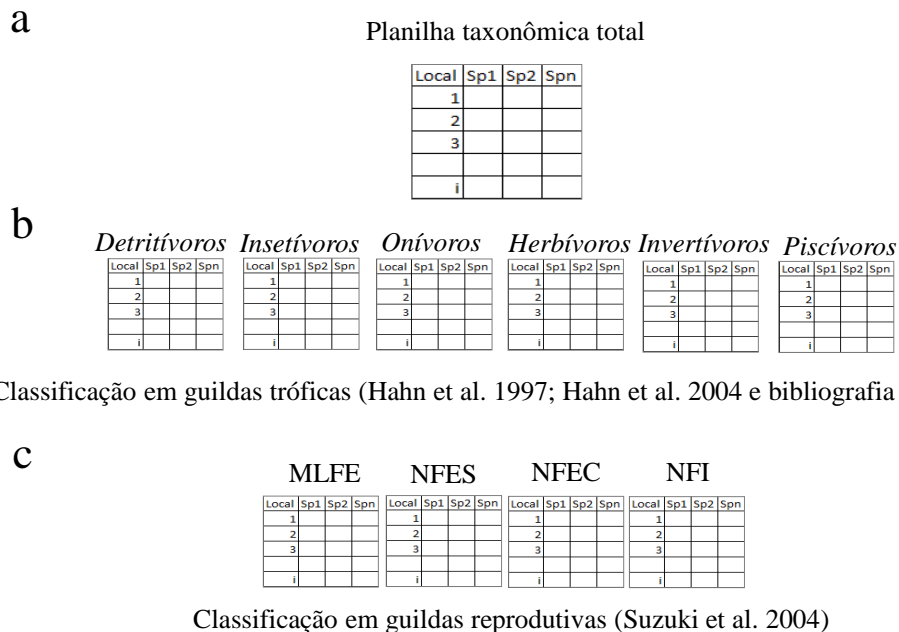


Figura 2.3. Planilhas correspondentes às diferentes guildas que foram analisadas separadamente. a) planilha taxonômica total; b) guildas tróficas; c) guildas reprodutivas; MLFE: migradores de longa distancia com fecundação externa; NFES: não migradores com fecundação externa sem cuidado parental; NFEC: não migradores com fecundação externa sem cuidado parental; NFI: não migradores com fecundação interna.

2.2.3 Análises dos dados

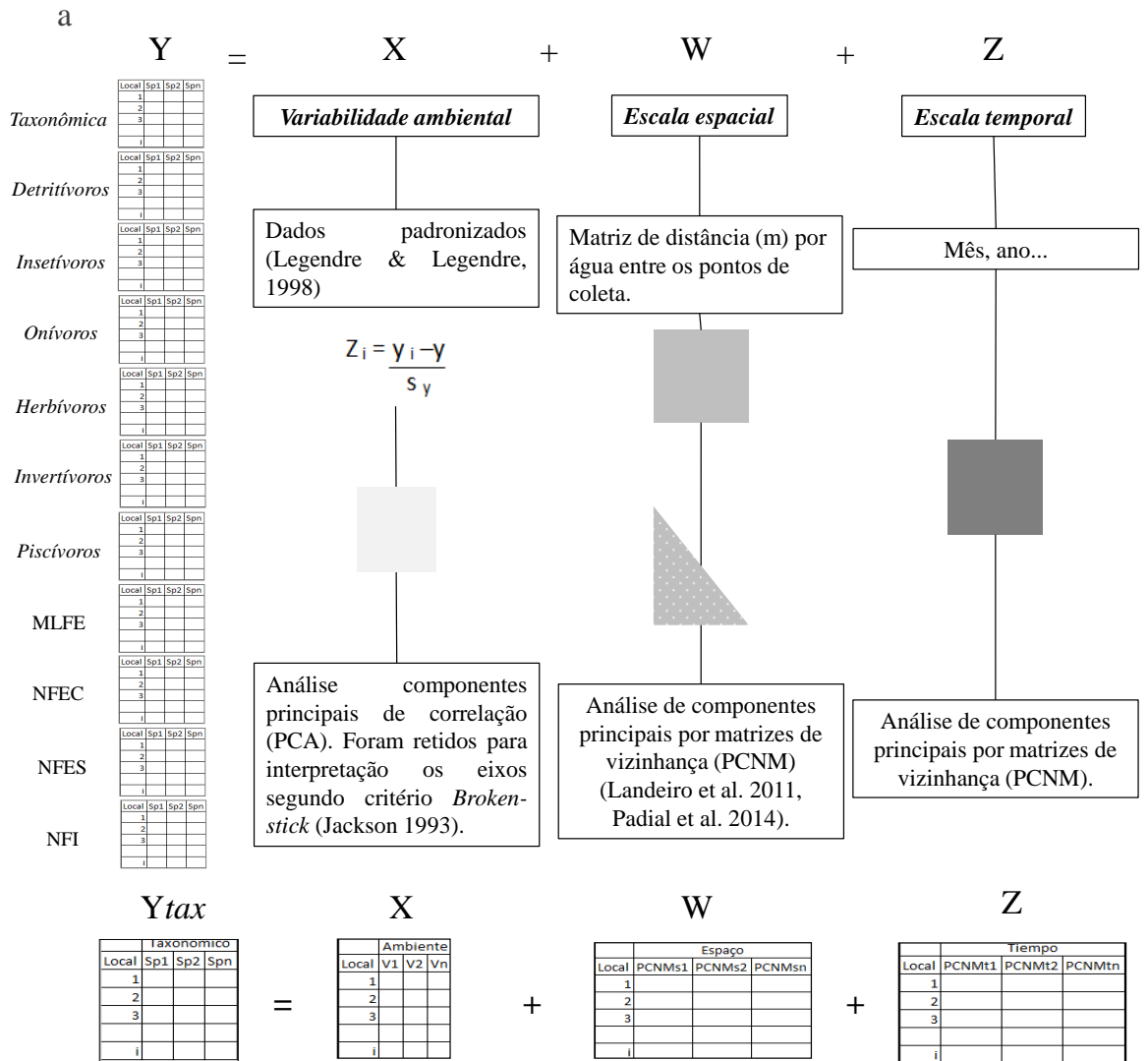
As variáveis ambientais, a exceção do pH foram padronizados para diminuir o efeito da diferença de escala (diferença entre cada observação pela média e dividido pelo desvio padrão) (Legendre e Legendre 1998) e em seguida foi realizada uma análise de componentes

principais (PCA) para reduzir a dimensionalidade dos dados. Foram retidos para interpretação os eixos que apresentaram autovalores maiores que os gerados pelo modelo aleatório de *Broken-stick* (Jackson 1993).

Para calcular as variáveis espaciais, a matriz de distância por água, entre estações de amostragem, foi utilizada para criar uma matriz triangular. Em seguida, a técnica de análise de coordenadas principais por matrizes de vizinhança (PCNM) foi utilizada. Essa abordagem permite considerar variáveis que são potencialmente substitutas para rotas de dispersão dos peixes (Landeiro et al. 2011, Padial et al. 2014). Para gerar as variáveis temporais, foi construída uma matriz categórica com o mês e o ano de cada campanha, que foi replicada para todas as estações de amostragem, posteriormente as datas foram utilizadas como “coordenadas” em uma PCNM gerando os vetores temporais. Por fim foram interpretados os vetores tanto espaciais, quanto temporais, mediante a seleção do modelo com menor valor de AIC (Burnham e Anderson 2002) (APÊNDICE B).

Foi realizada uma análise de redundância parcial (pRDA) para determinar a contribuição de cada conjunto de variáveis explanatórias (matriz ambiental, espacial e temporal) sobre a matriz de composição de espécies. Desta forma, foram obtidas oito frações: *a*: pura ambiental, *b*: pura espacial, *c*: pura temporal, *d*: ambiental espacialmente estruturada, *e*: ambiental temporalmente estruturada, *f*: variação espacial temporalmente estruturada, *g*: o efeito compartilhado das variáveis ambientais, espaciais e temporais e *h*: variação dos dados biológicos que não pode ser explicada (fração residual) (Bouvier et al. 2009, Peres-Neto et al. 2006) (Figura 2.4). O valor do R^2 ajustado gerado na pRDA foi usado para determinar a contribuição de cada fração (Peres-Neto et al. 2006). As variáveis explanatórias (ambientais, espaciais e temporais) foram incluídas nos modelos pelo procedimento Forward com 999 permutações. Foi interpretado somente o modelo com menor valor de AIC (Burnham e Anderson 2002) (APÊNDICE B). Estas análises foram realizadas separadamente para a composição taxonômica, funcional (guilda trófica ou guilda reprodutiva) e para cada guilda, sendo onze análises no total (Figura 2.4).

As análises foram realizadas nos softwares STATISTICA 6 e R 3.1.1, no pacote “vegan” (Oksanen et al. 2006) e “packfor”. Foi adotado um nível de significância de 5%.



Análise de redundância parcial pRDA- O valor do R² ajustado (Peres-Neto et al. 2006).

$$Y_{tax} = X + W + Z$$

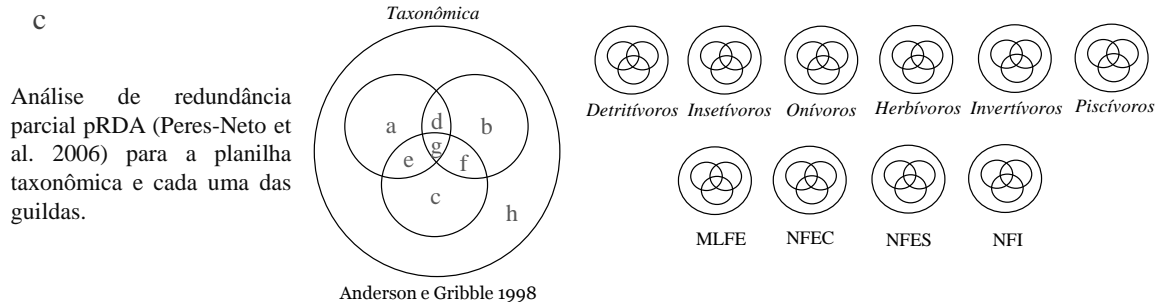


Figura 2.4. Resumo gráfico da análise de dados. a) preparação das matrizes analisadas, Y= variável resposta, corresponde às planilhas de abundancia de cada guilda; X= matriz de variáveis ambientais, W= matriz de variáveis espaciais e Z= matriz de variáveis temporais; b) análise de redundância parcial pRDA para cada guilda; c) resultado da partição da pRDA sendo: a: pura ambiental; b: pura espacial; c: pura temporal; d: ambiental espacialmente estruturada; e: ambiental temporalmente estruturada; f: espacial temporalmente estruturada; g: efeito compartilhado das variáveis ambientais,

espaciais e temporais; *h*: variação dos dados biológicos que não pode ser explicada (fração residual) (Bouvier et al. 2009, Peres-Neto et al. 2006).

2.3 RESULTADOS

Na análise de componentes principais (PCA), aplicada para sumarizar as tendências ambientais ao longo das amostragens, foram retidos os dois primeiros eixos da ordenação, tendo como base o critério de *Broken-Stick* (Tabela 2.1). A variável ambiental que mais contribuiu positivamente para a formação do primeiro eixo foi a concentração total de fósforo e a condutividade esteve negativamente correlacionada ao primeiro eixo. Já no segundo eixo, o nível foi a variável que mais contribuiu positivamente e a concentração de matéria inorgânica contribuiu negativamente.

Tabela 2.1. Autovetores e autovalores para cada variável e eixo, respectivamente, e porcentagem de explicação de cada eixo gerados pela análise de componentes principais (PCA).

Variável	PCA1	PCA2
Temperatura da água	0.15	0.46
pH	-0.60	-0.27
Condutividade	-0.75	0.34
Oxigênio dissolvido	-0.42	-0.63
Turbidez	0.56	-0.56
Material inorgânico em suspensão	-0.32	-0.70
Material orgânico em suspensão	-0.61	-0.40
Alcalinidade	-0.62	0.28
Clorofila a	0.57	-0.06
Nitritos	-0.55	-0.30
Amônio	0.37	-0.10
Fósforo total	0.78	-0.29
Fosfato	0.40	-0.09
Nível	0.06	0.52
Abundância de zooplâncton	0.48	-0.17
Broken-stick	3.32	2.32
% variância	27.13	15.57
Autovalores	4.07	2.3

Os escores mostraram uma separação entre os três subsistemas analisados (Paraná, Baía e Ivinhema). Os pontos pertencentes ao subsistema Paraná distinguiram-se dos pontos das sub-bacias dos rios Ivinhema e Baía, sendo caracterizados por maiores valores de nível e condutividade. Os pontos da sub-bacia do rio Ivinhema foram caracterizados pelas maiores

concentrações de matéria inorgânica em suspensão, oxigênio dissolvido e menor nível da água. Os pontos da sub-bacia Baía apresentaram maiores concentrações de fósforo total, e baixa condutividade (Figura 2.5).

A maioria das observações obtidas em março, que correspondem à época de maior inundação, está na porção superior esquerda do gráfico de ordenação. Estas observações foram caracterizadas por apresentarem maior profundidade e menor concentração de material inorgânico em suspensão e oxigênio dissolvido. Em março, há uma tendência de formar um grupo mais homogêneo quanto às características ambientais. Já as observações obtidas em junho, setembro e dezembro estiveram dispersas do centro gráfico (Figura 2.5).

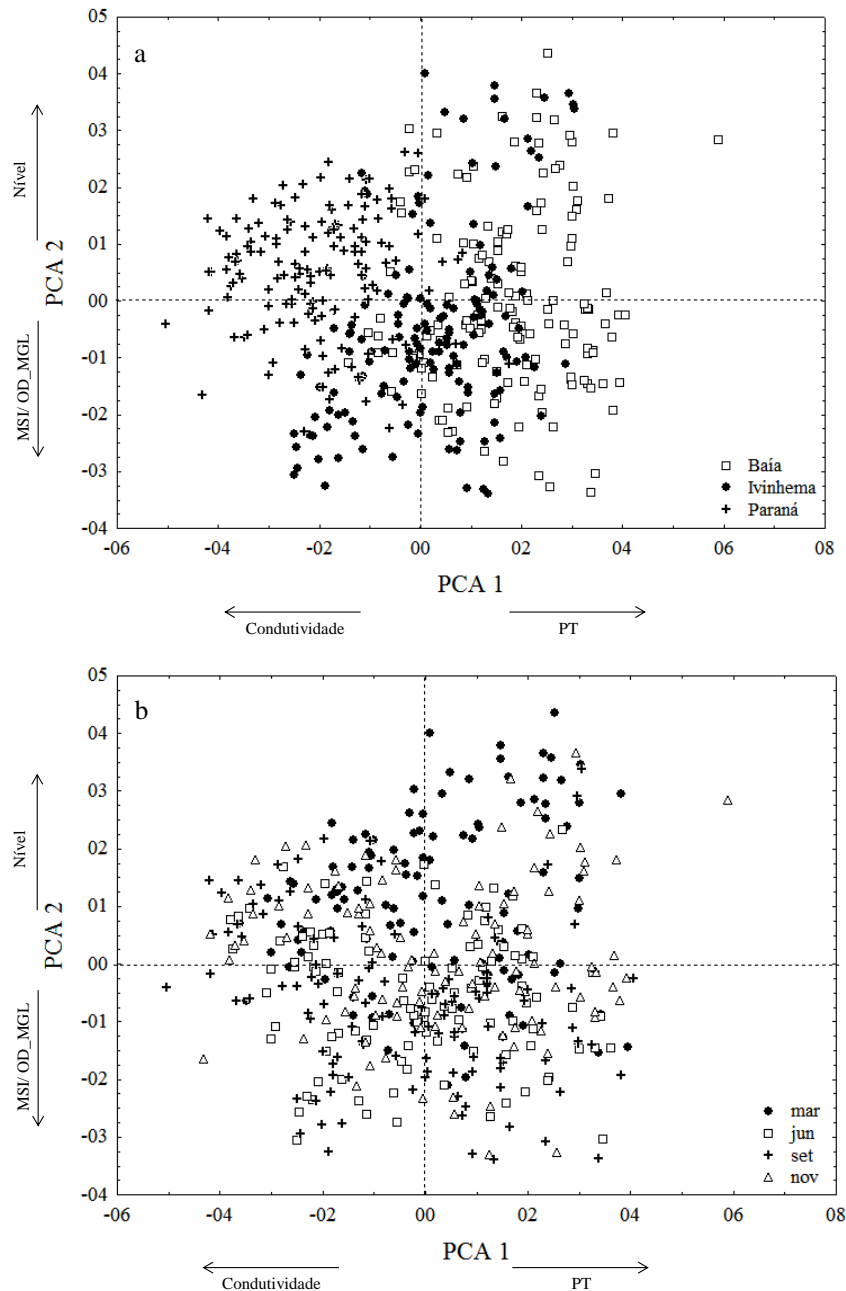


Figura 2.5. Análise de componentes principais para nove estações de amostragem de 2000 a 2012. As setas indicam as variáveis que contribuíram mais na formação dos eixos. a) gradiente espacial. Círculos pretos: pontos no sub-sistema do rio Ivinhema; quadros brancos; pontos do sub-sistema do rio Baía; cruces: pontos do sub-sistema do rio Paraná e b) gradiente sazonal. Círculos pretos: campanhas nos períodos de inundação (março); quadros brancos: junho; cruces: setembro; triângulos brancos; dezembro.

Ao longo dos 13 anos de amostragens, foram registrados 95,130 indivíduos pertencentes a 134 espécies, distribuídas em 28 famílias e oito ordens (APÊNDICE A). A maior riqueza foi registrada nas famílias Characidae e Loricariidae com 16 espécies cada. As

guildas tróficas estiveram bem representadas, com maior riqueza de espécies entre as piscívoras (P; 34 espécies) e menor entre as herbívoras (H; nove espécies), além de planctívora, com registro de apenas uma espécie. Considerando as estratégias reprodutivas, encontrou-se uma distribuição muito menos homogênea, com cerca de 80% das espécies pertencendo apenas duas guildas, as não migratórias com fecundação externa e cuidado parental (NFEC: 48 espécies) e as não migratórias de fecundação externa sem cuidado parental (NFES: 58 espécies) (Figura 2.6).

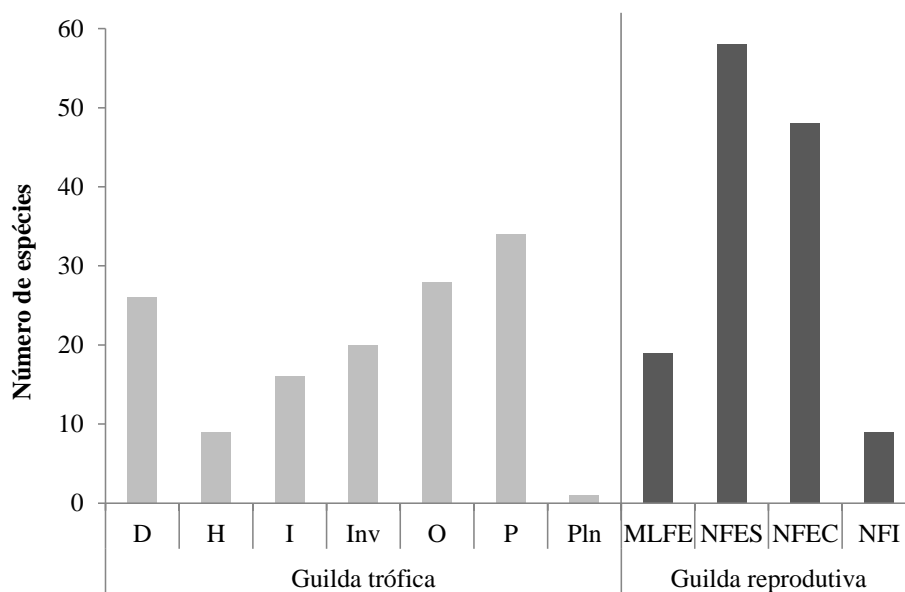


Figura 2.6. Relação de riqueza de espécies das assembleias de peixes da planície do alto rio Paraná por guilda trófica e reprodutiva. Guildas tróficas: D= detritívoros, H= herbívoros, I= insetívoros, Inv= invertívoros, O= onívoros, P= piscívoros, Pln= planctívoros. Guildas reprodutivas: MLFE= migradores de longa distância e fecundação externa, NFEC= não migradores com fecundação externa e cuidado parental, NFES= não migradores com fecundação externa sem cuidado parental e NFI= não migradores com fecundação interna.

Os percentuais de explicação total obtidos nas onze matrizes analisadas foram, em geral, elevados (média = 32 %). A menor porcentagem de explicação foi encontrada para a guilda dos MLFE (15 %), enquanto que a maior foi registrada para os NFEC (46 %) (Figura 2.7). É importante ressaltar que todas as frações “puras” (ambiente, espaço e tempo) foram estatisticamente significativas (Tabela 2.2). No entanto, a fração ambiental pura explicada pela matriz de dados ambientais pouco contribuiu para explicar a variação das matrizes taxonômica, de guildas tróficas e reprodutivas. O componente espacial “puro” foi importante

em todas as matrizes analisadas apresentando variações de uma guilda a outra. O componente temporal “puro” foi importante nas guildas taxonômica, detritívoros, piscívoros, e NFEC, contribuindo com mais de 10% da variação da estrutura das assembleias. Por outro lado, a interação dos componentes ambiental e espacial, foi importante em todas as guildas, sendo o que mais contribuiu nos NFI, herbívoros, onívoros e NFEC. Por fim, a interação dos componentes ambiental e temporal, teve relativamente pouca importância, contribuindo com menos de 10% da variação da estrutura das assembleias total (matriz taxonômica), NFEC, piscívoros, detritívoros e onívoros. Na Tabela 2.3, encontram-se as variáveis que foram selecionadas na análise de cada guilda (Valores de AIC no APÊNDICE B). Pode-se observar que a maioria das variáveis foi selecionada em quase todas as análises. Por outro lado, a concentração de nitritos, foi selecionada nas análises de todas as matrizes consideradas.

Tabela 2.2. Percentuais de explicação das frações da partição de pRDA para cada uma das matrizes analisadas. Nível de significância 5% (* fração não foi significativa). Tax= taxonômica, D= detritívoros, H= herbívoros, I= insetívoros, Inv= invertívoros, O= onívoros, P= piscívoros, MLFE= migradores de longa distancia, NFEC= não migradores com fecundação externa e com cuidado parental, NFES= não migradores com fecundação externa e sem cuidado parental, NFIS= não migradores com fecundação interna.

Fração	Tax	D	H	I	Inv	O	P	MLFE	NFEC	NFES	NFI
a= E	0.04	0.02	-0.01	0.00	0.00	0.03	0.04	0.00	0.04	0.01	0.01
b= S	0.11	0.10	0.10	0.13	0.17	0.09	0.09	0.05	0.10	0.12	0.16
c= T	0.10	0.11	0.01	0.01	0.01	0.04	0.14	0.05	0.13	0.03	0.01
d= SE	0.12	0.13	0.15*	0.06	0.11	0.14	0.08	0.04	0.13	0.09	0.16
e= TE	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	-0.00	0.00	0.01	0.00	-0.00
f= ST	0.05	0.05	0.00	0.00	-0.00	0.04	0.07	0.01	0.08	0.01	0.01
g= STE	-0.02	-0.01	-0.00	-0.00	-0.00	-0.01	-0.01	-0.00	-0.02	-0.01	0.00
h= U	0.60	0.60	0.76	0.80	0.71	0.68	0.60	0.85	0.54	0.74	0.66

Tabela 2.3. Variáveis selecionadas na pRDA de cada uma das matrizes. Tax= taxonômica, D= detritívoros, H= herbívoros, I= insetívoros, Inv= invertívoros, O= onívoros, P= piscívoros, MLFE= migradores de longa distancia, NFEC= não migradores com fecundação externa e com cuidado parental, NFES= não migradores com fecundação externa e sem cuidado parental, NFIS= não migradores com fecundação interna.

	Tax	D	H	I	Inv	O	P	MLFE	NFES	NFEC	NFI
Temperatura da água											
Ph											
Condutividade											
Oxigênio dissolvido											
Turbidez											
Material inorgânico em suspensão											
Material orgânico em suspensão											
Alcalinidade											
Clorofila <i>a</i>											
Nitritos											
Amônio											
Fósforo total											
Fosfato											
Nível											
Abundância de zooplâncton											

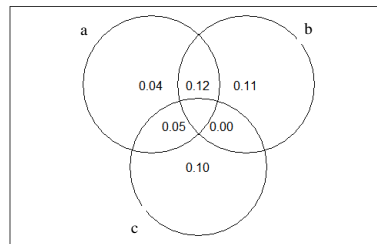
Quando foi analisada a matriz taxonômica das assembleias, encontrou-se uma contribuição significativa de todos os componentes puros. As variáveis ambientais tiveram a menor contribuição para a variação da estrutura das assembleias, com apenas 4%, o componente temporal explicou 10% e componente espacial 11%. Ao observar as interações dos componentes, encontrou-se que o efeito compartilhado do espaço e o tempo, explicaram 12% da variação total e por fim, o efeito compartilhado entre o ambiente e o tempo, explicou 5% (Figura 2.7a).

Quando analisadas as matrizes de guildas tróficas, encontrou-se que em nenhuma delas, a fração compartilhada pelo espaço e o tempo (f), assim como a fração compartilhada pelos componentes ambiental, espacial e temporal (g) explicaram a variação da estrutura. Ao

considerar as percentuais das outras frações obtidas, foi possível separar o conjunto de guildas em dois grupos. Um primeiro grupo que conformado pelas guildas dos herbívoros, insetívoros e invertívoros, as quais não apresentaram controle ambiental e uma porcentagem muito baixa de controle temporal. A variação da estrutura das assembleias destas guildas foi explicada pelo componente puro espacial (b) e a fração compartilhada do ambiente e o espaço (d). No entanto, a importância relativa variou de uma guilda a outra. Nos herbívoros, a fração compartilhada entre o ambiente e o espaço, explicou 15% da variação, em quanto o componente espacial puro, explicou 9%. Já no caso dos insetívoros e invertívoros, encontrou-se que o componente espacial explicou a maior porcentagem da variação das assembleias, com 13 e 17% respectivamente, seguida da porcentagem explicada pelo efeito compartilhado do ambiente e o tempo com 6 e 11% respectivamente (Figura 2.7 b-g).

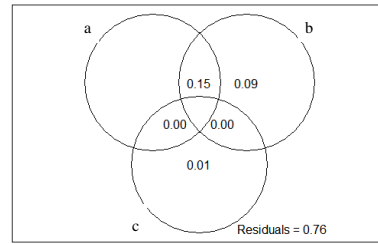
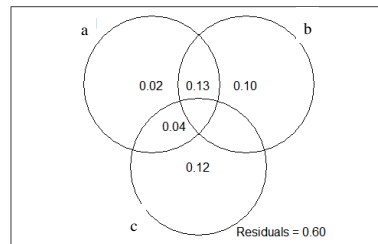
Quando as comunidades foram avaliadas na abordagem das guildas reprodutivas, a importância relativa dos componentes variou entre guildas. Em termos gerais, o componente ambiental puro, contribuiu pouco nas guildas sedentárias (1%: NFES; 4%: NFEC e 1%NFI) e nada na guilda dos migradores. O componente espacial puro apresentou uma porcentagem de explicação maior em todas as guildas, sendo 16% em NFI, 12% em NFES, 10% em NFEC e 5% em MLFE. Por outro lado, o componente temporal puro, não contribuiu para explicar a variação da estrutura das assembleias de NFI, explicou uma baixa porcentagem em MLFE e NFES, com 5% e 3% respectivamente. Já no caso da guilda NFEC, este componente explicou 13% da variação. O componente da fração compartilhada entre o ambiente e o espaço, foi relevante em todas as guildas, embora que sua magnitude mudou entre elas, com sendo mais importante nas guildas sedentárias (16% NFI, 13% NFEC e 9% NFES) quando comparadas com a guilda das espécies migratórias (4%). Em termos gerais, pode-se observar que as guildas MLFE, NFES e NFEC, apresentaram o mesmo padrão de alto controle espacial, com contribuição da fração compartilhada do ambiente e o espaço (Figura 2.7 h-k).

Taxonómica



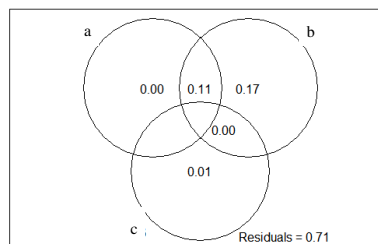
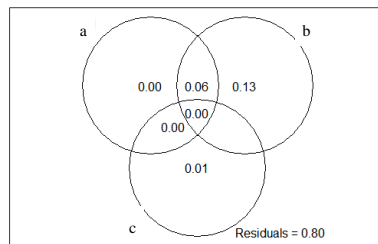
Detritívoros

Herbívoros



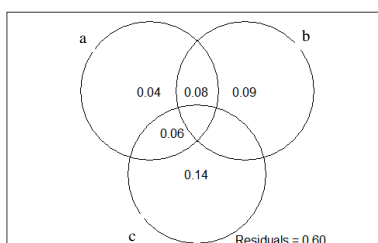
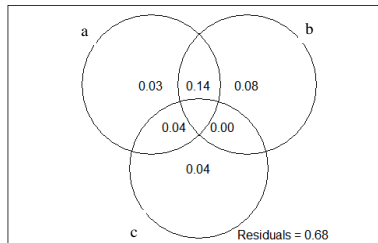
Insetívoros

Invertívoros



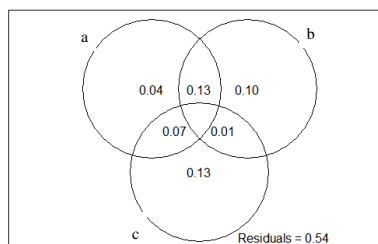
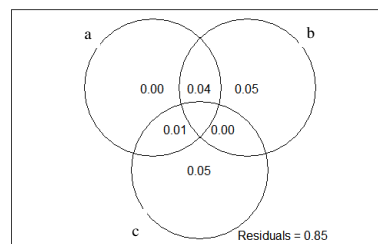
Onívoros

Piscívoros



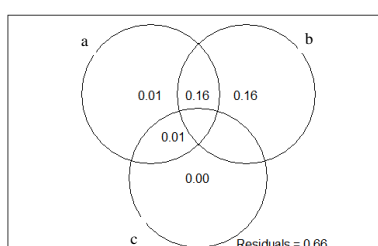
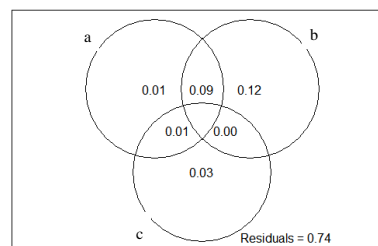
MLFE

NFEC



NFES

NFI



*Figura 2.7. Contribuições das variáveis ambientais, espaciais e temporais, obtidas pelas análises parciais de redundância. Tax: taxonômica, MLFE: migradores de longa distancia com fecundação externa, NFEC: não migradores com fecundação externa com cuidado parental, NFES: na migradores com fecundação externa sem cuidado parental, NFI: não migradores com fecundação interna, ST= variação espacial temporalmente estruturada, TE= ambiental temporalmente estruturada, SE= ambiental espacialmente estruturada, T= pura temporal, S= pura espacial e E= pura ambiental. * Frações significativas ($p < 0,05$).*

2.4 DISCUSSÃO

Na planície de inundação do rio Paraná, foi encontrado um gradiente ambiental que separa claramente os ambientes analisados segundo o subsistema. Esta distribuição dos ambientes, coincide com o grau de intervenção humana nas diferentes sub-bacias, sendo a mais preservada a do rio Ivinhema e a mais alterada e afetada pela construção e operação de barragens, a sub-bacia do rio Paraná (Agostinho et al. 2001, Agostinho et al. 2004, Suzuki et al. 2009, Vasconcelos et al. 2014). As amostragens de março, época que corresponde à inundação localizaram-se em um grupo e o resto de amostragens, formaram uma nuvem sem tendência, confere o padrão de ambientes homogêneos durante a inundação e ambientes heterogêneos durante a estação seca (Thomaz et al. 2007). Embora seja sabido que a inundação tende a incrementar a concentração de nutrientes (Amoros e Bornette 2002), isto não foi observado na planície do alto rio Paraná durante o período analisado, possivelmente por causa da retenção de nutrientes a montante, como resultado das barragens. Este empobrecimento das águas do rio Paraná, que naturalmente cumpriam uma função de fertilização da planície, atualmente tem o efeito contrário. Durante os períodos de inundação, as águas empobrecidas do rio Paraná dissolvem os nutrientes do solo da planície empobrecendo-a sistematicamente (Roberto et al. 2009).

É amplamente ilustrado na literatura que a variação das condições ambientais influencia as comunidades dos ecossistemas aquáticos continentais (Thomaz et al. 2007, Heino e Grönroos 2013, Heino et al. 2015a). No entanto, essa influencia depende do tipo de organismo que esteja sendo analisada. No marco da teoria das metacomunidades, esta influência pode ser observada em atributos tais padrões de distribuição de abundancia, diversidade beta (Bini et al. 2014) e co-ocorrência de espécies (Heino e Grönroos 2013).

A importância relativa dos componentes analisados variou de uma guilda a outra, indicando que as características ecológicas de cada uma delas, influenciou como a resposta da estrutura das assembleias ao efeito das variáveis, ambientais, espaciais e temporais na planície de inundação do alto rio Paraná. Todas as guildas analisadas apresentaram pouco efeito do componente ambiental puro na variação da estrutura, o que indica que responderam pouco ao modelo de controle ambiental isolado das outras variáveis. Por outro lado, o componente espacial foi importante em todas as abordagens, tanto na matriz taxonômica, quanto nas guildas tróficas e reprodutivas, ressaltando a dispersão como um fator determinante nas assembleias de peixes da planície. Já o fato de que o componente temporal tenha sido importante em algumas guildas, sugere a importância da sazonalidade na variação da estrutura, pois determina o grau de conectividade entre os locais e a taxa de dispersão. Por outro lado, encontrou-se que a variação ambiental espacialmente estruturada, foi importante e significativa em todas as matrizes analisadas, ainda com variações de magnitude entre guildas. Resultados similares foram encontrados em outros estudos (Bouvier et al. 2009, Padial et al. 2014), e em geral sugerem o efeito de um modelo de controle ambiental que dependendo da guilda, pode variar espacial ou temporalmente (Cottenie 2005).

As variáveis espaciais e temporais podem ser consideradas como substitutas de fenômenos de dispersão. Assim, as matrizes explanatórias que tiveram uma alta explicação da variação associada ao componente temporal (NFEC, MLFE, detritívoros e piscívoros) e, ao componente espacial, como foi observado em todas as guildas, ressaltam a importância da dispersão entre os biótopos (Cottenie 2005, Heino et al. 2015b). Isto pode ser explicado por várias razões: a) o incremento de matéria orgânica, e recursos em geral, que são disponibilizados sazonalmente por causa da inundação e a possibilidade de deslocamento entre locais (Scarabotti et al. 2011); b) a diminuição do tamanho dos corpos de água na época de seca, que confina os peixes a ambientes menores e com menores taxas de dispersão, favorecendo a predação no caso dos piscívoros e os fenômenos de migração em MLFE (Tedesco et al. 2008, Oliveira et al. 2014); c) os eventos de desova das principais espécies migratórias do rio Paraná, de caráter sazonal, que acontecem no canal principal e nos afluentes no começo da inundação, com posterior regresso dos juvenis pelo canal para, finalmente, entrar na planície e colonizar novos ambientes (Agostinho et al. 2004, Suzuki et al. 2009, Scarabotti et al. 2011).

O componente espacial foi muito importante em todas as guildas, indicando que a limitação de dispersão foi determinante na variação da estrutura das assembleias de peixes da planície, especialmente nas guildas NFI e as espécies invertívoras, pois estas duas categorias agrupam espécies com baixa taxa de dispersão o que incrementa o efeito do componente espacial e o modelo de *mass effect* (Cottenie 2005, Heino et al. 2015b). No entanto, este componente influenciou todas as guildas, aportando, em média, 6% da variação total, encontrando-se o mínimo valor nos migradores, onde contribuiu somente com 5%. Este resultado é condizente com o encontrado por Padial et al. (2014), que afirmaram que a estrutura das assembleias de organismos com dispersão limitada, como os peixes, está amplamente influenciada por variáveis espaciais.

Ao observar o efeito do componente temporal nas diferentes guildas, encontrou-se que foi importante em algumas delas (MLFE, NFEC, detritívoros e piscívoros e menor proporção nos onívoros), pois contribuiu com uma alta porcentagem de explicação da variação da estruturação das assembleias. Isto pode ser explicado pela influência do pulso de inundação nos padrões ecológicos da planície, ainda sendo incipientes na maioria dos anos analisados. O efeito da cheia consiste, basicamente, na inundação de ambientes laterais (várzea) que oferecem recursos alimentares, abrigo e conectividade que determinam o desenvolvimento dos organismos aquáticos (Agostinho et al. 2004, Claro et al. 2004, Thomaz et al. 2007, Tedesco et al. 2008, Casatti et al. 2009, Roberto et al. 2009). A contribuição do componente temporal em várias das matrizes biológicas, sugere a importância do ciclo hidrológico como controlador da estrutura das assembleias de peixes nos ambientes de planície de inundação. Embora estas assembleias responderam diferentemente às variações desse ciclo, o padrão da maioria das matrizes respostas foi condizente com o modelo de seleção de espécies determinado pelo controle ambiental estruturado espacialmente ou temporalmente (Cottenie 2005, Holyoak et al. 2005). Em termos gerais, o componente temporal, regula o efeito do ciclo de inundação que influencia a conectividade e a possibilidade de dispersão entre ambientes com diferentes condições ambientais, fornecendo a possibilidade de explorar recursos diferentes.

Foi observado que, mesmo existindo diferenças na quantidade de variação que é explicada por cada componente ao longo dos anos analisados, é possível inferir que há um padrão geral na variação da estrutura das metacomunidades de peixes da planície. Todas as metacomunidades avaliadas (matrizes por guilda) apresentaram uma alta explicação da variação espacial do ambiente, o que pode ser considerado como modelo de controle

ambiental, que por sua vez está determinado pelos ciclos de cheia e seca. No entanto, foi evidenciado que é possível que algumas matrizes respondam mais à influência de uns componentes do que a outros, em função dos traços ecológicos das espécies que são consideradas. Isso significa que uma mesma comunidade não necessariamente responde a um tipo de fatores exclusivamente e que pode apresentar respostas a diferentes processos em diferentes escalas, segundo as características ecológicas das espécies (Padial et al. 2014). Também foi comprovado o efeito do componente temporal na maioria das guildas, principalmente nos detritívoros e os piscívoros. Mediante a confirmação da importância dos componentes espacial, ambiental espacialmente estruturado e temporal, se sugere a alta dependência da conectividade para todas as guildas, já seja para o desenvolvimento de eventos reprodutivos ou a obtenção de alimento.

Considerando isto, a resposta das guildas analisadas teve variações na importância relativa das variáveis ambientais, espaciais e temporais assim: i) a variação da estrutura das assembleias de peixes, quando avaliada a matriz taxonômica total, respondeu de forma similar ao modelo de controle espacial e temporal. No entanto a fração ambiental espacialmente estruturada explicou a maior parte da variação. A estrutura da matriz taxonômica, respondeu principalmente à variação ambiental ao longo do espaço, como tem sido reportado na literatura (Hoeinghaus et al. 2007). Isto se pode dever ao fato de que esta matriz taxonômica avalia o conjunto completo de espécies, e em consequência, todos os traços ecológicos são considerados. Já que é sabido que alguns desses traços são mais influenciados por diferentes fatores (e.g., ambientais, espaciais, temporais) (Hoeinghaus et al. 2007, Heino e Grönroos 2013) com o conjunto completo de espécies espera-se que as variáveis tenham contribuições equivalentes na estruturação das comunidades.

A importância relativa das variáveis ambientais, espaciais e temporais, mudou de uma guilda a outra, indicando que as características ecológicas, neste caso a posição trófica influencia a resposta das espécies (Soininen et al. 2007):

ii) Nas guildas das espécies piscívoras e detritívoras, que se alimentam de material de origem autóctone, a variação da estrutura teve uma baixa explicação associada com o componente ambiental puro, enquanto a explicação associada aos componentes espacial e temporal foi alto. Isto significa que a estrutura dessas guildas esteve influenciada principalmente pela variação espacial e temporal das condições ambientais dos habitats analisados, assim como pelo efeito independente das variáveis espaciais e temporais. A

importância relativa dessas frações pode-se relacionar com aspectos associados à dispersão das espécies de cada guilda e às variações espaciais e estacionais dos recursos alimentícios que são explorados na dieta. No caso das espécies piscívoras o efeito dessas variáveis espaciais e temporais, pode estar relacionado com o fato de que em épocas de seca, a densidade das presas aumenta pela diminuição dos espelhos de água (Luz-Agostinho et al. 2008). Já no caso da guilda dos invertívoros, por se tratar de espécies com baixas taxas de dispersão, a variação da estrutura das assembleias respondeu principalmente ao controle espacial. No entanto, a variação temporal pura contribuiu pouco na explicação e o componente ambiental espacialmente estruturado, explicou uma porcentagem alta da variação total das assembleias. Isto significa que estas espécies, mesmo sendo sedentárias, apresentam taxas de dispersão suficientes para procurar ambientes com condições ambientais ótimas dentro da planície de inundação (Cotennie 2005, Heino et al. 2015b).

iii) As guildas das espécies herbívoras, insetívoras e onívoras, que podem explorar tanto material autóctone quanto alóctone, em geral apresentam baixa taxa de dispersão e tendência a ter hábitos mais sedentários. Como esperado, as três guildas responderam ao efeito das variáveis espaciais em porcentagens similares, com uma alta contribuição do ambiente espacialmente estruturado. Por fim, a guilda dos onívoros, apresentou uma baixa, mas significativa contribuição do componente temporal. Em termos gerais estas três guildas, são influenciadas pela capacidade de dispersão em função da localização geográfica dos locais, que lhes permite às espécies chegar a locais mais distantes, assim como pela capacidade de se deslocar entre ambientes procurando condições ambientais mais favoráveis e provavelmente mais e melhores recursos alimentícios. Por outro lado, deve-se considerar que a estrutura destas guildas está influenciada pela densidade da guilda dos piscívoros, pois são suas presas potenciais. Sendo que o favorecimento da abundância dos piscívoros, provavelmente vai afetar negativamente estas guildas (Winemiller e Jepsen 1998).

A análise da importância relativa das variáveis ambientais, espaciais e temporais na variação da estrutura das assembleias das guildas reprodutivas mostrou que todas as guildas apresentaram baixo controle ambiental, alta explicação associada ao componente ambiental e à variação espacial do ambiente. Em geral, as guildas reprodutivas estiveram influenciadas pela limitação da dispersão e pelo deslocamento entre os ambientes em função da variação das condições ambientais locais. Ao observar o comportamento das frações em cada guilda, encontrou-se que:

iv) A guilda das espécies migradoras (MLFE), não se ajustou aos resultados esperados, pois não apresentou influencia do componente ambiental puro que tem sido associado com organismos com maiores taxas de dispersão. É possível que as variáveis ambientais avaliadas não consigam prever a variação da estrutura desta guilda. Por outro lado a falta de ocorrência de cheias durante o período analisado pode ter afetado o recrutamento de indivíduos, assim como ter alterado os fenômenos de dispersão por diminuição na conectividade entre os ambientes da planície (Suzuki et al. 2009).

v) A alta explicação do componente espacial na guilda dos NFES, indica baixa capacidade de dispersão. No entanto, tal dispersão é suficiente para que os indivíduos consigam responder às variações espaciais do ambiente e chegar a locais mais adequados o que explica a alta porcentagem explicada pela fração ambiental espacialmente estruturada (Heino et al. 2015b). Por outro lado, a contribuição do componente temporal, ainda baixa, indica que as variáveis temporais associadas ao ciclo hidrológico podem afetar a ocorrência destas espécies que por ser oportunistas apresentam sensibilidade às mudanças externas, devido à baixa taxa de dispersão e a falta de cuidado parental (Winemiller 1989).

vi) Por fim, as guildas que apresentam algum grau de cuidado parental tiveram respostas diferentes. A guilda NFEC teve alta contribuição dos componentes temporal e espacial puros e do ambiente espacialmente estruturado. A importância do componente temporal era esperada, pois as espécies com cuidado parental são consideradas sazonais em termos de reprodução (Winemiller 1989). Esta guilda foi também influenciada pelas variações espaciais do ambiente, assim como pela possibilidade de dispersão entre ambientes. Esta possibilidade de dispersão pode ter sido determinada pela distância entre locais (componente espacial) e a conectividade gerada pela sazonalidade (escala temporal). Já no caso da guilda NFI, encontrou-se uma grande influência tanto da fração espacial pura, quanto do ambiente espacialmente estruturado. A fração temporal não contribuiu com a variação da estrutura desta guilda, provavelmente por causa da fecundação interna, pois este tipo de reprodução isola as condições externas dos eventos reprodutivos. Assim, se os indivíduos apresentam taxas de dispersão mínimas, vão conseguir se deslocar entre biótopos quando for necessário encontrar melhores condições ambientais.

O estudo permite concluir, que o baixo controle ambiental associado ao componente ambiental puro, seja o resultado de que estas variáveis isoladas não exercem tanta influência

na estrutura das assembleias de peixes da planície, quanto a variação delas no espaço e no tempo. Isso significa que o efeito da heterogeneidade ambiental em uma escala espaço-temporal, é muito importante na estrutura destas assembleias, pois sendo os peixes organismos de dispersão ativa, precisam de taxas de deslocamentos mínimos que lhes permitam às espécies da planície atingir os *habitat* disponíveis. Por sua vez, a capacidade de dispersão depende de: i) as características ecológicas associadas à história de vida de cada espécie (e.g. guildas tróficas e reprodutivas), que é produto da ação combinada de conjuntos de variáveis (ambientais, espaciais e temporais) e ii) o nível de conectividade e a sazonalidade do sistema, determinado pelas variáveis espaciais e temporais, que no caso da planície estão diretamente associadas com a ocorrência de períodos de cheia e estiagem. No entanto, é provável que alguma variável ambiental chave no controle da estrutura, não tenha sido avaliada na análise.

Este estudo tem especial importância em conservação, porque pode se converter em uma importante ferramenta para a criação de políticas de conservação e manejo da biodiversidade de ecossistemas afetados pela construção e operação de barragens, diminuindo seu efeito negativo nas assembleias de organismos aquáticos. É um primeiro passo para identificar as variáveis que mais afetam a cada uma das guildas e analisar quais variáveis afetam à assembleia completa. É vantajoso fazer a análises por guildas separadamente, pois se pode diminuir o grau de solapamento dos efeitos das variáveis pela grande quantidade de traços ecológicos que resultam de uma grande assembleia. Também, porque como foi dito por Welcomme et al. (2006), os ecossistemas de planícies de inundação tropicais, se caracterizam por ter uma alta diversidade e grandes pressões antrópicas. Em assembleias grandes, é mais difícil encontrar espécies indicadoras que permitam avaliar o efeito dos impactos da intervenção antrópica dos ecossistemas. Por isso, no caso da planície, as guildas poderiam ser consideradas como indicadoras do efeito negativo da regulação do rio.

REFERÊNCIAS

- Agostinho, A.A., Gomes, L.C. e M. Zalewski. 2001. The importance of floodplains for the dynamics of fish communities of the upper river Parana'. *Ecohydrol. Hydrobiol.* 1(1-2), 209-217.
- Agostinho, A.A., L.C. Gomes, S. Veríssimo e E.K. Okada. 2004. Flood regime, dam regulation and fish in Upper Paraná River: effects on assemblage attributes, reproduction and recruitment. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, vol. 14, no. 1, p. 11-19.
- Amoros, C. e G. Bornette. 2002. Connectivity and biocomplexity in waterbodies of riverine floodplains. *Freshwater Biology* 47, 761-776.
- Anderson, M.J e N.A Gribble. 1998. Partitioning the variation among spatial, temporal and environmental components in a multivariate data set. *Australian Journal of Ecology* 23:158- 167.
- Arenas-Ibarra, J.A, A.M. Takeda e F.D. Sayuri. 2012. O regime hidrológico do rio Ivinhema (Estado do Mato Grosso do Sul) e sua influência na assembleia zoobentônica. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, vol. 34, núm. 1, enero-marzo. pp. 47-57.
- Auerbach, D e N.L. Poff. 2011. Spatiotemporal controls of simulated metacommunity dynamics in dendritic networks. *Journal of the North American Benthological Society* 30:235-251.
- Bouvier, L., K. Cottenie e S. Doka. 2009. Aquatic connectivity and fish metacommunities in wetlands of the lower great lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 66:933-948.
- Bini, L.M, Landeiro, V.L., Padial, A.A., Siqueira, T., e J. Heino. 2014. Nutrient enrichment is related to two facets of beta diversity for stream invertebrates across the United States. *Ecology*, 95(6), pp. 1569-1578.
- Brown, B.L., C.M. Swan, D. Auerbach, E.H. Campbell, N.P. Hitt, K.O. Maloney e C. Patrick. 2011. Metacommunity theory as a multispecies, multiscale framework for studying the influence of river network structure on riverine communities and ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society* 30:310-327.
- Burnham, K.P e D.R Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer, 2end. 485 p.
- Casatti, L., Veronezi Júnior, J.L. e C.P Ferreira. 2009. Diet of the armored catfish *Aspidoras fuscoguttatus* (Ostariophysi, Callichthyidae) in streams with different limnological and structural features. *Biota Neotrop.* 9(1): 113-121.
- Claro-JR, L., Ferreira, E., Zuanon, J. e C. Araujo-Limao. 2004. Efeito da floresta alagada na alimentação de três espécies de peixes onívoros em lagos de várzea da Amazônia Central, Brasil. *Acta Amazônica. VOL. 34(1) 2004: 133 - 137.*
- Cottenie, K. 2005. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology letters* 8:1175-82.
- Da Graça, W.J e C.S. Pavanelli. 2007. Peixes Da Planície De Inundação Do Alto Rio Paraná E Áreas Adjacentes. Eduem – Editora da Universidade Estadual de Maringá 257 p.
- De Bie, T., De Meester, L., Brendonck, L., Martens, K., Goddeeris, B., Ercken, D., Hampel, H., Denys, L., Vanhecke, L., Van der Gucht, K., Van Wichelen, J., Vyverman, W. e

- S.A.J Declerck. 2012. Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecology Letters*, 15 : 740–747.
- Dray, S., R. Pélissier, P. Couteron, M.J. Fortin, P. Legendre, P.R. Peres-Neto, E. Bellier, R. Bivand, F.G. Blanchet, M. De Cáceres, A.B. Dufour, E. Heegaard, T. Jombart, F. Munoz, J. Oksanen, J. Thioulouse, e H.H. Wagner. 2012. Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. *Ecological Monographs* 82:257–275. <http://dx.doi.org/10.1890/11-1183.1>
- Falke, J.A. e K.D. Fausch. 2010. From Metapopulations to Metacommunities: Linking Theory with Empirical Observations of the Spatial Population Dynamics of Stream Fishes. *American Fisheries Society Symposium* 73:207–233.
- Fernandes, I.M., R. Henriques-Silva, J. Penha, J. Zuanon, e P.R. Peres-Neto. 2014. Spatiotemporal dynamics in a seasonal metacommunity structure is predictable: the case of floodplain-fish communities. *Ecography* 37: 464–475.
- Heino, J. e M. Grönroos. 2013. Does environmental heterogeneity affect species co-occurrence in ecological guilds across stream macroinvertebrate metacommunities? *Ecography* 36: 926–936.
- Heino, H., Melo, A. S. e L.M. Bini. 2015___a. Reconceptualising the beta diversity-environmental heterogeneity relationship in running water systems. *Freshwater Biology*, 60: 223–235.
- Heino, H., Melo, A.S., Siqueira, T., Soininen, J., Valanko, S. e L.M. Bini. 2015___b. Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology*, doi: 10.1111/fwb.12533.
- Holyoak, M., M.A. Leibold e R.D. Holt. 2005. *Metacommunities. Spatial Dynamics and Ecological Communities*. The University Chicago Press. 513 p.
- Hoeinghaus, D.J., K.O. Winemiller, e J.S. Birnbaum. 2007. Local and regional determinants of stream fish assemblage structure: inferences based on taxonomic vs. functional groups. *Journal of Biogeography* 34:324–338.
- Kikkawa, D. e J. Anderson. 1986. *Community ecology: pattern and process*. Blackwell Scientific Publications, Science - 432 p
- Landeiro, V.L., Magnusson, W., Melo, A.S., Espírito-Santo, H.M.V e L.M. Bini. 2011. Spatial eigenfunction analyses in stream networks: do watercourse and overland distances produce different results? *Freshwater Biology*, 56, 1184–1192
- Leibold, MA, M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekarell, JM. Chase, MF. Hoopes, RD. Holt, JB. Shurin, R. Law, D. Tilman, M. Loreau e A. Gonzalez. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*. Volume 7, Issue 7, pages 601–613
- Legendre, P. e L. Legendre. 1998. *Numerical ecology*. 2nd ed. Elsevier Science. Amsterdam.
- Jackson, D.A. 1993. Stopping rules in principal components analysis: a comparison of heuristical and statistical approaches. *Ecology* 74:2204-2214. <http://dx.doi.org/10.2307/1939574>.
- Luz-Agostinho, K. D. G., Agostinho, A. A., Gomes, L. C. e H. F Júlio-Jr. 2008. Influence of flood pulses on diet composition and trophic relationships among piscivorous fish in the upper Paraná River floodplain. *Hydrobiologia*, 607: 187-198.
- Junk, W. J., P. B. Bayley e R. E. Sparks, 1989. The flood pulse concept in river- floodplain systems. D.P. Dodge [ed.] *Proceedings of the International Large River Symposium*. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 106

- Landeiro, V.L., Magnusson, W.E., Melo, A.S., Espírito-Santo, H.M.V e L.M. Bini. 2011. Spatial eigenfunction analyses in stream networks: do watercourse and overland distances produce different results? *Freshwater Biology* 56:1184–1192.
- Oksanen, J., R. Kindt, P. Legendre e R.B. O’Hara. 2006. *Vegan: Community Ecology Package version 1.8-3*. <<http://cran.r-project.org/>>. Acesso 17/11/2006.
- Oliveira, A.G., Suzuki, H.I., Gomes, L.C. e A.A Agostinho. 2014. Interspecific variation in migratory fish recruitment in the Upper Paraná River: effects of the duration and timing of floods. *Environmental Biology of Fishes*. Volume 98, Issue 5, pp 1327-1337.
- Padial, A., F. Ceschin, S.J. Declerck, L. De Meester, C.C. Bonecker, F. Lansac-Tôha, L. Rodrigues, L.C. Rodrigues, S. Train, L.F.M. Velho, e L. M. Bini. 2014. Dispersal Ability Determines the Role of Environmental, Spatial and Temporal Drivers of Metacommunity Structure. *PloS one* 9:e111227.
- Peres-Neto, P. R., P. Legendre, S. Dray, e D. Borcard. 2006. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology* 87:2614–25.
- Peres-Neto, P e G. Cumming. 2010. A Multi-Scale Framework for the Analysis of Fish Metacommunities. *American Fisheries Society Symposium* 73:000–000
- Ricklefs, R.E. 2008. Disintegration of the Ecological Community. *The American Naturalist*, Vol. 172, No. 6, pp. 741-750
- Roberto, MC., NF Santana e SM. Thomaz. 2009. Limnology in the Upper Paraná River floodplain: large-scale spatial and temporal patterns, and the influence of reservoirs. *Braz. J. Biol.*, 69(2, Suppl.): 717-725
- Scarabotti, P., J. López, e M. Pouilly. 2011. Flood pulse and the dynamics of fish assemblage structure from neotropical floodplain lakes. *Ecology of Freshwater Fish* 20:605–618.
- Soininen, J., Lennon, J. J. e H. Hillebrand. 2007. A multivariate analysis of beta diversity across organisms and environments. *Ecology*, 88(11), pp. 2830–2838
- Souza-Filho, E.E. e J.C. Stevaux. 2004. Geology and geomorphology of the BaíaCurutuba-Ivinhema River complex. In: Thomaz, S. M.; Agostinho, A. A.; Hahn, N. S. (Ed.) *The upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. Netherlands: Backhuys Publishers, 2004b. p. 1-29.
- Suzuki, H. I., F. M. Pelicice, E. A. Luiz, J. D. Latini e A. A. Agostinho. 2004. Reproductive strategies of the fish community of the Upper Parana´ river floodplain. In Agostinho, A. A., L. Rodrigues, L. C. Gomes, S. M. Thomaz & L. E. Miranda (eds), *Structure and Functioning of the Paraná River and Its Floodplain: LTER - Site 6 - (PELD sí'tio 6)*. EDUEM, Maringa´: 125–130.
- Suzuki, HI., AA. Agostinho, D. Bailly, MF. Gimenes, HF. Júlio-Junior e LC. Gomes. 2009. Inter-annual variations in the abundance of young-of-the-year of migratory fishes in the Upper Paraná River floodplain: relations with hydrographic attributes. *Braz. J. Biol.*, 69(2, Suppl.): 649-660.
- Tedesco, P.A., Hugueny, B., Oberdorff, T., Dürr, H.H., Mérigoux, S. e De Mérona, B. 2008. River hydrological seasonality influences life history strategies of tropical riverine fishes. *Oecologia*. DOI 10.1007/s00442-008-1021-2

- Thomaz, S.M., L.M. Bini, e R.L. Bozelli. 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia* 579:1–13.
- Vasconcelos, LP, DC. Alves e LC. Gomes. 2014. Spatial and temporal variations among fish with similar strategies: patterns of reproductive guilds in a floodplain. *Hydrobiologia* 726:213–228.
- Vazzoler, AE, AA. Agostinho e NS. Hahn. 1997. A Planície de inundação do Alto Rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e sócio-econômicos. Editora da Universidade Estadual de Maringá, Maringá
- Vellend, M., DS. Srivastava, KM. Anderson, CD. Brown, JE. Jankowski, EJ. Kleynhans, NJB. Kraft, AD. Letaw, AM. MacDonald, J.E. Maclean, I.H. Myers-Smith, A.R. Norris e X. Xinxin. 2011. Assessing the relative importance of neutral stochasticity in ecological communities. *Oikos* 123: 1420–1430
- Welcomme, R. L., K. O. Winemiller, e I. G. Cowx. 2006. Fish environmental guilds as a tool for assessment of ecological condition of rivers. *River Research and Applications* 22:377–396.
- Westley, P. a H., D. E. Schindler, T. P. Quinn, G. T. Ruggerone, e R. Hilborn. 2010. Natural habitat change, commercial fishing, climate, and dispersal interact to restructure an Alaskan fish metacommunity. *Oecologia* 163:471–84.
- Winemiller, K.O. 1989. Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environment. *Oecologia* 81 :225-241.
- Winemiller, K.O. e D.B Jepsen. 1998. Effects of seasonality and fish movement on tropical river food webs. *Journal of Fish Biology* (1998) 53 (Supplement A), 267–296. Article No. jb980832
- Winemiller, K.O., A.S. Flecker, e D.J. Hoeinghaus. 2010. Patch dynamics and environmental heterogeneity in lotic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society* 29:84–99.
- Økland, R, H. 2003. Partitioning the variation in a plot-by-species data matrix that is related to n sets of explanatory variables. *Journal of Vegetation Science* 14:693-700.

3 VARIAÇÃO DA DIVERSIDADE BETA DAS COMUNIDADES DE PEIXES DA PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO DO ALTO RIO PARANÁ, AO LONGO DE UM GRADIENTE AMBIENTAL E TEMPORAL

RESUMO

A diversidade de uma região pode ser analisada a partir de inventário a nível local (diversidade alfa), regional (gama), ou a partir da dinâmica na composição dada pela troca de espécies entre comunidades (diversidade beta). Historicamente, a diversidade alfa tem recebido mais atenção dos ecólogos. No entanto, a diversidade beta tem ocupado posição cada vez mais destacada, sendo geralmente acompanhada de intenso debate associado às métricas que têm sido propostas para sua medida. Foi avaliada a natureza da relação entre diversidade beta das comunidades de peixes da planície de inundação do alto rio Paraná, e o efeito de homogeneização exercido pelas cheias em ambientes da planície, gerados nos períodos anuais com regimes hidrológicos distintos. Todas as análises foram realizadas para a matriz de dados taxonômicos e funcionais (guildas tróficas e reprodutivas). Os dados foram coletados durante 12 anos, em amostragens trimestrais, em nove estações de amostragem da planície de inundação do alto rio Paraná, incluindo variáveis ambientais (físicas/químicas e de produtividade), bióticas (abundâncias de peixes) e hidrológicas. Foram constatadas diferenças entre a resposta da relação entre a diversidade beta e a heterogeneidade ambiental da matriz taxonômica e as matrizes funcionais, já que estas últimas realçam os fatores que influenciam mais evidentemente a comunidade. Foi constatada relação positiva entre a diversidade beta e a heterogeneidade ambiental, para algumas guildas (detritívoros, piscívoros, herbívoros), e entre a diversidade beta e o efeito da ocorrência de períodos secos na planície de inundação (migradores, invertívoros). No entanto, a guilda insetívora apresentou relação negativa entre a diversidade beta e a heterogeneidade ambiental. Por isso, embora parte dos resultados seja condizente com a literatura e mostrem uma relação positiva entre a diversidade beta e a heterogeneidade ambiental, esta relação não deve ser generalizada para todas as comunidades, visto que são passíveis de respostas inversas ou ausentes, como foi aqui demonstrado.

Palavras-chave: diversidade beta, metacomunidades, pulso de inundação, ecologia peixes neotropicais.

VARIATION OF BETA DIVERSITY IN FISH COMMUNITIES IN THE FLOODPLAIN OF THE UPPER PARANÁ RIVER ALONG AN ENVIRONMENTAL AND TEMPORARY GRADIENT

ABSTRACT

Diversity of a given region can be analyzed with regard to inventories at local level (alpha diversity), regional level (gamma) or with regard to the dynamics in the composition due to the exchange of species between communities (beta diversity). Historically, alpha diversity had received more attention from ecologists. However, in recent years, beta diversity has occupied an increasingly prominent position, being usually accompanied by an intense debate associated with the metrics that have been proposed for its measurement. This study assessed the nature of the relationship between beta diversity of fish communities in the floodplain of the upper Paraná River and the homogenizing effect exerted by flooding in plain environments, as a result of distinct annual water regimes. All analysis were conducted in taxonomic and functional data matrices (trophic and reproductive guilds. Data were obtained quarterly during 13 years, in nine sampling stations in the upper Paraná floodplain, which include environmental (physicochemical and productivity), biotic (abundance of fish), and hydrological variables. Differences were found between the response of the relationship between beta diversity and environmental heterogeneity of the taxonomic and functional matrix arrays, since these highlight the factors that influence more clearly the community. There was observed a positive relationship between beta diversity and environmental heterogeneity for some guilds (detritivores, piscivores and herbivores), and between beta diversity and the effect of the occurrence of annual low water periods in the plain (migratory, invertivores). However, the insectivorous guild presented a negative relationship between beta diversity and environmental heterogeneity. Therefore, even though while part of the results of the present study is consistent with the literature, showing a positive relationship between beta diversity and environmental heterogeneity, this relationship should not be generalized to all communities, because there are possible inverse or no response, as demonstrated here.

Key words: beta diversity, metacomunities, floodplain, neotropical fish ecology.

3.1 INTRODUÇÃO

A maior parte dos estudos ecológicos tem sido desenvolvida abordando a diversidade alfa. Apenas nos últimos 15 anos, a diversidade beta vem sendo protagonista das pesquisas ecológicas em diferentes regiões do planeta que pretendem avaliar os padrões de diversidade através do espaço e o tempo em aves (Koleff e Gaston 2002), invertebrados aquáticos (Anderson et al. 2006, Anderson et al. 2011, Melo et al. 2011, Al-Shami et al. 2013, Bini et al. 2014, Heino et al. 2015), macrófitas (Thomaz et al. 2009), fitoplâncton (Borges e Train 2009), zooplâncton (Lansac-Tôha et al. 2009, Bonecker et al. 2013) e peixes (Tondato e Suárez 2010). Esse crescente interesse em entender a dinâmica e os fatores controladores da diversidade beta gerou, ao longo dos últimos anos, uma discussão em relação ao conceito e às métricas que são usadas para medi-la (Koleff et al. 2003, Calderón-Patrón et al. 2012). Independentemente deste debate, a diversidade beta tem permitido compreender como fatores que controlam a variação da composição das comunidades, tais como heterogeneidade ambiental e traços da história de vida das espécies, atuam sobre as comunidades (Koleff et al. 2003, Heino 2013).

Diversos fatores influenciam a variação da diversidade beta. Entre eles destacam-se as interações entre fatores ambientais em uma escala geográfica regional (Heino 2001, Leprieur et al. 2009, Al-Shami et al. 2013), produtividade (Chase 2010, Bini et al. 2014) e a heterogeneidade ambiental (Bini et al. 2014, Heino et al. 2015). Especificamente em relação à heterogeneidade ambiental, em teoria, é possível esperar uma relação positiva entre a diversidade beta e a heterogeneidade ambiental com o aumento da escala de observação. Pois, a similaridade tanto da composição de espécies das comunidades quanto de condições e recursos ambientais tende a diminuir conforme aumenta-se distância geográfica entre as comunidades (Leprieur et al. 2009, Anderson et al. 2011, Nekola e McGill, 2014) (Figura 3.1a). Esse efeito pode ocorrer independentemente de taxas de migrações de indivíduos (i.e., controle ambiental *sensu* Heino et al. 2015). Alternativamente, com o aumento da escala espacial, a capacidade de dispersão das espécies entre as metacomunidades pode diminuir, enquanto que a heterogeneidade ambiental aumenta (i.e., controle ambiental-dispersão; Heino et al. 2015).

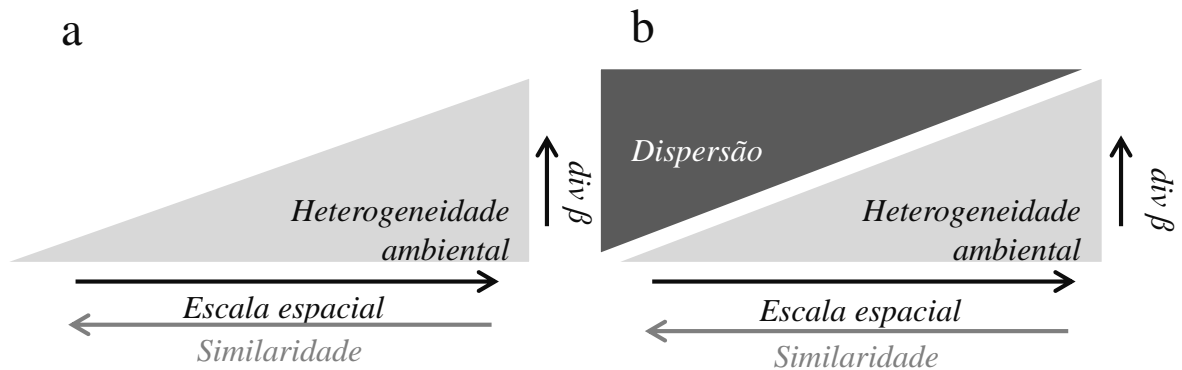


Figura 3.1. a) Modelo de controle ambiental b) Modelo de controle ambiental-dispersão (Leprieur et al. 2009, Anderson et al. 2011, Heino et al. 2015).

Dinâmicas temporais também influenciam a diversidade beta. Eventos sazonais, como incêndios naturais em áreas de savana ou pulsos de seca e cheia em planícies de inundação (Thomaz et al. 2007), podem prever a variação na diversidade beta. Por exemplo, ciclos de seca e cheia em planícies de inundação tropicais podem atuar como um mecanismo de dispersão, no qual o aumento do nível do rio leva a conexão entre lagoas isoladas e a calha do rio principal (Thomaz et al. 2007). Isso pode misturar faunas, diminuindo a diversidade beta em épocas de cheia e aumentando em épocas de seca, quando se aumenta a heterogeneidade ambiental devido à baixa conectividade (Thomaz et al. 2007, Bozelli et al. 2015).

Organismos de diferentes grupos taxonômicos reagem diferentemente aos efeitos da heterogeneidade ambiental (Heino 2001, Padial et al. 2014, Heino et al. 2015) e a efeitos sazonais (Padial et al. 2014), razão pela qual estudos ecológicos que considerem a diversidade de traços funcionais ou filogenética das espécies, podem facilitar o entendimento da dinâmica das comunidades (Swenson 2011). Uma ferramenta útil para esta abordagem é a classificação das espécies em guildas (e.g., tróficas ou reprodutivas), considerando uma guilda como uma categoria que agrupe as espécies que exploram um recurso comum ou que apresentem comportamentos similares (e.g., traços reprodutivos; Kikkawa & Anderson 1986). Esta abordagem pode fornecer uma visão mais detalhada dos processos e padrões ecológicos dos determinantes da diversidade beta das assembleias de peixes, permitindo identificar quais guildas descrevê-los com maior eficiência. Por exemplo, a diversidade beta de grupos de espécies com maior capacidade de dispersão pode depender mais de variáveis espaciais do que de ambientais (De Bie et al., 2012, Padial et al., 2014).

Peixes em planícies de inundação neotropicais são sistemas interessantes para avaliar o efeito de heterogeneidade ambiental e sazonalidade sobre a diversidade beta de organismos

aquáticos. Planícies de inundação são ambientes sujeitos aos pulsos de seca e cheias sazonais (Junk et al., 2014, Thomaz et al., 2007). Os pulsos de inundação homogeneízam condições abióticas e aumentam a conectividade de ambientes isolados das calhas dos rios principais (Thomaz et al. 2007). A ictiofauna neotropical apresenta uma enorme riqueza em espécies (Lévêque et al. 2008), as quais apresentam diferentes papéis ecológicos. Em relação aos aspectos reprodutivos, essas espécies podem ser agrupadas, de modo geral, em espécies migradoras ou sedentárias, assim como se apresentam ou não cuidado parental. É possível esperar que espécies migradoras apresentem maior potencial de dispersão (Padial et al. 2014), intimamente relacionado à conectividade pela inundação (Oliveira et al. 2015). Já quanto aos aspectos tróficos espera-se que em épocas de seca, as espécies piscívoras sejam favorecidas pela concentração e aumento de disponibilidade das espécies que servem de alimento, em quanto que as espécies não piscívoras sejam favorecidas na época de inundação, pois aumenta a quantidade de refúgio e recursos alimentares (Winemiller e Jepsen 1998, Luz-Agostinho et al. 2009).

Avaliou-se a hipótese de que existe uma relação negativa entre a diversidade beta das assembleias de peixes da planície do alto rio Paraná e a ocorrência de cheias, mediada pela diminuição de heterogeneidade ambiental. Ademais espera-se que as respostas das diferentes guildas tróficas e reprodutivas varie em função das suas características ecológicas. Por exemplo, por apresentar dispersão ativa a diversidade beta será menor em espécies migradoras que em espécies sedentárias. Por outro lado, aspectos tróficos como a piscivoria podem influenciar a diversidade beta tanto da guilda como das outras guildas tróficas, pois a pressão de predação aumenta em época de seca pela concentração das presas em ambientes que ficam isolados (Winemiller e Jepsen 1998). Assim, é possível esperar que a guildas piscívoras apresentem maior diversidade beta na época seca que na inundação e as outras guildas maior diversidade beta da época de inundação que na seca.

3.2 MATERIAL E MÉTODOS

3.2.1 Área de estudo

As amostragens foram realizadas na planície de inundação do alto rio Paraná, no trecho delimitado a montante pela barragem de Porto Primavera e a jusante pelo reservatório de

Itaipu, que se constitui no único remanescente livre de represamento em território brasileiro. Nesse trecho, o rio tem um canal anastomosado, com baixa inclinação (0,09 m/km), uma ampla planície de inundação e alta taxa de sedimentação, que gera barras e ilhas (Souza e Stevaux 1997). Os principais canais da rede de drenagem na planície são os rios Paraná, Ivinhema e Baía, interconectados por canais secundários. As lagoas apresentam conexões permanentes ou intermitentes com esses canais, dependendo dos níveis dos rios principais (Vazzoler et al. 1997).

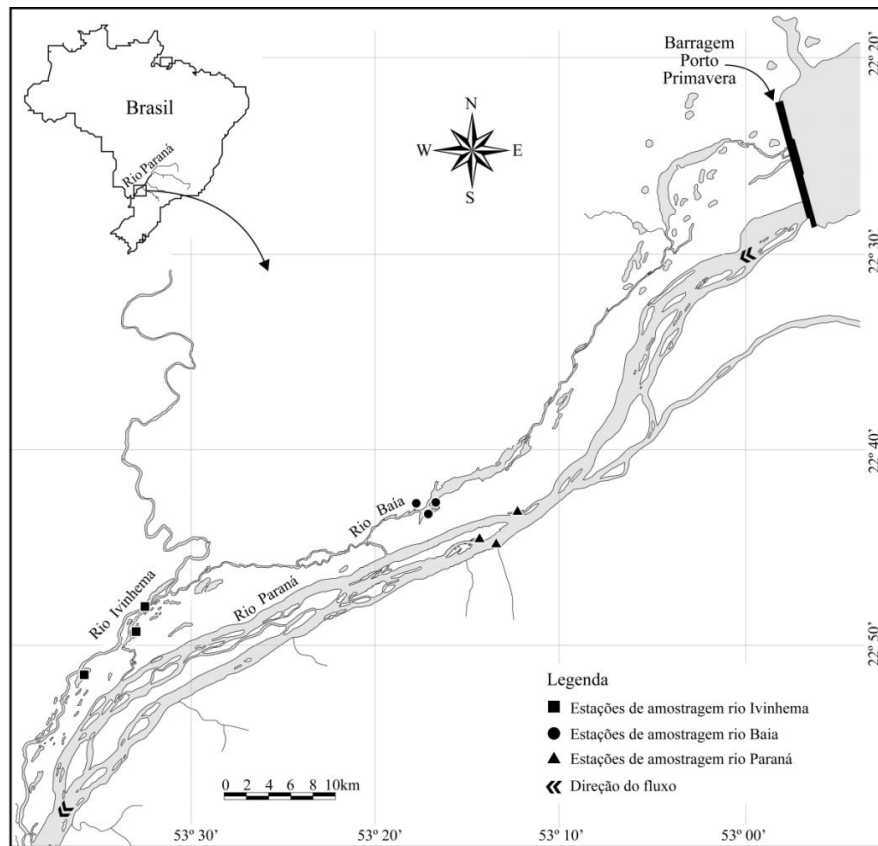


Figura 3.2. Mapa da planície de inundação do alto rio Paraná com os pontos de coleta. Os triângulos representam os pontos da sub-bacia do rio Paraná, os círculos representam os pontos da sub-bacia do rio Baía e os quadrados representam os pontos da sub-bacia do rio Ivinhema.

3.2.2. Amostragens

As amostragens de peixes foram realizadas trimestralmente, no período de 2000 a 2012, em nove estações de coleta, duas lagoas e a calha principal do rio de cada sub-bacia considerada, na sub-bacia do rio Paraná, as lagoas Pousada das Garças e Ressaco do Pau Velho, ambas com comunicação permanente; na sub-bacia do rio Baía, a lagoa Guaraná, com conexão permanente, e lagoa Fechada, isolada durante a estação seca; e na sub-bacia do rio

Ivinhema, com a lagoa dos Patos, com conexão permanente e lagoa Ventura, sazonalmente conectada (Figura 1). Foram utilizadas redes de espera de diferentes malhas (30; 40; 50; 60; 70; 80; 100; 120; 140 e 160 mm entre nós opostos), as quais foram expostas por 24h, sendo realizadas despescas durante a manhã, tarde e noite. Os exemplares foram identificados segundo a classificação de Graça & Pavanelli (2007), sendo exemplares testemunhos depositados na Coleção Ictiológica do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (NUPELIA) da Universidade Estadual de Maringá (UEM). Os dados de abundância foram indexados pela captura por unidade de esforço (CPUE) (indivíduos 1000 m² rede/ 24 horas).

As espécies foram classificadas em seis guildas tróficas, com base em estudos prévios realizados na região (Hahn et al. 1997; Hahn et al. 2004), complementados por bibliografia adicional (APÊNDICE A), sendo elas: detritívoros (DET), herbívoros (HER), insetívoros (INS), invertívoros (INV), onívoros (ONI) e piscívoros (PIS). As quatro guildas reprodutivas seguiram a classificação proposta por Suzuki et al. (2004), sendo elas: migradoras de longa distância e fecundação externa (MLFE), não migradoras com fecundação externa e com cuidado parental (NFEC), não migradoras com fecundação externa sem cuidado parental (NFES) e não migradoras com fecundação interna (NFI). Foram geradas então 11 matrizes com os dados de abundância por espécie de cada guilda.

Para medir a variação ambiental foram mensuradas oito variáveis físico-químicas e 10 variáveis de produtividade. As variáveis físico-químicas foram a temperatura da água (°C), transparência (profundidade de Secchi; cm), pH, condutividade (µS/cm), oxigênio dissolvido (mg/L), vento, turbidez (NTU) e alcalinidade (mEq/L). As variáveis relacionadas a produtividade foram material total em suspensão (MST; mg/L), material inorgânico em suspensão (MSI; mg/L), material orgânico em suspensão (MSO; mg/L), clorofila-a (mg/L), concentração total de nitrogênio (mg/L), concentração de nitritos (mg/L), concentração de amônia (NH₄; mg/L), concentração fósforo total (mg/L), concentração de fosfato (PO₄; mg/L) e abundância de zooplâncton (indivíduos/ml). Para cada campanha de amostragem foram calculadas as médias de cada variável.

Adicionalmente, os dados de nível do rio (m) foram medidos na Estação Fluviométrica de Porto São José, operada pela Agencia Nacional de Águas. Nos 13 anos de amostragens, considerando o nível fluviométrico de 4,5 m como limiar a partir do qual ocorrem cheias suficientes para a inundação completa da planície, cheias relevantes foram constatadas apenas

nos anos de 2005, 2007, 2010 e 2011. Cheias menos pronunciadas ou mesmo ausentes foram registradas nos demais anos (Figura 3.3).

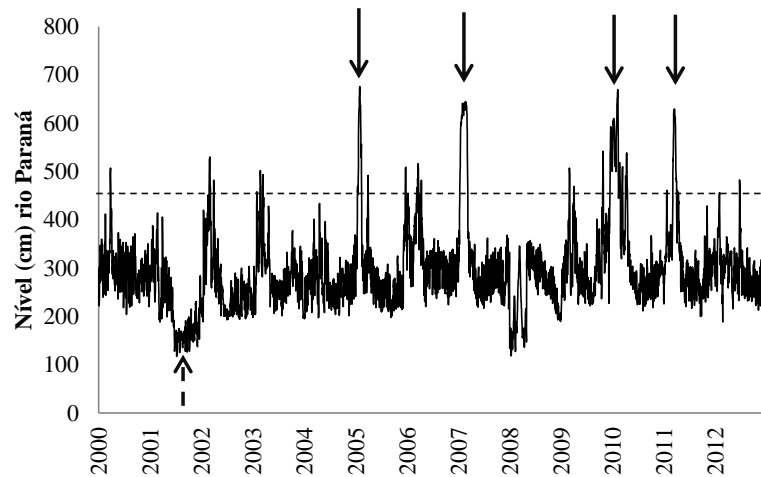


Figura 3.3. Variação do nível hidrométrico entre os anos de 2000 e 2012 do rio Paraná; linha preta corresponde indica nível de inundação da planície. Fonte ANA – Posto Fluviométrico de Porto São José-PR.

3.3.3 Análises de dados

As amostragens foram classificadas segundo os períodos de seca e cheia do ciclo hidrológico. Foram considerados como anos de cheia, aqueles nos quais pelo menos 20 dias superaram 450 cm que determinam a inundação da planície. Os demais foram considerados como anos de seca (Tabela 3.1).

Tabela 3.1. Duração das cheias na planície de inundação do alto rio Paraná entre 2000 e 2012 (número de dias com nível do rio acima de 450 cm; Souza Filho 2009). Fonte ANA – Posto Fluviométrico de Porto São José-PR.

Ano	Duração da cheia
2000	4
2001	0
2002	12
2003	10
2004	0
2005	33
2006	20
2007	57
2008	10
2009	5
2010	104
2011	40
2012	4

Com os dados ambientais padronizados (diferença entre cada observação pela média e dividido pelo desvio padrão), foram criadas duas matrizes, uma das variáveis físico-químicas e outra com as variáveis de produtividade. A heterogeneidade ambiental para cada uma das matrizes, foi resumida por análise de componentes principais (PCA). Foram retidos para interpretação somente os eixos com autovalores maiores que os gerados pelo modelo de aleatorização de *broken-stick* (Jackson 1993). Em seguida, os escores retidos para interpretação foram correlacionados com o nível do rio (correlação de Pearson), para avaliar possíveis efeitos do nível do rio sobre a heterogeneidade ambiental (e.g., Thomaz et al. 2007; Bozelli et al. 2015) (Figura 3.4).

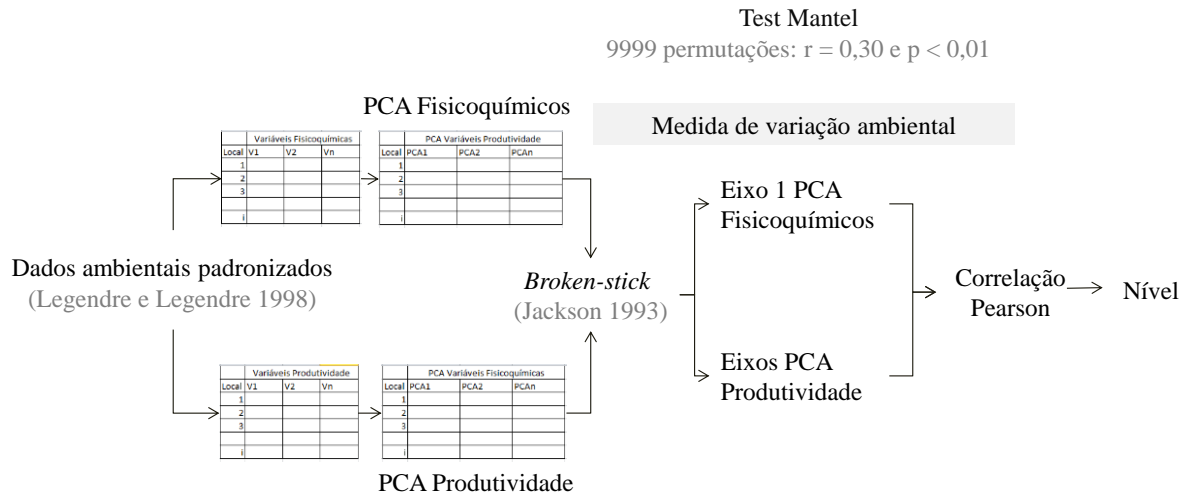


Figura 3.4. Procedimento para a determinação da variação ambiental mediante a formação de eixos de variação ambiental físicoquímica e física.

Cada matriz de composição de espécies (CPUE) [nove locais de amostragem por campanha nas linhas e n colunas (i.e., espécies)] foi transformada [$\log_{10}(x+1)$] (Anderson et al. 2011). Posteriormente, cada matriz de abundância, foi transformada em uma matriz de distância (matriz quadrada com nove linhas por nove colunas). Nessa matriz de distância, cada célula representa quão dissimilar é a composição entre um par de amostras (quanto menores os valores de distância entre as amostras maior a similaridade na composição de espécies). A diversidade beta de cada campanha foi mensurada pela de distância ao centroide da composição de espécies entre as amostras da campanha, usando a distância do Bray-Curtis. Esse procedimento foi realizado, separadamente considerando todas as espécies em uma matriz taxonômica (diversidade beta taxonômica) e para as guildas tróficas e reprodutivas (diversidade beta por guilda).

Para avaliar como a diversidade beta variou entre os períodos de seca e cheia foram realizadas análises de covariância (ANCOVA). Para essas análises a variável resposta foi a diversidade beta (taxonômica, ou por guilda), o fator foi o período (anos de seca ou cheia) e a covariável foi a variação (Eixo da PCA selecionado) ambiental físico-química. A heterogeneidade foi utilizada como covariável, pois há evidências que ela influencia a diversidade beta (Anderson et al. 2011, Heino et al. 2015). Utilizamos a heterogeneidade ambiental físico-química ao invés da heterogeneidade ambiental de produtividade, pois elas são positivamente correlacionadas (teste de Mantel baseado em distância euclidiana com 9999 permutações: $r = 0,30$ e $p < 0,01$). Finalmente nas ANCOVAs estatisticamente significativas, a porcentagem de explicação de cada variável foi calculada por partição de variância (Legendre e Legendre 1998) (Figura 3.5).

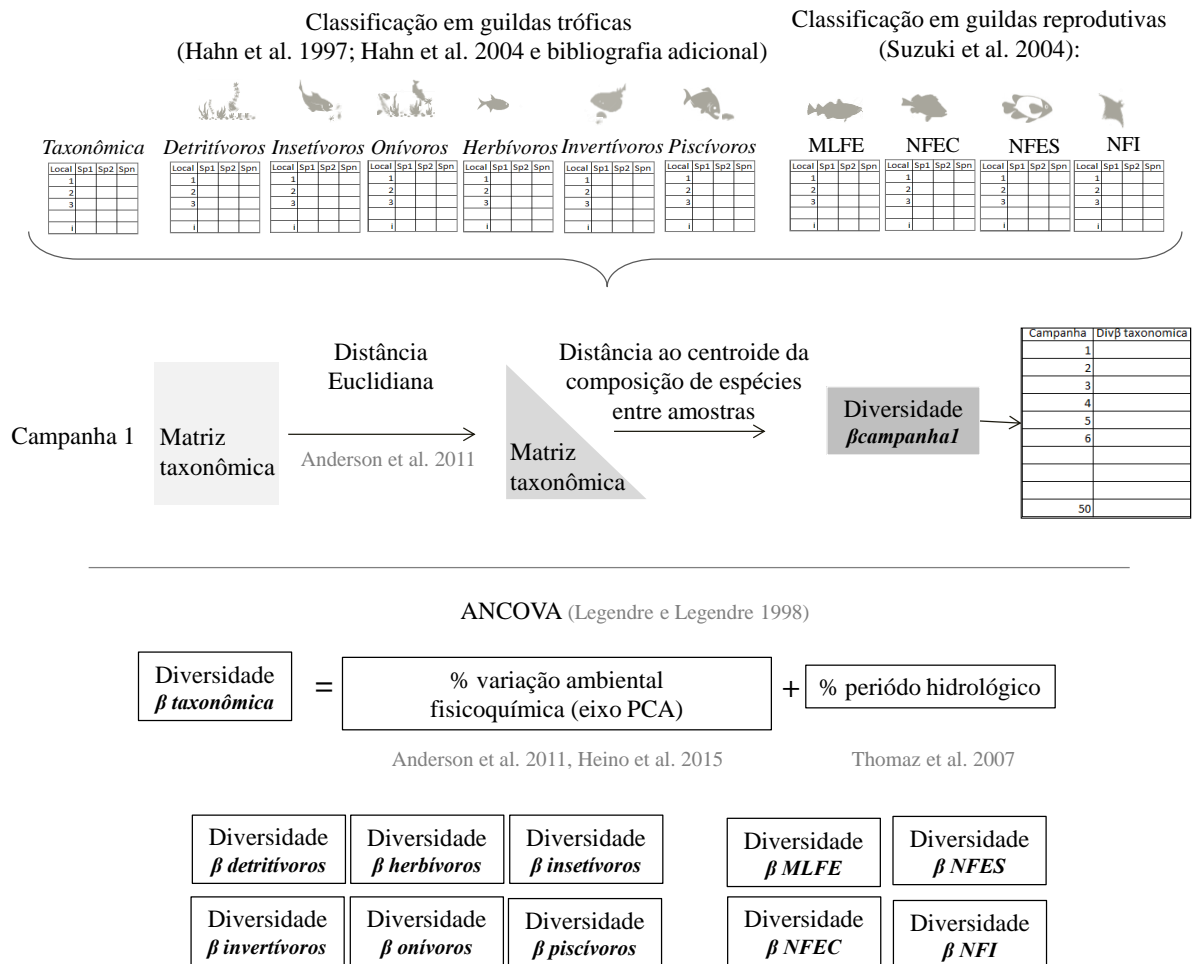


Figura 3.5. Análises realizados em cada uma das matrizes de análise para determinar a relação entre a diversidade beta das assembleias de peixes da planície do alto rio Paraná e a ocorrência de cheias e a variação ambiental.

3.3 RESULTADOS

Foram capturados 95.130 indivíduos pertencentes a 134 espécies (Figura 2), distribuídas em 28 famílias e oito ordens, classificadas nas guildas correspondentes (Tabela 3.2).

Tabela 3.2. Distribuição das espécies nas guildas tróficas e reprodutivas para as assembleias de peixes da planície do alto rio Paraná. * O número total de espécies não inclui a guilda dos planctívoros, pois teve uma espécie só.

	Guilda	No. de espécies
Guildas tróficas	Detritívoros	26
	Herbívoros	9
	Insetívoros	16
	Invertívoros	20
	Onívoros	28
	Piscívoros	34
	Total*	133
Guildas reprodutivas	MLFE	19
	NFES	58
	NFEC	48
	NFI	9
	Total	134

Na análise das variáveis físicas e químicas, somente o primeiro eixo da PCA foi retido para interpretação, usando o critério de *broken-stick*. Esse eixo representou cerca de 50,5% da variabilidade dos dados, mostrando correlações positivas com a condutividade, alcalinidade, pH e transparência (Tabela 3.3). Os escores do PCA 1 foram positivamente correlacionados ao nível do rio ($r = 0,291$, $p = 0,04$). Desse modo, campanhas com maiores níveis de rio tenderam a apresentar maiores valores de alcalinidade, condutividade, pH e transparência.

Tabela 3.3. Análise de componentes principais (PCA) realizada com as variáveis físico químicas. Estão apresentados os autovetores, autovalores e porcentagem de explicação somente do eixo retido para interpretação segundo o critério de *broken-stick*.

Variáveis	PCA 1
Temperatura da água	0,102
Transparência	0,784
pH	0,862
Condutividade	0,943
Oxigênio dissolvido	0,688
Vento	-0,541
Turbidez	-0,457
Alcalinidade	0,898
Autovalor	4,040
Porcentagem de explicação (%)	50,50

Em relação às variáveis de produtividade, tendo como base o mesmo critério, foram retidos os três primeiros eixos da PCA para interpretação. Em conjunto esses eixos representaram cerca 73,61% da variabilidade dos dados. O PCA 1 apresentou as maiores correlações negativas com material orgânico em suspensão e as maiores correlações positivas com nitrogênio total e fósforo total (Tabela 3.4). O PCA 2 apresentou as maiores correlações negativas com material inorgânico em suspensão e material total em suspensão. O PCA 3 foi positivamente correlacionado com a densidade de zooplâncton. Os escores dos três eixos da PCA de produtividade retidos para interpretação não apresentaram correlação com o nível do rio (PCA 1: $r = -0,099$, $p = 0,49$; PCA 2: $r = 0,024$, $p = 0,87$; PCA 3: $r = -0,041$, $p = 0,78$).

Tabela 3.4. Análise de componentes principais (PCA) realizada com as variáveis de produtividade. Estão apresentados os autovetores, autovalores e porcentagem de explicação somente dos eixos retidos para interpretação segundo o critério de *broken-stick*.

Variáveis	PCA 1	PCA 2	PCA 3
Material total em suspensão	-0,518	-0,705	0,215
Material inorgânico em suspensão	-0,605	-0,702	-0,061
Material orgânico em suspensão	-0,882	-0,230	0,058
Clorofila <i>a</i>	0,633	-0,225	0,551
Nitrogênio total	0,800	-0,216	-0,262
Nitritos	-0,627	-0,138	-0,495
Amônia	0,566	-0,083	-0,284
Fósforo total	0,749	-0,561	0,036
Fosfato	0,442	-0,668	-0,443
Abundância de zooplâncton	0,008	-0,254	0,703
Autovalor	3,925	1,991	1,445
Porcentagem de explicação (%)	39,25	19,91	14,45

A variação da diversidade beta em relação à variação das condições físicas e período avaliado apresentou respostas diversas entre as matrizes analisadas. A diversidade beta taxonômica não variou em relação a nenhuma das variáveis preditoras avaliadas, nem físicas, nem em relação ao nível do rio ($F_{3, 46} = 1,641$, $p = 0,20$). A diversidade beta das guildas reprodutivas dos não migradores com fecundação externa com ou sem cuidado parental e não migradores com fecundação interna não variou em relação à variação ambiental e aos períodos anuais de seca e cheia (NFEC: $F_{3, 46} = 0,809$, $p = 0,49$; NFES: $F_{3, 46} = 0,554$, $p = 0,65$; NFI: $F_{3, 46} = 1,996$, $p = 0,13$). Resultado similar foi constatado para a guilda trófica dos onívoros (ONI: $F_{3, 46} = 0,836$, $p = 0,48$).

A diversidade beta de detritívoros e piscívoros, por outro lado, variou em função da variação das condições físicas dos ambientes da planície (DET: $F_{1, 46} = 7,987$, $p < 0,01$; PIS: $F_{1, 46} = 5,976$, $p = 0,02$). Nesse caso, a heterogeneidade ambiental explicou 14,49% e 10,92% da variação da diversidade beta dessas guildas, respectivamente. Assim, para essas guildas, quanto maior a heterogeneidade ambiental maior a diversidade beta (Figura 3.6 a, b).

Para os herbívoros, tanto a heterogeneidade ambiental ($F_{1, 46} = 8,275$, $p < 0,01$), quanto o período anual de seca e cheia ($F_{1, 46} = 5,194$, $p = 0,03$) influenciaram a variação na diversidade beta, destacando-se que a interação entre as duas variáveis não foi significativa ($F_{1, 46} = 0,833$, $p = 0,37$). A heterogeneidade respondeu por cerca de 13,72% variabilidade da diversidade beta, enquanto que o período anual explicou cerca de 8,61%. Assim, há uma relação positiva entre a variação das condições ambientais e a diversidade beta dos herbívoros (Figura 3.6 c), sendo que a diversidade beta dos herbívoros foi maior nos períodos de cheia do que nos de seca (Figura 3.6 d).

Os valores da diversidade beta das guildas dos migradores de longa distância, dos insetívoros e dos invertívoros, variaram em função da interação entre a heterogeneidade ambiental e o período anuais de seca e cheia (MLFE: $F_{1, 46} = 10,831$, $p < 0,01$; INS: $F_{1, 46} = 4,714$, $p = 0,03$; INV: $F_{1, 46} = 6,445$, $p = 0,01$). Essa interação explicou cerca de 13,80%, 10,58% e 7,96% da variabilidade da diversidade beta dos migradores, invertívoros e insetívoros, respectivamente. Para as guildas dos migradores e dos invertívoros observou-se tendências opostas entre anos de cheias e de estiagem (seca). Assim, nos anos de seca, quanto maior a heterogeneidade ambiental maior a diversidade beta. Já nos de cheia, quanto maior a heterogeneidade ambiental menor a diversidade beta (Figura 3.6 e, g). Para a guilda dos insetívoros, quanto maior a heterogeneidade ambiental menor a diversidade beta, independentemente da ocorrência de grandes cheias (Figura 3.6 g).

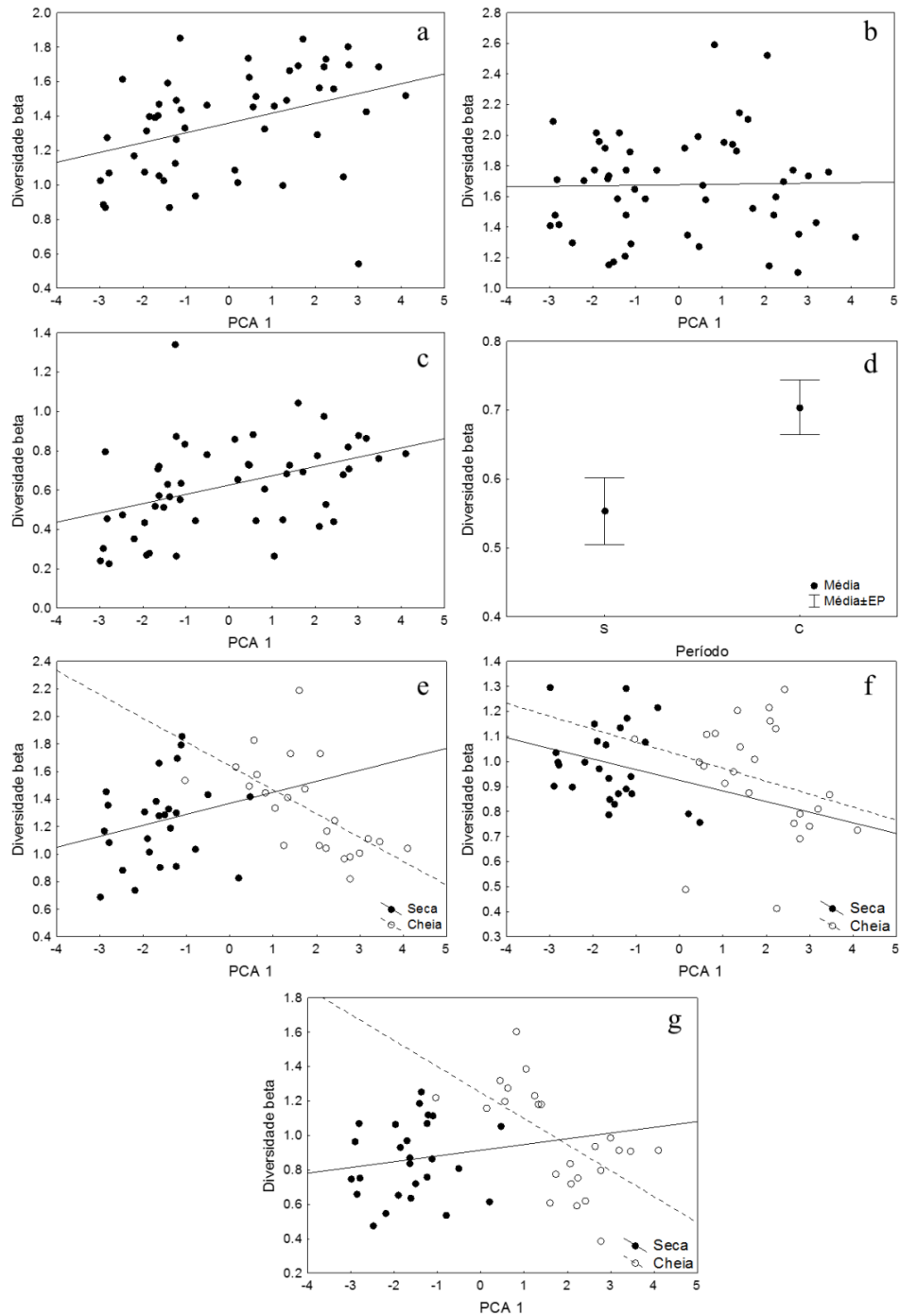


Figura 3.6. Variação da diversidade beta entre as guildas das comunidades de peixes da planície do alto rio Paraná, no período de 2000 até 2012. a: Detritívoros; b: Piscívoros; c e d: Herbívoros; e: Migradores; f: Insetívoros; g: Invertívoros. Seca: períodos anuais de estiagem; Cheia: períodos anuais com grandes cheias.

3.4 DISCUSSÃO

Nesse estudo foi observado que a heterogeneidade ambiental e períodos anuais secos e de cheias apresentam efeitos variados sobre a diversidade beta taxonômica ou por guildas. Embora haja uma quantidade considerável de evidências sobre a relação positiva entre diversidade beta e a heterogeneidade ambiental (e.g., Bini et al. 2014), ou a relação negativa entre esse atributo da diversidade e as cheias (e.g., Bozelli et al. 2015), esses padrões podem não ser a regra para os diversos grupos de organismos (Heino et al. prelo) ou para conjuntos de espécies de uma assembleia, agrupadas conforme suas estratégias de vida.

A diversidade beta da matriz taxonômica e de várias guildas não foi determinada pela heterogeneidade ambiental ou pelos períodos anuais de seca e cheia. Isso implica que, com o aumento da variação das condições ambientais, não há trocas significativas de espécies entre as comunidades avaliadas. Esse resultado não era esperado, visto o arcabouço teórico apresentando evidências contrárias aos resultados encontrados (Thomaz et al. 2007, Bozelli et al. 2015). Entretanto, outros processos também podem causar a variação na diversidade beta. Mecanismos com efeitos antagônicos, atuando sob subconjuntos de espécies distintos, de uma mesma assembleia, podem se anular e produzir padrões aleatórios em uma escala ampla (como na matriz taxonômica; Boschilia et al. 2008, Caruso et al. 2011). Contudo, não é possível descartar o fato de que outros mecanismos, como processos estocásticos ou interações biológicas, possam influenciar a possibilidade de colonização das assembleias de um sistema (Hubbell 2001, Nabout et al. 2009, Ortega et al. 2015, Heino et al. prelo). A sequência de chegada ou morte de indivíduos das espécies em uma comunidade pode ser independente de gradientes ambientais, e mesmo assim, pode determinar a composição dessas comunidades (Hubbell 2001). Interações biológicas, como a predação e a competição, também podem influenciar a composição de uma comunidade. Dessa maneira, interações entre espécies competitivamente similares ou gradientes intensos de predação podem levar aquelas espécies que são presas ou apresentam um baixo desempenho competitivo, a exclusões competitivas (Gause 1934) ou extinções locais (Piana et al. 2006, Englund et al. 2009).

É esperado que com o aumento da heterogeneidade ambiental, a diversidade biológica seja aumentada (Bini et al. 2014, Heino et al. 2015). Essa relação é esperada devido, no mínimo a dois mecanismos. O mais evidente é que, com o aumento da heterogeneidade ambiental, há um aumento na diversidade de condições do ambiente (Heino et al. prelo), com

maior probabilidade do nicho de um maior número de espécies ser contemplado nessa gama de condições ambientais (Hutchinson 1957). Segundo, com a maior heterogeneidade é possível que exista uma quantidade ou diversidade de recursos (Bini et al. 2014, Heino et al. 2015a, prelo), favorecendo a exploração desses recursos por um maior número de espécies ou por grupos distintos de espécies. Aa guilda de piscívoros, dos detritívoros e dos herbívoros seguiram essa tendência, na qual com o aumento da heterogeneidade houve um aumento na diversidade beta.

Para os herbívoros a diversidade beta foi maior no período de cheia do que nos de seca. Essa relação é oposta a evidenciada para outros grupos, como zooplâncton, em planícies de inundação da Amazônia (Bozelli et al. 2015). Esse grupo, que conta com apenas nove espécies, contempla estratégias reprodutivas e níveis de tolerância distintos às condições ambientais (*Schizodon* sp., *Brycon orbignyanus*, *Piaractus mesopotamicus*). Condições extremas, esperadas em função de processos heterotróficos intensos durante anos de cheias prolongadas em parte dos ambientes (lagoas), poderiam atuar como filtros para parte das espécies, sobrepondo ao efeito homogeneizador.

Para os migradores e invertívoros a relação entre diversidade beta e heterogeneidade foi mediada pelo período anuais de seca e cheia. Em anos em que as cheias foram incipientes ou nulas, a diversidade beta aumentou com o aumento da heterogeneidade ambiental, enquanto naqueles com cheias relevantes essa relação foi inversa. Como mencionado, é possível que, de modo geral, com o aumento da heterogeneidade haja um aumento da disponibilidade de recursos disponíveis ou de diversas condições que suportem uma maior diversidade de espécies (Hutchinson 1957, Bini et al. 2014, Heino et al. 2015). Contudo, a inundação sazonal prolongada da planície de inundação, pode sobrepor o efeito da heterogeneidade sobre a diversidade beta. Com o aumento do nível do rio, há a conexão de lagoas sazonalmente isoladas e uma homogeneização de condições ambiental e de biota (Thomaz et al. 2007). Essa homogeneização leva a uma redução na diversidade beta, pois as comunidades tornam-se mais similares (Thomaz et al. 2007, Bozelli et al. 2015). Os regimes sazonais de seca e cheia atuam como um mecanismo que permite a dispersão entre os diversos ambientes para alguns grupos de espécies, como evidenciado para os migradores e invertívoros. Assim, a conexão dos ambientes da planície de inundação permite que etapas reprodutivas possam ser completadas ou que as espécies explorem outros locais para obtenção de alimento (Agostinho et al. 2004).

Um resultado inesperado foi a relação negativa entre a diversidade beta de insetívoros com o aumento da heterogeneidade ambiental, mesmo entre amostras em anos com cheias incipientes ou nulas (seca). Na composição específica dessa guilda foi observada uma grande proporção de espécies de pequeno porte, como gimnotídeos e pequenos caracídeos, que compõem grande parte das espécies forrageiras da planície, em geral associados a bancos de macrófitas flutuantes (ex: *Eigenmannia* spp., *Gymnotus* spp. e *Astyanax* spp.). Essas espécies são presas comuns de piscívoros de maior porte (Luz-Agostinho et al. 2008). A elevada e prolongada pressão de predação nos anos de seca podem interferir no padrão esperado de aumento na diversidade beta, com o aumento da heterogeneidade ambiental. Além disso, a proliferação exacerbada de bancos de macrófitas, em todos os ambientes da planície, em anos de estiagem, pode se sobrepor aos efeitos da heterogeneidade ambiental para as espécies dessa guilda e estar associada a esse padrão inesperado.

Evidências de diferenças entre as respostas da matriz taxonômica e as matrizes funcionais, constatadas nesse estudo, são decorrentes do refinamento na análise quando considerado os traços ecológicos das espécies. As análises funcionais diminuem o efeito de fatores que não contribuem para explicar os mecanismos ecológicos subjacentes de um grupo de espécies determinado, e realçam os fatores que influenciam mais evidentemente a comunidade. É recomendável o uso da abordagem funcional já que esta permite realizar inferências sobre a resposta das comunidades biológicas, derivadas de variações ambientais, sejam estas naturais ou por efeito de ação antrópica (Hoeinghaus et al. 2007, Cianciaruso et al. 2009, Villéger et al. 2010). Embora muitos trabalhos mostrem a relação positiva entre a diversidade beta e a heterogeneidade ambiental, esta relação não deve ser generalizada para todas as regiões nem grupos de organismos (Heino et al. prelo), visto que são possíveis respostas inversas ou ausentes, como demonstrados.

REFERÊNCIAS

- Agostinho, A.A, L.C. Gomes, S Veríssimo & E.K. Okada. 2004. Flood regime, dam regulation and fish in the Upper Paraná River: effects on assemblage attributes, reproduction and recruitment. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 14: 11–19
- Al-Shami, S. A., J. Heino, M.R Che Salmah, A.H. Ahmad, S.A. Hamid e M.R. Madrus. 2013. Drivers of beta diversity of macroinvertebrate communities in tropical forest streams. *Freshwater Biology*, 58: 1126–1137.
- Anderson, M. J., Ellingsen, K. E., McArdle, B. H. 2006. Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology Letters*, 9: 683–693.
- Anderson, M. J., Crist, T. O., Chase, J. M., Vellend, M., Inouye, B. D., Freestone, A. L., Sanders, N. J., Cornell, H. V., Comita, L. S., Davies, K. F., Harrison, S. P., Kraft, N. J. B., Stegen, J. C., Swenson, N. G. 2011. Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 14: 19–28.
- Baselga, A., Orme, C. D. L. 2012. betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 3: 808–812.
- Bini, L. M., Landeiro, V. L., Padial, A. A., Siqueira, T., Heino, J. 2014. Nutrient enrichment is related to two facets of beta diversity for stream invertebrates across the United States. *Ecology*, 95(6): 1569–1578.
- Bonecker, C. C., Simões, N. D., Minte-Vera, C. V., Lansac-Tôha, F. A., Machado Velho, L. F., Agostinho, A. A. 2013. Temporal changes in zooplankton species diversity in response to environmental changes in an alluvial valley. *Limnologica*, 43: 114–121.
- Borges, P. A. F., Train, S. 2009. Phytoplankton diversity in the Upper Paraná River floodplain during two years of drought (2000 and 2001). *Brazilian Journal of Biology*, 69(2, Suppl.): 637-647.
- Boschilia, S. M., Oliveira, E. F., Thomaz, S. M. 2008. Do aquatic macrophytes co-occur randomly? An analysis of null models in a tropical floodplain. *Oecologia*, 156: 203–214.
- Bozelli, R.L., Thomaz, S.M., Padial, A.A., Lopes, P.M., Bini, L.M. prelo. Floods decrease zooplankton beta diversity and environmental heterogeneity in an Amazonian floodplain system. *Hydrobiologia*, DOI: 10.1007/s10750-015-2209-1.
- Calderón-Patrón, J. M., Moreno, C. E., Zuria, I. 2012. La diversidad beta: medio siglo de avances. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83: 879–891.
- Caruso, T., Chan, Y., Lacap, D. C., Lau, M. C. Y., McKay, C. P., Pointing, S. B. 2011. Stochastic and deterministic processes interact in the assembly of desert microbial communities on a global scale. *The ISME Journal*, 5: 1406–1413.
- Chase, J.M. 2010. Stochastic Community Assembly Causes Higher Biodiversity in More Productive Environments. *Science*, Vol 328.
- Cianciaruso, M. V., Silva, I. A., Batalha, M. A. 2009. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotropica*, 9(3): 93-103.
- De Bie, T., De Meester, L., Brendonck, L., Martens, K., Goddeeris, B., Ercken, D., Hampel, H., Denys, L., Vanhecke, L., Van der Gucht, K., Van Wichelen, J., Vyverman, W. e

- S.A.J Declerck. 2012. Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecology Letters*, 15 : 740–747.
- Englund, G., Johansson, F., Olofsson, P., Salonsaari, J., Öhman, J. 2009. Predation leads to assembly rules in fragmented fish communities. *Ecology Letters*, 12: 663–671.
- Gause, G. F. 1934. Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence. *Science*, 79: 16–17.
- Da Graça, W.J e C.S. Pavanelli. 2007. Peixes Da Planície De Inundação Do Alto Rio Paraná E Áreas Adjacentes. Eduem – Editora da Universidade Estadual de Maringá 257 p.
- Hahn, NS, AA. Agostinho e R. Goitein. 1997. Feeding ecology of curvina *Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840) (Osteichthyes, Perciformes) in the Itaipu Reservoir and Porto Rico floodplain. *Acta Limnologica Brasiliensis*, São Paulo, v. 9, p. 11-22.
- Hahn, NS., R Fugi, IF. Andrian. 2004. Trophic ecology of the fish assemblages. In: Thomaz, SM.; AA. Agostinho, NS. Hahn, N. S. (Ed.). *The Upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. Leiden, The Netherlands: Backhuys Publishers, 2004. p. 247-269.
- Heino, H., Melo, A. S., Bini, L. M. 2015. Reconceptualising the beta diversity-environmental heterogeneity relationship in running water systems. *Freshwater Biology*, 60: 223–235.
- Heino, J. 2001. Regional gradient analysis of freshwater biota: do similar biogeographic patterns exist among multiple taxonomic groups? *Journal of Biogeography*, 28: 69–76.
- Heino, J. 2013. Environmental heterogeneity, dispersal mode, and co-occurrence in stream macroinvertebrates. *Ecology and Evolution* 3(2): 344–355
- Heino, J., Melo, A. S., Bini, L. M., Altermatt, F., Al-Shami, S. A., Angeler, D. G., Bonada, N., Brand, C., Callisto, M., Cottenie, K., Dangles, O., Dudgeon, D., Encalada, A., Göthe, E., Grönroos, M., Hamada, N., Jacobsen, D., Landeiro, V. L., Ligeiro, R., Martins, R. T., Miserendino, M. L., Rawi, C. S. M., Rodrigues, M. E., Roque, F. O., Sandin, L., Schmera, D., Sgarbi, L. F., Simaika, J. P., Siqueira, T., Thompson, R. M., Townsend, C. R. prelo. A comparative analysis reveals weak relationships between ecological factors and beta diversity of stream insect metacommunities at two spatial levels. *Ecology and Evolution*, DOI: 10.1002/ece3.1439
- Hoeinghaus, D.J., K.O. Winemiller, e J.S. Birnbaum. 2007. Local and regional determinants of stream fish assemblage structure: inferences based on taxonomic vs. functional groups. *Journal of Biogeography* 34:324–338.
- Hubbell, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton: Princeton University Press, 375 p.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22: 415-427.
- Jackson, D. A. 1993. Stopping rules in Principal Components Analysis: a comparison of heuristical and statistical approaches. *Ecology*, 74(8): 2204–2214.

- Junk et al. 2014. Brazilian wetlands: their definition, delineation, and classification for research, sustainable management, and protection. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 24: 5-22.
- Kikkawa, D. e J. Anderson. 1986. *Community ecology: pattern and process*. Blackwell Scientific Publications, Science - 432 p
- Koleff, P., Gaston, K. 2002. The relationships between local and regional species richness and spatial turnover. *Global Ecology and Biogeography*, 11: 363–375.
- Koleff, P., Gaston, K. J., Lennon, J. J. 2003. Measuring beta diversity for presence–absence data. *Journal of Animal Ecology*, 72: 367–382.
- Lansac-Tôha, F. A., Bonecker, C. C., Velho, L. F. M., Simões, N. R., Dias, J. D., Alves, G. M., Takahashi, E. M. 2009. Biodiversity of zooplankton communities in the Upper Paraná River floodplain: interannual variation from long-term studies. *Brazilian Journal of Biology*, 69(2, Suppl.): 539-549.
- Legendre, P., Legendre, L. 1998. *Numerical ecology*. Amsterdam: Elsevier, 853 p.
- Leprieur, F., Olden, J. D., Lek, S., Brosse, S. 2009. Contrasting patterns and mechanisms of spatial turnover for native and exotic freshwater fish in Europe. *Journal of Biogeography*, 36: 1899–1912.
- Lévêque, C., Oberdorff, T., Paugy, D., Stiassny, M. L. J., Tedesco, P. A. 2008. Global diversity of fish (Pisces) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595: 545-567.
- Luz-Agostinho, K. D. G., Agostinho, A. A., Gomes, L. C., Júlio-Jr., H. F. 2008. Influence of flood pulses on diet composition and trophic relationships among piscivorous fish in the upper Paraná River floodplain. *Hydrobiologia*, 607: 187-198.
- Focusing on variation: methods and applications of the concept of beta diversity in aquatic ecosystems. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 23(3): 318-331.
- Nabout, J. C., Siqueira, T., Bini, L. M., Nogueira, I. S. 2009. No evidence for environmental and spatial processes in structuring phytoplankton communities. *Acta Oecologica*, 35: 720-726.
- Nekola, J.C e McGill, B.J. 2014. Scale dependency in the functional form of the distance decay relationship. *Ecography*, 37: 309-320.
- Oliveira, A. G., Suzuki, H. I., Gomes, L. C., Agostinho, A. A. 2015. Interspecific variation in migratory fish recruitment in the Upper Paraná River: effects of the duration and timing of floods. *Environmental Biology of Fishes*, 98: 1327-1337.
- Ortega, J. C. G., Dias, R. M., Petry, A. C., Oliveira, E. F., Agostinho, A. A. 2015. Spatio-temporal organization patterns in the fish assemblages of a Neotropical floodplain. *Hydrobiologia*, 745: 31-41.
- Padial, A. A., Ceschin, F., Declerck, S. A. J., De Meester, L., Bonecker, C. C., Lansac-Tôha, F., Rodrigues, L., Rodrigues, L. C., Train, S., Velho, L. F. M., Bini, L. M. 2014.

- Dispersal ability determines the role of environmental, spatial and temporal drivers of metacommunity structure. *PLoS ONE*, 9: e111227.
- Piana, P. A., Gomes, L. C., Agostinho, A. A. 2006. Comparison of predator–prey interaction models for fish assemblages from the neotropical region. *Ecological Modelling*, 192: 259–270.
- Souza Filho, E. E. 2009. Evaluation of the Upper Paraná River discharge controlled by reservoirs. *Brazilian Journal of Biology*, 69: 707–716.
- Souza- Filho, E. E., Stevaux, J. C. 1997. Geologia e geomorfologia do complexo rio Baía, Curutuba, Ivinhema. Em: *A planície de inundação do rio Paraná: Aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos*. Vazzoler, A. E., Agostinho, A. A., Hahn, N. S. (Eds.). Maringá: Eduem. 460 p.
- Suzuki, H. I., F. M. Pelicice, E. A. Luiz, J. D. Latini & A. A. Agostinho, 2004. Reproductive strategies of the fish community of the Upper Parana´ river floodplain. In Agostinho, A. A., L. Rodrigues, L. C. Gomes, S. M. Thomaz & L. E. Miranda (eds), *Structure and Functioning of the Parana´ River and Its Floodplain: LTER - Site 6 - (PELD sítio 6)*. EDUEM, Maringá: 125–130.
- Swenson, N., P. Anglada-Cordero e JA. Barone. 2011. Deterministic tropical tree community turnover: evidence from patterns of functional beta diversity along an elevational gradient *Proc. R. Soc. B* 278, 877–884.
- Thomaz, S. M., Bini, L. M., Bozelli, R. L. 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia*, 579: 1-13.
- Thomaz, S. M., Carvalho, P., Padial, A. A., Kobayashi, J. T. 2009. Temporal and spatial patterns of aquatic macrophyte diversity in the Upper Paraná River floodplain. *Brazilian Journal of Biology*, 69(2, Suppl.): 617-625.
- Tondato, K. K., Suárez, Y. R. 2010. Temporal changes in fish species composition of headwater streams of the upper Paraguay and Paraná basins, Brazil. *Acta Scientiarum: Biological Sciences*, 32(3): 279-284.
- Vazzoler, AE, AA. Agostinho e NS. Hahn,. 1997. *A Planície de inundação do Alto Rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e sócio-econômicos*. Editora da Universidade Estadual de Maringá, Maringá
- Villéger, S., Miranda, J. R., Hernández, D. F., Mouillot, D. 2010. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications*, 20(6): 1512-1522.
- Winemiller, K.O. e D.B Jepsen. 1998. Effects of seasonality and fish movement on tropical river food webs. *Journal of Fish Biology* (1998) 53 (Supplement A), 267–296. Article No. jb980832

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A dispersão é um fator determinante no controle da estrutura das assembleias de peixes, dos ambientes encontrados na planície de inundação do alto rio Paraná. Esta dispersão é possível pela conectividade existente entre os *habitat*, pois fornece aos peixes, vias de fluxo que lhes permitem o deslocamento de um biótopo a outro. No caso das planícies de inundação tropicais, essa conectividade depende da variação sazonal do ciclo hidrológico através do pulso de inundação. Essa variação sazonal da conectividade tem efeitos diferenciais nos diferentes grupos de organismos que habitam a planície, segundo suas características ecológicas. No caso das assembleias de peixes, as espécies têm sincronizado suas estratégias reprodutivas, assim como os hábitos de alimentação, em função das condições geradas em cada momento do ciclo hidrológico. A resposta das espécies depende de traços ecológicos relacionados tanto com a reprodução e a alimentação. Encontrou-se que as assembleias de peixes da planície, respondem pouco ao controle do efeito da variação ambiental isoladamente, e sim é influenciada pela variação dessas condições ambientais em uma escala temporal e espacial que é mediada pelo pulso de inundação. Por meio dos resultados obtidos sugere-se a aplicabilidade deste estudo como uma importante ferramenta para a criação de políticas de manejo e conservação de biodiversidade de ecossistemas afetados pela construção e operação de barragens, diminuindo seu efeito negativo nas assembleias de peixes. A classificação em guildas tróficas e reprodutivas possibilitou conhecer a resposta às variações ambientais derivadas da presença da barragem, considerando as características ecológicas de cada uma delas, que permitirão identificar quais delas poderão servir de indicadoras do efeito das mudanças das condições naturais do sistema, o que maximiza o investimento de tempo e recursos.

APÊNDICE A - Lista de espécies analisadas com, guilda trófica e reprodutiva e referências usadas para a classificação

Ordem	Família	Espécie	GT	GR	Referências
Myliobatiformes	Potamotrygonidae	<i>Potamotrygon cf. falkneri</i>	Inv	NFI	Da Graça e Pavanelli, 2007; Suzuki et al. 2004b
Myliobatiformes	Potamotrygonidae	<i>Potamotrygon cf. motoro</i>	Inv	NFI	Hahn et al. 2004, Galvis et al., 2007a e Galvis et al. 2007b; Suzuki et al. 2004b
Myliobatiformes	Potamotrygonidae	<i>Potamotrygon sp.</i>	Inv	NFI	
Characiformes	Parodontidae	<i>Apareiodon affinis</i>	D	NFES	Hahn et al. 2004; Suzuki et al. 2004b
Characiformes	Parodontidae	<i>Parodon nasus</i>	D	NFES	Meschiatti e Arcifa 2009; Suzuki et al. 2004b
Characiformes	Curimatidae	<i>Cyphocharax modestus</i>	D	NFES	Meschiatti e Arcifa 2009; Hahn et al. 2004; Suzuki et al. 2004b
Characiformes	Curimatidae	<i>Cyphocharax nagelii</i>	D	NFES	Meschiatti e Arcifa 2009; Hahn et al. 2004; Suzuki et al. 2004b
Characiformes	Curimatidae	<i>Steindachnerina brevipinna</i>	D	NFES	Hahn et al. 2004; Hahn et. Al. 1998; Meschiatti e Arcifa 2009; Abujanra et al., 2009; Suzuki et al. 2004b
Characiformes	Curimatidae	<i>Steindachnerina insculpta</i>	D	NFES	Hahn et al. 2004; Hahn et. Al. 1998; Meschiatti e Arcifa 2009; Abujanra et al., 2009; Suzuki et al. 2004b
Characiformes	Curimatidae	<i>Steindachnerina spp.</i>	D	NFES	Suzuki et al. 2004b
Characiformes	Prochilodontidae	<i>Prochilodus lineatus</i>	D	MLFE	Novakowski et al. 2008; Hahn et al. 2004, Meschiatti e Arcifa 2009; Hahn et. Al. 1998; Suzuki et al. 2004b
Characiformes	Anostomidae	<i>Leporellus vittatus</i>	I	NFES	Hahn et al. 2004; segatti et. al 1998; Suzuki et al. 2004a
Characiformes	Anostomidae	<i>Leporinus elongatus</i>	O	MLFE	Segatti et. al 1998; Meschiatti e Arcifa 2009; Suzuki et al. 2004 ^a
Characiformes	Anostomidae	<i>Leporinus friderici</i>	O	NFES	Hahn et al. 2004; Meschiatti e Arcifa 2009; Segatti et. Al 1998; Abujanra et al., 2009; Suzuki et al. 2004a
Characiformes	Anostomidae	<i>Leporinus lacustris</i>	O	NFES	Isaac 2013; Meschiatti e Arcifa 2009; Suzuki et al. 2004a
Characiformes	Anostomidae	<i>Leporinus macrocephalus</i>	O	MLFE	Da Graça e Pavanelli, 2007; Suzuki et al. 2004a
Characiformes	Anostomidae	<i>Leporinus obtusidens</i>	O	MLFE	Adrian et al., 1994 em Da Graça e Pavanelli, 2007; Hahn et. Al. 1998; Suzuki et al. 2004a

Ordem	Família	Espécie	GT	GR	Referências
Characiformes	Anostomidae	<i>Leporinus octofasciatus</i>	O	NFES	Isaac 2013; Hahn et. Al. 1998; Meschiatti e Arcifa 2009; Suzuki et al. 2004 ^a
Characiformes	Anostomidae	<i>Leporinus striatus</i>	O	NFEC	Hahn et. Al 1998; Meschiatti e Arcifa 2009
Characiformes	Anostomidae	<i>Schizodon altoparanae</i>	H	NFES	Ferretti et al., 1996 em Da Graça e Pavanelli, 2007; Hahn et. Al. 1998; Suzuki et al. 2004b
Characiformes	Anostomidae	<i>Schizodon borelli</i>	H	NFES	Ferretti et al., 1996 em Da Graça e Pavanelli, 2007; Hahn et. Al. 1998; Suzuki et al. 2004b
Characiformes	Anostomidae	<i>Schizodon nasutus</i>	H	NFES	Andrade, P. M. e FM. Braga, 2005; Hahn et al. 2004; Hahn et. Al. 1998; Meschiatti e Arcifa 2009; Suzuki et al. 2004b
Characiformes	Anostomidae	<i>Schizodon</i> sp.	H	NFES	Andrade, P. M. e FM. Braga, 2005; Hahn et al. 2004; Hahn et. Al. 1998; Meschiatti e Arcifa 2009; Suzuki et al. 2004b
Characiformes	Hemiodontidae	<i>Hemiodus orthonops</i>	D	NFEC	Kawakami de Resende et al. 1998
Characiformes	Characidae	<i>Astyanax aff fasciatus</i>	I	NFES	Meschiatti e Arcifa 2009; Hahn et. Al. 1998; Suzuki et al. 2004b
Characiformes	Characidae	<i>Astyanax aff paranae</i>	I	NFES	Meschiatti e Arcifa 2009; Suzuki et al. 2004b
Characiformes	Characidae	<i>Astyanax altiparanae</i>	I	NFES	Hahn et al. 2004; Meschiatti e Arcifa 2009; Suzuki et al. 2004b
Characiformes	Characidae	<i>Astyanax schubarti</i>	H	NFES	Meschiatti e Arcifa 2009; Hahn et al. 2004; Suzuki et al. 2004b
Characiformes	Characidae	<i>Bryconamericus stramineus</i>	H	NFES	Hahn et al. 2004; Suzuki et al. 2004b
Characiformes	Characidae	<i>Galeocharax knerii</i>	P	NFES	Hahn et. Al. 1998; Hahn et al. 2004; Suzuki et al. 2004b
Characiformes	Characidae	<i>Hyphessobrycon aff iheringi</i>	O	NFES	Schneider et al, 2011; Barreto e Aranha, 2006
Characiformes	Characidae	<i>Moenkhausia aff intermedia</i>	O	NFES	Isaac 2013; Vazzoler e Menezes, 1992
Characiformes	Characidae	<i>Moenkhausia gracilima</i>	O	NFES	Isaac 2013
Characiformes	Characidae	<i>Moenkhausia intermedia</i>	O	NFES	Isaac 2013; Suzuki et al. 2004a
Characiformes	Characidae	<i>Oligosarcus pintoii</i>	P	NFES	Rota et al., 2006; Malabarba et al. 2013
Characiformes	Characidae	<i>Psellogramus kennedyi</i>	O	NFES	Corrêa et al., 2011

Ordem	Família	Espécie	GT	GR	Referências
Characiformes	Characidae	<i>Roeboides descalvadensis</i>	O	NFES	isaac 2013; Suzuki et al. 2004b
Characiformes	Characidae	<i>Brycon hilarii</i>	O	MLFE	Baumgartner et al., 2012; Sanches e Galetti Jr, 2007
Characiformes	Characidae	<i>Brycon orbignyanus</i>	H	MLFE	Suzuki et al. 2004b
Characiformes	Bryconidae	<i>Salminus brasiliensis</i>	P	MLFE	Hahn et al. 2004; Meschiatti e Arcifa 2009; Abujanra et al., 2009; Suzuki et al. 2004b
Characiformes	Bryconidae	<i>Salminus hilarii</i>	P	MLFE	Meschiatti e Arcifa 2009; Suzuki et al. 2004b
Characiformes	Serrasalmididae	<i>Colossoma macropomum</i>	O	MLFE	Hahn et al. 2004; Galvis et al., 2006; Vieira et al., 1999
Characiformes	Serrasalmididae	<i>Metynnis lippincottianus</i>	O	NFES	Isaac 2013
Characiformes	Serrasalmididae	<i>Myleus tiete</i>	H	NFES	Hahn et al. 2004; Meschiatti e Arcifa 2009; Suzuki et al. 2004b
Characiformes	Serrasalmididae	<i>Piaractus mesopotamicus</i>	H	MLFE	Hahn et. Al. 1998; Kawakami de Resende et al. 1998; Hahn et al. 2004; Suzuki et al. 2004b
Characiformes	Serrasalmididae	<i>Serrasalmus maculatus</i>	P	NFEC	Almeida et al., 1996 em Da Graça e Pavanelli, 2007; Meschiatti e Arcifa 2009; Abujanra et al., 2009; Suzuki et al. 2004b
Characiformes	Serrasalmididae	<i>Serrasalmus marginatus</i>	P	NFEC	Almeida et al., 1996 em Da Graça e Pavanelli, 2007; Hahn et. Al. 1998; Meschiatti e Arcifa 2009; Abujanra et al., 2009; Suzuki et al. 2004b
Characiformes	Acestrochynchidae	<i>Acestrorhynchus lacustris</i>	P	NFES	Hahn et al. 2004; Hahn et. Al. 1998; Meschiatti e Arcifa 2009; Abujanra et al., 2009 ; Galvis et. Al 2006; Suzuki et al. 2004b
Characiformes	Acestrochynchidae	<i>Acestrorhynchus pantaneiro</i>	P	NFES	Meurer e Zaniboni-Filho, 2012
Characiformes	Cynodontidae	<i>Rhaphiodon vulpinus</i>	P	MLFE	Hahn et al. 2004; Hahn et. Al. 1998; Abujanra et al., 2009; Lassala e Renesto, 2007
Characiformes	Erythrinidae	<i>Erythrinus erythrinus</i>	P	NFEC	Hahn et al. 2004; Suzuki et al. 2004b
Characiformes	Erythrinidae	<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i>	P	NFEC	Hahn et al. 2004; Meschiatti e Arcifa 2009; Abujanra et al., 2009; Suzuki et al. 2004b
Characiformes	Erythrinidae	<i>Hoplias</i> sp.1	P	NFEC	Hahn et al. 2004; Suzuki et al. 2004b
Characiformes	Erythrinidae	<i>Hoplias</i> sp.2	P	NFEC	Hahn et al. 2004; Bulla et al., 2011

Ordem	Família	Espécie	GT	GR	Referências
Characiformes	Erythrinidae	<i>Hoplias</i> sp.3	P	NFEC	Hahn et al. 2004
Characiformes	Erythrinidae	<i>Hoplias</i> spp.	P	NFEC	Hahn et al. 2004
Siluriformes	Callichthyidae	<i>Callichthys callichthys</i>	O	NFEC	Malabraba et al., 2013; Hahn et al. 2004; Galvis et al., 2007a; Suzuki et al. 2004b
Siluriformes	Callichthyidae	<i>Leptoplosternum pectorale</i>	O	NFEC	Isaac 2013
Siluriformes	Callichthyidae	<i>Hoplosternum littorale</i>	Inv	NFEC	Isaac 2013; Nakatani et al 2001
Siluriformes	Loricariidae	<i>Hypostomus aff hermanni</i>	D	NFEC	Meschiatti e Arcifa 2009
Siluriformes	Loricariidae	<i>Hypostomus albopunctatus</i>	D	NFEC	Hahn et al. 2004; Lassala e Renesto, 2007
Siluriformes	Loricariidae	<i>Hypostomus ancistroides</i>	D	NFEC	Hahn et al. 2004; Suzuki et al. 2004a
Siluriformes	Loricariidae	<i>Hypostomus cochliodon</i>	D	NFEC	Hahn et al. 2004; Lassala e Renesto, 2007
Siluriformes	Loricariidae	<i>Hypostomus commersoni</i>	D	NFEC	Hahn et al. 2004; Lowe McConnel, 1999
Siluriformes	Loricariidae	<i>Hypostomus microstomus</i>	D	NFEC	Hahn et al. 2004; Suzuki et al. 2004b
Siluriformes	Loricariidae	<i>Hypostomus regani</i>	D	NFEC	Hahn et al. 2004; Suzuki et al. 2004a
Siluriformes	Loricariidae	<i>Hypostomus</i> spp.	D	NFEC	Hahn et al. 2004; Suzuki et al. 2004a
Siluriformes	Loricariidae	<i>Hypostomus strigaticeps</i>	D	NFEC	Hahn et al. 2004; Takahashi et al., 2008
Siluriformes	Loricariidae	<i>Hypostomus ternetzi</i>	D	NFEC	Hahn et al. 2004; Nico et al., 2009
Siluriformes	Loricariidae	<i>Loricaria</i> sp.	D	NFEC	
Siluriformes	Loricariidae	<i>Loricariichthys platymetopon</i>	D	NFEC	Hahn et al. 2004; Hahn et. Al. 1998; Abujanra et al., 2009; Suzuki et al. 2004b
Siluriformes	Loricariidae	<i>Loricariichthys rostratus</i>	D	NFEC	Hahn et al. 2004; Suzuki et al. 2004b
Siluriformes	Loricariidae	<i>Megalancistrus parananus</i>	D	NFEC	Hahn et al. 2004; Suzuki et al. 2004b
Siluriformes	Loricariidae	<i>Pterygoplichthys ambrosettii</i>	D	NFEC	Lassala e Renesto, 2007
Siluriformes	Heptapteridae	<i>Rhinelepis aspera</i>	D	NFEC	Hahn et. Al. 1998; Abujanra et al., 2009; Suzuki et al. 2004b
Siluriformes	Heptapteridae	<i>Pimelodella avanhandavae</i>	Inv	NFES	Hahn et al. 2004
Siluriformes	Heptapteridae	<i>Pimelodella gracilis</i>	Inv	NFES	Hahn et al. 2004
Siluriformes	Heptapteridae	<i>Pimelodella</i> sp.	Inv	NFES	

Ordem	Família	Espécie	GT	GR	Referências
Siluriformes	Heptapteridae	<i>Pimelodella taenioptera</i>	Inv	NFES	Hahn et al. 2004
Siluriformes	Pimelodidae	<i>Rhamdia quelen</i>	P	NFES	Hahn et al. 2004; Langeani et al., 2005; Malabarba et al., 2013; Suzuki et al. 2004b
Siluriformes	Pimelodidae	<i>Clarias gariepinus</i>	O	NFEC	De Moor e Bruton, 1988; Lassala e Renesto, 2007
Siluriformes	Pimelodidae	<i>Hemisorubim platyrhynchos</i>	P	MLFE	Hahn et al. 2004; Hahn et. Al. 1998; Ziober et al., 2012
Siluriformes	Pimelodidae	<i>Pimelodus cf. argenteus</i>	O	NFES	Novakowski et al., 2008
Siluriformes	Pimelodidae	<i>Pimelodus maculatus</i>	O	MLFE	Hahn et. Al. 1998; Hahn et al. 2004; Andrade, PM. e FM. Braga, 2005; Vazzoler e Menezes, 1992; Suzuki et al. 2004a
Siluriformes	Pimelodidae	<i>Pimelodus micróstoma</i>	Inv	NFES	Velludo, 2011
Siluriformes	Pimelodidae	<i>Pimelodus misteriosus</i>	O	NFES	Hahn et al. 2004; Galvis et al., 2006; Galvis et al., 2007a; Galvis et al., 2007b
Siluriformes	Pimelodidae	<i>Pimelodus ornatos</i>	O	MLFE	Hahn et al. 2004; Hahn et. Al. 1998; Suzuki et al. 2004a
Siluriformes	Pimelodidae	<i>Pimelodus spp.</i>	O	NFES	
Siluriformes	Pimelodidae	<i>Pinirampus pirinampu</i>	P	MLFE	Hahn et al. 2004; Hahn et. Al. 1998; Abujanra et al., 2009; Suzuki et al. 2004b
Siluriformes	Pimelodidae	<i>Hypophthalmus edentatus</i>	Pln	NFES	Galvis et al., 2006; Suzuki et al. 2004b
Siluriformes	Pimelodidae	<i>Iheringichthys labrosus</i>	Inv	NFES	Hahn et al. 2004; Isaac 2013; Suzuki et al. 2004b
Siluriformes	Pimelodidae	<i>Pseudoplatystoma corruscans</i>	P	MLFE	Hahn et al. 2004; Hahn et. Al. 1998; Suzuki et al. 2004b
Siluriformes	Pimelodidae	<i>Sorubim lima</i>	P	MLFE	Hahn et al. 2004; Hahn et. Al. 1998; Abujanra et al., 2009; Galvis et al., 2007a; Suzuki et al. 2004b
Siluriformes	Doraridae	<i>Zungaro jahu</i>	P	MLFE	Hahn et al. 2004; Ziober et al., 2012
Siluriformes	Doraridae	<i>Ossancora eigenmanni</i>	Inv	NFES	Bulla et al., 2011
Siluriformes	Doraridae	<i>Platydoras armatulus</i>	Inv	NFES	Galvis et al., 2007a; Suzuki et al. 2004b
Siluriformes	Doraridae	<i>Pterodoras granulosus</i>	O	MLFE	Gaspar et al. 2002; Hahn et. Al. 1998; Suzuki et al. 2004b
Siluriformes	Doraridae	<i>Rhinodoras dorbignyi</i>	D	NFES	Suzuki et al. 2004b
Siluriformes	Doraridae	<i>Trachydoras paraguayensis</i>	Inv	NFES	Hahn et al. 2004 e Fugi, et., al 2001; Hahn et. Al. 1998; Abujanra et al., 2009; Suzuki et al. 2004b

Ordem	Família	Espécie	GT	GR	Referências
Siluriformes	Auchenipteridae	<i>Ageneiosus inermis</i>	P	NFI	Ferraris Jr., 2003
Siluriformes	Auchenipteridae	<i>Ageneiosus militaris</i>	P	NFI	Hahn et al. 2004; Ferraris Jr., 2003
Siluriformes	Auchenipteridae	<i>Ageneiosus ucayalensis</i>	P	NFI	Hahn et al. 2004; Ferraris Jr., 2003
Siluriformes	Auchenipteridae	<i>Auchenipterus osteomystax</i>	I	NFI	Hahn et al. 2004; Suzuki et al. 2004b
Siluriformes	Auchenipteridae	<i>Trachelyopterus galeatus</i>	O	NFI	Hahn et al. 2004; Hahn et. Al. 1998; Meschiatti e Arcifa 2009; Abujanra et al., 2009; Suzuki et al. 2004b
Gymnotiformes	Gymnotidae	<i>Gymnotus inaequilabiatu</i>	I	NFEC	Abujanra et al., 2009; Bulla et al., 2011
Gymnotiformes	Gymnotidae	<i>Gymnotus pantanal</i>	I	NFEC	Hahn, 2004; Bulla et al., 2011; Winemiller, 1989
Gymnotiformes	Gymnotidae	<i>Gymnotus paraguensis</i>	I	NFEC	Hahn, 2004
Gymnotiformes	Gymnotidae	<i>Gymnotus spp.</i>	I	NFEC	Bulla et al., 2011; Winemiller, 1989
Gymnotiformes	Gymnotidae	<i>Gymnotus sylvius</i>	I	NFEC	Hahn; Fugi; Andrian, 2004; Duke Energy, 2003
Gymnotiformes	Sternopygidae	<i>Eigenmannia trilineata</i>	I	NFES	Malabarba et al., 2013; Suzuki et al. 2004b
Gymnotiformes	Sternopygidae	<i>Eigenmannia virescens</i>	I	NFES	Hahn et. Al. 1998; Suzuki et al. 2004b
Gymnotiformes	Sternopygidae	<i>Rhamphichthys hahni</i>	Inv	NFES	Suzuki et al. 2004b
Gymnotiformes	Rhamphichthyidae	<i>Sternopygus macrurus</i>	I	NFES	Hahn et. Al. 1998; Meschiatti e Arcifa 2009; Hahn et al. 2004; Suzuki et al. 2004b
Gymnotiformes	Hypopomidae	<i>Brachyhypopomus cf. pinnicaudatus</i>	Inv	NFES	Galvis et. Al 2006, Galvis et al., 2007a, Galvis et al., 2007b, Malabarba et al., 2013
Gymnotiformes	Apteronotidae	<i>Apteronotus cf. caudimaculosus</i>	Inv	NFES	Galvis et. Al 2006, Galvis et al., 2007a, Galvis et al., 2007b, Malabarba et al., 2013
Gymnotiformes	Apteronotidae	<i>Apteronotus ellisi</i>	O	NFES	Galvis et. al 2006; Galvis et. al 2007a; Kirschbaum 1979
Gymnotiformes	Apteronotidae	<i>Apteronotus sp.</i>	Inv	NFES	Kirschbaum 1979
Cyprinodontiformes	Poeciliidae	<i>Poecilia reticulata</i>	Inv	NFI	Favorito et al., 2005
Synbranchiformes	Synbranchidae	<i>Synbranchus marmoratus</i>	P	NFES	
Perciformes	Scianidae	<i>Plagioscion squamosissimus</i>	P	NFES	Hahn et al. 1997 em Da Graça e Pavanelli, 2007; Hahn et. al. 1998; Galvis et al., 2006; Abujanra et al., 2009; Suzuki et al. 2004b

Ordem	Família	Espécie	GT	GR	Referências
Perciformes	Cichlidae	<i>Astronotus crassipinnis</i>	P	NFEC	Abujanra et al., 2009; Suzuki et al. 2004b
Perciformes	Cichlidae	<i>Cichla kelberi</i>	P	NFEC	Abujanra et al., 2009; Hahn et al. 2004; Suzuki et al. 2004b
Perciformes	Cichlidae	<i>Cichla piquiti</i>	P	NFEC	Ferraz Luiz et al., 2011; Suzuki et al. 2004b
Perciformes	Cichlidae	<i>Cichla</i> sp.	P	NFEC	Hahn et al. 2004; Lasso, 2004 em Galvis et al., 2007a; Galvis et al., 2006; Galvis et al., 2007b; Ferraz Luiz et al., 2011
Perciformes	Cichlidae	<i>Cichla</i> spp.	P	NFEC	Hahn et al. 2004; Lasso, 2004 em Galvis et al., 2007a; Galvis et al., 2006; Galvis et al., 2007b; Ferraz Luiz et al., 2011
Perciformes	Cichlidae	<i>Cichlasoma paranaense</i>	P	NFEC	Hahn et al. 2004; Suzuki et al. 2004b
Perciformes	Cichlidae	<i>Crenicichla britskii</i>	I	NFEC	Hahn et. al. 1998; Suzuki et al. 2004b
Perciformes	Cichlidae	<i>Crenicichla haroldoi</i>	I	NFEC	Hahn et. al. 1998; Suzuki et al. 2004b
Perciformes	Cichlidae	<i>Crenicichla jaguarensis</i>	P	NFEC	
Perciformes	Cichlidae	<i>Crenicichla niederleinii</i>	I	NFEC	Hahn et. al. 1998
Perciformes	Cichlidae	<i>Geophagus cf. proximus</i>	O	NFEC	Isaac, 2013
Perciformes	Cichlidae	<i>Laetacara araguaiae</i>	Inv	NFEC	Souza Filho e Casatti 2009; Teresa e Freitas, 2011
Perciformes	Cichlidae	<i>Satanoperca pappaterra</i>	Inv	NFEC	Hahn et al. 2004; Suzuki et al. 2004b
Pleuronectiformes	Achiridae	<i>Catathyridium jenynsii</i>	P	NFES	Hahn et. Al. 1998; Suzuki et al. 2004b

REFERENCIAS Apêndice A

- Abujanra, F., AA. Agostinho e NS. Hahn. 2009. Effects of the flood regime on the body condition of fish of different trophic guilds in the Upper Paraná River floodplain. Brazil. *Braz. J. Biol.*, 69(2, Suppl.): 469-479.
- Andrade, PM. e FM. Braga. 2005. Diet and feeding of fish from Grande River, located below the volta grande reservoir, Mg-SP. *Braz. J. Biol.*, 65(3): 377-385.
- Andrian, IF., CRC. Dória, G. Torrente, CML. Ferretti. 1994. Espectro alimentar e similaridade na composição da dieta de quatro espécies de *Leporinus* (Characiformes, Anostomidae) do rio Paraná (22°10'-22°50'S-53°10'-53°40'W), Brasil. *Revista Unimar, Maringá*, v. 16, p. 97-106, (suplemento 3).
- Baumgartner, G., D. Baumgartner, CS. Pavanelli, AG. Bifi, T. Debona e VA. Frana. 2012. Peixes do baixo rio Iguacu. 1. Ed. Maringá: EDUEM. V.1. 196p.
- Barreto, AP. e JM. Aranha. 2006. Alimentação de quatro espécies de Characiformes de um riacho da Floresta Atlântica, Guaraqueçaba, Paraná, Brasil. *Rev. Bras. Zool.* Vol. 23, n.3, pp. 779-788. ISSN 0101-8175.
- Bulla, CK., LC. Gomes, LE. Miranda e AA. Agostinho. 2011. The Ichthyofauna of drifting macrophyte mats in the Ivinhema river, upper Paraná river basin, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 9(2): 403-409
- Da Graça, WJ. e CS. Pavanelli. 2007. Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes. Eduem – Editora da Universidade Estadual de Maringá, 257 p.
- De Moor, I.J. e M.N. Bruton, 1988. Atlas of alien and translocated indigenous aquatic animals in southern Africa. A report of the Committee for Nature Conservation Research National Programme for Ecosystem Research. South African Scientific Programmes Report No. 144. 310 p. Port Elizabeth, South Africa.
- Duke Energy International Geração Paranapanema. Peixes do rio Paranapanema. São Paulo, SP Editora Horizonte 2003.
- Favorito, Sandra E.; Zanata, Angela M. and Assumpcao, Maria I. 2005. A new *Synbranchus* (Teleostei: Synbranchiformes: Synbranchidae) from ilha de Marajó, Pará, Brazil, with notes on its reproductive biology and larval development. *Neotrop. ichthyol.*, vol.3, n.3, pp. 319-328. ISSN 1679-6225.]
- Ferraz, T, M. Velludo, A. Carvalho, JL. Rodrigues e A. Moldenhauer. 2011. Diet, reproduction and population structure of the introduced Amazonian fish *Cichla piquiti* (Perciformes: Cichlidae) in the Cachoeira Dourada reservoir (Paraná River, central Brazil). *Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol. ISSN-0034-7744)* Vol. 59 (2): 727-741, June 2011
- Galvis, G., JI. Mojica, SR. Duque, C. Castellanos, P. Sánchez-Duarte, M. Arce, A. Gutiérrez , LF. Jiménez, M. Santos, S. Vejarano-Rivadeneira, F. Arbeláez, E. Prieto e M. Leiva. 2006. Peces del medio Amazonas. Región de Leticia. Serie de Guías Tropicales de Campo N°5. Conservación Internacional. Editorial Panamericana, Formas e Impresos. Bogotá, Colombia. 548 pp.
- Galvis, G., JI. Mojica, SR. Duque, C. Castellanos, P. Sánchez -Duarte, M. Arce, AL Gutiérrez, LF. Jiménez, M. Santos, S. Vejarano -Rivadeneira, F. Arbeláez, E. Prieto e M. Leiva. 2006. Peces del medio Amazonas. Región de Leticia. Serie de

- Guías Tropicales de Campo N°5. Conservación Internacional. Editorial Panamericana, Formas e Impresos. Bogotá, Colombia. 548 p.
- Galvis, G., JI. Mojica, F. Provenzano, C. Lasso, DT. Taphorn, R. Royero, C. Castellanos, AL. Gutiérrez-Cortés, MA. Gutiérrez, Y. López, Mesa, L. M., Sánchez-Duarte, P. e Cipamocha, C. A. 2007a. Peces de la Orinoquía Colombiana con énfasis en especies de interés ornamental. Ramos López Editorial. 415 p.
- Galvis, G., P. Sánchez-Duarte, L. Mesa-Salazar, Y. López-Pinto, MA. Gutiérrez-E, AL. Gutiérrez-Cortés, M. Leiva e C. Castellanos 2007b. Peces de la Amazonía Colombiana con énfasis en especies de interés ornamental. Ramos López Editorial. 491 P.
- Gaspar, KD., R. Fugí; F. Abujanra; AA. Agostinho. 2002. Alterations in the *Pterodoras granulosus* (Valenciennes, 1833) (Osteichthyes, Doradidae) diet due to the abundance variation of a bivalve invader species in the Itaipu reservoir, Brazil. *Acta Scientiarum*, Maringá, v. 24, n. 2, p. 427-432
- Hahn, NS., AA. Agostinho, LC. Gomes e LM Bini. 1998. Estrutura trófica da ictiofauna do reservatório de Itaipu (Paraná-Brasil) nos Primeiros Anos de sua Formação.
- Hahn, NS., R Fugí, IF. Andrian. 2004. Trophic ecology of the fish assemblages. In: Thomaz, SM.; AA. Agostinho, NS. Hahn, N. S. (Ed.). *The Upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. Leiden, The Netherlands: Backhuys Publishers, 2004. p. 247-269.
- Hahn, NS.; R. Fugí; D. Peretti; MR. Russo; VE. Loureiro-Crippa. 2004. Estrutura Trófica da Ictiofauna da Planície de Inundação do alto Rio Paraná.
- Kawakami, E.; RA. Pereira; VL. Lescano. 1998. Peixes herbívoros da planície inundável do rio Miranda, Pantanal, Mato Grosso Do Sul, Brasil. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. Centro de Pesquisa Agropecuária do Pantanal. Ministério da Agricultura e do Abastecimento.
- Kirschbaum, F. 1979. Reproduction of the weakly electric fish *Eigenmannia virescens* (Ramphichthyidae, Teleostei) in captivity. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 4, 331-355.
- Lassala, MDP. e E. Renesto. 2007. Reproductive strategies and genetic variability in tropical freshwater fish. *Genetics and Molecular Biology*, 30 (3): 181- 197
- Langeani, F., L. Casatti, H. Gameiro, A. do Carmo e DC. Rossa-Feres. 2005. Riffle and pool fish communities in a large stream of southeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 3(2):305-311.
- Malabarba, LR., PC. Neto, V. Bertaco, TP. Carvalho, J. Ferrer, LG. Schultz. 2013. Guia de identificação dos peixes da bacia do rio Tramandaí. Ed. Via Sapiens, Porto Alegre.
- Meschiatti, AJ. and Arcifa, MS. 2009. A review on the fishfauna of Mogi-Guaçu River basin: a century of studies. *Acta Limnol. Bras.*, 2009, vol. 21, no. 1, p. 135-159.
- Meurer, Samira e E. Zaniboni-Filho. 1992. Reproductive and feeding biology of *Acestrorhynchus pantaneiro* Menezes (Osteichthyes: Acestrorhynchidae) in areas under the influence of dams in the upper Uruguay River, Brazil. Copyright © 2012 Sociedade Brasileira de Ictiologia *Neotropical Ichthyology*, 10(1): 159-166, 2012.

- Nakatani, K., AA. Agostinho, G. Baumgartner, A. Bialezki, P. Sanchez, M. Makrakis, P. Pavanelli. 2001. Ovos e larvas de peixes de agua doce. 1a Ed. Maringá: EDUEM, v.1. 339 p.
- Novakowski, GC., NS. Hahn e R. Fugi. 2008. Diet seasonality and food overlap of the fish assemblage in a pantanal pond. *Neotropical Ichthyology*, 6(4):567-576.
- Nico, L.G., H.L. Jelks e T. Tuten. 2009. Non-native suckermouth armored catfishes in Florida: description of nest burrows and burrow colonies with assessment of shoreline conditions. *ANSRP Bull.* 9:1-30.
- Rota, FT., YRE. Suárez e SE. Lima. 2006. Ecologia Alimentar de *Oligossarcus pintoii* (Campos, 1945) (Characidae, Acestrorhynchinae) em riachos da cidade de Dourados-MS. In: 17º Encontro de Biólogos do CRBio-1, Santos.
- Sanches, A. e PM. Galetti Jr. 2007. Genetic evidence of population structuring in the neotropical freshwater fish *Brycon hilarii* (Valenciennes, 1850). *Braz. J. Biol.*, 67(4, Suppl.): 889-895.
- Schneider, M.; P. Aquino; S. Martins e C. Fonseca. 2011. Trophic structure of a fish community in Bananal stream subbasin in Brasília National Park, Cerrado biome Brazilian Savanna. *DF. Neotrop. ichthyol.* Vol.9, n.3, pp. 579-592. Epub Sep 02. ISSN 1679-6225.
- Souza Filho, P.S. e L. Casatti. História de vida de *Laetacara* aff. *araguaiae* Ottoni e Costa. 2009. (Perciformes, Cichlidae) em dois riachos no Noroeste do Estado de São Paulo, Brasil. *BiotaNeotrop.*10(2): <http://www.biotaneotropica.org.br/v10n2/pt/abstract?article+bn03910022010>
- Suzuki, HI., AEA. Vazzoler, EE. Marques, AP. Lizama, P. Inada. Reproductive ecology of the fish assemblage. 2004b In: Thomaz, SM., AA. AGOSTINHO, NS. Hahn (Ed.). *The Upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation.* Leiden, The Netherlands: Backhuys Publishers,. p. 271-292.
- Suzuki, H. I., F. M. Pelicice, E. A. Luiz, J. D. Latini, & A. A. Agostinho, 2004a. Reproductive strategies of the fish community of the Upper Paraná river floodplain. In Agostinho, A. A., L. Rodrigues, L. C. Gomes, S. M. Thomaz & L. E. Miranda (eds) *Structure and functioning of the Paraná river and its floodplain: LTER - site 6 - (PELD sítio 6).* EDUEM, Maringá: 125-130.
- Takahashi, EL., R. Goitein e LS. 2008. Nakaghi. Maturidade do ovário no cascudo *Hypostomus strigaticeps* (Siluriformes, Loriicaridae). *Acta Sci. Biol. Sci.* Maringá, v. 30, n. 1, p. 107-112.
- Teresa FB. e Freitas. EG. Reproductive behavior and parental roles of the cichlid fish *Laetacara araguaiae*. Copyright © 2011. Sociedade Brasileira de Ictiologia *Neotropical Ichthyology*, 9(2):355-362, 2011.
- Vazzoler, AEA. e NA. Menezes. 1992. Síntese de conhecimentos sobre o comportamento reprodutivo dos Characiformes da América do Sul (Teleostei, Ostariophysi). *Rev. Brasil. Biol.* 52 (4): 627-640.
- Velludo, M. Ecologia trófica da comunidade de peixes do reservatorio de Cachoeira Dourada, sub bacia do rio Paranaíba, alto Paraná, Brasil. Universidade Federal de Sao Carlos. Centro de Ciencias Biologicas e Saude. Programa de pos graduação em Ecologia e Recursos Naturais.
- Vieira, EF., VJ. Isaac, NN. Fabré. 1999. Biologia reprodutiva do tambaqui, *Colossoma macropomum* Cuvier, 1818 (Teleostei, Serrasalmidae), no baixo amazonas, Brasil *Acta Amazonica* 29 (4): 625-638.

Ziober, SR., A. BialetzkiIII, LA. Mateus e de LA Fátima. 2012. Effect of abiotic variables on fish eggs and larvae distribution in headwaters of Cuiabá River, Mato Grosso State, Brazil. *Neotrop. ichthyol.* vol.10 no.1 Porto Alegre.

APÊNDICE B - Valores de AIC para os componentes ambiental, espacial e temporal para as matrizes analisadas (taxonômica, migradores de longa distância com fecundidade externa (MLFE), não migradores com fecundação externa sem cuidado parental (NFES), não migradores com fecundação externa com cuidado parental (NFEC), não migradores com fecundação interna (NFI), detritívoros, herbívoros, insetívoros, invertívoros, onívoros e piscívoros)

Matriz taxonômica														
Variáveis ambientais					Variáveis espaciais					Variáveis temporais				
	Df	AIC	F	Pr(>F)		Df	AIC	F	Pr(>F)		Df	AIC	F	Pr(>F)
Zoo	1	-355.21	1.6305	0.06	PCNMe5	1	-367.7	8.0934	0.005	PCNM11	1	-321.88	1.3911	0.1
NH4	1	-354.25	2.5669	0.005	PCNMe4	1	-361.13	14.7122	0.005	PCNM21	1	-321.76	1.4992	0.085
MSO	1	-354.23	2.5818	0.005	PCNMe2	1	-358.66	17.2317	0.005	PCNM20	1	-321.5	1.7483	0.035
CONDU	1	-354.13	2.6774	0.005	PCNMe7	1	-356.53	19.4057	0.005	PCNM19	1	-321.23	2.005	0.015
PT	1	-353.99	2.8211	0.005	PCNMe1	1	-353.26	22.7676	0.005	PCNM7	1	-320.88	2.3403	0.01
Turb.	1	-353.07	3.7087	0.005	PCNMe3	1	-352.87	23.1727	0.005	PCNM27	1	-320.76	2.4617	0.01
PH	1	-352.94	3.8372	0.005	PCNMe6	1	-352.73	23.3216	0.005	PCNM24	1	-320.56	2.647	0.01
MSI	1	-352.87	3.9125	0.005						PCNM9	1	-321.25	1.9891	0.005
NO3	1	-352.57	4.2007	0.005						PCNM16	1	-320.96	2.269	0.005
Clorof	1	-352.49	4.2802	0.005						PCNM17	1	-320.46	2.7442	0.005
PO4	1	-351.93	4.8304	0.005						PCNM6	1	-320.38	2.822	0.005
Nível	1	-349.37	7.3395	0.005						PCNM10	1	-320.36	2.8377	0.005
OD_MGL	1	-346.99	9.6826	0.005						PCNM23	1	-319.87	3.3119	0.005
TEMP_AGUA	1	-344.83	11.8233	0.005						PCNM25	1	-319.7	3.477	0.005
										PCNM8	1	-318.94	4.2043	0.005
										PCNM3	1	-318.29	4.8241	0.005
										PCNM2	1	-318.12	4.9896	0.005
										PCNM4	1	-318.04	5.0685	0.005
										PCNM5	1	-317.8	5.3011	0.005
										PCNM26	1	-317.33	5.749	0.005

Matriz não migradores com fecundação externa com cuidado parental (NFEC)														
Variáveis ambientais					Variáveis espaciais					Variáveis temporais				
	Df	AIC	F	Pr(>F)		Df	AIC	F	Pr(>F)		Df	AIC	F	Pr(>F)
MSO	1	-440.57	2.0847	0.035	PCNMe5	1	-437.12	8.8481	0.005	PCNM17	1	-416.77	1.8028	0.075
Alc.	1	-440.43	2.2214	0.02	PCNMe4	1	-435.95	10.0269	0.005	PCNM14	1	-416.85	1.7215	0.055
Turb.	1	-439.6	3.0325	0.005	PCNMe7	1	-433.45	12.5395	0.005	PCNM28	1	-416.71	1.8584	0.055
MSI	1	-439.31	3.3112	0.005	PCNMe2	1	-430.9	15.1303	0.005	PCNM20	1	-416.72	1.8492	0.035
NH4	1	-439.31	3.3166	0.005	PCNMe6	1	-426.24	19.8871	0.005	PCNM16	1	-416.47	2.0883	0.03
CONDU	1	-439.2	3.419	0.005	PCNMe3	1	-413.93	32.6976	0.005	PCNM25	1	-416.4	2.1532	0.03
NO3	1	-438.95	3.663	0.005	PCNMe1	1	-412.95	33.7254	0.005	PCNM8	1	-416.56	2.008	0.015
Clorof	1	-438.1	4.4958	0.005						PCNM6	1	-416.34	2.2135	0.015
PH	1	-437.94	4.6484	0.005						PCNM7	1	-415.99	2.5534	0.015
PT	1	-437.41	5.1691	0.005						PCNM10	1	-415.62	2.9071	0.01
PO4	1	-436.1	6.4495	0.005						PCNM9	1	-415.29	3.2226	0.005
Nível	1	-432.03	10.4582	0.005						PCNM23	1	-414.94	3.5579	0.005
OD_MGL	1	-430.04	12.4371	0.005						PCNM27	1	-414.93	3.5706	0.005
TEMP_AGUA	1	-429.24	13.234	0.005						PCNM24	1	-414.28	4.1884	0.005
										PCNM4	1	-412.77	5.6518	0.005
										PCNM3	1	-412.35	6.0513	0.005
										PCNM2	1	-412.02	6.3768	0.005
										PCNM26	1	-411.26	7.1083	0.005
										PCNM5	1	-409.03	9.2722	0.005
										PCNM1	1	-362.44	57.0802	0.005

Variáveis ambientais					Matriz detritívoros Variáveis espaciais					Variáveis temporais				
	Df	AIC	F	Pr(>F)		Df	AIC	F	Pr(>F)		Df	AIC	F	Pr(>F)
NH4	1	-475.76	1.5616	0.1	PCNMe5	1	-494.13	7.773	0.005	PCNM15	1	-454.01	1.8533	0.07
Clorof	1	-474.42	2.8766	0.01	PCNMe1	1	-492.11	9.7921	0.005	PCNM16	1	-453.5	2.357	0.03
MSI	1	-474.08	3.2111	0.01	PCNMe4	1	-488.39	13.5411	0.005	PCNM9	1	-453.42	2.4334	0.025
NO3	1	-473.19	4.0818	0.01	PCNMe2	1	-484.89	17.0992	0.005	PCNM10	1	-453.19	2.6563	0.025
MSO	1	-472.99	4.2749	0.005	PCNMe7	1	-484.07	17.9391	0.005	PCNM26	1	-453.28	2.5724	0.015
OD_MGL	1	-472.23	5.0264	0.005	PCNMe6	1	-469.71	32.8575	0.005	PCNM5	1	-452.61	3.2242	0.015
PO4	1	-471.66	5.5881	0.005	PCNMe3	1	-468	34.6654	0.005	PCNM8	1	-452.22	3.5992	0.01
TEMP_AGUA	1	-471.46	5.7812	0.005						PCNM6	1	-452.24	3.5851	0.005
PH	1	-469.17	8.0458	0.005						PCNM7	1	-451.35	4.4559	0.005
PT	1	-466.43	10.7719	0.005						PCNM4	1	-449.8	5.9723	0.005
Nível	1	-464.61	12.5932	0.005						PCNM3	1	-448.75	7.0008	0.005
										PCNM2	1	-446.5	9.2238	0.005
										PCNM1	1	-414.97	41.539	0.005

					Matriz onívoros									
Variáveis ambientais					Variáveis espaciais					Variáveis temporais				
	Df	AIC	F	Pr(>F)		Df	AIC	F	Pr(>F)		Df	AIC	F	Pr(>F)
Zoo	1	-362.82	1.8932	0.08	PCNMe5	1	-372.77	9.0861	0.005	PCNM20	1	-296.63	1.8058	0.065
CONDU	1	-362.32	2.3764	0.01	PCNMe4	1	-366.26	15.6652	0.005	PCNM4	1	-296.13	2.2902	0.035
NH4	1	-361.81	2.8761	0.01	PCNMe1	1	-363.66	18.3137	0.005	PCNM27	1	-296.16	2.2612	0.02
PT	1	-361.47	3.2044	0.01	PCNMe6	1	-363.64	18.3324	0.005	PCNM23	1	-296.1	2.3255	0.02
PH	1	-361.38	3.2924	0.005	PCNMe3	1	-362.23	19.778	0.005	PCNM7	1	-296.09	2.334	0.02
Turb.	1	-361.12	3.5495	0.005	PCNMe7	1	-360.17	21.896	0.005	PCNM17	1	-295.64	2.7678	0.02
PO4	1	-360.66	3.9987	0.005	PCNMe2	1	-357.08	25.0933	0.005	PCNM2	1	-295	3.3903	0.015
Clorof	1	-360.65	4.0075	0.005						PCNM3	1	-295.71	2.703	0.01
NO3	1	-359.36	5.2762	0.005						PCNM25	1	-295.62	2.7913	0.01
Nível	1	-358	6.6101	0.005						PCNM6	1	-295.39	3.0104	0.01
OD_MGL	1	-357.94	6.664	0.005						PCNM24	1	-294.92	3.4677	0.01
MSO	1	-357	7.5949	0.005						PCNM5	1	-295.18	3.2125	0.005
TEMP_AGUA	1	-356.2	8.3769	0.005						PCNM26	1	-295.03	3.36	0.005
										PCNM8	1	-294.26	4.1115	0.005
										PCNM1	1	-290.17	8.1101	0.005

Variáveis ambientais					Matriz piscívoros Variáveis espaciais					Variáveis temporais				
	Df	AIC	F	Pr(>F)		Df	AIC	F	Pr(>F)		Df	AIC	F	Pr(>F)
MSO	1	-355.58	1.5924	0.09	PCNMe5	1	-355.9	2.7864	0.01	PCNM8	1	-368.37	1.7052	0.085
Zoo	1	-354.74	2.4116	0.02	PCNMe2	1	-352.3	6.3617	0.005	PCNM28	1	-368.24	1.8344	0.07
Alc.	1	-354.98	2.1726	0.015	PCNMe4	1	-351.66	6.9928	0.005	PCNM27	1	-368.2	1.8688	0.07
NO3	1	-354.34	2.8017	0.015	PCNMe6	1	-351.63	7.0258	0.005	PCNM19	1	-368.34	1.7415	0.065
NH4	1	-353.86	3.2679	0.01	PCNMe3	1	-344.65	14.0407	0.005	PCNM17	1	-367.91	2.1526	0.06
MSI	1	-354.34	2.7945	0.005	PCNMe7	1	-338.23	20.5975	0.005	PCNM23	1	-367.75	2.311	0.035
PH	1	-354.01	3.1237	0.005	PCNMe1	1	-324.36	35.0775	0.005	PCNM25	1	-367.13	2.9061	0.025
CONDU	1	-353.55	3.5727	0.005						PCNM4	1	-366.66	3.3671	0.02
Turb.	1	-351.44	5.6333	0.005						PCNM24	1	-367.45	2.599	0.015
Clorof	1	-351.23	5.8382	0.005						PCNM9	1	-366.71	3.314	0.015
PO4	1	-349.77	7.2636	0.005						PCNM2	1	-367.2	2.8351	0.01
Nível	1	-349.76	7.2748	0.005						PCNM20	1	-366.66	3.3669	0.005
TEMP_AGUA	1	-346.59	10.4024	0.005						PCNM26	1	-365.24	4.7427	0.005
OD_MGL	1	-345.58	11.4023	0.005						PCNM3	1	-362.84	7.079	0.005
										PCNM5	1	-360.53	9.3436	0.005
										PCNM1	1	-298.06	75.2238	0.005